

**SOBRE LAS CAVIDADES CEREBRAL, NASAL Y OTRAS ESTRUCTURAS DEL
CRANEO DE *EXAERETODON* sp. (Cynodontia-Traversodontidae)**

Por J. F. BONAPARTE¹

A B S T R A C T

On the Cerebral and Nasal Cavities and Other Structures of the Cranium of *Exaeretodon* sp. (Cynodontia-Traversodontidae). — New material collected and recently prepared for study, from the Ischigualasto bed has allowed us to describe the cranial and the nasal cavities, and to consider some characters of the stapes and the stapedia process of the quadrate. A somewhat detailed description of the exoccipital, basioccipital, paraesphenoid, basiesphenoid, prootic and opisthotic is given in this paper. A particular structure formed by basiesphenoid and aliesphenoid, in apparent contact by connective tissue, is considered. In this way, the posterior part of the telencephalon would be separated from the common opening for the nerves III, IV, V₂, VI.

The stapes are described and figured: they bear two shafts, dorsal and ventral, separated at the distal end, and in contact with the stapedia process of the quadrate.

The characters of the fossa subarquata in the cranial cavity are described. The semicircular canals and the vestibular region are more ossified than in *Diademodon*. The main features of the jugular canals and some aspects of the morphology of an endocranial natural cast are given.

The nasal cavity is described in some detail, based on various natural casts, and it is pointed out that the level of its organization is more or less the same in *Exaeretodon* as in *Diademodon* or *Oligokyphus*.

It is considered that *Exaeretodon* may have had a similar ecological role in the Ischigualasto fauna as *Diademodon* did in the Cynognathus-Zone fauna. An interpretation is given for the paralelism observed between *Exaeretodon* and *Diademodon* in many osteological characters of the skull.

The more advanced cranial characters of *Exaeretodon* in comparisson with *Diademodon* are listed, and in a similar way, a list is given of *Oligokyphus* compared with *Exaeretodon*. Thus, it is concluded that the differences between *Exaeretodon* and *Oligophyphus* are evidently of a higher degree than those between *Exaeretodon* and *Diademodon*.

Some considerations on the middle ear and the prootic of *Exaeretodon* are given.

¹ Miembro de la Carrera del Investigador Científico, del Consejo Nac. de Investigaciones Científicas y Técnicas.

INTRODUCCIÓN

Diversos materiales de *Eyaeretodon* no considerados anteriormente (Bonaparte 1962), ya por falta de adecuada preparación o por haber sido coleccionados más recientemente, nos permiten analizar ahora una serie de caracteres que contribuirán a un mejor conocimiento de la anatomía craneana de este traversodóntido argentino. Particularmente el conocimiento de la región basicraneana ofrecía datos muy rudimentarios, al punto que los caracteres del foramen yugular, fenestra ovalis, no pudimos señalarlos con alguna exactitud. Ahora, con las evidencias del espécimen MACN² 18063, gentilmente facilitado por la Dra. Noemí V. Cattoi para su preparación y estudio, y otros, es posible ampliar nuestro conocimiento de esa y otras interesantes regiones del cráneo; establecer los primeros caracteres del estribo, del proceso estapedial del cuadrado y de sus relaciones.

En cuanto a las cavidades craneanas se han logrado preparar, dentro de ciertos límites, algunos rellenos de las cavidades encefálica y nasal, que ofrecen claros caracteres morfológicos. Aquí también un buen ejemplar del MACN 18114 posee datos muy claros de toda la región dorsal, desde los lóbulos olfativos hacia adelante.

Por fin, una posterior preparación del ejemplar descrito por el autor en 1962 ha aportado interesantes datos de la morfología interna de los huesos de la cavidad encefálica.

El aporte financiero del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, ha facilitado los diversos viajes de recolección de materiales fósiles a las provincias de San Juan y La Rioja, como así también su ulterior preparación.

Hago llegar mi agradecimiento al preparador de los materiales Sr. M. Vince; a las dibujantes de nuestra institución Srtas. Carmen Castellanos y Fanny Silva; al fotógrafo Sr. Elías O'Donnell; a los Dres. Kostantin Gavrilov y Rosendo Pascual por diversas consultas.

MATERIALES CONSIDERADOS

PVL 2473, cráneo con los huesos que forman la cavidad encefálica, con cierto aplastamiento lateral.

PVL 2064, cráneo incompleto con el relleno de la cavidad encefálica y de los forámenes yugulares, con parte de los huesos del basicráneo y sin deformación aparente.

2 MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires.

PVL 2088, cráneo con gran parte del relleno de la cavidad nasal y parte de la encefálica, al parecer con relleno del canal vestibular.

PVL 2580, relleno de gran parte de la cavidad nasal.

MACN 18063, cráneo y mandíbulas articuladas con ambos estribos incompletos en aproximadamente su posición original, además de algunos huesos postcranéanos. Se ha preparado principalmente la región pósterovernal del cráneo.

MACN 18114, cráneo y mandíbulas articuladas, además de algunos huesos postcranéanos. Se ha preparado sólo para observar detalles de la morfología de la región dorsal, del relleno de la cavidad nasal y laterodorsal de la cavidad encefálica.

Todos estos materiales proceden de la Formación Ischigualasto, Triásico Superior, y han sido obtenidos en viajes realizados entre 1959 y 1962; el espécimen PVL 2580 procede de la Hoyada Agua de Las Catas, cercanías de Los Palacios en la prov. de La Rioja, Argentina. Los restantes han sido obtenidos en la Hoyada de Ischigualasto, prov. de San Juan, Argentina.

BASICRÁNEO

PVL 2064 - PVL 2473 - MACN 18063.

Exoccipital. Estos huesos están separados entre sí por basiesfenoides, por una sutura bien neta, divergente hacia adelante y que termina en el foramen yugular. La sutura con opistótico no ha sido observada. Su prolongación dorsal limita con supraoccipital, y en el borde anterior, ya dentro de la cavidad craneana, con proótico, y con una sutura muy osificada y poco clara (PVL 2473). El recorrido de la vena yugular está marcado en el área de exoccipital por una escotadura de dirección dorsoventral y a la que confluye una salida del nervio hipogloso. En la vista posterior es dudoso el lugar de contacto de exoccipital con tabular, como en *Oligokyphus* y otros cinodontes, en cambio es clara la sutura con opistótico y supraoccipital.

Basiooccipital. Delimita el borde medial del foramen yugular y forma el leve espacio entre ambos cóndilos. Lateralmente hace contacto con proótico, por medio de una sutura ubicada medialmente a la *fenestra oralis*. En el ejemplar MACN 18063, existe un foramen par, bien visible en el lado derecho, muy cerca del foramen yugular y aparentemente incluido en basiooccipital; no obstante, su cercanía al foramen yugular hace pensar que está separado por una prolongación de exoccipital, en cuyo caso se

interpretaría este foramen como portador de una de las divisiones del nervio hipogloso. En el ejemplar PVL 2064 se observan numerosos forámenes vasculares pequeños y dos algo mayores (visibles también en MACN 18063) ubicados en la zona de unión con paraesfenoides, muy cerca del plano axial y precedidos de un leve canal. El basioccipital es un hueso proporcionalmente grueso; dentro de la cavidad encefálica se aprecia que posee la superficie dorsal algo rugosa y, como es común en los cinodontes,

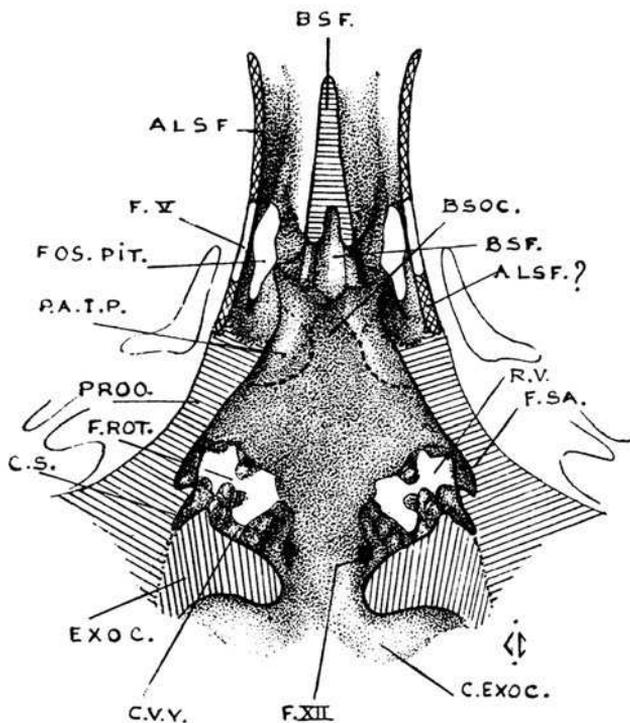


Fig. 1. — *Exaeretodon frenguelli* x 1.

Reconstrucción de la cavidad encefálica en vista dorsal, basado principalmente en el espécimen PVL 2473.

con ambos proóticos superpuestos al basioccipital. Allí, en la parte más anterior que corresponde a la zona de contacto con basiesfenoides, existe en el ejemplar PVL 2473 una pequeña depresión que correspondería a la *sella turcica*. No existen vestigios de zona sin osificar como en *Thrinaxodon* (Olson 1944).

