

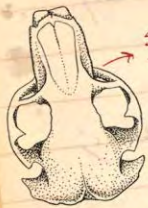
ANATOMÍA, REGISTRO FÓSIL Y PATRÓN EVOLUTIVO DE LOS ROEDORES SUBTERRÁNEOS SUDAMERICANOS DEL GÉNERO *Ctenomys* (RODENTIA, OCTODONTOIDEA)


Facultad de Ciencias
Naturales y Museo



Tesis del Lic. Nahuel A. De Santi
Directores: Dr. Diego H. Verzi y
Dra. Alicia Álvarez
Año: 2022

¿Cómo es la historia evolutiva de *Ctenomys*?



Sutura maxilar-
yugal
adelantada



Fosa profunda

Bullas
pequeñas

Ctenomys osvadreigi

Ctenomys viatrapaensis



la variación morfológica está
más relacionada con ciertas
variables ecológicas
independientes de la
filogenia

+ *Adenomys* + *Præctenomys* *Ctenomys*

¿Epioceno?

Molares con forma
de riñón



ANATOMÍA, REGISTRO FÓSIL Y PATRÓN EVOLUTIVO DE LOS
ROEDORES SUBTERRÁNEOS SUDAMERICANOS DEL GÉNERO *Ctenomys*
(RODENTIA, OCTODONTOIDEA)

LIC. NAHUEL ANTU DE SANTI

Director: Dr. Diego H. Verzi

Directora: Dra. Alicia Álvarez

Tomo I

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata

2022

Sección Mastozoología, División Zoología Vertebrados

Museo de La Plata

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores, los Dres. Diego H. Verzi y Alicia Álvarez por haberme enseñado y guiado durante el desarrollo de mi tesis. A Diego por el apoyo, los consejos, la confianza y por abrirme las puertas al mundo de los roedores ctenómidos fósiles y vivientes, y al estudio de su evolución. A Ali por el gran apoyo, los consejos y principalmente la paciencia. ¡Los admiro y respeto, estoy muy agradecido!

Agradezco a la Dra. Itatí Olivares por ayudarme desde el inicio de esta tesis comenzando con los papeles y los trámites necesarios para anotarme en el doctorado, por enseñarme con mucha paciencia el uso de diferentes programas que utilicé durante la tesis, por guiarme en el armado de las figuras, por ayudarme en el armado de los capítulos, por aconsejarme, entre muchas otras cosas más. ¡Simplemente, muchas gracias Ita!

Quiero agradecerle a Pedro Piñero por enseñarme tantas cosas y alentarme a seguir trabajando. Gracias por las charlas compartidas durante tantos almuerzos en los puestos del bosque ¡Gracias a vos y a tu pareja Claudia por la amistad que hicimos!

Principalmente quiero agradecerle a mi director Diego H. Verzi por guiarme en los primeros pasos de mi tesis, explicándome y enseñándome a trabajar. ¡Muchas gracias, Diego!

Agradezco al Decano de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Dr. Ricardo Etcheverry por el lugar de trabajo dentro de la División Zoología de Vertebrados Sección Mastozoología del Museo de La Plata.

Agradezco a los curadores de las distintas colecciones que visité durante mi tesis. Al Dr. Pablo Teta gracias por permitirme el acceso a la colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de la ciudad de Buenos Aires. A Damián Romero del Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” por permitirme visitar esa colección. Al Dr. Marcelo A. Reguero por facilitarme el acceso a materiales fósiles bajo su cuidado en la colección de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata y por los incontables préstamos que me facilitó. A los doctores. Martín Ezcurra, Laura Chornogubsky y Agustín Martinelli por facilitarme el acceso a materiales fósiles bajo su cuidado en la colección paleontológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. A Sergio Bogan por facilitarme el acceso a materiales bajo su cuidado en la colección biológica de la

Fundación de Historia Natural Félix de Azara en la ciudad de Buenos Aires. A Mónica Diaz por permitirme visitar la Colección Mamíferos Lillo en la ciudad de Tucumán. A todos les agradezco el amable trato que recibí en cada una de las colecciones.

A J. Vargas Mattos, J. Aparicio y Natalia Sánchez por los préstamos de los materiales de la Colección Boliviana de Fauna y del Museo de Monte Hermoso.

A mi directora Dra. Alicia Álvarez por facilitarme fotografías realizadas por ella de diferentes colecciones. También le quiero agradecer a ella y a su pareja, el Dr. Marcos D. Ercoli, por dejarme quedar en su casa durante mi visita a Jujuy, donde me sentí muy cómodo.

A Sergio Lucero y Pablo Teta por su amabilidad y la ayuda que me brindaron en mi visita a la colección del MACN.

Les agradezco a mis compañeras de Mastozoología, Cecilia Morgan y Carolina Vieytes por su compañía, charlas, ayuda y consejos que me dieron durante los primeros años de mi tesis.

A mis padres Luciano y Estela, mis hermanos Nehuen y Mailen, gracias por apoyarme siempre durante el transcurso de la tesis. Quiero agradecer especialmente a mi papá porque gracias a su constante ayuda hoy soy Zoólogo y docente. A mi mamá por motivarme siempre a seguir intentando y nunca bajar los brazos. A mis hermanos que me ayudan, apoyan y acompañan. Los quiero mucho y les dedico a ustedes esta tesis. ¡Nuevamente gracias a mis padres que siempre me apoyaron y alentaron a seguir! ¡Muchas gracias!

Quiero agradecer a Milagros Osuna por acompañarme, ayudarme y aguantarme durante los años en donde me dediqué a escribir la tesis. ¡Gracias!

La realización de esta tesis fue posible gracias a una beca de posgrado otorgada por CONICET, así como subsidios entregados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) a mis directores (ANPCyT PICT 2012-1150; PICT 2016-2881).

INDICE

AGRADECIMIENTOS	3
INDICE	5
RESUMEN	9
ABSTRACT	12
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	16
1.1 Familia Ctenomyidae	16
1.2 El género <i>Ctenomys</i>	17
1.2.1 Distribución	20
1.2.2 Registro fósil	21
1.2.3 Filogenias previas y tiempos de divergencia	24
1.2.4 Estudios previos sobre los patrones de diversificación del género	27
1.3 Objetivo general	30
1.4 Objetivos específicos	30
1.5 Hipótesis	30
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS	31
2.1 Especies y materiales analizados	31
2.2 Análisis cualitativo	33
2.3 Análisis filogenéticos	34
2.3.1 Matriz morfológica	34
2.3.2 Matriz molecular	35
2.3.3 Matrices combinadas	35
2.3.4 Análisis filogenéticos por parsimonia	36
2.3.5 Análisis filogenéticos por métodos bayesianos	37
2.3.5.1 Filogenia de nodos calibrados (<i>node-dating</i>)	37
2.3.5.2 Filogenia de extremos calibrados (<i>tip-dating</i>)	38
2.4 Evolución morfológica en <i>Ctenomys</i>	39
2.4.1 Morfometría	39
2.4.1.1 Medidas lineales	40
2.4.1.1.1 Medidas craneanas	40

2.4.1.1.2 Medidas mandibulares	41
2.4.1.2 Morfometría Geométrica	41
2.4.2 Filomorfoespacios	45
2.4.3 Señal filogenética y largo de árbol	45
2.4.4 Mapeos sobre la estructura filogenética	46
2.4.4.1 Datos morfológicos	46
2.4.4.2 Tamaño	46
2.4.5 Relación de forma y tamaño con variables ecológicas	46
2.4.5.1 PGLS (<i>Phylogenetic Generalized Least Squares regression analyses</i>)	46
2.4.5.2 Señal filogenética de las variables	47
2.4.6 Disparidad (Índice de Foote)	47
2.5 Tasas evolutivas y Modelos evolutivos	48
2.5.1 Tasas evolutivas	48
2.5.2 Modelos evolutivos	50
2.6 Abreviaturas utilizadas en la tesis	50
2.6.1 Dentarias (Figuras A1, A2 y A3 en Apéndice 3)	50
2.6.2 Osteología cráneo-mandibular (Figuras A1, A2, A3 y A4 en Apéndice 3)	50
2.6.3 Otras Abreviaturas	54
CAPÍTULO 3: RESULTADOS	55
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	55
3.1 Introducción y antecedentes	55
3.2 Sistemática paleontológica	58
<i>Ctenomys bonariensis</i> d'Orbigny y Laurillard 1842	58
<i>Ctenomys megacephalus</i> Bravard 1857 (<i>nomen nudum</i>)	61
<i>Ctenomys minus</i> Bravard 1857 (<i>nomen nudum</i>)	62
<i>Ctenomys latidens</i> Gervais y Ameghino 1880	62
<i>Ctenomys magellanicus fossilis</i> Ameghino 1889	73
<i>Ctenomys lujanensis</i> Ameghino 1889	75
<i>Ctenomys minor</i> Ameghino 1889 (<i>nomen nudum</i>)	78
<i>Ctenomys subassentiens</i> Ameghino 1902	79
<i>Ctenomys subquadratus</i> Ameghino 1902	87
<i>Ctenomys brachyrhinus</i> Ameghino 1902	92
<i>Ctenomys chapalmalensis</i> (Ameghino 1908)	95
<i>Ctenomys ameghinoi</i> Rusconi 1930	106

<i>Ctenomys kraglievichi</i> (Rusconi 1930)	109
<i>Ctenomys orthognathus</i> Rusconi 1931	120
<i>Ctenomys tandilensis</i> Rusconi 1931 n. rango	124
<i>Ctenomys</i> cf. <i>robustus</i> Casamiquela 1970	131
<i>Ctenomys cotocaensis</i> Azurduy 2005	131
<i>Ctenomys thomasi</i> Lucero et al. 2008	133
<i>Ctenomys uquiensis</i> Verzi et al. 2010	139
<i>Ctenomys viarapaensis</i> De Santi et al. 2020	144
<i>Ctenomys rusconii</i> De Santi et al. 2021	153
<i>Ctenomys</i> sp. nov. A	162
<i>Ctenomys</i> sp. nov. B	170
<i>Ctenomys</i> sp. nov. C	177
3.3 Especies originalmente asignadas a <i>Ctenomys</i>, excluidas del género	191
<i>Ctenomys priscus</i> Owen en Pictet 1844	191
<i>Ctenomys antiqus</i> Owen 1845	191
<i>Ctenomys formosus</i> Moreno 1888	191
<i>Ctenomys</i> (<i>Paractenomys</i>) <i>cordubensis</i> Castellanos 1958	192
<i>Ctenomys</i> (<i>Paractenomys</i>) <i>brocherense</i> Cruz et al. 2017	192
CAPÍTULO 4: RESULTADOS	193
4.1 Análisis filogenéticos	193
4.1.1 Parsimonia	193
4.1.2 Métodos bayesianos	202
4.1.2.1 Filogenia de nodos calibrados (<i>node-dating</i>)	202
4.1.2.2 Filogenia de extremos calibrados (<i>tip-dating</i>)	204
4.2 Evolución morfológica de <i>Ctenomys</i>	207
4.2.1 Morfometría Geométrica	207
4.2.1.1 Análisis de la variación de forma del cráneo y de la mandíbula en especies vivientes	208
4.2.1.1.1. Cráneo en vista lateral	208
4.2.1.1.2. Cráneo en vista ventral	212
4.2.1.1.3 Mandíbula en vista lateral	216
4.2.1.1.4 Mandíbula en vista dorsal	218
4.2.1.2 Análisis de la variación de forma del cráneo y de la mandíbula incluyendo las especies extintas	224
4.2.1.2.1 Cráneo en vista ventral	224
4.2.1.2.2 Mandíbula en vista lateral	227

4.2.2 Filomorfoespacios	230
4.2.3 Señal filogenética y largo de árbol	236
4.2.4 Mapeos sobre la estructura filogenética	236
4.2.4.1 Mapeo de la forma en especies vivientes	236
4.2.4.2 Mapeo de la forma en especies vivientes y extintas	245
4.2.4.3 Mapeo del tamaño	249
4.2.5 Relación de forma y tamaño con variables ecológicas	250
4.2.5.1 Asociación entre la forma y las variables explicativas (PGLS)	251
4.2.5.2 Señal filogenética de las variables explicativas	254
4.2.6 Disparidad	255
4.3 Análisis macroevolutivos	258
4.3.1 Tasas evolutivas (tamaño y forma)	258
4.3.1.1 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral del cráneo	258
4.3.1.2 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista lateral del cráneo	261
4.3.1.3 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo	264
4.3.1.4 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista ventral del cráneo	267
4.3.1.5 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula	270
4.3.1.6 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista lateral de la mandíbula	273
4.3.1.7 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula	276
4.3.1.8 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista dorsal de la mandíbula	279
4.3.1.9 Tendencias evolutivas comunes	282
4.3.2 Tasas evolutivas incluyendo especies extintas	284
4.3.2.1 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo	284
4.3.2.2 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista ventral del cráneo	287
4.3.2.3 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula	290
4.3.2.4 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista lateral de la mandíbula	293
4.3.3 Modelos evolutivos	296
CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	298
5.1 Sistemática	298
5.2 Filogenia bajo Parsimonia	298
5.3 Edades del clado apomórfico, grupo <i>crown</i> y grupos de especies	305
5.3.1 Tip-dating vs Node-dating	316
5.4 Evolución morfológica de <i>Ctenomys</i>	318
5.4.1 Variación de la forma	318
5.4.2 Filomorfoespacios	327

5.4.3 Asociación entre los patrones de variación morfológica y las variables explicativas _____	328
5.4.4 Disparidad _____	335
5.5 Tasas y modelos evolutivos_____	336
5.5.1 Tasas de evolución _____	336
5.5.2 Modelos evolutivos_____	340
CONCLUSIONES_____	344

RESUMEN

La familia Ctenomyidae es un clado de roedores histricomorfos sudamericanos (caviomorfos) con hábitos fosoriales a subterráneos. El género subterráneo *Ctenomys* es el único representante viviente de esta familia y es el más especioso entre los roedores histricomorfos del mundo. Su registro fósil es muy abundante; comienza en el Plioceno tardío e incrementa su diversidad desde el Pleistoceno. La fuerte cladogénesis experimentada por *Ctenomys* dio lugar al menos a 65 especies vivientes y más de 15 especies extintas. Sin embargo, el número de especies extintas es una subestimación. A excepción de unas pocas, la sistemática de varias de las especies extintas del género no ha sido revisada, y las relaciones entre las especies vivientes y extintas no han sido evaluadas en un contexto filogenético. En este trabajo de tesis se aborda el estudio de las especies extintas del género *Ctenomys* bajo un enfoque sistemático, revisando el estatus de cada una de las descritas y/o mencionadas en la literatura hasta el momento. Además, se realizan análisis filogenéticos bajo enfoques de parsimonia y bayesiano para analizar las relaciones entre las especies vivientes y extintas y analizar los tiempos de divergencia de los principales clados.

El origen del género ha sido ampliamente estudiado y datado con edades que van del Mioceno al Pleistoceno. En estos estudios no se contó con información adecuada del registro fósil. La revisión sistemática y el análisis filogenético de las especies extintas permitió esclarecer sus relaciones con las especies vivientes, y utilizar la antigüedad de los fósiles como edades mínimas para los nodos correspondientes a fin de analizar los tiempos de divergencia.

La filogenia resultante del análisis bayesiano de extremos calibrados (*tip-dating*) permitió ajustar la cronología del clado *Ctenomys*, del grupo *crown Ctenomys* y la diversificación de los grupos de especies. La incorporación de fósiles en las matrices permitió contar por primera vez con restricciones de edades mínimas dentro de los grupos *stem* y *crown* del género. El origen del linaje *Ctenomys* fue datado como Plioceno temprano y el origen del *crown Ctenomys* como Pleistoceno

temprano. Estas edades, así como la de los grupos de especies, resultaron en general ser más jóvenes que las previamente reportadas.

La filogenia molecular resultante del análisis bayesiano de nodos calibrados (*node-dating*) es la más completa obtenida hasta el momento para el género *Ctenomys*. Esta incluye 48 especies actuales (51 si se cuentan *C. coyhaiquensis*, *C. colburni* y *C. goodfellowi* consideradas sinónimos en algunas filogenias previas) de las reconocidas para el género y una aún no descrita. Al comparar los resultados de los dos análisis de filogenias calibradas (*tip-dating* y *node-dating*), la filogenia del análisis de extremos calibrados (*tip-dating*) arrojó edades más jóvenes que la filogenia de nodos calibrados.

En esta tesis, además, se explora la variación morfológica cráneo-mandibular dentro de *Ctenomys*. Se tuvo en cuenta la influencia de la estructura filogenética sobre la variación observada y se analizó su asociación con algunas variables bio-ecológicas (tamaño, cobertura vegetal, densidad aparente del suelo, precipitación media anual) que se consideran potencialmente explicativas del patrón de variación. Se estudiaron especies extintas y vivientes del género representantes de los grupos de especies. Se analizó la variación de forma en diferentes vistas del cráneo y de la mandíbula mediante técnicas de morfometría geométrica a través del análisis de la variación de coordenadas cartesianas en dos dimensiones. La variación se exploró mediante análisis de componentes principales y los cambios de forma entre las unidades de estudio se visualizaron mediante grillas de deformación. Se mapeó la filogenia de extremos calibrados en el espacio de forma conformando los filomorfoespacios y se calculó la señal filogenética de los datos mediante el estadístico K y el largo de árbol en el programa MorphoJ. A su vez, se mapeó la forma y el tamaño de las diferentes vistas consideradas sobre el árbol filogenético. Por último, la asociación entre la variación morfológica y las variables potencialmente explicativas se analizó mediante modelos de regresión generalizados que permiten tener en cuenta la estructura filogenética incorporándola como parte del modelo; y, además, se calculó la señal filogenética de las variables explicativas.

Los diferentes grupos de especies se agruparon de acuerdo con la morfología del cráneo en dos grupos extremos; unos presentan cráneos robustos y otros cráneos gráciles. Estos concuerdan con dos morfotipos recuperados por autores previos e implican diferencias probablemente vinculadas con las estrategias de excavación. Los análisis de forma mandibular no fueron tan claros en cuanto a la diferenciación de grupos de especies vivientes ya que mostraron una mayor superposición de

estos. En los que se incluyeron las especies extintas, se observaron claras diferencias de forma de estas con respecto a las formas vivientes.

La variación morfológica observada mostró una estructuración filogenética débil, arrojando el valor más alto de señal filogenética y bajo largo de árbol para la forma de la vista ventral del cráneo. Los mapeos sobre la estructura filogenética de especies vivientes corroboraron los resultados obtenidos en el análisis de morfometría geométrica e indicaron una alta correspondencia de forma con la estructura filogenética en el cráneo. Los mapeos de mandíbula no mostraron una tendencia clara. Los mapeos incluyendo especies vivientes y extintas indicaron una morfología primitiva representada en las especies basales del género. En general, los mapeos de tamaño sobre la filogenia indicaron valores altos en especies basales y una disminución del tamaño en especies más derivadas. Sin embargo, ocurren aumentos de tamaño de forma independiente en algunas especies derivadas.

La variación morfológica se asoció, de manera significativa, con el tamaño, la densidad aparente del suelo y con la precipitación media anual. La variable que mostró la mayor señal filogenética fue el tamaño.

Se calculó la medida de disparidad de Foote entre los diferentes grupos de especies reconocidos teniendo en cuenta la filogenia de extremos calibrados. Este análisis arrojó los valores más altos de disparidad para los grupos de especies que se diversificaron más tempranamente.

Se evaluaron las tasas evolutivas de los cambios en el tamaño y en la forma cráneo-mandibular del género. Las tasas evolutivas del tamaño para el cráneo arrojaron valores bajos excepto en algunos linajes aislados. Para la tasa evolutiva del tamaño de la mandíbula se obtuvieron valores bajos en clados basales y un incremento en los restantes clados derivados. Para las tasas incluyendo especies vivientes y extintas, el patrón observado fue más claro. En estos resultados, las especies y los clados basales arrojaron valores bajos de cambio de las tasas, sin embargo, los clados restantes más derivados registraron un aumento notable de cambio de las tasas hacia tamaños más pequeños, lo que se interpreta como una acentuación de las especializaciones impuestas para la vida subterránea: i.e, menores restricciones frente a condiciones variables del suelo, lo que puede explicar la ocupación de una gran diversidad de hábitats por parte de las especies más pequeñas del género.

Respecto de la forma cráneo-mandibular, no se observaron grandes cambios tanto para especies vivientes como para vivientes y extintas.

Finalmente, se evaluaron diferentes modelos evolutivos que expliquen la historia del género. Estos análisis indicaron que la forma y el tamaño de especies vivientes para la vista lateral del cráneo y de la mandíbula siguen un modelo evolutivo OU (Ornstein-Uhlenbeck). Contrariamente, para el cráneo en vista ventral y la mandíbula en vista dorsal el modelo sugerido de evolución es BM (Movimiento Browniano). Sin embargo, se acepta el modelo OU como el más probable para la evolución de la forma craneana en *Ctenomys* ya que la vista lateral muestra mayores caracteres adaptativos vinculados al modo de vida de las especies del género. Para la forma y el tamaño de la mandíbula en vista lateral de especies vivientes y extintas el modelo sugerido fue el EB (*Early Burst* o estallido temprano). De acuerdo con esto, al menos parte de la evolución morfológica de *Ctenomys* podría haber seguido un proceso de radiación adaptativa relacionado con la vida subterránea en donde el nicho subterráneo habría representado una nueva zona adaptativa.

ABSTRACT

The family Ctenomyidae is a clade of South American hystricomorph rodents (caviomorphs) with fossorial to subterranean habits. The subterranean genus *Ctenomys* is the only living representative of this family and is the most speciose among the hystricomorph rodents in the world. Its fossil record is very rich; it begins in the late Pliocene and increases its diversity since the Pleistocene. The strong cladogenesis experienced by *Ctenomys* gave rise to at least 65 living species and more than 15 extinct ones. However, the number of extinct species is underestimated. The systematics of several extinct species of the genus has not been revised, and the relationships between living and extinct species have not been evaluated in a phylogenetic context. The origin of the genus has been extensively studied and dated with ages ranging from Miocene to Pleistocene. These studies lacked adequate information from the fossil record. The systematic review and phylogenetic analysis of extinct species allowed to clarify their relationships with living species, and the dates of fossils were used as minimum ages for the corresponding nodes to analyze divergence times.

This thesis deals with the study of extinct species of the genus *Ctenomys* under a systematic approach, reviewing the status of each of those described and/or mentioned in the literature so far. In addition, phylogenetic analyses are carried out under parsimony and Bayesian approaches to analyze the relationships between living and extinct species and to analyze the divergence times of the main clades.

The phylogeny resulting from Bayesian tip-dating analysis allowed to adjust the chronology of the clade *Ctenomys*, the crown group *Ctenomys* and the diversification of species groups. The incorporation of fossils in the matrices allowed for the first time to have minimum age estimates for constraining the age of nodes within the stem and crown groups of the genus. The origin of the *Ctenomys* lineage was dated as of the early Pliocene and the origin of the crown *Ctenomys* as the early Pleistocene. These ages and those of the species groups were generally found to be younger than previously reported.

The molecular phylogeny resulting from Bayesian node-dating analysis is the most complete obtained so far for the genus *Ctenomys*. This includes 48 living species (51 if *C. coyhaiquensis*, *C. colburni*, and *C. goodfellowi* are considered) of those recognized for the genus and one not yet described. When comparing the results of the two calibrated phylogeny analyses (tip-dating and node-dating ones), the tip-dating analysis yielded younger ages than the node-dating analysis.

In addition, the cranio-mandibular shape variation within *Ctenomys* was explored. The influence of phylogenetic structure on the observed variation was taken into account and its association with some bio-ecological variables potentially explaining the pattern of variation (size, vegetation cover, soil bulk density, mean annual precipitation) was analyzed. Extinct species and living ones of the different species groups included in these analyses were studied. The shape variation in different views of the cranium and mandible was analyzed using geometric morphometric techniques through the analysis of the variation of Cartesian coordinates in two dimensions. The principal component analysis explored variation, and shape changes among species were visualized using deformation grids. The tip-dating phylogeny was plotted onto the shape space forming the phylomorphospaces, and the phylogenetic signal of the data was calculated using the K statistic in the R program and the tree length in the MorphoJ program. In turn, the shape and size were mapped on the phylogenetic tree. Finally, the association between shape variation and potentially explanatory variables was analyzed using generalized regression models that allow considering the phylogenetic structure as part of the model. In addition, the phylogenetic signal of the explanatory variables was calculated.

Species and even clades were grouped according to cranium morphology in two extreme assemblages with robust vs. gracile cranium, respectively. These morphologies concur with two *Ctenomys* morphotypes recovered by previous authors and imply differences probably linked to excavation strategies. Analyses of mandibular shape did not result in clear groupings of living

species. When fossils were included, clear differences in shape were observed between living and extinct species.

The observed shape variation showed a weak phylogenetic structure, the highest value of the phylogenetic signal, and the lowest tree length corresponding to shape of the ventral view of the cranium. The mappings of shape variation on the phylogenetic structure of living species supported the results obtained in the analysis of geometric morphometrics and indicated a high correspondence of shape with the phylogenetic structure in the cranium. The mappings of the shape of mandible did not show a clear trend. The mappings including living and extinct species recovered a primitive morphology for the basal species of the genus. Overall, mappings of size on phylogenetic structure showed the greatest sizes in basal species and a decrease in size in more derived species. However, size increases occur independently in some derived species.

Shape variation was significantly associated with size, soil bulk density, and mean annual precipitation. The variable that showed the greatest phylogenetic signal was size.

The Foote disparity among the recognized groups species was calculated taking into account the tip-dating phylogeny. This analysis yielded the highest disparity values for the species groups that diversified earlier.

Evolutionary rates of changes in size and craniomandibular shape of the genus were evaluated. Evolutionary rates of size of cranium yielded low values except in a few isolated lineages. For the evolutionary rates of mandible size, low values were obtained in basal clades and an increase in the remaining derived clades. The evolutionary pattern including living and extinct species showed low values of change of rates in basal species and clades, and a remarkable increase of rates towards smaller sizes in the more derived clades. It is interpreted as an accentuation of the specializations imposed for life underground: i.e., smaller sizes imply fewer constraints in the face of different soil variables, which may explain the occupation of a great diversity of habitats by the smallest species of the genus.

Regarding the cranio-mandibular shape, no major changes of rates were observed for both living and extinct species.

