

SOBRE UNA ANOMALIA EN LAS INVAGINACIONES DE LAS VALVAS DE ALGUNAS HIPPURITIDAE

Por FEDERICO K. G. MÜLLERRIED, del Instituto de Biología.

EL primer caso de invaginación anormal en las Hippuritidae fue observado en una valva inferior, en 1864, por G. Guiscardi (1); después se describieron casos análogos en otras especies por G. A. Pirona (2), H. Douvillé (3), G. De Alessandri (4), A. Toucas (5) y C. F. Parona (7). En todos estos casos, en total 14, la anomalía consiste en que dos o tres de las invaginaciones L, S y E, en vez de estar separados como sucede normalmente, se juntan hacia el lado exterior de la valva, observándose casi siempre, en los ejemplares mejor conservados, la reducción del número de los surcos longitudinales exteriores, correspondientes a las invaginaciones anormales, a uno solo.

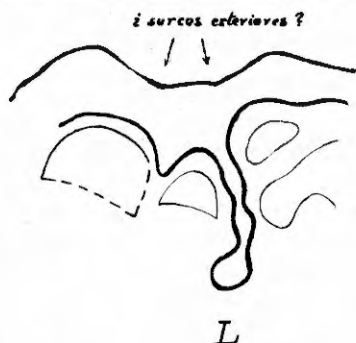
Parona (7) tiene el mérito de haber comprobado que la anomalía se ha hecho más manifiesta durante el crecimiento de la valva inferior, presentando la valva superior en el único caso conocido hasta hoy, una anomalía correspondiente, la cual consiste en que los dos agujeros radiales de S y E están reunidos en uno solo, ancho.

Puedo presentar otros dos casos, como ejemplo de lo comprobado por Parona, en valvas inferiores de un nuevo subgénero de las Hippuritidae, *Pseudobarrettia*, descubierto por el que escribe este, en Ocozocoautla, Estado de Chiapas, México, y caracterizado por invaginaciones de L, S y E, y además, por otras ordinarias (véase el artículo anterior sobre Chiapasella), en número de 16 a 17 en individuos adultos, siendo las invaginaciones distribuidas a distancia más o menos uniforme, y también entre las invaginaciones ligamental y sifonales. El ejemplar dibujado en la figura 1 en secciones transversales, a distancia vertical de 9 centímetros una de otra, muestra bien el desarrollo que tomó la anomalía, y que consiste en que la parte basal de la invaginación disminuyó en anchura, alargándose al mismo tiempo; además, en que la sección superior tiene solamente un surco exterior en vez de dos, como sucede en la sección inferior. Por último, se nota que las células grandes de la capa exterior han sufrido una modificación. (Fig. 1.)

En el otro ejemplar (representado en la figura 2 en dos secciones transversales a distancia de 10 centímetros una de otra) no se nota en la sección inferior anomalía alguna; en la superior sí, y consiste en la soldadura basal de las invaginaciones ordinarias y en la reducción de los surcos longitudinales exteriores a uno solo. (Fig. 2.)

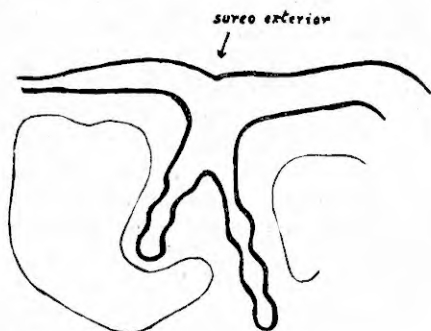
Lo interesante de estos dos casos es que se trata, en el uno, de una combinación de L y de una invaginación ordinaria, y en el otro, de la unión de invaginaciones ordinarias, lo que no se había descrito con anterioridad. Sin embargo, me parece que una anomalía idéntica es la observada por G. Dainelli (6) y después por F. Klinghardt (8) en valvas inferiores del subgénero *Pironaea*; el último autor deno-

minó el fenómeno "duplicación" de una invaginación, pero dado que la parte basal de esta invaginación es más ancha que la de una normal, creo que la llamada "duplicación" no es sino un caso idéntico a los 16 mencionados arriba. Hay que ampliar, entonces, la anomalía de invaginaciones de L, S y E, conocida hasta ahora, con otra



1 a

Fig. 1 a.—*Pseudobarrettia chiapasensis* Müllerried. Secciones transversales de la valva inferior. 1a. Sección inferior.



