UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA (NUEVA SERIE)

TOMO IX Paleontologia nº 60

STATUS SISTEMATICO Y ANTIGÜEDAD
DE "MEGACTENOMYS" KRAGLIEVICHI RUSCONI, 1930
(RODENTIA, OCTODONTIDAE)

STATUS SISTEMATICO Y ANTIGÜEDAD DE "MEGACTENOMYS" KRAGLIEVICHI RUSCONI, 1930 (RODENTIA, OCTODONTIDAE)

Diego H. Verzi¹
Maximiliano Lezcano²

ABSTRACT

SYSTEMATIC STATUS AND AGE OF "MEGACTENOMYS" KRAGLIEVICHI RUSCONI, 1930 (RODENTIA, OCTODONTIDAE). A new cranial remain of a large Ctenomyinae from the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) of the Necochea cliffs between Costa Bonita and Puerto Quequen (Buenos Aires Province), is described. The remain is assigned to "Megactenomys" kraglievichi Rusconi, 1930. The revision of the characters preserved in the holotype, and the additional information given by the new material, demonstrate that this species is related to the extant tuco-tucos, so that it is transferred to the genus Ctenomys.

Key words: Rodentia, Ctenomyinae, Systematics, Pleistocene, Central Argentina. Palabras clave: Rodentia, Ctenomyinae, Sistemática, Pleistoceno, Argentina central.

INTRODUCCION

En la fauna sudamericana actual, los roedores Ctenomyinac están representados por un único género, *Ctenomys*, el cual agrupa alrededor de 56 especies (*fide* Reig *et al.*, 1990) de hábitos subterráneos, distribuidas entre los 15° y 55° de latitud.

De acuerdo al testimonio del registro fósil, la historia evolutiva de esta subfamilia está caracterizada por dos etapas claramente distintas. Desde el Mioceno tardio hasta fines del Plioceno, el grupo alcanzó una escasa riqueza específica, pese a lo cual exhibió su mayor diversidad de tipos adaptativos. Esto se refleja a nivel taxonómico a través del reconocimiento de, al menos, cinco géneros para este período, cuya diferenciación involucró el desarrollo de diferentes grados y estrategias de adaptación a la vida subterránea (Reig, 1989; Quintana, 1994; Verzi, 1994). Ya en el Pleistoceno. los últimos registros de géneros de largo biocrón (Tonni et al., en prensa) y el comienzo de la especiación explosiva de *Ctenomys*, dieron paso a la situación actual.

En este contexto, la diferenciación del ctenomino Megactenomys se ha aceptado como contemporánea de aquélla de Ctenomys (incluyendo Paractenomys) (Reig, 1989; Reig et al., 1990), representando de este modo el linaje extinguido de origen más moderno. Sin embargo, esta interpretación ha persistido hasta el presente sobre datos poco precisos, debido al grado de incertidumbre existente respecto al status sistemático, afinidades y antigüedad de Megactenomys. La especie tipo de este género, Megactenomys kraglievichi Rusconi, 1930, está basada en un fragmento rostral cuyo significado filogenético, en el contexto de la diversidad del grupo, no se ha revisado en detalle hasta el momento. En el presente trabajo se recvalúan los caracteres preservados en dicho ejemplar tipo y se da a conocer un nuevo resto asignable a esta especie, procedente del Ensenadense de

^{1.} Departamento Científico Zoologia Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, 1900 La Plata

^{2.} Centro Argentino de Etnología Americana, Sección Paleoetnología, Avda, de Mayo 1437 1º A, 1085 Bs. As.

Necochea. A través de la comparación de estos materiales con los restantes integrantes de la subfamilia, se aportan nuevos datos para la elucidación de las afinidades del incierto etenomino de Rusconi.

MATERIAL y METODOS

El nuevo material fue comparado con ejemplares de los restantes géneros y subgéneros de ctenominos pliopleistocénicos, depositados en el Museo de La Plata (MLP), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) y Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata). Asimismo, se utilizaron en la comparación ejemplares de especies vivientes de Ctenomys, presentes en las colecciones del Museo de La Plata y del Instituto de Ecologia y Evolución de la Universidad Austral de Chile (C. australis, C. fulvus, C. haigi, C. magellanicus, C. maulinus, C. mendocinus, C. opimus, C. pearsoni, C. perrensi, C. robustus, C. sociabilis, C. talarum y C. tuconax), e ilustraciones tomadas de la literatura (C. boliviensis, C. conoveri, C. frater, C. leucodon, C. lewisi, C. minutus y C. steinbachi, Anderson et al., 1987; Cook et al., 1990).