Finally, different evolutionary models that explain the history of the genus were evaluated. These analyses indicated that the shape and size of lateral view of cranium and mandible in living species fitted an OU (Ornstein-Uhlenbeck) evolutionary model. In contrast, a BM (Brownian Motion) model of evolution showed the best fit to data of the cranium in ventral view and mandible in dorsal view. However, the OU model is accepted as the most likely for the evolution of cranial

shape in *Ctenomys* since the lateral view of cranium and mandible is more informative about adaptations linked to the way of life. The suggested model for the shape and size of the mandible in lateral view of living and extinct species was EB (*Early Burst*). Accordingly, at least part of the morphological evolution of *Ctenomys* could have followed a process of adaptive radiation related to life underground where the subterranean niche would have represented a new adaptive zone.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1 Familia Ctenomyidae

La familia Ctenomyidae es un clado de roedores histricomorfos sudamericanos (caviomorfos) con hábitos fosoriales a subterráneos. El género *Ctenomys* es el único representante viviente de esta familia; sin embargo, tuvo en el pasado una diversidad genérica mucho mayor, incluyendo a los roedores sudamericanos más fuertemente adaptados a la fosorialidad y la vida subterránea, como el género †*Eucelophorus* (Reig, 1989; Reig y Quintana, 1992; Quintana, 1994; Fernández *et al.*, 2000; Verzi, 2002, 2008; Verzi y Olivares, 2006; Patton *et al.*, 2015). Esta familia se originó durante el Oligoceno tardío (Verzi *et al.*, 2014, 2016; Álvarez *et al.*, 2017), pero la diferenciación del clado no tuvo lugar hasta el Mioceno tardío, cuando varios géneros extintos ya presentan morfologías dentarias similares a las especies vivientes. La familia alcanzó su máxima diversidad genérica durante el Plioceno (Cook *et al.*, 2000, Verzi, 2008; Verzi *et al.*, 2021). Tradicionalmente los representantes fósiles más antiguos y primitivos de los Ctenomyidae, aquellos del Oligoceno y Mioceno medio, fueron originalmente clasificados dentro de los Echimyidae (subfamilia Eumysopinae) por la morfología de sus molares (Patterson y Wood, 1982; Vucetich y Verzi, 1991; Carvalho y Salles, 2004). Esto se debe a que los representantes vivientes de los Echimyidae conservan una morfología dentaria que superficialmente es similar a la de los ctenómidos antiguos (Reig, 1986; Verzi, 2002; Verzi *et al.*, 2016).

Los taxones que conforman el grupo *stem* de los ctenómidos comprenden cinco géneros. Los más antiguos incluyen a †*Sallamys*, †*Protadelphomys* y †*Willidewu* del Oligoceno tardío/Mioceno temprano del sur de Perú, este de Bolivia (el primero) y el sur de Argentina (los dos últimos) (Lavocat, 1976; Shockey *et al.*, 2009; Verzi *et al.*, 2014, 2016). Estos géneros, previamente considerados equímidos u octodóntidos con afinidades inciertas (Arnal y Vucetich, 2014; Candela, 2015), presentan una morfología dentaria braquiodonte con crestas y valles (Verzi *et al.*, 2016). Los dos últimos del grupo *stem* Ctenomyidae que mantienen molares braquiodontes comprenden a los géneros del Mioceno tardío †*Chasicomys* y †*Chasichimys*; ambos son parte del linaje que conduce a las especies más modernas, los integrantes del grupo *crown* Ctenomyidae (representantes euhipsodontes de la familia; Verzi, 1999; Verzi *et al.*, 2016). Estos ctenómidos muy probablemente se originaron en el área pampásica del centro de Argentina durante la expansión de ambientes abiertos ocurridos en el Mioceno tardío (Reig *et al.*, 1990; Verzi, 1999, 2008; Lomize, 2008; Upham y Patterson, 2015; Verzi *et al.*, 1991, 2016). Involucran cuatro

géneros, todos especializados para la excavación y la vida subterránea (Reig, 1970, 1989), de los cuales tres se registran en Argentina. Estos incluyen a los géneros †*Eucelophorus* (subterráneo) del Plioceno temprano-Pleistoceno medio, †*Xenodontomys*-†*Actenomys* (fosoriales) del Mioceno tardío-Plioceno, *Ctenomys* (subterráneo) del Plioceno tardío-presente, y, por último, †*Praectenomys* (fosorial?) del Plioceno de Bolivia. Los géneros †*Eucelophorus* y *Ctenomys* habrían adquirido hábitos subterráneos y especializaciones dentarias para la excavación de forma independiente al menos desde el Plioceno (Verzi y Olivares, 2006; Verzi, 2008). Los géneros extintos son probablemente monotípicos, o representan linajes indivisos, en fuerte contraste con el patrón de extensa cladogénesis de *Ctenomys* (Reig, 1989; Verzi, 2002).

Los ctenómidos representantes del grupo *crown* Ctenomyidae son fácilmente reconocibles a través de su peculiar y derivada morfología cráneo-dentaria, pero esto no es enteramente claro a través de toda la historia registrada de los ctenómidos (Verzi, 2002). Reig y Quintana (1992) propusieron que la diferenciación de los géneros dentro del *crown* de la familia Ctenomyidae podría relacionarse con el desarrollo de una variedad de adaptaciones para la excavación y la vida subterránea. Estas adaptaciones involucran la adquisición de molares euhipsodontes y cambios asociados (simplificación oclusal y adquisición secundaria de esmalte radial en el borde anterior de los molares), adquisición de una morfología oclusal en forma de medialuna adaptada a una masticación oblicua y especializaciones subterráneas en rasgos externos del cuerpo y esqueleto (Verzi, 2002).

1.2 El género *Ctenomys*

El género *Ctenomys* incluye las especies de caviomorfos conocidas comúnmente como “tucos”, “tunduques” o “anguyá tutús” debido a sus vocalizaciones, o también denominadas “ocultos” por sus hábitos subterráneos. Este género es el más rico en especies de los roedores histricomorfos (Reig *et al.*, 1990; Woods y Kilpatrick, 2005; Bidau, 2015; Freitas, 2016; Teta y D’Elía, 2020; D’Elía *et al.*, 2021) y uno de los de mayor número de especies entre los mamíferos (Upham *et al.*, 2019). Incluye al menos 65 especies vivientes descritas (Azurduy, 2005; Woods y Kilpatrick, 2005; Gardner *et al.*, 2014; Patton *et al.*, 2015; Freitas, 2016; Teta y D’Elía, 2020; D’Elía *et al.*, 2021; Brook *et al.*, 2021) y más de 15 especies extintas (Mones, 1986 y literatura allí citada; Verzi *et al.*, 2004, 2010a; Azurduy, 2005; Lucero *et al.*, 2008; De Santi *et al.*, 2020, 2021; Verzi *et al.*, 2021). Alrededor de 85 nombres han sido utilizados para describir especies de *Ctenomys* y muchas de ellas todavía necesitan ser revisadas para delimitarlas tanto geográfica como sistemáticamente (Woods y Kilpatrick, 2005; Parada *et al.*, 2011; Mapelli *et al.*, 2017; Caraballo

et al., 2020). En las primeras revisiones sistemáticas, y a partir de criterios morfológicos, el género fue dividido en tres subgéneros: *Chacomys*, para incluir a *C. conoveri* (Osgood, 1946), *Haptomys*, para incluir a *C. leucodon* (Thomas, 1916) y *Ctenomys*, para agrupar el resto de las especies (Rusconi, 1928). Sin embargo, evidencias moleculares y morfológicas no apoyan la validez de estos (Cook y Yates, 1994; Lessa y Cook, 1998; Patton *et al.*, 2015; Fornel *et al.*, 2021).

El género *Ctenomys* muestra una alta tasa de especiación, que es única entre las familias de caviomorfos (Álvarez *et al.*, 2017). Al mismo tiempo, los tuco-tucos presentan el mayor rango de diversificación de cariotipos conocidos para un género de mamíferos, con números diploides que van desde $2n = 10$ en *C. steinbachi* a $2n = 70$ en *C. dorbignyi* y *C. pearsoni* (Ortells *et al.*, 1990; Reig *et al.*, 1990; Cook *et al.*, 1990; Ortells y Barrantes, 1994; Bidau, 2006) y el número fundamental que va de 16 a 90 (Fernandes *et al.*, 2009). Debido a esto, la especiación cromosómica se ha propuesto como un mecanismo probable de cladogénesis dentro del género (Reig *et al.*, 1990; King, 1993; Ortells y Barrantes, 1994; Bidau *et al.*, 1996). Sin embargo, existen algunos grupos de especies con el número diploide altamente conservado (e.g. grupo *mendocinus*; Parada *et al.*, 2011; Mapelli *et al.*, 2017). La alta tasa de especiación y la rápida evolución de las características morfológicas y citogenéticas en *Ctenomys* han sido explicadas por sus características ecológicas distintivas tales como distribución restringida, movilidad limitada, territorialidad, pequeños números efectivos y un alto polimorfismo cariotípico, los cuales también están probablemente asociados con su estilo de vida subterráneo y con los cambios ambientales ocurridos al final del Plioceno y el Pleistoceno (Reig *et al.*, 1990; Lacey, 2000; Álvarez *et al.*, 2017). Sin embargo, la mayoría de estos mecanismos (e.g. especiación cromosómica) han sido cuestionados por análisis basados en datos moleculares (Steinberg y Patton, 2000; Tomasco y Lessa, 2007; Gómez Fernández *et al.*, 2012; Fornel *et al.*, 2018). En contraste con esta alta diversidad cromosómica, estos roedores muestran una forma craneal relativamente conservadora (Fernandes *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2018).

Debido al conservadurismo en la morfología craneal, el género *Ctenomys* ha sido considerado homogéneo en cuanto a su diversidad morfo-funcional y adaptativa (Reig *et al.*, 1990), siendo caracterizado como un braquio-excavador que usa secundariamente, en mayor o menor grado, sus incisivos durante el cavado, de acuerdo con las exigencias del medio (Weir, 1974; Frailey *et al.*, 1980; De Santis *et al.*, 1998; Stein, 2000; Morgan *et al.*, 2017). A pesar de sus similitudes morfológicas, las especies del género *Ctenomys* presenta una considerable diversidad en el tamaño corporal, existiendo especies que van desde los 100 gr (e.g. *C. pundti* o *C. sericeus*; Medina *et al.*,

2007) hasta especies que alcanzan más de 1 kg de peso (e.g. *C. conoveri*; Teta y Ríos, 2017; Baldo *et al.*, 2019). La morfología externa de las especies de *Ctenomys* presenta muchos de los rasgos morfológicos asociados con los hábitos subterráneos (Dubost, 1968; Nevo, 1979; Lessa *et al.*, 2008; Verzi, 2008). *Ctenomys* se identifica por presentar cuerpo robusto, cabeza de gran tamaño, cuello poco distinguible, ojos pequeños pero no tan reducidos como otros mamíferos subterráneos, pabellón auricular pequeño, miembros fuertes y cortos (Morgan, 2009), los anteriores provistos de fuertes garras, y las falanges distales de ambos miembros provistas de cerdas, formando un característico “peine” supraungueal (que le da origen al nombre del género, *Ctenomys* del griego *ktenos* = peines; Blainville, 1826). Los incisivos son robustos, generalmente con esmalte de color anaranjado (a excepción de *C. leucodon* que presenta incisivos blancos o amarillos), estos, entre otras funciones (ver Becerra *et al.*, 2012a), se utiliza cuando el animal se enfrenta a suelos duros o raíces fibrosas durante la excavación (Camín *et al.*, 1995; Vassallo, 1998; Mora *et al.*, 2003; Becerra *et al.*, 2011). El pelo puede ser corto o largo, muy grueso y de colores variables, que van desde el gris hasta el negro (Nowak, 1999). Las especies del género *Ctenomys* son herbívoras generalistas y se alimentan principalmente de raíces y de las partes aéreas disponibles de gramíneas (Barlow, 1969; Rosi *et al.*, 2003).

Los tuco-tucos pasan gran parte de su vida bajo tierra en los túneles construidos por ellos mismos (<1% del tiempo pasan en la superficie; Lessa *et al.*, 2008). Solamente salen a la superficie en busca de alimento o cuando los juveniles se dispersan. A excepción de *Ctenomys sociabilis* y *C. peruanus*, cuyas cuevas son compartidas entre varios individuos (Pearson, 1959; Lacey, 2000; Tammone *et al.*, 2017), el resto de las especies tienen un sistema de túneles exclusivo para cada individuo, aunque las hembras conviven con sus crías juveniles durante unos meses, antes de que éstas se dispersen (Galiano y Kubiak, 2021). Esto les asegura protección ante posibles depredadores y también el mantenimiento de un ambiente notablemente constante en temperatura, presión y humedad (Medina *et al.*, 2007). *Ctenomys*, al igual que la mayoría de las especies de mamíferos subterráneas, presentan una combinación de baja tasa metabólica basal, alta conductancia térmica, bajas temperaturas corporales y capacidad termorreguladoras relativamente pobres como adaptación para reducir el almacenamiento de calor, el intercambio de agua y el gasto de energía (Antinuchi *et al.*, 2007; Becerra *et al.*, 2011). Se ha hipotetizado que esta estabilidad dentro de las madrigueras podría haber facilitado que *Ctenomys* haya podido colonizar la gran diversidad de ambientes que ocupa en la actualidad (Reig *et al.*, 1990).

1.2.1 Distribución

La distribución actual del género *Ctenomys* (Figura 1) abarca desde el sur de Perú, Bolivia, Chile, Paraguay, Uruguay, el sudeste de Brasil, y Argentina, a excepción de la prov. de Misiones (Woods y Kilpatrick, 2005; Bidau, 2006, 2015). Dentro de su amplia área de distribución, los tuco-tucos se hallan en hábitats muy diversos, incluyendo áreas abiertas de pastizales, desiertos, zonas semiáridas, laderas de montaña, dunas costeras, estepas y zonas arboladas; desde el nivel del mar hasta los 5.000 m.s.n.m. en la cordillera de los Andes (Redford y Eisenberg, 1992; Bidau, 2006, 2015). La mayoría de las especies habita en suelos arenosos, o al menos bien drenados (e.g. *Ctenomys australis*; Rusconi 1934; Contreras, 1973; Luna y Antinuchi, 2007; Cutrera *et al.*, 2010), aunque algunas (e.g. *C. conoveri*, *C. tuconax*, *C. lewisi*, *C. frater*) se encuentran en suelos compactos, francos y ricos en humus (Reig *et al.*, 1990; Cook *et al.*, 1990; Mora *et al.*, 2003; Becerra *et al.*, 2013). Desafortunadamente, existe poca información acerca de las características del suelo de las zonas ocupadas por cada especie (Ubilla y Altuna, 1990; Vassallo, 1998; Stein, 2000; Lessa *et al.*, 2008). Se supone que varios factores, como la topografía, la estructura y densidad de la vegetación, la proporción de la fracción arenosa en el perfil del suelo, humedad, etc., influyen sobre la selección de hábitat y limitan la distribución geográfica de estas especies (Rosi *et al.*, 2002; Mora *et al.*, 2003; Luna y Antinuchi, 2006; Medina *et al.*, 2007; Galiano y Kubiak, 2021). Los tuco-tucos tienen distribuciones disjuntas incluso en regiones con hábitats favorables (Mirol *et al.*, 2010) y se distribuyen en general de manera alopátrica (Bidau, 2015; Freitas, 2016), aunque existen algunos casos conocidos de distribución simpátrica (sintopía; Contreras y Reig, 1965; Reig *et al.*, 1990; Malizia *et al.*, 1991; Comparatore *et al.*, 1992; Freitas, 1995; Cutrera *et al.*, 2010; Kubiak *et al.*, 2015, 2017b; Galiano y Kubiak, 2021) o parapátrica (Pearson, 1984; Reig *et al.*, 1990; Kubiak *et al.*, 2017c; De Santi *et al.*, 2018).



Figura 1. Mapa de la distribución geográfica actual del género *Ctenomys*.

1.2.2 Registro fósil

Los representantes fósiles del género *Ctenomys* son pobremente comprendidos tanto en su sistemática como en sus relaciones filogenéticas. Más allá de los esfuerzos realizados durante fines del siglo XIX y principios del XX para comprender los fósiles del género (d'Orbigny, 1842; Bravard, 1857; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1889, 1902, 1908; Rusconi, 1930, 1930a, 1931), no fue hasta finales del siglo XX y principios del XXI cuando se generó un nuevo interés, alentado por la disponibilidad de una mayor cantidad de estudios geológicos, bioestratigráficos,

paleontológicos y cladísticos (Tonni *et al.*, 1992, 1996; Bidegain *et al.*, 2005; Azurduy, 2005; Lucero *et al.*, 2008; Verzi *et al.*, 2010a, 2021; De Santi *et al.*, 2020, 2021). Los primeros naturalistas que exploraron el sur de Sudamérica ya habían iniciado las observaciones y colectas de ejemplares de *Ctenomys* (Bidau, 2015). Rusconi (1931) advirtió que d'Orbigny fue el primero en coleccionar un *Ctenomys* fósil, con el cual fundó la especie †*C. bonariensis* d'Orbigny y Laurillard 1842.

El registro fósil del género *Ctenomys* incluye especies descritas y restos indeterminados hallados en distintas localidades de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile y Uruguay que abarcan edades que van desde el Plioceno tardío hasta el Holoceno (Rusconi, 1931; Mones, 1986; Reig *et al.*, 1990; Verzi *et al.*, 2004; 2010; Azurduy, 2005; Lucero *et al.*, 2008; Hadler *et al.*, 2008; Pardiñas *et al.*, 2020; De Santi *et al.*, 2020, 2021).

El registro más antiguo del género corresponde a †*Ctenomys uquiensis* Verzi *et al.* 2010a, reconocido para la Formación Uquía (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) aflorante, entre otras localidades, en Esquina Blanca (provincia de Jujuy, Argentina; Reguero *et al.*, 2007; Verzi *et al.*, 2010a). En otras localidades de esta formación, San Roque y Senador Pérez de la misma provincia, existen registros del género en niveles de la misma antigüedad o más modernos (Walther *et al.*, 1996; Reguero *et al.*, 2007; Ortiz *et al.*, 2012).

Otra de las especies antiguas, †*Ctenomys chapalmalensis* (Ameghino, 1908), ha sido reportada a partir de numerosos restos en sedimentos de edad Marplatense (subedad Sanandresense; Fm. San Andrés, Pleistoceno temprano) en la costa de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Verzi y Quintana, 2005).

Para los sedimentos referidos a edad Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) existen muchos registros a partir de los cuales se han descrito varias especies dentro de Argentina, particularmente en la provincia de Buenos Aires, entre ellas: †*C. latidens* Gervais y Ameghino, 1880; †*C. ameghinoi* Rusconi, 1930; †*C. dasseni* Rusconi, 1931; †*C. intermedius* Rusconi, 1931; †*C. orthognathus* Rusconi, 1931; †*C. rusconii* De Santi *et al.*, 2021 y †*C. thomasi* Lucero *et al.*, 2008. Para esta misma edad se han descrito tres especies para Bolivia: †*C. subassentiens* Ameghino 1902; †*C. subquadratus* Ameghino 1902 y †*C. brachyrinhus* Ameghino 1902 (Frailey *et al.*, 1980; MacFadden, 2000, 2013, 2014).

Provenientes de sedimentos de edad Bonaerense (Pleistoceno medio) se han descrito varias especies. †*Ctenomys kraglievichi* (Rusconi 1930), descrita a partir de materiales procedentes de varias localidades de la provincia de Buenos Aires y de la costa de Uruguay (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004), fue identificada como fósil guía de esta edad. Verzi *et al.* (2004) revisaron

el estatus sistemático de esta especie y pasaron a sinonimia de esta a †*Ctenomys dasseni longirostris* Rusconi 1931 y a †*Ctenomys praderii* Mones y Castiglioni 1979. Las descripciones de otras especies para esta edad, †*C. intermedius tandilensis* Rusconi, 1931 y †*C. magnus* Rusconi, 1931, se hicieron a partir de restos colectados en Tandil (provincia de Buenos Aires). Finalmente, en otras localidades de edad Bonaerense han sido registrados abundantes materiales asignados a *Ctenomys* (Ameghino, 1889; Verzi *et al.*, 2004; Bidegain *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009; Verzi *et al.*, 2021). †*Ctenomys lujanensis* fue descrita por Ameghino (1889) para sedimentos referidos por el autor a “*Piso bonaerense y piso lujanense de la formación pampeana*”.

El género *Ctenomys* ha sido reportado en sedimentos de edad Lujanense (Pleistoceno tardío) de diferentes partes de Argentina y Chile. En la provincia de Buenos Aires (Argentina), se registra a †*C. bonariensis* d’Orbigny y Laurillard 1842 (ver Mones, 1985) y nuevamente la especie †*C. lujanensis* de Ameghino (1889) con abundantes materiales fósiles provenientes de las localidades de Mercedes, Luján, La Plata, Lobos, Monte y Bahía Blanca, aunque de edad incierta (Ameghino, 1889; ver arriba). Varios materiales, recolectados para esta edad en la localidad de Moreno (provincia de Buenos Aires), fueron asignados a esta última especie, sin embargo, no fueron comparados con el material tipo (Massoia *et al.*, 1989). También hay registros paleontológicos de la especie viviente *C. talarum*, con materiales procedentes de Tandil (Quintana, 2004). Además, se cuenta con registros del género con esta antigüedad en sitios arqueológicos (*C. magellanicus*; Pardiñas *et al.*, 2020) y paleontológicos (*Ctenomys* cf. *robustus*; Casamiquela, 1970) de Chile.

Para el Holoceno existen numerosos registros de *Ctenomys* en sitios arqueológicos y paleontológicos de Argentina (Massoia, 1988; Pardiñas, 2001; Neme *et al.*, 2002; Andrade y Teta, 2003; Bonomo *et al.*, 2008; Fernández *et al.*, 2009; Agnolin *et al.*, 2010, 2013; Cornaglia Fernández, 2013; Santiago *et al.*, 2016; De Santi *et al.*, 2018, 2020) así como en Uruguay (Cabrera Pérez, 2005), Brasil (Cabrera Pérez, 2005; Hadler *et al.*, 2008; Fernández *et al.*, 2019) y Chile (Pardiñas *et al.*, 2020). Para esta edad, De Santi *et al.* (2020) describen la especie †*C. viarapaensis* procedente de un sitio arqueológico ubicado en Córdoba (Argentina).

Desde las descripciones dadas por d’Orbigny y Laurillard (1842), Gervais y Ameghino (1880), Ameghino (1889, 1902, 1908) y Rusconi (1930, 1930a, 1931), se han descrito o revisado pocos materiales fósiles de *Ctenomys* en un contexto actualizado del conocimiento de la diversidad del género (Mones y Castiglioni, 1979; Frailey *et al.*, 1980; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004, 2010; Azurduy, 2005; Lucero *et al.*, 2008; De Santi *et al.*, 2020, 2021). A pesar de su amplia distribución geográfica y de su abundancia en registros paleontológicos y arqueológicos del

Cenozoico tardío, la sistemática de los representantes extintos del género ha sido pobremente revisada (ver Mones, 1986) y ninguna de estas especies extintas descriptas, a excepción de unas pocas (Verzi *et al.*, 2010, De Santi *et al.*, 2020, 2021), ha sido evaluada en cuanto a sus relaciones filogenéticas a nivel especie con respecto a los representantes vivientes.

1.2.3 Filogenias previas y tiempos de divergencia

Desde hace muchos años, la gran diversidad de especies de este género ha inspirado a los investigadores a realizar intentos para ordenarla sistemáticamente. Hasta finales de la década de 1960 las clasificaciones estaban basadas en características morfológicas (e.g. tamaño corporal, color del pelaje, morfología cráneo-mandibular) (Reig y Kiblicky, 1969). Reig y Kiblicky (1969) utilizaron los cariotipos para la clasificación de las especies morfológicamente similares. Posteriormente, estudios sobre frecuencias alozímicas (Sage *et al.*, 1986; Ortells y Barrantes, 1994), morfología peneana (Altuna y Lessa, 1985; Balbotin *et al.*, 1996), morfología espermática (Feito y Gallardo, 1982; Vitullo *et al.*, 1988) así como la distribución geográfica de las especies tomada como marco histórico de la radiación del género (Contreras y Bidau, 1999), propusieron distintas clasificaciones, las cuales mostraban altos grados de conflicto. Vitullo *et al.* (1988) expresaron que las variaciones en la morfología espermática aparecen tempranamente en la radiación del género, indicando una subdivisión natural del género de acuerdo con las diferentes morfologías del espermatozoide. Sin embargo, D'Elia *et al.* (1999) notaron que la morfología espermática de tipo asimétrica es difilética en una filogenia basada en secuencias de ADN mitocondrial.

El primer estudio filogenético fue realizado por Gardner y Duszynski (1990) y estuvo basado en caracteres morfológicos y cariotípicos (número diploide y número fundamental) e incluía unas pocas especies de Argentina y de Bolivia. Más tarde, se propondrían nuevas filogenias de especies bolivianas basados en la variación de los patrones electroforéticos de alozimas (Cook y Yates, 1994). Massarini *et al.* (1991) y Ortells y Barrantes (1994) delimitaron los grupos de especies *mendocinus* y *Corrientes* sobre la base de variación cromosómica. Otra clasificación fue dada por Rossi *et al.* (1993) la cual se basaba en secuencias de ADN satélite. Ortells (1995) propuso una filogenia sobre la base del patrón de bandas G de algunas especies argentinas. Más adelante, se realizarían estudios filogenéticos basándose en secuencias de ADN del gen mitocondrial citocromo b (Lessa y Cook, 1998; D'Elia *et al.*, 1999; Mascheretti *et al.*, 2000; Slamovits *et al.*, 2001; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014) y en intrones de genes nucleares (Castillo *et al.*, 2005). Este último trabajo dio un soporte adicional a la mayoría de las reconstrucciones

filogenéticas previas. A pesar de utilizar especies distribuidas en distintos países, el número utilizado en estos trabajos fue pobre con relación a las especies reconocidas del género. Excepción a esto se dieron en los trabajos de Parada *et al.*, (2011) donde se incluyeron 38 especies y 12 indeterminadas, en Freitas *et al.* (2012) y Gardner *et al.* (2014) donde se incluyeron cerca de 50 especies. Todos estos autores utilizaron más de un individuo por especie de modo de poner a prueba la monofilia de estas, aunque no lo hicieron para todas las especies tratadas. Los estudios basados en la secuencia del gen citocromo b permitieron definir y sostener los principales grupos de especies dentro del género (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014; Leipnitz *et al.*, 2018; Caraballo y Rossi, 2018; Londoño-Gaviria *et al.*, 2018; De Santi *et al.*, 2020, 2021; Carnovale *et al.*, 2021; Figura 2); no obstante, muchas de las relaciones entre ellos son conflictivas cayendo en una gran politomía cerca de la base del árbol (Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Leipnitz *et al.*, 2018). Por estos resultados, se ha discutido si el patrón tipo “estrella” en la base de la filogenia de *Ctenomys* se debía a una politomía blanda (carácter dependiente) o dura (taxón dependiente). La alta señal filogenética por encima y debajo de la politomía (Lessa y Cook, 1998) o el patrón politómico hallado en la filogenia basada en intrones de Castillo *et al.* (2005) sugirieron que la gran radiación del género habría sido de tipo explosiva, reforzando la hipótesis de una politomía dura en la base del árbol filogenético del género.