1 b.

Fig. 1 b.—Sección superior.—Ambas secciones con invaginaciones anormales, y distintas.

de invaginaciones ordinarias. La anomalía está representada por 14 casos que se refieren a invaginaciones de L, S y E, tres casos de anomalía de invaginaciones ordinarias, y uno mixto.

Para aclarar la causa de esta interesante anomalía, es preciso indicar de nuevo, y con toda amplitud, sus peculiaridades, las cuales comprenden también las de las invaginaciones ordinarias.

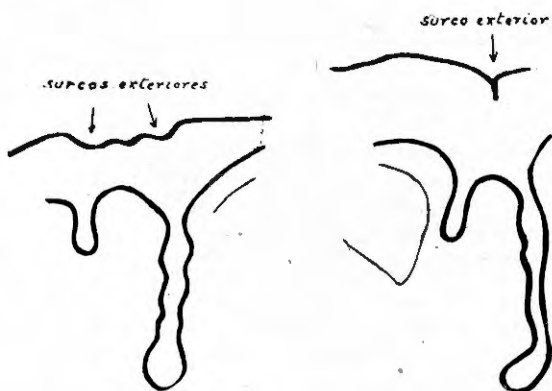


Fig. 2 a.—*Pseudobarrettia chiapasensis* Müllerried. Secciones transversales de la valva inferior. 2a. Sección inferior con invaginaciones normales.



Fig. 2 b.—Sección superior con invaginaciones anormales.

Daremos, en primer lugar, una lista de todas las anomalías observadas hasta hoy, arreglándolas desde el caso más antiguo hasta el más reciente.

1. *Hippurites Baylei* Guisc. (1 Lám. 1, Fig. 2.)
2. *Hippurites Giordanii* Pirona, (2.)—*H. (Vaccinites) Giordani* Pirona. (7)
3. *Hippurites corbarieus* var. *fasciata* Douvillé (3, Pág. 13, Fig. 5.)—*Vaccinites corbarieus* Douvillé sp. (5)
4. *Hippurites giganteus* d'Hombres-Firmas (3, Pág. 22, Fig. 7.)—*Vaccinites giganteus* d'Hombres-Firmas sp. (5)
5. *Hippurites gosaviensis* var. (3, Pág. 29, Fig. 16.)—*Vaccinites gosaviensis* Douvillé sp. (5)
6. *Hippurites Jeani* Douvillé var. (3, Lám. 9, Fig. 2.)—*Vaccinites galloprovincialis* Math. (5)
7. *Hippurites Jeani* Douvillé var. (3, Lám. 8, Fig. 6.)—*V. galloprovincialis* Math. (5)
8. *Hippurites Jeani* Douvillé var. (3, Lám. 8, Fig. 7.)—*V. galloprovincialis* Math. (5)
9. *Hippurites galloprovincialis* Math. (3, Lám. 9, Fig. 2.)—*V. galloprovincialis* Math. (5)
10. *Hippurites dentatus* Math. (3, Lám. 9, Fig. 3.)—*Vaccinites dentatus* Math. (5)
11. *Hippurites* Douvillé. (3, Lám. 31, Fig. 6.)—*Vaccinites Gaudryi* Mun. Chalm. sp. (5)
12. *Hippurites Taburnii* Guisc. (4, Lám. 14, Fig. 1.)—*Vaccinites Taburnii* Guisc. sp. (5)
13. *Vaccinites galloprovincialis* Math. (5, Fig. 136.)
14. *Vaccinites (Pironaea) polystylus* Pirona. (6)
15. *Hippurites (Vaccinites) Gaudryi* Mun. Chalm. (7, Pág. 585, Fig. 1, Lám., Fig. 1, 1a)
16. *Pironaea polystylus* Pirona var. *forojuliensis* Klinghardt (8, Lám. 11, Fig. 6.)
17. *Pseudobarrettia* nov. sub-gen. *chiapasensis* n.sp. (Fig. 1.)
18. *Pseudobarrettia* nov. sub-gen. *chiapasensis* n.sp. (Fig. 2.)