Las medidas craneanas se tomaron con un calibre digital con una aproximación de 0.01 mm y las dentarias con un ocular graduado de una lupa binocular Zeiss. El ángulo de Thomas, para estimar la procumbencia de los incisivos, fue calculado como lo sugieren Reig et al. (1965).

SISTEMATICA

Orden RODENTIA Bowdich, 1821 Suborden HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899 Infraorden CAVIOMORPHA Patterson y Wood in Wood, 1955 Familia OCTODONTIDAE Waterhouse, 1839 Subfamilia CTENOMYINAE Tate, 1935 Género CTENOMYS Blainville, 1826 Ctenomys kraglievichi nov. comb. (Rusconi, 1930) (= Megactenomys kraglievichi Rusconi, 1930) Figura 1

Material: MLP 92-VII-5-1, porción anterior de cráneo con ambos incisivos, los molariformes (excepto el M³ derecho) y parte de la arcada cigomática izquierda.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Barrancas costeras entre Costa Bonita y Puerto Quequén (partido de Necochea, provincia de Buenos Aires). El resto proviene de limolitas arenosas marrón rojizo, correspondientes al sector cuspidal de la secuencia descripta por Tonni et al. (en prensa); Edad Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio).

Descripción: El resto pertenece a una especie de tamaño grande. Se trata de un cráneo muy robusto, con el rostro ancho, el dorso fuertemente descendente desde la porción posterior de los nasales y las arcadas cigomáticas muy curvas y salientes. La parte anterior de la fosa para el músculo masetero medial, porción infraorbital (sensu Woods y Howland, 1979), es moderadamente profunda y está algo extendida por delante de la sutura premaxilo-maxilar. La diastema es proporcionalmente larga y ascendente hasta su extremo anterior, lo que está vinculado a la fuerte procumbencia de los incisivos. El orificio interpremaxilar es grande. Los forámenes incisivos son estrechos; éstos se angostan por detrás de la sutura premaxilo-maxilar, y desde este punto sus bordes forman dos crestas divergentes bien desarrolladas que terminan por delante del alvéolo del DP'. El paladar presenta una profunda fosa a nivel del M¹, en cuyo fondo abre el foramen palatino posterior; éste aparenta ser único muy probablemente por defecto de la preservación. La fosa mesopterigoidea está extendida hasta la parte posterior del M². La porción inferior (única preservada) de la rama cigomática anteorbitaria, está dispuesta a nivel de los DP'-M' y se encuentra ligeramente inclinada ántero-ventralmente. La

raíz cigomática ventral es estrecha dorsoventralmente y con su borde anterior ubicado bien por delante del alvéolo del DP'. Su cara ventral está fuertemente orientada hacia adelante y arriba, y en su dorso no existe canal óseo para el pasaje del nervio infraorbital. El yugal posee el extremo anterior muy alto y una muy tenue fosa suborbitaria dorsal a la cresta masetérica (ver Osgood, 1946; Contreras y Berry, 1982). Una gran apófisis paraorbitaria ha quedado preservada en el cigoma izquierdo, la cual es de exclusiva composición vugal. Los frontales muestran una marcada depresión hacia la línea media: del lado derecho se puede observar el nacimiento de una ancha emarginación lateral que limita esta concavidad a nivel de la apófisis postorbitaria

Los incisivos son de sección subcuadrangular, con el mayor grado de procumbencia conocido para el género (cf. tabla I y Reig y Quintana, 1992) y con su porción extra-alveolar muy extendida. Su base termina a nivel de los DP4-M1 y el fondo del alvéolo está apoyado sobre una amplia emarginación del maxilar, posterior a la raíz cigomática. El margen externo de la cara esmaltada forma un borde redondeado y saliente, limitado medialmente por un tenue surco. En la cara labial, existe un canal estrechoy pocoprofundo en la dentina. inmediatamente posterior al borde esmaltado. Esta indentación es algo más estrecha y nítida en el 11 izquierdo.

