

ANALES DEL MUSEO NACIONAL DE BUENOS AIRES

Tomo XI (Ser. 9ª, t. IV), p. 149 á 150

CAJA
AUTOR

LA PERFORACIÓN ASTRAGALIANA EN LOS MAMÍFEROS

NO ES UN CARÁCTER ORIGINARIAMENTE PRIMITIVO

POR

FLORENTINO AMEGHINO.

(EDICIÓN DEL AUTOR).



BUENOS AIRES.

IMPRENTA DE JUAN A. ALSINA, CALLE MÉXICO, 1422.

1904.

(Apareció el 24 de Diciembre.)

LA PERFORACIÓN ASTRAGALIANA EN LOS MAMÍFEROS

NO ES UN CARÁCTER ORIGINARIAMENTE PRIMITIVO

POR

FLORENTINO AMEGHINO.

Es sabido que el astrágalo de muchos mamíferos fósiles presenta en la parte posterior de la troclea articularia tibial, una perforación á veces bastante grande y que generalmente atraviesa el hueso de parte á parte. Hasta hace poco, esta perforación sólo se había constatado sobre astrágalos de mamíferos procedentes de los terrenos eocenos de Europa y Norte América, pero no se conocía en ningún mamífero terrestre de nuestra época, ó de terrenos de época geológica relativamente reciente. De estos hechos aparentemente bien establecidos, se dedujo que la perforación astragaliana era un carácter primitivo, y hasta llegó á juzgarse de la edad de las formaciones terciarias según que los mamíferos tuvieran el astrágalo perforado ó imperforado.

Deducciones de esta importancia parece que debieran tener por fundamento un conocimiento suficiente de la mencionada perforación, tanto en lo que se refiere á su modo de formación, cuanto á las funciones que ha desempeñado. Sin embargo, no es así, pues hasta ahora parece ignorarse tanto lo uno como lo otro.

Sin pretender presentar un trabajo completo sobre el objeto y origen de la perforación astragaliana, voy á tratar de reunir los datos que me proporcionan los materiales de que dispongo.

Reseña histórica.

Antes de emprender el examen del material á que más arriba me refiero, me parece indispensable trazar una reseña histórica de las opiniones más autorizadas que se han emitido sobre esta cuestión.

La primer noticia sobre la perforación astragaliana la encuentro en un folleto de Cope, impreso en Abril del año 1883. Al dar la



descripción de *Mioclaenus ferox*¹, dice: «The trochlea has a shallow groove which is nearer the external than the internal crest, and which passes entirely round the posterior aspect to the plane of the inferior face of the astragalus. The groove for the flexor tendon is thus entirely enclosed, and issues on the inferior face at the posterior extremity of the groove which separates the sustentacular from the condylar facets².»

El autor repite la misma descripción del astrágalo de *Mioclaenus*, en la página 333 de su gran obra sobre los fósiles terciarios de los Estados Unidos³, publicada al año siguiente. Además, hace mención del mismo carácter al tratar de varios otros géneros. El párrafo más importante que complementa el anterior, es el que se refiere a la presencia de esa perforación en el género *Pantolambda*:

«The inner side of the trochlea is oblique, and its posterior extremity is broadly rounded. The internal distal facet, peculiar to this genus and to *Bathmodon*, is vertical, and is more than half a circle. The posterior flexor tendinous groove is roofed over, so as to be a foramen; its superior opening is large and transverse and looks posteriorly⁴.»

Por los párrafos transcritos se ve, que Cope no atribuía gran importancia a la perforación astragaliana. Con claridad y concisión admirables, dice que la perforación se ha producido por un puente óseo que se formó encima del surco por el cual corría el tendón del músculo flexor. Lo que no precisa es cual de los flexores pasaba por dicha perforación.

Marsh, en su gran monografía de los *Dinocerata*, publicada en el mismo año, describiendo el astrágalo de los animales de este grupo, hace también mención de la perforación astragaliana, indicando el mismo modo de formación ya señalado por Cope, pero sin indicación de la función que desempeñaba: «Posteriorly, the astragalus extends backward much farther on the inner, or tibial, side than on the outer side, and is tuberculated. This surface of the bone is, in some specimens, deeply notched near the middle, as in figures 141 and 142, below, but more commonly the notch is converted into a foramen by a bridge of bone, as in Plate XLVII, figure 6, and figures 139 and 140, below⁵.»

¹ *Mioclaenus ferox*, actualmente tipo del género *Claenodon*.

² COPE, E. D. *Paleontological Bulletin*, N.º 36, p. 551, Abril, 1883.

³ *Report of the United States Geological Survey of the Territories*. Vol. III, E. D. COPE, *Tertiary Vertebrata*. Book I, a, 1884.

⁴ *Ibid.*, p. 612.

⁵ MARSH, CHARLES OTHELIEL. *Dinocerata, a Monograph of an extinct order of gigantic Mammals*. p. 148, a, 1884.

Después de Cope y Marsh, quien primero se ocupó de la perforación astragaliana fué el profesor Osborn, quien en 1889, decía: «The trochlear groove of the *astragalus* faced upwards, when the foot was prone, and with its slight concavity and obtuse edges allowed considerable lateral movement. The antero-posterior movement was evidently very limited, for this facet in all the Puerco genera is small; it was indented by a foramen probably transmitting the *flexor digitorum communis*. The importance of this astragal foramen as a characteristic of the Ungulata and Primitive Mammalia generally has been hitherto overlooked¹.»

Del párrafo transcrito se desprende, que el profesor Osborn fué el primero que llamó la atención sobre la importancia de la perforación astragaliana como un carácter propio de los antiguos ungulados y de los mamíferos primitivos en general. Además, en cuanto a las funciones de la mencionada perforación, es más explícito que Cope, pues dice que por ella pasaba el *flexor común de los dedos*. Cope había dicho que la perforación daba paso al *tendón del músculo flexor*.

En 1891, Zittel, en su tratado de paleontología, adopta la misma opinión de Osborn. «Bei primitiven Formen (*Condylarthra*, *Creodonta*, *Allotheria*, *Marsupialia*) besitzt die tibiale gelenkrolle oben eine kleine rundliche Grube zur Einfügung des Flector digitorum².»

En 1894, Wortman insiste también en que la perforación astragaliana es característica de las formas primitivas de varios órdenes de mamíferos, agregando que esa perforación se ha conservado en las focas actuales. Describiendo el astrágalo del *Patriofelis ferox*, dice: «There is a large and distinct astragal foramen which is placed at the posterior termination and a little to the outer side of the trochlea. This foramen, as is well known, is highly characteristic of the primitive forms of many orders of mammals, and it is of especial interest to note that the seals are among the very few living forms in which it has been retained. It is also present, though small, in the Miocene genus *Hoplophoneus*³.»

En 1895, ocupándome de la conformación particular del astrá-

¹ OSBORN, H. F. *The evolution of the Ungulate foot*, en *Trans. Amer. Philos. Soc. N. S.* vol. XVI, p. 534. Philadelphia, a. 1889.

² ZITTEL, KARL A. *Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie*, vol. IV, p. 84, a. 1891-93.

³ WORTMAN, J. L. *Osteology of Patriofelis, a middle eocene Creodont*, en *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. VI, p. 150, New York. 1894.

galo del *Pyrotherium* hice algunas consideraciones generales sobre los principales caracteres que presenta este hueso en los mamíferos, y uno de los que más me preocupó fué precisamente el de la perforación astragaliana.

Examinando esta cuestión encontré, que el tendón del flexor común de los dedos en su posición normal pasa por una corredera distinta situada en la parte posterior del maleolo interno de la tibia, corredera que se prolonga sobre el astrágalo más al lado interno de aquélla situada á continuación de la parte posterior de la troclea articular tibial; esa corredera del flexor común de los dedos descende sobre el lado interno del astrágalo sin ninguna conexión con la región en que se presenta la perforación astragaliana. Supuse en consecuencia, que la perforación daba paso al tendón del músculo flexor largo del dedo gordo.

Decía entonces: «L'astragale de quelques mammifères fossiles, présente dans la partie postérieure de la trochlée articulaire tibiale, une perforation assez grande, que généralement traverse l'os complètement. Cette conformation a été observée sur un bon nombre de mammifères de l'éocène d'Europe, et sur le plus grand nombre de ceux de l'éocène de l'Amérique du Nord; on en a déduit que la perforation astragalienne était un caractère primitif, et en effet, on ne la rencontre pas dans les mammifères de notre époque. Néanmoins, dans quelques groupes de mammifères anciens, ce caractère n'est pas constant; dans les Dinocératidés, par exemple, on ne le rencontre que sur une moitié, à peu près, des individus d'une même espèce; dans l'autre moitié il est remplacé par une échancrure profonde».

«Cette perforation fait défaut sur la presque totalité des mammifères anciens de l'Argentine et on ne la rencontre sur l'astragale d'aucun des mammifères des couches à *Pyrotherium*¹. On en rencontre seulement des vestiges dans quelques individus du genre *Homalodontherium* et sur un certain nombre d'astragales des *Nesodontidae* de la formation santacruzienne; c'est une perforation petite qui dans le plus grand nombre de cas ne traverse pas l'os complètement; derrière cette perforation il y a une large barre osseuse transversale constituant une continuation de la trochlée articulaire.»

«Les astragales des Nesodontidés des couches à *Pyrotherium*

¹ Esto hoy ya no es exacto, pues he encontrado la perforación en *Asmodeus* y algunos otros géneros del horizonte pyrotheriense.

n'ont pas cette barre osseuse ni aucun vestige de la perforation astragalienne qui se trouve remplacée par une échancrure étroite et profonde; cette échancrure est la même que l'on observe dans les astragales non perforés des Dinocératidés et correspond ou est homologue de celle de l'astragale de l'homme (*cisura tali*) qui loge le tendon du muscle flechisseur du gros orteil. Les astragales des Dinocératidés que tantôt montrent l'échancrure, tantôt la perforation, prouvent que celle-ci n'est que le resultat d'une ossification autour du tendon; il se forma un pont osseux sur l'échancrure et le tendon passait par la perforation.»

«Dans l'astragale des Toxodontes des couches à *Pyrotherium*, le tendon flechisseur passait par l'échancrure; dans les formes plus modernes il doit s'être formé un pont osseux donnant origine à la perforation astragalienne. Dans les astragales des Nesodontes du santacruzien, l'ossification avait tellement avancé qu'elle devait empêcher le libre fonctionnement du tendon; il doit en être résulté que dans le jeune âge, avant que l'ossification se produisit, le tendon se déplaça, et au lieu de se loger dans la perforation, il resta en dehors se formant une nouvelle coulisse derrière le pont osseux; c'est à cause de cela que dans les astragales des Nesodontidés on voit la perforation astragalienne à l'état rudimentaire ou oblitérée, et en arrière de la trochlée articulaire faisant suite à celle-ci, une partie osseuse supplémentaire; cette dernière représente le pont osseux qu'a envahi toute l'échancrure.»

«Mais le cas des Nesodontes n'est probablement qu'une rare exception. La règle générale devait être, qu'une fois le pont osseux constitué, l'ossification avançait toujours graduellement produisant une constriction de plus en plus forte du tendon flechisseur; cette ossification devint ainsi désavantageuse, le tendon flechisseur s'atrophia et probablement il en est résulté l'extinction complète de tous les mammifères qui avaient acquis ce caractère absolument inadaptable.»

«Donc, nous ne pouvons pas considerer la perforation astragalienne comme étant un caractère primitif, sinon au contraire comme un caractère acquis par des groupes déjà très spécialisés et qui se sont tous éteints sans laisser de descendance¹.»

Después de esta nota, los datos publicados sobre la perforación astragaliana que han llegado á mi conocimiento, son pocos y muy contradictorios.

¹ AMEGHINO, F. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*, en Bol. Inst. Geogr. Arg., t. xv, pp. 619 á 621, a. 1895.

En un trabajo sobre la fauna fósil de Puerco, publicado en ese mismo año, los señores Osborn y Earle se manifiestan indecisos respecto á si esa perforación daba paso á un tendón ó á un vaso sanguíneo, inclinándose á creer más probable lo último. «There are two astragali of *Periptychus rhabdodon* in the collection, and in both there is a plainly marked *astragalar foramen*; this aperture is situated well toward the median trochlear surface, and commences just at the posterior limit of the articular face. The presence of this foramen in *Periptychus* is a constant character, and in this respect it differs much from the genus *Coryphodon*, in which it is variable; in both these genera the foramen has the same position, namely, between the ectal and sustentacular facets. We doubt whether it transmitted a flexor tendon, as it is not clear how a tendon could traverse the foramen and then pass outwards under this sustentaculum; it is more likely that this foramen transmitted a blood vessel or a nerve. We are not aware that it exists in any recent Ungulate, yet it is a constant character of all Puerco forms, and a vestige of it has been observed by Wortman in the pinniped Carnivora¹.»

El último dato y el más reciente que encuentro publicado, es en un trabajo de Matthew, quien en una nota, á propósito de la presencia de la perforación en el astrágalo del género *Claenodon* dice, que el profesor Osborn ha avanzado la opinión de que la perforación del astrágalo haya contenido una prolongación del ligamento interóseo del seno del tarso. «The use of this foramen seems to be unknown. Prof. Osborn has suggested that it may have held an extension of the interosseus ligament, which lies between the two astragalo-calcaneal facets and connects the astragalus with the calcaneum. If this ligament originally passed up to the tibia, its disappearance would be directly connected with the keeling of the proximal and flattening of the distal end of the astragalus, all being due to the transference of the main ankle-joint from the distal to the proximal end of the astragalus, i. e., the evolution of the mammal from the reptilian stage of development in this character².»

¹ HENRY FAIRFIELD OSBORN and CHARLES EARLE. *Fossil Mammals of the Puerco beds. Collection of 1892*, en *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. VII, p. 54, a. 1895.

² MATTHEW, W. D. *Additional Observations on the Creodonta*, en *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. XIV, p. 16, a. 1901.

La opinión que en el párrafo transcrito se atribuye al profesor Osborn no he podido encontrarla en ninguno de los trabajos de este autor de que tenga conocimiento. En cuanto á las consideraciones que hace el Dr. Matthew sobre el posible cambio de posición del ligamento interóseo del seno del tarso, no las puedo comprender.

Después de la publicación de mi nota sobre esta cuestión no volví á preocuparme del origen y significado de la perforación astragaliana, cuando recientemente una observación casual hizo que volviera á fijar en ella mi atención.

En el Museo Nacional se conserva una pieza importantísima, tanto bajo el punto de vista científico, como por su valor de ejemplar típico é histórico; se trata del esqueleto casi completo del *Smilodon bonaeriensis*, descrito y descubierto en el pueblo de Luján por el Dr. Francisco Javier Muñiz 60 años atrás. Este esqueleto se encontraba armado según un sistema rudimentario y anticuado; además me apercibí que en el montaje se habían cometido algunos errores de consideración en la colocación de algunos huesos, principalmente en los pies. Con el objeto de corregir esos errores y montar el esqueleto en una forma más elegante, lo hice desarmar. Al observar el pie desarmado, lo primero que me llamó la atención fué el astrágalo, pues presentaba una perforación idéntica y en la misma posición que la que se había observado en los astrágalos de muchos mamíferos de los primeros tiempos terciarios. La presencia de este carácter, que se persistía en considerar como primitivo, en un animal de edad relativamente muy reciente, me llamó sobremanera la atención, recordándome mis observaciones anteriores.

Con tal motivo me propongo volver á examinar la cuestión con los materiales necesariamente incompletos, de que por ahora dispongo.

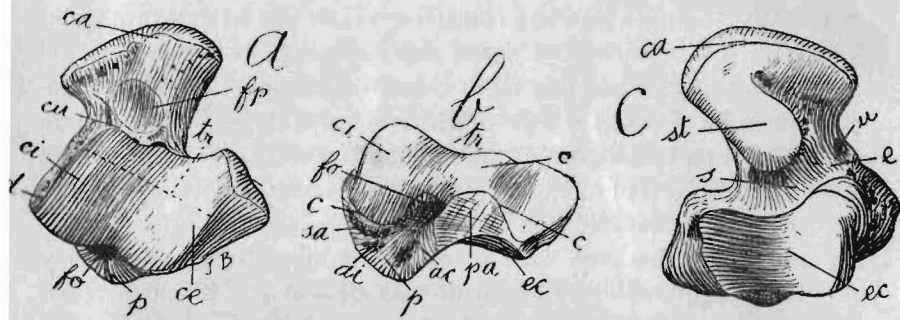
La pretendida perforación del astrágalo de los pinipedios.

Puesto que, según Wortman, los pinipedios actuales todavía conservan la perforación astragaliana, me pareció que lo primero que debía hacer era examinar la conformación del pie de estos animales. Desgraciadamente este autor en su trabajo no nos dice sobre qué géneros ni en qué especies hizo sus observaciones.

He buscado la perforación en el astrágalo de todos los pinipedios de nuestra colección, pero inútilmente. Sólo en el del gé-

nero *Otaria* he encontrado una fosa que ocupa la misma posición, pero no perfora el hueso de parte á parte, como sucede con la perforación que se encuentra en los astrágalos de los mamíferos fósiles de los últimos tiempos cretáceos y de los primeros tiempos terciarios. Supongo que lo que ha observado Wortman sea una fosa parecida.

He querido darme cuenta de las funciones que en *Otaria* desempeña esta fosa. A falta de un ejemplar fresco, he desarticulado el pie de un esqueleto preparado con los ligamentos y cuyo astrágalo está representado en la figura 1.



¹ Fig. 1. *Otaria byronia* Bl. Astrágalo derecho; a, visto de arriba; b, visto de atrás, y c, visto de abajo, reducido á los $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. ac, tuberosidad para la inserción del ligamento astrágalo-calcáneo posterior; ai, tuberosidad para la inserción del ligamento astrágalo-calcáneo interno; c, línea que marca el límite posterior de la cápsula articular tibio-astrágaliana; ca, cabeza del astrágalo; ce, cóndilo externo de la troclea articular; ci, cóndilo interno de la troclea articular; cu, cuello del astrágalo; d, superficie de inserción del ligamento deltoideo; e, entrada proximal (posterior) del surco del seno del tarso; ec, faceta ectal ó externa de articulación con el calcáneo; fo, fosa ligamental; fp, faceta articular tibio-astrágaliana suplementaria; p, puente; pa, superficie de inserción del ligamento peroneo-astrágaliano posterior; s, surco del seno del tarso en el que se aloja el ligamento interóseo; sa, surco arterial; st, faceta sustentacular calcáneo-astrágaliana; tr, troclea articular tibio-astrágaliana; u, perforación vascular para la nutrición del astrágalo. Epoca actual.

La fosa en cuestión indicada en el dibujo con las letras fo, es de extensión considerable, de contorno algo oval, bastante más ancha adelante y arriba que hacia atrás y hacia abajo, bastante profunda y de fondo cóncavo irregular.

¹ Las figuras que ilustran esta memoria han sido dibujadas directamente de los originales por el distinguido naturalista señor Juan Brêthes, á quien agradezco este concurso.

La parte ósea en forma de protuberancia que se extiende detrás de la fosa, indicada con la letra p, la designo con el nombre de puente. Esta protuberancia sirve de inserción á fuertes ligamentos que unen el astrágalo al calcáneo; el más fuerte de estos ligamentos que toma inserción en la rugosidad prominente ac es el ligamento astrágalo-calcáneo posterior, y el otro, que toma inserción en la pequeña tuberosidad ai corresponde al ligamento astrágalo-calcáneo interno; ambos ligamentos se aproximan en la parte media postero-inferior del puente hasta ponerse en contacto.

En la parte más posterior de la cara interna del astrágalo, encontré el deltoides que en este animal tiene un desarrollo extraordinario; desciende del maleolo interno de la tibia, toma un desarrollo enorme encima de la región d del astrágalo y corre á ligarse en la apófisis interna del calcáneo y en la región adyacente, pues en este animal la apófisis calcánea interna es muy pequeña. En pa hay una superficie rugosa en la que toma inserción el ligamento que une el peroné al astrágalo.

En el límite posterior de la región articular tibio-astrágaliana, siguiendo la línea c, se encuentran los ligamentos de la cápsula articular que se unen directamente al cartílago de la troclea dando vuelta y pasando en parte encima de la gran fosa fo. Esta fosa la encontré ocupada por fuertes ligamentos que refuerzan la articulación uniéndose hacia arriba con los ligamentos de la cápsula articular tibio-astrágaliana. En los pinipedios, esta depresión ú hoyo cuando existe, funciona pues como una fosa ligamental. En el fondo de la fosa hay varias perforaciones que penetran en el interior del hueso; estas perforaciones se continúan formando una cadena en el fondo del surco ó gotera sa que corre oblicuamente de la fosa fo hacia adentro y hacia abajo; por esta gotera, pasando por debajo de los ligamentos de la fosa ligamental y de los ligamentos de la cápsula articular, corre una rama arterial de la que se desprenden numerosas ramificaciones que penetran en el interior del hueso por las pequeñas perforaciones del fondo de la gotera y de la fosa ligamental.

No he observado en el hueso vestigio alguno de la corredera propia para el deslizamiento del tendón del flexor largo del dedo interno; deduzco de esto que el tendón debe pasar lejos de la superficie del hueso, más atrás de los ligamentos astrágalo-calcáneos; es natural que este alejamiento hacia atrás del astrágalo del tendón flexor del dedo interno debe estar en relación con la adaptación de los miembros posteriores á la locomoción acuática.

Es indudable que el astrágalo de estos animales se ha modificado de una manera profunda. En su parte inferior, por ejemplo, el surco *s* en el cual se aloja el ligamento del seno del tarso, tiene la entrada proximal posterior que se abre de costado, en *e*, sobre el

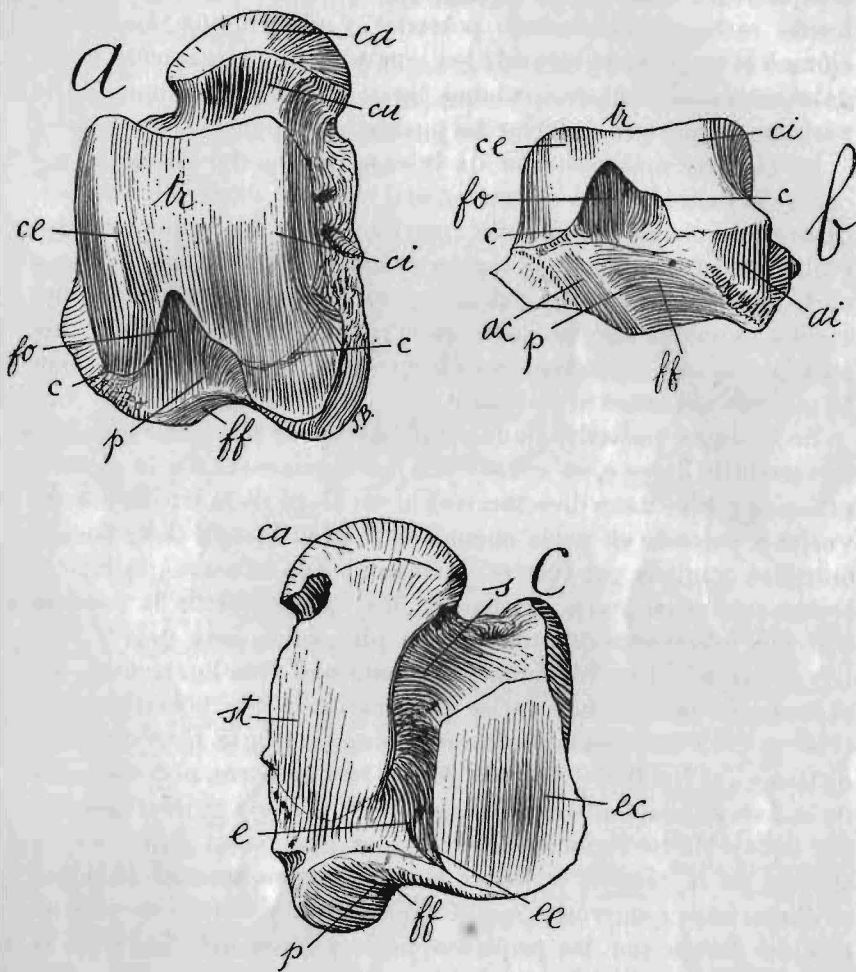


Fig. 2. *Homalodotherium Segoviae* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás, y *c*, visto de abajo, reducido a $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. *ff*, nueva corredera del flexor. Las demás letras como en la figura precedente. Eoceno superior de Patagonia (santacrucense).

lado interno, en vez de abrirse hacia atrás, á continuación de la extremidad media posterior de la troclea que es la posición normal. Por este canal penetra también una pequeña rama de la ar-

teria tibial que nutre el astrágalo y penetra en el hueso por una perforación *u*, situada en la entrada del surco ligamentario, entre ambas facetas articulares, ectal y sustentacular; á menudo esta rama se ramifica y penetra en el hueso por varios orificios, siendo este el caso del astrágalo de *Otaria*.

Volvamos á la gran fosa ligamental. ¿Es esta la misma perforación astragaliana observada en los mamíferos fósiles? Ocupa idéntica posición, y por razones que se encontrarán más adelante es seguro que representa un vestigio de la perforación; sin embargo, como en *Otaria* esta fosa no perfora el hueso completamente, es claro que ya no desempeña las mismas funciones que en los mamíferos antiguos, en los cuales atravesaba el hueso de parte á parte.

He observado que en los individuos viejos del género *Otaria*, la fosa del astrágalo es más reducida y menos profunda que en los individuos algo más jóvenes, y esto me induce á creer que en individuos muy jóvenes sea todavía más profunda y quizás perfora el hueso completamente.

Hay un mamífero fósil que no presenta absolutamente ninguna relación de parentesco con los pinipedios y que, sin embargo, posee un astrágalo con una fosa ligamental absolutamente idéntica; es este el *Homalodotherium* (fig. 2), ungulado del orden de los *Ancyllopoda*. La fosa ligamental es de mayor tamaño que en *Otaria* y también de fondo cóncavo pero más abierta atrás. Ahora, en *Homalodotherium* sabemos que esta fosa es el resultado de la obliteración gradual de la perforación astragaliana, siempre presente en los antecesores más ó menos inmediatos del mencionado género. Luego es razonable deducir que la fosa ligamental del astrágalo de los pinipedios es igualmente un vestigio de la perforación astragaliana.

La presencia de esta perforación rudimentaria en los pinipedios actuales es sin embargo de gran importancia, pues ella demuestra sin que pueda quedar absolutamente ninguna duda, que estos animales descienden de sarcoboros terrestres que poseían una perforación astragaliana como el *Patriofelis*.

Examen de las opiniones emitidas sobre el origen y las funciones de la perforación astragaliana.

Puesto que los pinipedios no nos dan la clave del problema, forzoso nos es recurrir al examen de las mismas piezas en busca de un hilo que nos guíe en este laberinto.

articular tibio-astragaliana. Detrás y abajo de la troclea; más hacia el lado interno, se extiende otra parte ósea considerable, excavada en el medio, formando como una prolongación de la troclea; por este surco longitudinal, ancho y cóncavo corre el tendón del músculo flexor largo del dedo gordo que desciende sobre la parte interna del calcáneo y pasa por debajo de la apófisis interna de éste; esta concavidad indicada con la letra *f* es pues la corredera astragaliana del flexor. A cada lado de esta corredera hay dos protuberancias ó tuberosidades; una externa *ac* que sirve de inserción al ligamento astragalo-calcáneo posterior; la otra interna más gruesa *ai*, da inserción al ligamento astragalo-calcáneo interno que va á tomar inserción en la parte superior del calcáneo.

Arriba de esta extensión ósea que lleva la corredera astragaliana del flexor y un poco más al lado externo, inmediatamente debajo de la línea *c* que forma el límite posterior de la troclea hay una gotera vascular ó surco arterial transversal *sa*, que va del lado externo hacia el interno y hacia abajo; por esa gotera va una rama transversal de la arteria peroneal posterior que en su recorrido desprende ramecillas nutritivas del astrágalo, mientras que otras se dirigen hacia abajo acompañando al flexor y una penetra en el ligamento interóseo del seno del tarso. En algunos casos, esta rama desprendida de la arteria peroneal se prolonga transversalmente hasta el lado interno, transformándose en rama comunicante con la arteria tibial posterior; en este caso, la gotera vascular transversal se prolonga hasta el borde interno del hueso.

Visto de abajo, el calcáneo del hombre muestra entre las dos grandes facetas articulares (ectal y sustentacular) el gran surco *s* del seno del tarso en el cual se aloja el ligamento interóseo. La entrada proximal del surco, indicada con la letra *e*, está colocada entre la protuberancia interna *ai* y la faceta articular sustentacular *st*, es decir, al lado interno del cuerpo del hueso. En el astrágalo de las formas primitivas, la entrada del seno del tarso está colocada atrás á continuación de la parte media posterior de la troclea articular. Debo también señalar la presencia de un pequeño surco *ee*, angosto y á veces muy profundo por el que corre una rama arterial desprendida de la tibial posterior, que nutre el astrágalo penetrando en él por una ó varias perforaciones vasculares *u* colocadas en la parte anterior del surco del seno del tarso inmediatamente después de la entrada *e*.

Creo que con estos datos nos encontramos habilitados para estudiar el significado de la perforación astragaliana.

En los astrágalos de los animales con perforación astragaliana, este orificio está siempre colocado á continuación de la troclea, generalmente en la parte media de ésta ó un poco más al lado interno, de modo que con relación á la troclea ocupa la misma posición que la corredera astragaliana del tendón del flexor largo del dedo gordo en el astrágalo del hombre.

La formación de la perforación he podido seguirla en varias líneas de mamíferos. En su forma típica, como se presenta en el

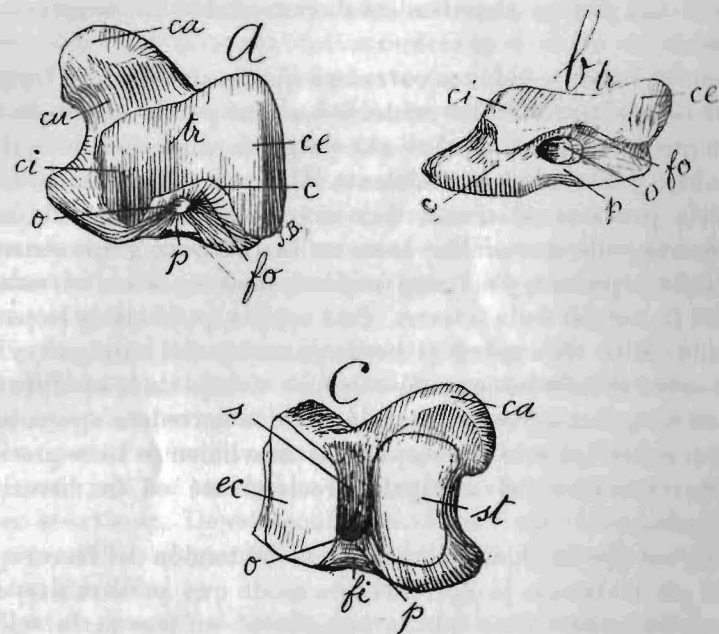


Fig. 4. *Proasmodeus armatus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás, y *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. *o*, perforación astragaliana; *fi*, corredera de flexor por debajo del puente. Las demás letras como en las figuras precedentes. Cretáceo superior de Patagonia (astrapontense).

astrágalo de *Proasmodeus armatus* (fig. 4), la perforación *o* está limitada hacia atrás por una barra ósea muy angosta *p* á la que doy el nombre de puente.