Paraesfenoides. La terminación del proceso cultriforme es brusca hacia atrás formando un escalón. De allí se expande el paraesfenoides

en dirección a las *fenestrae ovalis*, formando las alas del paraesfenoides, que parecen adosarse, infrapuestas al proótico. Estas alas son menos pronunciadas que en *Thrinaxodon* (Parrington 1946, Olson 1944) y de similares proporciones a *Diademodon* (Broili & Schroeder 1935, Brink 1955).

Detrás de la terminación del proceso cultriforme, o sea en el lugar donde se inician las alas del paraesfenoides y bien cerca del plano axial existen, muy visibles en el ejemplar MACN 18063, dos forámenes que se dirigen hacia adelante y arriba. En el espécimen PVL 2064 se nota en parte su recorrido por un molde del canal correspondiente, pueden interpretarse como portadores de la arteria carótida.

Lateralmente cada ala del paraesfenoides contacta con una fuerte osificación del proótico, el que ocupa así gran parte de la depresión del *cavum epiptericum*. Existe un proceso basipterigoides de desarrollo normal.

Basiesfenoides. Este hueso es observable en el espécimen PVL 2473. La unión con basioccipital es clara y habría un contacto lateral con la prolongación ántero-ventral del proótico. Hacia delante se enangosta rápidamente, mostrando una sección transversal en forma de Y en el sector posterior, y de U en el sector anterior. La prolongación ventral del sector en forma de Y continuaría con tejidos conectivos hasta unirse con el *rostrum* del paraesfenoides (fig. 6), completando el *septum*. Las prolongaciones látero-dorsales del mismo sector, se continuarían también con tejidos cartilaginosos que se unirían a un borde de proyección medial del aliesfenoides y eventualmente del proótico, formando de esa manera un sector del piso y paredes de la cavidad cerebral. Al mismo tiempo, esta estructura del basiesfenoides, aliesfenoides y proótico, delimitaban arriba y lateralmente, el espacio denominado *cavum epiptericum*.

El sector más anterior del basiesfenoides, en forma de U, posee una osificación más avanzada y es fácilmente advertible su participación en la formación del piso de la cavidad encefálica. Allí la porción más anterior y dorsal del aliesfenoides se adosa contra la superficie lateral del basiesfenoides. Este último termina bruscamente, dejando una amplia abertura para el par de nervios ópticos, II, y posiblemente para la rama oftálmica del nervio trigémino, V₁, y la arteria orbital superior. Dos cortes transversales de esta región he ilustrado en un trabajo anterior (1962).

Proótico. La parte póstero-dorsal de este hueso es más redondeada, a partir del foramen posttemporal hacia adelante que lo representado anteriormente (Bonaparte 1962), recordando la forma que presenta en el ejemplar "no identificado" que ilustró Parrington (1946, fig. 7 A, p. 190).

En los diversos ejemplares observados, la sutura con aliesfenoides no es clara, excepto en el sector inferior de la cara lateral.

El proótico se superpone al basioccipital como ya lo señaláramos. Según se puede ver en la fig. 1, la prolongación anterior e inferior de este hueso rodea medial, posterior y lateralmente un canal que confluye hacia

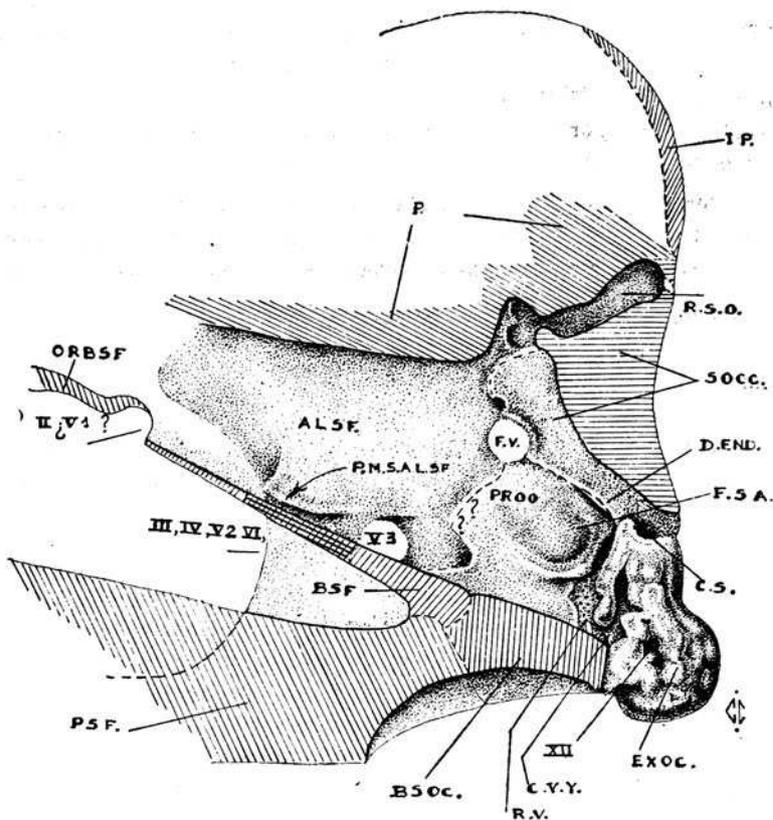


Fig. 2. — *Exeretodon frenguelli*. PVL 2473 x 1.

Sección longitudinal en el plano axial de la cavidad encefálica y huesos que la circundan. El sector con rayas cruzadas en el basiesfenoides indica reconstrucción.

abajo y que comunica con la "fosa pituitaria", y al que confluye el foramen de la vena *capitis lateralis*; es posible que dicho canal de posición vertical haya sido ocupado parcialmente por la vena cerebral media que se uniría a la *capitis lateralis*.

La zona de contacto entre proótico y exoccipital, observable sólo en el espécimen PVL 2473, es bien neta. El sector correspondiente al oído inter-

no, por estar mal representado y sólo en el ejemplar PVL 2473, ofrece dificultades para su amplia consideración. Se puede observar parcialmente la depresión correspondiente a la región vestibular, abierta hacia la cavidad encefálica, como así también su prolongación anterior, la cóclea. La disposición del vestíbulo, cóclea y *fenestra ovalis* de *Exaeretodon* es muy similar al esquema generalizado dado por Simpson (1933, fig. 3, p. 289) de esa estructura en los cinodontes.

En la parte más posterior del proótico se ve un canal incompleto que debe corresponder al canal semicircular posterior, el que se inicia en una cavidad amplia que puede representar la fosa para el aludido canal semicircular. Sobre la depresión de la fosa flocular o subarquata y a cierta distancia de ella, existe un foramen alargado y pequeño, entre proótico y supra occipital, atribuible al ocupado por el *ductus* endolinfático. Existe una evidente comunicación entre la depresión vestibular y el "canal yugular", por medio de una "fenestra rotunda" (c. f. Simpson 1933), sólo esbozada por un apéndice óseo de posición vertical que a partir de la osificación del proótico en la *fenestra ovalis*, se eleva entre ambos espacios del oído interno y el "canal yugular".

La fosa subarquata está limitada posteriormente por una barra ósea bien individualizada que bordea por delante parte de un canal que debe corresponder al *crus communis*. Dicha fosa es bien notoria y hay vestigios de un canal flocular. En *Oligokyphus* (Kühne 1956, p. 49) este canal se comunica en forma directa con el foramen posttemporal; en *Exaeretodon* no existe una comunicación directa (PVL 2473), aunque a partir del foramen posttemporal, existe un canal en dirección a la fosa subarquata que se interrumpe a cierta distancia de la misma.

En la cara ventral del espécimen MACN 18063, se ha conservado en forma excepcional la osificación inferior del proótico. Allí este hueso forma todo el borde ventro-medial del foramen pterigoparaoccipital, prolongándose ampliamente en dirección al *cavum epiptericum*, en el espacio comprendido entre el aliesfenoides y el ala del paraesfenoides. La distinción de paraesfenoides y proótico es allí clara. Lateralmente esa prolongación del proótico se apoya, en parte de su extensión, en aliesfenoides. Un foramen más bien pequeño, existente en esa proyección ventral del proótico, sería el portador del VII nervio.

Esta osificación del proótico, sólo ha sido observada en el espécimen MACN 18063, que por su tamaño puede considerarse muy adulto. Ello hace sospechar que se trataría de una estructura que, existente en todos los ejemplares, sólo se osificaría lo suficiente para conservarse y fosilizarse en las formas muy adultas. En el ejemplar PVL 2473, la cara lateral

de la región posterior del paraesfenoides, presenta una superficie con numerosas oquedades propias de un contacto con tejidos de osificación incompleta.

Resta señalar que tanto el foramen yugular como la *fenestra ovalis*, están limitados en un buen sector por esa porción del proótico (MACN 18063).