Los DP⁴-M³ están rodeados de cemento, el cual se espesa en la cara ántero-lingual de cada diente. El M³, aunque reducido respecto al resto de los molares como en las restantes especies del género, es proporcionalmente grande.

DISCUSION

"M" kraglievichi fue descripta originalmente por Rusconi (1930a) sobre la base de un fragmento ventral de rostro con ambos incisivos y el DP izquierdo (MACN 6457), hallado en la región costera del

sudeste de la provincia de Bucnos Aires, en las proximidades de la ciudad de Mar del Plata. El autor refirió a esta especie, además, un paladar sin dientes (MACN 6637) presumiblemente de similar procedencia, el cual no pudimos localizar en colección.

El nuevo material aquí descripto se diferencia del holotipo en que: a. es algo más grande; b. la diastema es ligeramente menos cóncava en vista lateral; c. el l¹ es más proodonte (ver tabla 1), con el canal presente en su cara labial más estrecho y sin surcos en la parte media de la cara esmaltada (ver Rusconi, 1930a, fig. 1 d). Estas diferencias, de todos modos, no exceden a las halladas como parte de la variabilidad intraespecífica en los representantes vivientes de Ctenomys, a excepción de la morfología de la cara labial del I¹. Este último carácter presenta una mayor constancia en las especies actuales examinadas. Sin embargo, su diferencia de expresión aún entre ambos incisivos de un mismo ejemplar en "M". kraglievichi (ver descripción), demuestra que al menos en esta especie dicho carácter es variable.

Rusconi (1930a) basó la distinción genérica de Megactenomys esencialmente en la morfología del incisivo. No hizo mención de las afinidades con los restantes integrantes de la subfamilia, aunque realizó la mayor parte de las comparaciones con especies vivientes de Ctenomys. Pascual y Ortega Hinojosa (1966: 132) manifestaron que la morfología cráneo-dentaria de este ctenomino es muy cercana a la de Actenomys. Sobre esta base, interpretaron los caracteres brindados por Rusconi (1930a) como diferenciales respecto de este último género.

De acuerdo a los resultados de nuestras comparaciones, el conjunto de rasgos conservados en el tipo de "M". kraglievichi es compartido con las especies de Ctenomys:

1. morfología del DP4 y tamaño proporcional del mismo respecto a la diastema;

2. rostro ancho;

3. forámenes incisivos estrechos;

4. incisivos robustos;

5. raíz cigomática inferior con su cara ventral inclinada hacia adelante y arriba, su borde

anterior por delante del alvéolo del DP⁴ y carente de lámina para el nervio infraorbital. El nuevo material provee importante información adicional y permite agregar los siguientes caracteres, indicadores de la vinculación de esta especie con los tuco-tucos: 6. porción dorsal de la fosa para el masetero medial profunda y corta, y la ventral prácticamente ausente: 7. rama cigomática anteorbitaria dispuesta a nivel de DP4-M1; 8. órbita proporcionalmente pequeña; 9. apófisis paraorbitaria muy desarrollada y formada por el yugal (sin intervención del escamoso); 10. arcadas cigomáticas muy salientes y curvas; 11. extremo anterior de la fosa mesopterigoidea a nivel de la parte posterior del M²; 12. molares con igual patrón morfológico que en las especies de Ctenomys, cl M' reducido.

De acuerdo a lo expuesto, la especie de Rusconi (1930a) debe ser transferida al género *Ctenomys*, por lo que corresponde entonces el nombre *Ctenomys kraglievichi* nov. comb.