En las formas antecesoras ó primitivas, el puente no existe, y la perforación se encuentra representada por un simple canal más ó menos profundo; de esto se desprende que la formación de la perforación se ha producido por la aparición de ese puente óseo enci-

ma del canal. Ahora bien: la posición de ese canal es absolutamente la misma que la de la corredera del tendón flexor largo del dedo gordo en el astrágalo humano é indudablemente desempeñaba las mismas funciones. Deduzco pues, que por la corredera del astrágalo de las formas primitivas pasaba el mismo tendón y la rama de la arteria peroneal posterior que lo acompaña; el puente óseo se formó encima del tendón obligándolo á pasar á través del hueso por la perforación. Además, estudiando una serie considerable de ejemplares, observo también que la formación del puente fué precedida por un ahondamiento considerable de la corredera del flexor.

¿Cómo se ha ahondado esa corredera que ha precedido la formación de la perforación? Es evidente que fué por la acción de un órgano que hacía presión sobre esa parte en dirección de arriba hacia abajo y de atrás hacia adelante. Una ramecilla arterial nunca podría producir tal efecto. Sólo el tendón de un músculo bastante fuerte pudo desarrollar bastante fuerza para gradualmente ahondar la corredera, y el único tendón que pasa por esa corredera es el del flexor del dedo interno. Este tendón que baja de la parte posterior de la tibia sobre el borde posterior del astrágalo y da vuelta sobre el lado interno del calcáneo debajo de la apófisis interna de éste, determina la formación de una corredera aparente y continua sobre los tres huesos; en sus movimientos hace presión sobre la corredera del astrágalo precisamente en la dirección arriba indicada.

Creo pues que fué la acción mecánica del tendón del flexor que ahondó gradualmente la corredera de modo que pudiera después formarse un puente óseo que la transformó en una perforación. Es claro que en la perforación también debió quedar encerrada la ramecilla de la arteria peroneal posterior que acompaña al tendón y penetra en el seno del tarso.

Avanzando esta osificación alrededor del tendón, los movimientos de éste debieron volverse de más en más limitados hasta que cesó de funcionar, atrofiándose, y produciendo igualmente la atrofia del dedo interno. Avanzando aun más el proceso de la osificación que iba reduciendo gradualmente el diámetro del orificio, el tendón desapareció completamente, pero la rama arterial persistió mucho más tiempo.

Si estas deducciones son exactas, fácil es constatarlo por un medio muy sencillo. La perforación perfecta y funcional sólo debe encontrarse sobre los astrágalos de animales que poseían el dedo

interno perfecto; la perforación imperfecta debe encontrarse sobre animales con el dedo interno atrofiado, menos en el caso en que el tendón se hubiera excavado una nueva corredera. La perforación perfecta y funcional no debe encontrarse sobre ningún mamífero que haya perdido todo vestigio del dedo interno.

Examinada la cuestión bajo este punto de vista, resulta que, efectivamente, la perforación perfecta y funcional sólo existe en los mamíferos que conservan el dedo interno más ó menos desarrollado, y que hasta ahora no se ha encontrado sobre ningún mamífero sin vestigios del mencionado dedo.

He dicho que la causa del ahondamiento de la corredera del flexor y de la formación del puente óseo fué el resultado de una acción mecánica del tendón del flexor sobre el borde posterior del astrágalo. Pero, como la formación de la perforación no se ha efectuado en todos los grupos de mamíferos pentadáctilos, deducimos que debe haber una causa para que esa acción mecánica se efectuara sobre unos géneros y sobre otros no. Esa causa la encuentro en la manifestación de la tendencia á pasar del estado plantigrado al estado digitigrado.

En los mamíferos pentadáctilos y plantígrados más antiguos y más primitivos, el cuerpo del astrágalo es como aplastado; la troclea articular para la tibia es casi plana, muy ancha y muy corta. La excavación longitudinal mediana del centro de la troclea es casi nula y la convexidad en la dirección antero-posterior es muy poco acentuada. De esta conformación se desprende, que el movimiento antero-posterior de la tibia sobre el astrágalo era sumamente limitado.

Con el pasaje del estado plantigrado al semidigitigrado y de éste al digitigrado perfecto, la tibia aumentó gradualmente la extensión de su movimiento antero-posterior sobre el astrágalo; el tendón del músculo flexor del dedo gordo que descende por la corredera de la parte posterior de la extremidad distal de la tibia sobre la corredera astragaliana del flexor siguió el mismo movimiento de la tibia, corriendo fuertemente apretado contra la escotadura de la parte posterior del astrágalo que de este modo se volvió gradualmente más profunda.

Para adaptarse al desarrollo progresivo de este movimiento, el astrágalo fué modificando gradualmente su forma de una manera profunda; con el aumento en la extensión del movimiento antero-posterior de la tibia, la troclea del astrágalo se excavó en la misma dirección en su parte mediana, al mismo tiempo que el fondo de la

troclea y sus dos cóndilos, interno y externo, se volvieron de más en más convexos en la misma dirección antero-posterior hasta llegar á describir un medio círculo. En donde esta última evolución ha alcanzado su último límite de desarrollo es probablemente en el astrágalo del caballo.

En la corredera del flexor del borde posterior del astrágalo así ahondada, el tendón del flexor penetró más profundamente en el hueso, cubriéndose luego con el puente óseo que transformó la corredera en perforación. Por esta perforación, que en un principio fué de gran tamaño, conjuntamente con el tendón pasaba también una rama calcaneana de la arteria peroneal posterior.

Ya he dicho que con el avanzamiento gradual de la osificación fué disminuyendo el diámetro de la perforación, produciendo la atrofia del tendón y del dedo interno; he dicho igualmente, que la perforación siguió funcionando únicamente como transmisora de la rama vascular calcaneana, hasta que ésta desapareció también á su vez. Es pues también debido á esta desaparición gradual que encontramos la perforación en todos sus estadios de regresión.

El funcionamiento vascular de la perforación queda fuera de toda duda, pues habiendo hecho el corte de algunos astrágalos con perforación pequeña y en via de desaparecer, sobre las paredes de la perforación he podido constatar la presencia de otras perforaciones diminutas por las cuales penetraban en el hueso ramificaciones arteriales mucho más pequeñas.

En las fases progresivas de la formación de la perforación, el canal que la forma quedaba á descubierto durante la juventud; el puente recién empezó á formarse cuando los individuos se aproximaban á la edad adulta. De esto resulta que en algunos casos el puente óseo pudo formarse adelante del tendón aprisionando únicamente la rama arterial calcaneana, mientras que el tendón del flexor quedaba libre detrás del puente, formándose sobre éste una nueva corredera. Con este cambio esos animales quizás evitaron su extinción y conservaron además en su pleno desarrollo y funcionamiento el dedo interno del pie.

La desaparición de la perforación como pasaje transmisor de la rama arterial fué debida al cambio de forma de la troclea; con el aumento de la convexidad antero-posterior de la troclea aumentó la extensión del movimiento antero-posterior de la tibia que en algunos casos avanzó hasta sobre una parte del puente que se extendía detrás de la perforación. La parte posterior de la extremidad distal de la tibia en su movimiento hacia atrás corría por enci-

ma de la rama arterial calcaneal comprimiéndola y desviándola gradualmente hacia el lado externo hasta que se atrofió por completo, siguiendo á esta atrofia la obliteración de la perforación.

En otros casos, la perforación se encuentra en el centro de una depresión ó fosa con inserciones ligamentarias que reforzaban los ligamentos de la cápsula articular tibio-astragalina. Por fin, en algunos géneros, como los casos mencionados de *Otaria* y *Homalodotherium*, la perforación obliterándose en su extremidad distal, la parte proximal considerablemente ensanchada se transformó en una fosa exclusivamente ligamental.

Quiere decir, que la perforación astragalina en los mamíferos no es un carácter primitivo en la acepción absoluta de este término, sino más bien un carácter de alta especialización que apareció independientemente sobre grupos distintos y en épocas diferentes.

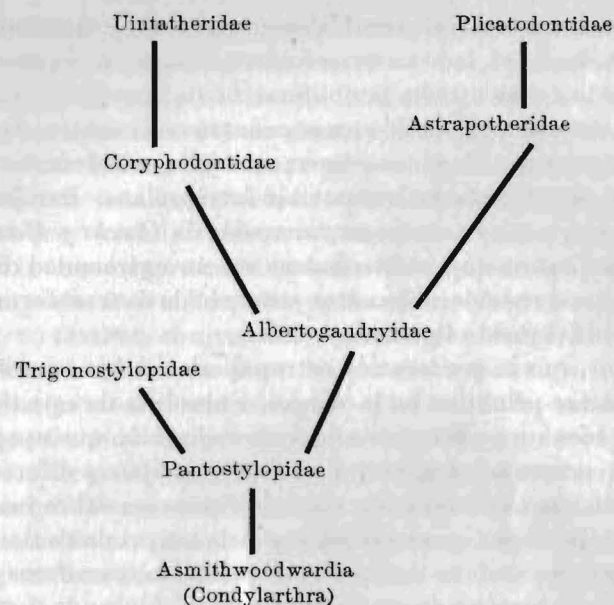
La razón de que la perforación sea más frecuente sobre los mamíferos de los últimos tiempos cretáceos y de los primeros tiempos terciarios, es que entonces todos ó casi todos los mamíferos eran pentadáctilos y plantígrados, y la perforación sólo pudo desarrollarse en animales que conservaban el dedo interno del pie; el estado plantígrado y la presencia de cinco dedos en cada pie, son los verdaderos caracteres primitivos.

Como comprobante de los razonamientos y deducciones que preceden, voy á hacer una rápida revisión de los principales grupos en los cuales se ha desarrollado una perforación astragalina.

Amblipodos.

En mi último trabajo de investigaciones de morfología filogenética sobre las muelas superiores de los ungulados¹ he demostrado de una manera muy clara la relación y la descendencia de las familias que componen este orden; sin embargo, para mayor inteligencia de los datos que voy á exponer reproduzco á continuación la representación gráfica y sintética que en esa ocasión di de la disposición de las familias de este orden, agregando la de los *Platodontidae*, cuya posición no era entonces conocida.

¹ AMEGHINO F. *Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés*, en *Anal. Mus. Nac. de Buenos Aires*, ser. 3ª, t. III, p. 391, a. 1904.



Es dudoso si los Pantostilopídeos deben ya incluirse en los Amblipodos ó si, al contrario, deben todavía conservarse entre los Condilartros. En todo caso, el tipo del astrágalo es el de los Condilarthros (fig. 5) con troclea poco excavada y una cabeza articular sostenida por un cuello muy largo.

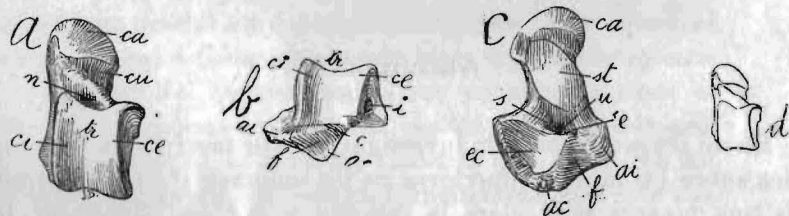


Fig. 5. *Pantostylops* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás, y *c*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural; *n*, fosita basal del cuello; *i*, fosita del ligamento astrágalo-peroneano; las demás letras como en las figuras precedentes; *d*, la misma pieza vista de arriba, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense inferior).

Esos pequeños astrágalos no tienen vestigios de perforación. Detrás de la parte posterior de la troclea sigue una prolongación bastante extendida en la que hay una fuerte corredera *f* destinada al tendón del flexor del dedo interno, demostrando que esos

animales eran pentadáctilos. Entre la parte ósea que lleva la corredera y la troclea, no hay vestigios de la perforación ni ningún surco transversal que pueda indicar que la parte ósea que lleva la corredera se haya formado por medio de un puente; de esto deducimos, que en los antecesores de este grupo nunca hubo perforación. Vistos de abajo, la entrada posterior *e* del surco del seno del tarso que conduce á la perforación nutritiva *u* se abre detrás en la misma dirección de la corredera. Todos estos son caracteres primitivos.

A partir de este tipo primitivo, que sólo comprende animales sumamente pequeños, las principales modificaciones que se han producido, de acuerdo con el aumento enorme del peso del cuerpo y la conservación del estado plantigrado más ó menos perfecto, son: 1.º Un acortamiento gradual de la cabeza del astrágalo y del cuello que la soporta. 2.º Un aplastamiento gradual de la troclea, que se volvió menos convexa de adelante hacia atrás y menos ex-



Fig. 6. *Trigonostylopidae* indeterminado, de tamaño muy pequeño. Astrágalo derecho, visto de arriba en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

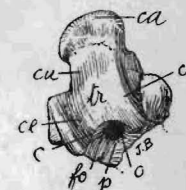


Fig. 7. *Trigonostylops minimus* Amgh. Astrágalo izquierdo visto de arriba en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

cavada longitudinalmente en el medio, hasta que en los últimos representantes es absolutamente plana en todas direcciones.

Una primera línea, desprendida de los Pantostilopídeos, conduce á los Trigonostylopídeos. El astrágalo que es de tamaño mucho mayor, en relación con la talla notablemente mayor de los representantes de este grupo, se ha vuelto también más deprimido, con la troclea *tr* menos excavada y menos convexa de adelante hacia atrás; el cuello *c* que soporta la cabeza articular se ha acortado de una manera considerable, mientras que la corredera del flexor *f* se ha ahondado, tomando la forma de un canal (fig. 6). En el ejemplar un poco más grande de *T. minimus* (fig. 7) el canal de la corredera del flexor se ha cubierto con un puente *p*, transformán-

dose en una perforación *o* de tamaño relativamente considerable que se abre en el fondo de una depresión *fo* de tamaño mayor y hacia el lado interno de ésta. Por el diámetro de la perforación y por su forma se conoce que funcionaba como transmisora del tendón, pero se encontraba ya en vía de reducción, como lo demuestra la gran depresión que la rodea, que empezaba á funcionar como fosa ligamental; como carácter correlativo es natural que también debía encontrarse en vía de atrofia el dedo interno.

En las especies de mayor tamaño, como *Trigonostylops Wortmani*, p. ej.: el astrágalo se ha vuelto todavía más deprimido, con la troclea más plana en dirección transversal y más convexa de adelante hacia atrás. Desgraciadamente no conozco ningún ejemplar perfecto; al más completo de los que poseo (fig. 8) le falta la parte posterior, pero existe la región en que se abre la perforación *o* y se ve que ésta es muy pequeña. La fosa ligamental ha desapareci-

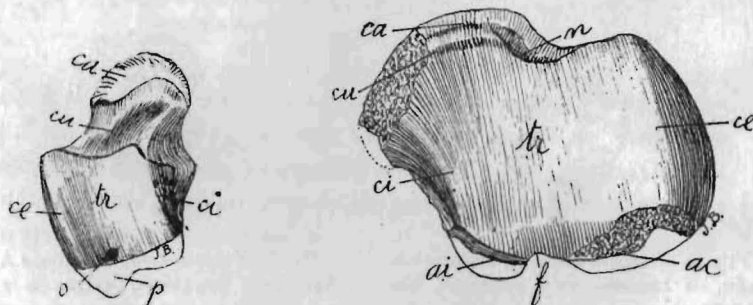


Fig. 8. *Trigonostylops Wortmani* Amgh. Astrágalo izquierdo, visto de arriba en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

Fig. 9. *Albertogaudrya unica* Amgh. Astrágalo derecho, visto de arriba en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense superior).

do y la troclea se ha extendido sobre el mismo puente restringiendo la perforación de tal modo que sólo podía funcionar como simple pasaje de la rama arterial. Es evidente que á la atrofia del tendón siguió la desaparición del dedo interno. Este cambio de conformación probablemente impidió que esos animales pudieran adaptarse á nuevas condiciones y así se explicaría el por qué las diferentes especies de este grupo se extinguen todas más ó menos á un mismo tiempo sin dejar descendientes que pasaran á otras épocas.

La línea principal de los Amblipodos es la que conduce á la familia de los *Albertogaudryidae*, la cual dió origen, por un lado á los *Astrapotheridae* y sus sucesores los *Plicatodontidae*, y por el otro á los *Coryphodontidae* y sus descendientes los *Uintatheridae*.

El astrágalo de *Albertogaudrya* (fig. 9) es ya muy especializado y se encuentra ya muy lejos de su punto de partida. La cabeza articular *ca* se ha acortado de tal modo que apenas sobresale adelante del cuerpo del hueso; del cuello *cu* y de la fosa basal *n* del mismo sólo quedan vestigios; la troclea *tr* es ancha y plana. De la perforación astragaliana no hay absolutamente ningún vestigio; la corredera *f* del tendón flexor que afortunadamente se

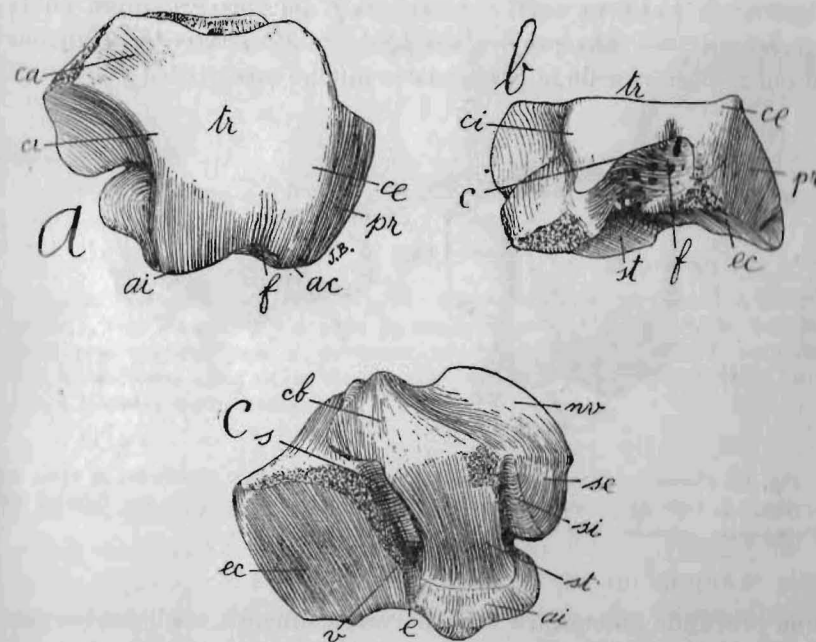


Fig. 10. *Liarthrus Copei* Amgh. Astrágalo derecho; a, visto de arriba; b, visto de atrás; y c, visto de abajo, reducido á una mitad del tamaño natural. *se*, superficie articular para el hueso tibial; *si*, surco ligamental entre la faceta sustentacular y la faceta del tibial. Las demás letras como en las figuras precedentes. Cretáceo el más superior de Patagonia (pyrotheriense).

conserva perfecta, ocupa la posición normal entre ambas protuberancias (*ac*, *ai*) destinadas á las inserciones ligamentarias con el calcáneo y es de borde delgado.

Esta forma de astrágalo en su conformación general se ha con-

servado igual en todos los Amblipodos de la Argentina, tanto de la familia de los *Albertogaudryidae* como en las más recientes de los *Astrapotheridae* y de los *Plicatodontidae*. Los cambios de forma más notables son precisamente los que se refieren á las modificaciones que ha experimentado la corredera del flexor que se volvió gradualmente más profunda hasta transformarse en una perforación.

En la figura 10 está representado el astrágalo de *Liarthrus Copei* del cretáceo el más superior de Patagonia. La troclea es más plana que en el de *Albertogaudrya* y no queda ningún vestigio visible del cuello ni de su fosita basal. La faceta articular *nv* para el navicular, viene á quedar debajo de la región indicada en la figura con las letras *ca*. La corredera *f* del flexor penetra en la troclea un poco más que en el astrágalo de *Albertogaudrya*; además el borde posterior de la corredera es mucho más grueso y presenta

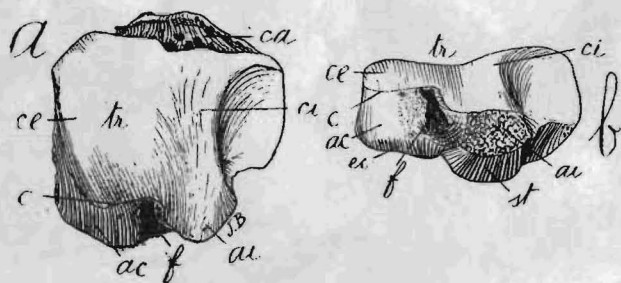


Fig. 11. *Parastrapotherium ruderarium* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *b*, visto de atrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Eoceno inferior de Patagonia (colpodonense).

una profunda escotadura cortada verticalmente, con grandes perforaciones vasculares que penetran en el hueso y demuestran que la rama arterial que acompañaba el tendón había aumentado considerablemente de importancia.

En los Astrapoterios de la base del eoceno, como por ejemplo *Parastrapotherium ruderarium* (fig. 11), esta misma escotadura es más angosta pero mucho más profunda y próxima á cerrarse; es posible que con la edad en algunos individuos se transformara en una perforación perfecta; la parte superior y más profunda de la hendidura parece que empezaba á funcionar como fosa ligamental.

Esto último es lo que seguramente ha sucedido con los Astrapo-

terios del eoceno superior. A pesar de que los restos de estos animales abundan en las capas de la formación santacrucense, los astrágalos son tan sumamente raros que no conozco hasta ahora más que un solo ejemplar y procedente de un individuo muy joven. Con todo, esta pieza (fig. 12) basta para indicarnos un cambio notable en la posición del pie. En las formas cretáceas de la época del *Notostylops*, el pie era netamente plantigrado y la fíbula descansaba sobre el calcáneo por medio de una faceta muy ancha. En los géneros más recientes del horizonte pyrotheriense y de la base del eoceno, la faceta fibular del calcáneo es pequeña y á veces

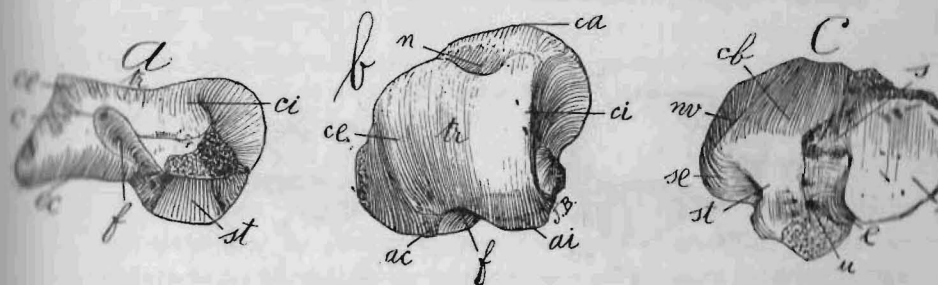


Fig. 12. *Astrapotherium magnum* (Ow.) Amgh. Astrágalo izquierdo: *a*, visto de atrás; *b*, visto de arriba, y *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural; *nv*, faceta articular para el navicular; *cb*, faceta articular para el cuboides. Las demás letras como en las figuras precedentes. Eoceno superior de la Patagonia Austral (santacrucense).

falta completamente. En el género *Astrapotherium* de la formación santacrucense, el calcáneo no presenta ningún vestigio de la faceta fibular, y el astrágalo muestra la faceta fibular que se pierde mucho antes del borde inferior del hueso; con este cambio de conformación se produjo otro en la posición del pie que ya no era plantigrado perfecto sino semidigitigrado. Este cambio en la posición del pie produjo el ahondamiento de la escotadura posterior *f* del astrágalo que, como lo muestra la figura, tiene la forma de un canal profundo, el cual en los individuos adultos seguramente se cubría con un puente.

En la Argentina el último representante de esta línea es *Plicatodon perrarus* (fig. 13), pero es tan diferente de los antiguos Astrapoterios que constituye el tipo de una familia distinta. El espacio de tiempo que separa este género de los Astrapoterios de la forma-

ción santacruceña es enorme y debemos suponer que entre ambos géneros hay una cantidad de formas intermediarias que permanecen completamente desconocidas. El astrágalo de *Plicatodon* es muy deprimido, de troclea absolutamente plana en todas direcciones y con su diámetro transverso una mitad mayor que el diámetro longitudinal. En su parte posterior y en su posición normal muestra una perforación astragaliana de diámetro relativamente considerable, lo que no impide que se encuentre en su período de regresión, pues no perfora el hueso de parte á parte y no desempeñaba ya otra función que la de perforación vascular nutritiva del astrágalo.

Una evolución paralela absolutamente igual observamos en los

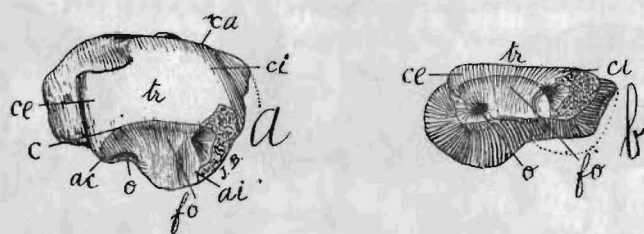


Fig. 13. *Plicatodon perrarius* Amgh. Astrágalo izquierdo: *a*, visto de arriba, y *b*, visto de atrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Formación pampeana de Buenos Aires.

Amblipodos norteamericanos. Las formas más antiguas que constituyen la familia de los *Coryphodontidae*, por la conformación del pie coinciden fundamentalmente con los *Albertogaudryidae* y los más antiguos representantes de la familia de los *Astrapotheridae*; eran como estos plantígrados, con el peroné que asentaba sobre el calcáneo y el astrágalo sin perforación, pero ésta se formaba en algunos individuos ó en algunas formas más especializadas, siguiendo idénticas etapas que en los géneros argentinos; en unos y otros la perforación empezó por un ahondamiento de la corredera y se completó con la formación de un puente óseo encima de ésta.

El astrágalo de *Coryphodon lobatus*, p. ej. (fig. 14), coincide en un todo con el de *Liarthrus Copei* (fig. 10); además en ambos géneros la escotadura *f* del flexor es casi absolutamente igual, no apercibiéndose otra diferencia notable que la de que en *Coryphodon* es un poco más oblicua ó inclinada hacia atrás y hacia abajo, mientras que en *Liarthrus* es casi vertical. Tanto cuanto puedo juzgar por

el molde, la pared de la corredera del astrágalo del género norteamericano muestra, como el de Patagonia, varios agujeros vasculares de tamaño relativamente considerable.

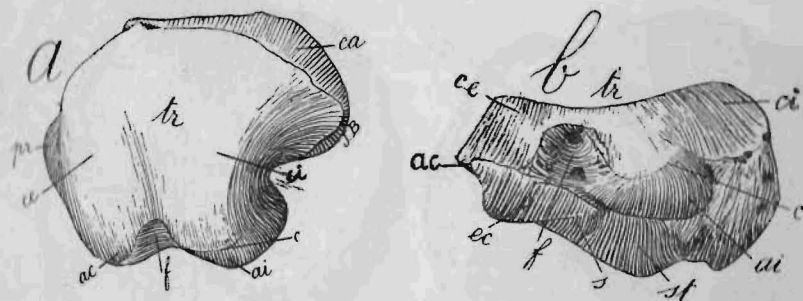


Fig. 14. *Coryphodon lobatus* Cope. Astrágalo izquierdo: *a*, visto de arriba, y *b*, de atrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Eoceno inferior del Wyoming (Wasatch).

Coryphodon radians (fig. 15) pasa por un estadio de evolución comparable al de *Parastrapotherium ruderarium* (fig. 11); la corredera se ha ahondado de tal modo que en su parte inferior forma

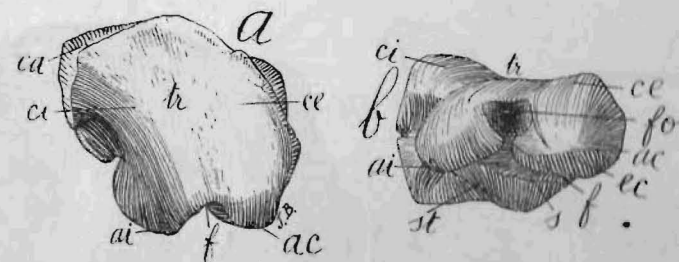


Fig. 15. *Coryphodon radians* Cope. Astrágalo derecho: *a*, visto de arriba, y *b*, visto de atrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Eoceno inferior (Wasatch) de Wyoming.

como una entalladura, mientras que la parte superior se ha enanchado y ahondado de manera á constituir una fosa ligamental; es también posible que en algunos individuos ó con la edad muy avanzada, la entalladura inferior se cubriera con un puente óseo, transformándose en una perforación perfecta.

Los *Uintatheridae* descienden de los *Coryphodontidae* y son por consiguiente de edad más reciente que éstos. Los cambios en la

posición del pie son perfectamente comparables y paralelos á los que experimentaron los *Astrapotheridae* al separarse de los *Alber-*

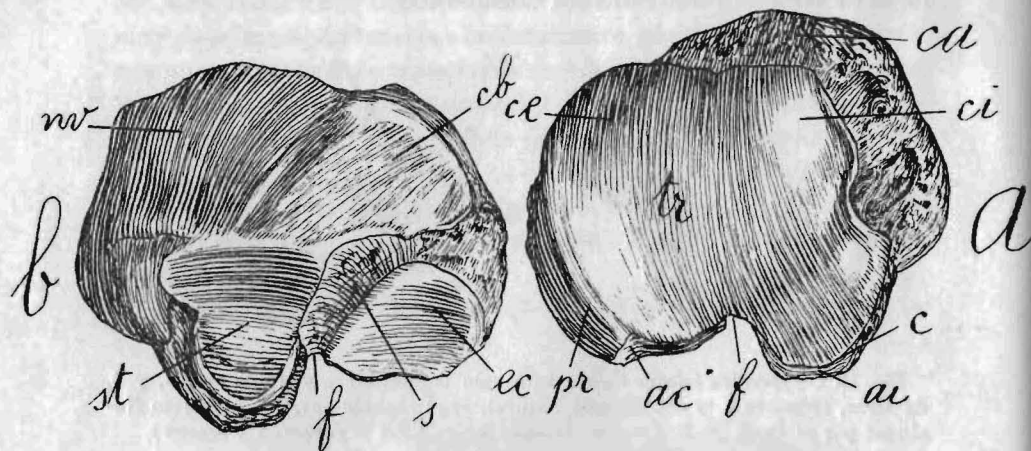


Fig. 16. *Tinoceras ingens* Marsh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *b*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{5}$ del tamaño natural. Eoceno (Bridger) de Wyoming.

togaudryidae. Los *Coryphodontidae* eran plantígrados imperfectos, con una tendencia ya bastante acentuada á transformarse en semi-

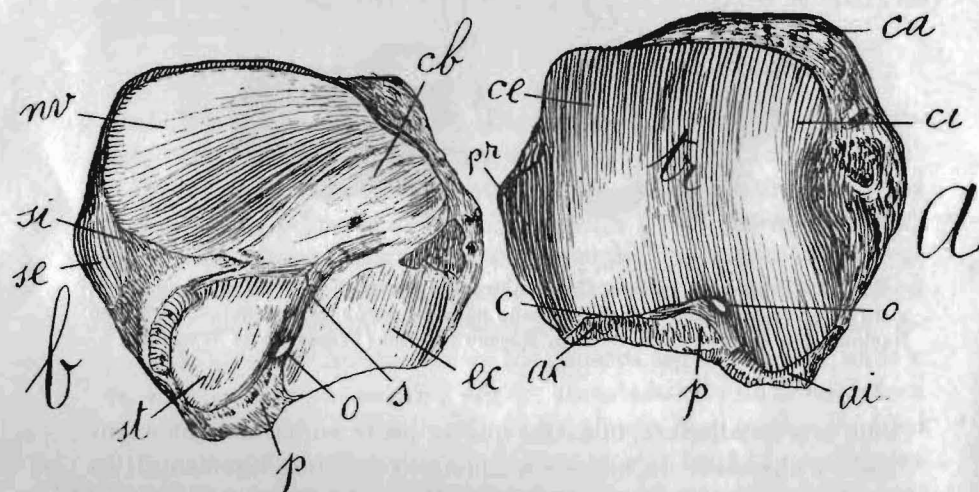


Fig. 17. *Uintatherium laticeps* (Marsh). Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *b*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{5}$ del tamaño natural. Eoceno de Wyoming.

digitígrados, y el peroné se articulaba con el calcáneo. En los *Uintatheridae*, á lo menos en los géneros más especializados, el

peroné había perdido todo contacto con el calcáneo y el pie era digitígrado más ó menos perfecto. De acuerdo con estos cambios, la corredera *f* del flexor se volvió más profunda y en la mayor parte de los individuos se encuentra transformada en una perforación perfecta.