Las valvas inferiores mismas no dejan ver ninguna irregularidad, con excepción de aquella del caso 3, que aparentemente es más convexa en la parte de la valva donde está la anomalía; pero siendo en los casos 14 a 18 la convexidad de la valva en el lado de la anomalía completamente normal, parece más bien que no haya relación alguna entre las invaginaciones y una convexidad anormal, observada en el caso 3.

Tampoco hay relación alguna entre las invaginaciones anormales y la forma general de las valvas, porque la anomalía se encuentra tanto en valvas de forma cilíndrica como en otras de forma cónica: estos dos tipos son las únicas formas de las valvas de las Hippuritidae.

También es independiente la anomalía de la clase de invaginaciones, porque se encuentran tanto en invaginaciones ligamental y sifonales (14 casos), como en invaginaciones ordinarias (3 casos), y sobre todo, porque en un caso se refieren a las dos clases de invaginaciones.

Por lo que se refiere a la morfología y textura de la anomalía, se puede decir que presentan las siguientes peculiaridades, en las valvas inferiores:

La anomalía se refiere, en primer lugar, a la parte exterior de las invaginaciones y a los sureos longitudinales exteriores; los últimos, en las valvas mejor conservadas, tienen frente a las invaginaciones anormales una posición normal, simétrica en los casos 1, 4, 15 y 18, y asimétrica únicamente en el caso 17, lo que indica que, aparentemente, por regla general, la posición de los sureos exteriores frente a las invaginaciones anormales no sufre modificación alguna. Mucho más importante es el número de sureos frente a las invaginaciones anormales: en siete casos hay tan buena conservación de ellos, que se ve claramente que en seis casos (1, 3, 4, 15, 17 y 18) hay reducción del número correspondiente a las invaginaciones anormales, en este sentido que en casos de dos invaginaciones hay reducción de los sureos a uno solo, y en caso de tres invaginaciones anormales, a dos o uno. Únicamente en el caso 11 se observa ninguna reducción del número de sureos. Esto es de suma importancia porque indica claramente que la anomalía no puede referirse necesariamente a los sureos exteriores; en otras palabras, que la reducción del número de los sureos es más bien un asunto secundario. Esto está soportado por otra observación. En el caso 17 se nota en la sección inferior la presencia de dos invaginaciones anormales y de dos sureos exteriores; en la sección superior también dos invaginaciones anormales, pero únicamente un surco longitudinal, es decir, la anomalía comenzó sin estorbar los sureos exteriores. Durante el desarrollo de la anomalía se puede reducir el número de sureos exteriores, correspondientes a las invaginaciones anormales, pero no hay necesidad de esto.

La anomalía se refiere, en primer lugar, a la parte exterior de las invaginaciones, consistiendo en la unión basal de éstas, hacia la periferia de la valva. Esta base anormal siempre es más angosta que la distancia de las invaginaciones modificadas por la anomalía, y más ancha que las mismas. También varía la profundidad de la base de las invaginaciones anormales, en sentido radial. Parece que hay cierta regla sobre la anchura y la profundidad de la base de las invaginaciones anormales, porque en los casos 2, 15 y 17 se nota que durante el desarrollo de la anomalía, visible en las distintas secciones que se conocen de cada una de las valvas con anomalía, la base ancha y corta se transforma en otra angosta y profunda. Apoya esto que en el caso 18 la base de las invaginaciones empieza ancha y corta.

Por lo que se refiere a la textura de las invaginaciones anormales, no sabemos nada, porque los casos conocidos con anterioridad aparentemente nada revelan a este respecto, porque no se menciona nada en los trabajos publicados, y en los dos casos nuevos no se puede averiguar nada, porque las investigaciones están conservadas en calcita cristalina.

Las modificaciones sufridas por la anomalía son mucho menores en la parte interior de las invaginaciones, y las partes colindantes con éstas; por lo que se refiere al primero, se puede decir que generalmente hay una modificación ligera de la forma, tan ligera en los casos 17 y 18 que están preservados los nudos de las invaginaciones. Solamente en los casos 2, 12 y 15 la forma de las terminaciones de las invaginaciones anormales está modificada, pero generalmente sin que ésta llegue al grado de que no se reconozca el tipo característico de estas terminaciones, con excepción de la invaginación L, en el caso 2, y de la de S, en el N° 15. Hay que tomar en cuenta todavía que las terminaciones interiores de las invaginaciones normales presentan ligeras modificaciones aun en individuos de la misma especie

de las Hippuritidae, como, por ejemplo, en el *Hippurites resectus* var. mexicana (Bárcena) de la región de Apaxco, Estado de México.