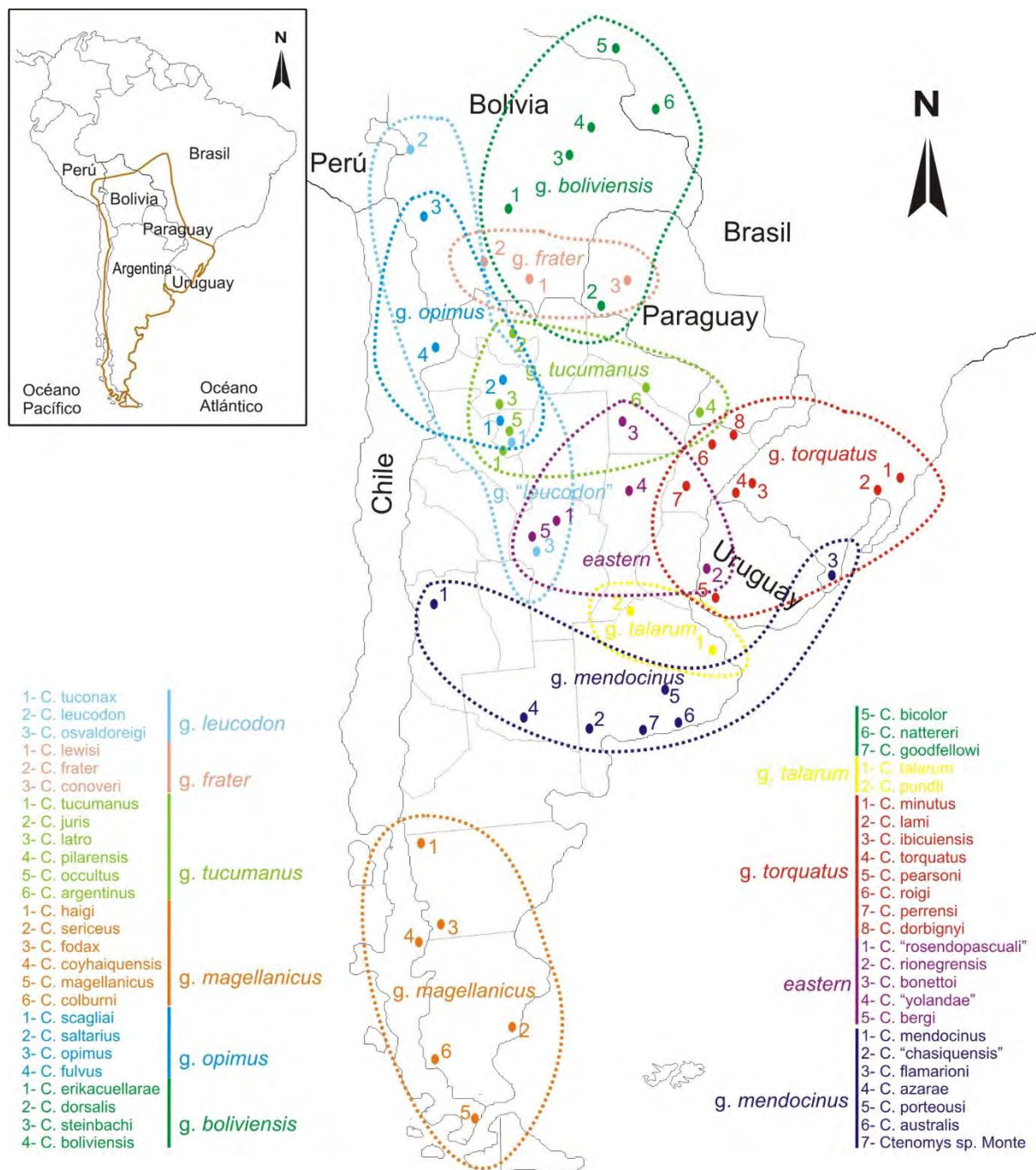


Figura 2. Distribución geográfica de las especies vivientes de *Ctenomys* en su localidad tipo y los grupos de especies reconocidos.

Respecto a los tiempos de divergencia del género y de sus principales clados internos (grupos de especies), varios autores estimaron la divergencia inicial entre el Mioceno medio/tardío y el Pleistoceno temprano (Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Upham y Patterson, 2012, 2015; Stolz *et al.*, 2013; Roratto *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Leipnitz *et al.*,

2018; Caraballo y Rossi, 2018; Carnovale *et al.*, 2021). Sin embargo, debido a un pobre conocimiento de la paleontología del género, en estos trabajos no se contó con información adecuada del registro fósil, el cual es indispensable para establecer restricciones a las edades mínimas y máximas de clados (Benton y Donoghue, 2007). Por lo tanto, estas filogenias calibradas arrojaron tiempos de divergencia para el origen del género, así como para la divergencia de los principales clados internos, con una gran variación de edades oscilando entre el Mioceno y el Pleistoceno. Los limitados datos disponibles hasta el momento sobre la historia de *Ctenomys* en el registro fósil, impidió que los tiempos de divergencia de los clados evaluados puedan ser constreñidos adecuadamente (Benton y Donoghue, 2007).

1.2.4 Estudios previos sobre los patrones de diversificación del género

Los estudios de morfología cráneo-dentaria de muestras amplias de especies se han orientado esencialmente a aspectos morfo-funcionales vinculados a sus especializaciones dento-excavadoras (e.g. Mora *et al.*, 2003; Verzi y Olivares, 2006; Fornel, 2010; Morgan *et al.*, 2017) y alométricos (e.g. Vassallo y Mora, 2007; Verzi *et al.*, 2010a) (ver una síntesis en Álvarez *et al.*, 2015; Verzi *et al.*, 2021). Mora *et al.* (2003) analizaron la relación entre las alometrías y la variación o conservación de la forma en la morfología craneana de 23 especies; hallaron gran variación en la procumbencia de los incisivos, independiente del tamaño corporal, pero asociada con la alometría positiva del rostro. Verzi y Olivares (2006) exploraron las especializaciones de la articulación cráneo-mandibular, en particular la región postglenoidea, vinculadas con la capacidad de dento-excavación. Estos autores definieron dos morfotipos extremos (morfotipo “*C. dorbignyi*” y morfotipo “*C. fulvus*”) con respecto al grado de especialización para la dento-excavación y hallaron que las especies de *Ctenomys* estudiadas se distribuyen en un rango morfológico continuo entre estos. Vassallo y Mora (2007) evaluaron el efecto del tamaño sobre el desarrollo del ángulo mandibular, la cresta masetérica y la robustez de los incisivos, en 21 especies de *Ctenomys*, †*Actenomys*, y distintos géneros de octodontinos (incluyendo a *Octodon*, *Spalacopus*, *Aconaemys* y *Octodontomys*). Esta aproximación alométrica mostró diferencias importantes entre *Ctenomys* y los otros géneros mencionados. Morgan *et al.* (2017) demostraron un gradiente a lo largo de un eje morfológico (PC1 en figura 2 de Morgan *et al.*, 2017) que sugiere, según la morfología del cráneo, variaciones en la habilidad para utilizar los incisivos durante el cavado; las especies ubicadas en valores bajos de este eje muestran baja capacidad para utilizar los incisivos y las ubicadas en valores altos, caracterizadas por los rasgos morfológicos opuestos, muestran una capacidad mayor.

Bajo este escenario, esta tesis se centra principalmente en la revisión sistemática de las especies extintas descritas o mencionadas hasta el momento. El estudio de las formas fósiles es orientado a testear las relaciones filogenéticas entre las especies extintas y vivientes, delimitar los grupos *stem* y *crown* de *Ctenomys*, y utilizar la edad de los fósiles como edades mínimas a fin de analizar los tiempos de divergencia entre los principales clados. A partir de estas filogenias calibradas, usando un marco Bayesiano, se estudian los patrones de evolución morfológica a través de métodos filogenéticos comparativos y se estiman las tasas y modelos evolutivos del género. El estado taxonómico de varias formas nominales vivientes es dudoso por falta de estudios o resultados no concluyentes. Por lo tanto, la taxonomía y la sistemática de las especies vivientes del género sigue siendo muy inestable (Bidau, 2015; D'Elía *et al.*, 2021) y es necesario una reevaluación exhaustiva de sus relaciones sistemáticas y filogenéticas. Sumado a esto, el recuento acumulativo de especies todavía muestra un aumento constante de la riqueza de especies conocidas (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014; Mapelli *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018; Teta *et al.*, 2020; Teta y D'Elía, 2020; De Santi *et al.*, 2020, 2021; D'Elía *et al.*, 2021; Brook *et al.*, 2021). Teniendo en cuenta este panorama, en esta tesis no se revisa la sistemática de las especies actuales ya que exceden los objetivos planteados en esta; por lo que se consideran los últimos trabajos vigentes publicados de la taxonomía y la sistemática de las especies vivientes (Bidau, 2015; Freitas, 2016; Teta *et al.*, 2020; Teta y D'Elía, 2020; D'Elía *et al.*, 2021).

Teniendo en cuenta los antecedentes mencionados en el apartado 1.2.4, los límites de variación morfológica de cráneo y mandíbula y la disparidad relativa a la antigüedad o riqueza específica no han sido evaluados. En esta tesis se realiza un estudio detallado de la variación morfológica cráneo-mandibular y dentaria del género *Ctenomys* con el objetivo de brindar información sistemática y morfo-funcional. Cabe destacar que este estudio no es orientado específicamente a analizar cuestiones morfo-funcionales, sin embargo, se examinan y se discuten algunas cuestiones morfo-funcionales primarias de la morfología masticatoria derivadas de estos análisis. Además, se analiza esta variación morfológica teniendo en cuenta la estructura filogenética y se calcula su señal.

Los cambios ambientales, la colonización geográfica o las innovaciones clave pueden acelerar drásticamente la diversificación al aumentar las oportunidades ecológicas y la disponibilidad de nuevos recursos ecológicos (Vrba, 2005; Stroud y Losos, 2016). Las especies del género *Ctenomys* poseen características que las convierten en un modelo experimental ideal para probar los factores que influyen en la variación de las estructuras cráneo-mandibulares y dentarias. La diversidad detectada en diferentes tipos de hábitat podría estar relacionada con las diferentes formas de

excavación, lo que permite la ocupación exitosa de diversos entornos (por ejemplo, Morgan *et al.*, 2017; Kubiak *et al.*, 2018). En esta tesis se realizan análisis de regresiones para evaluar diferentes variables ecológicas consideradas potencialmente explicativas de los patrones de variación morfológica observados.

Respecto de sus patrones de diversidad y diversificación, la tasa de especiación de *Ctenomys* ha sido evaluada en comparación con los caviomorfos en general (Cook y Lessa, 1998; Álvarez *et al.*, 2017; Upham *et al.*, 2019). En los últimos años, se han obtenido hipótesis filogenéticas con arreglos similares a las filogenias previas (ver apartado 1.2.3 Filogenias previas) sobre la base de matrices moleculares más amplias incluyendo un gran número de genes mitocondriales y nucleares (Upham y Patterson, 2012, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Upham *et al.*, 2019). La importancia de estos trabajos fue especialmente la evaluación, a partir de filogenias calibradas, de los patrones de evolución de los principales clados dentro de los caviomorfos. La cladogénesis inusualmente amplia del género, acompañada de la ocupación de entornos ecológicamente muy diversos a lo largo de gran parte del sur de América del Sur, dentro de los cuales cada especie se ajusta a un hábitat particular (Reig *et al.*, 1990; Bidau, 2015; Freitas, 2016), representa un modelo ideal para los estudios de patrones y tasas de evolución morfológica (Reig *et al.*, 1990; Lessa y Cook, 1998; Mora *et al.*, 2003; Parada *et al.*, 2011; Echeverría *et al.*, 2017; Borges *et al.*, 2017; Morgan *et al.*, 2017). Los análisis presentados en esta tesis son los primeros en evaluar las tasas de evolución y de modelos evolutivos para la variación de la morfología y el tamaño cráneo-mandibular del género. En estos estudios se analiza la evolución morfológica teniendo en cuenta las especies vivientes y extintas a través de la radiación del género. Además, se analizan las tasas de evolución de forma y tamaño comparando clados internos a través de análisis de cohortes macroevolutivas. El objetivo principal de estos análisis es dilucidar la posible asociación entre la diversificación taxonómica y morfológica y aportar a la información de la historia evolutiva del género. Por lo tanto, para llegar a una interpretación del patrón evolutivo de *Ctenomys*, incluyendo los tiempos y las tasas de diversificación morfológica de las especies (por ejemplo, Álvarez *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018), así como su modelo evolutivo, se requieren análisis sistemáticos y filogenéticos que incorporen muestras amplias de fósiles para obtener filogenias calibradas precisas. Aquí se utiliza la filogenia calibrada obtenida a través del método *tip-dating* y, bajo un marco Bayesiano, se estiman las tasas y modelos de evolución.

En este contexto se proponen los siguientes objetivos e hipótesis.

1.3 Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es aportar a la comprensión de la historia evolutiva del género *Ctenomys*, un linaje muy peculiar de roedores sudamericanos por sus especializaciones a la vida subterránea e inusual riqueza específica.

1.4 Objetivos específicos

- a- Realizar un estudio detallado de la anatomía cráneo-mandibular y dentaria de especies extintas y vivientes de *Ctenomys* y sobre esta base, revisar el estatus sistemático de los fósiles del Plioceno-Holoceno de Argentina.
- b- Analizar las relaciones filogenéticas entre especies extintas y vivientes, utilizando datos morfológicos y moleculares. Evaluar la antigüedad del género y de sus clados internos (grupos de especies) mediante la obtención de filogenias calibradas.
- c- Analizar los patrones de variación morfológica cráneo-mandibular y la disparidad del linaje.
- d- Analizar la relación de la variación de la forma cráneo-mandibular con la filogenia y variables explicativas (i.e. tamaño, densidad del suelo, cobertura vegetal y precipitación media anual).
- e- Evaluar las tasas de evolución y los modelos evolutivos para la variación de la forma y el tamaño cráneo-mandibular del género.

1.5 Hipótesis

Se proponen las siguientes hipótesis de trabajo:

- H1. El origen de los clados *stem* y *crown* de *Ctenomys* ocurrió durante el Plioceno y el Pleistoceno respectivamente.
- H2. La variación morfológica se encuentra estructurada filogenéticamente. Como hipótesis alternativa (Ha2) se propone que la variación morfológica está más relacionada con ciertas variables ecológicas independientes de la filogenia (i.e. tamaño, densidad del suelo, cobertura vegetal y precipitación media anual).
- H3. La disparidad a nivel cráneo-mandibular es la esperable de acuerdo al contenido de historia evolutiva (diversidad filogenética) del género. Como hipótesis alternativa (Ha3) se propone que al menos en algunos clados la disparidad es mayor que la esperable por filogenia.
- H4. La evolución de la variación de forma analizada sigue un modelo de movimiento Browniano. Como hipótesis alternativa (Ha4) se propone que la diferenciación morfológica se estableció de acuerdo a un modelo adaptativo.

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS

En este capítulo se citan las listas de todos los materiales extintos y vivos estudiados. Se detallan las abreviaturas institucionales, anatómicas y de las medidas utilizadas en esta tesis, así como la bibliografía referida a la terminología anatómica. Se especifica la metodología utilizada en los análisis morfométricos, filogenéticos y evolutivos. La evidencia morfológica utilizada en cada uno de estos análisis está sustentada exclusivamente en la anatomía craneana, mandibular y de los dientes. El estudio del postcráneo excede las posibilidades de esta tesis doctoral y no fue abordado aquí ya que la mayoría de las especies extintas tratadas fueron descritas originalmente sobre fragmentos craneanos y/o mandibulares.

2.1 Especies y materiales analizados

Se analizaron 66 especies vivientes y 27 especies extintas del género *Ctenomys*. Estas se listan, junto con una breve descripción e información acerca de su procedencia geográfica y temporal, en los Apéndices 1 y 2. En el estudio de los fósiles, se incluyeron ejemplares tipo y materiales referidos originalmente al género *Ctenomys* así como numerosos materiales inéditos del Plioceno-Holoceno (Apéndice 2). Todas las especies extintas que necesitaban ser revisadas o materiales inéditos fueron comparados con todas las demás especies extintas y las vivientes tratadas en esta tesis.

Se tuvieron en cuenta series ontogenéticas de la especie viviente *C. mendocinus* (Verzi *et al.*, 2010b) y la extinta †*C. viarapaensis* (De Santi *et al.*, 2020) para examinar la influencia de la ontogenia en la variación de los rasgos estudiados en el género, lo que sirvió para el armado de caracteres morfológicos confiables y no influenciados por el desarrollo.

En todos los análisis se incluyeron solamente individuos adultos. El estado de adultez fue definido por la fusión de la sutura basiesfenoides-preesfenoides (Verzi *et al.*, 2010b) y/o la ausencia de poros/estrías en la superficie ósea (trabéculas *sensu* Montalvo, 2002) (Figura 3).

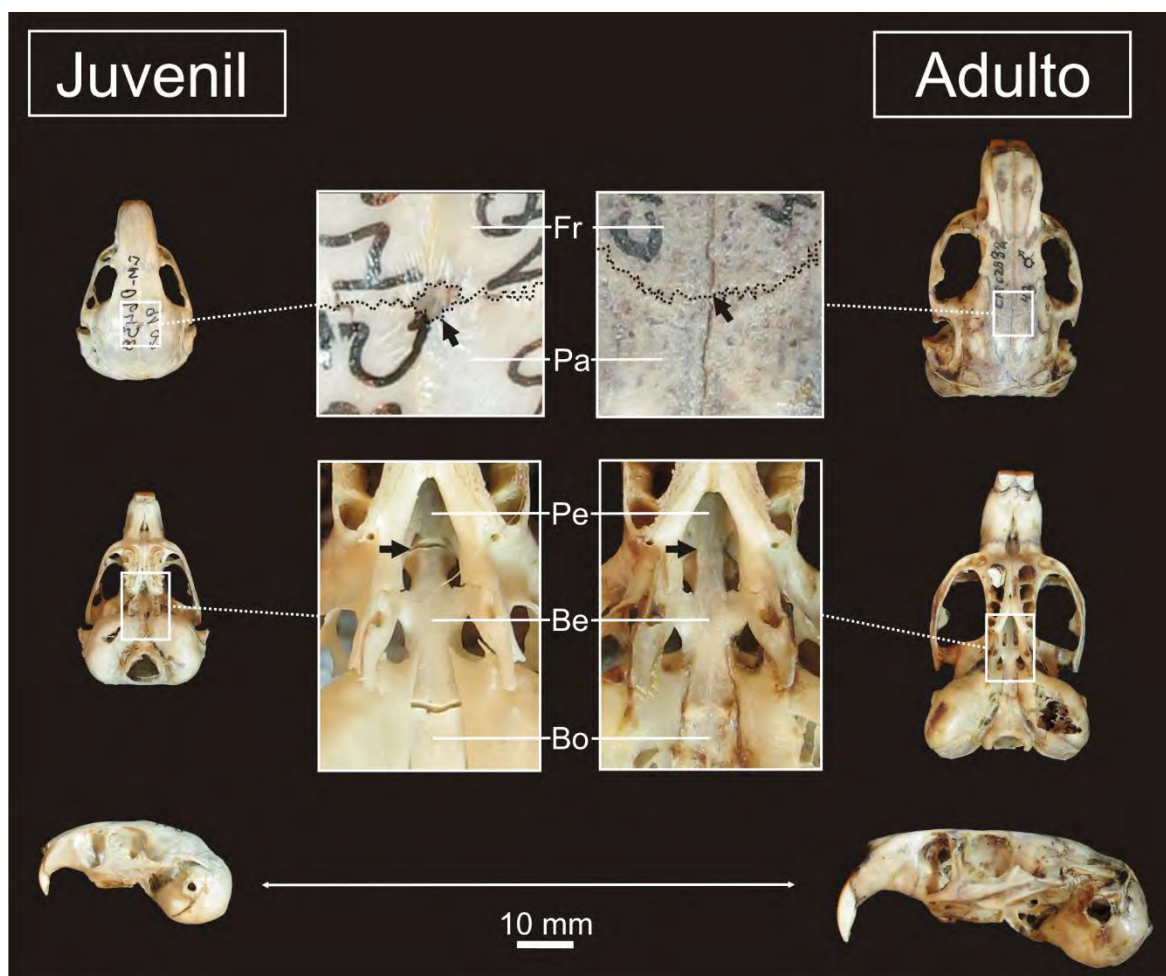


Figura 3. Comparación entre un ejemplar juvenil y un adulto de *Ctenomys*. Se indica la sutura frontal-parietal y basiesfenoides-preesfenoides. Las abreviaturas se explican en la sección 2.6 de este capítulo.

Los especímenes analizados y fotografiados durante esta tesis se encuentran depositados en las colecciones mastozoológicas y/o paleontológicas de las siguientes instituciones: Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia (**CBF**); Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina (**CFA**); Colección Mamíferos Lillo, Tucumán, Argentina (**CML**); Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (**MACN A**); Colección Nacional de Paleovertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (**MACN PV**); Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (**MACN Ma**); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (**MLP**); Museo de Monte Hermoso, Monte Hermoso, Argentina (**MMH**); Museo Municipal de Ciencias Naturales

de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina (**MMP**); Colección de Paleozoología de Vertebrados Lillo (**PVL**).

Los especímenes que corresponden a las siguientes colecciones mastozoológicas y/o paleontológicas fueron analizados a través de fotografías: Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, Nueva York, EEUU (**AMNH**); Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU (**FMNH**); Instituto de Ecología y Evolución de la Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile (**UACH**); Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza, Argentina (**IADIZA**); Instituto y Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina (**IMCN CM**); Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (**MN/UFRJ**).

Además, 9 especies extintas y 8 vivientes fueron incluidas en los análisis a través de ilustraciones publicadas: †*C. bonariensis* (d’Orbigny y Laurillard, 1842 Lámina IX, figuras 7 y 8), †*C. bonaërensis* (Ameghino, 1889 Lámina VI, figuras 18, 18a, 18b y 18c), †*C. magellanicus fossilis* (Ameghino, 1889 Lámina VI, figuras 19, 19a y 19b), †*C. lujanensis* (Ameghino, 1889 Lámina VI, figuras 20, 21, 21a y 22), †*C. brachyrhinus* (Ameghino, 1902 Lámina IV, figuras 21a, 21b, 21c y 21d), †*C. subassentiens* (Frailey *et al.*, 1980, figuras 1b, 1c, 2, 3, 4 y 5), †*C. praderii* (Mones y Castiglioni, 1979, figura 5), *C. lami* (Freitas, 2001, figura 2), †*C. cotocaensis* (Azurduy, 2005, figuras 1 y 3), †*C. thomasi* (Lucero *et al.*, 2008, figuras 2 y 3), *C. ibicuensis* (Freitas *et al.*, 2012, figura 2), *C. bicolor* (Stolz *et al.*, 2013, figura 6), *C. andersoni*, *C. erikacuellarae*, *C. lessai*, *C. yatesi* (Gardner *et al.*, 2014, figuras 5, 9, 11 y 15) y *C. conoveri* (Teta y Ríos, 2017, figura 1).

2.2 Análisis cualitativo

La variación morfológica se analizó de modo cualitativo a través de un estudio detallado de la morfología cráneo-mandibular y dentaria de 27 especies extintas y 66 vivientes de *Ctenomys* (Apéndice 1 y 2). El estudio de la anatomía cráneo-mandibular se llevó a cabo de acuerdo con las regiones definidas por Ackerman y Cheverud (2004). La nomenclatura anatómica utilizada siguió a Hill (1935), Woods (1972), Woods y Howland (1979), Wahlert (1974, 1985), Wible *et al.* (2005), Verzi (2008) y Verzi *et al.* (2014, 2016) (ver Figuras A1, A2, A3 y A4 en Apéndice 3).

Las fotos de los materiales se tomaron con cámaras digitales Nikon D3200 y Canon EOS 1300D. Las figuras se realizaron con el programa Corel Versión 13.0. Las fotografías con mayor aumento y resolución y la observación de los materiales se llevaron a cabo a través de una lupa estereoscópica Leica con equipo de iluminación Leica KL 200 led. Posteriormente los caracteres

fueron fotografiados con una cámara Leica DMC 2900 incorporada a la lupa mediante el programa Leica LAS.

2.3 Análisis filogenéticos

En esta sección se detallan las matrices utilizadas en esta tesis, así como los análisis filogenéticos realizados a partir de ellas.