Los más antiguos representantes del género Ctenomys han sido hallados en sedimentos del Sanandresense (Marplatense tardio sensu Cione y Tonni. 1995; Plioceno tardio - Pleistoceno temprano) aflorantes en la costa bonaerense entre las localidades de Mar del Plata - Miramar (Ameghino, 1908: Rusconi, 1930b) y en Necochea (Tonni et al., en prensa), en el "Brocherense" de la provincia de Córdoba (Castellanos, 1958) y en la Formación Uquía en Jujuy (Sanandresense; Verzi, 1994). Estos materiales están incluídos en un subgénero propio, Ctenomys ("Paractenomys") (aunque ver Quintana, 1994 y bibliografía allí citada); el mismo, de acuerdo a un análisis reciente de la filogenia del grupo (Verzi, 1994), es más primitivo que los tuco-tucos vivientes en su morfología cránco-mandibular. De este modo, C. ("Paractenomys") puede aceptarse como el grupo basal a partir del cual habrian derivado los tucotucos modernos, pero carece de caracteres apomórficos que permitan definir el subgénero. La diferenciación de los caracteres "modernos" acompañó el surgimiento de *Ctenomys* ("Ctenomys") a partir del Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) y su posterior cladogénesis. A diferencia de lo que hemos podido observar en otras especies de Edad Ensenadense (Verzi, obs. pers.), *C. kraglievichi* no muestra retención de rasgos primitivos. Los caracteres listados arriba se encuentran en un estado derivado, tal como ellos se presentan en las especies vivientes del género. De este modo, si se acepta el esquema taxonómico de segregación subgenérica, los resultados demuestran que esta especie debe incluirse en el subgénero *C.* ("Ctenomys").

En cuanto a su status específico, C. kraglievichi se diferencia claramente de las especies que hoy viven en el área (i.e. C. talarum v C. australis; ver Vasallo et al., 1994), pero muestra similitudes con las especies extinguidas C. dasseni (Rusconi, 1931) y C. praderii (Mones y Castiglioni, 1979), que sugieren que alguna de estas últimas podría ser sinónimo "junior" de la anterior. La resolución de esta problemática taxonómica, depende por el momento de una revisión de conjunto de la morfología de los tuco-tucos vivientes y extinguidos del área chaco-pampeana (Verzi, in prep.).

La procedencia y posición estratigráfica del tipo de C. kraglievichi son imprecisas. Según Rusconi (1930a: 252) éste proviene del Chapadmalalense de "Barranca norte, costa atlántica de Mar del Plata..." Sin embargo, en este área no se han registrado faunas características Chapadmalalense (ver discusión en Tonni et al., 1992; Cione y Tonni, 1995). Pascual y Ortega Hinojosa (1966: 132) refirieron el género a la "Formación" Chapadmalal, con dudas, y al "Puelchense"; de este último proviene la incierta especie Megactenomys delacroixi (Rusconi, 1935) basada en un fragmento de sinfisis mandibular con dp... Reig y Quintana (in Reig. 1989) refirieron el género al "Uquiense" (sensu Marshall et al., 1982; Plioceno tardio - Pleistoceno temprano). Aunque no lo mencionan, esto presupone la aceptación de una Edad "Uquiense" para el "Puelchense" (ver al respecto discusión en Cione y Tonni, 1995)

y, especialmente, para los yacimientos aflorantes al norte de la ciudad de Mar del Plata de los que proviene la especie tipo. Para este último afloramiento, tal asignación temporal muy probablemente ha estado inspirada en la propuesta litoestratigráfica de Kraglievich (1952), quien correlacionó los niveles basales con sus "Formaciones" Vorohué y San Andrés. Sin

embargo, Tonni et al. (1989, 1992) han demostrado que la fauna hallada en este sector, aún en los niveles inferiores, es de Edad Ensenadense. Esto concuerda con la antigüedad propuesta para los niveles de Costa Bonita de los que procede el nuevo material (Tonni et al., 1995, en prensa), así como con la edad de los primeros registros de los tuco-tucos modernos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Dres. Maria G. Vucetich y Eduardo P. Tonni la lectura critica del manuscrito. A los Dres. Rosendo Pascual, José F. Bonaparte, Milton H. Gallardo y al Sr. Orlando Scaglia, el haber permitido la consulta de los materiales bajo su cuidado. Este trabajo fue parcialmente financiado por un subsidio de Fundación Antorchas A-132191/1-000070 y un PID-CONICET 3895/92.