La dirección de las terminaciones en general es radial, es decir, normal, y solamente en el caso 15 es bastante irregular.

Por lo que se refiere a la modificación producida en las partes colindantes no hay indicaciones en los casos conocidos con anterioridad, pero sí en el caso 17 de la *Pseudobarrettia*: consisten, como indican las figuras 1a y 1b, en que las gruesas células de la capa exterior, dirigidas normalmente en sentido radial y presentes en número de una, están deformadas y en parte dobles, en dirección radial.

En lo general, no se sabe a qué edad de los ejemplares se presentan las modificaciones originadas por la anomalía; únicamente en el caso 18 se sabe que la anomalía comenzó cuando el individuo tenía ya una edad casi adulta, porque en la sección inferior de la valva no se nota nada de una anomalía de ésta, y esta sección pasa por una parte de la valva que representa su estado joven, mientras que en la sección superior, correspondiente a una edad madura del ejemplar, ya se nota bien la anomalía. El desarrollo de ésta fue probablemente bastante lento, porque en los casos con varias secciones, aunque éstas están a una distancia relativamente grande en el uno y mismo ejemplar, se nota que la diferencia entre la morfología de las invaginaciones anormales de las dos secciones no es muy marcada. Es sobre todo interesante que en ningún caso se nota una regresión al estado normal, o la muerte prematura del individuo a causa de la anomalía, lo que se prueba porque todos los casos se refieren a ejemplares de edad madura de las Hippuritidae.

Los ejemplares con la anomalía se han encontrado en Austria, España, Francia, Italia y México, lo que demuestra el carácter universal de ella, tomando en cuenta que el género *Hippurites* se conoce únicamente en las regiones cálidas del globo, como sucede con todos los paquidontos.

Es importantísimo señalar que la anomalía no se encuentra en todas las Hippuritidae; genéricamente se conoce únicamente del subgénero *Vaccinites*, con excepción de la *Pseudobarrettia*, que pertenece al subgénero *Orbignya*, apoyándome en la clasificación de A. Toucas (5), porque ésta se refiere, entre otras razones, a los ángulos L:E, los que uso también, por ser de importancia, en las explicaciones expuestas en seguida. Esto salta a la vista en la siguiente lista:

	Ángulos normales	L:E	L:S	S:E
Sub-género <i>Vaccinites</i>				
<i>V. galloprovincialis</i> Math. (casos 6, 7, 8, 9, 13).	20—30	15—20	10—15	
<i>V. Gaudryi</i> Mun.-Chalm. (11, 15).....	50	30	20	
<i>V. corbaricus</i> Douvillé sp. (3).....	50	15—25	15—25	
<i>V. Taburnii</i> Guisc. (12).....	60	35	25	
<i>V. dentatus</i> Math. (10).....	60	25—30	25—30	
<i>V. giganteus</i> d'Hombres-Firmas sp. (4).....	60—70	25—30	35—40	
<i>V. gosaviensis</i> Douvillé sp. (5).....	70	30	40	
<i>Hippurites</i> Baylei Guisc. (1) e <i>Hippurites</i> Gior-danii Pirona (2): ángulos normales desconoci-dos, pero seguramente pequeños al tomarse en cuenta los ángulos entre las invaginaciones anormales.				

En ella no aparecen la *Pironaea polystylus* y la *Pseudobarrettia chiapasensis*, porque en estos casos no hay que referirse a los ángulos de la lista anterior, sino a los de las invaginaciones ordinarias o a los que existen entre éstas y las de L, S y E. Estos ángulos son en la *Pironaea* de 10 a 20 grados, y en la *Pseudobarrettia*, de 15 a 25.