2.3.1 Matriz morfológica

Para la construcción de la matriz morfológica utilizada en los análisis filogenéticos de la presente tesis se incluyeron 50 especies vivientes de *Ctenomys*, incluyendo representantes de todos los principales grupos de especies reconocidos: *boliviensis*, *frater*, *leucodon*, *magellanicus*, *mendocinus*, *opimus*, *talarum*, *torquatus* y *tucumanus* (Tabla A1 en Apéndice 4; Massarini *et al.*, 1991; Mascheretti *et al.*, 2000; Parada *et al.*, 2011; Bidau, 2015; Caraballo y Rossi, 2017; De Santi *et al.*, 2020, 2021; D'Elia *et al.*, 2021). A su vez, se incluyeron todas las especies extintas consideradas válidas en esta tesis (†*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. ameghinoi*, †*C. rusconii*, †*C. thomasi*, †*C. cotocaensis*, †*C. orthognathus*, †*C. bonariensis*, †*C. tandilensis*, †*C. viarapaensis*, †*C. subassentiensis*, †*C. subquadratus*, †*C. dasseni* (= †*C. latidens*), †*C. kraglievichi*, †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y †*Ctenomys* sp. nov. C). La especie *Abrocoma bennetti* (Abrocomidae) fue utilizada como raíz y *Proechimys simonsi*, *Thrichomys laurentius*, *Echimyus chrysurus* (Echimyidae), *Octodontomys gliroides*, *Octomys mimax* (Octodontidae) y los extintos †*Actenomys* y †*Eucelophorus* (Ctenomyidae) como grupos externos. Además de los caracteres morfológicos previamente publicados (Verzi, 2008; Verzi *et al.*, 2010a, De Santi *et al.*, 2020, 2021), los estudios anatómicos detallados (Sección 2.2) permitieron identificar rasgos con potencial señal filogenética que fueron utilizados para la construcción de la matriz de caracteres morfológicos utilizada en los análisis. La matriz resultante contiene un total de 64 caracteres discretos cualitativos, doble- y multiestado (Tabla A2 en Apéndice 5); 41 de estos caracteres son craneanos, 11 mandibulares, y 9 dentarios. Adicionalmente se incluyeron 2 caracteres del número diploide (tomados de Bidau, 2015) y 1 de la morfología del espermatozoide (tomados de Vitullo *et al.*, 1988 y Bidau, 2015). De los caracteres osteológicos, 57 fueron tomados de los trabajos de Verzi (2008), Verzi *et al.* (2010a) y De Santi *et al.* (2020, 2021), 3 fueron caracteres modificados de Verzi (2008) y De Santi *et al.* (2020) y 4 caracteres fueron propuestos para el género en esta tesis.

Los caracteres que fueron tomados de la bibliografía se indican entre paréntesis con el autor y el año en la tabla A2 en el Apéndice 5.

2.3.2 Matriz molecular

Para el armado de esta matriz, los datos moleculares (i.e. secuencia de genes) se obtuvieron de la base pública GenBank (Bilofsky y Burks, 1988). Se incluyeron 52 especies vivientes de *Ctenomys*; *Abrocoma bennetti* (Abrocomidae), *Echimys chrysurus*, *Proechimys simonsi*, *Thrichomys laurentius* (Echimyidae), *Octomys mimax* y *Octodontomys gliroides* (Octodontidae) se incluyeron como grupos externos. Se utilizaron las secuencias de los genes mitocondriales 12S (subunidad ribosómica), cytb (citocromo b), CO1 (citocromo c oxidasa subunidad 1), CO2 (citocromo oxidasa subunidad 2) y región control; y los genes nucleares GHR (receptor de la hormona de crecimiento), irbp (proteína de unión de retinoides del interfotorreceptor), mc1r (receptor de la melanocortina 1), RAG1 (gen activador de recombinación 1), TTH (gen de la transtiretina) y vWF (gen del factor de von Willebrand) (número de acceso de las secuencias utilizadas en la Tabla A3 del Apéndice 8). Las secuencias fueron primero alineadas de manera automática mediante el uso de la aplicación ClustalW (Thompson *et al.*, 1994). Luego, para crear longitudes idénticas de cada secuencia individual, se recortaron manualmente en las regiones que estaban mal alineadas y/o mostraban porciones sin bases en más del 50% del total de las especies para una columna específica; para esto se utilizó la herramienta de edición del programa BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999). En el mismo programa se concatenaron los 11 genes en una única matriz de 8330 pb.

Luego, para determinar el modelo de evolución molecular adecuado para los genes considerados, se corrió la rutina jModelTest 2.1.7 (Posada, 2008) para cada uno de ellos. Los modelos considerados fueron GTR y HKY.

2.3.3 Matrices combinadas

A partir de las matrices detalladas en las secciones 2.3.1 y 2.3.2 se generaron tres matrices combinadas que fueron utilizadas en los análisis filogenéticos.

La matriz combinada 1 se compuso de un subconjunto de datos. La matriz se construyó con 67 taxones que incluyeron las 12 especies extintas representadas por los restos cráneo-mandibulares más completos (†*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*C. thomasi*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. viarapaensis*, †*Ctenomys* sp. nov. A,

†*Ctenomys* sp. nov. B, †*Ctenomys* sp. nov. C), 50 especies vivientes de *Ctenomys*, *Thrichomys laurentius* (Echimyidae) como raíz, y *Octodontomys gliroides*, *Octomys mimax* (Octodontidae), †*Eucelophorus* y †*Actenomys* (Ctenomyidae) como grupos externos. Se utilizaron los 64 caracteres morfológicos y las secuencias del gen cyt b (1.110 pares de bases de longitud) (Apéndice 11).

La matriz combinada 2 también estuvo compuesta por un subconjunto de datos. La matriz se construyó con 72 taxones incluyendo, 17 especies extintas consideradas válidas en esta tesis y 50 especies vivientes de *Ctenomys*, *Thrichomys laurentius* (Echimyidae) como raíz, y *Octodontomys gliroides*, *Octomys mimax* (Octodontidae), †*Eucelophorus* y †*Actenomys* (Ctenomyidae) como grupos externos. Se utilizaron los 64 caracteres morfológicos y las secuencias del gen cyt b (1.110 pares de bases de longitud) (Apéndice 12).

La matriz combinada 3 estuvo compuesta por la matriz molecular considerando todos los genes (Sección 2.3.2; Apéndice 13), y por la matriz morfológica utilizando 59 caracteres morfológicos (Tabla A2 en Apéndice 5 y Apéndice 6; ver De Santi *et al.*, 2021), e incluyó las 10 especies extintas representadas por restos craneanos y mandibulares (†*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*C. thomasi*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*C. subassentiens*, †*C. viarapaensis*, †*Ctenomys* sp. nov. B y †*Ctenomys* sp. nov. C) y 49 especies vivientes.

2.3.4 Análisis filogenéticos por parsimonia

Con el fin de analizar las relaciones entre las especies incluidas en esta tesis, así como las relaciones de estas con otros Ctenomyidae extintos, se realizaron análisis filogenético siguiendo el criterio de Parsimonia (Ver descripción del método en Anexo A.1). Para la construcción de los árboles filogenéticos por parsimonia, se utilizó la matriz combinada 1 y 2 (Ver sección 2.3.3).

Se realizó una corrida para cada matriz. El análisis de parsimonia se llevó a cabo utilizando el programa TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008a, 2008b; Goloboff y Catalano, 2016; Ver Anexo A.1). Todos los caracteres fueron configurados con peso 1 y como no aditivos o no ordenados. Como la cantidad de taxones incluidos en los análisis es mayor a 20-25, se realizó una búsqueda heurística (ver Anexo A.1) que consistió en 1.000 réplicas, guardando 100 árboles por replica, de un árbol de Wagner con una secuencia de adición aleatoria de taxones seguida de un intercambio de ramas TBR (*Tree Bisection Reconnection*). Además, se realizó una ronda extra de TBR en los árboles óptimos para aumentar la posibilidad de encontrar todas las topologías de longitud mínima (Bertelli y Giannini, 2005). Se calcularon los índices de consistencia (IC) y de retención (IR). El soporte de las ramas (Anexo A.1) se analizó mediante los valores de *Bootstrap standard* (Felsenstein, 1985b)

y *Jackknife* (Lanyon, 1985) con frecuencias absolutas, y Soporte de Bremer relativo y absoluto (Bremer, 1994) con el fin de evaluar los sustentos de los nodos en los árboles resultantes. La especie viviente *Ctenomys sociabilis*, ampliamente utilizada previamente en análisis filogenéticos bajo parsimonia (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Sánchez *et al.*, 2018), se removió y no fue incluida en estos análisis ya que no permitía estabilizar los árboles y por lo tanto impedía los análisis posteriores.

2.3.5 Análisis filogenéticos por métodos bayesianos

2.3.5.1 Filogenia de nodos calibrados (*node-dating*)

Con el objetivo de estudiar no sólo las relaciones filogenéticas entre las especies de *Ctenomys* sino también estimar los tiempos de divergencia entre las mismas, se analizó la matriz molecular (Ver sección 2.3.2) bajo un enfoque bayesiano. Para ello, se utilizaron los programas BEAUti2 y BEAST2 (Drummond y Rambaut, 2007; Suchard y Rambaut, 2009; Ver Anexo A.6).

Estos análisis requieren una serie de ajustes previos (*priors*) sobre distintos parámetros que permiten generar las indicaciones necesarias para la corrida del análisis filogenético. Estos ajustes se realizan en el programa BEAUti2, generándose un archivo de formato xml que posteriormente corre en el programa BEAST2. Cada gen se considera por defecto como una partición independiente; por lo tanto, para generar un único árbol como resultado, con el primer ajuste se vincularon los árboles y el modelo de evolución de los cambios en las secuencias genéticas a través de las ramas (y el tiempo). Luego, para cada gen se ajustó el modelo de sustitución de bases según los resultados del jModelTest y los disponibles en BEAUti2 (GTR y HKY; Tabla A4 en Apéndice 9). El modelo de evolución de los cambios en las secuencias genéticas seleccionado fue el modelo de reloj molecular relajado (*relaxed molecular clock*) (Drummond *et al.*, 2006; Drummond y Rambaut, 2007). Por último, se seleccionó como modelo de especiación el de nacimiento-muerte (*birth-death model*). Para todos los demás parámetros y ajustes se optó por las opciones predeterminadas por el programa (Apéndice 15).

Uno de los pasos más importantes para obtener una filogenia datada es la calibración de los nodos internos. Para ello, entre otras alternativas, se utiliza la edad aproximada de los fósiles contenidos en esos nodos (Bibi, 2013; Heath, 2020). Se utilizaron cinco puntos de calibración en nodos que fueron restringidos como monofiléticos (Tabla A5 en Apéndice 10). Todas las restricciones de los fósiles se fijaron como límites mínimos duros (*minimum hard bounds*) y se

utilizaron los *priors* lognormales y gamma para fijar los límites superiores blandos (*soft upper bounds*). Se calibró el nodo más basal entre las especies vivientes del género (*crown node*) para fechar las principales divergencias cerca de la base y nodos más internos para obtener fechas de divergencia más plausibles (véase Marjanović y Laurin, 2007 y referencias citadas allí).

Para el análisis se usó el algoritmo MCMC (*Markov chain Monte Carlo*) con 50.000.000 de generaciones, con una frecuencia de muestreo de 5.000.

Finalmente, el archivo xml generado en BEAUTi2 fue corrido en el programa BEAST2. Del total de los árboles obtenidos, se removió el 20% y, finalmente se calculó el árbol de máxima credibilidad en TreeAnnotator v2.6.0 (Rambaut y Drummond, 2019). Por último, este árbol se visualizó con el programa FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

2.3.5.2 Filogenia de extremos calibrados (*tip-dating*)

Un segundo análisis fue llevado a cabo bajo un enfoque de evidencia total (*tip-dating*; e.g. Arcila *et al.*, 2015). Este enfoque permite incluir a las especies extintas como parte de la matriz, por lo que la ubicación de los fósiles en la filogenia y la edad de los nodos son estimados a partir de un único análisis conjunto de los datos (Pyron, 2011; Ronquist *et al.*, 2012).

Para este análisis se utilizó la matriz combinada 3 (ver sección 2.3.3), que incluye 49 especies vivientes y 10 especies extintas. Esta matriz incluye los mismos genes que la matriz molecular (ver sección 2.3.2) utilizada en el análisis anterior (sección 2.3.5.1, nodos calibrados) (Apéndice 7). Los ajustes iniciales fueron similares a los del anterior análisis, y se incorporó la indicación de que el modelo de evolución para los caracteres morfológicos sea Mk (Lewis, 2001). La principal diferencia con el análisis previo radica en el modelo de especiación; en este caso se seleccionó el denominado *fossilized birth-death model* con los *priors*: tasa de diversificación (definida como la tasa de especiación menos la tasa de extinción), origen (tiempo de inicio del grupo *stem*), rho (probabilidad de muestrear un taxón terminal en el presente), proporción de muestreo (probabilidad de observar un linaje como fósil antes de que ese linaje se extinga) y recambio (tasa relativa de extinción) establecidos como uniformes (Stadler, 2010; Heath *et al.*, 2014; Gavryushkina *et al.*, 2017). La implementación del análisis de *tip-dating* en el programa BEAUti2 requiere la indicación de la edad de todos los terminales del árbol, tanto especies vivientes como extintas; de este modo, se indicó una edad de 0 Ma para las especies actuales y para cada especie extinta se optó por la edad máxima conocida para cada una de ellas siguiendo los estudios paleontológicos con evidencia

más precisa (Tabla A6 en Apéndice 14). Se restringieron los grandes clados (Echimyidae, Octodontidae y Ctenomyidae) como monofiléticos.

Para el análisis se usó el algoritmo MCMC (*Markov chain Monte Carlo*) con 50.000.000 de generaciones, con una frecuencia de muestreo de 5.000.

Finalmente, se calculó el árbol de máxima credibilidad en TreeAnnotator v2.6.0. Este árbol se visualizó con el programa FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

2.4 Evolución morfológica en *Ctenomys*

El análisis de la asociación entre la variación morfológica y distintas variables que podrían explicarla se realizó mediante el empleo de métodos filogenéticos comparativos (ver Anexo A.3). Estos permiten comparar la variación de las variables de interés entre diferentes taxones teniendo en cuenta su estructura filogenética (Ives y Zhu, 2006). Debido a que las especies comparten una historia común, es probable que especies cercanas muestren valores semejantes entre sí, más allá de su ecología (Felsenstein, 1985^a; Rohlf, 2001; Blomberg *et al.*, 2003; Revell *et al.*, 2008). Esto implica la falta de independencia de los datos, uno de los principales supuestos de los métodos estadísticos tradicionales (Sokal y Rohlf, 1995). La violación de este supuesto puede generar un error de tipo I (rechazo de la hipótesis nula aun cuando es verdadera), lo que podría llevar a conclusiones erróneas sobre la relación entre las variables. El empleo de métodos filogenéticos comparativos, que incorporen, de alguna manera, la estructura filogenética a los análisis permite subsanar en gran medida este problema.

La variación de forma del cráneo y mandíbula de *Ctenomys* se estudió mediante una serie de métodos filogenéticos comparativos. Todos estos análisis se llevaron a cabo sobre los datos de forma de cada especie obtenidos en los análisis de morfometría geométrica (para cráneo y mandíbula, en todas las vistas analizadas; ver sección 2.4.1.2) y la estructura filogenética obtenida a partir de métodos bayesianos restringida a las especies vivientes del género (ver sección 2.3.5).

2.4.1 Morfometría

El análisis de la forma es uno de los principales enfoques para entender las causas de la variación morfológica. La descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y su variación se definen como morfometría (Rohlf, 1990). Esta última es la rama de la estadística que tiene como objetivo el análisis cuantitativo de la forma (Bookstein *et al.*, 2002; Slice, 2007). La aproximación cuantitativa es fundamental para el análisis de las formas altamente complejas (Zelditch *et al.*,

2004). Las principales técnicas que se utilizaron en esta tesis para el estudio cuantitativo de la forma son aquellas basadas en medidas lineales (morfometría clásica) y en técnicas de morfometría geométrica (MG).

2.4.1.1 Medidas lineales

La morfometría clásica permite evaluar la variación de la forma mediante el análisis de conjuntos de datos de medidas lineales, angulares o proporciones. El uso de medidas lineales e índices a partir de estas ha sido clásicamente practicado para describir y comparar la forma de los organismos. Hay una gran cantidad de análisis estadísticos que permiten abordar las medidas lineales extraídas de los organismos en estudio (Sokal y Rohlf, 1995; Zar, 1998). En el género *Ctenomys* los estudios basados en medidas lineales fueron ampliamente utilizados para evaluar las diferencias entre sexos (dimorfismo sexual), separar poblaciones, analizar la variación geográfica, inferir relaciones taxonómicas entre especies o subespecies, entre otras (Contreras y Contreras, 1984; Rosi *et al.*, 1992; Kelt y Gallardo, 1994; Marinho y Freitas, 2000; Freitas, 2005; Tiranti *et al.*, 2005; Massarini y Freitas, 2005; D'Anatro y Lessa, 2006; Verzi y Olivares, 2006; Vassallo y Mora, 2007; García Esponda *et al.*, 2009).

En esta tesis, las medidas lineales fueron utilizadas para comprar y diferenciar, junto a los caracteres cualitativos, los materiales de las diferentes especies extintas. Las medidas cráneo-mandibulares fueron obtenidas exclusivamente de los materiales fósiles y se tomaron con un calibre digital marca Schwartz y están expresadas en milímetros (con un error de 0,01 mm). Las medidas, con su correspondiente descripción y abreviatura, se detallan a continuación.

2.4.1.1.1 Medidas craneanas

Ancho bicigomático máximo (**ABM**) (= AC, Wahlert, 1983; Verzi y Olivares, 2006), distancia comprendida entre los puntos de mayor curvatura de los arcos cigomáticos; longitud basilar (**LBL**) (Verzi y Olivares, 2006), tomada desde el margen anterior del foramen magnum hasta el punto más anterior de la sutura ventral de los premaxilares; longitud del basioccipital (**LBC**) (Wahlert, 1983), medida tomada desde el margen más anterior del foramen magnum hasta la sutura basioccipital-basiesfenoides; longitud del arco cigomático (**LAC**) (Olivares, 2009), tomada entre el extremo anterior del cigoma al nivel de la raíz cigomática anterior y el extremo posterior formado por la apófisis escamosal; ancho del rostro (**AR**) (Olivares, 2009), tomado al nivel de la sutura premaxilomaxilar; longitud del diastema (**LD**) (Wahlert, 1983; Verzi y Olivares, 2006), tomada desde el

margen anterior del alvéolo del DP4 hasta el punto más anterior del diastema; longitud de la serie dentaria superior (**Ltmolar**) (Olivares, 2009), tomado entre el margen alveolar anterior del DP4 y el margen alveolar posterior del M3; distancia entre la barra anteorbitaria y la apófisis paraorbitaria (**X**) (Verzi, 2002); distancia entre la apófisis paraorbitaria y el extremo posterior del arco cigomático (**Y**) (Verzi, 2002); ancho de los incisivos superiores (**AINC**), distancia comprendida entre los márgenes laterales externos de los incisivos superiores; Procumbencia de los incisivos superiores expresada por el ángulo de Thomas (**Proc**) (Reig *et al.*, 1965) (Figura A5 en Apéndice 16).

2.4.1.1.2 Medidas mandibulares

Ancho mandibular máximo (**AMM**) (Verzi y Olivares, 2006), distancia comprendida entre los puntos de mayor curvatura de las crestas masetéricas; ancho mandibular al nivel del m3 (**AM m3**) (Olivares, 2009), distancia comprendida entre los puntos ubicados al nivel del m3 sobre las crestas masetéricas; longitud de la serie dentaria inferior (**Lmolar**) (Olivares, 2009), tomada entre el margen alveolar anterior del dp4 y el margen alveolar posterior del m3; longitud total de la mandíbula (**Lmand**) (Olivares, 2009), tomada entre el punto más anterior de los incisivos y el margen posterior del cóndilo; longitud ántero-posterior del cóndilo (**Lcond**) (Verzi y Olivares, 2006), tomada entre el margen anterior y posterior del cóndilo; profundidad de implantación del i1 (**IB**) (Verzi y Olivares, 2006), distancia entre el margen anterior del foramen mandibular, el cual acompaña la base del incisivo, y el extremo postero-dorsal del cóndilo. Esta medida es considerada un estimador del grado de utilización de los incisivos en el cavado; ángulo de la concavidad lingual que se forma entre el lóbulo anterior y posterior del m1 (**m1-in**) (Modificado de Mora *et al.* (2013)) (Figura A5 en Apéndice 16).

2.4.1.2 Morfometría Geométrica

La morfometría geométrica es un grupo de técnicas que permite una descripción más clara y precisa de la forma y de los cambios ocurridos entre los distintos organismos, ayudado por la posibilidad de obtener visualizaciones gráficas. Estas técnicas se denominan geométrica porque, a diferencia de la morfometría clásica, permiten preservar la geometría de las configuraciones a lo largo del análisis (Mitteroecker y Guns, 2009). Este enfoque se basa en el estudio de la forma en un espacio bi- o tridimensional permitiendo analizar en profundidad los cambios morfológicos observados en los organismos (Bookstein, 1982). Las técnicas de MG se basan en el estudio de la

variación de las coordenadas cartesianas de puntos anatómicos (*landmarks*), los cuales deben representar la forma de un organismo y ser reconocibles y homólogos a través de toda la muestra en estudio (para ver una descripción detallada de esta técnica ver el Anexo A.2).

Las diferencias de forma entre las especies del género *Ctenomys* se analizaron de manera cuantitativa mediante el empleo de técnicas de morfometría geométrica. Para el estudio de la forma del cráneo y la mandíbula de *Ctenomys* vivientes y extintos se utilizaron datos de coordenadas en dos dimensiones (2D) de puntos homólogos (*landmarks*) y puntos deslizantes (*semilandmarks*) (ver Anexo A.2) que representan la forma de ambas estructuras. Para ello, estos elementos fueron fotografiados en distintas posiciones estándares (vista lateral, dorsal, ventral) y en el caso en que faltaran estructuras o estas estuvieran dañadas, se utilizó la imagen del lado contrario reflejada. Para la selección de los puntos anatómicos se tuvieron en cuenta estructuras homólogas que se corresponden a lo largo de todos los individuos en la muestra estudiada (ver Anexo A.2; Adams *et al.*, 2004). Esta selección procura capturar la variación ligada a distintos rasgos que permiten vincular a las especies a diferentes grados de especialización para la dento-excavación y la vida subterránea, así como el desarrollo de las bullas auditivas, el desarrollo de la órbita y la procumbencia de los incisivos, la altura del cuerpo mandibular y la transición entre la porción anterior horizontal del diastema y el margen anterior del alvéolo del dp4.

Las coordenadas *x*, *y* de *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitalizadas usando el software tpsDig 2.26 (Rohlf, 2016). Con el objetivo de remover diferencias en las coordenadas debido a la posición, orientación y escalado, se llevó a cabo, en tpsRelw (Rohlf, 2008, 2016), un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) (Rohlf y Slice, 1990; Mitteroecker y Gunz, 2009) sobre cada uno de los conjuntos de configuraciones correspondientes a las distintas vistas de cráneo y de mandíbula. El deslizado de *semilandmarks* representa una extensión del AGP: luego de remover la variación que no corresponde a forma, los *semilandmarks* son alineados para remover variación tangencial a la curva representada. Para este procedimiento se utilizó el criterio de energía de doblamiento mínima (*minimum bending energy*) (Bookstein, 1997; Bookstein *et al.*, 2002; Mitteroecker y Gunz, 2009). A su vez, se obtuvo el tamaño del centroide (*centroid size* o CS; la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de todos los *landmarks* al centroide de la configuración) del cráneo y la mandíbula como un estimador del tamaño. Las coordenadas de Procrustes obtenidas para cada especie fueron promediadas y estos promedios fueron utilizados en análisis subsecuentes.

La variación de forma representada por las coordenadas de Procrustes fue analizada mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). Los componentes principales (CP) resumen y describen las principales tendencias en la variación de la forma del cráneo y de la mandíbula, y facilitan la visualización del ordenamiento de la forma en un morfoespacio de menor dimensión que el espacio de forma original. Para cada uno de los conjuntos de datos, se llevaron a cabo ACP para las configuraciones individuales y para las configuraciones promedio de cada especie. Las diferencias de forma fueron descritas en términos de la variación de grillas de deformación (Bookstein, 1991).

En todo estudio de morfometría, sea basado en medidas lineales o datos de morfometría geométrica, el tamaño debe ser considerado como una fuente de variabilidad, ya que está directamente relacionada con el crecimiento individual por un efecto alométrico. Debido a que las especies de *Ctenomys* muestran gran variación en el tamaño (Medina *et al.*, 2007), este se tuvo en cuenta ya que puede generar un efecto alométrico sobre la forma (Lleonart *et al.*, 2000; Gayon, 2000). Por lo tanto, el análisis de alometrías permite identificar estos cambios de forma que están vinculados con el cambio de tamaño. La influencia del tamaño (efecto alométrico; Vassallo y Mora, 2007; García Esponda *et al.*, 2009; Verzi *et al.*, 2010b; Borges *et al.*, 2017) sobre la variación de forma a lo largo de las coordenadas de Procrustes fue estimada a través de regresiones ordinarias de mínimos cuadrados (*ordinary least square regressions*) entre el componente alométrico de forma (CAF) y el log10 del tamaño del centroide. El CAF representa la dirección del cambio de forma entre las especies cuando el tamaño se incrementa (Mitteroecker *et al.*, 2004; Drake y Klingenberg, 2008). El componente no alométrico de la variación de la forma se analizó a través de un ACP de los residuales del análisis de regresión (Componente Residual de Forma, CRF, Mitteroecker *et al.*, 2004). Estos análisis fueron realizados para todos los conjuntos de datos, sin embargo, solo se muestran los resultados en donde la influencia del tamaño sobre la forma fue alta, siendo mayor al 10%.

Los conjuntos de datos incluyeron las vistas laterales de cráneo y mandíbula, vista ventral de cráneo y vista dorsal de mandíbula solo con especies vivientes; y otros dos incluyendo vista ventral de cráneo y lateral de mandíbula para especies vivientes y extintas.

Para el cráneo de especies vivientes, las coordenadas en 2D se capturaron sobre imágenes digitales en vista ventral y lateral del lado izquierdo, en caso de que faltara o presentara estructuras dañadas, se utilizó la imagen reflejada del costado derecho. Se seleccionaron 24 *landmarks* y 29 *semilandmarks* para representar la geometría del cráneo en vista ventral (Figura A6 en Apéndice

17.1). Para el cráneo en vista lateral se seleccionaron 28 *landmarks* y 26 *semilandmarks* (Figura A7 en Apéndice 17.2).

Para la mandíbula de especies vivientes, las coordenadas en 2D se capturaron sobre imágenes digitales en vista dorsal y de la hemimandíbula izquierda; en caso en que faltara o presentara estructuras dañadas, se utilizó la imagen reflejada de la hemimandíbula derecha. Se seleccionaron 8 *landmarks* y 13 *semilandmarks* para representar la forma de la mandíbula en vista dorsal (Figura A9 en Apéndice 17.4). Para el análisis de la mandíbula en vista lateral se utilizaron 17 *landmarks* y 28 *semilandmarks* (Figura A8 en Apéndice 17.3).