Opistótico. Ventralmente se observa que este hueso posee dos proyecciones laterales, una breve dirigida hacia adelante y afuera, y la otra más prolongada, hacia atrás y afuera. El contacto con escamoso es bien sólido y ocurre en la proyección látero-posterior. El contacto con proótico se verifica en la proyección látero-anterior formando una línea irregular de sutura. Siempre en la vista ventral se observa que la morfología del opistótico es tal, que hace continuar hasta la región de la *fenestra ovalis* y del foramen pterigoparaoccipital, la concavidad que forma el meato auditivo externo en el escamoso, configuración a la que contribuye la morfología de la proyección ventral del proótico. Vistos ventralmente, ambos opistóticos se curvan fuertemente hacia atrás hasta contactar con escamoso. Todo el borde posterior del opistótico se proyecta sensiblemente hacia atrás formando una saliente entre el plano occipital y ventral del cráneo.

La proyección dorso-posterior rodea ventralmente el foramen post-temporal.

Supraoccipital. Es visible el contacto de este hueso con interparietal y tabulares. Las suturas con exoccipital y opistótico, son en cambio de dudosa ubicación. En el ejemplar PVL 2473, hemos hecho un corte en el supraoccipital siguiendo el plano axial del cráneo, (fig. 2) allí es observable la masividad de este elemento óseo, particularmente en el plano axial. El borde anterior de este cuerpo óseo, ya dentro de la cavidad encefálica es de abajo hacia arriba, primero suavemente cóncavo y luego marcadamente convexo. En la parte superior posee un breve proceso óseo dirigido hacia adelante, cilíndrico, limitado por una depresión a cada lado. Éstas tienen salida hacia la parte posterior del cráneo entre este hueso e interparietal. Una comunicación similar de la cavidad encefálica ha ilustrado Olson (1944, fig. 6 D.), para *Thrinaxodon*.

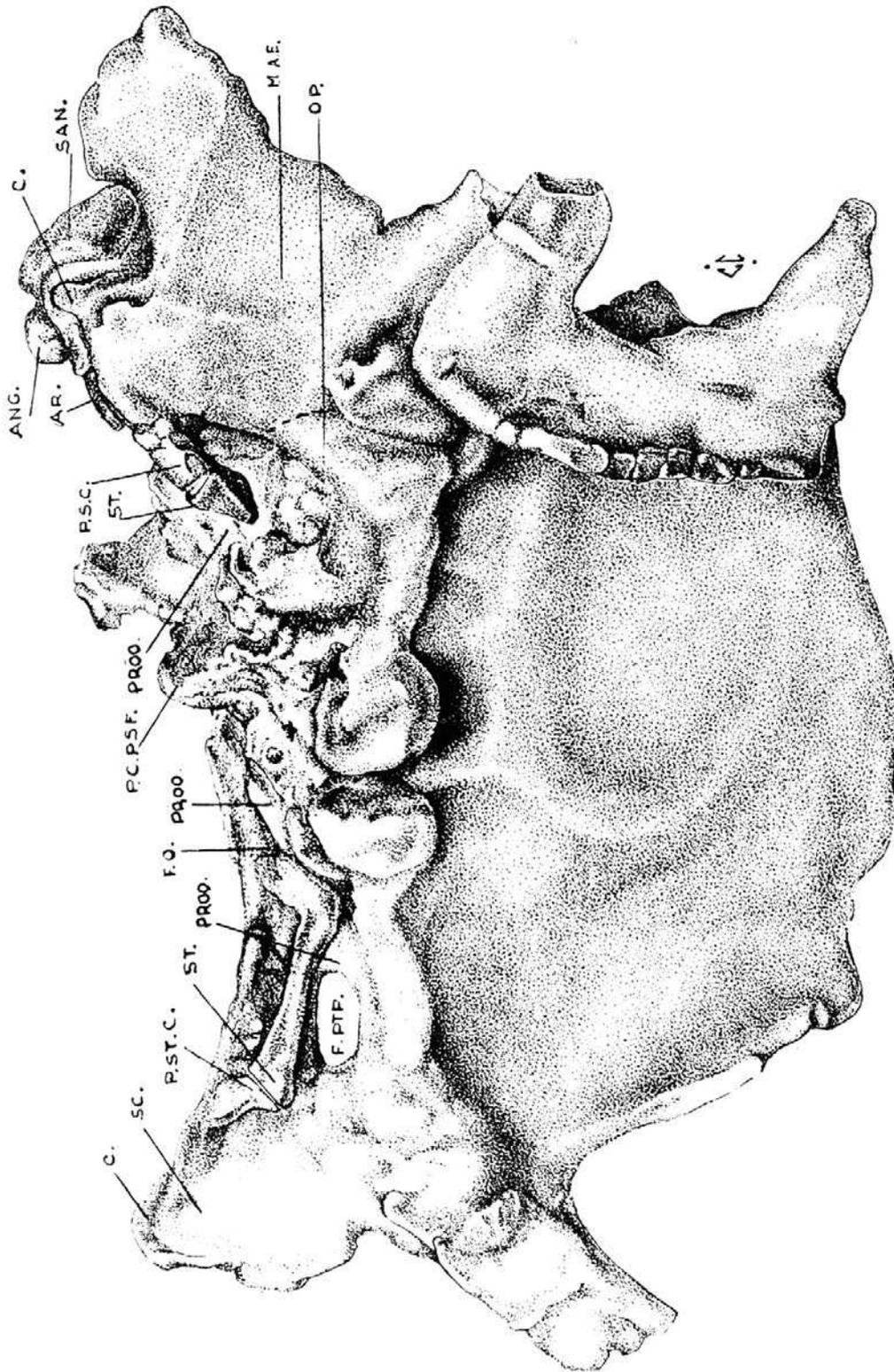


Fig. 3. — *Eracrotodon* sp. MACN 18063 x 4/5.
 Vista posterior, algo ventral y lateral del cráneo, mostrando la posición original de los
 estribos incompletos y diversos caracteres de la región del oído medio.

ESTRIBO Y PROCESO ESTAPEDIAL DEL CUADRADO

El espécimen MACN 18063 posee ambos estribos, lamentablemente algo incompletos, en posición articular con respecto al cuadrado por medio de un proceso estapedial, por lo que las relaciones entre estribo y cuadrado son claras.

La estructura del sector proximal del estribo no es muy evidente. En el lado derecho existe cierta deformación, y en el lado izquierdo, que no ha sido posible extraer, su observación está parcialmente obstaculizada por el contacto directo que hace con la región de la *fenestra ovalis*. No obstante, con lo observable en el estribo derecho y en el izquierdo, es po-

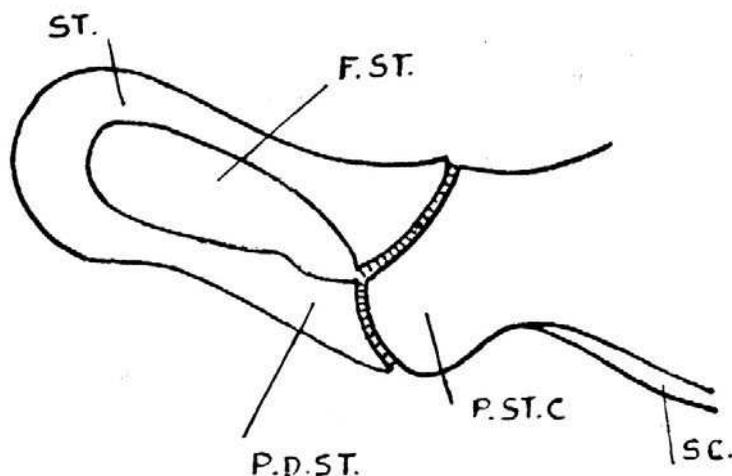


Fig. 4. — *Exaeretodon* sp. x 1.

Reconstrucción del estribo izquierdo en vista ventral. La posición que muestra con respecto al proceso estapedial del cuadrado es natural. Basado en el espécimen MACN 18063.

sible lograr una adecuada reconstrucción (fig. 4). El rasgo más importante de este elemento de *Exaeretodon*, consiste en que en el extremo distal están perfectamente separados ambos vástagos del estribo, formando dos superficies de contacto bien separadas que se apoyan en el proceso estapedial del cuadrado. Ambos vástagos del estribo son delgados, el ventral más que el dorsal; la unión de ambos vástagos en el sector proximal forma una amplia curva que cubriría sobradamente la extensión de la *fenestra ovalis*. El foramen estapedial adquiere así en este género (al menos en este ejemplar), una dimensión proporcional inusitada.

El proceso estapedial del cuadrado no está unido por tejidos óseos a los extremos distales del estribo, sino que existe una separación de 1 mm, correspondiente al espesor ocupado por las partes blandas. Este proceso

estapedial rodea por debajo y en dirección medial, al borde inferior del escamoso. La parte posterior del mismo se proyecta algo dorsalmente y se une al vástago dorsal del estribo; la parte anterior en cambio se conserva a nivel del borde ventro-medial del cuadrado y se une al vástago ventral del estribo.

Como se ve en la fig. 4, la parte posterior el proceso estapedial del cuadrado, dada su definida proyección póstero-medial, permite acercar a la zona de la membrana timpánica la conexión estribo-proceso estapedial reemplazando la función propia del extraestribo, p. ej. el reconstruido por Watson (1954) para "*Gomphognathus*", o el señalado por Parrington (1946) y Devillers (1961) para *Scalenodon*.