BIBLIOGRAFIA

- Ameghino, F., 1908. Las Formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. An. Mus. Nac. Buenos Atres., ser. 3, 10: 343-428.
- Anderson, S.; T. L. Yates y J. A. Cook, 1987. Notes on Bolivian mammals 4: The genus Ctenomys (Rodentia, Ctenomyidae) in the eastern lowlands. Amer. Mus. Novitates, 2891: 1-20.
- Castellanos, A., 1958. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de los Reartes (Provincia de Córdoba, Argentina). XX Sesión Congr. Geol. Intern., México, 1956, Secc. 7: 217-233.
- Cione, A. L. y E. P. Tonni, 1995. Chronostratigraphy and "Land Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: Principles, practices, and the "Uquian" problem. J. Paleont., 69 (1): 135-139.
- Contreras, J. R. y L. M. Berry. 1982. Ctenomys argentinus, una nueva especie de tucu-tucu procedente de la provincia del Chaco, Republica Argentina (Rodentia, Octodontidae). Hist. Nat., 2(20): 165-173.
- Cook, J. A.; S. Anderson y T. L. Yates, 1990. Notes on Bolivian mammals 6. The genus Ctenomys (Rodentia, Ctenomyidae) in the highlands. Amer. Mus. Novitates, 2980: 1-27.
- Kraglievich, J. L., 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires. Resumen preliminar. Rev. Mus. Municip. Cien. Nat. Mar del Plata. 1(1): 8-37.
- Marshall, L. G.; R. F. Butler; R. E. Drake y G. H. Curtis, 1982. Geochronology of Type Uquian (Late Cenozoic) Land Mammal Age, Argentina. Science, 216: 986-989.
- Mones, A. y L. R. Castiglioni, 1979. Additions to the knowledge on Fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Palāont. Z.*, 53 (1-2): 77-87
- Osgood, W. H., 1946, A new octodont rodent from the Paraguayan Chaco. Fieldiana, Zoology, 31(6): 47-49.
- Pascual, R. y E. Ortega Hinojosa, 1966. Ctenomyinae. In: Paleontografia Bonaerense. IV. Vertebrata (R. Pascual, Dir., A. V. Borrelo, Ed.): 130-133. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Quintana, C. A., 1994. Sistemàtica y anatomia funcional del roedor Ctenomyinae *Praectenomys* (Caviomorpha: Octodontidae) del Plioceno de Bolivia. *Revista Técnica de YPFB*, 15 (1-2): 175-185
- Reig. O. A., 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. In: Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations (A. Fontdevila, Ed.): 246-289. Springer-Verlag, Berlin.
- Reig, O. A., C. Busch, M. O. Ortells y J. R. Contreras, 1990. An overview of evolution, systematics.

- molecular hiology and speciation in Ctenomys. In: Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels (E. Nevo y O. A. Reig, Eds.): 71-96, Wiley-Liss.
- Reig, O. A.; J. R. Contreras y M. J. Piantanida, 1965. Contribución a la elucidación de la sistemática del género Ctenomys (Rodentia, Octodontidae). I. Relaciones de parentesco entre muestras de ocho poblaciones de tuco-tucos inferidas del estudio estadistico de variables del tenotipo y su correlación con las características del cariotipo. Fac. Cien. Exac. y Nat., Contrib. Cien. (ser. Zool.), Univ. Bs. As., 2(6): 301-352.
- Reig, O. A. y C. A. Quintana, 1992. Fossil etenomyine rodents of the genus Eucelophorus from the Pliocene and Early Pleistocene of Argentina (Caviomorpha: Octodontidae). Ameghiniana. 29(4): 363-380.
- Rusconi, C., 1930a. Sobre un nuevo género de roedores del Plioceno inferior de la Argentina. An. Soc. Cient. Arg., 110: 251-254.
- Rusconi, C., 1930b. Una nueva especie de roedor del subgenero "Paractenomys". An. Soc. Cient. Arg., 110: 153-158.
- Rusconi, C., 1931. Las especies fósiles del género Ctenomys con descripción de nuevas especies. An. Soc. Ctent. Arg., 112: 129-142: 217-236.
- Rusconi, C., 1935. Tres nuevas especies de mamiferos del Phuelchense de Villa Ballester. Bol. Paleont. Bs. As., 5: 1-4.
- Tonni, E. P.; M. T. Alberdi; J. L. Prado; M. S. Bargo y A. L. Cione, 1992. Changes of mammal assemblages in the Pampean Region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene houndary. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 95: 179-194.
- Tonni, E. P.; W. E. Berman y A. L. Cione, 1989 Unidades cronoestratigráficas vs. "litoestratigráficas": un problema en la estratigrafia de la región pampeana. Ameghiniana, 26 (3-4): 251.
- Tonni, E. P., D. H. Verzi, M. S. Bargo; G. J. Scillato-Yané y U. F. J. Pardiñas, en prensa. Bioestratigrafia del Cenozoico Superior continental en las barrancas costeras de Necochea y Miramar, provincia de Buenos Aires, República Argentina. Actas IV Jornadas Geológicas y Geofisicas Bonaerenses.
- Vasallo, A. I.; M. J. Kittlein y C. Busch, 1994. Owl predation on two sympatric species of tuco-tucos (Rodentia: Octodontidae). J. Mamm. 75(3): 725-732.
- Verzi, D. H., 1994. Origen y evolución de los Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía cráneo-dentaria. Tesis doctoral inédita. Fac. de Ciencias Naturales de La Plata (UNLP); Tomo 1: xii + 227 pp.; Tomo 2: 17 pp., 76 láms., 2 cuadros, 18 tablas.
- Woods, C. A. y E. B. Howland, 1979. Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. J. Mamm., 60(1): 95-116.