Las figuras adjuntas, 16 y 17, reproducidas de la gran mono-

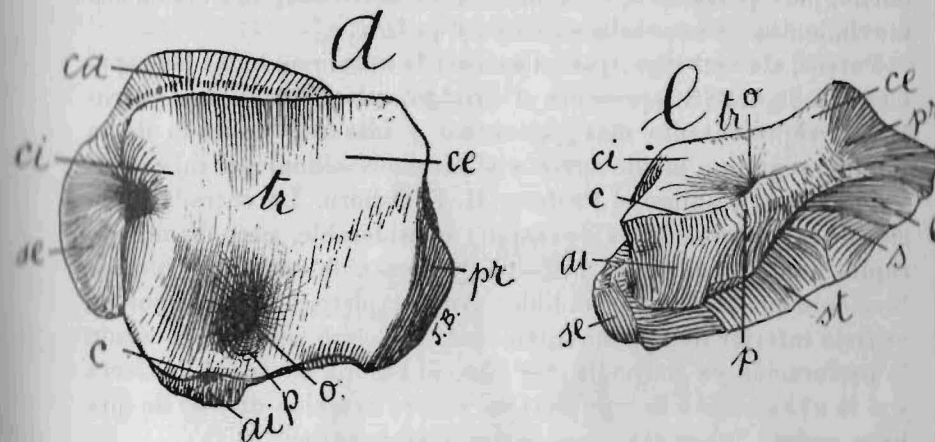


Fig. 18. *Uintatherium mirabile* (Marsh). Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, *b*, visto de atrás, *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{5}$ del tamaño natural. Eoceno (Bridger) Wyoming.

grafía de Marsh sobre los Dinocerata, son particularmente instructivas. La figura 16 representa el astrágalo de *Tinocera ingens*, mostrando en su parte posterior la corredera *f* del flexor en forma

de canal profundo. La figura 17 representa el astrágalo de *Uintatherium laticeps* mostrando la misma corredera ó canal del flexor cubierta por un puente óseo *p* y transformada en una perforación o perfecta; esta perforación es de diámetro relativamente considerable y podía dar paso al tendón con facilidad.

El puente que se extiende detrás de la perforación es bastante ancho, pero permanece bien distinto de la troclea; la tibia en sus movimientos no avanzaba encima del puente.

Parece, sin embargo, que no sucedía lo mismo en todas las especies. La figura 18 representa el astrágalo de *Uintatherium mirabile*, el representante más gigantesco y más especializado de la familia, según un molde enviado al Museo Nacional por mi distinguido colega y amigo el Profesor H. F. Osborn. La entrada superior de la perforación es de tamaño considerable, pero disminuye rápidamente de diámetro tomando la forma de embudo y probablemente no atravesaba el hueso por completo, ó lo hacía por un orificio inferior de tamaño diminuto¹. Es claro que en ese estado la perforación ya no podía dar paso al tendón en forma perfecta y si la obliteración es completa se vuelve también dudoso de que haya podido funcionar como perforación vascular.

En este astrágalo, el carácter que más me llama la atención es el de que la superficie de la troclea articular se extiende mucho más atrás de la perforación, y puede decirse que sobre toda la extensión del puente. La tibia en su movimiento hacia atrás pasaba por encima de la perforación *o* y hacía presión sobre el tendón flexor y la rama arterial calcaneal desviándolos hacia atrás; éstos á su vez empujados por la tibia hacían presión sobre el puente *p* produciendo en éste una depresión que de la perforación se extiende hacia atrás para terminar en la base de la protuberancia *ai* que servía de punto de inserción al ligamento interno que unía el astrágalo al calcáneo.

La extensión hacia atrás de la superficie de la troclea articular parece que también está en relación con la desaparición de la parte posterior del surco del seno del tarso, y la confluencia y fusión en esa región de las dos facetas articulares que descansan sobre el calcáneo.

Esta obliteración de la perforación é invasión del puente por la

¹ El molde no me permite determinar si se trata de una obstrucción debida á la ganga sedimentaria, ó si por el contrario se trata de una verdadera obliteración del orificio inferior, pero me inclino á creer esto último.

troclea es claro que debe haberse producido gradualmente con la edad, pues en los individuos jóvenes la perforación debía ser perfecta y funcional y el puente bien distinto. Marsh ha publicado el dibujo de un astrágalo de esta misma especie (fig. 19) que difiere por la troclea que no se extiende detrás de la perforación sino que presenta atrás una escotadura en la forma primitiva anterior á la aparición del puente, escotadura que constituye el borde ó pared anterior de la perforación. La perforación se encuentra en vía de obliterarse, pero el puente no presenta vestigios de la formación de una nueva corredera del tendón. Este ejemplar, por los caracteres expuestos y también por su menor tamaño, es evidente que procede de un individuo más joven que el de la figura 18. En estos

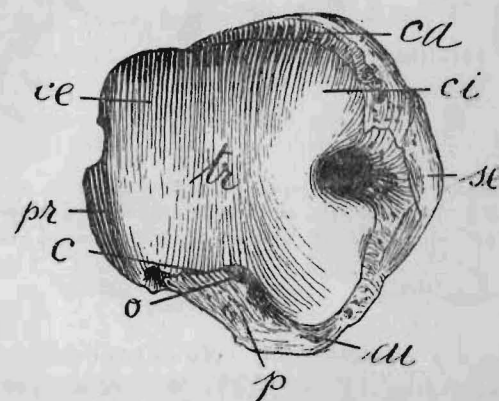


Fig. 19. *Uintatherium mirabile* Marsh. Astrágalo izquierdo, visto de arriba, según Marsh, reducido á $\frac{2}{5}$ del tamaño natural. Eoceno (Bridger) de Wyoming.

animales, además del mayor movimiento antero-posterior de la extremidad inferior de la tibia, otra causa concurrente á la obliteración de la perforación fué sin duda el gran aumento de talla y el crecimiento rápido que aprisionaron el tendón y la rama arterial produciendo su atrofia y desaparición.

Es el más alto grado de especialización alcanzado por los Amblipodos, y es presumible creer que esa atrofia y desaparición del flexor, etc., aceleró la extinción de esos gigantes, esto es, si ella no fué la causa inicial y única de esa extinción.

Antes de abandonar este grupo voy á agregar todavía algunas palabras sobre la filogenia de los Amblipodos norteamericanos, cuyo origen se pretende buscar en los *Pantolambdidae*. La descen-

dencia de los *Uintatheridae* de los *Coryphodontidae* no es dudosa, pero no sucede lo mismo con la pretendida transformación de los *Pantolambdidae* en *Coryphodontidae*.

Es pues muy importante el hecho de que las deducciones á que conduce el estudio de la perforación astragaliana concuerdan en un todo con aquellas á que me había conducido el estudio de la dentadura¹.

En *Pantolambda* el astrágalo (fig. 20) es invariablemente perforado; en los *Coryphodontidae* la perforación es rara, mientras que

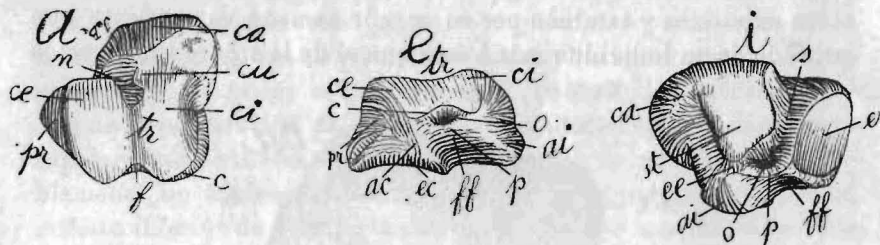


Fig. 20. *Pantolambda bathmodon* Cope. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, en tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el prof. H. F. Osborn. Base del eoceno (torrejonense) de Nuevo México.

es frecuente en los *Uintatheridae*. No es probable ni creible que los *Coryphodontidae* hayan perdido la perforación para más tarde volverla á adquirir bajo la forma de *Uintatheridae*, pues es una evolución regresiva absolutamente imposible, de donde deduzco que los *Pantolambdidae* no pueden ser los antecesores de los *Coryphodontidae*.

Además, en los astrágalos de *Pantolambda* la perforación está colocada en una posición muy distinta y sólo daba paso á la rama arterial, pues el tendón del flexor se había formado una nueva corredera ff sobre la parte posterior é inferior del puente. De esta nueva corredera ff no hay absolutamente el menor vestigio, ni en los *Coryphodontidae* ni en los *Uintatheridae*; no la tienen ni la tuvieron sus antecesores, prueba decisiva de que los *Pantolambdidae* no son los antecesores de los Ambliopodos, ni tienen con ellos ninguna relación.

¹ AMEGHINO F. *Recherches de Morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés*, en *Anal. Mus. Nac. de Buenos Aires*, serie 3ª, t. III, pp. 356 á 372, n. 1904.

Ancilopodos.

Este orden de ungulados de caracteres primitivos ha dejado numerosos representantes en todos los terrenos fosilíferos de la Argentina, á partir de la época del *Notostylops* hasta la formación santacruceña. Siguiendo el desarrollo de esa línea se constata que las formas más antiguas, más pequeñas y más generalizadas poseen un astrágalo sin perforación. En las formas de los últimos tiempos cretáceos, el astrágalo es constantemente perforado. En las formas terciarias de mayor tamaño y más especializadas, la perforación disminuye de diámetro y en los últimos representantes ya no funciona sino como simple fosa ligamental.

El astrágalo de *Prostylops typus* (fig. 21) del notostylopense inferior representa una de las formas más primitivas de este grupo.

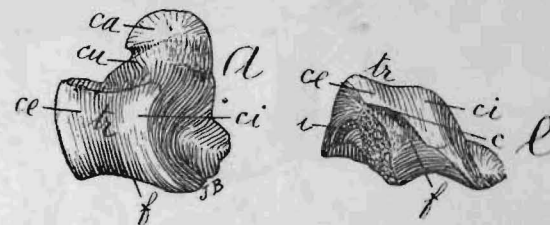


Fig. 21. *Prostylops typus* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense inferior).

Es de cuerpo corto y muy ancho, de cabeza articular pequeña y con la escotadura que forma el cuello poco acentuada. La troclea articular es igualmente corta y ancha, poco convexa en dirección antero-posterior y sin excavación en el medio ó apenas acentuada. Atrás, el cuerpo del astrágalo se presenta como truncado transversalmente sobre la misma línea c del límite posterior de la troclea, formando un borde muy grueso, en el cual se ve la corredera f del flexor, que es muy ancha y bastante profunda, pero no hay ningún vestigio de la perforación. En su conformación general, el astrágalo de este género es bastante parecido al de muchos condilartros.

Proasmodeus armatus del horizonte astraponotense, es un animal considerablemente mayor que *Prostylops* y, por consiguiente, de astrágalo más grueso en proporción. El cuello c que soporta la ca-

beza del astrágalo (fig. 22) se ha vuelto más ancho y más depri-
mido. La troclea *tr* se conserva igualmente poco convexa de adelan-
te hacia atrás y poco excavada en el medio. Las diferencias notables

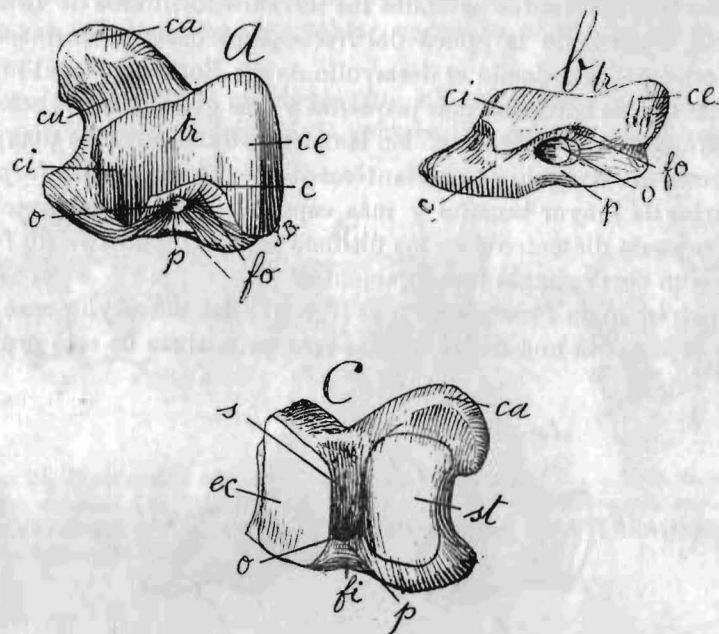


Fig. 22. *Proasmodeus armatus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás, y *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (astrapnotense).

con el del género anterior aparecen en la parte posterior. Acá la
corredera del flexor en su borde súpero-posterior *c* se ha conser-
vado idéntica como en *Prostylops*, pero más abajo del borde supe-
rior de la troclea se ha vuelto más profunda y se ha cubierto
con el puente óseo *p* que la ha transformado en la perforación *o*.
El puente es angosto y delgado, lo que demuestra que se encuen-
tra en el principio de su formación. El tendón del flexor y la rama
arterial que pasaban por la corredera quedaron aprisionados en la
perforación, que es de tamaño considerable. El puente óseo pre-
senta en su parte inferior una pequeña acanaladura; es la correde-
ra inferior *fi* del flexor, producida por el tendón en su movimiento
recurrente hacia atrás al salir de la abertura distal de la perfora-
ción para ir á alcanzar la apófisis interna del calcáneo. En la en-

trada proximal de la perforación entre el puente *p* y el borde pos-
terior *e* de la troclea hay una gran depresión, indicada con las letras
fo, que empezaba á funcionar como fosa ligamental.

Esta es, puede decirse, la primera etapa de la perforación, que
luego se ha ido reduciendo y modificando en distintas direcciones.

En el astrágalo de *Proasmodeus exauctus* (fig. 23) el cuerpo del
hueso se ha vuelto bastante más convexo de adelante hacia atrás

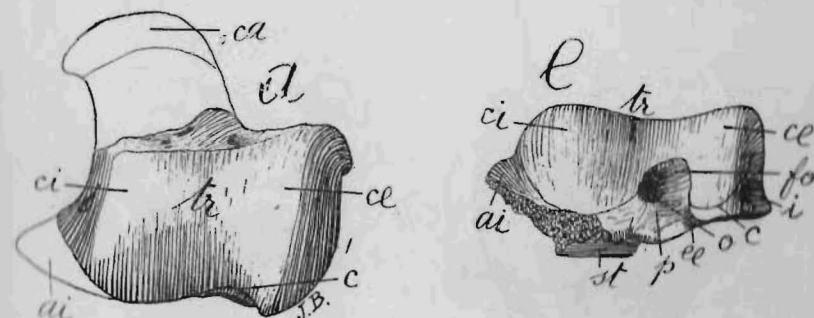


Fig. 23. *Proasmodeus exauctus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *b*, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (astrapnotense).

y la troclea un poco más excavada. La fosa ligamental *fo* está
mejor delimitada y ocupa una extensión más reducida pero es un
poco más profunda y su superficie muestra rugosidades de inser-
ción para ligamentos más fuertes. El diámetro de la perforación
ha disminuido un poco, pero era todavía funcional. El puente es
un poco más ancho y más grueso, con la superficie superior y pos-
terior con rugosidades para la inserción de ligamentos; abajo no
presenta vestigios de corredera inferior, lo que prueba que el puen-
te se prolongaba bastante más atrás del borde posterior de las
facetas articulares del calcáneo, de manera que el tendón del flexor
al salir de la perforación descendía directamente hacia abajo sin
efectuar movimiento recurrente hacia atrás. Debido á la mayor
convexidad antero-posterior del cuerpo del hueso, la troclea en su
parte posterior descende más hacia abajo de modo que la tibia en
su movimiento hacía presión sobre la rama vascular de la arteria
peroneal que penetraba en la perforación, desviándola hacia el
lado externo en donde se formó un pequeño canal *ec*.

Thomashuxleya rostrata (fig. 24) aunque de terrenos más antiguos había sobrepasado la etapa de evolución del género precedente. La reducción de la fosa ligamental es aun mayor, y la perforación ha tomado un aspecto infundibuliforme y se ha reducido de tal modo su diámetro que no es posible pudiera funcionar como transmisora del flexor; probablemente sólo daba paso á la rama arterial. El puente es muy ancho y muy grueso, constituyendo detrás de la perforación una expansión considerable, pero sobre la cual no se ve absolutamente ningún vestigio de corredera. Se de-

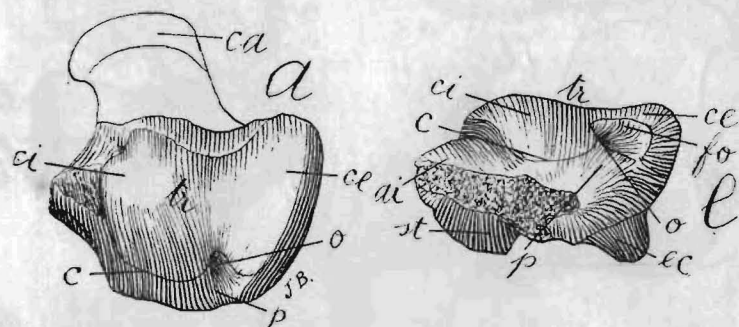


Fig. 24. *Thomashuxleya rostrata* Amgh. Astrágalo derecho; a, visto de arriba, y e, visto por detrás, reducido á $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

duce que en este animal y en los otros con astrágalo de forma parecida, el tendón del flexor estaba atrofiado y el dedo interno del pie era muy reducido ó completamente suprimido.

Es digna de notarse la circunstancia de que todas esas formas se extinguieran durante la época del notostylopense sin dejar descendencia en los terrenos más recientes. Las formas que persistieron pasando á las capas más superiores del cretáceo y á las del terciario antiguo, son aquellas en las cuales el tendón del flexor consiguió zafarse de la perforación formándose una nueva corredera sobre la parte posterior é inferior del puente. Entre estas formas hay dos grupos diferentes: en uno la perforación disminuye gradualmente de diámetro pero aumenta el de la fosa ligamental; en el otro la atrofia de la perforación coincide con la supresión de la fosa ligamental.

Como representante del primer grupo en el horizonte pyrotheriense encontramos el gigantesco *Asmodeus Osborni* (fig. 25). La cabeza articular es grande, convexa en forma de media bola, con

un cuello largo, ancho, deprimido y bien delimitado por grandes escotaduras laterales. En la troclea, comparada con la de *Proasmodeus* no hay modificaciones de importancia, pero no sucede lo mismo con la parte posterior del astrágalo detrás de la troclea que ha tomado una forma completamente distinta. Acá el hueso se ha prolongado hacia atrás de una manera extraordinaria debido á la formación de una parte suplementaria *p* detrás de la perforación. Sobre el lado interno la expansión lateral de *Proasmodeus* se ha

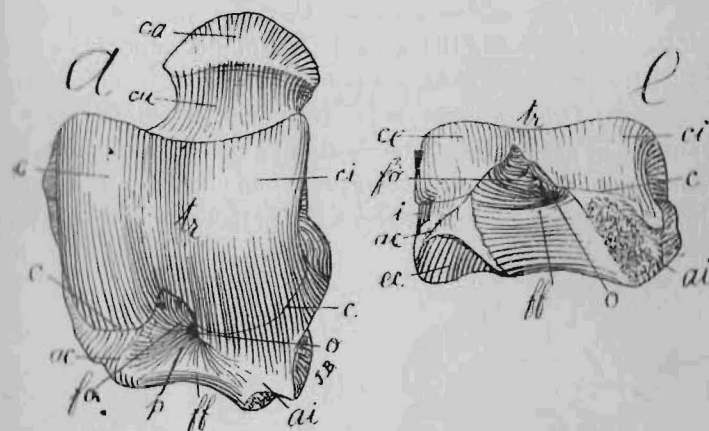


Fig. 25. *Asmodeus Osborni* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y e, visto por detrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Cretáceo el más superior de Patagonia (pyrotheriense).

achataado y ha sido sustituida por otra longitudinal *ai* destinada igualmente á la inserción del ligamento astrágalo-calcaneal. El puente *p* muy engrosado se ha extendido horizontalmente hacia atrás por un trecho considerable, restringiendo de tal modo la perforación *o* que ya no podía dar paso al tendón del flexor; esto es evidente, puesto que en la parte posterior del puente el tendón se ha formado una nueva corredera *ff*, muy ancha y de fondo bastante cóncavo. La perforación *o*, aunque de diámetro reducido y de aspecto infundibuliforme, atraviesa el hueso completamente volviendo á ensancharse en el lado opuesto que se abre en el canal del seno del tarso; luego era funcional, de modo que seguía dando paso á la rama calcaneal de la arteria peroneal posterior. La formación del gran puente óseo *p* en dirección horizontal, aumentó el espacio disponible para la fosa ligamental *fo*, que tomó una exten-

sión considerable y la forma de un triángulo cuya base la forma el borde posterior del puente y la cúspide penetra adelante en la troclea. La perforación *o* se encuentra colocada algo más atrás de la mitad del largo de la fosa sobre el borde interno de ésta. En el fondo de la fosa, además de las rugosidades destinadas á la inserción de los ligamentos, hay varias perforaciones vasculares, algunas de tamaño relativamente considerable.

Asmodeus Osborni por su tamaño gigantesco y otros varios caracteres representa una forma muy especializada que se extinguió sin dejar descendientes en los terrenos más recientes. Los representantes terciarios del mismo grupo descienden probablemente de otras especies más pequeñas y menos especializadas del mismo género; *Diorotherium* de las formaciones patagónica y santacrucense, debe ser el descendiente de una de esas especies.

El astrágalo de *Diorotherium egraegium* (fig. 26), presenta un notable parecido con el de *Asmodeus*. La perforación *o* había alcan-

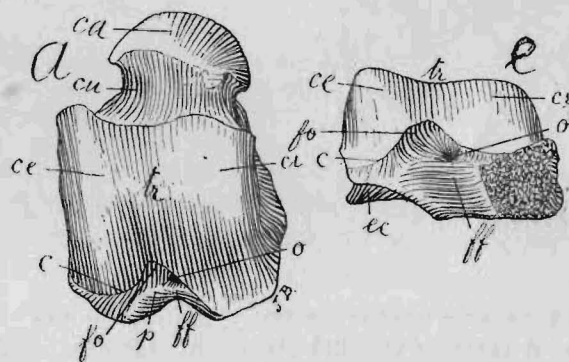


Fig. 26. *Diorotherium egraegium* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Eoceno superior de Patagonia (formación santacrucense).

zado el mismo grado de regresión y sólo funcionaba como transmisora de la rama arterial. El puente *p* es muy grueso, pero menos extendido hacia atrás que en el género precedente, aunque lleva una nueva corredera *ff* del flexor en la misma posición y de la misma forma. La fosa ligamental *fo* es más pequeña, menos profunda, no tan triangular y no penetra tanto en la troclea.

El astrágalo de *Homalodotherium* (fig. 27), último representante

de este grupo, en su forma general concuerda con el de *Diorotherium*, pero tiene el puente *p* casi tan extendido hacia atrás como en el de *Asmodeus*; la fosa ligamental *fo* es igualmente de gran tama-

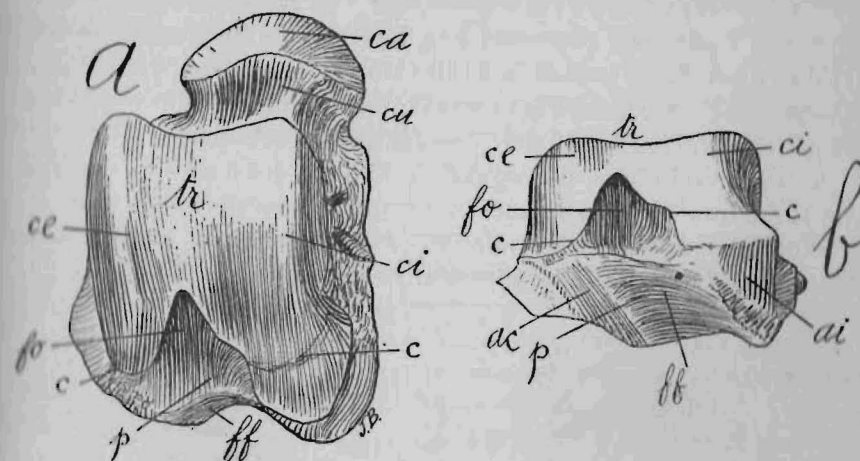


Fig. 27. *Homalodotherium Segoviae* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *b*, visto de atrás, y *c*, visto de abajo, reducido á $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Eoceno superior de Patagonia (formación santacrucense).

no, de forma triangular, muy extendida hacia adelante y todavía más profunda que en los dos géneros precedentes. Se distingue tanto de *Asmodeus* como de *Diorotherium* por la obliteración y desapa-

rición completa de la perforación; sin embargo, en algunos ejemplares se ven de ella pequeños vestigios bajo la forma de un agujero muy pequeño que no pasa al lado opuesto, de modo que sólo funcionaba como perforación vascular nutritiva del astrágalo.

En la desaparición de la perforación y su reemplazamiento por una fosa ligamental destinada á la inserción de ligamentos de refuerzo á los de la cápsula articular tibio-astragalina, *Homalodotherium* había alcanzado la misma etapa de evolución que atraviesa el género *Otaria* (fig. 1) entre los pinipedios actuales.

Los representantes del segundo grupo, en los cuales la atrofia de la perforación y la formación de una nueva corredera para el flexor coincide con la supresión de la fosa ligamental, todavía son poco conocidos y la determinación es algo incierta. La figura 28

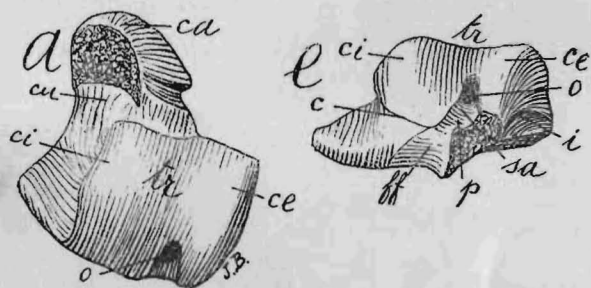


Fig. 28. *Thomashuxleya* Amgh., especie indeterminada. Astrágalo derecho; a, visto de arriba, y c, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

representa el astrágalo de un animal de este grupo, perteneciente al género *Thomashuxleya*, pero de especie indeterminada. En la conformación general se parece al de *T. rostrata* (fig. 24), pero se distingue por la perforación o que se encuentra en un grado de regresión más avanzado, por la ausencia de todo vestigio de la fosa ligamental y por la presencia de una nueva corredera ff para el flexor. La entrada proximal de la perforación es de contorno alargado de adelante hacia atrás y de dimensiones todavía regulares, pero la entrada opuesta (ó salida) es tan pequeña que apenas podía dar paso á una rama vascular. De la fosa ligamental no hay vestigios. La regresión de la perforación está en relación con el gran desarrollo del puente p, pero éste, en vez de extenderse horizontalmente hacia atrás como en *Homalodotherium* (fig. 27) y for-

mas parecidas, se extiende al contrario, hacia abajo, adquiriendo un espesor considerable que contribuye á dar al cuerpo del hueso una forma elevada y muy convexa de adelante hacia atrás. A pesar de la obliteración parcial de la perforación, esta especie conservaba el dedo interno perfecto, pues el tendón del flexor del mencionado dedo consiguió escurrirse de la perforación y formarse en la parte posterior del puente una nueva corredera ff, que da á esta parte del hueso una forma muy distinta de la que presenta en *T. rostrata*. La troclea ha invadido una parte del puente de modo que la tibia en su movimiento antero-posterior avanzaba bastante más atrás de la perforación haciendo presión sobre la rama arterial, la cual, en su prolongamiento recurrente, se excavó un surco arterial sa, corto pero profundo. Por otra parte, el flexor que desciende de arriba hacia abajo excavó la corredera ff correspondiente, en la misma dirección y precisamente á continuación del surco vascular, de donde resulta que la nueva corredera ff del tendón parece una continuación de la perforación o y del surco arterial sa.

El astrágalo de la fig. 29 es muy parecido al precedente pero de un animal mucho más pequeño y seguramente de la familia de los *Isotemnidae*. Acá también el puente p se ha extendido hacia abajo y

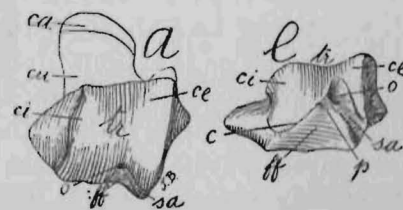


Fig. 29. Astrágalo de un *Isotemnidae* indeterminado; a, visto de arriba, y c, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

sobre él se ha formado una nueva corredera ff para el flexor, pero el surco arterial sa penetra en el hueso oblicuamente del lado externo hacia el interno y hacia adelante de manera que permanece completamente distinto é inconfundible con la corredera del flexor.

En otros géneros de la misma familia y de la misma época, las modificaciones producidas por la formación de la perforación y luego su regresión, son todavía más notables. En *Pleurostylodon* (fig. 30) la perforación o es de contorno perfectamente circular,

con su entrada superior ó proximal reducida á sólo un milímetro de diámetro, mientras que en su salida distal, tiene un diámetro cuatro veces mayor, precisamente la inversa de lo que sucede con el astrágalo de *Thomashuxleya*, representado en la fig. 28. El puente *p* ha tomado un desarrollo tan considerable que constituye casi

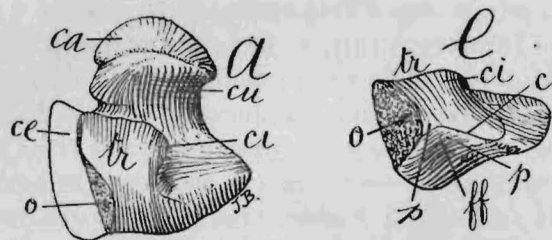


Fig. 30. *Pleurostylodon biconus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostyloense).

una mitad del tamaño del cuerpo del hueso habiéndose extendido tanto hacia atrás como hacia abajo, formándose sobre él una nueva corredera *ff* del flexor que ocupa su cara posterior; esta corredera baja al principio verticalmente para luego tomar una dirección oblicua hacia abajo y adelante. La osificación del puente avanzó hasta el mismo borde posterior de la cápsula tibio-astragalina y la tibia en su movimiento antero-posterior avanzó más atrás de la perforación *o* prolongando la extensión de la troclea *tr* sobre una parte considerable del mismo puente. Es á causa de esta misma elevación del puente en sentido vertical que la troclea se ha vuelto muy convexa de adelante hacia atrás, apareciendo la entrada proximal de la perforación en el medio del tercio posterior de la troclea, y casi en la parte más elevada.

Toxodontes.

En las formaciones antiguas los restos de verdaderos toxodontes empiezan á aparecer en la base del horizonte pyrotheriense. Desgraciadamente, en esas formaciones, los huesos de los pies, y principalmente los astrágalos, son muy raros. A esto agrégase otra dificultad, y es que el astrágalo de los Nesodontes es tan parecido al de los Leontinideos y al de los Notohippideos que cuando se en-

encuentran separados es hasta difícil determinar la verdadera familia á que pertenecen. Sin embargo, á pesar de las dificultades apuntadas, hay bastante material para seguir la evolución de este hueso en lo que á la perforación se refiere en algunas de sus principales fases.