Dado que la mayoría de los materiales fósiles de *Ctenomys* son fragmentarios, se optó por realizar un estudio de la variación de forma del cráneo anterior para poder incluir la mayor cantidad de especies extintas posible. Se seleccionó la vista ventral de esta región para representar el rostro (premaxilar) y el paladar posterior (maxilar y palatino) mediante una configuración de 11 *landmarks* y 6 *semilandmarks* (Figura A10 en Apéndice 17.5).

Para el estudio comparativo de la forma de la mandíbula de fósiles y actuales, y para poder incluir la mayor cantidad de especies extintas posibles, se seleccionaron los materiales fósiles que conservan las estructuras desde el margen alveolar del incisivo hasta la base del proceso coronoides y el origen de la cresta masetérica. Para representar la forma de esta porción de la mandíbula se seleccionó un subconjunto de 7 *landmarks* y 13 *semilandmarks* del conjunto utilizado con las especies vivientes (Figura A11 en Apéndice 17.6).

El dimorfismo sexual no fue evaluado en estos análisis, sino que el objetivo principal fue analizar los patrones a nivel de especie y esencialmente a niveles superiores (clados).

La variación de forma observada en los análisis morfo-geométricos brinda información tanto sistemática como morfo-funcional. Si bien en este trabajo de tesis no tiene como objetivo un análisis morfo-funcional, de todos modos, a partir de los resultados de forma se discuten algunos aspectos primarios de la morfología masticatoria vinculados esencialmente a las estrategias excavatorias. Para esto se sigue el siguiente esquema: La fuerza producida en el extremo de los incisivos (F_o) es proporcional al producto de la fuerza aplicada a nivel muscular (F_i) por el cociente entre el brazo de palanca comprendido entre la unión cráneo mandibular y la resultante muscular (B_i) y aquél desarrollado entre esta última unión y los incisivos (B_e): $F_o = F_i \cdot B_i/B_e$ (Lessa, 1990; Stein, 2000). Un incremento en la fuerza de mordida puede lograrse: 1 por aumento de la fuerza muscular (+ F_i); estimadores de esta fuerza muscular son el ancho cigomático y el de la mandíbula que implican mayores masas musculares; 2 por acercamiento de dicha fuerza a los incisivos (+ L_i);

esto es estimado en la forma a partir de la posición relativa de las áreas de inserción muscular (en este caso región masetérica) respecto de la unión cráneo-mandibular y el extremo del incisivo. 3 por acortamiento del cráneo y mandíbula (entre la unión cráneo-mandibular y el extremo de los incisivos) (-Lo) (Lessa, 1990) (ver Figura 4).

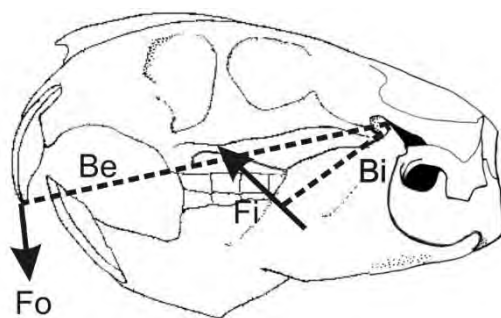


Figura 4. Brazos de palanca y fuerzas implicadas durante el cierre de la mandíbula.

2.4.2 Filomorfoespacios

Para explorar la distribución filogenética de la variación morfológica representada por las configuraciones promedio por especie, la filogenia fue proyectada dentro del espacio de forma y las ramas de la filogenia fueron conectadas para obtener los filomorfoespacios (*phylomorphospaces*; Klingenberg y Ekau, 1996; Rohlf, 2002; Sidlauskas, 2008; Gidaszewski *et al.*, 2009; Klingenberg y Gidaszewski, 2010; Figueirido, *et al.*, 2010, 2013; Klingenberg *et al.*, 2012). Este enfoque permitió explorar las trayectorias evolutivas de la forma hacia distintas morfologías, en este caso las relacionadas con estrategias de excavación (Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017). Estos análisis fueron realizados usando el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

2.4.3 Señal filogenética y largo de árbol

Se analizó la existencia de señal filogenética en los datos de morfometría geométrica mediante el cálculo del estadístico K multivariado (Kmult; Adams, 2014; Ver Anexo A.4). Se calculó este valor sobre todos los Componentes Principales de cada uno de los conjuntos de datos. Este cálculo se realizó en el paquete Geomorph v3.0.5 (Adams *et al.*, 2017) para R 3.6.3 (R Development Core Team, 2019).

El valor de largo de árbol se obtuvo a partir del mapeo de la estructura filogenética sobre el espacio de forma (o filomorfoespacios) en el programa MorphoJ.

2.4.4 Mapeos sobre la estructura filogenética

Con el objetivo de analizar la asociación entre los patrones de variación morfológica cráneo-mandibular y de tamaño (estimado como CS, ver sección 2.4.1.2) con la historia filogenética, se mapearon estas variables sobre la filogenia de extremos calibrados (*tip-dating*; ver sección 2.3.5.2). Este método permite estimar los estados ancestrales de los caracteres sin utilizar la información del registro fósil mediante un procedimiento basado en probabilidades máximas (*maximum likelihood*), que asume que los caracteres evolucionan bajo un modelo de Movimiento Browniano (MB). De esta manera, se espera que dos especies sean diferentes entre sí en proporción al tiempo transcurrido desde su ancestro común más reciente (Felsenstein, 1985a). Es una herramienta adecuada para formular nuevas hipótesis sobre las formas pasadas de *Ctenomys*, parcialmente verificables con el registro fósil conocido ya que este provee información directa sobre el momento (geológico) en el que los patrones globales de diferenciación morfológica pueden haberse establecido. Estos análisis se llevaron a cabo a través del paquete *phytools* v0.7-20 (Revell, 2020) para R 3.6.3 (R Development Core Team, 2019).

2.4.4.1 Datos morfológicos

Las variables de forma que se mapearon fueron la coordenada de cada especie sobre el CP1 (*PCscores*) de cada análisis de componentes principales sobre las configuraciones de todas las vistas analizadas de cráneo (lateral y ventral) y mandíbula (lateral y dorsal).

2.4.4.2 Tamaño

Para cada configuración la variable de tamaño que se mapeó fue el Log10 CS promedio de cada especie.

2.4.5 Relación de forma y tamaño con variables ecológicas

2.4.5.1 PGLS (*Phylogenetic Generalized Least Squares regression analyses*)

Se analizó la relación entre la forma (datos de morfometría geométrica; *PCscores*), el tamaño (medido como Log10 CS) y las variables ecológicas potencialmente explicativas de la forma (cobertura vegetal, densidad aparente del suelo y precipitación media anual), a través del análisis de modelos de regresión generalizados filogenéticos o PGLS (*Phylogenetic Generalized Least Squares*; Martins y Hansen, 1997) los cuales tienen en cuenta la estructura filogenética (Ver Anexo A.5 para una explicación del método). Para los datos de forma de cada una de las vistas propuestas

para morfometría geométrica se analizaron los primeros 3 y 10 componentes principales que explican entre el 60 y 90% de la variación total. Estos análisis fueron llevados a cabo con el paquete v.1.0.1 Caper de R (Orme *et al.*, 2011).

La variable de cobertura de vegetación fue construida a partir de los mapas de densidad de vegetación verde de la Tierra descargados del sitio web de la NASA https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=MOD_NDVI_M. Para los análisis se calcularon los valores medios del Índice de Diferencia Normalizada de Vegetación (NDVI; *Normalized Difference Vegetation Index*; Tabla A7 en Apéndice 18) para el área o los puntos geográficos de distribución de cada especie (Bidau, 2015).

La densidad aparente (*Bulk Density*) se eligió como una medida de compactación del suelo porque tiene una relación directa con la dureza del suelo, ya que los suelos más compactos tienen una mayor densidad (Freddi *et al.*, 2007; Reinert *et al.*, 2008; Gubiani *et al.*, 2014). Los datos obtenidos de la página <http://soilgrids.org> para cada una de las especies fueron tomados en su localidad tipo (Bidau, 2015; Tabla A8 en Apéndice 19).

Los datos de precipitación media anual para la localidad tipo de cada especie (Bidau, 2015), fueron obtenidos de la base de datos de Hijmans *et al.* (2005; Tabla A9 en Apéndice 20).

2.4.5.2 Señal filogenética de las variables

Se estimó la señal filogenética de las variables potencialmente predictoras de la variación de forma mediante el cálculo del estadístico *K* multivariado (*Kmult*; Adams, 2014).

2.4.6 Disparidad (Índice de Foote)

Se comparó el rango de variación morfológica de los ocho grupos de especies reconocidos dentro del género por Parada *et al.* (2011 y referencias citadas allí), el grupo *leucodon* reconocido por De Santi *et al.* (2020) y un agrupamiento tratado en esta tesis como *eastern* (parcialmente recuperado por Mascheretti *et al.*, 2000; grupo oriental *sensu* Contreras y Bidau, 1999), a través del cálculo de la medida de disparidad de Foote (Foote, 1993). Por otro lado, se hizo un segundo análisis considerando, además de las especies vivientes, las especies extintas reconocidas dentro de algunos de los grupos. Para ambos análisis, este valor fue calculado utilizando las coordenadas de Procrustes promedio por especie. Se empleó la función *morphol.disparity* del paquete Geomorph 3.2.1 (Adams *et al.*, 2020) para R 3.6.2 (R Development Core Team, 2019).

2.5 Tasas evolutivas y Modelos evolutivos

Dentro de morfologías que pueden considerarse homogéneas (cráneos y mandíbulas robustos, con áreas de origen e inserción musculares amplias y bien marcadas; e.g. Morgan *et al.*, 2017), las especies de *Ctenomys* muestran variaciones vinculadas a las diferentes estrategias utilizadas durante la excavación (brazos vs. dientes como herramienta principal; e.g. Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017; Vassallo *et al.*, 2021). En un clado tan especioso como lo es este género, analizar las dinámicas evolutivas en un marco filogenético es esencial para entender cuál es la relación entre su evolución morfológica y los patrones de diversificación. Además de evaluar los patrones filogenéticos, siguiendo las metodologías propuestas en apartados previos, se realizaron estudios para evaluar la dinámica y los procesos involucrados en la evolución morfológica de *Ctenomys*.

Primero, se estimaron las tasas evolutivas de cambios en la forma y en el tamaño, lo que permite describir las dinámicas evolutivas del clado a través del tiempo (Adams *et al.*, 2009; Rabosky, 2014). Por otro lado, se evaluaron diferentes modelos evolutivos para investigar los posibles procesos (por ejemplo, selección natural o deriva) involucrados en la evolución fenotípica a través de la historia de *Ctenomys* (Felsenstein, 1985a; Butler y King, 2004; Harmon *et al.*, 2010).

Para los análisis de tasas, realizados para cada una de las vistas del cráneo y de la mandíbula, se usó la coordenada de cada especie sobre el CP1 (*PCscores*) y el Log10 del tamaño del centroide. Para el cálculo de los modelos evolutivos se utilizaron las matrices de datos de forma (*PCscores*) representados en los ACP para las vistas de cráneo y mandíbula analizadas.

Para cada uno de estos análisis se usó la filogenia bayesiana de extremos calibrados o *tip-dating* (ver sección 2.3.5.2). Se realizaron análisis considerando exclusivamente las especies vivientes de la filogenia y, por otro lado, las especies vivientes y extintas, restringidas a las especies consideradas en cada análisis de morfometría geométrica (Tabla A10 en Apéndice 21).

2.5.1 Tasas evolutivas

Para analizar las tasas de evolución de la forma se usó el programa BAMM (*Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures*) v2.5.0 (Rabosky, 2014) y el paquete “BAMMtools” (Rabosky *et al.*, 2014) para R 3.6.2 (R Development Core Team, 2019).

Se usó la función *trait* de BAMM, la cual permite inferir las tasas de evolución de la forma y los cambios de tasa a lo largo de las ramas de la filogenia. BAMM supone que la distribución de

un rasgo a lo largo de un árbol filogenético refleja una heterogeneidad en los regímenes evolutivos, siendo estos compartidos por especies de un mismo clado pero distintos entre clados. Esos regímenes evolutivos ocurren a través de la filogenia bajo un proceso compuesto de Poisson, que se define por ser estocástico y ocurrir mediante saltos aleatorios en el tiempo y en magnitud. BAMM utiliza la técnica de Monte Carlo vía Cadenas de Markov con salto reversible (*reversible jump MCMC*, rjMCMC) para explorar todos los posibles regímenes evolutivos y encontrar el/los que mejor explique/n la distribución de un rasgo sobre la filogenia (Rabosky, 2014; Rabosky *et al.*, 2014). El análisis involucró una corrida de rjMCMC con 50.000.000 generaciones, pero se tomó una muestra cada 5.000 generaciones y se consideró un *burnin* de 20% (esto es, se descartaron los primeros árboles resultantes de la corrida que cubran ese porcentaje).

Luego de realizar las corridas en BAMM, una para cada una de las vistas del cráneo y de la mandíbula, los archivos resultantes se analizaron en BAMMtools. De manera resumida, se recuperó la configuración del régimen evolutivo con la mayor probabilidad posterior a través de la función *getBestShiftConfiguration*. Esta se representó como un diagrama que representa la filogenia analizada con sus ramas coloreadas para reflejar las tasas instantáneas de cambio (*phylorate plots*). Diagramas de tipo *phylorate plots* muestran las tasas de especiación (colores azules = lento, rojos = rápido) a lo largo de cada rama de la filogenia. Cada sección de color único de una rama representa la media de la densidad posterior marginal de las tasas de especiación en un segmento localizado de un árbol filogenético. Los círculos o puntos sobre las filogenias representados en las figuras muestran la posición donde ocurren los cambios de régimen macroevolutivos presentes en cada muestra.

Se graficaron las tasas acumulativas a través del tiempo (desde el origen del linaje *Ctenomys*) mediante *Rate-Through-Time plots*, para todo el clado *Ctenomys* y los clados internos. En estos gráficos, las porciones sombreadas denotan las regiones creíbles bayesianas del 10% al 90% en la distribución de las tasas en cualquier momento.

La medida en que las especies comparten dinámicas macroevolutivas se analizó a partir de un análisis gráfico de cohortes. Una "cohorte macroevolutiva" es un conjunto de taxones que comparten un conjunto común de parámetros de tasas macroevolutivas, es decir, la misma dinámica de tasas evolutivas (Shi y Rabosky, 2015). En estos gráficos, la filogenia se traza como referencia en los márgenes izquierdo y superior de la figura. Para leer este diagrama, se traza una línea imaginaria entre dos puntas del árbol; el color de la matriz en su intersección es la probabilidad de que esos taxones compartan una dinámica de tasa común. Los pares de especies que comparten una

dinámica de tasa común tienen colores de matriz de cohorte rojos y las especies con dinámica macroevolutiva desacoplada tienen colores de matriz de cohorte azul.

2.5.2 Modelos evolutivos

Para evaluar si los patrones de variación cráneo-mandibular en el género *Ctenomys* se explican por evolución meramente neutral durante el proceso de ramificación filogenética o si son el resultado de procesos selectivos, se analizó el ajuste de modelos evolutivos estocásticos (MB, Movimiento Browniano) y determinísticos (EB, *Early Burst*; OU, Ornstein-Uhlenbeck) sobre los datos de forma representados en los ACP de especies vivientes y de especies vivientes y extintas en conjunto. El modelo MB asume que los rasgos cambian de manera gradual, continua y de forma independiente unos de otros (Felsenstein, 1985a). El modelo EB asume que la evolución es más rápida al principio de la historia de un clado pero se ralentiza a través del tiempo (Harmon *et al.*, 2010). En los modelos OU, la selección natural define uno o varios picos adaptativos fenotípicos en un paisaje macroevolutivo (Butler y King, 2004). Para estimar el ajuste de estos modelos evolutivos se usó un marco de verosimilitud penalizada o *penalized likelihood* (PL) desarrollada por Clavel *et al.* (2019). Los análisis se realizaron utilizando los paquetes RPANDA v. 1.6 (Morlon *et al.*, 2016) y mvMORPH v. 1.1.1 (Clavel *et al.*, 2019) para R 3.6.2 (R Development Core Team, 2019).

2.6 Abreviaturas utilizadas en la tesis

2.6.1 Dentarias (Figuras A1, A2 y A3 en Apéndice 3)

- I1/i1 Incisivo superior/inferior
- DP4/dp4 cuarto premolar deciduo superior/inferior
- M1/m1 primer molar superior/inferior
- M2/m2 segundo molar superior/inferior
- M3/m3 tercer molar superior/inferior

2.6.2 Osteología cráneo-mandibular (Figuras A1, A2, A3 y A4 en Apéndice 3)

- Ae, hueso aliesfenoides
- aI1, alvéolo del incisivo superior
- ai1, alvéolo del incisivo inferior
- aM1, alvéolo del primer molar superior

- aM2, alvéolo del segundo molar superior
- aM3, alvéolo del tercer molar superior
- adp4, alvéolo del cuarto premolar deciduo inferior
- am1, alvéolo del primer molar inferior
- am2, alvéolo del segundo molar inferior
- am3, alvéolo del tercer molar inferior
- aes, apófisis estilar
- ac, arco cigomático
- apa, apófisis paraorbitaria
- apl, apófisis lateral del proceso postcondilar
- Ba, bulla auditiva
- bant, barra anteorbitaria
- Be, basiesfenoides
- Bo, basioccipital
- cae, canal aliesfenoideo
- ce, cemento
- cl, cresta lateral
- cla, conducto lacrimal
- cm, cresta masetérica
- cmand, cresta mandibular
- cmy, cresta masetérica del yugal
- cn, cresta nual (Wible *et al.*, 2005; = cresta lambdoidea)
- cnl, canal nasolacrimal
- co, cóndilo occipital
- cp, crestas del paladar (Verzi y Lezcano, 1996; = margen medial de las fosas maxilares)
- cro, cresta occipital
- cs, cresta sagital
- con, cóndilo
- D, dentario
- dsy, depresión suborbitaria del yugal

- Es, escamoso
- esi, escotadura sigmoidea inferior
- ess, escotadura sigmoidea superior
- expes, expansión posterior del escamoso
- exp, expansión orbitaria del maxilar
- fb, foramen buccinador
- fe, foramen etmoideo
- fea, foramen/fisura esfenopalatino anterior
- fep, foramen/fisura esfenopalatino posterior
- fes, foramen estilomastoideo
- fexp, foramen de exposición
- fg, fosa glenoidea
- fin, foramen incisivo
- fio, foramen infraorbital
- fip, foramen interpremaxilar
- fl, foramen lacerado
- fla, foramen lacrimal
- fm, foramen magnum
- fma, fosa masetérica
- fman, foramen mandibular
- fme, fosa mesopterigoidea
- fmr, fosa masetérica rostral
- fms, foramen masticatorio
- fmy, fosa masetérica del yugal
- fo, foramen oval
- fop, foramen óptico
- fot, fosa orbitotemporal
- fpg, foramen posglenoideo
- fpm, foramen palatino mayor
- Fr, frontal

- frm, fosa retromolar
- ft, fosa temporal
- fte, foramen temporal
- fy, foramen yugular
- Ip, interparietal
- la, lóbulo anterior
- Lac, lacrimal
- lm, lámina maxilar
- lo, lámina ósea para el nervio infraorbital (= canal infraorbital de Wahlert, 1985; = canal lateral para el nervio infraorbital Verzi, 2008)
- lp, lóbulo posterior
- ma, apófisis mastoidea
- mae, meato acústico externo
- mm, muesca masetérica (= nMpi, Pérez, 2010; = mmma, Arnal, 2011; = *notch for the infraorbital part of the m. zygomatico-mandibularis*, Álvarez *et al.*, 2020)
- Mx, maxilar
- Na, nasal
- Oc, occipital
- Pa, parietal
- pan, proceso angular
- Pal, palatino
- pces, proceso cigomático del escamoso
- pcor, proceso coronoides
- Pe, preesfenoides
- plso, proceso lateral del supraoccipital
- pm, proceso mentoniano
- Pmx, premaxilar
- pp, proceso paraoccipital
- pco, proceso postcondilar o postcondíleo
- ppd, proceso posterodorsal del premaxilar

- ppo, proceso postorbital
- Pt, pterigoides
- pual, puente aliesfenoideo
- pyi, proceso yugal inferior
- rca, raíz cigomática anterior
- red, raíz cigomática dorsal
- rcp, raíz cigomática posterior
- re, receso epitimpánico (bulla petrosa)
- rpmx, raíces del septo premaxilar
- sm, sutura maxilar
- smp, sutura maxilar-palatino
- spm, sutura premaxilar-maxilar
- spmx, septo premaxilar
- su, surcos incisivos
- sym, sutura yugal-maxilar
- tm, tuberosidad masetérica
- Yu, yugal

2.6.3 Otras Abreviaturas

- Fm, Formación
- Ka, Miles de años
- Ma, Millones de años
- AP, Antes del presente

CAPÍTULO 3: RESULTADOS

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

3.1 Introducción y antecedentes

El género *Ctenomys* es uno de los géneros de mamíferos más ricos en especies (Bidau, 2015; Freitas, 2016; Teta y D'Elía, 2020; D'Elía *et al.*, 2021). Presenta un registro fósil abundante, el cual comienza en el Plioceno (Verzi *et al.*, 2010a). El registro más antiguo se conoce a partir de restos provenientes de sedimentos asignados al Plioceno tardío de la Formación Uquía en el noroeste de Argentina, donde se registra la especie *Ctenomys uquiensis* Verzi *et al.* 2010. *Ctenomys chapalmalensis* (Ameghino 1908), considerada como la especie más antigua de la región pampeana (centro-este) de Argentina, procede del Pleistoceno temprano de la Formación San Andrés, que aflora en la costa bonaerense (Vucetich y Verzi, 1995; Verzi y Quintana, 2005). El registro fósil de *Ctenomys* correspondiente al Pleistoceno es muy abundante e incluye numerosas especies que fueron descriptas para Argentina, Uruguay y Bolivia (d'Orbigny y Laurillard, 1842; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1888, 1889, 1902, 1908; Rovereto, 1914; Boule y Thevenin, 1920; Rusconi, 1930, 1930a, 1931; Mones y Castiglioni, 1979; Azurduy, 2005; Lucero *et al.*, 2008; De Santi *et al.*, 2021). Algunas de las cuales fueron descriptas sobre la base de materiales muy fragmentarios. Solo un porcentaje menor de las especies nominales fueron revisadas recientemente a fin de clarificar su estatus sistemático (Massoia, 1990; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi, 2002; Verzi *et al.*, 2004; Verzi y Quintana, 2005), y la mayoría de ellas se las conoce a partir de sus descripciones originales o de revisiones publicadas entre fines del siglo XIX y principios del XX (Ameghino, 1889; Rusconi, 1931).

A excepción de unos pocos materiales tratados recientemente (Pardiñas, 2001; Quintana, 2004; Chan *et al.*, 2005; Hadler *et al.*, 2008; Santiago *et al.*, 2016; Pardiñas *et al.*, 2020; De Santi *et al.*, 2020) existen numerosos materiales recuperados de depósitos asignados al Pleistoceno tardío y Holoceno que todavía no han sido estudiados a nivel específico y que podrían involucrar especies extintas aún no descriptas (Neme *et al.*, 2002; Andrade y Teta, 2003; Cabrera Pérez, 2005; Fernández *et al.*, 2009, 2019; Salemme *et al.*, 2012; Cornaglia Fernández, 2013; Luna y Cruz, 2014; López *et al.*, 2016; Tammone *et al.*, 2017; De Santi *et al.*, 2018).

Rusconi (1931) indicó a Alcides d'Orbigny como el primer naturalista en coleccionar un material fósil de *Ctenomys* proveniente del río Paraná en la localidad de San Nicolás de los Arroyos,

provincia de Buenos Aires, Argentina (d'Orbigny y Laurillard, 1842; ver Mones, 1985), sobre el cual funda la especie *Ctenomys bonariensis*, transformándose así en la primera especie extinta del género en ser descripta. Posteriormente, se nominaron cuatro especies que tienen estatus de *nomen nudum* (ver Mones, 1986) ya que en los trabajos originales no se provee una descripción o ilustraciones de los materiales sobre los cuales fueron fundadas. Estas son *Ctenomys megacephalus* Bravard 1857, *Ctenomys minus* Bravard 1857, *Ctenomys minor* Bravard 1857.y *Ctenomys mesorhinus* Mones y Castiglioni 1979.

Tabla 1. Especies extintas de *Ctenomys* siguiendo un orden cronológico según su año de publicación de su descripción original.

Especies válidas (incluyendo nombres disponibles*) y sinónimos		Especies válidas (incluyendo nombres disponibles*) y sinónimos	
1	<i>Ctenomys bonariensis</i> d'Orbigny y Laurillard 1842	14	<i>Ctenomys cotocaensis</i> Azurduy 2005
2	<i>Ctenomys latidens</i> Gervais y Ameghino 1880	15	<i>Ctenomys thomasi</i> Lucero <i>et al.</i> 2008
	<i>Ctenomys dasseni</i> Rusconi 1931	16	<i>Ctenomys uquiensis</i> Verzi <i>et al.</i> 2010
	<i>Ctenomys intermedius</i> Rusconi 1931	17	<i>Ctenomys viarapaensis</i> De Santi <i>et al.</i> 2020
3	<i>Ctenomys magellanicus fossilis</i> Ameghino 1889*	18	<i>Ctenomys rusconii</i> De Santi <i>et al.</i> 2021
4	<i>Ctenomys lujanensis</i> Ameghino 1889*	19	<i>Ctenomys</i> sp. nov. A
5	<i>Ctenomys subassentiens</i> Ameghino 1902	20	<i>Ctenomys</i> sp. nov. B
6	<i>Ctenomys subquadratus</i> Ameghino 1902	21	<i>Ctenomys</i> sp. nov. C
7	<i>Ctenomys brachyrhinus</i> Ameghino 1902	<i>Nomen nudum</i>	
8	<i>Ctenomys chapalmalensis</i> (Ameghino 1908)	<i>Ctenomys megacephalus</i> Bravard 1857	
9	<i>Ctenomys ameghinoi</i> Rusconi 1930	<i>Ctenomys minus</i> Bravard 1857	
10	<i>Ctenomys kraglievichi</i> (Rusconi 1930)	<i>Ctenomys minor</i> Ameghino 1889	
	<i>Ctenomys dasseni longirostris</i> Rusconi 1931	<i>Ctenomys mesorhinus</i> Mones y Castiglioni 1979	
	<i>Ctenomys intermedius tandilensis</i> Rusconi 1931	Especies excluidas del género	
	<i>Ctenomys magnus</i> Rusconi 1931	<i>Ctenomys priscus</i> Owen en Pictet 1844	
	<i>Ctenomys praderii</i> Mones y Castiglioni 1979	<i>Ctenomys antiqus</i> Owen 1845	
11	<i>Ctenomys orthognathus</i> Rusconi 1931	<i>Ctenomys formosus</i> Moreno 1888	
12	<i>Ctenomys tandilensis</i> Rusconi 1931	<i>Ctenomys</i> (P.) <i>cordubensis</i> Castellanos 1958	
13	<i>Ctenomys</i> cf. <i>robustus</i> Casamiquela 1970*	<i>Ctenomys</i> (P.) <i>brocherense</i> Cruz <i>et al.</i> 2017	

A continuación, se ofrece una diagnosis ampliada o enmendada, así como una descripción de cada una de las especies extintas de *Ctenomys* consideradas válidas; asimismo, se comentan aquellos nombres considerados disponibles, y las especies cuyo estatus taxonómico es *nomen nudum* (Tabla 1). Los caracteres descriptos pueden ser exclusivos y/o compartidos asumiendo el valor diagnóstico de su combinación. Las especies fueron tratadas siguiendo un orden cronológico decreciente del año de publicación de su descripción original.