Entonces genéricamente y refiriéndose a los ángulos de la lista anterior, salta a la vista que todas las Hippuritidae con la anomalía de referencia pertenecen al subgénero *Vaccinites*, y no al *Orbignya*. Además, se ve por la lista anterior, que dentro del subgénero *Vaccinites* el ángulo mayor L:E es de 70 grados, lo que quiere decir que solamente se nota anomalía en aquellas especies del *Vaccinites* que tiene un ángulo L:E reducido, pero que puede llegar hasta 90 grados en otras especies del mismo subgénero. Por lo que se refiere a la distribución específica dentro de este grupo reducido, es de anotar que nunca excede un ángulo de 50 grados, entre dos o tres invaginaciones anormales, porque de los 12 casos del *Vaccinites* (excluímos a los *V. Baylei* y *V. Giordanii* porque no se sabe con precisión los ángulos normales) 8 pertenecen a especies que tienen un ángulo L:E hasta 50 grados. Más todavía, el ángulo mayor entre dos invaginaciones ligadas es de 40 grados, porque en los casos 3, 7, 8, 9 y 15 el ángulo L:S varía entre 20 y 30 grados; en los casos 3 a 6, 10 a 13, y 15, el ángulo S:E es entre 15 y 40 grados, y en los casos de invaginaciones ordinarias varía entre 10 y 25 grados.

Salta a la vista que las especies con anomalía pertenecen a un grupo reducido del *Vaccinites*, o a *Vaccinites* y *Orbignya* con invaginaciones ordinarias, o sea que en ambos casos los ángulos entre las invaginaciones son relativamente pequeños y no sobrepasan de 50 grados, siendo de anotar que en ningún caso el ángulo entre dos invaginaciones anormales es mayor de 40 grados. Aparentemente, estos ángulos tan pequeños, o sea la poca distancia entre las invaginaciones, han facilitado la unión de éstas.

Por lo que se refiere a la frecuencia de la anomalía en una y la misma especie de las de referencia, es de anotar que de los 18 casos 5 ocurren en el *V. galloprovincialis*; 2, en el *V. Gaudryi*; 2, en la *Pironaea polystylus*; y 2, en la *Pseudobarrettia chiapasensis*, y que solamente 5 se refieren a distintas especies (excluyendo al *Hippurites Baylei* y al *Hippurites Giordanii*, por su posición sistemática dudosa).

Las amplias explicaciones anteriores permiten expresarse sobre la causa probable de la anomalía. Las peculiaridades de éstas son tan uniformes que desde luego hay que pensar en la uniformidad de esa causa; no hay más posibilidades, desde luego, que una causa ajena al animal, u otra por él mismo; muy probablemente se trata de la primera. Desde luego me parece que no interviene, por ejemplo, el crecimiento colonial de los ejemplares en cuestión con otros de la misma especie o de otro género, porque en ninguno de los 18 casos se ha notado algo de esto; sobre todo en los casos de la *Pseudobarrettia* es seguro que se ha tratado de ejemplares aislados, según el aspecto del lado exterior de las valvas inferiores. Además, habiendo comprobado en lo anterior que la anomalía debe haber comenzado en el interior de la valva, porque es sobre todo notable en la parte exterior de las invaginaciones y porque los surcos exteriores correspondientes a las invaginaciones son de origen secundario, posterior a la anomalía de las invaginaciones, es de presumirse que hubo un estorbo en esta parte de ellas. Esta causa debe haber sido independiente de la función de las invaginaciones, porque la anomalía se refiere a invaginaciones de distinta clase, y por ende, de distintas funciones. No hay más que una probabilidad: tal vez la entrada de un cuerpecito ajeno al animal, por ejemplo, un

grano de arena o de otra sustancia mineral o algún microorganismo a la valva inferior al abrirse la superior, y se quedó en las invaginaciones, no entrando mucho, porque hemos visto que la parte más anormal de las invaginaciones está cerca de la orilla de la valva. Tal vez al entrar el cuerpecito más adentro, en caso de componerse de sustancia inorgánica, acaeció un enquistamiento de éste al igual del proceso de la formación de las perlas en otros lamelibranquios. Pues bien, en esta parte periférica de la concha es muy fácil un estorbo del proceso de la formación de invaginación, porque allí es donde se encorva la capa cortical y parte de la capa exterior de la concha (en unas especies, en otras la capa cortical más la exterior), capas que forman las invaginaciones, y proceso que, aun durante el desarrollo del animal, ha seguido, según las observaciones de H. Douvillé (*Etudes sur les Rudistes: Rudistes de Sicile, d'Algérie, d'Egypte, du Liban et de la Perse.—Mém. Soc. Géol. France, N° 41, 1910*). Y como la parte interior de las invaginaciones existía ya cuando el animal era joven, quedó esta parte fuera de las modificaciones principales a causa de la anomalía, y la parte exterior fue donde hizo más estrago el supuesto cuerpecito, porque es la parte donde le fue posible entrar: la anomalía es entonces la consecuencia del estorbo del proceso de la invaginación a causa de algún cuerpecito ajeno al animal, sea de origen inorgánico u orgánico, lo que por ahora queda indeciso por falta de observaciones, en primer lugar, sobre la textura de las invaginaciones anormales, por la mala conservación de éstas.