El tipo de astrágalo predominante en las capas inferiores del piso pyrotheriense es el representado en la figura 31. Es de cuerpo deprimido, de cabeza corta y troclea poco excavada. En la parte posterior la troclea *tr* termina en un borde cóncavo representando

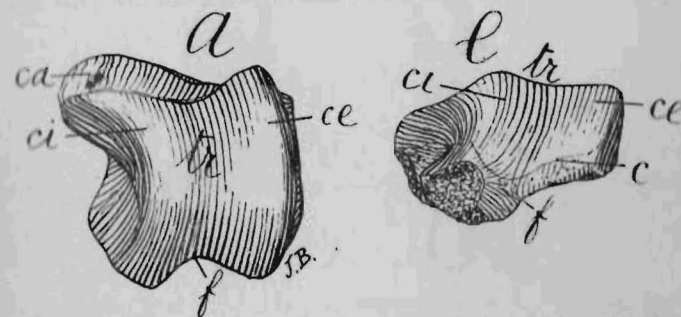


Fig. 31. Astrágalo derecho de un *Nesodontidae*? indeterminado. *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

una ancha escotadura *f* que coincide con el borde posterior del cuerpo del hueso y corresponde á la corredera primitiva del flexor. En el astrágalo de *Pronosodon robustus* (fig. 32) esta escotadura pos-

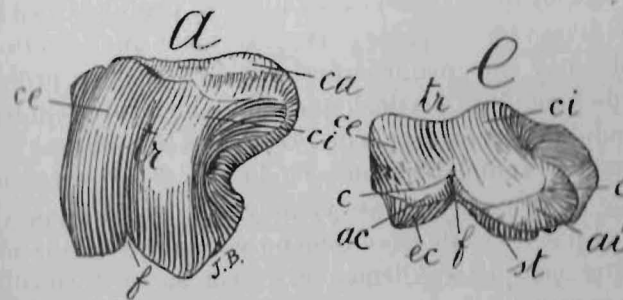


Fig. 32. *Pronosodon robustus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

terior *f* es más angosta y más profunda, tomando la forma de una hendidura que penetra en la troclea en forma de cuña.

Si esta hendidura se cubriera atrás con un puente óseo se transformaría en una perforación, y es lo que sin duda ha sucedido con algunas especies del género *Proadinothierium* que se extiende desde las capas cretáceas del horizonte pyrotheriense hasta las capas terciarias del colpodonense. Seguramente *Proadinothierium* no desciende de *Pronosodon*, pero el astrágalo de su antecesor directo debía tener atrás una hendidura profunda como en el de este último género. Esto se desprende claramente del examen del astrágalo de *Proadinothierium leptognathum* (fig. 33) del mismo horizonte. El cuerpo del hueso es más alto, considerablemente más angosto,

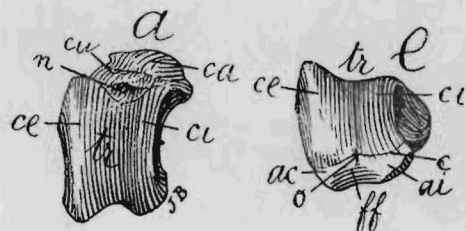


Fig. 33. *Proadinothierium leptognathum* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a los $\frac{4}{5}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

con la troclea *tr* más excavada, mucho más convexa de adelante hacia atrás, y con el cóndilo externo *ce* considerablemente más angosto y más prominente que el interno *ci*. La cabeza articular *ca* es más larga y precedida de un cuello *cu* con una fosa profunda *n* en la base. Mirando el hueso por su parte posterior, vemos que á continuación de la troclea hay una pequeña perforación angosta y profunda *o*, en forma de hendidura vertical, que indudablemente representa la misma hendidura del astrágalo de *Pronosodon* (fig. 32) acá cubierta por el puente. Indudablemente, en lo que á la perforación se refiere, esta especie encuéntrase ya muy lejos de su punto de partida, pues el puente es de gran tamaño y ha obliterado la perforación casi por completo. Además, el flexor se ha formado en la parte posterior del puente una nueva corredera *ff*, probando así que se trata de un animal provisto de 5 dedos y por consiguiente genéricamente distinto de *Adinothierium* que sólo tiene 3.

En *Proadinothierium Muensteri* del horizonte colpodonense, el astrágalo (fig. 34) es de cuerpo todavía más angosto, con el cóndilo externo *ce* más comprimido y más saliente y la cabeza más pro-

longada hacia adelante. Mirando el hueso por su parte posterior, á continuación de la troclea *tr* ya no se ve ningún vestigio de la perforación, pero existe el surco transversal *sa* que forma el límite de la troclea y la separa del puente *p*; este último conserva el tama-

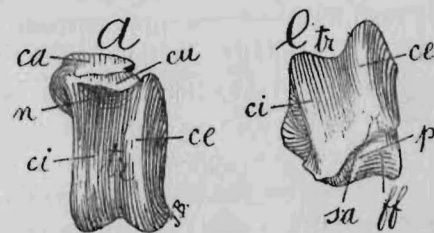


Fig. 34. *Proadinothierium Muensteri* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Eoceno inferior (colpodonense) de Patagonia.

ño considerable que tiene en la especie anterior y con la nueva corredera *ff* del flexor todavía más larga, lo que prueba que también conservaba el dedo interno.

El sucesor de *Proadinothierium* es *Adinothierium* que aparece en las capas superiores de la formación patagónica (horizonte astra-

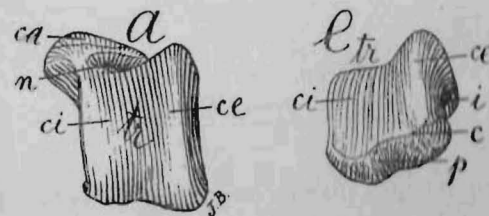


Fig. 35. *Adinothierium ovium* (Ow.) Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

pothericulense) y adquiere su mayor desarrollo en las capas superiores de la formación santacrucense (horizonte santacrucense), pero sólo conocemos el astrágalo de las especies de este último horizonte. En *Adinothierium* (fig. 35) este hueso, generalmente de cuerpo más ancho y más aplastado, se distingue también por la

obliteración completa de la perforación y la desaparición del surco transversal que separa el puente de la troclea. El puente *p* se ha vuelto más pequeño, formando aparentemente una simple continuación de la troclea; además, la corredera del flexor ha desaparecido, estando reemplazada por una superficie cubierta de rugosidades de aspecto fibrilar que convergen hacia la entrada del seno del tarso y servían á inserciones ligamentosas. Deducimos de esta conformación que el tendón del flexor había desaparecido y por consiguiente también el dedo interno. Sabemos en efecto que el pie de *Adinotherium* tenía sólo tres dedos.

Había sin embargo algunas especies aun poco conocidas cuyo astrágalo conservaba vestigios del surco transversal divisorio *sa* entre la troclea y el puente, y también un pequeño vestigio de perforación que sólo funcionaba como pasaje vascular, caso en que se encuentra el ejemplar representado en la figura 36; el puente *p* se ha reducido y la superficie cóncava que formaba la co-

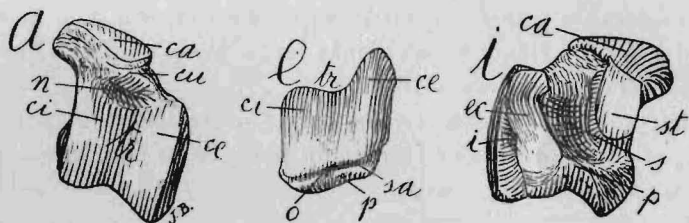


Fig. 36. *Adinotherium* Amgh., especie indeterminada. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás, *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

rradera se ha vuelto más plana y con pequeñas rugosidades demostrando que ya no desempeñaba las mismas funciones.

El más primitivo de los Nesodontideos de la formación santacrucense es *Xotoprodon*. Es muy cercano del género *Nesodon* del que difiere en pequeños detalles de la conformación de la dentadura, y además, aunque en estado rudimentario, conservaba el dedo interno del pie, del cual no existe en *Nesodon* ningún vestigio. La especie mejor conocida es *Xotoprodon solidus* de las capas santacrucenses más antiguas, y cuyo tamaño era bastante menor que el de *Nesodon imbricatus*. El astrágalo (fig. 37) posee la perforación astragaliana o perfecta que atraviesa el hueso completamente

y de un diámetro considerable. Detrás de la perforación, el puente *p* es muy extendido, sobre todo en sentido vertical, lo que da al cuerpo del astrágalo una fuerte convexidad antero-posterior. La superficie posterior y central del puente está ocupada por una

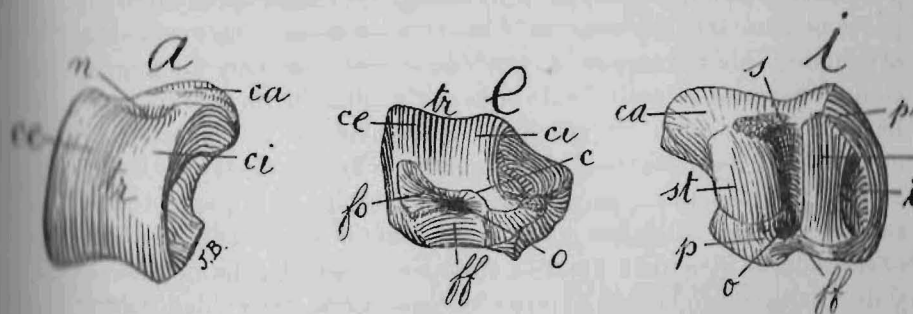


Fig. 37. *Xotoprodon solidus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás, *i*, visto de abajo, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (notohippidense) de la Patagonia austral.

gran escotadura ancha y de fondo cóncavo que representa la nueva corredera *ff* del flexor. Entre el puente y la parte posterior de la troclea *tr* hay una depresión transversal *fo* bastante ancha sobre el costado externo y que se enangosta hacia el interno hasta con-

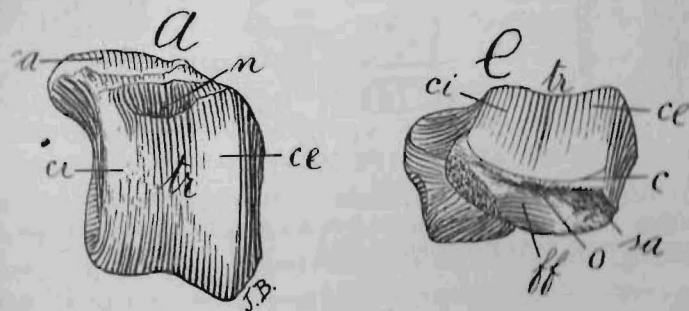


Fig. 38. *Xotoprodon maximus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (horizonte santacrucense) de la Patagonia austral.

cluir en la perforación astragaliana; esta depresión, de superficie rugosa, es el principio de una fosa ligamental.

Xotoprodon maximus es una especie de talla bastante mayor y de edad algo más reciente; el astrágalo (fig. 38) se distingue por la

depresión *sa* entre el puente y la troclea que es más reducida, más angosta, más profunda y funcionaba como surco arterial; la perforación *o* es también más pequeña y funcionaba tan solo como agujero nutritivo del astrágalo. El puente también se ha reducido y la escotadura *ff* se ha vuelto de superficie rugosa perdiendo en parte el carácter de corredera, demostrando que el flexor se había atrofiado y, de consiguiente, también el dedo interno. La depresión transversal *sa* es de fondo cóncavo y aumenta de profundidad hasta terminar en la perforación; es pues evidente que en este surco corría la rama arterial desprendida de la peroneal posterior, la que también debía enviar una ramificación al ligamento interóseo entre el astrágalo y el peroné, pues el surco, aunque poco acentuado, se prolonga hasta la misma esquina externa del hueso y da vuelta sobre la cara externa hasta alcanzar la cavidad del ligamento interóseo.

En el ejemplar representado en la figura 39, quizás de una especie distinta, esta última conformación es aun más evidente. La perfo-

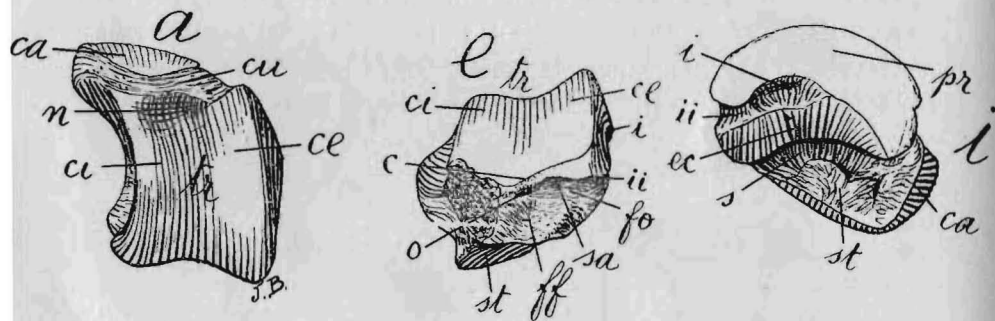


Fig. 39. *Xotoprodon*, sp. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás, é *i*, visto por la cara externa, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santa-crucense) de la Patagonia austral.

ración *o* es todavía más pequeña, reducida á un milímetro de diámetro, pero la ranura vascular transversal *sa* es mucho más profunda, da vuelta sobre el ángulo externo, y en forma de surco igualmente profundo *ii* atraviesa la cara externa hasta penetrar en la cavidad *i* del ligamento interóseo astrágalo-peroneano.

El ejemplar que representa la figura 40, es seguramente de una especie distinta de las precedentes, y quizás del género *Nesodon*, pues es de tamaño considerablemente mayor que el de *X. maximus*,

de troclea proporcionalmente más ancha y con la faceta articular sustentacular mucho más descendente hacia abajo que la faceta ectal, siendo este último un carácter propio del género *Nesodon*. En la parte posterior, en su posición normal, se ve la perforación *o* que tiene un diámetro mayor que en el ejemplar anterior, pero el surco arterial *sa* se extiende en dirección transversal á ambos lados de la perforación, tomando todo el ancho del hueso; probablemente, en

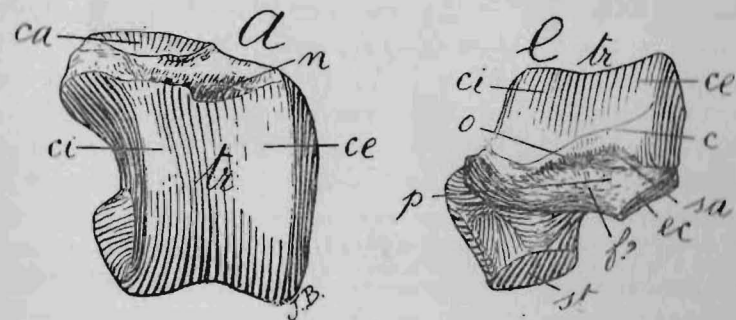


Fig. 40. ? *Xotoprodon* ó ? *Nesodon*, sp.? Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santa-crucense) de Patagonia.

este animal, la rama arterial que corría por ese surco era comunicativa de la peroneal á la tibial. En cuanto al puente *p* es un poco más angosto y con la escotadura *f*? poco excavada y algo rugosa, de modo que como corredera era imperfecta ó indica un flexor y un dedo interno que estaban en vía de reducción.

El género *Nesodon* carecía completamente del dedo interno del pie; de acuerdo con esta etapa de evolución regresiva, el astrágalo no tiene perforación astragaliana ó aparece sólo en forma rudimentaria, el puente se ha reducido, y su concavidad posterior ha perdido la forma de corredera, funcionando sólo como punto de inserción de ligamentos astrágalo-calcaneanos. Sin embargo, en el grado de reducción de la perforación cuando ella existe; en la forma, tamaño y dirección del surco vascular; como también en la forma y grado de reducción del puente, hay una cantidad de variaciones que aun no es dado precisar si corresponden á diferencias específicas ó á simples variaciones individuales.

La perforación, cuando existe, se reduce á un pequeño agujero de 1 á 2 mm. de diámetro, que no perfora el hueso hasta el otro lado, sino que se pierde en su interior, subdividiéndose en rameci-

llas secundarias que indican funcionaba como agujero nutricio del hueso. La figura 41 representa un ejemplar en el cual la perforación *o* es de un tamaño excepcional, pero, á pesar de eso, también

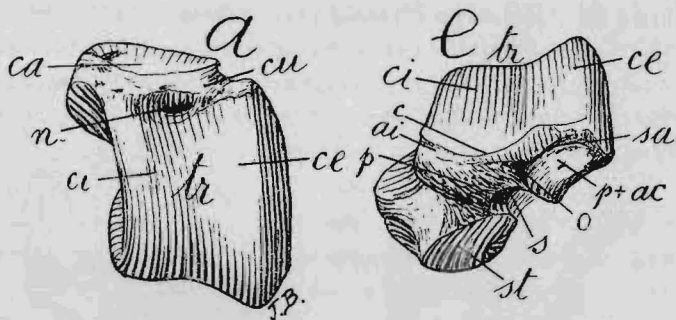


Fig. 41. *Nesodon*, sp.? Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (horizonte santacrucense) de la Patagonia austral.

se pierde en el interior del hueso sin pasar al otro lado. Como lo muestra el dibujo, en este caso la perforación se ha extendido de arriba abajo dividiendo el puente *p* en dos partes laterales en forma de protuberancias rugosas, de las cuales la externa *p + ac* servía de

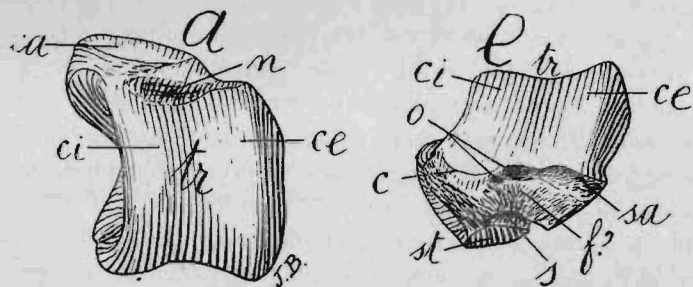


Fig. 42. *Nesodon*, sp.? Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (horizonte santacrucense) de la Patagonia austral.

inserción al ligamento *astrágalo-calcáneo* posterior, mientras que en la interna tomaban origen hacesillos ligamentarios que convergían y penetraban en el surco del seno del tarso formando parte del

ligamento interóseo; el ligamento astrágalo-calcáneo interno toma inserción un poco más arriba de esta protuberancia en *ai* inmediatamente debajo del ángulo posterior interno de la troclea. El surco arterial transversal *sa* existe, pero es poco acentuado.

Hay casos, como el del ejemplar de la figura 42, en los cuales la ramecilla arterial se subdivide en dos ó tres ramecillas más pequeñas que penetran en el hueso por otras tantas perforaciones *o* distintas. El surco vascular transversal *sa*, es bien acentuado y va á unirse á la fosa ligamental externa astrágalo-peroneana. El puente también se conserva fuertemente desarrollado y con una escotadura cóncava *fo* bastante profunda, pero es fácil darse cuenta de que no funcionaba como corredera del flexor, tendón que había completamente desaparecido. Toda la superficie del puente está cubierta de rugosidades muy angostas y largas, que convergen á la entrada del seno del tarso; luego es evidente que en esas rugosidades tomaban origen hacesillos ligamentosos que penetraban en el seno del tarso y tomaban parte á la formación del ligamento interóseo.

Otros ejemplares (fig. 43) no muestran absolutamente ningún vestigio de la perforación pero conservan un surco transversal ar-

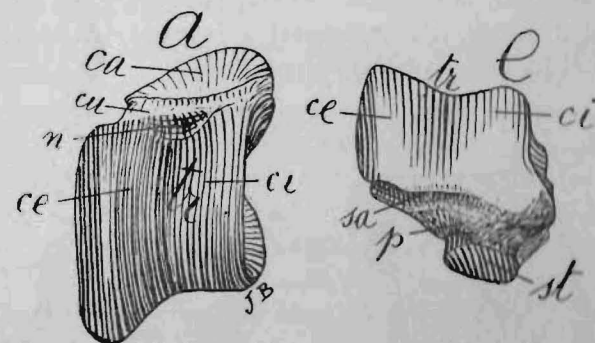


Fig. 43. *Nesodon*, sp.? Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (horizonte santacrucense) de la Patagonia austral.

terial *sa* bastante ancho, seguido de un puente *p* reducido y de superficie exclusivamente ligamentosa; el surco arterial da vuelta sobre el lado externo en donde termina en la fosa ligamental astrágalo-peroneana.

El ejemplar representado en la figura 44, es curioso porque al lado del surco vascular transversal *sa* que es acá muy angosto y muy profundo, hay otro surco vascular *ii* independiente que baja verticalmente sobre el ángulo externo posterior y da vuelta sobre la cara externa para terminar en la fosa ligamental astrágalo-peroneana. Quiere decir, que la rama calcaneal de la arteria peroneal posterior

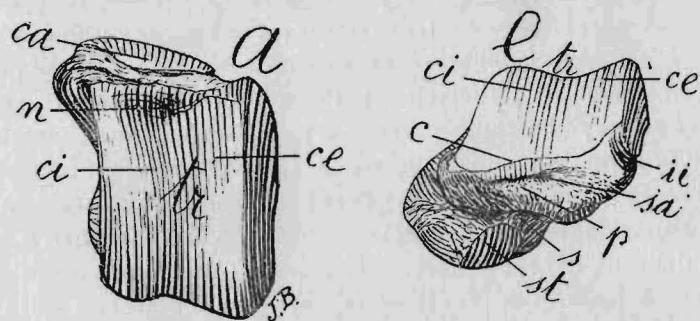


Fig. 44. *Nesodon*, sp.? Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior de Patagonia (horizonte santacrucense).

antes de alcanzar la superficie súpero-posterior del astrágalo, se dividía en dos ramas, la calcaneal y la ramecilla independiente destinada al ligamento astrágalo-peroneano.

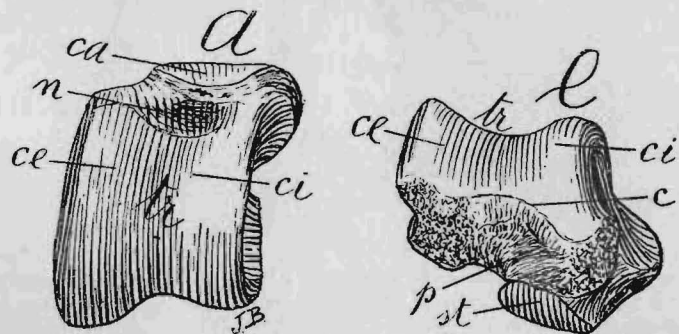


Fig. 45. *Nesodon imbricatus* Ow. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

En el astrágalo de *Nesodon imbricatus* (fig. 45) típico, no se ve absolutamente ningún vestigio ni de la perforación, ni del surco vascular transversal, ni de puente distinto, y naturalmente, mucho

menos de corredera. Detrás de la troclea, hay una extensión ósea *p* como hundida hacia adentro y muy rugosa, que sin duda corresponde al puente que se ha vuelto de superficie ligamental en toda su extensión. En el ejemplar de la figura 46 que es de tamaño algo

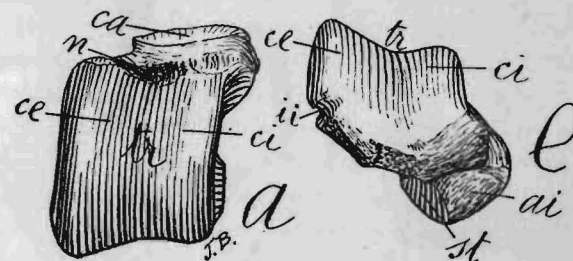


Fig. 46. *Nesodon imbricatus*? Ow. Astrágalo izquierdo, *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

más reducido, la troclea *tr* ha avanzado hacia atrás y hacia abajo extendiéndose sobre una parte considerable de la expansión ósea posterior que constituía el puente.

En este caso, la troclea ha invadido el puente, desapareciendo completamente la perforación, pero, en el mismo orden hay ejemplos de la invasión del puente por la troclea conjuntamente con la persistencia de la perforación; esta conformación particular puede observarse en algunos de los más antiguos representantes de la familia de los *Toxodontidae*, y particularmente en *Palaeotoxodon*¹ *paranensis*, que por las muelas sueltas parecía ser un verdadero *Toxodon*. El astrágalo de este animal es de caracteres perfectamente intermediarios entre el de *Toxodon* y el de *Nesodon*. La troclea *tr* (fig. 47) es más excavada, menos ancha y más convexa en sentido antero-posterior que en el de *Toxodon*. La cabeza articular *ca* es más distinta, de superficie articular plana, y separada de la troclea por una fosita *n* poco profunda. Sobre el lado externo no posee fosa ligamental astrágalo-peroneana, en lo que concuerda con el de *Toxodon*. En el tercio posterior de la troclea y cerca del borde del cóndilo interno *ci* de esta, hay una pequeña perforación *o* que se prolonga hacia el borde en forma de surco transversal. Esta per-

¹ *Palaeotoxodon*, n. gen. Tipo: el *Toxodon paranensis* Laurillard.

foración sólo funcionaba como agujero nutritivo, y la ramecilla arterial que en él penetraba fué desviada por la tibia de su posición posterior primitiva hacia el lado interno, pues el pequeño

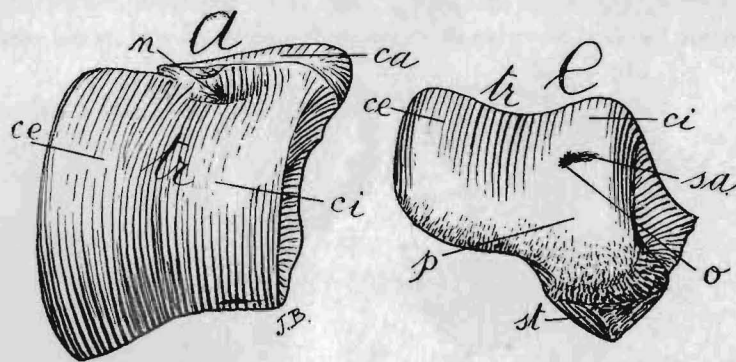


Fig. 47. *Palaeotoxodon paranensis* (Laurill.) Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, reducido a $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Oligoceno superior del Paraná (mesopotamense).

surco *sa* que va de la perforación al cóndilo interno representa el surco vascular transversal. La parte ósea que constituía el puente y que se extiende detrás de la perforación ha sido invadida por la

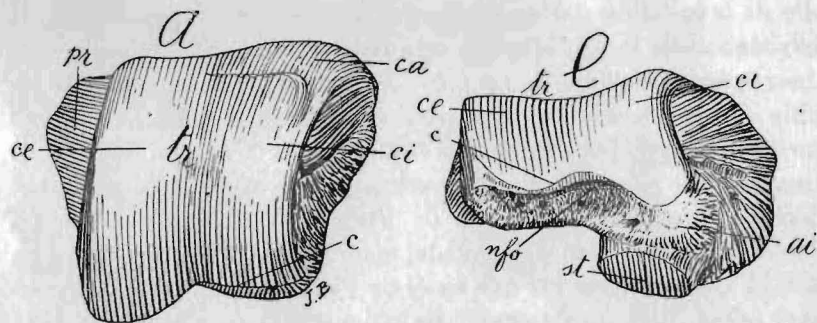


Fig. 48. *Toxodon platensis* Ow. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, reducido a $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Pampeano superior (bonaerense) de la provincia de Buenos Aires.

troclea, mientras que el borde posterior daba inserción á ligamentos tibio-astragaleanos, pero no hay un límite bien determinado entre esta región ligamental y la parte posterior de la troclea.

El último representante de esta línea es el género *Toxodon*. El astrágalo de este animal (fig. 48) se ha vuelto de cuerpo más ancho y más corto, con la troclea igualmente más ancha, menos excavada en el medio y menos convexa de adelante hacia atrás; la cabeza articular *ca* es tan deprimida que es indistinta del cuerpo, y de la pequeña perforación astragaliana de *Palaeotoxodon* no queda el menor vestigio. En cambio, en la parte posterior, detrás del borde posterior de la troclea, el hueso se ha excavado en sentido transversal, formando una depresión *nfo* ancha, profunda y de superficie rugosa, en la que se ven colocados en una misma línea transversal varios agujeros vasculares de diámetro relativamente considerable. Este gran surco transversal funcionaba en parte como fosa ligamental, pero también corría por él una rama arterial comunicativa de la peroneal á la tibial posterior, de la cual se desprendían varias ramecillas secundarias que penetraban en el hueso por los agujeros nutritivos arriba mencionados.

Condilartros y Protungulados.

El examen que he hecho de la perforación astragaliana en las series de los Amblipodos, Ancilopodos y Toxodontes, ha puesto claramente en evidencia cómo empezó á formarse, como también sus sucesivos cambios de forma y de funciones. Con pequeñas diferencias, la historia de la perforación en los demás mamíferos que la poseen es una repetición de lo que hemos visto en los mencionados grupos; por esto mismo, mi examen será ahora más rápido, y tendrá como objetivo principal conocer los principales grupos de mamíferos que tienen ó tuvieron este carácter.

Después de los Protungulados, los Condilartros son los ungulados más primitivos que se conocen, y es sobre ellos que se hicieron las primeras observaciones sobre la perforación astragaliana.

Cope observó por primera vez la perforación sobre el astrágalo de *Claenodon* (*Mioclaenus*) *ferox* (fig. 49). La troclea *tr* es bastante convexa en sentido antero-posterior, y la perforación *o*, de tamaño regular, se abre casi en la parte superior, seguida hacia atrás y hacia abajo de un puente *p* muy extendido cuya cara posterior está ocupada por una nueva corredera *ff* del flexor, larga, muy ancha y regularmente profunda. Esta gran extensión del puente y la pre-

sencia de la nueva corredera indican que la perforación se encontraba ya muy lejos de su punto de partida, que había entrado en su faz regresiva y solamente daba paso á la rama arterial.

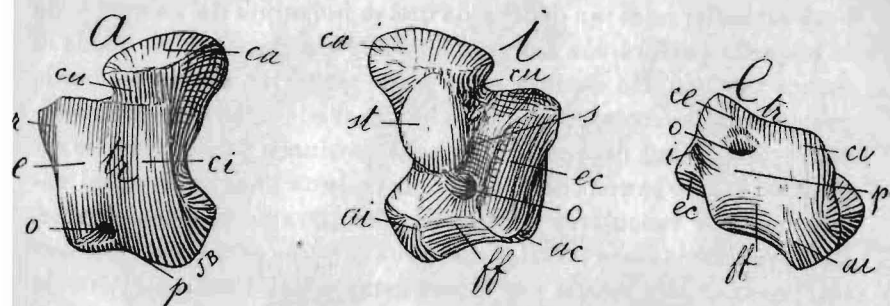


Fig. 49. *Claenodon ferox* (Cope) Scott. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Base del eoceno (torrejonense) de Nuevo México.

En el cretáceo superior de Patagonia hay un animal aparentemente muy parecido y con la perforación más ó menos en el mismo grado de evolución (fig. 50); la parte conservada, sólo difiere por la troclea *tr* un poco más ancha, y además por la perforación *o*,

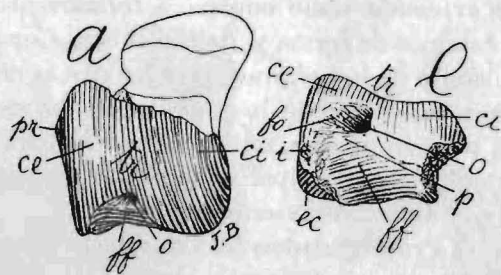


Fig. 50. ?*Claenodon patagonicus*. Astrágalo izquierdo incompleto; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

cuya entrada proximal se enancha un poco para dar origen á un principio de fosa ligamental *fo*. El género *Arctocyon*, de la fauna de Cernay, en Francia, según los dibujos de Lemoine, presenta un astrágalo de la misma forma y con una perforación en la misma

situación y en el mismo estado de evolución que en los dos animales precedentes.