3.2 Sistemática paleontológica

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Suborden HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855

Infraorden HYSTRICOGNATHI Brandt, 1855

Superfamilia OCTODONTOIDEA Simpson, 1945

Familia Ctenomyidae Lesson, 1842

Género *Ctenomys* Blainville, 1826

1826. *Orycteromys* Blainville: 63.

1826. *Ctenomys* Blainville: 64.

1827. *Ratton* Brants: 187.

1829. *Spalax* Fischer: 300.

1830. *Georychus* Lichtenstein: 31.

1916. *Haptomys* Thomas: 305.

1946. *Chacomys* Osgood: 47.

Especie tipo: *Ctenomys brasiliensis* Blainville, 1826.

Especies incluidas: 64 especies vivientes (Freitas 2016; Teta y D'Elía, 2020; D'Elía *et al.* 2021) y 21 especies extintas (Tabla 1, Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Plioceno tardío – Reciente. El género está presente en el centro-sur de América del Sur, en Argentina, Chile, Uruguay, Paraguay, sur de Brasil, Bolivia y Perú (Gardner *et al.*, 2014; Bidau, 2015; Freitas, 2016).

Ctenomys bonariensis d'Orbigny y Laurillard 1842

Figura 5; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1842. *Ctenomys bonariensis* d'Orbigny y Laurillard: página 142, Lámina IX, figuras 7 y 8.

Holotipo: MNHNP PAM-292, parte anterior de una mandíbula, con ambos incisivos, dp4-m1 de ambos lados y el origen de la cresta masetérica derecha. Esta especie solo se conoce por este material.

Material asignado: Solo el holotipo (aquí revisado a través del calcotipo MNHN 891 y las figuras originales de d'Orbigny y Laurillard, 1842: Lámina IX, figuras 7 y 8).

Distribución cronológica y geográfica: “*San-Nicolas, sur les rives du Parana*” (d'Orbigny y Laurillard, 1842: 142). Margen del río Paraná, San Nicolás de los Arroyos, provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno superior, Piso/Edad Lujanense; Mones, 1985).

Diagnosis enmendada: Diastema corto y sub-horizontal; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; proceso mentoniano sobrepasando el alvéolo del dp4; origen de la cresta masetérica de nacimiento abrupto dirigido lateralmente y expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral.

Descripción: **MANDIBULA**.- La mandíbula presenta un diastema corto y de posición sub-horizontal. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente, semejante a lo que se observa en *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. El proceso mentoniano es posterior al nivel marcado por el límite posterior del dp4 como en el resto de las especies vivientes y extintas analizadas, excepto por *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. rusconii*. Este proceso, en el calcotipo MNHN 891, está desarrollado y se observa en vista lateral, como en las especies *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. De acuerdo a la ilustración de d'Orbigny y Laurillard (1842; Lámina IX, figuras 7 y 8), en vista dorsal la cresta masetérica muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente, para luego expandirse gradualmente en sentido póstero-lateral al igual que en las especies modernas del género.

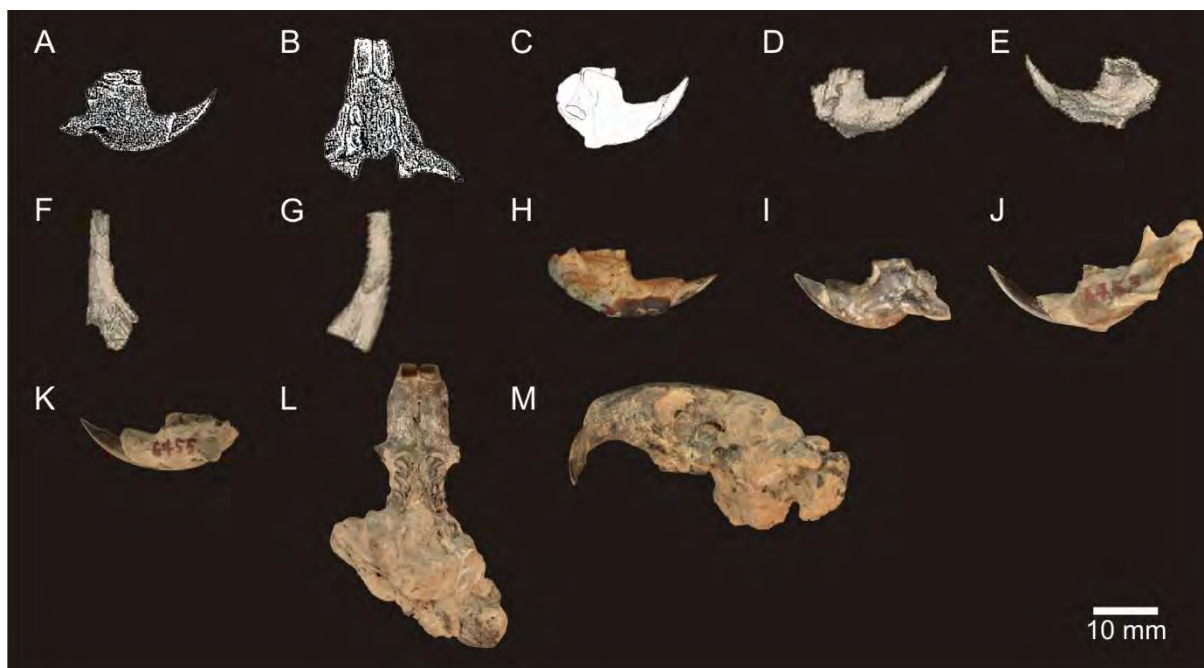


Figura 5. *Ctenomys bonariensis* d’Orbigny y Laurillard (1842). A-B, Ilustración original de la parte anterior de la mandíbula MNHNP PAM-292 (holotipo) (modificado de d’Orbigny y Laurillard, 1842); A, Vista lateral del lado derecho; B, vista dorsal. C, Ilustración del calco MNHN 891 del holotipo MNHNP PAM-292. D-G, Ilustración original de la hemimandíbula derecha asignada por Ameghino (1889) a *Ctenomys bonaerensis* (modificado de Ameghino, 1889: Lámina VI, figuras 18, 18a, 18b y 18c); D, vista lateral; E, vista medial; F, vista dorsal; G, vista ventral. H-M, Ejemplares asignados por Rusconi (1931) a *Ctenomys bonaerensis*; H, vista lateral de la hemimandíbula derecha MACN 5412; I, vista lateral de la hemimandíbula izquierda MACN 6047; J, vista lateral de hemimandíbula izquierda MACN 6453; K, vista lateral de hemimandíbula izquierda MACN 6455; L, vista ventral y M, vista lateral de la porción de cráneo MACN 257.

Comentarios: Especie descrita por d’Orbigny y Laurillard (1842) sobre la base de un fragmento mandibular proveniente de la ribera del río Paraná, en la localidad de San Nicolás (Figura 54). Los autores comentaron que el fragmento mandibular era insuficiente para dilucidar si *C. bonariensis* es una especie diferente de las especies actuales. En la lámina original de d’Orbigny y Laurillard aparece identificado como “*Ctenomys Bonariemis*” (ver Mones, 1985, 1986). Mones (1985) revisó el material MNHNP PAM-292 sobre el cual d’Orbigny y Laurillard (1842) fundaron la especie y lo designó como holotipo (por monotipia, ICZN Artículo 73.1.2). Mones hizo una descripción del resto y comentó que el material ya no presentaba la cresta masetéica tal como se observa en la figura original de d’Orbigny y Laurillard (1842). El calcotipo (MNHN 891), utilizado aquí para su estudio, carece de la misma. Además, este autor propone que la antigüedad y procedencia del material es Pleistoceno superior (tardío), Piso/Edad Lujanense y lo ubica en el margen del río

Paraná en la localidad de San Nicolás de los Arroyos (provincia de Buenos Aires, Argentina; Mones, 1985).

Ameghino (1889) trató la especie de d'Orbigny y Laurillard (1842) y la mencionó como *Ctenomys bonaërensis*. Además, este autor asignó a esta especie un material procedente de las excavaciones del Puerto de La Plata (Lámina VI, figuras 18, 18a, 18b y 18c; Figura 5 D-G). El autor menciona, junto al fragmento recolectado del Puerto de La Plata, la procedencia estratigráfica como: “*Piso Ensenadense de la Formación Pampeana (Plioceno inferior)*” (Ameghino, 1889: 155).

Rusconi (1931) asignó más materiales a esta especie, procedentes de diferentes localidades de las provincias de Buenos Aires y Santa Fe, mencionándola como *Ctenomys bonaerensis*. Cuatro hemimandíbulas (MACN 5412, MACN 6047, MACN 6453 y MACN 6455; Figura 5 H-M; ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2). Un resto de cráneo parcialmente completo (MACN 257; Figura 5 L, M), asignado tentativamente al Piso/Edad Ensenadense por este autor, aunque afirma que la procedencia de este material no se conoce. El material MACN 8841 descrito por Rusconi (1931: 136) como “Porción craneana existente desde el premaxilar hasta el nivel del último molar; faltan todos sus dientes a excepción del incisivo del lado derecho” no pudo ser encontrado; en su lugar, existe un fragmento de incisivo con este mismo número de colección (Apéndice 2).

Los materiales referidos por Ameghino (1889) y Rusconi (1931) fueron colectados en distintas localidades de la provincia de Buenos Aires y Santa Fe. Dado que el holotipo de esta especie no preserva suficientes rasgos diagnósticos, no es posible evaluar si los materiales publicados por Ameghino (1889) y Rusconi (1931) pertenecen a esta especie. Si eventualmente pudiese demostrarse que pertenecen a una especie diferente, el nombre *C. bonaerensis* representaría un nombre disponible. Por lo tanto, *Ctenomys bonariensis* d'Orbigny y Laurillard, 1842 posee al momento un estatus taxonómico de nombre válido, aunque se necesitan más comparaciones a través del hallazgo de nuevos materiales más completos para determinar si la entidad aquí tratada pertenece a alguna de las especies del género.

Ctenomys megacephalus Bravard 1857 (*nomen nudum*)

1857. *Ctenomys megacephalus* Bravard: página 16.

Comentarios: Esta especie fue nominada por Bravard (1857: 16), pero sin una descripción ni ilustración de la misma, así como tampoco una referencia a los materiales sobre los que está basada, por lo que posee estatus de *nomen nudum*. Este estatus es indicado por Ameghino (1889: 156).

Ctenomys minus Bravard 1857 (*nomen nudum*)

1857. *Ctenomys minus* Bravard: página 16.

Comentarios: Al igual que en la previa, Bravard (1857: 16) no brindó una descripción o ilustración de esta especie, así como tampoco una referencia a los materiales sobre los que está basada por lo que posee estatus de *nomen nudum*.

Ctenomys latidens Gervais y Ameghino 1880

Figuras 6, 7 y 8; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1880. *Ctenomys latidens* Gervais y Ameghino: página 68.

1931. *Ctenomys latidens* Rusconi: página 136.

1931. *Ctenomys dasseni* Rusconi: páginas 219–222, figuras 5 y 6.

1931. *Ctenomys intermedius* Rusconi: páginas 223–225, figura 9.

Holotipo: MNHNP PAM-279, hemimandíbula derecha conservando el cuerpo mandibular, la cresta masetérica, el cóndilo, dp4–m2 y el incisivo. Proceso coronoides y m3 ausentes (revisado a través del calcotipo MLP 93-XII-15-1).

Materiales referidos: *Restos craneanos*, MACN 1848, MACN 1850, MACN 2378, MACN 1849 (holotipo de *Ctenomys intermedius*), MACN 6498, MACN 5410, MLP 91-IV-30-35, MLP 91-IV-30-36, MLP 54-III-5-2. *Restos mandibulares*, MACN 2340, MACN 6454. *Restos craneanos y mandibulares*, PVL 739 (ex colección Rusconi 161; holotipo de *Ctenomys dasseni*) (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Provincias de Buenos Aires y Santa Fe, “*toscas del fondo del Río de la Plata, pampeano inferior*” (Ameghino, 1881: 323) (= Ensenadense, Pleistoceno inferior; ver Mones, 1994: 14). “*Olivos, cauce del Río de la Plata, Piso Ensenadense*” (Rusconi, 1931: 219). “*Olivos, Piso Ensenadense*” (Rusconi, 1931: 223). Toscas del Río de la Plata, provincia

de Buenos Aires, Argentina (Formación Ensenada, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense; >0,78 Ma; Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b, 2019; Mones, 1994; Cione y Tonni, 2005). Vieja Farola, Punta Hermengo, Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno temprano/medio, Piso/Edad Ensenadense; 0,78–0,5 Ma; Unidad D de Tonni y Fidalgo, 1982 y de Tonni *et al.*, 1996; Unidad E de Soibelzon *et al.*, 2009, 2010). Arroyo Frías, entre las localidades de Alvear y Pueblo Esther, provincia de Santa Fe, Argentina (Formación Puerto San Martín, Pleistoceno medio/tardío; 0,178–0,198 Ma; Vezzosi, 2015).

Diagnosis ampliada: Especie de *Ctenomys* de tamaño medio; diastema largo y ancho en toda su longitud; foramen interpremaxilar con rebordes marcados; raíces del septo premaxilar cortas y dorso-mediales a los márgenes laterales y anteriores de los forámenes incisivos; forámenes incisivos estrechos; bordes laterales de los forámenes incisivos sub-paralelos; fisura esfenopalatina posterior expandida dorsalmente al alvéolo del M1; techo craneano recto y descendente, no paralelo al plano oclusal de la serie molar en vista lateral; fosa temporal marcada y profunda; bulla auditiva estrecha, relativamente poco inflada, y poco tabicada. Mandíbula con cuerpo mandibular bajo; diastema largo y sub-horizontal; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; proceso mentoniano poco desarrollado, con su margen posterior por detrás del nivel del dp4; origen de la cresta masetérica al nivel del m1; cresta masetérica con nacimiento abrupto y dirigido lateralmente en su origen, expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral, sub-horizontal a descendente en vista lateral; apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar dirigida lateralmente; escotadura sigmoidea inferior muy profunda. Incisivos con la porción extra-alveolar muy desarrollada; incisivos superiores con surcos en su cara esmaltada.

Descripción: Esta especie de *Ctenomys* es de tamaño medio (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es ancho y marcadamente procumbente (Rusconi, 1931: 323–324). Los forámenes incisivos e interpremaxilar son alargados ántero-posteriormente, estrechos y unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar siempre está presente, es conspicuo y está adelantado en el rostro, como en *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar son ligeramente más cortas que en *C. kraglievichi*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. Estas se ubican dorso-medialmente a los márgenes laterales del premaxilar al igual que en *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*,

C. chapalmalensis, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. El septo premaxilar ocupa gran parte del espacio de los forámenes incisivos, los cuales son estrechos. Los márgenes de los premaxilares que delimitan los forámenes incisivos son sub-paralelos entre sí como ocurre en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis* y en la viviente *C. osvaldoreigi*. La fosa masetéica rostral, para el origen del músculo masetero medial parte infraorbital (*sensu* Woods y Howland, 1979), es marcadamente profunda y sobrepasa anteriormente la sutura premaxilo-maxilar, similar a *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis* y, en menor medida *C. kraglievichi* (Figuras. S1a- S1c).

Región cigomática.- El arco cigomático se conserva parcialmente completo en el ejemplar MACN 1849 (holotipo de *Ctenomys intermedius*) y solo la mitad anterior en el ejemplar MACN 1848 (Figura 8). La raíz cigomática anterior en vista ventral es robusta y perpendicular al eje sagital del cráneo; la tuberosidad masetéica, para el origen del músculo masetero superficial (*sensu* Woods y Howland, 1979), está bien marcada y se ubica en la mitad anterior de la raíz cigomática anterior. En vista lateral, la porción ventral de la raíz cigomática anterior es sub-horizontal. Su margen anterior se aproxima al nivel del margen anterior de la raíz cigomática dorsal, por lo que la barra anteorbitaria (desde cuya superficie se origina parte del músculo masetero medial parte cigomático-mandibular *sensu* Woods y Howland, 1979) es sub-vertical, a diferencia de lo que ocurre en la mayor parte de las especies del género (excepto *C. chapalmalensis*) en las cuales la raíz cigomática anterior se ubica más anteriormente y la barra anteorbitaria se orienta ántero-ventralmente. Esta especie carece de lámina ósea para el pasaje del nervio infraorbital (= canal infraorbital, ver Capítulo Materiales y Métodos). El arco cigomático es alto y robusto, con una marcada cresta masetéica del yugal (para el origen del músculo masetero lateral *sensu* Woods y Howland, 1979) delimitando la depresión suborbitaria del yugal y la fosa masetéica del yugal, ambas profundas. La expansión orbitaria del maxilar es pequeña, similar al resto de las especies analizadas a excepción de *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. El proceso cigomático del escamoso es corto, similar a lo que ocurre en la mayoría de las especies (excepto *C. chapalmalensis* y *Ctenomys* sp. nov. B). El lacrimal, tanto su porción facial como orbital, está bien desarrollado y sobresale dorsalmente de la barra anteorbitaria (Figura 8). El foramen infraorbital, muy amplio, es de sección sub-oval en vista anterior (Figura 8).

Región palatal.- Las crestas del paladar en su porción anterior (o margen medial de las fosas maxilares; ver capítulo Materiales y métodos) por detrás de la sutura premaxilo-maxilar están muy desarrolladas (Figura 8), de manera semejante a *C. kraglievichi*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp.

nov. A. El foramen palatino mayor se ubica al nivel de los M1, abre en el maxilar y la sutura maxilo-palatino se ubica muy próxima a él. El margen más anterior de la fosa mesopterigoidea alcanza el nivel de los M2 como en el resto de las especies analizadas, excepto por *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B. Algunos ejemplares de esta especie presentan una expansión lateral del maxilar al nivel del DP4 y es generada para soportar la base del alvéolo del incisivo superior, como ocurre en *C. subquadratus*, *C. viarapaensis* y *C. kraglievichi*. El margen anterior de las series dentarias se ubica al nivel del extremo posterior de la raíz cigomática anterior y ambas son sub-paralelas entre sí (Figura 8).

Región orbital.- La porción orbital del canal nasolacrimal se dirige medialmente; el foramen lacrimal no se preservó en ninguno de los materiales. La fisura esfenopalatina posterior se extiende dorsalmente al alvéolo del M1 (Figura 8) y finaliza al nivel de la mitad de éste. Este rasgo diferencia esta especie de *C. kraglievichi*, en la cual la fisura esfenopalatina se encuentra restringida al margen anterior del alvéolo del M1. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es pequeño y se ubica por encima de la vaina alveolar del incisivo, en contacto con ella, y anterior a la fisura esfenopalatina anterior. El foramen etmoideo es dorsal al extremo posterior de la fisura esfenopalatina posterior; este rasgo solo pudo verse en el ejemplar MACN 1849 (holotipo de *C. intermedius*). La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, similar a *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. El proceso postorbital, formado por el frontal y el escamoso, está bien diferenciado en la región más posterior del techo craneano al nivel de la órbita (Figura 8).

Región basicraneana.- Esta región se conserva parcialmente en MACN 1849 (holotipo de *C. intermedius*) (Figura 8). Los forámenes de esta región no se preservaron en ninguno de los materiales. El aliesfenoides se proyecta posteriormente y presenta un contacto estrecho con la bulla auditiva. El palatino se proyecta posteriormente pero no alcanza a contactar con el extremo anterior de la bulla auditiva. El pterigoides no se preservó en ninguno de los materiales. Existe un contacto amplio entre el basiesfenoides y la porción anterior de la bulla auditiva (Figura 8), comparable con lo que ocurre en *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y algunos ejemplares de *C. kraglievichi*. La bulla auditiva está relativamente poco inflada, pobremente tabicada y es estrecha; se extiende posteriormente sobrepasando el plano occipital. La pared anterior del meato acústico externo es poco cóncava (Figura 8).

Bóveda craneana.- Conservada parcialmente en PVL 739 (holotipo de *C. dasseni*) y MACN 1849 (holotipo de *C. intermedius*) (Figura 7 y 8). En vista lateral el techo craneano, desde los

nasales hasta los parietales, es recto y orientado posteroventralmente en relación con el plano oclusal de las series molares. Este último carácter es único de *C. latidens*. La fosa temporal, donde se origina el músculo temporal parte posterior *sensu* Woods y Howland, 1979, es muy marcada y profunda, sugiriendo la presencia de una gran masa muscular. Este carácter es similar al que se observa en *C. viarapaensis*, *C. subassentiens* y en menor medida *C. kraglievichi*. El receso epitimpánico es pequeño, similar a *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. El interparietal está presente, como en *C. chapalmalensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La apófisis mastoidea alcanza y sobrepasa el límite ventral del meato acústico externo similar a lo observado en *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis* y en las especies vivientes *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. steinbachi*, *C. erikacuellarae*, *C. bicolor* (grupo *boliviensis*), *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. pilarensis* (grupo *tucumanus*), *C. torquatus*, *C. minutus*, *C. perrensi* (grupo *torquatus*), *C. maulinus* y *C. sociabilis*. El foramen postglenoideo es amplio y la expansión posterior del escamoso es angosta (Figura 8).

Región occipital.- El plano occipital, conservado en los ejemplares MACN 1849 (holotipo de *Ctenomys intermedius*) y PVL 739 (holotipo de *Ctenomys dasseni*), se caracteriza por la presencia de la cresta lambdoidea (= cresta nual, ver Capítulo Materiales y Métodos) muy diferenciada. La cresta occipital está muy bien marcada. Esta región es relativamente baja (Figura 8).

MANDIBULA.- Ejemplares de *C. latidens* representados por restos mandibulares son: PVL 739 (holotipo de *C. dasseni*; revisado a través del calcotipo MLP 93-XII-15-1), MNHNP PAM-279 (holotipo de *C. latidens*), MACN 2340 y MACN 6454. La mandíbula es de tamaño mediano a grande (Tabla A11 en Apéndice 25) dentro del género (Gervais y Ameghino 1880: 68). El cuerpo mandibular es bajo (Rusconi, 1931: 220). Presenta un diastema largo, el cual es de posición subhorizontal (Rusconi, 1931: 221) como ocurre en *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es marcadamente abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente similar a lo observado en *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y en las especies vivientes del género. La muesca masetérica, para la inserción del músculo masetero medial parte infraorbital (*sensu* Woods y Howland, 1979), es amplia y presenta reborde grueso. La cresta lateral está bien definida y contacta con la muesca masetérica al nivel del m1. El proceso coronoides, para la inserción del músculo temporal parte posterior (*sensu* Woods y Howland, 1979), se origina al nivel del límite posterior del m2. El fondo del alvéolo del dp4 forma una

pequeña protuberancia en el margen ventral del cuerpo mandibular. El proceso mentoniano se encuentra poco desarrollado en vista lateral, como se observa en *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. El extremo posterior de dicho proceso alcanza el nivel del margen posterior del alvéolo del dp4 como en el resto de las especies del género, a excepción de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, y *C. rusconii*. La cresta masetéica se origina al nivel del m2 (Rusconi, 1931: 221). En vista dorsal la cresta masetéica muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente, expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral y su extremo posterior, en vista lateral, es sub-horizontal a descendente (Rusconi, 1931: 221; Verzi *et al.*, 2004: 321). La porción dorsal de la fosa masetéica, donde se inserta el músculo masetero medial partes cigomático-mandibular anterior y posterior (*sensu* Woods y Howland, 1979), es amplia y profunda a lo largo de toda su extensión. En el material MLP 93-XII-15-1 (calcotipo de *C. latidens*) las dos porciones de la fosa masetéica son poco profundas y las crestas mandibular y lateral se diferencian relativamente poco. La fosa retromolar, para la inserción del músculo temporal parte orbital (*sensu* Woods y Howland, 1979), es profunda. El foramen mandibular se encuentra cerca del cóndilo de articulación, vinculado a una inserción profunda del incisivo. Este carácter indica la presencia de incisivos procumbentes y de uso sostenido (Verzi y Olivares 2006; Morgan *et al.*, 2017). La apófisis ventrolateral del proceso postcondilar, para la inserción del músculo masetero posterior *sensu* Woods y Howland, 1979, está orientada lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior es extremadamente excavada como se observa en *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La histricognatía es fuerte como ocurre en las especies vivientes (Figuras 6, 7).

DIENTES.- Similar a lo que ocurre en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A, esta especie presenta cemento rodeando la corona de los molares, el cual se espesa en las porciones linguales de los DP4–M3 y labiales de los dp4–m3. Los dp4, m1 y m2 poseen tamaño similar (Rusconi, 1931: 220). Los molares inferiores muestran un ángulo lingual ligeramente marcado ($m1-in=131^{\circ}$ [130° – 131°]; (Tabla A11 en Apéndice 25) semejante a los valores calculados para *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. A y especies vivientes. El lóbulo anterior del dp4 es de igual tamaño que el posterior, similar a las especies vivientes y compartido con las extintas *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. La porción extra-alveolar de los incisivos está muy desarrollada (Gervais y Ameghino, 1880: 68) y presenta surcos

en la cara esmaltada (Rusconi, 1931: 220) como ocurre en las especies extintas *C. kraglievichi* y *C. viarapaensis*, y en la especie viviente de mayor tamaño conocida, *C. conoveri*. La base del alvéolo del incisivo superior se dispone al nivel del DP4. Los incisivos superiores son proodontes (ángulo de Thomas = 115° [112° – 117°]; (Tabla A11 en Apéndice 25).