BIBLIOGRAFIA

- (1). 1864. **G. Guiscardi**.—*Studii sulla famiglia delle Rudiste*. Atti R. Ac. Sc. Napoli, T. 2.
- (2). 1880. **G. A. Pirona**.—*Sopra una particolare modificazione dell'apparato cardinale in un ippurite*. Mem. R. Ist. Veneto, T. 21.
- (3). 1890-1897. **H. Douvillé**.—*Etudes sur les Rudistes. Révision des principales espèces d'Hippurites*. Mém. Soc. Géol. France, N° 6.
- (4). 1899. **G. De Alcssandri**.—*Fossili Cretacei della Lombardia*. Palaeontographica Italica, T. 4.
- (5). 1903-1904. **A. Toucas**.—*Etudes sur la classification et l'évolution des Hippurites*. Mém. Soc. Géol. France, N° 30.
- (6). 1905. **G. Dainelli**.—*Vaccinites (Pironaea) polystylus Pirona nel Cretaceo del Capo di Leuca*. Bol. Soc. Geol. Ital., T. 24.
- (7). 1917. **C. F. Parona**.—*Notevole deformità nell'apparato cardinale di un Ippurite*. Atti R. Acc. Sc. di Torino, T. 52.
- (8). 1921. **F. Klinghardt**.—*Die Rudisten*, partes 1, 2 y 4.

NOTA BIBLIOGRAFICA

H. Fairfield Osborn.—*The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota and Nebraska*. U. S. Geol. Survey, Monograph 55, 1929, 2 Vols., 953 Págs., 797 Figs. en el texto y 236 Láms.

Esta monografía del ilustre palcontólogo americano sobre los titanotheroides (superfamilia de los Perissodactyla) del Paleógeno del occidente de los Estados Uni-

dos, es muy importante por el número de páginas, fotografías y dibujos excelentes, por el hecho de que el material fósil, base del libro, se colectó durante 40 años, de 1878 a 1919, y la preparación del manuscrito duró de 1902 a 1919.

Esta obra trata también de los restos de titanotheroides recogidos anteriormente en Estados Unidos (donde el primer resto de esta superfamilia fue encontrado en 1846), y de los demás hallazgos posteriores en otras partes del mundo, suroeste del Canadá, sureste de Europa, Birma y, sobre todo, Mongolia.

Los titanotheroides aparecen hacia fines del Eoceno Inferior y desaparecen a fines del Oligoceno Inferior. La única familia la forman los Brontotheriidae, que comprenden 12 subfamilias, con las características y la repartición estratigráfica siguientes:

Sub-familias	Cara	E. U. A.	Edad estratigráfica
Con cuernos largos: 12 Megaceropinae Osborn, un género, siete especies. 11 Brontotheriinae O., un género, once especies. Con cuernos cortos: 10 Menodontinae O., dos géneros, 10 especies. 9 Brontopinae O., tres géneros, 10 especies.	Muy corta, o baja.	Chadron C. B. A.	Oligoceno inferior.
Con cuernos cortos: 8 Diplacodontinae O., dos géneros, dos especies. Con cuernos rudimentarios mejor constituidos: 7 Rhadinorhininae O., un género, dos especies. 6 Dolichorhininae Riggs, 5 géneros, 16 especies.	Aplastada.	Uinta C2, C1, B2, B1. Bridger D, C, B, A.	Eoceno superior y medio.
5 Manteoceratinae O., tres géneros, 6 especies. Con cuernos rudimentarios: 4 Telmatheriinae O., dos géneros, 4 especies. 3 Palaeosyopinae O., dos géneros, 13 especies. Sin cuernos: 2 Eotitanopinae O., un género, 6 especies. 1 Lambdotheriinae O., un género, 5 especies.	Alargada.	Wind River B.	Eoceno inferior, parte superior.
		Wasatch.	
		Ft. Unión.	Eoceno Basal.