Entre los Condilartros que poseen un astrágalo perforado se menciona *Phenacodus*, pero la perforación no es visible sobre los dibujos publicados, y sobre el molde del pie que tengo á la vista hay apenas una leve depresión proximal que corresponde sin duda á la abertura de la mencionada perforación, pero probablemente esta era muy pequeña, en vía de desaparición y sólo podía funcionar como agujero vascular.

En *Euprotogonia* (fig. 51) la perforación *o* también es pequeña, pero atraviesa el hueso completamente y está seguida hacia atrás

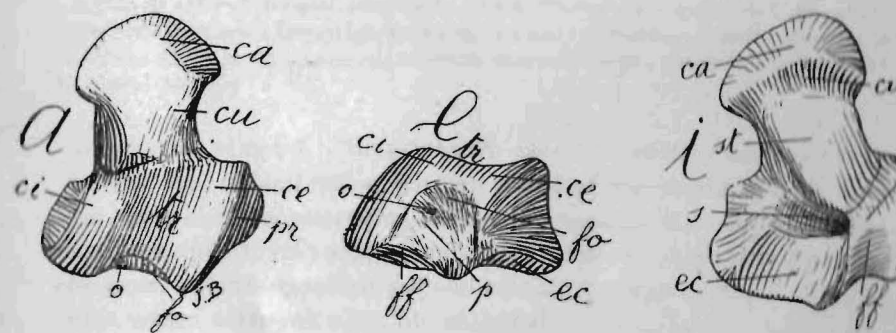


Fig. 51. *Euprotogonia puericensis* Cope. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Base del eoceno (torrejonense) de Nuevo México.

de una gran escotadura *ff* que representa la nueva corredera del flexor que se prolonga dando vuelta sobre la cara inferior del hueso. La troclea primitiva es muy corta, y entre la parte posterior de la troclea y el puente hay una fuerte depresión *fo* que tiene todo el aspecto de una fosa ligamental en el extremo inferior interno de la cual se abre la perforación. En la región mencionada, la conformación más particular de este género consiste en los dos cóndilos de la troclea que en forma de crestas comprimidas se extienden más hacia atrás que la superficie del puente *p* y de la fosa ligamental. Probablemente la formación de la fosa ligamental está en relación con este desarrollo particular de los cóndilos de la troclea, sobre los cuales es evidente corría la tibia.

El astrágalo de *Notoprotopogonia* de Patagonia (fig. 52) es muy parecido, pero la perforación *o* no está precedida de una fosa ligamental, los cóndilos de la troclea son más desiguales entre sí y no



Fig. 52. *Notoprotopogonia trigonalis* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense superior).

avanzan hacia atrás como en *Euprotopogonia*. Además, la separación ó alejamiento de la rama arterial y del tendón, era menos avanzada que en *Euprotopogonia*, pues la impresión *sa* de la rama arterial á partir del borde externo é inferior de la perforación se sigue hacia abajo y da luego vuelta hacia el lado interno, toda la parte entre este surco y la perforación, habiendo sido invadida por la troclea.

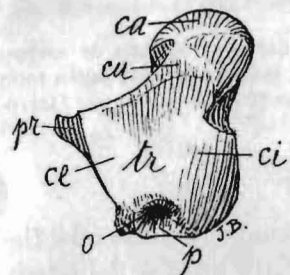


Fig. 53. ?*Heterolambda lunulata* Amgh. Astrágalo izquierdo visto de arriba, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

El ejemplar de la figura 53, que atribuyo al género *Heterolambda* difiere de los precedentes por la troclea *tr* que no tiene absolutamente ningún vestigio de excavación, y por la perforación *o* que es de tamaño considerable y funcionaba como transmisora del flexor,

pues el puente *p* que sigue detrás es pequeño y aparentemente sin corredera. La convexidad antero-posterior del cuerpo del astrágalo es igualmente muy poco acentuada.

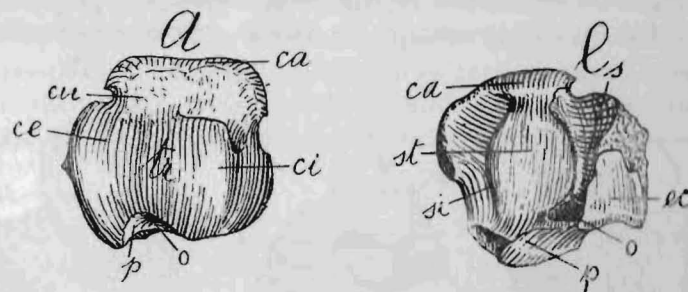


Fig. 54. *Periptychus rhabdodon* Cope. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de abajo, en tamaño natural, según Cope. Eoceno basal (torrejonense) de Nuevo México.

Heterolambda es de la familia de los *Periptychidae*. *Periptychus* de la base del eoceno de Norte América, tiene un astrágalo de troclea igualmente sin excavación ó con una depresión apenas acentuada (fig. 54), pero difiere del de *Heterolambda* por el cuerpo mucho más ancho y por la cabeza articular *ca* de un diámetro transversal extraordinario, y con un cuello *cu* muy corto. La perforación astragaliana *o* que en ese género parece era funcional (tanto cuanto puedo juzgar por los dibujos de Cope) se encuentra colocada en la parte posterior de la troclea, estando cubierta por un puente *p* relativamente pequeño. Visto de abajo, presenta al lado interno de la faceta sustentacular, un surco ligamental interno *si*, del que sólo quedan pequeños vestigios en el astrágalo de *Heterolambda*.

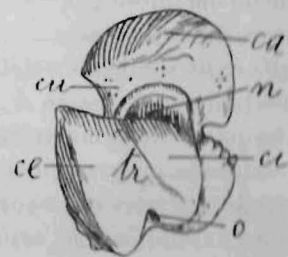


Fig. 55. Astrágalo izquierdo publicado por Lemoine como de *Plesidissacus europaeus*, pero probablemente de *Conaspidotherium Ameghinoi* Lem., visto de arriba en tamaño natural, según Lemoine. Eoceno inferior de Francia (Cernay).

El astrágalo del terciario inferior de Cernay (fig. 55) dibujado por Lemoine y atribuido á *Plesidissacus* es muy parecido al de *Periptychus*, la única diferencia notable siendo la de poseer una cabeza articular más angosta. Es para mí evidente

que esta pieza no pertenece á un sarcoboro, sino á un ungulado primitivo del orden de los Condilartros, y creo sea del género *Conaspidotherium* Lemoine 1891, que es idéntico con *Plesiphenacodus remensis* Lemoine 1896.

La figura 56 representa un tipo de astrágalo del cretáceo superior de Patagonia, que aunque de cabeza articular bastante más

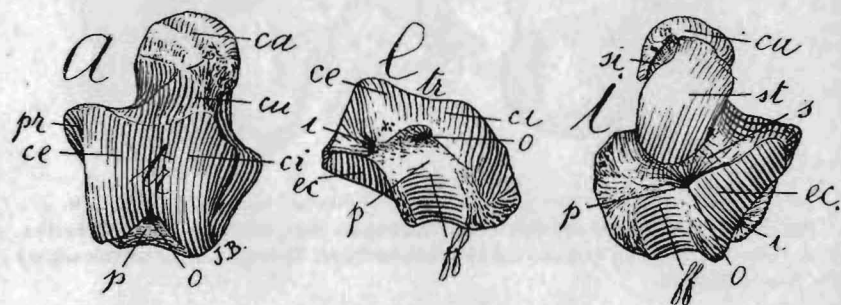


Fig. 56. Astrágalo izquierdo de un Condilartro probablemente del género ? *Diodolodus* Amgh. *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

pequeña se parece á los precedentes en la forma de la troclea corta, ancha y poco excavada. Visto de arriba, el límite posterior del cuerpo del hueso que corresponde al de la troclea *tr* forma una línea curva, en cuyo lado cóncavo muy profundo aparece la perforación *o* que es de diámetro relativamente considerable y perfora el hueso directamente de parte á parte. Sin embargo, la perforación sólo daba paso á la rama arterial, pues un poco más atrás y hacia abajo se extiende un gran puente *p* en el cual se ha formado una nueva corredera *f* para el flexor, muy ancha y bastante profunda, que da vuelta extendiéndose sobre un trecho considerable de la cara inferior del hueso. Entre la parte anterior de la nueva corredera y el límite posterior de la troclea hay una depresión transversal profunda y de fondo rugoso, que representa el principio de una fosa ligamental. Abajo, en la parte anterior, entre la faceta sustentacular *st* y la prolongación interna de la faceta articular *ca* para el escafoides, hay un surco ligamental interno *si* que ya hemos visto en *Periptychus*, y otros ungulados primitivos, y de mucha importancia porque, como veremos más adelante, se trata de un carácter que los ungulados han heredado directamente de los pedimanos.

Por el tamaño relativamente pequeño de la cabeza articular,

pero sobre todo por su forma y dirección, el astrágalo arriba descrito se parece al de *Ectoconus* (fig. 57), un Condilartro norteamericano aliado del género *Periptychus*. El astrágalo de *Ectoconus* es de cabeza articular de tamaño mediano, pero colocada en el mismo eje longitudinal del cóndilo interno de la troclea. El cuerpo del hueso es casi cuadrado y con la convexidad antero-posterior muy poco acentuada; la troclea *tr* es apenas un poco cóncava en sentido transversal y con los dos cóndilos sensiblemente iguales; atrás el cuerpo del hueso es truncado perpendicularmente. Se ha menciona-

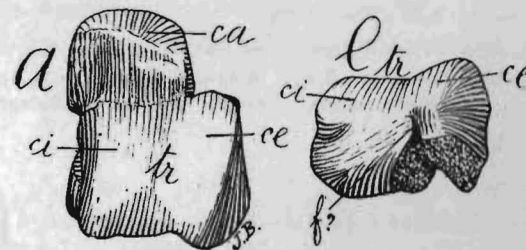


Fig. 57. *Ectoconus dirigonus* Cope. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Profesor H. F. Osborn. Eoceno basal (puercense) de Nuevo México.

do *Ectoconus* en el número de los géneros con astrágalo perforado. El molde de que dispongo parece ser del único ejemplar conocido, y el original ha estado roto en dos pedazos, faltándole una parte de la superficie inferior y del canto posterior externo. Sobre el molde, la perforación no aparece clara. Lo que se ve es una pequeña ranura *f*?, que si corresponde á la perforación, ésta tenía una posición y dirección bastante distinta de la que se ve en los demás Condilartros. Por mi parte, y tanto cuanto me permite juzgar el examen del molde, me inclinaría á considerar esa ranura como el principio de la formación de la perforación, tal como se ve en los primeros Toxodontes (fig. 32), en *Parastrapotherium ruderarium* (fig. 11) y muchos otros géneros de grupos distintos. Esta cavidad en forma de hendidura, tan diferente de la común en forma de escotadura cóncava para la corredera del tendón, parece que se ha producido en aquellos géneros en los cuales la rameilla arterial calcaneal estaba colocada delante del flexor, descansando directamente sobre el hueso.

Procedente del cretáceo superior de Patagonia tengo un astrágalo (fig. 58), desgraciadamente muy incompleto, pero que en todos los caracteres de las partes que se conservan en buen estado

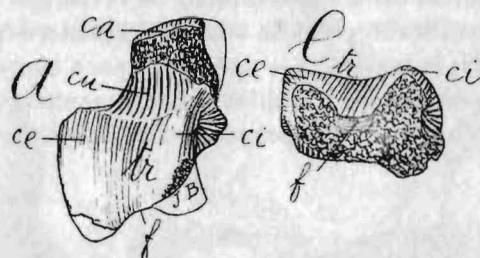


Fig. 58. ?*Argyrolambda conidens* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

coincide completamente con el de *Ectoconus*; supongo procede del género *Argyrolambda*, que por la dentadura presenta un gran parecido con el género norteamericano arriba mencionado. El cuerpo del hueso es igualmente cuadrado, con la troclea *tr* casi plana en dirección longitudinal, un poco cóncava en dirección transversal y los dos cóndilos iguales; la cabeza articular es pequeña y en el mismo eje longitudinal del cóndilo interno; la parte posterior del

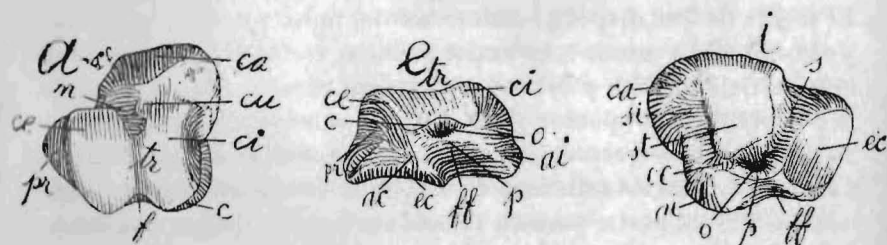


Fig. 59. *Pantolambda bathmodon* Cope. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, en tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Base del eoceno (torrejonense) de Nuevo México.

cuerpo á continuación de la troclea es truncada verticalmente como en *Ectoconus* y *Pantolambda*, pero no se ven vestigios que indiquen haya existido una perforación astragaliana.

Es el momento de volver sobre el género *Pantolambda*, del que me he ocupado más arriba á propósito de las relaciones que se ha pretendido lo ligaban á los Amblipodos, probando que no tiene parentesco con estos animales. Se trata de un Condilartro especializado, cuyas verdaderas afinidades, como lo demuestra la vista del astrágalo (fig. 59) es con los géneros *Periphychus*, *Ectoconus* y *Argyrolambda*; el parecido es sobre todo notable con los dos últimos géneros. *Pantolambda*, *Ectoconus* y *Argyrolambda* coinciden en la cabeza corta del astrágalo; en la troclea corta, ancha y casi plana; en el borde posterior grueso y truncado transversalmente; y en la presencia de un surco ligamental interno *si* en la cara inferior entre la faceta articular sustentacular y la faceta interna para el tibial. De los tres géneros, el más primitivo es *Argyrolamb-*

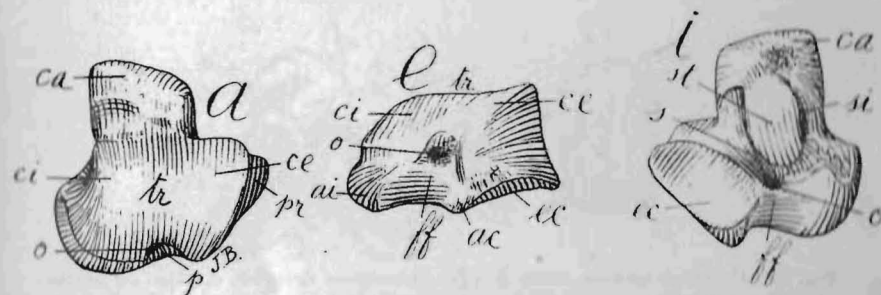


Fig. 60. Astrágalo derecho, considerado como de *Polymastodon*, pero perteneciente, según todas las probabilidades, á un género cercano de *Pantolambda*. a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, según molde enviado al Museo Nacional por el Prof. H. F. Osborn. Base del eoceno (puercense) de Nuevo México.

da que todavía no tenía vestigios de perforación; *Ectoconus* con un principio de perforación es un tipo algo más avanzado, mientras que *Pantolambda* con perforación perfecta pero seguida de un gran puente con una nueva corredera *ff* para el tendón representa un tipo muy evolucionado.

El astrágalo (fig. 60) de la base del eoceno de Norte-América que hasta ahora se atribuye á *Polymastodon taoënsis* es para mí evidente que no procede de este animal sino de un género muy cercano de *Pantolambda*; el error procede sin duda de la asociación fortuita de este astrágalo en el terreno con restos de *Polymastodon*. Entre todos los hasta ahora conocidos, ningún diprotodonte

ni actual ni extinguido presenta vestigios de perforación, siendo además la forma del astrágalo en estos animales de un tipo muy diferente. Ese astrágalo atribuido á *Polymastodon* sólo se distingue del de *Pantolambda* por la cabeza articular más pequeña, es decir, de menor diámetro transverso, en lo que se aproxima de *Ectoconus* y *Argyrolambda* é indica un animal un poco menos especializado que *Pantolambda*.

Hacen ya algunos años dije que los ungulados no descendían de los Creodontes como generalmente se creía, sino que representaban una rama que se había desprendido directamente de los marsupiales primitivos de la familia de los *Microbiotheriidae*. Esos primeros ungulados constituyen el grupo de los Protungulados, caracterizados por una dentadura que presenta una transición per-

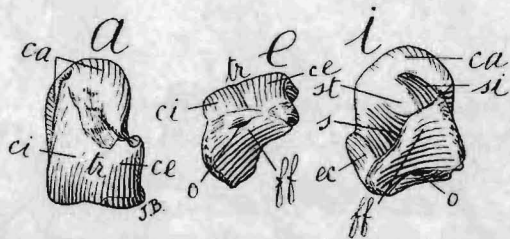


Fig. 61. *Caroloameghinia mater* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior (parte basal del notostylopense) de Patagonia.

fecta entre la de los Condilartros más primitivos y la de los Microbiotherios.

De mucha importancia es, pues, poder constatar que igual transición se encuentra en la conformación del astrágalo de los mencionados grupos. La figura 61 representa el astrágalo de un Protungulado. Este hueso coincide con los astrágalos de *Pantolambda*, *Argyrolambda*, *Ectoconus*, etc., en la troclea *tr* corta, ancha, casi cuadrada, poco convexa de adelante hacia atrás y poco cóncava transversalmente; en el borde posterior grueso y truncado transversalmente; y en la presencia de un surco ligamentario inferior interno *si* bien desarrollado. La disposición de las dos facetas articulares inferiores (*ec* y *st*) y de los dos surcos ligamentarios (*s* y *si*), es también casi absolutamente igual. En la forma de la cabeza articular que es de un ancho regular, sin estrangulamiento en forma de cuello y colocada en el mismo eje longitudinal del cóndilo interno *ci*

de la troclea, coincide con *Ectoconus* y *Argyrolambda* que son géneros de astrágalo poco especializado, difiriendo al contrario notablemente de *Periptychus* y *Pantolambda* en los cuales la cabeza del astrágalo se ha acortado, pero en cambio se ha extendido en sentido transversal formando un estrangulamiento ó cuello bien acentuado. La parte posterior truncada transversalmente inmediatamente detrás de la troclea, muestra un gran puente que se extiende oblicuamente hacia abajo y hacia adelante, encontrándose casi totalmente ocupado por una corredera *ff* que se extiende sobre todo el ancho del hueso y debía seguramente funcionar como transmisora de los dos flexores, el común de los dedos y el propio del dedo interno. En la parte súpero posterior del puente, hay una pequeña perforación astragaliana ó evidentemente en su última faz de regresión. Esta perforación ya casi obliterada, el gran desarrollo del puente y la

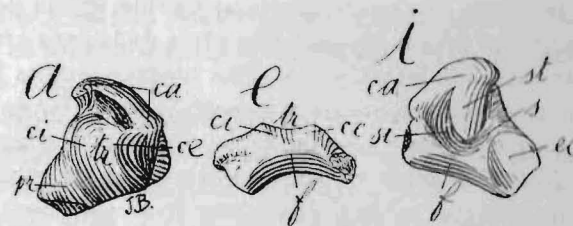


Fig. 62. *Didelphys Azarae* Temm. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba algo oblicuamente; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Época actual. Argentina.

ancha corredera que lo ocupa, prueban evidentemente, que, entre los Protungulados *Caroloameghinia mater* representaba un tipo que en la evolución de algunos caracteres había alcanzado desde esa remotísima época un alto grado de especialización.

No conozco el astrágalo de los *Microbiotheriidae*, pero sí el calcáneo que es bastante parecido al de *Didelphys*. Como los *Microbiotheriidae* son los antecesores directos de los *Didelphyidae*, el astrágalo de estos últimos no debe ser muy diferente del de los primeros.

Comparado el astrágalo de *Caroloameghinia mater* con el de *Didelphys* (fig. 62) se observa que la mayor parte de los caracteres por los cuales se acerca de los Condilartros primitivos, son los mismos que también se encuentran en *Didelphys* pero más pronunciados. Se trata de caracteres que faltan en los demás ungulados,

de modo que su desarrollo ó presencia en los Condilartros primitivos, en los Protungulados y en los Pedimanos (*Microbiotheriidae* y *Didelphyidae*) sólo puede explicarse como el resultado de un parentesco entre los tres grupos.

La descripción de esos caracteres no entra en el objeto de esta memoria, así que sólo voy á llamar la atención sobre dos de los más notables.

El primero se refiere á la conformación de la cabeza articular para el navicular. En *Didelphys* la cabeza *ca* se prolonga bastante adelante del cuerpo, estando delimitada sobre el lado externo por una escotadura ó cuello bastante pronunciado, pero disminuyendo gradualmente de grueso ó espesor da vuelta sobre el lado interno, prolongándose por un trecho considerable; esta prolongación corresponde á un huesecillo interno, considerado por unos como un sesamoideo, y por otros como el tibial. El astrágalo de *Caroloameghinia* presenta una conformación parecida, con la pequeña diferencia de que la prolongación hacia atrás de la cara articular, en vez de estar colocada lateralmente, está un poco vuelta hacia abajo. Esta misma prolongación de la superficie articular de la cabeza del astrágalo, pero menos acentuada, se observa en *Pantolambda*, *Ectoconus*, *Notoprotogonia* y varios otros ungulados primitivos.

El segundo carácter sobre el cual deseo llamar la atención de los paleontólogos, es el que se refiere á la disposición particular de las facetas articulares y surcos ligamentarios de la cara inferior del astrágalo. En *Didelphys*, entre la faceta sustentacular y la parte interna de la faceta articular de la cabeza del astrágalo, hay un surco ligamentario interno *si* casi tan grande como el surco *s* del ligamento interóseo del seno del tarso que separa las dos facetas articulares *ect*al *ec* y sustentacular *st*. Estos dos surcos se comunican atrás trazando un arco de círculo y separan completamente la faceta sustentacular del borde descendente posterior del cuerpo del astrágalo; en cambio, la faceta sustentacular se prolonga hacia adelante formando una superficie continua con la faceta articular del navicular. En *Caroloameghinia* esta conformación es casi absolutamente idéntica; la única diferencia apreciable consiste en que los dos surcos ligamentarios se unen atrás de una manera más imperfecta. En los verdaderos ungulados, esta conformación, de una manera más ó menos pronunciada, sólo se observa entre los Condilartros más primitivos. Es bien visible en el astrágalo de *Pantolambda* (fig. 59); sobre el astrágalo del animal del mismo grupo atribuido á *Polymastodon* (fig. 60), la confluencia de los dos

surcos ligamentarios y la separación de la faceta sustentacular del borde descendente posterior del cuerpo del hueso es tan perfecta como en *Didelphys*. Se observa, aunque menos aparente, en *Ectoconus*, *Argyrolambda*, etc., pero falta en los demás ungulados.

Esta concordancia es una evidente comprobación de los resultados obtenidos por el estudio de la dentadura, y demuestra claramente que los ungulados descienden directamente de los Microbiotherios.

Tipoterios y otros ungulados.

Los Tipoterios constituyen un orden de ungulados característicos de la extremidad austral de Sud-América, que aparecieron al fin de la época cretácea y alcanzaron un considerable desarrollo durante la época terciaria. Presentan un cierto parecido con los Toxodontes y se han desarrollado paralelamente á éstos, pero el parecido es sólo superficial ó aparente, pues la historia de ambos grupos es muy distinta.

Los Toxodontes descienden de los antiguos Hiracoideos, y se dividen en grupos ó familias que descienden unos de otros partiendo de un tronco común: es decir, que son de origen monofilético.

No sucede lo mismo con los Tipoterios, cuyo origen es distinto, pues descienden de los primitivos prosimios cretáceos de Patagonia, y las diferentes familias aparecen como otras tantas líneas distintas que ya estaban separadas al fin de la época cretácea. Además, parece que cada una de esas líneas ha tomado origen en un género distinto de Prosimios, de manera que los Tipoterios como orden serían de origen polifilético. Desgraciadamente, aun nos faltan muchos eslabones para tener una idea regularmente completa del desarrollo de esas distintas líneas.

De la familia de los *Notopithecidae* salen dos líneas que constituyen dos familias distintas, los *Hegetotheriidae* y los *Protypotheriidae*.

En la figura 63 se encuentra representado un pequeño astrágalo de un *Notopithecidae* indeterminado, probablemente del género *Transpithecus*, que parece representar el tronco de la familia de los *Hegetotheriidae*. Es de cuerpo corto, bastante arqueado de adelante hacia atrás, de troclea *tr* poco excavada en el medio y con el cóndilo externo *ce* más elevado y más comprimido que el interno *ci*. La cabeza articular es pequeña, muy obliqua y con un cuello bastante largo. En la parte posterior de la troclea hay una perforación as-

tragaliana *o* de contorno perfectamente circular, pero muy pequeña; está colocada sobre el lado interno en el extremo de una ancha depresión transversal *fo* que separa el puente *p* de la troclea y representa el surco arterial en vía de transformarse en una fosa ligamental. La perforación atraviesa el hueso completamente, pero



Fig. 63. Astrágalo izquierdo de ?*Transpithecus* Amgh. *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Cretáceo superior (notostylophenense) de Patagonia.

sólo funcionaba como pasaje arterial. El puente es ancho, extendido hacia atrás y sobre todo hacia abajo, y con una corredera bien acentuada para el tendón del flexor del dedo interno.

El astrágalo de *Pachyrucos Moyani* (fig. 64) de la formación santacruceña, es seguramente un descendiente muy lejano de



Fig. 64. *Pachyrucos Moyani* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacruceño) de Patagonia.

Transpithecus. A pesar del enorme espacio de tiempo que los separa, las modificaciones que ha sufrido el astrágalo, aunque importantes, no han borrado los caracteres fundamentales que los apro-

xima. El tamaño es un poco mayor. En la troclea los dos cóndilos son iguales, el centro de la troclea es más excavado y la convexidad antero-posterior más pronunciada. La cabeza articular es menos oblicua y con un cuello proporcionalmente más corto. Todas estas modificaciones corresponden á un cambio de la vida arborícola á la vida terrestre. En la parte posterior no hay casi cambio alguno sensible. La perforación astragaliana *o* persiste en la misma posición que en el astrágalo de *Transpithecus*, pero es un poco más pequeña, con el surco arterial *sa* más angosto, un poco más profundo, y la nueva corredera *ff* del flexor algo más larga y más ancha.

En la especie mucho más reciente de Monte-Hermoso (fig. 65) el tamaño continuó en aumento y la troclea se ha vuelto mucho más ancha y más cóncava en su línea media longitudinal. En la



Fig. 65. *Pachyrucos typicus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Mioceno superior de Monte Hermoso.

parte posterior, tanto la perforación astragaliana como el surco arterial han desaparecido sin dejar casi ningún vestigio; la corredera del flexor forma como una continuación de la troclea, pero se distingue de ésta porque da vuelta sobre el borde posterior del cuerpo del hueso y pasa á la cara inferior de éste. Sin embargo, observando el hueso con atención se distingue sobre el cóndilo interno una pequeña entalladura transversal, último vestigio del surco que separaba la troclea de la corredera. Esta especie había alcanzado el estado digitigrado.

Hegetotherium del santacruceño es la punta terminal de una rama secundaria desprendida de la anterior, y en la cual el astrágalo había alcanzado precisamente el mismo grado ó etapa de evolución que el de *Pachyrucos typicus*.

El tronco de origen probable de los *Protypotheriidae* es el género

de prosimios cretáceos conocido con el nombre de *Adpithecus*. En esta línea el astrágalo ha sufrido modificaciones muy parecidas a las que hemos observado en la línea de los *Hegetotheriidae*, con la diferencia que en *Adpithecus* este hueso había ya alcanzado un alto grado de especialización, como puede fácilmente comprobarse por el examen de la figura 66. Lo que llama inmediatamente la atención es la gran convexidad antero-posterior del cuerpo del hueso, la poca excavación de la troclea, la posición bastante oblicua de la cabeza y el largo del cuello que la soporta. Estos son todos caracteres de los mamíferos arborícolas y propios de la mayor parte de los monos y de los prosimios ó lemurianos. En realidad, este pequeño astrágalo sólo difiere del mismo hueso de los diferentes monos sudamericanos que he podido examinar, por la presencia de una pequeñísima perforación astragaliana *o* en su último grado de regresión.

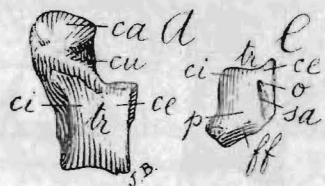


Fig. 66. *Adpithecus*, sp? Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, aumentado $\frac{2}{3}$ del natural. Cretáceo superior (notostylopense) de Patagonia.

El estadio por el cual atravesaba la perforación concuerda con la gran convexidad antero-posterior del cuerpo del hueso, pues ambos caracteres son el resultado de una alta especialización. El levantamiento del cuerpo del astrágalo y su mayor convexidad ha prolongado la troclea hacia atrás de un modo considerable, aumentando simultáneamente en la misma proporción la extensión del movimiento de la tibia sobre el astrágalo. La prolongación de la troclea hacia atrás sólo pudo efectuarse invadiendo el puente, extendiendo la superficie articular mucho más allá del orificio de la perforación. La tibia en su movimiento pasaba por encima de la perforación, haciendo presión sobre la pequeña rama arterial que en ella penetraba, desviándola hacia el lado externo. La perforación fué así disminuyendo gradualmente de diámetro hasta que quedó reducida á un tan pequeño rudimento que apenas penetra en él la punta de una aguja fina, estando colocada muy arriba de

la troclea y casi sobre el borde del cóndilo externo. De esta pequeñísima perforación baja un surco vertical *sa* igualmente muy pequeño, que corre paralelamente al cóndilo externo de la troclea; en este surco se alojaba la pequeña ramecilla arterial que, pasando por debajo de la tibia, ascendía por ese surco hasta alcanzar el orificio de la perforación. La gran extensión de la troclea articular sobre la cual se extendía la tibia, desalojó también de su posición normal al flexor del dedo interno, cuya nueva corredera *ff* se ha pasado por completo á la parte inferior del hueso.

En el ejemplar de la figura 67 la reducción de la perforación *o* es todavía mayor; se encuentra como en el ejemplar precedente colocada muy arriba y sobre el lado externo, pero el surco vascular *sa* en vez de dirigirse hacia abajo se dirige transversalmente hacia afuera, atraviesa la cresta *ce* del cóndilo externo enanchándose un poco y penetra en la fosa ligamental *i* astrágalo-peroneana. Es este un estadio de regresión casi absolutamente igual al que hemos observado sobre el astrágalo de *Palaeotoxodon paranensis* (fig. 47)



Fig. 67. *Adpithecus* Amgh. Astrágalo derecho, visto de atrás, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior (notostylopense) de Patagonia.

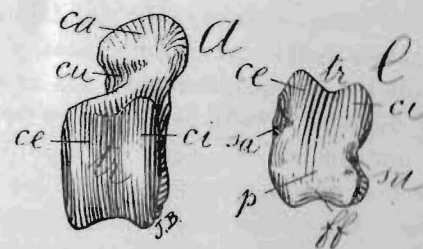


Fig. 68. *Prottypotherium praerutilum* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Eoceno superior (santacrucense) de la Patagonia austral.

con la única diferencia que en este la presión de la tibia sobre la ramecilla arterial la desvió hacia el lado interno en vez del externo.