Figura 6. *Ctenomys latidens* (calcotipo MLP 93-XII-15-1). A-C, Hemimandíbula derecha; A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal.

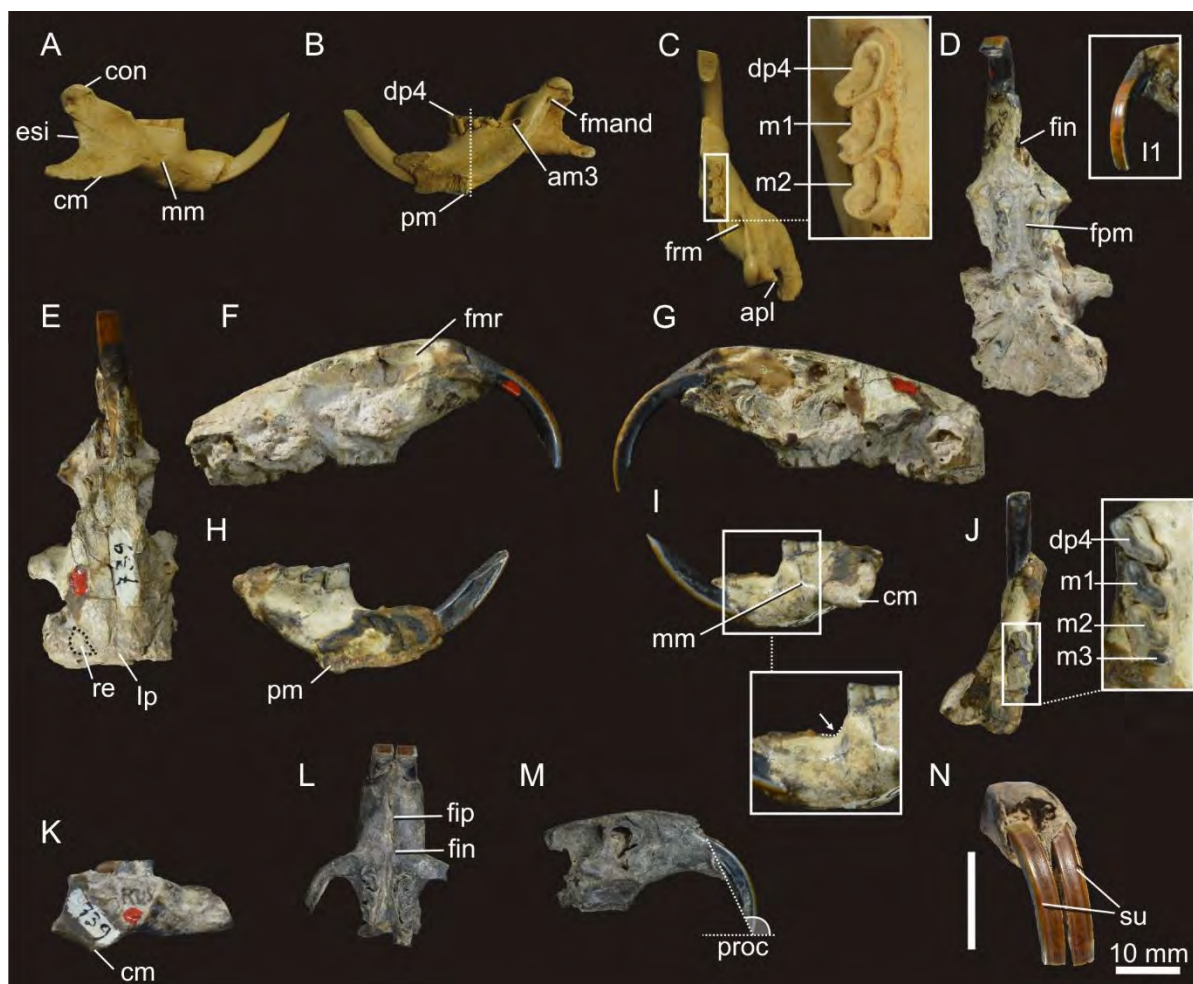


Figura 7. *Ctenomys latidens*. A-C, Hemimandíbula derecha MLP 93-XII-15-1 (calcotipo); A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal y detalle de la serie dentaria inferior. D-K, Cráneo y mandíbula PVL 739 (holotipo de *Ctenomys dasseni*); cráneo, D, vista ventral y detalle del incisivo; E, vista dorsal; F, vista lateral derecha; G, vista lateral izquierda; hemimandíbula izquierda, H, vista medial; I, vista lateral y detalle del diastema; J, vista dorsal y detalle de la serie dentaria; K, vista lateral de la hemimandíbula derecha. L-N, cráneo MACN 1848; L, vista ventral; M, vista lateral del lado derecho; N, vista anterior de los incisivos superiores. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos. Escala 10 mm, excepto los sectores ampliados.

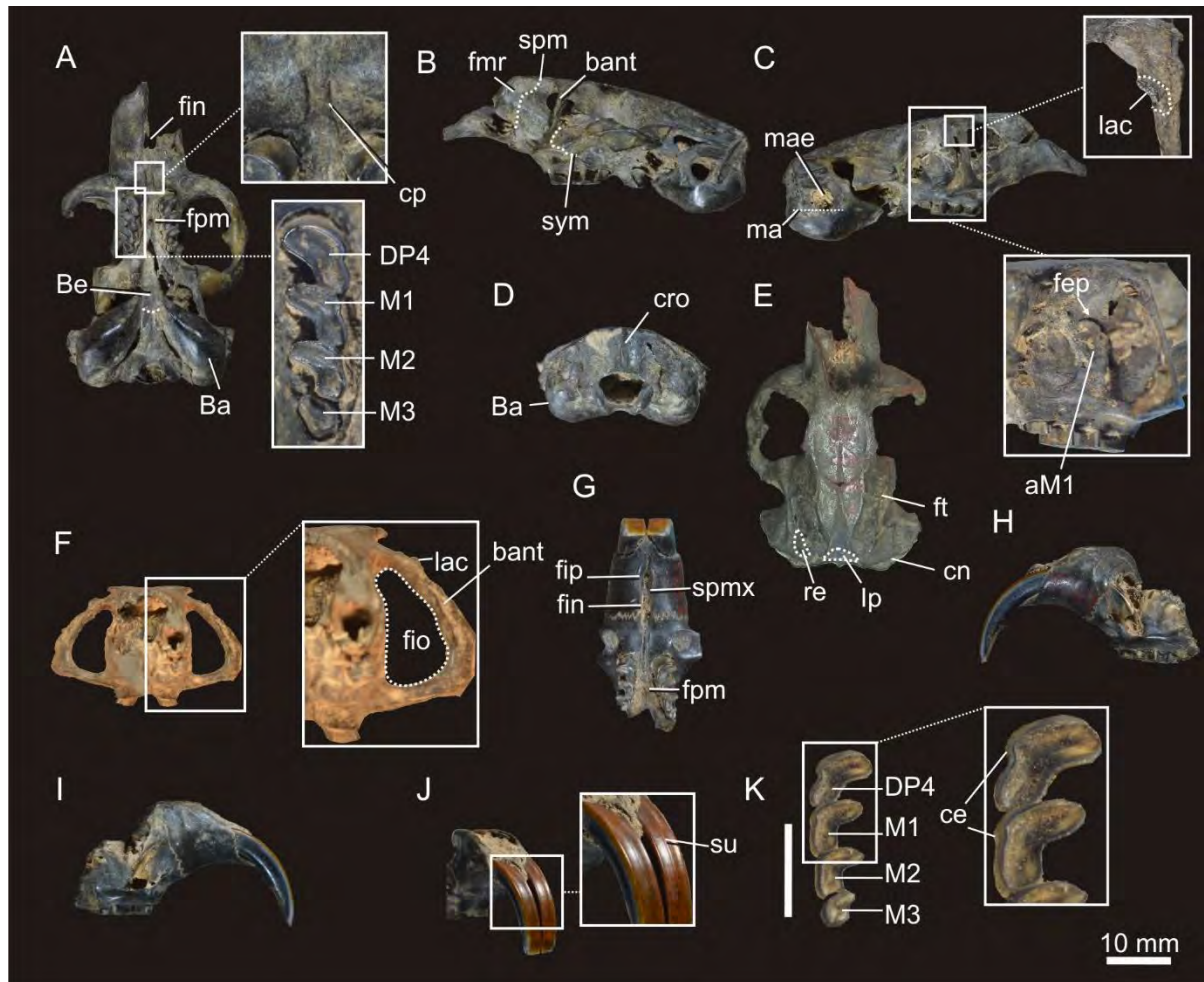


Figura 8. *Ctenomys latidens*. A-F, Cráneo MACN 1849 (holotipo de *Ctenomys intermedius*); A, vista ventral y detalle de la región rostral y de la serie dentaria derecha; B, vista lateral izquierda; C, vista lateral derecha y detalle del lacrimal y de la región orbital; D, vista occipital; E, vista dorsal; F, vista anterior y detalle de la barra anteorbitaria. G-K, Cráneo MACN 6498; G, vista ventral; H, vista lateral izquierda; I, vista lateral derecha; J, vista anterolateral de los incisivos superiores mostrando los surcos incisivos; K, vista oclusal de DP4–M3 izquierdos (escala de 5 mm) y detalle de DP4–M1. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos. Escala 10 mm, excepto los sectores ampliados.

Comentarios: Esta especie fue fundada por Gervais y Ameghino (1880) sobre la base de una hemimandíbula derecha, cuyo material tipo se encuentra depositado en el Museo Nacional de

Historia Natural de París (MNHNP PAM-279). Rusconi (1931) y Mones (1994) comentaron que el material tipo de *C. latidens* fue originalmente colectado por F. Seguin en la provincia de Buenos Aires sin aclarar la localidad de donde fue recuperado. Estos autores explican que un año más tarde de la publicación original, Ameghino (1881: 323) indicó que el resto fue hallado en las Toscas del Río de La Plata en la provincia de Buenos Aires (Figura 54). Mones (1994) le asignó una edad “Ensenadense, Pleistoceno inferior” a este yacimiento (ver Mones, 1994: 14). En el año 1887, Ameghino asignó restos procedentes de la localidad de Monte Hermoso (Piso/Edad Montehermosense) a esta misma especie, pero sobre la base de esos restos reasignó la especie al género *Dicoelophorus* (= *Actenomys*). Rusconi (1931) estudió y comparó el material tipo de *D. latidens* con las especies de *Dicoelophorus* descritas por Ameghino (1888). Este autor reportó las diferencias observadas y mantuvo la combinación *Ctenomys latidens* por su indistinguible carácter del m3 reducido y otras medidas que difieren significativamente de las especies del género *Dicoelophorus*. En la literatura posterior, Mones (1994) detalló los problemas nomenclaturales que generó este taxón y, al igual que Rusconi (1931), llegó a la conclusión que la hemimandíbula colectada por F. Seguin pertenece al género *Ctenomys* y no a ninguno de los géneros de ctenominos montehermosenses reconocidos (*Dicoelophorus* Ameghino, 1888, *Eucelophorus* Ameghino, 1908 y *Xenodontomys* Kraglievich, 1927).

Ctenomys latidens, junto a otras especies extintas del género *C. dasseni* Rusconi 1931, *C. dasseni longirostris* Rusconi 1931, *C. intermedius* Rusconi 1931, *C. magnus* Rusconi 1931, *C. praderii* Mones y Castiglioni 1979, y materiales provenientes de Miramar (asignados aquí a *C. latidens*), fueron comparados con *C. kraglievichi* (Rusconi, 1930) por Verzi *et al.* (2004). Estos autores comentaron que todas compartían un tamaño mediano a grande y una larga porción extra-alveolar de los incisivos. Además, indicaron que *C. latidens*, la cual se conocía únicamente por un fragmento mandibular y por lo tanto dificultaba las comparaciones por presentar pocos caracteres diagnósticos, mostró similitudes con *C. kraglievichi* aunque se diferenciaba, junto con *C. dasseni*, por la morfología de la cresta masetérica.

Ctenomys dasseni fue descrita e ilustrada por Rusconi (1931) sobre la base de un cráneo parcialmente preservado y las dos hemimandíbulas asociadas procedentes del cauce del Río de la Plata en el área de Olivos (provincia de Buenos Aires, Argentina). En la descripción original de Rusconi (1931: 219–222) se realiza una comparación detallada entre la especie extinta y las vivientes *C. brasiliensis*, *C. fueguinus* (= *C. magellanicus*) y *C. viperinus*. Además, el autor aporta varios caracteres diagnósticos (aceptados aquí) para la especie, tales como “presencia de un

pequeño bisel situado en el margen externo de la lámina de esmalte que corre paralelamente en toda la longitud del incisivo”, “los dientes conservan la misma magnitud de adelante hacia atrás”, “rama mandibular baja”, “raíz anterior de la cresta angular o borde inferior de la rama, toma justamente su origen al nivel del m1”, “cresta angular recta en toda su longitud”, “sífnisis recta, debido a la menor curvatura del incisivo”. En la misma publicación, Rusconi (1931: 223–225) describió e ilustró un cráneo casi completo (MACN 1849), proveniente de la misma localidad que *C. dasseni*, el cual asignó a *C. intermedius*. Este autor hizo comparaciones entre estas dos especies, y concluyó que presentaban diferencias significativas y por lo tanto no eran la misma especie. En las comparaciones realizadas por Verzi *et al.* (2004), *C. dasseni* y *C. intermedius* se diferenciaron de *C. kraglievichi* por la morfología del techo craneano. En el Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado por estos autores, algunos de los materiales referidos originalmente a *C. intermedius* por Rusconi (MACN 1848, MACN 1850, MACN 5410, MACN 6498) junto con materiales inéditos provenientes de Olivos (MLP 54-III-5-2) y Miramar (MLP 91-IV-30-35, MLP 91-IV-30-36) se agruparon entre sí sustentando sus similitudes morfológicas y ampliando así su distribución hacia el sur de la provincia de Buenos Aires (ver figura 4 de Verzi *et al.*, 2004).

A partir de los resultados obtenidos de las comparaciones en esta tesis, *Ctenomys latidens* presenta una morfología similar a la observada en *C. kraglievichi* como lo expusieron Verzi *et al.* (2004), pero, como fue comentado previamente, muestra mayores similitudes en la cresta masetérica con *C. dasseni* (Verzi *et al.*, 2004) y *C. intermedius*. La comparación cualitativa de materiales inéditos (MLP 91-IV-30-35, MLP 91-IV-30-36, MLP 54-III-5-2) y otros ya conocidos (calcotipo de *C. latidens* MLP 93-XII-15-1, holotipo de *C. dasseni* PVL 739, holotipo de *C. intermedius* MACN 1849, MACN 1850, MACN 2378, MACN 1848, MACN 6498 y MACN 5410; ver Figuras 7 y 8) permitieron agrupar a *C. dasseni* y *C. intermedius* junto con la especie *C. latidens*.

De acuerdo a estas comparaciones, los restos mandibulares de *C. latidens* (conocida únicamente por una hemimandíbula derecha), *C. intermedius* y *C. dasseni* comparten los siguientes caracteres: tamaño similar (Tabla A11 en Apéndice 25); cresta masetérica originada más posteriormente que en *C. kraglievichi* y de posición sub-horizontal a descendente; presencia de cemento alrededor de los molares; incisivos procumbentes con gran porción extra-alveolar y con surcos en la cara anterior esmaltada.

De acuerdo a los resultados de las comparaciones de cráneo las similitudes que comparten *C. dasseni* y *C. intermedius* son: tamaño similar (Tabla A11 en Apéndice 25); rostro ancho y

procumbente; bordes de los forámenes incisivos rectos; margen alveolar anterior del DP4 al nivel del límite posterior de la raíz cigomática anterior; serie dentaria corta ántero-posteriormente; foramen esfenopalatino posterior extendido sobre el M1; techo craneano descendente, no paralelo al plano oclusal de la serie molar en vista lateral; proceso post-orbital ubicado en el margen posterior de los frontales; fosa mesopterigoidea alcanzando el nivel del M2; bulla auditiva relativamente poco inflada; apófisis mastoidea no sobrepasando el margen ventral del meato auditivo externo; fosa temporal marcada y profunda.

En un análisis de forma de la mandíbula a partir de un ACP de coordenadas Procrustes (ver Materiales y Métodos), *Ctenomys latidens* se ubicó en una posición intermedia entre *C. kraglievichi* y *C. dasseni* y no hubo separación clara entre estas especies (ver Figura 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente). En este análisis, tanto *C. latidens* y *C. dasseni* estuvieron representadas por una hemimandíbula cada uno y cuatro en el caso de *C. kraglievichi*, es decir que no es posible evaluar la dispersión de las dos primeras especies. El ACP de cráneo, utilizando las configuraciones promedio por especie, mostró fuertes similitudes entre las especies *C. dasseni* y *C. intermedius*. Estas se posicionaron muy próximas entre sí en valores medios del CP1 y valores positivos del CP2, separándose notablemente de *C. kraglievichi* por presentar rostro ligeramente más corto y estrecho (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). En un ACP utilizando las configuraciones individuales, los materiales tipo de *C. dasseni* y *C. intermedius* se ubicaron juntos en los valores medios del CP1 y positivos del CP2 (ver Figura A23 en Apéndice 26) sustentando las similitudes morfológicas observadas cualitativamente.

Los materiales tipo de *C. latidens*, *C. dasseni* y *C. intermedius* fueron recolectados en la misma localidad, en la costa de la ciudad de Buenos Aires (“Las Tocas del Río de la Plata”, “Cauce del Río de la Plata” y “Olivos”, respectivamente). Esta región de la costa rioplatense se conoce históricamente como “Las Toscas del Río de La Plata” o simplemente “Las Toscas”, un clásico yacimiento fosilífero muy reconocido del que se han extraído gran cantidad de fósiles durante la primera mitad del siglo XIX y principios del XX (Bravard, 1857; Burmeister, 1874, Ameghino, 1889; Rusconi, 1929, 1931, 1931a, 1931b). Actualmente, y debido al crecimiento de la ciudad de Buenos Aires, así como al relleno de las áreas costeras, este yacimiento se ha retraído a muy pequeñas zonas únicamente observables durante el descenso del nivel del río (Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b). Los sedimentos de esta región están caracterizados por la presencia de *Mesotherium cristatum*, especie que da nombre a la Biozona que sirve como base bioestratigráfica del Ensenadense (Cione y Tonni, 2005). Según los datos paleomagnéticos disponibles, los estratos

pertenecientes a “Las Toscas” son asignados al cron Matuyama tardío, más precisamente al evento Jaramillo de polaridad normal (subcron C1r1n) con una edad mayor a 0,78 Ma (Pleistoceno temprano; Soibelzon *et al.* 2008a, 2008b, 2019).

Por las comparaciones realizadas y detalladas previamente se concluye que *C. dasseni* Rusconi 1931 y *C. intermedius* Rusconi 1931 son sinónimo *junior* de *Ctenomys latidens* Gervais y Ameghino 1880, siendo este último el nombre considerado válido por el Principio de Prioridad (ICZN Artículo 23).

Además de los materiales referidos citados arriba, Rusconi (1931) también asignó otro material a *C. intermedius* (MACN 256) de procedencia desconocida, aunque el autor lo asigna tentativamente al “terreno Ensenadense” (Rusconi, 1931: 225). Este material es un cráneo y mandíbula completo que por su estado de preservación (se encuentra entoscado) no pudo ser asignado a alguna especie, por lo tanto, se mantiene en esta tesis como *Ctenomys* sp. (Apéndice 2).

Sobre la base de las observaciones realizadas durante esta tesis, *C. latidens* se caracteriza por tener: diastema superior e inferior largos, incisivos procumbentes; fosa masetéica rostral y fosa temporal profundas; arco cigomático robusto; bulla auditiva estrecha; cresta lambdoidea (= cresta nugal) y cresta occipital notablemente marcadas; techo craneano, desde los nasales hasta los parietales, es recto y orientado posteroventralmente; techo craneano recto y orientado posteroventralmente; fosa masetéica y fosa retromolar profundas; proceso postcondilar con una fuerte apófisis ventrolateral y una inserción profunda de los incisivos superiores e inferiores. Estos caracteres están presentes en las especies vivientes del género que se asume que son esencialmente dento-excavadoras (e.g. *C. lewisi*, *C. dorbignyi*, *C. steinbachi*, *C. leucodon*, *C. pearsoni*, *C. tucumanus*; Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017), lo que sugiere que *C. latidens* podría haber tenido una mayor habilidad dento-excavadora.

Ctenomys magellanicus fossilis Ameghino 1889

Figura 9

1889. *Ctenomys magellanicus fossilis* Ameghino: página 155, Lámina VI, figuras 19, 19a y 19b.

1986. *Ctenomys magellanicus fossilis* Mones: página 220.

Material referido: No es posible referir ningún ejemplar a esta especie porque los materiales mencionados por Ameghino en su publicación original, al igual que el ilustrado (Figura 9), no fueron hallados en las colecciones de referencia.

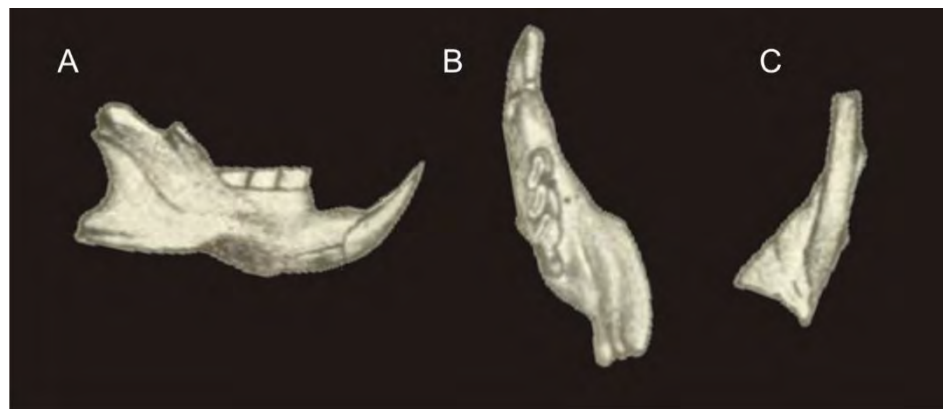


Figura 9. *Ctenomys magellanicus fossilis* Ameghino (1889). A-C, Ilustración original de la hemimandíbula derecha (modificado de Ameghino 1889). A, Vista lateral; B, Vista dorsal; C, Vista ventral. Figura fuera de escala.

Comentarios: Esta subespecie fue nominada por Ameghino (1889) sobre la base de materiales procedentes de las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Santa Fe. El autor menciona su procedencia estratigráfica como: “piso lujanense (pampeano Lacustre) y continúa en la formación cuaternaria hasta nuestra época” (Ameghino 1889: 155). Ameghino (1889) incluye en la sinonimia de esta subespecie a *Ctenomys magellanicus* Gervais y Ameghino 1880, p. 68, nombre basado en una muestra de fósiles de la colección Seguin, e ilustra una hemimandíbula derecha con toda la serie dentaria con el nombre *C. magellanicus* (Ameghino 1889, Lámina VI, figs. 19, 19a y 19b; Figura 9). Asimismo, Ameghino (1889) asigna a esta subespecie varios fragmentos procedentes del sitio Cañada Rocha (Luján, provincia de Buenos Aires) previamente identificados por el autor como *Ctenomys* sp. (Ameghino, 1880: 622).

En la colección del MACN no pudo encontrarse un resto que se ajuste al ilustrado por Ameghino. De acuerdo a lo que se observa en las figuras de la publicación original, la mandíbula posee el diastema de posición sub-horizontal. La cresta lateral se diferencia levemente. La cresta masetérica muestra un nacimiento abrupto al nivel del m2 (Figura 9), expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral; su extremo posterior es ascendente. La cresta mandibular está diferenciada y separa una porción dorsal de la fosa masetérica que es más profunda que la porción ventral. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar está poco desarrollada y dirigida

lateralmente como en las especies vivientes. La escotadura sigmoidea inferior es poco excavada. Como la especie *C. magellanicus fossilis* tiene asociada una ilustración no puede considerarse *nomen nudum* (ICZN, Artículo 12.2.7), pero dicha ilustración resulta insuficiente tanto para relacionar este nombre con otras especies de *Ctenomys*, como para desvincularlo de ellas. Por esto, y coincidiendo con Mones (1986), *C. magellanicus fossilis* posee al momento sólo un estatus de nombre disponible.

Ctenomys lujanensis Ameghino 1889

Figura 10

1889. *Ctenomys lujanensis* Ameghino: páginas 155–156, Lámina VI, figuras 20, 20a, 21, 21a y 22.

1900. *Ctenomys lujanensis* Nehring: páginas 540-541.

1931. *Ctenomys lujanensis* Rusconi: páginas 140-141.

1999. *Ctenomys lujanensis* Contreras y Bidau: página 11.

Lectotipo: Un cráneo sin el arco cigomático izquierdo y una mandíbula completa (Ameghino 1889, Lámina VI, figuras 20, 20a, 21, 21a y 22).

Material referido: No es posible referir ejemplares a esta especie dado que los mencionados por Ameghino en su publicación original, así como el ilustrado, no fueron hallados en las colecciones de referencia. Esta especie es aquí revisada a través de las figuras originales de Ameghino (1889).

Distribución cronológica y geográfica: “*Piso bonaerense (pampeano superior) y piso lujanense (pampeano lacustre) de la formación pampeana*”. Mercedes, Luján, La Plata, Lobos, Monte, Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires), Rosario (provincia de Santa Fe) y Córdoba (provincia de Córdoba) (Ameghino, 1889: 156).