Los titanotheroides del occidente de los Estados Unidos tienen antecesores desconocidos, pero es de presumir que sean los perissodaquilos primitivos, y no los condylarthos, porque éstos son algo distintos de los perissodaquilos, mientras que los primeros titanotheroides tienen, por lo que se refiere al cráneo, una semejanza sorprendente con otros perissodaquilos contemporáneos, y los dientes indican una relación estrecha con el grupo de los bunoselenodontos, Chalicotheriidae, Palaeotheriidae y Equidae, superfamilias de los perissodaquilos. De este grupo bunoselenodonto, sin embargo, los titanotheroides difieren por el pie anterior, el que es paraxonica en vez de mesaxonica. Pronto, ya en el Eoceno Inferior, los titanotheroides difieren más del grupo bunoselenodonto y demuestran la evolución o modificación siguientes de sus partes duras en un lapso de tiempo de medio a un millón de años, según la estimación más probable:

1. "Allometrons", modificación del tamaño y de las proporciones de los miembros del esqueleto, de un tamaño menos grande que un lobo de los más antiguos titanotheroides hasta mayor de un rhinocerotonte al desaparecerse. Esta modificación es la más importante entre todas las demás.

2. "Reetigradations", es decir, aparición de nuevos caracteres en el cráneo, los dientes y los cuernos. El cráneo primitivo es dolichocéfalo, y se evoluciona a otro muy dolichocéfalo, respectivamente, a braquiocéfalo. Los dientes conservan su bunoselenodontía, pero de braquiodontes se modifican en macrodontos, que son largos en cráneos dolichocéfalos, y anchos en braquiocéfalos. Los cuernos hacen falta por completo en los primeros titanotheroides, pero luego aparecen rudimentariamente en las nasalías, o de un tamaño corto, y después más fuertes, cortos o largos, en las nasalifrontalias.

3. "Reetogressions", es decir, desaparición de caracteres, lo que consta en la reducción y hasta pérdida de los caninos, de los incisivos, del primer premolar, de los "protoconules" y "metaconules" de los molares superiores, también en la reducción de las nasalías y la soldadura de éstas con las frontalias, y en la reducción del trapezio.

La modificación consiste entonces en la evolución de un animal gigantesco (en el Oligoceno Inferior los titanotheroides eran los animales más grandes de la América del Norte), pesado, de movimientos lentos, patas cortas y gruesas, bien armado, en vez del tipo primitivo, pequeño, de movimiento ligero, con patas largas y delgadas y sin armamento. La evolución se hizo polifiléticamente. Osborn distingue siete ramas principales (casi todas subramificadas), extinguidas a diferentes pisos geológicos, las tres últimas a fines del Oligoceno Inferior. En algunas ramificaciones la evolución es visible en formas transicionales, en otras está desconocida parcialmente por estar desconocidas tales transiciones. Esto, en parte, explica O. por invasiones de titanotheroides evolucionados desde el Asia Central, donde durante el Eoceno Superior y Oligoceno Inferior vivían titanotheroides que ya en el Eoceno Superior tenían un tamaño doble del que tenían los contemporáneos de los Estados Unidos.

Según la teoría de la tetraplasia de Osborn, la evolución se debe a cuatro circunstancias, evolución del germen, evolución del cuerpo, las circunstancias exteriores del terreno, del clima y la presencia de animales de la misma clase o de otra. Estos cuatro factores, en unión con la selección natural, son las causas de la evolución.

La desaparición de los titanotheroides, a fines del Oligoceno Inferior se debe, según Osborn, a la falta de evolución del diente medio braquiodonto medio hipso-

donto, tipo inadecuado para las yerbas de los "Great Plains" al oriente de los "Rocky Mountains", donde vivían los titanotheroides en el Oligoceno Inferior, después de haber vivido en el Eoceno en los "basins" de los Rockies", alimentándose con hojas de arbustos, etc., a lo largo de los ríos y en los límites de las selvas.

Hay que mencionar a W. K. Gregory, colaborador de Osborn, que contribuyó a la obra de Osborn con un capítulo sobre la anatomía de los titanotheroides, lo que permitió la reconstrucción de éstos, como consta en muchas de las figuras en el texto y en las láminas.

Federico K. G. Mullerried.