De *Adpithecus* del cretáceo, por una larga serie de géneros (*Archaeophilus*, *Cochilius*, etc.) se llega al género *Prottypotherium* característico del santacrucense. Los cambios efectuados en la forma del cráneo y de la dentadura son enormes, pero el tipo del astrágalo (fig. 68) es absolutamente el mismo que en *Adpithecus* con

pequeñas modificaciones que como en el caso de los *Hegetotheriidae* indican un cambio de la vida arborícola á la vida terrestre. Esas modificaciones consisten en una oblicuidad menor de la cabeza articular seguida de un acortamiento del cuello, y sobre todo en la forma de la troclea que se ha vuelto de superficie más profunda y con los dos cóndilos casi iguales. La convexidad antero-posterior del cuerpo del hueso se ha conservado, pero de la perforación no queda ningún vestigio. Sin embargo, mirando el hueso por su parte posterior se distingue perfectamente la nueva corredera *ff* del flexor, y también la parte correspondiente del puente *p* que está limitada por una pequeña escotadura *sa* en cada uno de los cóndilos, último vestigio del surco arterial transversal que separaba la troclea del puente.

Bajo el punto de vista del encadenamiento filogenético, los verdaderos tipoterios presentan mayores dificultades que los *Hegetotheriidae* y los *Protypotheriidae*.

Los restos de representantes de la familia de los *Typotheriidae* sólo se han encontrado hasta ahora en las capas del terciario neogeno, no conociéndose el más pequeño fragmento del terciario eogeno. En las capas superiores del cretáceo, y sobre todo en las del horizonte pyrotheriense, se encuentran restos de animales algo parecidos á los Tipoterios, que han sido separados con el nombre de *Eutrachytheriidae* como constituyendo una familia aparte.

Si realmente se trata de dos familias distintas, y si los *Typotheriidae* descienden de los *Eutrachytheriidae*, son cuestiones todavía difícil de resolver, debido á la falta de materiales de las formas más antiguas, pues, si por muchos caracteres los Tipoterios parecen representar un tipo más evolucionado que el de los Eutraquiterios, por otros aparecen como siendo mucho más primitivos. Tampoco he podido determinar, ni aun de una manera aproximada, el género de prosimios primitivos que ha dado origen á esta línea, el cual, por otra parte, puede ser un género aun desconocido.

En lo que se refiere á la conformación del astrágalo, los Tipoterios y los Eutraquiterios son tan sumamente parecidos que las diferencias son insignificantes.

El tipo de astrágalo de estos animales se distingue muy bien por la troclea no excavada ó apenas excavada, y con el cóndilo externo mucho más proeminente y comprimido que el interno; por la cabeza articular regularmente prolongada, muy pequeña y muy oblicua; por una fuerte expansión interna del cuerpo del hueso destinada á la inserción de ligamentos; y por otra expansión ex-

terna más pequeña y triangular, formada por el borde antero-inferior del cuerpo del hueso y destinada á servir de punto de apoyo al peroné.

Esta forma de astrágalo se encuentra ya en las capas del Notostylops pero hasta ahora no me ha sido posible determinar si se refiere á géneros ya conocidos ó si representa géneros nuevos, siendo esto último lo más probable.

La fig. 69 representa uno de estos astrágalos, procedente de un animal de talla relativamente considerable, que provisoriamente y en el supuesto de que sea nuevo, designaré con el nombre de *Isotypotherium annulatum*. El parecido con el de *Typotherium* es verdaderamente notable. Las diferencias consisten en la troclea un poco más deprimida y en la expansión lateral externa para el peroné notablemente más corta. Atrás aparece una diferencia más importante, pues el astrágalo del género antiguo muestra en el medio de

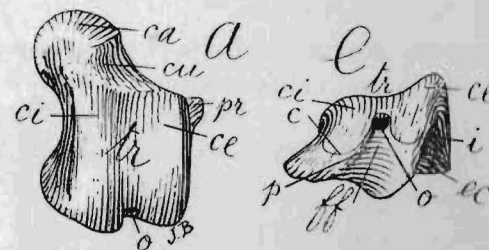


Fig. 69. *Isotypotherium annulatum* 1. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopen-se superior).

la troclea una perforación circular *o* que atraviesa el hueso completamente seguida de una nueva corredera *ff* muy ancha y profunda; la parte del hueso que se extiende atrás y hacia abajo del orificio de la perforación para constituir el puente *p*, es de dimensiones considerables. Esta conformación presupone, pues, una evolución ya muy avanzada.

El ejemplar de la figura 70 conserva en conjunto el tipo del precedente, pero con algunas modificaciones muy instructivas. La elevación y la forma comprimida del cóndilo externo *ce* de la troclea

son más pronunciadas, y la expansión lateral externa *pr* para el peroné es también más saliente, por cuyos caracteres se aproxima más de *Typotherium*. En la parte posterior, inmediatamente detrás

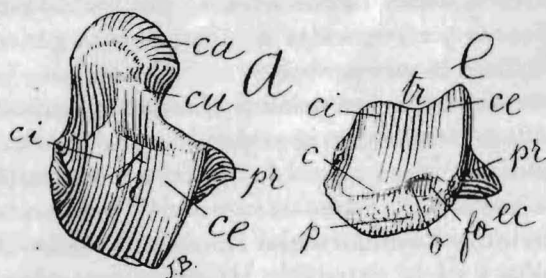


Fig. 70. *Epitypothierium cancellatus*¹. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de lado, aumentado $\frac{3}{2}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostyloense superior).

de la troclea se ve una depresión ó fosita *fo* pequeña y poco profunda, en el fondo de la cual existe el último vestigio *o* de la perforación, tan pequeño que apenas puede penetrar en el orificio la punta de una aguja fina. Atrás y hacia abajo sigue un puente *p* bas-

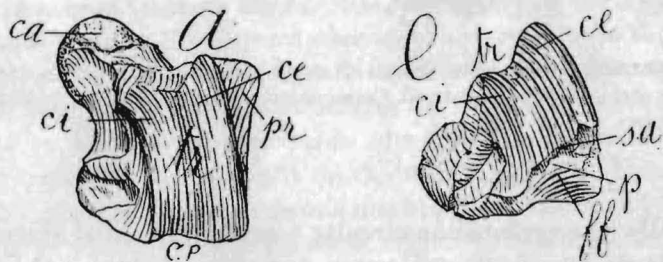


Fig. 71. *Eutrachytherus Spegazzinianus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Cretáceo el más superior de Patagonia (pyrotheriense).

tante extendido, pero en vez de ser como en el anterior, excavado en la línea media longitudinal, es, al contrario, convexo, en forma de protuberancia de superficie rugosa para la inserción de liga-

¹ *Epitypothierium cancellatus*, n. gén. n. sp. Tipo: el astrágalo figurado.

mentos. Entre el puente y la troclea se ve una gotera oblicua muy superficial, que va de la depresión que contiene la perforación hacia abajo y hacia el lado interno. Este animal carecía, pues, completamente del dedo interno, que se atrofió conjuntamente con la obliteración de la perforación á causa del tendón del flexor que no pudo formarse una nueva corredera sobre el puente.

En el astrágalo de *Eutrachytherus* (fig. 71) todo vestigio de la perforación ha desaparecido, pero persiste el surco transversal *sa* que separa la troclea *tr* del puente *p*. Contrariamente á lo que hemos visto en el ejemplar anterior (fig. 70), el puente, aunque muy grande y muy saliente, es excavado sobre su parte media longitudinal, en donde forma una nueva corredera *ff* para el tendón del flexor, probando así que conservaba el dedo interno.

Como ya tuve la oportunidad de decirlo más arriba, el astrágalo de *Typotherium* (fig. 72) concuerda con el de *Eutrachytherus* en todos sus principales caracteres. En la parte posterior se ve el mis-

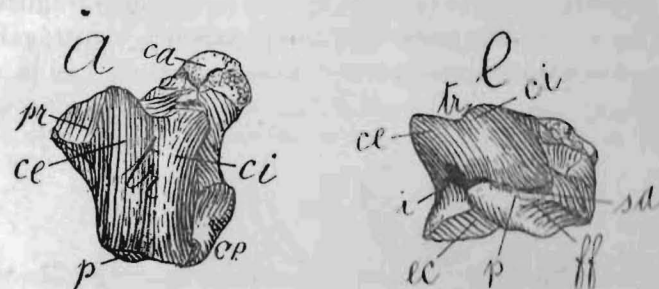


Fig. 72. *Typotherium cristatum* (Serr.) Gerv. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Pampeano inferior de Buenos Aires (ensenadense).

mo surco vascular transversal *sa* que separa la troclea *tr* del puente *p*, demostrando que éste es una parte suplementaria adquirida en época relativamente reciente, y que, por consiguiente, los antecesores más ó menos lejanos poseían un astrágalo perforado. El puente es de gran tamaño y se extiende principalmente hacia abajo, con una nueva corredera *ff* de grandes dimensiones para el tendón del flexor que da vuelta sobre la cara inferior del hueso. La presencia de esta corredera que indica la existencia del dedo interno está en contradicción con la conformación que se asigna al pie de este animal. Los paleontólogos, en las descripciones que han

publicado del género *Typotherium*, dicen que sólo tenía cuatro dedos en el pie, faltando el interno. En la descripción que hace años di de este animal, guiándome por las publicaciones de mis predecesores, dije igualmente que sólo tenía cuatro dedos en el pie. En vista de esta contradicción entre el número de dedos atribuidos al *Typotherium* y la presencia en el astrágalo de la corredera del flexor del dedo interno, he examinado cuidadosamente todos los materiales á mi disposición, y he podido comprobar que en perfecta concordancia con la presencia de la corredera, el Tipoterio tenía cinco dedos también en el pie posterior, y que el dedo interno que se creía ausente, es, al contrario, muy bien desarrollado.

Al examinar con el objeto arriba mencionado, los restos de Tipoterio que se conservan en las colecciones del Museo Nacional, he hecho un hallazgo muy curioso. Consiste en un pie posterior de un individuo joven que se conserva con los huesos articulados en su posición natural, pero envueltos en una ganga tan dura, que no es posible ponerlos completamente á descubierto, pues, los huesos imperfectamente calcificados son sumamente frágiles. Con todo, se ha conseguido aislar casi completamente el astrágalo (fig. 73) que es sumamente importante, pues reproduce casi la misma

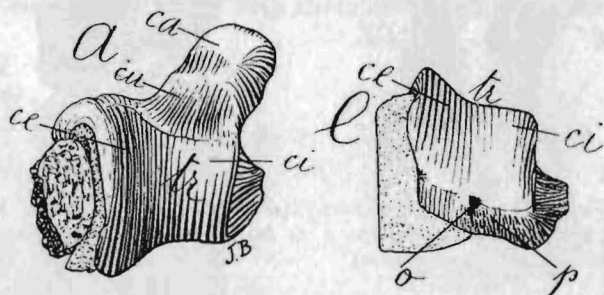


Fig. 73. *Typotherium cristatum* (Serr.) Gerv. Astrágalo izquierdo de un individuo muy joven; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, en tamaño natural. Pampeano inferior de la ciudad de Buenos Aires (ensenadense).

forma del de *Isotypotherium* de la época del *Notostylops*, representado en la figura 69. Las diferencias que lo distinguen del astrágalo del adulto, lo acercan del de *Isotypotherium*; es, como en éste, de troclea más corta y más ancha, y con el prolongamiento triangular externo para el soporte del peroné muy poco pronunciado. Además (y esto es lo más importante), presenta en la parte poste-

rior de la troclea una perforación o circular pequeña, y colocada sobre la línea media longitudinal como en el género antiguo. La presencia de esta perforación en el joven, su ausencia en el adulto de la misma especie, y su presencia en el adulto del antiguo género antecesor, constituyen una prueba evidente de la tesis que estoy desarrollando.

En las capas del cretáceo superior de Patagonia se encuentran astrágalos de una forma algo distinta de todos los que he examinado más arriba; como uno de esos astrágalos (fig. 74) venía mezclado con restos de *Notostylops*, supongo que puedan pertenecer á



Fig. 74. ? *Notostylops* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

este género. Se caracteriza por la troclea *tr* muy corta, casi plana en sentido transversal, muy poco arqueada de adelante hacia atrás y con los dos cóndilos sensiblemente iguales. La cabeza articular es muy pequeña, bastante oblicua al cuerpo del hueso y soportada por un cuello regularmente largo. Detrás de la troclea, á continuación de su parte mediana, se ve la perforación astragaliana *o* colocada en el fondo de una ancha depresión transversal *fo* aunque poco profunda, que representa un principio de fosa ligamentar. La perforación es completamente circular, y de diámetro reducido pero atraviesa el hueso directamente de parte á parte. Detrás de la fosa ligamentar, pero extendiéndose sobre todo hacia abajo, hay un gran puente *p*, muy grueso y muy alto, con una nueva corredera *ff* del flexor, ancha y profunda, que baja verticalmente sobre la cara posterior y da luego vuelta sobre la cara inferior dirigiéndose hacia adelante, siendo la parte correspondiente á la cara posterior más extendida que la parte de la cara inferior.

La figura 75 representa el astrágalo, desgraciadamente incompleto, de un ungulado desconocido, de una forma tan singular que no tengo idea del grupo á que pueda pertenecer. La troclea es casi plana en dirección transversal pero oblicua y se enangosta gradualmente hacia atrás en donde termina en una fosa ligamental *fo* bastante grande y profunda, con una perforación circular *o* en su borde anterior que atraviesa el hueso completamente. La forma de la troclea es algo parecida á la del astrágalo del *Notostylops*; la colocación y forma de la fosa ligamental y de la perforación es también la misma, con la diferencia ya indicada de que la fosa es más grande y más profunda. Las grandes diferencias aparecen en la conformación del puente y de la corredera. El puente *p* es mucho más grande y mucho más extendido hacia atrás y hacia abajo. La nueva

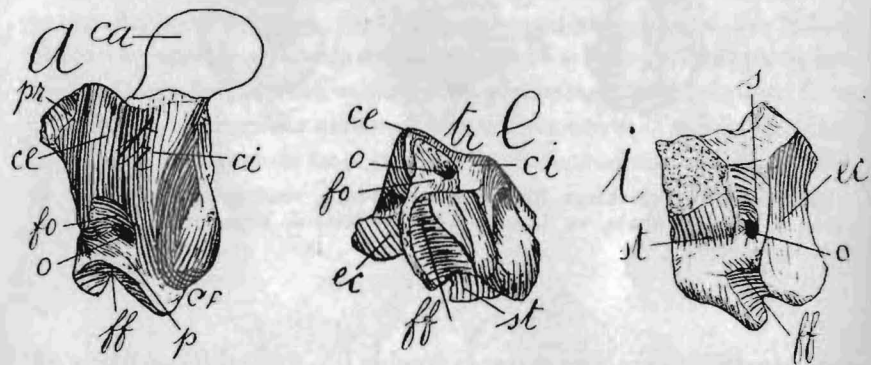


Fig. 75. Astrágalo de un ungulado desconocido; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense).

corredera *ff* es la parte más singular del hueso pues es tan profunda que da á la parte posterior del astrágalo un aspecto bipartido. Esta corredera, de unos 4 á 5 mm. de ancho, da vuelta hacia abajo, pasa á la cara inferior y se dirige hacia adelante en la forma de un canal profundo limitado por dos crestas óseas laterales de 5 mm. de alto.

Otro grupo de ungulados, en los cuales se formó una perforación astragaliana que luego desapareció completamente sin dejar vestigios de su antigua existencia, es el de los Hipoideos (*Hippoidea*), del cual en nuestra época sólo queda el género *Equus*, ó sea, los

caballos. Este orden comprende dos familias, la de los *Equidae*, característica del terciario neogeno hasta nuestra época, y la de los *Notohippidae*, propia del terciario antiguo ó eogeno y de los últimos tiempos de la época cretácea.

Es sabido que los Notohipideos y los Nesodontes tienen un origen común; ambas ramas empiezan á separarse en dirección divergente al fin de la época astraponotense y al principio de la pyrotheriense. Como consecuencia de este origen común, los astrágalos de los representantes de ambas familias son muy parecidos y quizás haya casos en que sin el auxilio de otras partes del esqueleto no sea posible decidir si se trata de un Nesodonte ó de un Notohipideo.

En el mayor número de casos es sin embargo posible distinguir los astrágalos de los mamíferos de la línea de los Notohipideos por los caracteres siguientes: cabeza articular más prolongada hacia adelante y menos oblicua; superficie articular para el maleolo interno de la tibia poco cóncavo y menos encorvado hacia adentro; superficie articular para el escafoides notablemente más extendida en sentido vertical y antero-posterior que en dirección transversal y que se extiende notablemente sobre la cara anterior, siendo esta conformación de la superficie de articulación para el escafoides quizás el carácter distintivo más importante. Además, en las for-

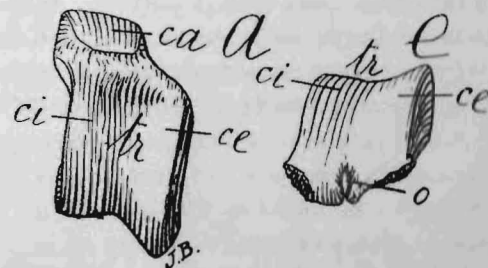


Fig. 76. *Rhynchippus parvulus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de lado, aumentado $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

mas más recientes del mismo grupo, al lado externo de la superficie articular para el escafoides, hay una pequeña faceta articular suplementaria que se apoya sobre el calcaneo, y que se encuentra luego más desarrollada en toda la línea hasta los caballos actuales.

Los primeros Notohipideos perfectamente caracterizados (*Eomorphippus*, *Interhippus*) aparecen en las capas del horizonte as-

traponotense. Desgraciadamente todavía no se conocen los astrágalos de esas formas primitivas.

En el horizonte pyrotheriense, los Notohipideos adquieren un desarrollo considerable y de varios de ellos conocemos los astrágalos.

El más pequeño de todos y el de caracteres más primitivos es *Rhynchippus pumilus*. El astrágalo de este pequeño animal (fig. 76), en lo que se refiere á la evolución de la perforación, atraviesa un estadio que todavía no había observado en ningún otro mamífero y presenta el mayor interés. En la parte posterior, á continuación de la troclea, más ó menos sobre su línea longitudinal mediana, se ve una perforación *o* de tamaño mediano, de contorno elíptico, con su eje mayor de adelante hacia atrás y de abajo hacia arriba, que atraviesa el hueso de parte á parte. La particularidad de esta perforación consiste en que se prolonga hacia atrás y hacia abajo en forma de hendidura muy angosta que divide completamente el borde periférico posterior del hueso. Es la perforación en su última etapa del proceso de su formación, en el momento en que detrás de ella las paredes laterales de la escotadura primitiva se van á poner en contacto para aislarla y constituir definitivamente el puente. Acá, el puente propiamente dicho, todavía no existe, puesto que sus dos lados todavía no están en contacto, pero se han aproximado lo suficiente para que la perforación quede perfectamente delimitada del borde del hueso, y el tendón del flexor pasaba por esta perforación aun no completamente cerrada atrás.

Es claro que en los antecesores de este género de la época astraponotense, la hendidura que comunica con la perforación debía ser más ancha, y ésta debía presentar la forma de una escotadura profunda. Por otra parte, la ausencia de todo vestigio de nueva corredera y el tamaño relativamente reducido de la perforación, indican claramente que el tendón en ella aprisionado estaba en vía de atrofia y con él el dedo interno.

Como hasta ahora no se ha encontrado en las capas más recientes de esa época ningún animal de este grupo con la perforación perfecta, de gran tamaño y funcional como transmisora del tendón, es claro que *Rhynchippus pumilus* representa una línea lateral que se extinguió sin dejar descendencia.

La continuación de la línea principal la forman animales en los cuales el tendón pudo formarse una nueva corredera. En este caso se encuentra *Rhynchippus equinus*, especie de tamaño mucho mayor, y que es posible constituya un género distinto, á lo menos á

juzgar por la conformación muy diferente que presenta el astrágalo (fig. 77). En la parte posterior de este hueso, en vez de una perforación en vía de formación como la que nos presenta el de

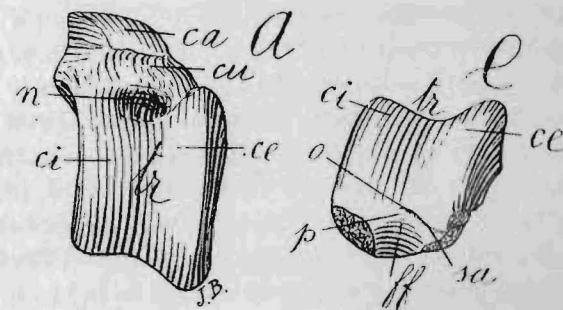


Fig. 77. *Rhynchippus equinus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

R. pumilus, vemos una perforación *o* en su último límite de regresión, de diámetro muy reducido y que se pierde en el interior del hueso. Esta perforación sólo funcionaba como agujero nutricio;

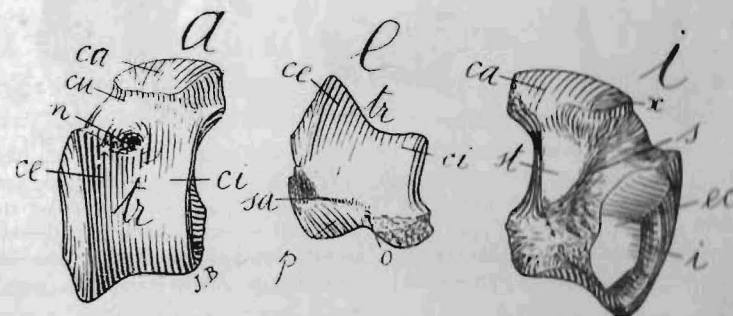


Fig. 78. *Morhippus fraternus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

la ramecilla arterial que penetraba en la perforación, corría por un surco *sa* muy angosto pero profundo, que va del borde externo del hueso al agujero mencionado. La otra diferencia fundamental con el astrágalo de la especie precedente, consiste en la presencia

detrás de la perforación, de un gran puente *p* muy extendido hacia abajo y con una gran corredera *ff* para el tendón del flexor del dedo interno, que se conoce era perfecto.

Morphippus es un género algo más especializado y que se extiende hasta una época más reciente. Las modificaciones del astrágalo son todas en la dirección que conduce á los caballos recientes. En *Morphippus fratermus* (fig. 78) la perforación *o* se encuentra reducida á un punto y la separación entre el puente *p* y la troclea *tr* es menos aparente. Además, la parte del puente correspondiente á la nueva corredera ha disminuido de extensión volviéndose también más plana, como si el tendón ya no corriera encima de ella ó estuviera en vía de atrofia. Visto de abajo, la parte del borde posterior correspondiente al lado externo no forma cresta descendente, encontrándose al mismo nivel de la superficie de la faceta sustentacular *st*, cuya parte posterior termina en el borde posterior descendente del astrágalo.

Adelante, en el lado externo de la cabeza articular *ca*, aparece

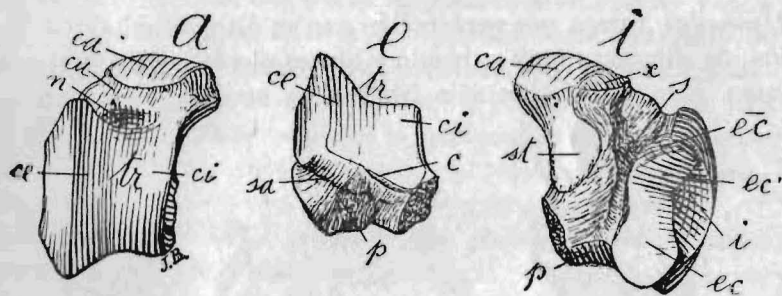


Fig. 79. *Morphippus imbricatus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. *x*, faceta articular suplementaria para el calcáneo; *ec*, superficie articular suplementaria de la faceta ectal; *e'*, faceta ectal, parte anterior; *ec'*, faceta ectal, parte posterior. Las demás letras, como en las figuras precedentes. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

una pequeña faceta articular suplementaria *x* destinada á un nuevo punto de apoyo del astrágalo sobre el calcáneo; esta faceta, que falta en las formas más primitivas del mismo grupo como también en los Nesodontes, adquiere un desarrollo cada vez mayor hasta los caballos actuales.

En el astrágalo de *Morphippus imbricatus* (fig. 79), la perforación se encuentra completamente obliterada, y del surco vascular

transversal *sa* se ven apenas vestigios, la separación entre el puente y la troclea, siendo poco aparente. Además, la superficie del puente es rugosa, demostrando que ya no funcionaba como corredera y que por consiguiente había desaparecido el tendón del flexor y también el dedo interno, aunque quizás pudiera haber persistido bajo una forma rudimentaria; la parte cóncava del puente empieza á tomar la apariencia de una prolongación de la superficie de la troclea. Visto de abajo, muestra la cresta descendente del borde posterior un poco más acentuada sobre el lado interno, y la faceta articular suplementaria *x* de tamaño algo mayor. Obsérvase también una modificación muy importante en la forma de la faceta ectal. Esta superficie articular que en los géneros precedentes de este grupo como también en los Nesodontes tiene una forma cóncava regular, acá la concavidad empieza á tomar una forma angular dividiéndose netamente en dos superficies articulares distintas, aunque continuadas, una anterior plana *ec'* y otra posterior descendente *ec*, correspondientes á las dos superficies ya perfectamente definidas como se ven en los astrágalos de los caballos. Esta misma faceta ectal empieza á presentar otra modificación muy importante; en su parte más anterior la superficie articular da vuelta hacia arriba formando una parte ascendente corta que representa una superficie suplementaria *ec* de la misma faceta ectal, que se presenta mucho más desarrollada sobre el astrágalo de los caballos.

De los Notohipideos de la base del terciario, sólo conozco el astrágalo del género *Argyrohippus*. Este animal es ya muy especializado, tanto en la forma de la dentadura como por el gran depósito de cemento que envuelve las muelas y también por la formación de barras en la parte anterior de la dentadura. Los pies eran tridáctilos con el dedo interno mucho más grande que los externos, más ó menos sobre el tipo de *Hipparion* y de *Proterotherium*.

El único ejemplar que conozco del astrágalo (fig. 80) es desgraciadamente muy rodado, de modo que no es posible formarse una idea completamente exacta del hueso perfecto. Con todo, algunos de los caracteres más acentuados pueden reconocerse, y ellos indican una aproximación todavía mayor al tipo del astrágalo del caballo. La troclea ya no presenta la gran desigualdad de los dos cóndilos que se ve en todos los géneros más antiguos de la misma familia como también en los géneros de la familia de los Nesodontes; el cóndilo externo se ha vuelto más bajo, más ancho y más

redondeado, siendo casi igual al interno; la troclea ha empezado á ahondarse en el medio, ó sea sobre su línea longitudinal mediana; visto el hueso de arriba se ve que la troclea se enangosta un poco hacia atrás como en el caballo. En la parte posterior del hueso ya no se ve ningún vestigio ni de la perforación ni del surco arterial transversal, ni tampoco la delimitación entre el puente y la troclea, habiéndose extendido la superficie de ésta sobre aquél, la superficie del puente, apareciendo así como una continuación de

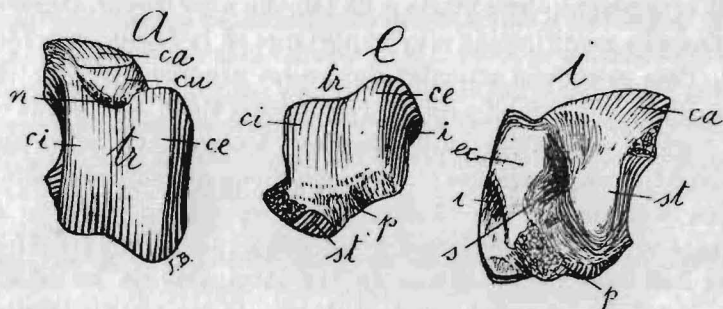


Fig. 80. *Argirohippus fraterculus* Amgh. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Eoceno inferior de Patagonia (colpodonense).

la troclea. Visto por la cara inferior se ve que el borde posterior correspondiente al puente *p* ha descendido hacia abajo en forma de cresta transversal.

Sobre el ejemplar en cuestión la faceta ectal es muy incompleta, pero la parte existente muestra claramente que mira hacia abajo, mientras que en los géneros más antiguos es muy oblicua y mira en gran parte hacia afuera. Otro cambio muy notable es el que se ha efectuado en la faceta sustentacular; en los géneros antiguos y en los Nesodontes, esta cara articular se prolonga atrás hasta terminar al pie de la cresta descendente transversal del borde posterior. En *Argyrohippus* esta faceta *st* aparece al contrario como completamente aislada, separada de la gran cresta descendente posterior por un surco ancho y profundo, que constituye como una prolongación interna de la parte posterior del gran surco *s* del seno del tarso, siendo esta disposición una conformación muy característica de los equídeos en general.

Todavía no se han descubierto los astrágalos de los notohippi-deos del patagónico medio y superior, ni tampoco el de *Notohippus*

de la formación santacruzense, el representante más moderno que de esta familia se conoce y cuyo astrágalo debía acercarse al del caballo en un grado todavía mayor que el de *Argyrohippus*.

Por otra parte, el más antiguo astrágalo hasta ahora conocido de un verdadero equídeo de la Argentina es el del género *Stereohippus*, del pampeano inferior (ensenadense). El astrágalo de *Stereohippus*, por su tamaño considerable, por la gran excavación de la troclea, por el ancho de la cabeza y de la cara articularia para el escafoides, coincide con el de los demás equídeos, pero se distingue

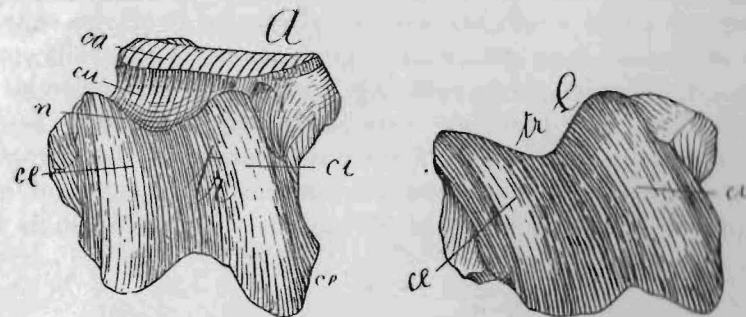


Fig. 81. *Stereohippus tarijensis* C. Amgh. Astrágalo izquierdo, *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á ½ del tamaño natural. Pampeano inferior de Tarija (ensenadense).

por algunos caracteres fundamentales que lo acercan del de los Notohippideos, reconociéndose fácilmente en todas sus partes que es una modificación del de estos últimos.

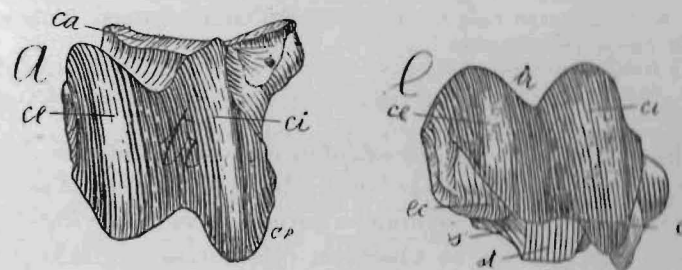


Fig. 82. *Equus caballus* L. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á ½ del tamaño natural. Época actual.

Al examinar el astrágalo de *Stereohippus* (fig. 81) comparado con el del caballo (fig. 82), lo primero que salta á la vista es la pre-

sencia de una verdadera cabeza articular *ca* que se prolonga bastante adelante de la troclea y de la parte anterior del cóndilo interno de ésta.