CUADRADO Y ARTICULAR

En los ejemplares observados, el cuadrado es un elemento "móvil" en la cavidad del escamoso; no obstante, en el ejemplar MACN 18063, aparentemente muy adulto, se advierte que el cuadrado está íntimamente ligado al escamoso, posiblemente con osificaciones en los bordes. La superficie ventral de este hueso es amplia y presenta dos "centros" articulares para la mandíbula; uno de posición lateral, extenso en sentido ántero-posterior y que se prolonga en el borde y en un sector de la cara lateral del cuadrado; el restante es una suave prominencia de posición más medial que el anterior. Lateralmente la cara inferior del cuadrado se trunca bruscamente, en forma similar a la que presenta dicho hueso en *Oligokyphus* Kühne (1956, p. 39), aunque en *Exaeretodon* no he notado evidencias de cuadrado-yugal. La cara lateral del cuadrado articula con el surangular, según se ve en ejemplares que poseen la mandíbula en posición articular.

En cuanto a la prolongación medial del cuadrado vinculada al estribo, ya ha sido considerada más arriba.

El articular, conjuntamente con el surangular forman la faceta articular para el cuadrado. Será útil señalar que en ciertos ejemplares, PVL 2471, lado derecho MACN 18063, se observa un leve proceso retroarticular, y que posee, en forma similar a *Diademodon* una prolongación medial que llega hasta la zona del proceso estapedial del cuadrado. Según se ve en la fig 5, la parte medial del articular, por sus caracteres y posición relativa hace pensar que el oído medio de este cinodonte ya debía mantener alguna relación directa con esa prolongación del articular.

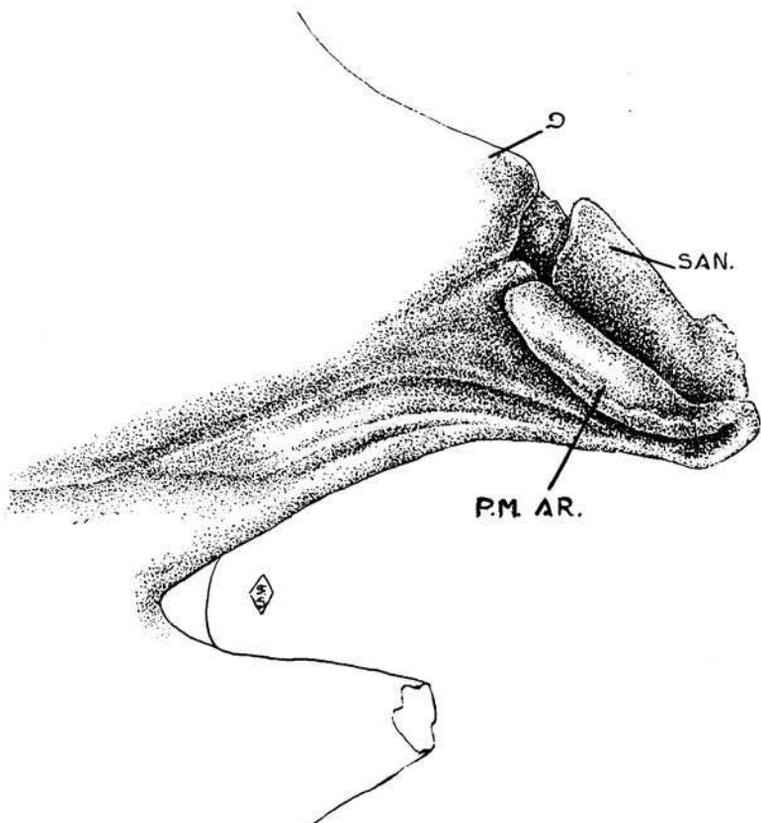


Fig. 5. — *Exaeretodon* sp. MACN 18063 x 1.
Vista medial de los huesos postdentarios, mostrando la proyección medial del articular.

CAVIDAD ENCEFÁLICA

La excelente conservación del ejemplar PVL 2473 nos ha permitido ilustrar los principales detalles (figs. 1 y 2) de la conformación de la cavidad encefálica de *Exaeretodon*. Los de mayor interés se refieren a la región ótica; allí se advierte la individualidad lograda por la fosa subarquata gracias a su osificación avanzada, del resto de la estructura ótica. La vinculación directa de las cavidades del oído interno con la región encefálica observada en *Diademodon* por diversos investigadores (Watson 1913, Simpson 1933, Brink 1955), se mantiene aún en *Exaeretodon*, pero en menor grado. Los sectores de canales semicirculares y la región vesti-

bular se proyectan hacia la cavidad encefálica en una área proporcionalmente más reducida y es advertible la tendencia del conjunto a incluirse dentro del hueso.

Algo más dorsalmente a la fosa subarquata se nota en la mitad derecha del espécimen PVL 2473 una depresión suave, pero de tanta amplitud como aquélla, y que debe corresponder al lugar donde se alojaba el lóbulo lateral del cerebelo.

En la región dorso-posterior de la cavidad craneal existe una amplia zona que interpretamos como región sin osificar; ésta no es menor que la observada en *Diademodon*, siendo su posición relativa algo distinta. Brink (1955) indica la zona sin osificar en un ejemplar de *D. mastacus* de la Colección Watson, limitada principalmente por parietal, interparietal y en mucho menor proporción por supraoccipital. En *Exaeratodon* PVL 2473, la zona está limitada fundamentalmente por parietal y supraoccipital, con mínima intervención de interparietal. También en este cinodonte argentino, como ya lo he señalado, desde esa zona sin osificar se verifica una comunicación par hacia atrás, muy similar, aunque más pequeña, a la señalada por Olson (op. cit.).

En cuanto al techo de la cavidad encefálica está formado por parietales en toda la extensión, incluso al parecer en la zona de los lóbulos olfativos; es normalmente curvo en sentido transversal y no he notado vestigios de foramen pineal.

Según lo he ilustrado en la fig. 6, parece evidente que el basiesfenoides, desde el basioccipital en adelante, se proyectaba lateralmente uniéndose al aliesfenoides y posiblemente al proótico, por medio de cartílagos en dirección a la zona del foramen para el V nervio, y directamente por medio de hueso en la parte más anterior. De esa manera el piso de la cavidad encefálica formado por basioccipital en el sector de la médula oblongata-cerebelo, a partir de la región de la *sella turcica* está formado por basiesfenoides, el que asciende rápidamente hacia adelante, hasta el orbitoesfenoides.

El ancho máximo de la cavidad corresponde al lugar del *flocculus*, según se observa en un espécimen de relleno endocraneano sin deformación PVL 2064, decreciendo sensiblemente hacia adelante y bruscamente hacia atrás. El ancho máximo en este ejemplar entre ambos *flocculus* es de 32 mm, el máximo también en la zona del foramen para el V nervio es aproximadamente de 19 mm, y en dirección al borde anterior (sector vertical) del aliesfenoides aproximadamente de 14 mm. El ancho mínimo de la cavidad encefálica corresponde a la región intermedia entre el borde señalado del aliesfenoides y el foramen para el nervio trigémino. Desde ese

lugar hacia delante se verifica un aumento progresivo del ancho de la cavidad hacia la zona de los lóbulos olfativos. En el mismo espécimen (fig. 7) se observa que la posición de ambos canales yugulares convergen dorsalmente hacia el plano axial; éstos reciben, muy cerca del piso de la cavidad encefálica, un canal, apreciable por el relleno, que debe corresponder a una de las ramas del nervio hipogloso.

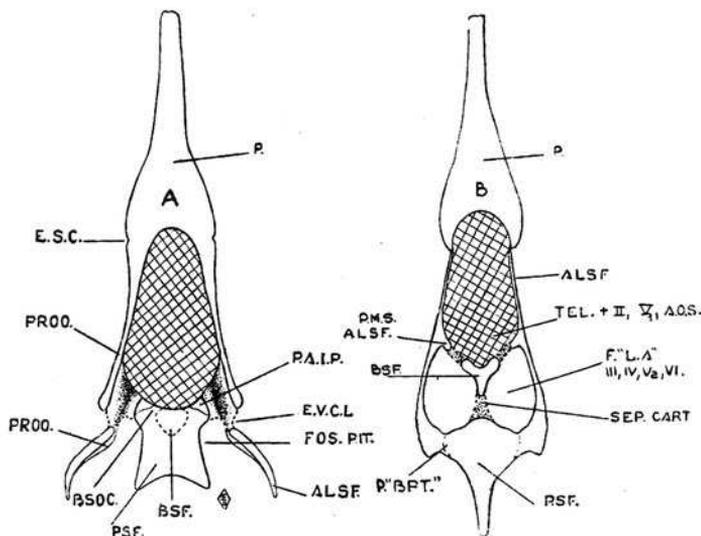


Fig. 6. — *Exaeretodon frenguelli*. PVL 2473 x $\frac{1}{2}$.