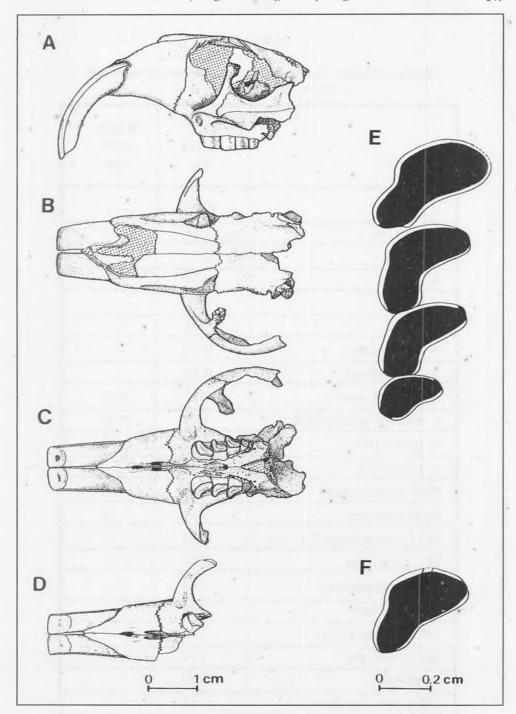


Figura 1: Ctenomys kraglievichi nov. comb. (Rusconi, 1930) (=Megactenomys kraglievichi Rusconi, 1930)

Parte anterior del cráneo y molares de *Ctenomys kraglievichi*. A-C y E: MLP 92-VII-5-1; D y F: holotipo; MACN 6457. A: vista lateral; B: vista dorsal; C y D: vista ventral. En E y F no se representa el cemento.

TABLA 1

Medidas crancanas y dentarias (en mm) de Ctenomys kraglievichi.

A: ancho; Al: altura; L: longitud.

	MLP 92-UII 5-1	MACN 6457 Tipo
L. palatal	33.23	
L. diastema	19.68	16.61
Al rostral	16.85	
Al. cránco	24.38	
A. nasales	9.85	
A. rostral	16.95	
A. bicigomático	42.20	
A. interorbitario	14.04	
A. foramen incisivo	2.10	2.45
L. foramen incisivo-DP4/	9.44	10.46
A. palatal DP4/	2.72	
A. palatal M3/	7.22	
DP4/ anteroposterior	3.87	3.71
DP4/ transverso	3.24	3.08
M1 / anteroposterior	3.63	
M1 / transverso	3.00	
M2 / anteroposterior	3.08	
M2 / transverso	2.84	
M3 / anteroposterio	1.82	
M3 / transverso	2.21	
DP4/ -M3/	11.31	
DP4/ -M3/ alveolar	13.09	de ser de
I1/anterioposterio	4.38	3.86
II / transverso	5.01	4.21
Angulo de Thomas	127°	~118°