En el astrágalo del caballo, no sólo no existe una cabeza articular distinta, sino que la parte que la representa y constituye la superficie articular para el escafoides, es tan sumamente corta que se presenta como aplastada hacia atrás, la superficie plana articular cortada transversalmente, apareciendo como colocada más atrás y debajo de la parte anterior de la troclea y sobre todo del cóndilo interno *ci* de ésta. El cuerpo del astrágalo de *Stereohippus* es más corto, más ancho y más bajo que el del caballo; la troclea es también más ancha, más corta, no tan profundamente excavada como en el astrágalo del género actual, y vista por la cara posterior se observa que no se prolonga tanto hacia abajo como en los representantes del género *Equus*. Todos estos caracteres del astrágalo de *Stereohippus* son perfectamente intermediarios entre los que distinguen el astrágalo de los Notohipideos del astrágalo de los

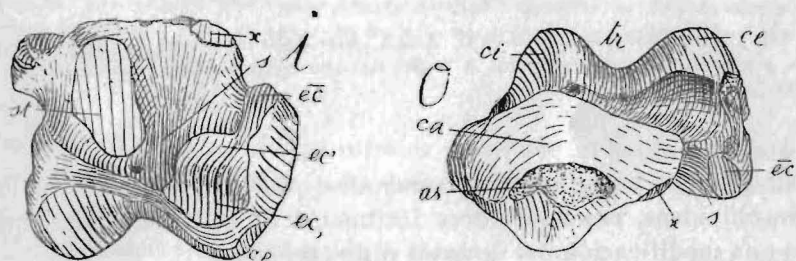


Fig. 83. *Stereohippus tarijensis* C. Amgh. Astrágalo izquierdo: *i*, visto de abajo, y *o*, visto de adelante, reducido a $\frac{1}{2}$ mitad del tamaño natural. Pampeano inferior de Tarija (ensenadense).

caballos, pero tanto en *Stereohippus* como en todos los demás representantes conocidos de la familia de los *Equidae* no se conserva el menor vestigio de la perforación astragaliana de los *Notohippidae*.

En la cara inferior se observan diferencias aun más notables. En el astrágalo de *Stereohippus* (fig. 83 *i*), la cresta descendente del borde posterior es mucho más baja que en el astrágalo del caballo (fig. 84 *i*); el surco que separa la parte posterior de la faceta sustentacular *st* de la cresta descendente que forma el borde posterior de la troclea es apenas acentuado, completamente superficial,

mientras que en el caballo es muy profundo; la faceta sustentacular que en el caballo se prolonga adelante hasta el mismo borde angular de la faceta escafoidal, en *Stereohippus*, termina antes de llegar al borde anterior; la superficie articular suplementaria *ec'* de la faceta ectal ha adquirido el mismo desarrollo y la misma disposición que en el caballo, pero la faceta articular suplementaria *x* se conserva pequeña como en los Notohipideos. Las dos superficies (anterior *ec'* y posterior *ec*,) que constituyen la faceta ectal, en el caballo forman un ángulo recto, el punto de unión de ambas superficies formando como un surco transversal; en *Stereohippus* ambas superficies forman un ángulo más abierto y el punto de unión se extiende bajo la forma de una depresión cóncava. También en todos estos caracteres *Stereohippus* aparece como un intermediario entre los Notohipideos y los caballos.

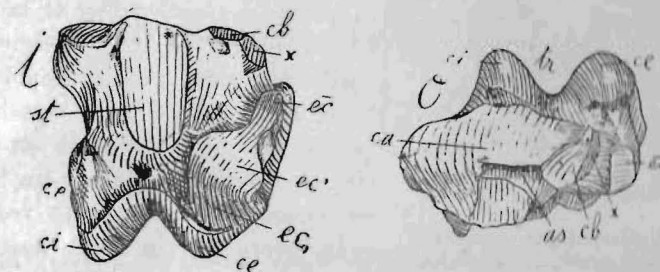


Fig. 84. *Equus caballus* L. Astrágalo izquierdo: *i*, visto de abajo, y *o*, visto de adelante, reducido a $\frac{1}{2}$ del tamaño natural; *as*, surco ligamental astrágalo-escafoideano. Época actual.

En la cara anterior de la cabeza articular aparecen entre ambos géneros diferencias todavía más profundas. En el caballo (fig. 84 *o*) esta cara articular está dividida en dos partes por un surco ligamental *as* ancho y profundo que sale del borde externo y se extiende transversalmente al lado interno más ó menos hasta el centro de la faceta; este surco se repite con la misma forma y profundidad en la superficie correspondiente del escafoides. En el astrágalo de *Stereohippus* (fig. 83 *o*) el mencionado surco no existe, estando reemplazado por una zona rugosa *as* aislada en el centro de la cara articular y completamente separada del borde externo; esta misma zona rugosa y con la misma disposición se repite en la cara correspondiente del escafoides.

Pero la diferencia más importante y más fundamental se encuentra en la circunstancia de que en la cara anterior de la cabeza del astrágalo de *Stereohippus* (fig. 83 o) no aparecen más que dos facetas articulares en vez de tres que se ven en el astrágalo (fig. 84 o) de todos los demás equideos conocidos, como también en el de *Anchitherium*, *Mesohippus*, *Palaeotherium*, *Hyracotherium* y demás géneros conocidos del mismo grupo. De esas dos facetas articulares del astrágalo de *Stereohippus*, la más grande *ca*, que ocupa toda la cara anterior, es la destinada al escafoides, y la más pequeña colocada sobre el lado externo de la extremidad distal es la pequeña faceta suplementaria *x*, destinada á un nuevo punto de apoyo del astrágalo sobre el calcáneo, y que se encuentra ya bien desarrollada

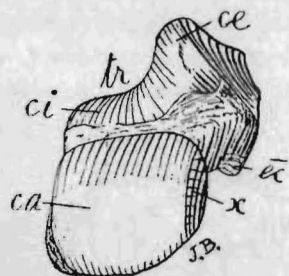


Fig. 85. *Morphippus imbricatus* Amgh. Astrágalo izquierdo visto de adelante, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (pyrotheriense).

sobre el astrágalo de los Notohipideos terciarios y de los últimos tiempos de la época cretácea (fig. 85); esta pequeña faceta suplementaria *x*, que está vuelta hacia el lado externo, forma con la superficie articular escafoidal que mira hacia adelante una arista ó canto agudo. La faceta articular que falta en el astrágalo de *Stereohippus* y de la que no existe el más pequeño vestigio, es la faceta *cb* (fig. 84 o), destinada al cuboides, conformación absolutamente igual á la de los Notohipideos. Quiere decir, que *Stereohippus* todavía no había alcanzado el esta-

dio de diplartro, tan característico de los caballos. Ahora, como todos los Paleoteridos (*Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hyracotherium*, etc.) son diplartros perfectos, resulta que no es posible continuar considerándolos como los antecesores de los caballos, pues en la evolución del astrágalo habían alcanzado en una época más remota un mayor grado de especialización que los equideos más primitivos de una época más reciente. El estudio del astrágalo conduce al mismo resultado que el estudio del cráneo y de la dentadura, esto es, que los *Equidae* descienden de los *Notohippidae*.

Colpodon, del terciario inferior de Patagonia, es otro género del orden de los *Hippoidea*, entre los cuales representa una rama extinguida que se separó del mismo tronco de donde se desprendieron los *Notohippidae*. La colocación de este mamífero era hasta ahora

muy incierta¹, pero con motivo de este trabajo he descubierto que el astrágalo concuerda con el de los Notohipideos; esto me ha inducido á volver á examinar los demás restos conocidos de este género, y he podido convencerme que se trata de una rama de los Hipoideos, que se separó de los Notohipideos antes que los Nesodontes, en una época en la que aun no se había producido la especialización de los caninos, ni de los incisivos que reemplazan á estos últimos en algunos géneros.

El astrágalo de *Colpodon* (fig. 86) es de troclea ancha, corta, bastante excavada en el medio y con los dos cóndilos sensiblemente iguales, en lo que concuerda con los Notohipideos más recientes;

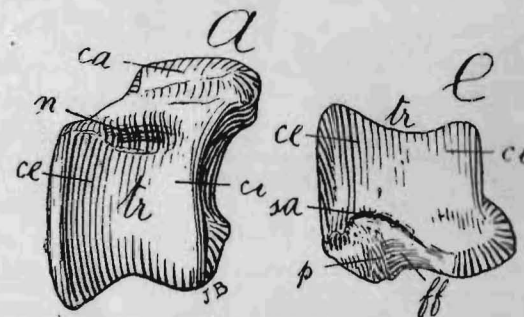


Fig. 86. *Colpodon distinctus* Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, en tamaño natural. Eoceno inferior de Patagonia (colpodonense).

la excavación de la troclea lo distingue claramente de los Nesodontes, y la igualdad de los cóndilos lo distingue tanto de los Nesodontes como de los primeros Notohipideos. En la excavación de la troclea, en la igualdad de los cóndilos y en la gran convexidad antero-posterior, tanto de los cóndilos como del fondo de la troclea, se acerca mucho del astrágalo de los equideos. En la parte posterior, á continuación de la troclea, hay un surco arterial transversal *sa* seguido hacia abajo de un puente *p* con una nueva corre-

¹ Mi ilustre maestro el profesor Alberto Gaudry, en un trabajo reciente (ALBERT GAUDRY. *Fossiles de Patagonie. Dentition de quelques Mammifères*, en *Mémoires de la Société Géologique de France*, 1904, en 4.º, con numerosos grabados), reúne *Leontinia* con el género *Colpodon*. Seguramente que si hubiera conocido la parte anterior completa de la mandíbula y del cráneo de *Colpodon*, no hubiera reunido en uno dos géneros tan distintos.

dera *ff* bastante pronunciada y funcional que demuestra se trata de un animal con cinco dedos.

La presencia del puente y del surco vascular transversal presupone la existencia de antecesores lejanos desprovistos de puente y de otros más próximos con el puente y la perforación. En las capas del horizonte astraponotense hay un animal que indudablemente representa el antecesor de *Colpodon*, pues tiene un astrágalo (fig. 87) de forma casi igual al de este último, con la diferencia de ser algo más pequeño y con el cóndilo externo *ce* de la troclea un poco más elevado. Atrás tiene un puente *p* del mismo tamaño y con la misma disposición que en *Colpodon*, separado de la troclea por

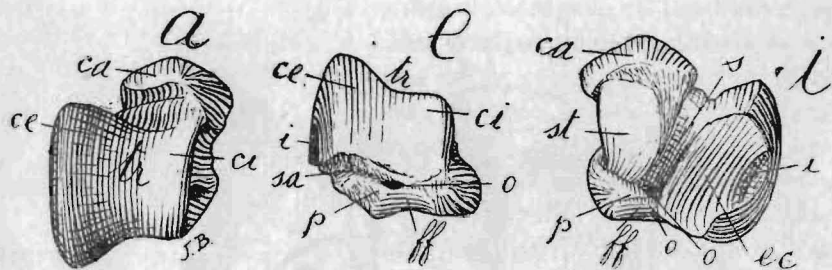


Fig. 87. *Procolpodon foratus*¹ Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, en tamaño natural. Cretáceo superior de Patagonia (astraponotense).

un surco arterial transversal *sa* de la misma forma. Pero en esta parte aparece la diferencia prevista, que indica la calidad de forma antecesora; el surco transversal en su extremidad interna termina en una perforación astragaliana *o* de diámetro relativamente considerable, que atraviesa el hueso de parte á parte, pero que funcionaba solamente como transmisora de la ramecilla arterial calcanea-na, pues el puente lleva una nueva corredera funcional *ff* para el tendón del flexor del dedo interno.

Sarcoboros.

Hacen ya más de 20 años que vengo defendiendo la tesis de que los diferentes grupos de mamíferos carnívoros constituyen un solo gran grupo, siendo el pasaje de los carnívoros placentarios á los carnívoros marsupiales tan gradual que no se puede decir dónde

¹ *Procolpodon foratus*, n. gen. n. sp. Tipo el astrágalo acá figurado.

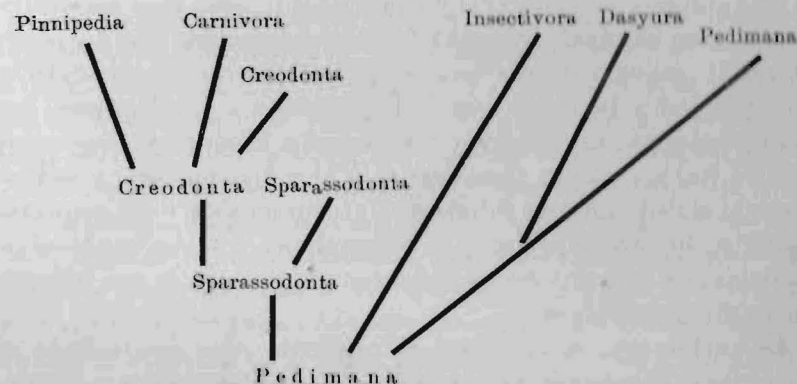
empiezan los unos ni dónde terminan los otros. Naturalmente que sólo se llega á este resultado tomando en consideración las formas extinguidas.

Para distinguir este grupo de orden superior, he creado en 1889 el nombre de *Sarcobora*, incluyendo en él los siguientes subórdenes: *Pedimana*, *Dasyura*, *Creodonta*, *Carnivora*, *Pinnipedia*. En 1894, incluí en el mismo grupo los *Insectivora* y el nuevo suborden de los *Sparassodonta*, cuyos representantes figuraban anteriormente en el suborden de los *Creodonta*.

De estos subórdenes, dejando á un lado los *Insectivora*, sobre los cuales no dispongo de materiales, los más antiguos y los únicos bien representados en los últimos tiempos de la época cretácea, son los *Pedimana* y los *Sparassodonta*; en orden de antigüedad le siguen los *Creodonta*, que en el antiguo continente y en Norte América predominan en la primera mitad de los tiempos terciarios, siguiéndoles luego los *Carnivora*, que se prolongan bien representados desde el eoceno superior hasta los tiempos actuales. Los subórdenes más modernos son los *Pinnipedia* y los *Dasyura*, limitados estos últimos al continente australiano.

De estos distintos subórdenes, el de caracteres más primitivos, el más antiguo y que constituye el tronco de origen de todos los demás Sarcoboros, es el de los *Pedimana*, representado por dos familias, los *Didelphyidae*, que se extienden desde el principio de la época terciaria hasta la época actual, y la de los *Microbiotheriidae*, limitada á la época cretácea y á la primera mitad de los tiempos terciarios.

La disposición filogenética de estos distintos subórdenes puede trazarse gráficamente en esta forma:



Constituyendo los *Pedimana* el suborden más antiguo y de caracteres más primitivos, es de capital importancia constatar que en ningún *Didelphyidae* fósil ó actual, ni en ningún *Microbiotheriidae* del terciario antiguo ni del cretáceo, no se ha observado el menor vestigio de la perforación del astrágalo, ni vestigios del surco arterial transversal, ni tampoco del puente en ningún grado de desarrollo. Luego deducimos de esto, con una certitud casi absoluta, que en los pedimanos nunca se ha formado una perforación astragaliana, debido quizás á que siempre se han conservado en el estadio de plantigrados perfectos.

El suborden que le sigue en antigüedad es el de los *Sparassodonta*, que aparece en el cretáceo superior y se extiende al través de los tiempos terciarios hasta el oligoceno superior del Paraná. La transición de los Pedimanos (*Microbiotheriidae*) á los Esparasodontes (*Hathlyacynidae*, *Amphiproviverridae*) es completa. En este suborden, las modificaciones que ha experimentado el astrágalo son profundas y muy variadas; unos lo tienen de forma casi igual al de los carnívoros actuales (*Amphiproviverra*) y otros (*Hathlyacynus*), al de los Creodontes mientras que los hay (*Borhyaena*) con la cabeza articular sin cuello y aun más corta que en los *Didelphyidae*. A pesar de estas modificaciones, no conozco ningún ejemplo de un astrágalo de un representante de este suborden que presente el menor vestigio de la perforación, ni del surco arterial transversal, ni tampoco del puente. Luego deduzco que en los Esparasodontes tampoco se ha desarrollado la perforación astragaliana.

La perforación recién aparece entre los Creodontes, y todavía de entre éstos solamente en los tipos pentadáctilos más especializados. Así, entre los *Mesonychidae*, sólo el género *Dissacus*, que es el más antiguo, pentáctilo y con el dedo interno bien desarrollado, tiene un astrágalo con una fuerte perforación, mas no puedo entrar al respecto en más detalles por cuanto no conozco dibujos de este hueso y las descripciones publicadas son insuficientes. Los géneros más recientes de esta familia como *Mesonyx* y *Dromocyon* que se habían vuelto digitígrados ó semidigitígrados, y habían perdido el dedo interno del pie ó sólo conservaban de él pequeños vestigios, no tenían perforación astragaliana, ó si aun se conservaba debía ser bajo una forma rudimentaria pues no la veo indicada en los dibujos publicados.

La perforación encuéntrase al contrario bien desarrollada en todos los representantes de la familia de los *Oxyaenidae* y es espe-

cialmente de gran tamaño en *Patriofelis* (fig. 88). Que estos animales son muy especializados lo indica claramente la forma ancha del pie y las falanges ungueales hendidas sobre el mismo tipo de las de los Tipoterios y del castor, y por mi parte no abrigo la menor

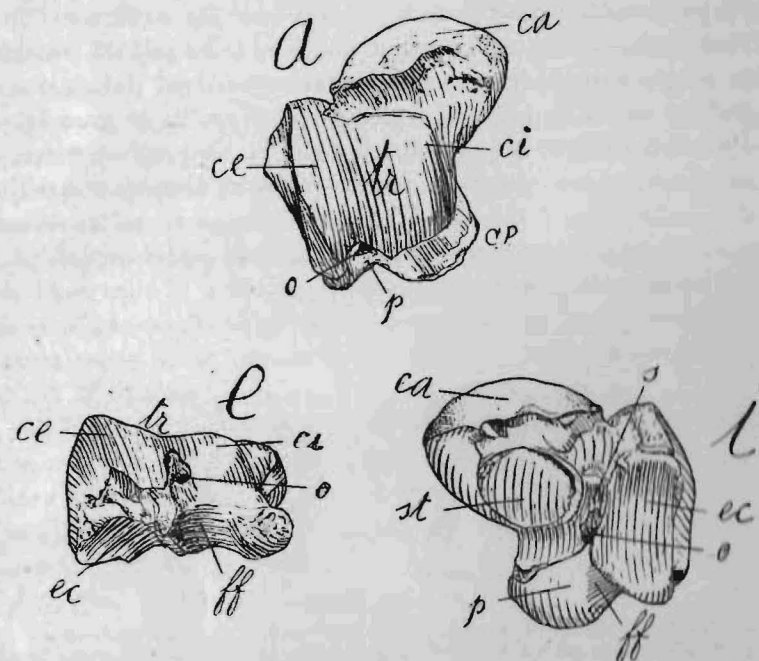


Fig. 88. *Patriofelis ferox* Marsh. Astrágalo izquierdo. a, visto de arriba; e, visto de atrás; i visto de abajo, á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural, según molde enviado al Museo Nacional por el prof. H. F. Osborn. Eoceno de Norte América (Bridger) Wyoming.

duda de que eran animales de hábitos en parte sino principalmente acuáticos. En el astrágalo de *Patriofelis* la posición y dirección de la faceta sustentacular con relación á la faceta ectal es absolutamente la misma que se observa en los pinipedios más primitivos como *Otaria* y *Arctocephalus*. La perforación del astrágalo de *Patriofelis* es seguida hacia atrás y principalmente hacia abajo de un puente *p* de un desarrollo extraordinario, lo que puede dar una idea del alto grado de especialización á que esta forma había alcanzado. Es cierto que conservaba el dedo interno del pie bien desarrollado, pero el tendón del flexor de este dedo corría sobre una nueva corredera *ff* excavada en la parte posterior del puente, y tan profunda que da á la parte posterior del hueso un aspecto bifido.

Sinopa, del eoceno de Norte América, que se coloca en la familia de los *Hyaenodontidae*, y cuyo pie era pentadáctilo pero con una pronunciada tendencia al estado digitigrado, tiene una perforación astragaliana pero muy pequeña y en via de desaparecer.

Ignoro si en el género *Hyaenodon*, de edad más reciente y mucho más especializado, existe ó no la perforación. Su existencia no la he visto mencionada en ningún trabajo ni la he podido observar sobre ninguna de las figuras publicadas¹. Si existe, debe ser muy pequeña y en via de regresión, pues sobre el molde en yeso del pie de *Hyaenodon horridus* que tengo á la vista, no puedo precisar su existencia. Sin embargo, detrás de la troclea se observa una pequeña depresión como si indicara la existencia de un surco transversal seguido de un puente; si realmente es así, solo podrá determinarse con el examen de piezas originales.

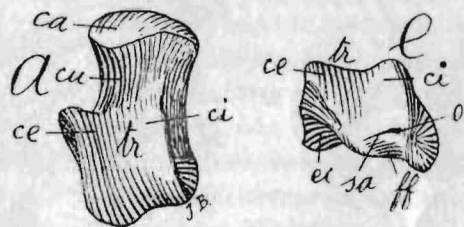


Fig. 89. *Parahyaenodon argentinus* Amgh. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba, y c, visto de atrás en tamaño natural. Mioceno superior de Monte Hermoso.

Así sucede en efecto con *Parahyaenodon*, un género de la misma familia descubierto últimamente en el mioceno superior de Monte-Hermoso. El astrágalo de este animal (fig. 89) en su forma es casi absolutamente igual al de *Hyaenodon*. Atrás, á continuación de la troclea presenta un surco arterial transversal *sa* angosto y profundo en el fondo del cual se presenta todavía visible la perforación astragaliana *o* que penetra en el cuerpo del hueso pero no se abre paso sobre el lado opuesto. Detrás del surco y de la perforación

¹ Sin embargo, en la obra de Schlosser sobre fósiles terciarios europeos (*Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Creodonten und Carnivoren des Europäischen Tertiärs*. Wien. 1887) se encuentra representado el pie izquierdo del *Hyaenodon compressus* Filh. (pl. v, fig. 43), cuyo astrágalo, según la figura, posiblemente una perforación bien aparente, pero en el texto, el autor no hace mención de este carácter.

viene el puente que es bastante grande y con una nueva corredera *ff* del flexor bien acentuada.

En los verdaderos carnívoros que constituyen el suborden de los *Carnivora*, la perforación astragaliana era hasta ahora casi completamente desconocida.

En el eoceno de Norte América, hay un género, que lleva el nombre de *Vulpavus*, colocado alternativamente, ya en los *Creodonts*, ya en los *Carnivora*, pero cuya posición exacta no es aun bien conocida; el astrágalo de este animal muestra una perforación sumamente pequeña con la superficie de la troclea más atrás del orificio de la perforación demostrando que esta se encontraba en su última faz de regresión.

El único carnívoro indiscutible sobre el cual hasta ahora se había observado la presencia de una pequeña perforación astragaliana es el género *Hoplophoneus* del mioceno de Norte América, que forma parte de la familia de los *Felidae*; debemos la observación al Dr. Wortman.

En la introducción de esta memoria he contado, como debido á una casualidad, me apercibí que el astrágalo del esqueleto del *Smilodon bonaerensis* estaba provisto de una perforación astragaliana. Esta especie es del horizonte más reciente de la formación pampeana, ó sea del piso lujanense; se trata pues de un mamífero de época geológica relativamente muy reciente.

El astrágalo del *Smilodon bonaerensis* se distingue del de los grandes *Felis* de nuestra época, por ser mucho más robusto, con los dos cóndilos de la troclea más iguales, y la superficie de la troclea poco excavada. En la parte posterior las diferencias son todavía mucho más profundas. A continuación de la troclea se ve el borde cóncavo de la escotadura astragaliana primitiva, debajo de la cual se abre la perforación astragaliana *o* que es de gran tamaño, perfora el hueso completamente y era sin duda funcional. El orificio proximal de la perforación es de un diámetro considerable, pero disminuye de diámetro tomando un aspecto infundibuliforme, para volver á enancharse considerablemente en su salida inferior ó distal.

A la perforación sigue hacia abajo y á los lados el surco arterial transversal y á este naturalmente el puente. El surco arterial transversal se ha vuelto sumamente ancho tomando la forma de una gran depresión *fo* ó de una fosa poco profunda, de fondo rugoso y con numerosos agujeros vasculares muy pequeños; esta depresión empezaba pues, á funcionar como fosa ligamental.

El puente *p* es muy grande, pero de contorno convexo, de superficie rugosa y sin ningún vestigio de nueva corredera para el tendón del flexor. Esto indica que el tendón del flexor no se escurrió

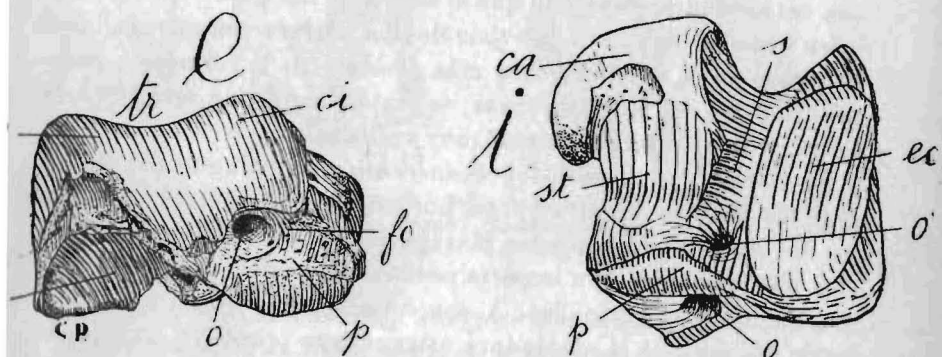
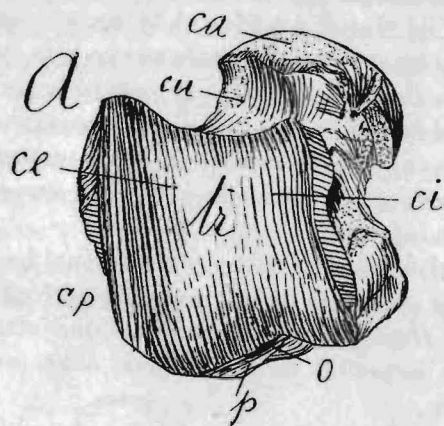


Fig. 90. *Smilodon bonaerensis*¹ (Muñiz) Amgh. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, reducido a los $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Parte más superior de la formación pampeana (horizonte lujanense).

de la perforación, sino que quedó en ella aprisionado; por otra parte, como la perforación es de tamaño relativamente considerable, es claro que todavía funcionaba de una manera más ó menos perfecta, indicando la existencia del dedo interno. Para confirmar

¹ *Smilodon bonaerensis* = *Muñifelis bonaerensis* Muñiz 1845, especie distinta de *Smilodon populator* Lund de las cavernas del Brasil, con la que hasta ahora se había confundido.

estas deducciones hice un examen del pie que se encontraba mal armado, y pude entonces constatar que poseía un dedo interno regularmente desarrollado, representado por el metatarsiano y por lo menos por la primera falange correspondiente.

He tenido la oportunidad de examinar otros astrágalos de *Smilodon*, algunos de la especie precedente y otros probablemente de especies distintas, pero la existencia de la perforación es constante, aunque varía en cuanto á su grado de desarrollo. En algunos ejemplares es más pequeña y evidentemente en vía de regresión, mientras que en otros es de tamaño todavía mayor que en el astrágalo arriba figurado. Es claro que en estos casos el tamaño de la perforación debe estar en relación con el mayor ó menos desarrollo del dedo interno que estaba en vía de supresión.

Por otra parte, la troclea menos excavada en su parte media longitudinal, menos convexa y menos extendida de adelante hacia

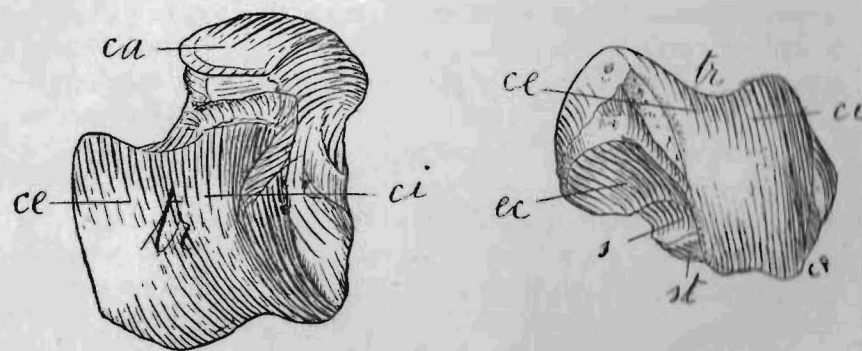


Fig. 91. *Felis leo* L. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido a $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Época actual. Africa.

atrás, indica claramente que en *Smilodon* el pie era menos digitigrado que el de los grandes felinos actuales.

El astrágalo de los grandes *Felis* existentes, el de *Felis leo* p. ej. (fig. 91), es muy distinto; el cuerpo del hueso es más angosto, especialmente hacia atrás, y el cóndilo externo de la troclea es considerablemente más elevado que el interno; la troclea es profundamente excavada en el medio y mucho más convexa en dirección antero-posterior. En la parte posterior no hay absolutamente ningún vestigio, ni de la perforación, ni del surco arterial transversal, ni tampoco del puente. La concavidad de la parte media de la

troclea se extiende describiendo un gran arco de círculo hasta el borde inferior del hueso, pero la tibia, en su movimiento hacia atrás, sólo llega, más ó menos, hasta un centímetro del borde postero-inferior; este último trecho es rugoso y destinado á inserciones musculares. En estos animales nunca hubo perforación, y el dedo interno del pie se ha atrofiado por causas distintas de las que actuaron para la atrofia del mismo dedo en los animales de la subfamilia de los *Machaerodontinae*.

Las deducciones que se sacan de estos hechos son importantísimas. Resulta que el grupo de los *Machaerodontinae* debe haberse separado de los *Felinae* en una época en la cual los antecesores de ambos grupos eran aun plantígrados ó semi-plantígrados, que poseían el dedo interno del pie posterior y el astrágalo sin perforación. La separación de los dos grupos debe pues remontar muy lejos, por lo menos hacia la mitad de los tiempos terciarios, y evolucionaron desde entonces independientemente. La perforación en

ción típica del astrágalo de estos animales se ve muy bien en el del oso blanco (*Ursus maritimus*) representado en la figura 92. El cuerpo del hueso es muy corto y muy ancho, con la troclea muy convexa de adelante hacia atrás y poco excavada en el centro. En la parte posterior, la troclea descende verticalmente hacia abajo, seguida de una segunda superficie que parece la continuación de la troclea, pero que en realidad está separada por una línea transversal *c* constituida por la superficie inferior, que se levanta como medio milímetro sobre la superficie de la troclea. Esta línea transversal indica el límite posterior del movimiento de la tibia sobre el astrágalo, y la superficie cóncava que sigue hacia abajo es la corredera *f* del tendón del flexor en su forma y posición primitiva, limitada hacia el lado interno por una protuberancia enorme para el ligamento astrágalo-calcalear interno, mientras que sobre el lado externo la protuberancia para la inserción del ligamento astrágalo-calcalear posterior se ha reducido de tal modo que apenas forma una pequeña zona al lado externo de la troclea; en esta zona hay un pequeño surco vascular, por el cual descende una ramecilla arterial que probablemente acompaña al flexor. La cabeza articular es corta, grande, hemisférica y muy oblicua con relación al cuerpo del hueso.