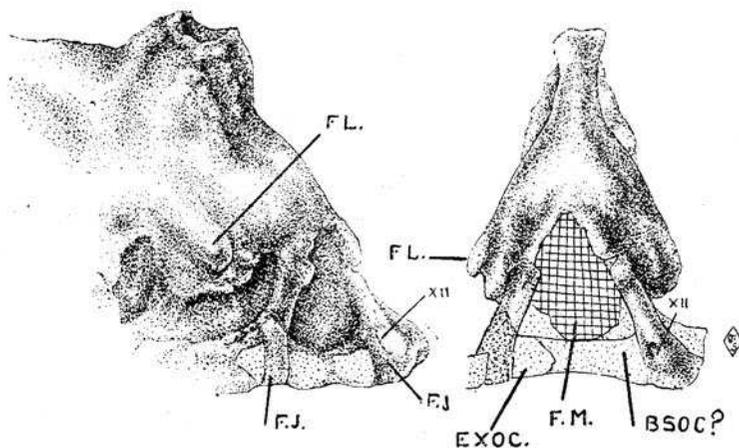
Reconstrucciones de secciones transversales de la cavidad encefálica. A: sección algo más atrás del foramen para el V_3 nervio. Se aprecia la comunicación de la cavidad encefálica con el *cavum epiptericum*, ocupada en este lugar, probablemente, por la arteria estapedial, vena *capitis lateralis* y vena cerebral media; B: sección ubicada algo más adelante, cerca del borde anterior del aliesfenoides. Se aprecia los caracteres del basiesfenoides y de la cara medial del aliesfenoides, que sugieren una unión entre ellos con tejidos conectivos, separando así la región del telencéfalo de la abertura común para los nervios III, IV, V_2 , VI.

En el borde posterior del foramen para el V nervio, existe una escotadura no muy desarrollada que debe corresponder en parte a la ubicación del ganglio semilunar.

Existen amplias comunicaciones de la cavidad encefálica (tal como está conservada la pieza) hacia abajo, por medio de las aberturas del *cavum epiptericum*, por donde seguramente ascendía la arteria estapedial. Esas aberturas están bordeadas anteriormente, ya en el sector ventral, por el proceso basipterigoides del paraesfenoides.

Algunas medidas de rellenos de la cavidad encefálica

	PVL 2088	MACN 18114
long. total cavidad encefálica	64 mm	84 mm
largo <i>estimado</i> ocupado por cerebelo	25 mm	34 mm
largo <i>estimado</i> para bulbos olfativos	16 mm	22 mm
espacio resultante ocupado por cerebro	23 mm	28 mm

Fig. 7. — *Exaeretodon frenguelli*. PVL 2064 aprox. x 1.

Vistas látero-posterior y posterior de un relleno natural de la cavidad encefálica.

CAVIDAD NASAL

MACN 18114 - PVL 2088 - PVL 2580

La cavidad nasal de *Exaeretodon* la analizamos en base a tres rellenos de la misma, en los que podemos ver distintos caracteres que se complementan.

El espacio nasal es ancho, carácter del hocico en la mayoría de los ejemplares de este género, incluso en el espacio interorbitario. Se nota una definida elevación en los bordes orbitarios, de aspecto globoso, amplios en sentido longitudinal y decrecientes hacia el plano axial. Puede considerarse que el sector posterior de dicho englobamiento corresponde al "seno frontal" y que la parte anterior lo es al "seno maxilar", aunque no he notado ningún indicio de separación ósea entre esas regiones y

el resto de la cavidad nasal, con lo que la asignación anatómica dada debe tomarse con las reservas del caso. No obstante, por los caracteres morfológicos, bien se puede pensar en senos definidos en gran parte por tejidos blandos.

El ejemplar PVL 2088 (fig. 8) muestra los dos rellenos de los correspondientes forámenes lacrimales, que confluyen en un canal para seguir un breve recorrido, separados de la cámara nasal por un septo del lacrimal. La disposición de este canal es similar al de *Nyctosaurus larvatus* (Simpson op. cit., fig. 5), aunque de acuerdo a lo que se ve en nuestro ejemplar de *Exaeretodon*, el recorrido visible del canal es más corto; ello

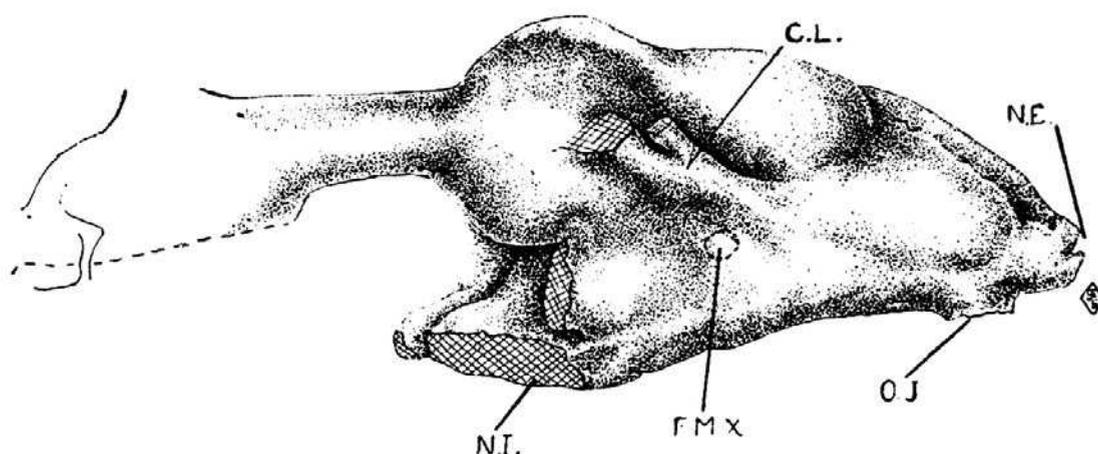


Fig. 8. — *Exaeretodon frenguelli*. PVL 2088 aprox. x 2/3.

Vista lateral de un relleno natural de las cavidades del cráneo. Parcialmente reconstruido con datos del lado opuesto.

no impide considerar la posibilidad de una comunicación directa de ese canal lagrimal con el foramen septomaxilar.

La zona dorso-medial de la cavidad nasal es elevada, desde muy cerca de los lóbulos olfativos hacia adelante. Dicha zona se ensancha progresivamente hacia la región anterior, hasta abarcar todo el ancho de la narina externa. Los calcos naturales que poseemos están surcados longitudinalmente por depresiones bien definidas, las que corresponderían a aristas óseas existentes en las superficies ventrales de los huesos nasales. Hay vestigios de una arista en el plano axial, el septo nasal, que se extiende desde la región del mesetmoides hacia adelante. En la zona interorbitaria se presentan vestigios de dos aristas longitudinales y de tres en las cercanías de la narina externa, además de la correspondiente al septo nasal. Es claro que estas aristas representan la zona de contacto entre los elementos nasoturbinales y los nasales, según lo han considerado ya otros autores (Watson, Brink).

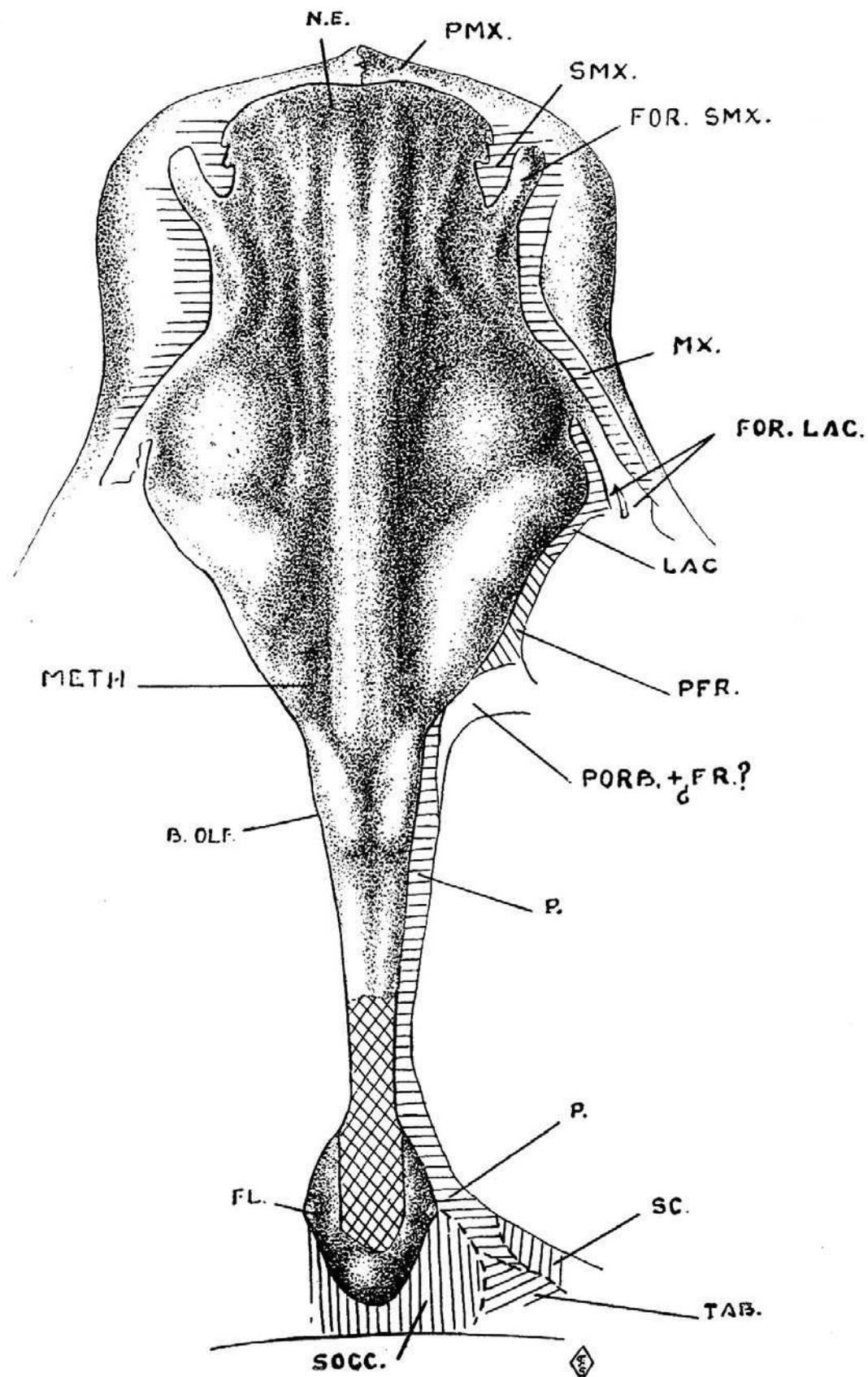


Fig. 9. — *Exaeretodon* sp. MACN 18114 aprox. x 4/5.

Vista dorsal de un relleno natural de las cavidades del cráneo. Se aprecia las líneas de la cavidad nasal correspondientes a la fijación de nasoturbinales. La región con rayado cruzado está meteorizada.

En el ejemplar MACN 18114, se observa algo más adelante de los lóbulos olfativos y al lado de la región dorso-medial elevada, una leve escotadura a cada lado, la que representaría una osificación que por su posición y caracteres sería el mesetmoides, similar al señalado por Kühne para *Oligokyphus* (op. cit., fig. 15 B).

En el mismo ejemplar MACN 18114, se ha conservado muy claro el calco del espacio ocupado por los bulbos olfativos. Están bien definidos en lo que parece ser toda su extensión ántero-posterior, separados entre sí por una depresión axial, y con cierta diferenciación entre ellos y la cavidad nasal. El espacio ocupado por los bulbos olfativos, indica que éstos eran más anchos en el sector anterior que en el posterior, y a su vez el conjunto más ancho que los lóbulos cerebrales.

El espacio que ocuparía el órgano vómero-nasal, se aprecia parcialmente en los especímenes PVL 2088 y PVL 2580, indicando una comunicación de tejidos blandos entre las cavidades nasal y bucal.

Por los escasos caracteres que se conocen de otros rellenos de cavidades nasales, p. ej. *Nythosaurus*, *Diademodon*, *Oligokyphus*, se puede señalar que *Exaeretodon* poseería un nivel de organización muy similar al que muestran aquéllos.

CONSIDERACIONES

El detallado conocimiento anatómico de las distintas estructuras del cráneo y mandíbulas de *Exaeretodon* es aún incompleto y esperamos que futuras investigaciones puedan mejorarlo sensiblemente. En el presente trabajo se ha analizado diversos caracteres pero de ningún modo se habrá agotado las posibilidades de conocimiento de este interesante género argentino. Hasta ahora los buenos ejemplares no son numerosos y es posible que con nuevos materiales que se colecten, preparaciones adicionales del material existente y, en fin, la compulsa de mayor número de ejemplares, se logre un acopio de datos que nos permitan un óptimo conocimiento de este género.

Los caracteres dentarios de *Exaeretodon* nos indican un género principalmente omnívoro, con una marcada tendencia hacia el logro de un régimen más estrictamente herbívoro. El género sudafricano *Diademodon*, por los mismos caracteres, puede considerarse de un régimen alimenticio similar en buen grado. Ambos géneros incluso habrían desempeñado un rol ecológico similar, dentro de las asociaciones faunísticas de que formaron parte. No resulta difícil, si consideramos así a ambos géneros, explicarse las notables similitudes que poseen en diversos caracteres, eviden-

temente logrados o por lo menos desarrollados, en forma independiente a partir del nivel de procinosuquidos, según lo he considerado oportunamente (Bonaparte 1963a, 1963b). Lo más notable de estas similitudes se da en la parte posterior del sector ventral del cráneo, particularmente en la amplia depresión del opistótico que circunda el foramen pterigoparaoccipital, la conformación general del opistótico, el sector proximal del meato auditivo externo, la conformación de las crestas occipitales. A pesar de estas semejanzas —que habrían inducido a error de haberse dispuesto de restos esqueletarios incompletos para la determinación sistemática de este género— existen diversas diferencias indicadoras de que *Exaeretodon* había logrado ciertos avances de la estructura craneana en su evolución hacia formas más “mamiferoideas”. Es útil señalar aquí que las diferencias en igual sentido de *Exaeretodon* con Tritilodóntidos como *Oligokyphus*, *Likhoelia*, *Bienotherium*, es de mayor magnitud. *Oligokyphus* p. ej. es notoriamente más avanzado que *Exaeretodon*; en cambio las diferencias del género argentino con *Diademodon* (en la estructura craneana), no son tan fácilmente perceptibles.

Caracteres craneanos de Exaeretodon más avanzados que Diademodon.

- a) Falta de contacto óseo entre nasal y premaxilar.
- b) Estructura del paladar secundario y posición de las filas de dientes.
- c) Reducción o falta de ectopterigoides.
- d) Pérdida del foramen parietal.
- e) Aparente unión de basiesfenides con proótico y aliesfenoides, formando una separación de la cavidad encefálica con el “foramen lacereum anterius”.
- f) Separación de la fosa subarquata del meato auditivo interno.

Caracteres craneanos de Oligokyphus más avanzados que Exaeretodon.

- a) Falta de prefrontal, postorbitario y de la barra postorbitaria.
- b) Dientes postcaninos con más de una raíz.
- c) Meato auditivo interno tipo mamiferoide.
- d) Separación entre sí de foramen yugular, fosa subarquata y meato auditivo interno, por mayor osificación de la pared craneana.
- e) Aparente ausencia de la zona sin osificar en la región dorso-posterior de la cavidad cerebral.

Los caracteres de la cavidad cerebral indican que el nivel evolutivo de *Exaeretodon* es cercano al de *Diademodon* y bien distante al de *Oligokyphus*. La conformación general de esa cavidad, salvo ciertos caracteres ya señalados y que indudablemente tienen su significación es coincidente en diversos aspectos entre *Exaeretodon* y *Diademodon*, p. ej. en la región sin osificar entre parietales y supraoccipital; la conformación y orientación del borde dorsal y posterior; los caracteres generales del piso de la cavidad e incluso las proporciones de volúmenes son muy cercanas.

En cambio, las diferencias con *Oligokyphus* son de otra magnitud; la posición del supraoccipital y del foramen yugular es muy distinta en este género hássico, lo mismo en cuanto a la topografía del piso de la cavidad, la individualización y separación de la fosa subarquata, el foramen yugular y el meato auditivo interno.

Según lo he señalado en un trabajo anterior (Bonaparte 1963b), la separación de las familias Traversodontidae y Diademodontidae debió ocurrir a partir del nivel de procinosúquidos, aproximadamente en el Pérmico Superior, idea que se desprende del análisis comparativo de los caracteres del esqueleto posteraneano de *Exaeretodon*. Por ello, los caracteres similares en las estructuras craneanas de ese género y *Diademodon* revelarían por un lado cierta persistencia de algunos caracteres primitivos y por otro, más o menos similares tendencias evolutivas.

CONSIDERACIONES SOBRE EL OÍDO MEDIO DE EXAERETODON

En este género son muy evidentes los caracteres tubulares que forma el sector póstero-inferior del escamoso y que alojaba al meato auditivo externo (Gregory 1910). Parrington (1946, fig. 9 B) ha ilustrado un cinodonte sin identificar (c. f. probable *Trirachodon*) el que presenta esa conformación tubular muy clara. En *Exaeretodon*, particularmente en el espécimen MACN 18063 y también en PVL 2473, dicha estructura del escamoso tiene continuidad con una amplia depresión en la cara ventral del opistótico y del proótico, aunque ambos espacios están virtualmente definidos y separados por una leve cresta en el escamoso, muy cerca de su unión con el opistótico. Esa cresta indicaría el lugar para la ubicación (hipotética) de la membrana timpánica, o sea muy cerca de la sutura entre el opistótico y el escamoso; y si hemos de pensar que dicha membrana se extendía hasta los huesos postdentarios, la continuación natural de la posición indicada nos llevaría al borde interno de la prolongación posterior del angular y del proceso retroarticular. Considerado de

esa manera, quedan del lado interno de la membrana timpánica las descritas prolongaciones mediales del cuadrado, proceso estapedial, y del articular, proceso medial del articular. Considerando esa ubicación para la membrana timpánica, el proceso estapedial del cuadrado cumpliría la función de extraestribo, por medio de su prolongación pósteromedial.