En los osos extinguidos de Sudamérica que constituyen la subfamilia de los *Arctotherinae* encontramos una conformación muy distinta. La cabeza articular no es oblicua sino que está colocada en la misma dirección longitudinal del cóndilo interno de la troclea. La troclea es mucho más larga y menos convexa en dirección antero-posterior; la parte posterior, en vez de descender verticalmente, se prolonga hacia atrás y descende suavemente hacia abajo limitada por una línea oblicua-transversal. Sobre el lado interno, detrás de esta línea se extiende la protuberancia que sirve de inserción al ligamento astrágalo-calcalear interno; esta protuberancia es todavía más desarrollada que en *Ursus*, se extiende también oblicuamente hacia atrás y hacia adentro, y está separada de la troclea por la misma línea oblicua-transversal *c* que indica el límite posterior del movimiento de la tibia sobre el astrágalo. Al lado externo de esta protuberancia, al borde posterior de la troclea sigue hacia abajo y hacia atrás, un surco arterial transversal *sa* bastante ancho y regularmente profundo que termina hacia adentro en una perforación astragaliana *o* pequeña, que no se abre sobre el lado opuesto del hueso. Abajo de este surco, sigue un puente *p* de grandes dimensiones con una nueva corredera *ff* del flexor, larga, ancha y bastante

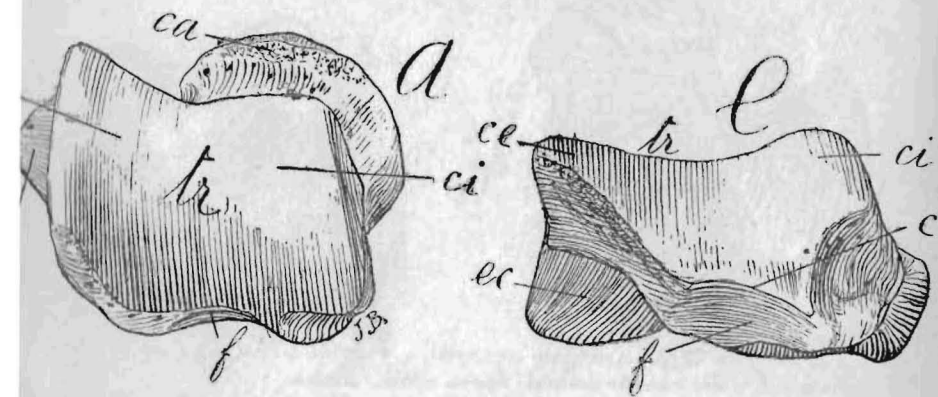


Fig. 92. *Ursus maritimus* Desm. Astrágalo izquierdo; *a*, visto de arriba, y *e*, visto de atrás, reducido á $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Época actual. Regiones árticas.

los *Machaerodontinae* ó en algunos de sus géneros apareció, pues, independientemente en épocas geológicas relativamente muy recientes.

Algo de parecido ha pasado con la familia de los *Ursidae*. En ningún ursideo del antiguo continente ni de Norte América se ha observado el menor vestigio de la perforación astragaliana, ni ningún indicio de su antigua existencia. Probablemente, esto es debido á la persistencia del estado plantígrado perfecto. La conforma-

profunda. Esto indica claramente que sobre el astrágalo de los más antiguos antecesores de *Arctotherium* la corredera primitiva

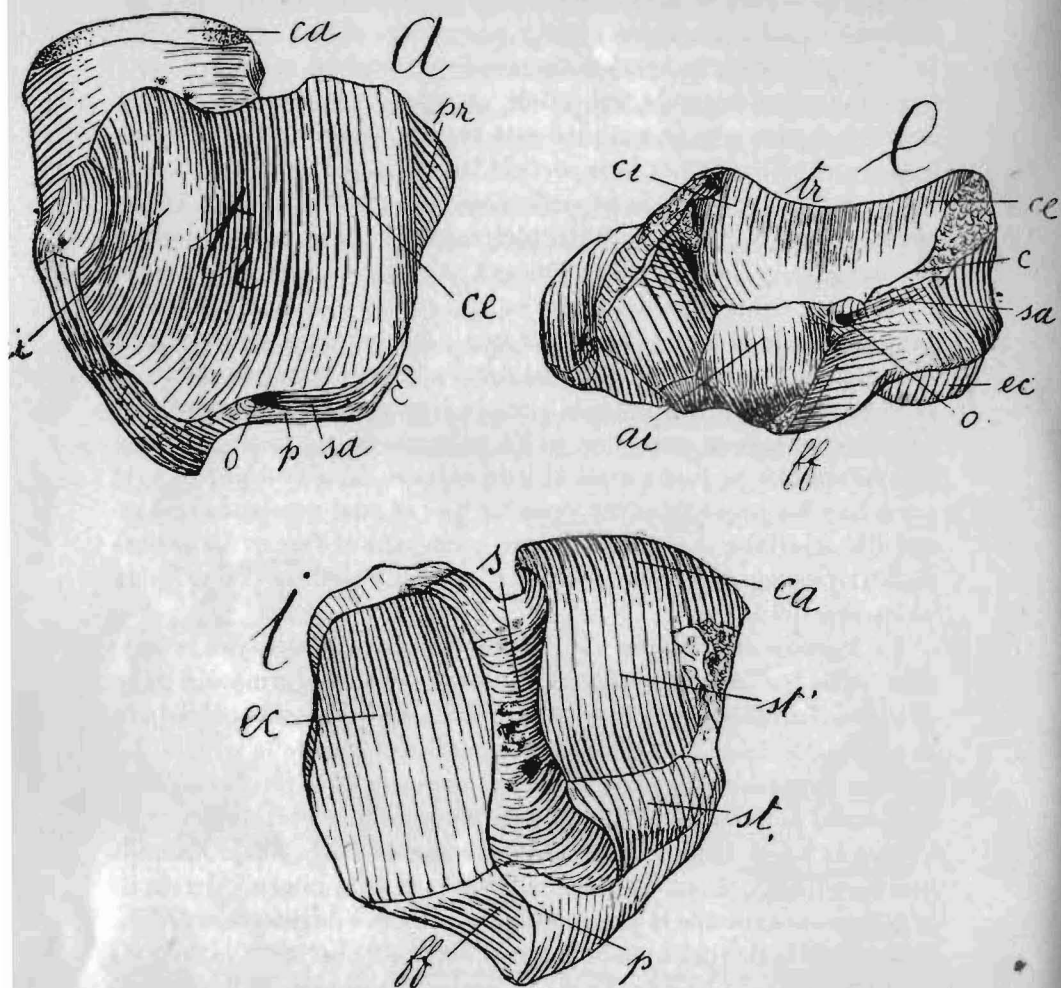


Fig. 93. *Arctotherium bonaerense*¹ Gerv. Astrágalo derecho; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, á los $\frac{2}{3}$ del tamaño natural. Pampeano inferior de Buenos Aires (ensenadense).

¹ El astrágalo de *Arctotherium* era hasta ahora completamente desconocido. Gervais había publicado un astrágalo que atribuyó á este gran oso (GERVAIS *Recherch. Mamm. Fos. Am. Mérid.*, Pl. 4, fig. 2, a. 1855), pero Burmeister refirió esa pieza al género *Smilodon* (*Machaerodus*). Puedo confirmar de una manera absoluta esa referencia de Burmeister: el astrágalo en cuestión es de *Smilodon bonaerensis* y es fácil cerciorarse de ello comparando la figura publicada por Gervais con la que doy más arriba (fig. 90) del astrágalo de este animal.

del tendón del flexor se excavó formando una escotadura profunda que luego se cubrió con un puente, transformándose en una perforación de gran tamaño y funcional seguida de un puente pequeño; este puente se fué engrosando gradualmente restringiendo de más en más la perforación; durante este proceso de osificación, el tendón consiguió quedar atrás del puente formándose en la parte posterior de éste una nueva corredera. La perforación entonces ya no dió paso más que á la rameilla arterial calcaneal, pero avanzando todavía más la osificación se obliteró el orificio distal transformándose así en la perforación exclusivamente vascular y nutricia del astrágalo de *Arctotherium bonaerense*. De esta conformación deducimos también que este animal ya no era plantigrado perfecto sino digitigrado ó semidigitigrado como los subursídeos.

A este respecto merece una especial atención el hecho de que el astrágalo de algunos subursídeos actuales se encuentra en vía de adquirir una perforación. En este caso se encuentra el de *Procyon cancrivorus* (fig. 94), que muestra la parte posterior á continuación de la troclea, ahondada por una escotadura f profunda, limitada

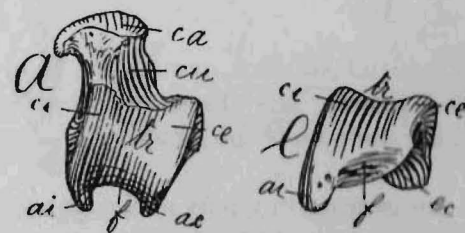


Fig. 94. *Procyon cancrivorus*. Astrágalo derecho; a, visto de arriba, y e, visto de atrás, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Epoca actual. Argentina septentrional.

por dos apófisis salientes, ai, ac, las cuales, volviéndose un poco más largas y arqueándose más hacia adentro, concluirán por ponerse en contacto formando un puente encima de la escotadura que así quedará transformada en una perforación.

Tenía ya este trabajo casi concluido, cuando recordé que el Museo Nacional poseía un ejemplar empajado de *Dasyurus viverrinus*, uno de los representantes de este grupo que todavía posee un pequeño rudimento del dedo gordo, aunque cubierto por la piel de modo que apenas es visible al exterior. Apercebido de que el cuero conservaba el esqueleto, hice sacar el astrágalo y me encontré con la agradable sorpresa de que posee una perforación astragaliana perfecta (fig. 95). La función de la perforación podrán pues de-

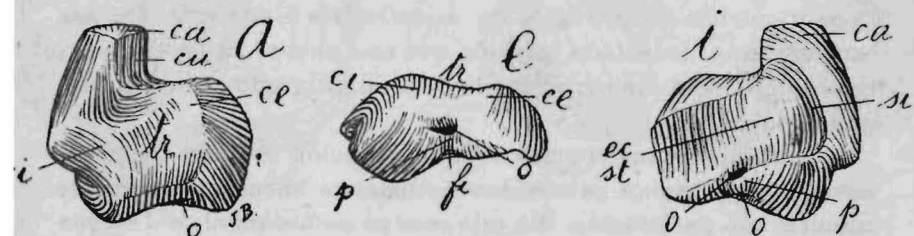


Fig. 95. *Dasyurus viverrinus* Shaw. Astrágalo derecho; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Época actual. Australia.

terminarla con exactitud aquellos que tengan la oportunidad de disecar ejemplares frescos. Mis observaciones sobre el ejemplar desecado y en mal estado no las he practicado en las condiciones más favorables.

El cuerpo del hueso es corto y muy ancho, con una troclea casi plana transversalmente, pero bastante convexa de adelante hacia atrás. La parte posterior es como truncada transversalmente y muestra una perforación *o* completa de dimensiones relativamente considerables, seguida de un puente *p* bastante angosto y delgado; reproduce casi exactamente el mismo grado de evolución que el astrágalo de *Proasmodeus* (fig. 22), siendo también bastante parecida la conformación de la troclea. La perforación está precedida de una depresión rugosa, en la que todavía pude constatar la presencia de hacecillos ligamentarios que la unían á la tibia. La función de fosa ligamental atribuida á esta depresión se encuentra así perfectamente confirmada.

En el interior de la perforación encontré tejidos en tan mal estado que no pude determinarlos con precisión, pero en algunos reconocí con certitud restos de las paredes de una arteria, mientras

que restos de un hacecillo, en parte destruido, parecían corresponder á un tendón muy delgado.

El descubrimiento de la perforación en este animal es de cualquier modo un hecho muy importante, pues desde ya nos permite eliminar definitivamente algunas de las hipótesis emitidas sobre las funciones que desempeña.

De esas hipótesis queda así eliminada aquella que suponía que la perforación podría contener una prolongación del ligamento interóseo del seno del tarso, pues en este animal, debido á que las dos facetas articulares se encuentran fusionadas en una sola, no existe el surco del seno del tarso y, de consiguiente, carece de ligamento interóseo. Queda igualmente eliminada la hipótesis de que la rama arterial que atravesaba la perforación fuera destinada á la nutrición del ligamento interóseo.

El puente del astrágalo presenta en su borde inferior una pequeña corredera *fi* bien acentuada, absolutamente igual como en el de *Proasmodeus*. Colocado el astrágalo encima del calcáneo en su posición natural, el orificio inferior de la perforación cae más atrás

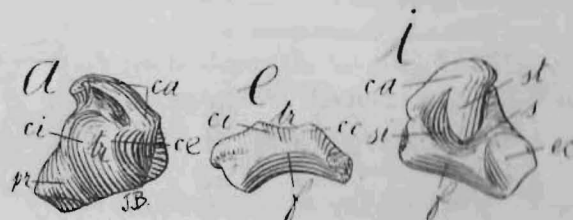


Fig. 96. *Didelphys Azarae* Temm. Astrágalo izquierdo; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Época actual. Rep. Argentina.

del borde posterior de la cara articular única de éste, de modo que la corredera inferior aparece como el resultado de un movimiento recurrente del tendón para poder pasar debajo de la apófisis interna del calcáneo.

Para que se aprecie aun más la importancia de estos hechos, debo recordar que el astrágalo de *Dasyurus*, salvo pequeñas diferencias de detalles, está construido sobre el mismo tipo general del de *Didelphys* (fig. 96). La única diferencia notable aparece en la cara inferior, en donde el astrágalo de *Dasyurus* muestra una sola faceta articular en vez de dos que tiene el de *Didelphys*. Como conocemos la historia paleontológica de los *Didelphyidae* de una manera

bastante completa, podemos también determinar la verdadera importancia de esa diferencia. Todos los *Didelphyidae* actuales y fósiles, como también sus predecesores los *Microbiotheridae* terciarios y cretáceos, tienen el astrágalo conformado absolutamente del mismo modo que el de *Didelphys*, es decir, con dos facetas articulares inferiores para el calcáneo y sin perforación astragaliana¹.

Se confirma así lo que he dicho tantas veces; esto es, que los *Dasyura* descienden de los *Pedimana*, siendo la fusión de las dos caras articulares inferiores en una sola en *Dasyurus*, una adquisición relativamente reciente, como lo es también la adquisición de la perforación astragaliana en las especies que la poseen.

Suplemento.

Estaba á punto de terminarse la impresión de esta memoria, cuando mi colega y amigo el distinguido naturalista señor Carlos Spegazzini, en conocimiento del trabajo que tenía entre manos, me

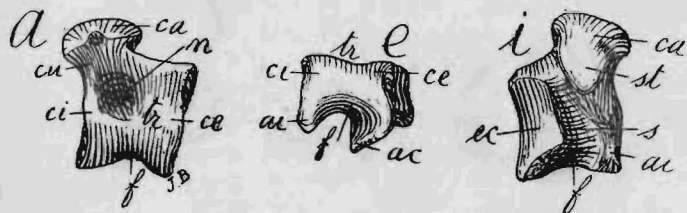


Fig. 97. *Erinaceus europaeus* L. Astrágalo derecho; a, visto de arriba; e, visto de atrás; i, visto de abajo, aumentado $\frac{3}{4}$ del tamaño natural. Epoca actual. Europa meridional.

obsequió con dos ejemplares de insectívoros europeos (un topo y un erizo) conservados en alcohol, con el objeto de que extendiera á ellos mi investigación. Debo agradecer este concurso de última

¹ Más arriba (pág. 414), al ocuparme del astrágalo de *Didelphys*, comparándolo con el de los Condilantros primitivos, digo que posee como en éstos una superficie articular correspondiente al tibial. Me quedó por agregar, que en *Didelphys* la parte interna posterior del escafoides, se ha prolongado hacia atrás desalojando el tibial que ya no toca el astrágalo encontrándose colocado sobre el lado interno del escafoides. Igual cambio se ha producido en los armadillos y en varios otros mamíferos.

hora, pues el examen del astrágalo de esos dos animales ha resultado de gran interés.

El astrágalo del erizo (fig. 97) es de un tipo sumamente primitivo. El cuerpo del hueso es de contorno casi cuadrado, bastante bajo, con una cabeza articular convexa, colocada bastante oblicuamente pero con un cuello corto. La troclea es ancha, regularmente convexa en sentido antero posterior, poco excavada en el medio y con los dos cóndilos más ó menos al mismo nivel. La fosal basal n del cuello es de dimensiones considerables y se prolonga hacia atrás entre los dos cóndilos invadiendo una parte considerable de la región anterior de la troclea.

Visto de abajo muestra las dos facetas articulares, ectal y sustentacular, bien definidas y separadas por un surco interóseo ancho y profundo, que corre directamente de adelante hacia atrás, y cuya entrada posterior coincide con la parte posterior de la línea media de la troclea, carácter primitivo que hemos encontrado en el astrágalo de varios de los más antiguos ungulados. La faceta ectal ec es de gran tamaño y de forma y posición normal. La faceta sustentacular st es al contrario pequeña, colocada muy adelante, uniéndose sin discontinuidad con la superficie articular ca destinada al escafoides, pero quedando completamente aislada atrás por una depresión profunda que la separa de la gran protuberancia posterior interna destinada á uno de los ligamentos astrágalo-calcaneos. Esta conformación es casi idéntica á la que hemos constatado en los *Didelphyidae* y en los ungulados más primitivos.

Con relación á la investigación de que me ocupo, la región más importante del astrágalo del erizo es la parte posterior. Acá la troclea es excavada de modo que forma una escotadura cóncava profunda que representa la corredera primitiva f ahondada por la presión del tendón del flexor, mientras que las dos protuberancias laterales ai, ac, que limitan la escotadura se prolongan desmesuradamente hacia atrás arqueándose al mismo tiempo una hacia otra. Esta escotadura es evidentemente la perforación astragaliana en vía de formación. Colocado el astrágalo encima del calcáneo en su posición natural, el borde más profundo de esta escotadura se encuentra todavía más atrás del borde posterior de la faceta sustentacular del calcáneo, de manera que la corredera f se prolonga sin discontinuidad sobre la cara posterior é inferior de la apófisis interna del calcáneo. Arqueándose un poco más las dos protuberancias laterales que limitan la escotadura se pondrían en contacto formando un puente que transformaría la escotadura en una per-

foración de gran tamaño. Es en este camino evolutivo que se encuentra el astrágalo del erizo.

El astrágalo (fig. 98) del topo, aunque á primera vista parece no diferir considerablemente de la forma que hemos visto en el erizo, representa en realidad casi el polo opuesto, pues en vez de encontrarnos con una perforación astragaliana en el principio de su proceso de formación, la observamos en una de sus últimas etapas de regresión.

Visto de arriba, el cuerpo del astrágalo del topo es de contorno parecido al del erizo, pero lleva una cabeza articular más ancha y menos oblicua, y la fosa *n* de la base del cuello es mucho más pequeña. Visto de abajo muestra una faceta sustentacular *st* de mayor tamaño; el canal *s* del seno del tarso no es derecho sino oblicuo, mucho más angosto y cerrado atrás por una cresta descendente de la que no hay vestigios en el del erizo. Mirando el hueso por de-

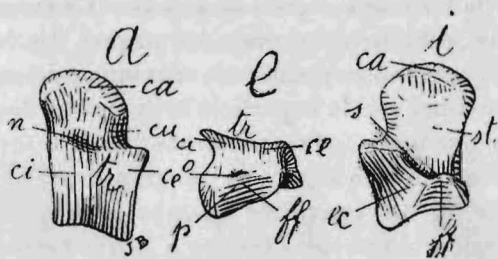


Fig. 98. *Talpa europaea* L. Astrágalo derecho; *a*, visto de arriba; *e*, visto de atrás; *i*, visto de abajo, aumentado $\frac{1}{2}$ del tamaño natural. Epoca actual. Europa meridional.

trás, en vez de la escotadura profunda que hemos visto en el del erizo, vemos una pequeña perforación astragaliana *o* seguida de un gran puente *p* que se extiende considerablemente hacia abajo para constituir la cresta descendente transversal de la cara inferior, que hemos visto cierra la entrada posterior del canal del seno del tarso. Sobre este puente, el tendón del flexor se ha formado una nueva corredera *ff*, ancha y poco profunda, que descende hacia abajo y se prolonga en la cara inferior sobre un trecho bastante largo de la región posterior del hueso. La perforación es completa pero de diámetro muy reducido y sólo da paso á la pequeña ramecilla arterial calcaneal.

Quiere decir, que tomando mentalmente el astrágalo del topo á

partir del estadio que atraviesa el del erizo, la escotadura de la corredera primitiva se cubrió con un puente formado por la convergencia de las dos protuberancias laterales, transformando la corredera en una gran perforación. El puente, al principio delgado, fué aumentando gradualmente de espesor, restringiendo la perforación; el tendón del flexor fué expulsado de la perforación y se formó una nueva corredera sobre la superficie posterior é inferior del puente. La perforación, disminuyendo de diámetro, concluyó por no dar paso más que á la ramecilla arterial calcaneal y está en vía de transformarse en agujero exclusivamente vascular nutricio del astrágalo, para luego obliterarse por completo. El astrágalo del topo representa, pues, un estadio de evolución (ó más propiamente, de especialización) muchísimo más avanzado que el del erizo.

Ha sido para mí un motivo de gran sorpresa encontrar la perforación astragaliana sobre un animal tan conocido y tan vulgar como el topo. El hallazgo de la perforación astragaliana en los géneros actuales *Talpa* y *Dasyurus*, me induce á creer que pueda existir en otros géneros existentes de los subórdenes de los *Dasyura* é *Insectivora*, y que también se descubran mamíferos con la perforación más ó menos perfecta en los monos, en los lemurianos y quizás también en los subursídeos¹.

De todos modos, el caso del topo y del erizo me ofrece la oportunidad de cerrar esta memoria con algunas consideraciones de orden filosófico.

¹ En el último momento tengo la oportunidad de examinar el astrágalo del *Prionotes giganteus* y veo que difiere del de todos los demás armadillos actuales y extinguidos, por presentar un gran puente separado de la troclea por un surco vascular transversal, y una fosa ligamental de considerable extensión con un vestigio de la perforación astragaliana en su último límite de regresión. Sobre el puente no hay vestigios de nueva corredera para el flexor.

En la reseña histórica (pag. 351) se me ha pasado sin mencionar la opinión de Lemoine, según la cual, el astrágalo estaría constituido por dos huesos: el intermedio y el tibial, siendo la perforación astragaliana un vestigio de la fusión incompleta de esos dos huesos! «L'examen du tarse des anciens Mammifères de la faune Cernaysienne va nous fournir un renseignement nouveau qui ne manque pas de valeur au point de vue de la morphologie. Effectivement, toutes les astragales (fig. v, 1, 4, 7) que nous y avons recueillies jusqu'ici présentent une perforation fort appréciable et qui nous paraît s'expliquer par la soudure non encore complète de deux os (tibial et intermedium) qui peut-être constituent l'astragale». VICTOR LEMOINE, *Considérations générales sur les vertébrés fossiles des environs de Reims et spécialement sur les Mammifères de la faune Cernaysienne*, pag. 23. Extrait du Compte-Rendu des séances du Congrès International de Zoologie. Paris, 1889.

En algunas de las páginas que preceden, al tratar de los ungulados, se habrá visto que hay una concordancia perfecta entre los resultados filogenéticos que se deducen de la evolución del astrágalo y aquéllos que nos proporciona la dentadura, considerando la forma triangular de las muelas como una modificación de la forma cuadrangular.

En el erizo tenemos el ejemplo de un animal de astrágalo muy primitivo y de muelas persistentes del tipo cuadrangular, carácter este último que lo interpreto como primitivo, ó quizás más exactamente como más primitivo que el tipo triangular y tritubercular. En el caso del erizo hay una concordancia perfecta entre los resultados á que conduce el estudio del astrágalo y los que proporciona la dentadura, según mi teoría de la evolución dentaria; unos y otros conducen á considerar este mamífero como un tipo primitivo y poco especializado. Con la teoría tritubercular habría, al contrario, una discordancia completa, pues sería muy primitivo por el astrágalo y, al contrario, sumamente especializado en la forma de las muelas.

En el caso del topo, nos encontramos con un mamífero de astrágalo sumamente evolucionado y con muelas persistentes del tipo triangular el más perfecto. También en este caso hay una concordancia completa entre los datos que suministra el astrágalo y los que proporcionan los molares interpretados según mi teoría, que considera el tipo triangular como derivado del cuadrangular.

Con la teoría tritubercular habría igualmente en este caso una discordancia completa, pues se trataría de un animal muy especializado por el astrágalo y sumamente primitivo por los molares.

Cierto es que un animal puede evolucionar en ciertos órganos y quedar estacionarios en otros, pero seguramente no es el caso entre el erizo y el topo, pues este último aparece en toda su organización como un tipo excesivamente especializado.

La formación de la perforación astragaliana por el ahondamiento de la corredera primitiva y la formación de un puente, en la forma que indican los materiales que he presentado, es un hecho tan evidente que no admite la menor duda.

Por otra parte, es para mí igualmente evidente que dos *verdades* tienen que estar en concordancia, pues si conducen á resultados opuestos, por lo menos una de las dos es falsa. Ahora, como en todos los casos que se me han presentado he siempre constatado una concordancia perfecta entre la teoría del origen de la perforación por la formación gradual de un puente y la teoría del origen de

las muelas triangulares ó trituberculares por modificación del tipo cuadrangular, tengo para mí que se trata de dos verdades.

La teoría que hace derivar las muelas cuadrangulares del tipo triangular, aparece, al contrario, en contradicción con los resultados que suministra la evolución de la perforación astragaliana; luego una de las dos es falsa. Pero como la formación gradual de la perforación por la formación de un puente es un hecho á todas luces evidentemente cierto, deduzco que lo que no es verdad es la teoría tritubercular de la formación de las muelas.

RÉSUMÉ.

La perforation astragalienne des mammifères n'est pas un caractère originairement primitif, mais bien une acquisition secondaire. Chez les mammifères primitifs, plantigrades et à cinq doigts, l'astragale montre, en arrière de la trochlée articulaire, une coulisse qui correspond, par la forme et la position, à celle qui, dans l'astragale de l'homme, donne passage au tendon du muscle fléchisseur du gros orteil. Il est donc naturel de croire que chez les mammifères anciens cette coulisse remplissait les mêmes fonctions que celle de l'astragale de l'homme.

En arrivant vers les formes plus récentes, généralement plus grandes et de plus en plus spécialisées, on voit cette coulisse devenir graduellement plus profonde jusqu'à se transformer en une encoche ou rainure qui se couvre d'un pont osseux et qui reste ainsi transformée en une perforation.

Chez les mammifères plantigrades et pentadactyles les plus primitifs, la trochlée articulaire de l'astragale est large, courte et presque plate, l'excavation de la ligne longitudinale médiane étant à peine excavée et la convexité d'avant en arrière peu prononcée; cette conformation prouve que le mouvement antéro-postérieur du tibia sur l'astragale était très limité. Mais à mesure que le pied se redressait en avançant vers le stade digitigrade, le tibia augmentait aussi graduellement l'étendue de son mouvement antéro-postérieur sur la trochlée de l'astragale et celle-ci devenait plus convexe d'avant en arrière et plus creusée sur la ligne longitudinale médiane.

Le tendon du long fléchisseur du gros orteil descend sur l'astragale par une gouttière de la partie postérieure du tibia et suit sur le calcaneum dans une coulisse qui se continue sans interruption sur les trois os. Dans ces conditions et par suite du mouvement antéro-postérieur du tibia, il arriva que le tendon, fortement pressé sur la coulisse de l'astragale, la creusa profondément jusqu'à la transformer en une rainure ou canal. Par cette rainure, le tendon pénétra profondément dans l'os; avec le procès graduel de l'ossifi-

cation sur les côtés de la rainure, celle-ci se couvrit d'un pont osseux qui la transforma en une perforation ou tuyau qui donnait passage au tendon et à une petite branche calcanéenne de l'artère péronière postérieure.

Le procès d'ossification avançant toujours, la perforation diminuait de diamètre en resserrant de plus en plus le tendon qui s'atrophia et finit par disparaître, cette atrophie et cette disparition ayant été suivies de l'atrophie et de la disparition du gros orteil; peut-être cette perte amena aussi l'extinction de quelques lignes de mammifères.

Comme la formation du pont ne se produisait qu'à l'âge adulte, il arriva quelques cas où le pont se forma devant le tendon qui devenait ainsi libre en arrière, ne restant dans la perforation que la petite branche artérielle. Dans ce cas, le tendon se creusa une nouvelle coulisse derrière le pont, et le gros orteil put se conserver. On constate, en effet, que la présence d'une perforation parfaite et fonctionnelle est toujours accompagnée de la présence du gros orteil, soit parfait soit à l'état rudimentaire, mais par contre, on n'a pu encore constater la présence de la perforation parfaite sur aucun mammifère absolument dépourvu du gros orteil.

Après que le tendon resta éliminé de la perforation, celle-ci continua à fonctionner uniquement comme tuyau de passage ou de transmission de la branche artérielle, mais en diminuant progressivement de diamètre et il finit par s'oblitérer sur la face inférieure de l'astragale, remplissant alors les fonctions d'un simple trou nourricier de l'os. L'ouverture supérieure ou proximale de la perforation continua à se rétrécir jusqu'à disparaître complètement, de sorte qu'on la rencontre à tous les degrés de développement ou de régression.

Dans quelques mammifères, la région qui entoure l'entrée supérieure de la perforation se creusa d'une dépression qui servait à l'insertion de ligaments d'attache avec le tibia. Chez d'autres mammifères, la perforation a disparu complètement, mais la dépression est restée et, considérablement agrandie, s'est transformée en une fosse ligamentaire pour l'insertion de ligaments de renforcement de la capsule tibio-astragalienne. Le genre fossile *Homalodotherium* et quelques pinnipèdes actuels (*Otaria*) se trouvent dans ce cas.

L'étude de la perforation dans les genres *Pantolambda*, *Coryphodon* et *Uintatherium* est d'accord avec les résultats obtenus par l'étude de la denture, c'est-à-dire que le genre *Pantolambda*

n'est pas la souche des *Amblypoda*, et ne rentre pas non plus dans cet ordre sinon dans celui des Condylartres. Une étude semblable démontre aussi que les ongulés les plus primitifs descendent directement des Microbiothéridés, autre résultat auquel on était déjà arrivé par l'étude de la denture.

Dans des temps géologiques relativement récents, la perforation, en voie de régression, a été constatée sur *Arctotherium bonaerense*, un ursidé caractéristique de la partie inférieure de la formation pampéenne. On la trouve aussi, et parfaitement développée, sur le *Smilodon bonaerensis*, un félin de la partie la plus supérieure de la formation pampéenne.

Parmi les mammifères de l'époque actuelle, la perforation astragaliennne parfaite se trouve sur le *Dasyurus viverrinus*. Cette perforation qui manque aussi bien sur les Didelphidés vivants et fossiles que sur leurs ancêtres les Microbiothéridés, prouve que *Dasyurus* est un type récent, mais l'astragale, étant du même type général que celui de *Didelphys* ou des Pédimanes en général, prouve que ceux-ci (les Microbiothéridés) sont, comme on l'avait déjà avancé, les véritables ancêtres des Dasyuridés d'Australie.

La perforation astragaliennne, mais dans une de ses dernières phases de régression, se trouve aussi sur le genre *Talpa* de l'époque actuelle, tandis que sur l'astragale d'un autre insectivore, le genre *Erinaceus*, on en voit les premiers stades de développement. Il est probable qu'on trouvera d'autres mammifères actuels dont l'astragale est perforé parmi les carnivores marsupiaux d'Australie, les insectivores, les subursidés, les singes et les lémurien.

La perforation est apparue indépendamment et à des époques distinctes sur des mammifères appartenant à des ordres les plus différents.

Les déductions phylogénétiques qu'on tire de l'évolution de la perforation astragaliennne sont d'accord avec celles qu'on tire de l'étude de la denture d'après la théorie de la plexodontie primitive, c'est-à-dire, de la dérivation des molaires triangulaires de celles quadrangulaires, et ces déductions sont au contraire en opposition complète avec la théorie de la trituberculie, ce qui prouve que cette dernière n'a pas de raison d'être.