CONSIDERACIONES SOBRE EL PROÓTICO DE *EXAERETODON*

Los caracteres presentes en la parte ventral del proótico de *Exaeretodon* (especimen MACN 18063), especialmente en su relación con el *cavum epiptericum* poseen un especial significado para la comprensión de los cambios morfológicos que se han operado en los huesos perióticos de los terápsidos, para originar el petroso de los mamíferos. Sobre el tema recientemente ha insistido Kermack (1963) destacando la importancia de su conocimiento. Es así que esos caracteres del proótico nos hacen deducir que un crecimiento hacia adelante restringiría marcadamente el típico *cavum epiptericum* de los cinodontes, posibilitando con ello mayores expansiones de la cavidad encefálica (c. f. Kermack 1963).

RECONSTRUCCIÓN DEL NERVI0 TRIGÉMINO Y DE LAS PRINCIPALES VENAS Y ARTERIAS

El examen de los materiales considerados en este trabajo, algunos de ellos con datos excepcionalmente claros, nos ha permitido tentar una reconstrucción de las principales venas y arterias vinculadas a la caja cerebral, como así del recorrido de las tres ramas del nervio trigémino. Nos hemos basado para ello en muy diversos trabajos de investigadores que ya han hecho algo sobre el tema, entre ellos Watson (1920), Goodrich (1930), Simpson (1933), Romer (1956) Cox (1959), etc.

Vena capitis lateralis: Es posible que drenara al *senus orbitalis*, pasando hacia atrás entre el *rostrum* del paraesfenoides y el aliesfenoides, para salir hacia afuera y atrás por un foramen que precede a un canal externo en la mitad inferior del aliesfenoides. Atraviesa luego otro foramen en dirección medial y hacia atrás, para unirse a otras venas.

Vena cerebral media (vena capitis medialis): Descendía por una amplia escotadura en el proceso anterior interior del proótico y se unía a la vena *capitis lateralis* al salir fuera de la cavidad encefálica.

Vena del foramen posttemporal (vena dorsal craneana desde el occiput) : Parece que más de una vena llegaba a la parte posterior del foramen posttemporal por lo menos hay espacios convergentes hacia allí en el ejemplar PVL 2473, para seguir después de atravesar ese foramen, por el canal formado por el proótico y el escamoso, pasar hacia abajo y medialmente por el foramen pterigoparaoceipital y unirse a la vena *capitis lateralis*.

Vena del sinus canal : Puede seguirse esta vena en su recorrido desde la parte anterior (externa) de la unión entre parietal y aliesfenoides, hacia atrás, en un curso más o menos horizontal, pasa algo por encima del foramen que existe entre proótico y parietal, luego tuerce hacia abajo y entra en el canal formado por proótico y escamoso. De allí sigue hacia abajo el mismo curso señalado para la vena del foramen posttemporal.

Vena del foramen dorsal del proótico : La magnitud de este foramen en los distintos especímenes es variable, e indicaría un vaso venoso de singular significación. La vena en sí, saldría de la cavidad cerebral hacia atrás uniéndose a mitad de la distancia entre el foramen del proótico y el foramen posttemporal, con la vena del canal sinus.

Seno orbital : Debió existir sin duda, desde luego no poseemos el menor dato, entre el espacio que va desde el borde anterior del aliesfenoides aproximadamente, hasta las cercanías de la cavidad orbitaria propiamente dicha.

Vena cerebral posterior (vena del foramen yugular) : Su entrada a la cavidad cerebral tiene lugar por el foramen yugular, ascendiendo casi verticalmente y dirigida algo hacia el plano axial. Bien podría drenar un supuesto amplio seno venoso que se superpondría a casi toda la extensión dorsal del cerebro medio y posterior.

Arteria carótida interna : Después de dar origen a la arteria estapedial, debió pasar aproximadamente por debajo de la vacuidad pituitaria, seguir muy cerca del paraesfenoides y ascender y salir dorsalmente por el espacio existente entre el rostrum del paraesfenoides y la prolongación anterior e inferior del aliesfenoides.

Arteria estapedial : Después de su origen en la carótida interna y tras atravesar el estribo debió llegar a la fosa pituitaria y ascender por ella, con alguna inclinación hacia atrás subir por (o muy cerca de) la escotadura del proceso anterior e inferior del proótico, emitir una bifurcación primero (arteria mandibular) y otra en seguida a la altura del foramen para el V nervio (arteria orbital inferior) seguir hacia adelante y arriba formando ya la arteria orbital superior, que bien podría salir por el mismo foramen del nervio óptico.

Arteria orbital superior: (ya considerada en arteria estapedial).

Arteria orbital inferior: Desde su origen en la arteria estapedial se dirigiría hacia el foramen para el V nervio ubicado entre proótico y aliesfe-

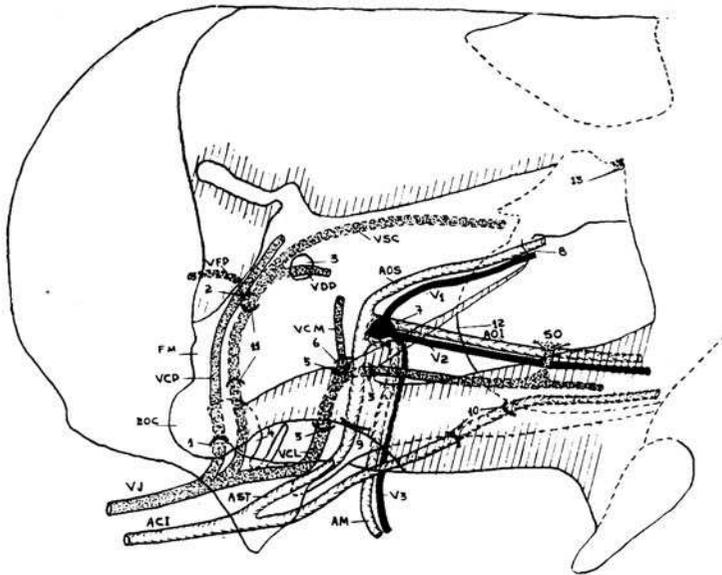


Fig. 10. — *Exaeretodon frenquellii* x $\frac{1}{2}$.

Esquema de la mitad izquierda de la región posterior del cráneo en vista medial, seccionado en el plano axial. Se indica el posible recorrido de las principales venas, arterias y del nervio trigémino.

1, for. yugular; 2, for. posttemporal; 3, for. dorsal del proótico; 4, for. pterigoparaoceipital; 5, forámenes aliesfenoides; 6, canal en proceso anterior e inferior del proótico; 7, for. para el V_3 y la arteria mandibular; 8, for. par el II nervio, V_1 y arteria orbital superior; 9, fosa pituitaria (arteria estapedial); 10, canal limitado por parasfenoides, pterigoides y aliesfenoides, para la arteria carótida interna; 11, canal recubierto por proótico y escamo, para la vena del sinus canal; 12, for. "lacerum antierius", para los nervios III, IV, V_2 y VI, para la vena capitis lateralis y arteria orbital inferior; 13, for. etmoidal? ACI: arteria carótida interna; AST: arteria estapedial; AOS: arteria orbital superior; AOI: arteria orbital inferior; AM: arteria mandibular; VJ: vena yugular; VCP: vena cerebral posterior; VFP: vena del foramen posttemporal; VDP: vena del foramen dorsal del proótico; VSC: vena del sinus canal; VCL: vena capitis lateralis; VCM: vena cerebral media; SO: seno orbitario; FM: foramen magnum; EOC: cóndilo exoccipital; V_1 : rama oftálmica del nervio trigémino; V_2 : rama maxilar del mismo nervio; V_3 : rama mandibular del mismo nervio.

noides saldría por el mismo junto con la rama mandibular de ese nervio y torcería hacia abajo para dirigirse al foramen ubicado en la cara interna del dentario. La posición indicada para esa arteria no es muy satisfactoria,

pues la ubicamos dentro del área de compresión de los músculos temporales al accionar la mandíbula. Otra posibilidad sería que por el foramen para el V nervio saliese la arteria orbital inferior y la rama maxilar del trigémino y por dentro de la cavidad encefálica, pasando hacia abajo por la vacuidad pituitaria la arteria mandibular y el nervio mandibular.

ABREVIATURAS PARA LAS FIGURAS

ALSF.: aliesfenoides	METH.: mesetmoides
A.O.S.: arteria orbital superior	MX.: maxilar
BSF.: basiesfenoides	N.E.: narina externa
BSOC.: basioceipital	N.I.: narina interna
B.OLF.: bulbo olfativo	O.J.: órgano de Jacobson
C.EXOC.: cóndilo exoocipital	OP.: opistótico
C.S.: abertura canal semicircular	ORBSF.: orbitoesfenoides
C.V.Y.: cavidad vena yugular	P.: parietal
D.: dentario	P.A.I.P.: proceso anterior inferior del proótico
D.END.: ductus endolinfático	P."BPT.": proceso basipterigoides
E.S.C.: escotadura vena del sinus canal	P.M.ART.: proceso medial del articular
E.V.C.L.: escotadura de la vena capitis lateralis	P.M.S.ALSF.: proceso medial superior del aliesfenoides
EXOC.: exoocipital	PMX.: premaxilar
F.J.: foramen yugular	PRF.: prefrontal
FL.: flocculus	PROO.: proótico
F."L.A.": foramen "lacerum anterius"	PSF.: paraesfenoides
F.M.: foramen magnum	R.S.O.: región sin osificar
F.MX.: foramen maxilar	R.V.: región vestibular
F.PTP.: foramen pterigoparaocipital	SAN.: surangular
F.ROT.: "fenestra rotunda"	SC.: escamoso
F.SA.: fosa subarquata	SEP. CAR.: septum cartilaginoso
F.V.: foramen para vena	SMX.: septomaxilar
FOR.LAC.: foramen lacrimonal	SOC.: supraocipital
FOR.SMX.: Foramen septomaxilar	TAB.: tabular
FOS.PIT.: fosa pituitaria	TEL.: telencéfalo
IP.: interparietal	V.C.L.: vena capitis lateralis
LAC.: lacrimonal	
M.A.E.: meato auditivo externo	

BIBLIOGRAFÍA

- BONAPARTE, J. F., 1962. Descripción del Cráneo y Mandíbulas de *Exaeretodon frenquellii* . . . , etc. Public. Mus. munic. C. nat. Mar del Plata, 1, nº 5: 135-202.
- 1963a. Descripción del Esqueleto Postcraniano de *Exaeretodon*. Acta geol. lilloana 4: 5-52.
- 1963b. La Familia Traversodontidae. Acta geol. lilloana 4: 163-194.
- BONETTI, M. I. R., 1963. Contribución al Conocimiento de la Flora Fósil de Barreal (San Juan), Tesis inédita, Univ. nac. B. Aires.
- BRINK, A. S., 1955. A study on the Skeleton of *Diademodon*. Palaeont. africana, 3: 3-39.

- 1956. Speculations on some Advanced Mammalian Characteristics in the Higher Mammal-like Reptiles. *Palaeont. africana* 4: 77-96.
- BROILI & SCHROEDER, 1935. Über den Schadel von Gomphognathus Seeley. *Sitz. math. natur. Abt., Bayer Akad. Wiss.*: 115-182.
- COX, C. B., 1959. On the Anatomy of a new Dicynodont genus with evidence of the... etc. *Proc. zool. Soc. Lond.* 132: 321-367.
- CROMPTON & ELLENBERGER, 1957. On a new Cynodont from the Molteno Beds and the Origin of the Tritylodontids. *Ann. S. afric. Mus.* 44: 1-14.
- DEVILLERS, C., 1961. Origine de l'oreille moyenne des mammifères; en *Traité de Paléontologie* par J. Piveteau; 4, 1: 371-407.
- GINSBURG, L., 1962. *Likhoelia Ellenbergeri*, Tritylodonte du Trias Supérieur du Basutoiland. *Ann. Paléont.* 48: 179-194.
- GOODRICH, E. S., 1930. *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*, London, McMillan.
- GRASSÉ et al., 1955. *Traité de Zoologie*, 17, fasc. 1^o, Paris. Masson.
- HUENE, F. von, 1956. *Paläontologie u. Phylogenie der Niederen Tetrapoden*. Jena, G. Fisher.
- KERMACK, K. A., 1963. The cranial Structure of the Triconodonts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B.* 246: 83-103.
- KÜHNE, W. G., 1956. The Liassic Therapsid *Oligokyphus*. *British Mus. (N. H.)*: 1-145.
- OLSON, E. C., 1944. Origin of Mammals based upon cranial morphology of the Therapsid Suborders. *Spec. Pap. geol. Soc. Amer.* 55: 1-136.
- PARRINGTON, F. R., 1946. On the Cranial Anatomy of Cynodonts. *Proc. zool. Soc. Lond.* 116: 181-197.
- ROMER, A. S., 1956. *Osteology of the Reptils*. Univ. Chicago Press.
- SIMPSON, G. G., 1933. The Ear region and the Foramina of the Cynodont Skull. *Amer. J. Sci.* 26: 285-294.
- WATSON, D. M. S., 1913. Further Notes on the Skull, Brain, and Organs of special Sense of *Diademodon*. *Ann. Mag. nat. Hist., series 8*, 12: 217-228.
- 1920. On the Cynodontia. *Ann. Mag. nat. Hist., series 9*, 6: 506-524.
- 1916. The Monotreme Skull: A Contribution to the Mammalia Morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B.* 207: 311-374.
- 1953. The Evolution of the Mammalian Ear. *Evolution* 7, n^o 2: 159-177.

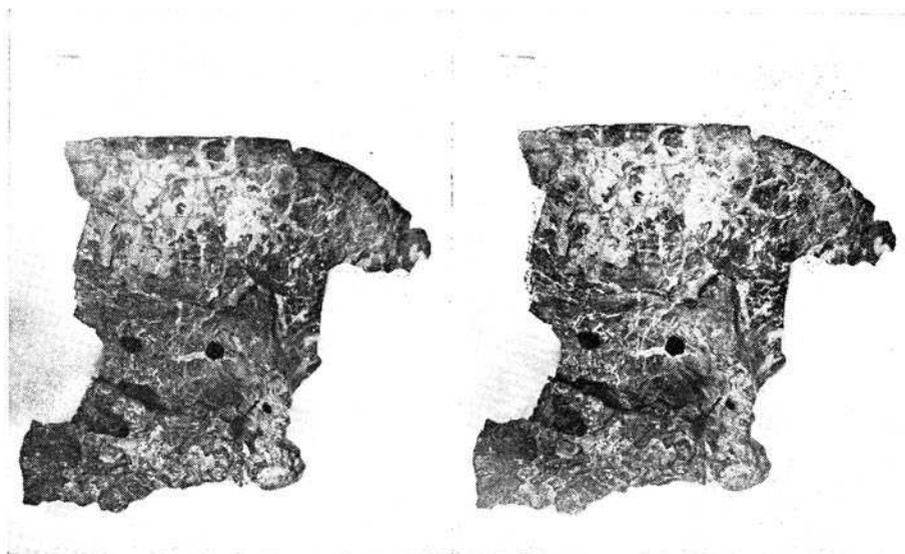


Lámina 1. — *Exeretodon frenguelli* PVL 2473. x $\frac{1}{2}$ aprox.

Vista lateral izquierda de la cavidad encefálica. La parte superior corresponde al parietal izquierdo. En la base de la cavidad se aprecia un sector del basesfenoides que asciende, formando un sector del piso de la cavidad encefálica. La perforación más anterior, cerca del borde del aliesfenoides es accidental. La salida para el V nervio se halla debajo de aquélla.

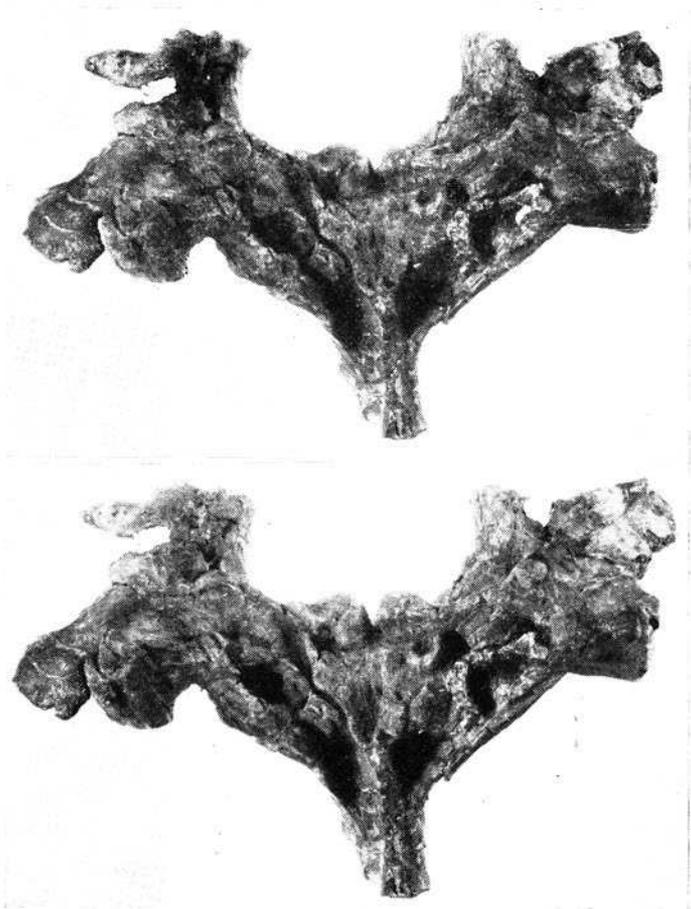


Lámina 2. — *Exaeretodon* sp. MACN 18063. x 1/3 aprox.

Vista inferior de la mitad posterior del cráneo. Se aprecian las osificaciones del proótico que limita la depresión de la "fosa pituitaria". En el lado izquierdo se conserva la parte posterior de los huesos postdentarios articulados. En el derecho se observa el cuadrado. El estribo del lado derecho se muestra en la posición en que se conserva.