Descripción: **CRANEO**.- Según lo que se observa en la figura publicada por Ameghino (1889; Lámina VI, figuras 20–22), no se observa un foramen interpremaxilar desarrollado. Los nasales son estrechos y su límite posterior sobrepasa a la raíz cigomática dorsal. La raíz cigomática anterior se origina por delante del nivel del DP4, y su porción ventral parece ser sub-horizontal. La barra anteorbitaria es oblicua en sentido ántero-dorsal en vista lateral. El arco cigomático es bajo, no muy expandido lateralmente, y se observa una cresta masetéica del yugal bien marcada. La apófisis paraorbitaria es alta y aguda (Ameghino, 1889). La región palatal es estrecha en su porción

anterior (Ameghino, 1889). El punto más anterior de la fosa mesopterigoidea se ubica al nivel del límite M2–M3 como en algunas extintas (e.g. *C. thomasi*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*) y las especies vivientes, aunque en estas especies, este límite puede ubicarse al nivel del M2. El proceso postorbital está ausente (Ameghino, 1889) o probablemente no fue graficado por estar muy reducido. La pared anterior del meato acústico externo es poco cóncava. La bulla auditiva está ligeramente inflada. El techo craneano presenta una leve curvatura o abovedamiento en vista lateral. Las ilustraciones de Ameghino (1889) únicamente permiten observar una marcada cresta lambdoidea.

MANDIBULA.- El diastema es corto y oblicuo, como se observa en algunas especies extintas (e.g. *C. orthognathus*, *C. subassentiens*) y en las vivientes. La cresta lateral, en la figura de Ameghino, se alcanza a diferenciar. El proceso coronoides es alto y estrecho (Ameghino, 1889). La base del alvéolo del dp4 se diferencia en el margen ventral del cuerpo mandibular. En vista dorsal la cresta masetéica muestra, al nivel del m2, un nacimiento abrupto dirigido lateralmente y expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral. Su extremo posterior, en vista lateral, es ascendente, similar al de las especies extintas *C. subassentiens*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes (excepto *C. conoveri* y *C. osvaldoreigi*). La porción dorsal de la fosa masetéica es ligeramente profunda. Existe una apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar o postcondíleo desarrollada y dirigida lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior está poco excavada. La mandíbula es marcadamente histricognata.

DIENTES.- La porción extra-alveolar del incisivo superior e inferior parece ser corta.

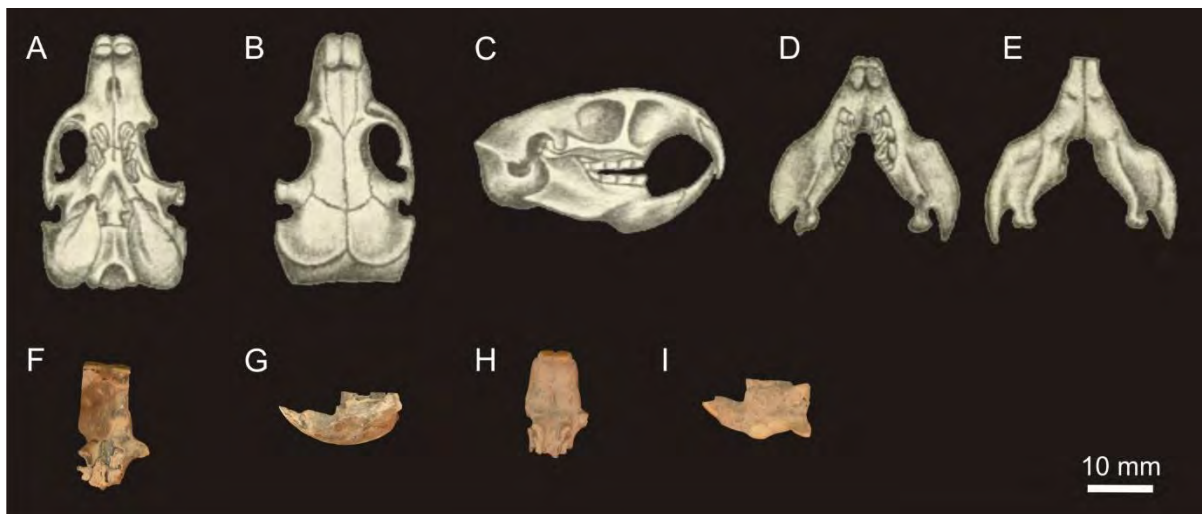


Figura 10. *Ctenomys lujanensis* (Ameghino, 1889). A-E, Ilustración original de cráneo y mandíbula (lectotipo) (Modificado de Ameghino, 1889); A, vista ventral y B, vista dorsal del cráneo; C, vista lateral derecha de cráneo y mandíbula; D, vista dorsal y E, vista ventral de la mandíbula. F-I, Ejemplares asignados a esta especie por Rusconi (1931), en esta tesis son considerados como *Ctenomys* sp. (Apéndice 2); F, vista ventral del rostro y G, vista lateral de la hemimandíbula izquierda MACN 6937; H, Vista ventral de rostro; I, Vista lateral de la hemimandíbula izquierda MACN 6938.

Comentarios: Esta especie fue fundada por Ameghino (1889) sobre la base de varios restos craneanos y mandibulares. Sin embargo, únicamente ilustró solo un cráneo y mandíbula completos en la lámina VI (figuras 20, 21, 21a y 22; páginas 155–156) de su obra. Ameghino comenta que colectó restos de esta especie en la “formación pampeana” de las localidades de Mercedes, Luján, La Plata, Lobos, Monte, Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires), Rosario (provincia de Santa Fe) y Córdoba (provincia de Córdoba). No se encontró el material ilustrado por Ameghino (1889). La descripción dada por el autor resulta insuficiente para relacionar este nombre con otras especies de *Ctenomys* conocidas.

El primer autor que revisó esta especie fue Nehring (1900), quien, sobre la base de la figura de Ameghino, reportó que *C. lujanensis* mostraba grandes semejanzas con la especie viviente *C. pundti*, aunque no eran exactamente iguales. Este autor señaló que estas dos especies difieren en tamaño, siendo *C. lujanensis* más grande que *C. pundti*. Además, marcó las diferencias observadas en la orientación de la bulla auditiva, la morfología de los forámenes del rostro y la longitud de la serie molar.

Rusconi (1931) propuso como sinónimo de *Ctenomys lujanensis* a *Ctenomys neglectus*, especie viviente que fue descrita por Nehring (1900) para Patagonia, actualmente sinónimo de *C. magellanicus* (ver Bidau, 2015; Teta *et al.*, 2020). Además, Rusconi definió, en ese trabajo, como el material tipo (= lectotipo) al graficado por Ameghino (1889) y asignó a esta especie los materiales MACN 6937 y MACN 6938 (Figura 10; Apéndice 2). Sin embargo, al no haber podido encontrar el material tipo de la especie, no es posible chequear las propuestas de Rusconi (1931).

Massoia (1988) estudió 166 materiales cráneo-mandibulares de *Ctenomys* procedentes del yacimiento paleontológico Camping Americano (Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires), los cuales asignó a “*Ctenomys talarum* ssp.” (ver Comentarios en *Ctenomys* sp. nov. C). Este autor comentó que *C. talarum* Thomas 1898 podría ser un sinónimo de la especie *Ctenomys lujanensis* descrita por Ameghino (1889). Posteriormente, Massoia *et al.* (1989) colectaron fragmentos de un cráneo y de una mandíbula en la barranca del Arroyo Sambrissi dentro del partido de Moreno de la provincia de Buenos Aires los cuales fueron asignados a *Ctenomys lujanensis*; además, los

autores le asignan una edad Lujanense. La especie *C. lujanensis* es considerada por los autores como sinónimo *senior* de *Ctenomys talarum* [“La presencia de *Ctenomys lujanensis* Ameghino, 1889 (= *Ctenomys talarum* Thomas, 1898)” (Massoia *et al.*, 1989: 6)], y advierten que esta última se encuentra extinta en el área en la actualidad. Finalmente, Massoia (1990) analizó el contenido de los regurgitados de la lechuza *Tyto alba* (Strigiformes, Tytonidae) en la localidad de Mar del Tuyú (partido de General Lavalle, provincia de Buenos Aires) e identificó 32 materiales craneanos que refirió a *C. lujanensis lujanensis*. Como en 1989, Massoia considera a *C. lujanensis lujanensis* como sinónimo *senior* de *Ctenomys talarum* Thomas 1898. El autor comentó que la razón para establecer una subespecie típica era la existencia de otra definida por Nehring (1900) como *C. lujanensis pundti*, la que aceptó como válida.

Contreras y Bidau (1999) comentaron el parecido morfológico craneano entre las especies *C. pundti* y *C. talarum*, y de estas con la extinta *Ctenomys lujanensis*, lo que supondría la denominación de las tres entidades bajo el nombre *Ctenomys lujanensis* por el principio de prioridad (ICZN, Artículo 23). Sin embargo, aclararon que al no haberse desarrollado un análisis comparativo riguroso se sigue un criterio parsimonioso y se mantienen las tres especies promoviendo la estabilidad y evitando una complicación nomenclatural.

En esta tesis se considera al nombre *Ctenomys lujanensis* como disponible.

Ctenomys minor Ameghino 1889 (*nomen nudum*)

1889. *Ctenomys minor* Ameghino 1889: página 156.

1897. *Ctenomys minor* Trouessart 1897: página 599.

Comentarios: Esta especie fue nominada erróneamente por Ameghino (1889) haciendo referencia a *Ctenomys minus* publicada anteriormente por Bravard (1857). Posteriormente, Trouessart (1897) menciona nuevamente a la especie de Bravard (1857) como *Ctenomys minor*. Mones (1986) en su catálogo de especies menciona a *Ctenomys minor* y adjudica el nombre a Bravard en la obra de Trouessart (1897: 599). Ya que Ameghino solamente la menciona sin describir, ilustrar o referir el o los materiales sobre los que está basada la especie, esta posee estatus de *nomen nudum*.

Ctenomys subassentiens Ameghino 1902

Figuras 11, 12 y 13; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1902. *Ctenomys subassentiens* Ameghino: página 242, Lámina IV, figuras 20 a–c.

1920. *Ctenomys subassentiens* Boule y Thevenin: página 224, Lámina XXV, figura 8 (*partim*).

1931. *Ctenomys subassentiens* Rusconi: página 217.

1980. *Ctenomys subassentiens* Frailey *et al.*: páginas. 4–9. figuras 1 B–C, 2–5 (*partim*).

1991. *Ctenomys subassentiens* Marshall y Hoffstetter: páginas. 359–364.

Holotipo: MACN 5965. Fragmento de cráneo conservado desde los incisivos hasta la región occipital, presenta DP4–M2 derechos, DP4 izquierdo, y ambos incisivos; carece de arcos cigomáticos.

Materiales referidos: *Restos mandibulares*, MACN 5966 (ex MACN 5965 de acuerdo con Rusconi, 1931), MACN 1678; *resto craneano y mandibular*, KUV 43051 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2). El material KUV 43051 se estudió a través de las ilustraciones originales de Frailey *et al.* (1980).

Distribución cronológica y geográfica: Pueblo Viejo, Valle de Tarija, Bolivia. “*Pampeano superior*” (de Carles, 1888: 40); “*pampeano superior de Buenos Aires (piso bonaerense)*” (Ameghino, 1902: 226). Horizonte B, Pleistoceno medio a tardío (Oppenheim, 1943). Pleistoceno medio (Frailey *et al.*, 1980; <0,73 Ma, MacFadden *et al.*, 1983; <0,78 Ma, MacFadden, 2000; 2013; “*upper member*” de Takai *et al.*, 1982, 1984). Formación Tarija, Pleistoceno medio, Piso/Edad Ensenadense; 1,0–0,7 Ma (MacFadden *et al.*, 1983). Formación Tolomosa, Pleistoceno, Piso/Edad Ensenadense; 1,1–<0,7 Ma (MacFadden, 2000, 2013, 2014).

Diagnosis ampliada: Especie de tamaño mediano y cráneo robusto; rostro ancho en toda su longitud; diastema corto; premaxilar con estrías; forámenes incisivos estrechos; sutura premaxilomaxilar adelantada en el rostro; margen anterior de la fosa maseterica rostral fuertemente marcada; nasales abovedados y cortos; raíz cigomática anterior robusta; arco cigomático alto y robusto; fosa maseterica y depresión suborbitaria del yugal marcadamente profunda; porción facial del lacrimal desarrollada; forámenes palatinos mayores al nivel del M1; proceso postorbital grande y dispuesto anteriormente, cerca de la barra anteorbitaria; concavidad en el techo craneano a nivel de los

frontales; cresta sagital desarrollada; bulla auditiva relativamente poco inflada; la apófisis mastoidea alcanza el margen inferior del meato acústico externo; cresta lambdoidea alta y ancha; cresta lambdoidea en ángulo recto con el eje sagital del cráneo; proceso paraoccipital grande; región occipital vertical. Mandíbula robusta; diastema mandibular corto y oblicuo; margen anterior del diastema grueso y con estrías; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; proceso mentoniano desarrollado; origen de la cresta masetéica al nivel del margen anterior del m2; cresta masetéica ascendente; porción dorsal de la fosa masetéica profunda; fosa retromolar profunda; foramen mandibular próximo al cóndilo; apófisis ventrolateral del proceso postcondilar orientado lateralmente. DP4–M2 se reducen en tamaño en dirección posterior; M3 sub-cilíndrico o en forma de riñón; ausencia de cemento alrededor de la corona de cada diente; incisivos sin surcos; base del alvéolo del I1 alcanza el margen anterior del DP4; incisivos marcadamente procumbentes.

Descripción: Esta especie es de tamaño mediano (Tabla A11 en Apéndice 25) y presenta un cráneo robusto (Frailey *et al.*, 1980).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es ancho en toda su longitud (Ameghino, 1902; Frailey *et al.*, 1980) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis* y *C. tandilensis*, pero es corto en sentido ántero-posterior (Ameghino, 1902) como ocurre en *C. subquadratus*. Esto puede observarse en el espacio de forma del cráneo en vista ventral obtenido como resultado de los análisis morfo-geométricos de esta tesis, en donde *C. subassentiens* y *C. subquadratus* se separan del resto de las especies por la morfología del rostro, el cual es ancho y corto (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). Los premaxilares presentan estrías (Frailey *et al.*, 1980). Los forámenes incisivos e interpremaxilar son alargados ántero-posteriormente, estrechos y unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente como si ocurre en otras especies (e.g. *C. tuconax*, *Ctenomys* sp. nov. C; Figura 13). El foramen interpremaxilar, al igual que *C. tandilensis*, *C. subquadratus*, *Ctenomys* sp. nov. C y los representantes vivientes, se ubica próximo a los forámenes incisivos. Las raíces del septo premaxilar se ubican dorso-medialmente a los márgenes de los premaxilares, semejante a lo observado en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y las especies vivientes (excepto: *C. saltarius*, *C. scagliai*, *C. maulinus*, *C. tuconax*, *C. leucodon*, *C. haigi*, *C. fodax*, *C. pundti*, *C. sociabilis* y las especies integrantes del grupo *torquatus* y *eastern*). El septo premaxilar no se preserva. El espacio de los forámenes

incisivos es estrecho por la extensión medial de los bordes laterales de los premaxilares que muestran una posición sub-paralela entre sí como ocurre en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *C. viarapaensis*. La sutura premaxilo-maxilar está adelantada en el rostro con respecto a la fosa masetérica rostral. La fosa masetérica rostral presenta sus márgenes bien definidos (Frailey *et al.*, 1980). Los nasales son abovedados y cortos como lo detalló Ameghino (1902) y presentan su ancho máximo en su porción más anterior, por encima de los incisivos. La abertura nasal es de forma triangular (Frailey *et al.*, 1980) (Figuras S4, S4a, S4b).

Región cigomática.- La base de la raíz cigomática anterior es robusta. El arco cigomático, conservado únicamente en el ejemplar KUV 43051, es alto y robusto (Frailey *et al.*, 1980). La depresión suborbitaria del yugal es profunda y la cresta masetérica del yugal se encuentra fuertemente marcada (Frailey *et al.*, 1980). Presenta la apófisis paraorbitaria y el proceso yugal inferior muy desarrollados y al mismo nivel, como ocurre en *C. viarapaensis*. La porción facial del lacrimal sobre la barra anteorbitaria está desarrollada de forma sub-triangular y protruye hacia la órbita, como ocurre en la mayoría de las especies del género, a excepción de *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes *C. australis* y *Ctenomys* sp. “Monte” (ver *Ctenomys* sp. nov. C).

Región palatal.- Esta región se conserva en el ejemplar KUV 43051 y en el holotipo (MACN 5965) está parcialmente cubierta por sedimento. Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) están muy desarrolladas como en *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *Ctenomys* sp. nov. A. El foramen palatino mayor se ubica al nivel del M1 y se ubica al nivel de la sutura maxilar-palatino. La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del límite M1–M2, semejante a lo observado en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B, y a diferencia de *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y los *Ctenomys* vivientes en los cuales la fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del M2 o del límite M2–M3.

Región orbital.- La órbita no se conserva en el holotipo; en el ejemplar KUV 43051 no se alcanza a ver en detalle. En el material KUV 43051 se observa que la lámina maxilar cubre la porción latero-dorsal del alvéolo del M1, como ocurre en *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. C. El proceso postorbital es grande y se ubica anteriormente, cerca de la barra anteorbitaria (Frailey *et al.*, 1980; Figura 13).

Región basicraneana.- Se conserva parcialmente en el ejemplar KUV 43051. Los forámenes masticatorio, buccinador, oval y lacerado no se conservaron en ninguno de los materiales. El

extremo anterior de la bulla auditiva toma contacto estrecho con el basiesfenoides, característica compartida con las especies vivientes *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. steinbachi*, *C. boliviensis*, *C. erikacuellarae*, *C. bicolor* (grupo *boliviensis*), *C. lami*, *C. ibicuiensis* (grupo *torquatus*), *C. tucumanus*, *C. juris*, *C. latro*, *C. pilarensis*, *C. occultus*, *C. argentinus* (grupo *tucumanus*), *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi* y la especie extinta *C. viarapaensis* (grupo *leucodon*). La bulla auditiva está relativamente poco inflada (Figura 13).

Bóveda craneana.- En vista lateral, el techo craneano, desde los nasales hasta los parietales, es subparalelo en relación con el plano oclusal de la serie de molares. Al nivel del frontal se observa una concavidad que divide la parte anterior del cráneo de la bóveda craneana (Frailey *et al.*, 1980; Figura 13), esta característica también se observa en *C. subquadratus* y en las especies vivientes *C. frater* y *C. lewisi*. La cresta sagital se encuentra muy bien marcada (Frailey *et al.*, 1980) como en las especies más robustas (e.g. *C. conoveri*, *C. frater*, *C. lewisi*). La apófisis mastoidea alcanza el margen ventral del meato acústico externo, de manera similar a lo observado en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *C. viarapaensis*, y algunas especies vivientes (e.g. *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri*, *C. steinbachi*, *C. erikacuellarae*, *C. bicolor*, *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi*).

Región occipital.- Parcialmente conservada en el holotipo y en el material KUV 43051. La cresta lambdoidea es alta y ancha, alcanzando el nivel del margen interno del arco cigomático; se dispone en ángulo recto con respecto al eje sagital del cráneo (Frailey *et al.*, 1980). El proceso paraoccipital es marcadamente grande (Frailey *et al.*, 1980). Esta región es vertical (Frailey *et al.*, 1980) y está comprimida dorso-ventralmente.

MANDIBULA.- Mandíbula grande y robusta (Frailey *et al.*, 1980). El cuerpo mandibular es moderadamente alto y el diastema es corto y oblicuo como en *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. El borde anterior del diastema es grueso y presenta estrías, de manera semejante a lo que se observa en el diastema superior (Frailey *et al.*, 1980). La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta, formando un ángulo de aproximadamente 90° como ocurre en *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y los representantes vivientes del género (Figura 13). La cresta lateral está muy marcada. La base del alvéolo del dp4 protruye del cuerpo mandibular, dejando muy alta la región de la mandíbula a ese nivel. El extremo posterior del proceso mentoniano sobrepasa posteriormente el alvéolo del dp4. El proceso mentoniano está muy desarrollado y es visible en

vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. La cresta masetérica, originada de manera abrupta al nivel del m2 (Frailey *et al.*, 1980), es de posición ascendente en vista lateral, como en la mayoría especies vivientes (Figura 13). La cresta mandibular, notablemente marcada, separa claramente ambas porciones de la fosa masetérica. La porción dorsal de la fosa masetérica es profunda comparada con la porción ventral. La fosa retromolar es profunda. El foramen mandibular se ubica muy próximo al cóndilo (Frailey *et al.*, 1980), vinculado a una inserción profunda del incisivo. La apófisis latero-ventral del proceso postcondilar se orienta lateralmente similar a lo observado en las extintas analizadas (excepto *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*) y las especies vivientes. La escotadura sigmoidea inferior está muy excavada. Esta especie, similar a lo que ocurre en las especies vivientes, tiene una mandíbula marcadamente histricognata.

DIENTES.- Los DP4–M2 se reducen en tamaño en dirección posterior (Frailey *et al.*, 1980) y no presentan cemento sobre la corona (Figura 12), rasgo compartido con *C. subquadratus*, *C. ameghinoi*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El M3 es de forma subcilíndrica (Boule y Thévenin, 1920) o es ligeramente en forma de riñón (Frailey *et al.*, 1980). Los molares inferiores muestran un ángulo lingual ligeramente marcado (ángulo lingual del m1 = 131°; (Tabla A11 en Apéndice 25) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. orthognathus* y *Ctenomys* sp. nov. A. Los lóbulos del dp4 presentan el mismo tamaño, similar a lo observado en *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes (Figura 12). Los incisivos son anchos, sin surcos (Frailey *et al.*, 1980). La base del alvéolo del I1 se ubica por encima del margen anterior del DP4 (Ameghino, 1902). Los incisivos superiores son marcadamente procumbentes (ángulo de Thomas = 117°; Tabla A11 en Apéndice 25; Boule y Thévenin, 1920; Frailey *et al.*, 1980).

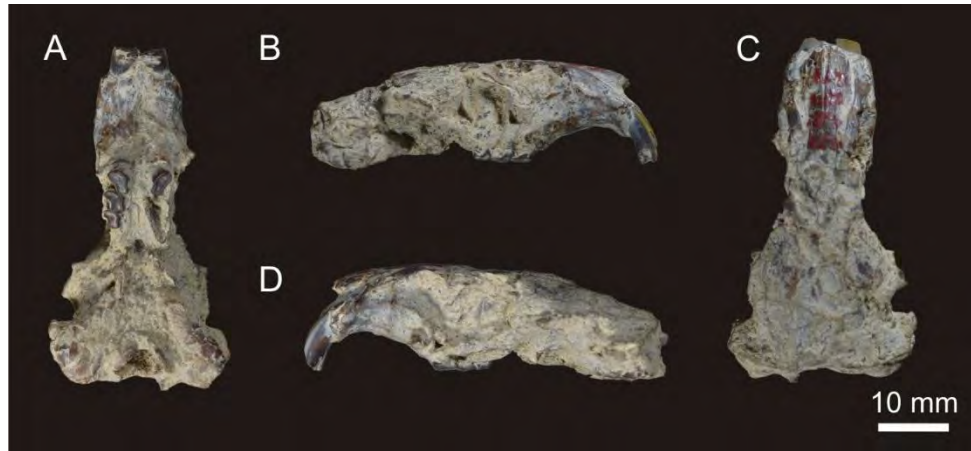


Figura 11. *Ctenomys subassentiens* (Holotipo). A-D, Cráneo MACN 5965; A, vista ventral; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista lateral izquierda.

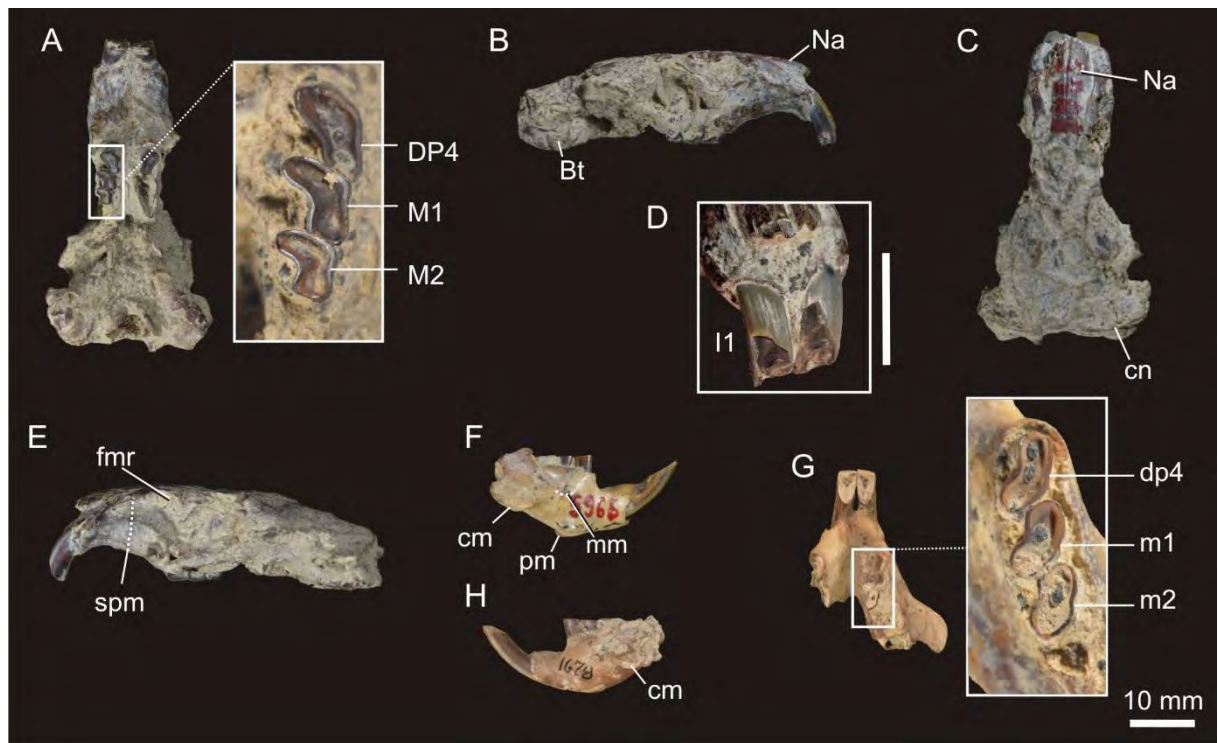


Figura 12. *Ctenomys subassentiens*. A-E, Cráneo MACN 5965 (holotipo); A, vista ventral y detalle de DP4-M2 derechos; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, detalle de los incisivos (escala de 10 mm); E, vista lateral izquierda. F-G, Mandíbula MACN 5966; F, Vista lateral derecha; G, vista dorsal y detalle de dp4-m2 derechos. H, Vista lateral de la hemimandíbula izquierda MACN 1678. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

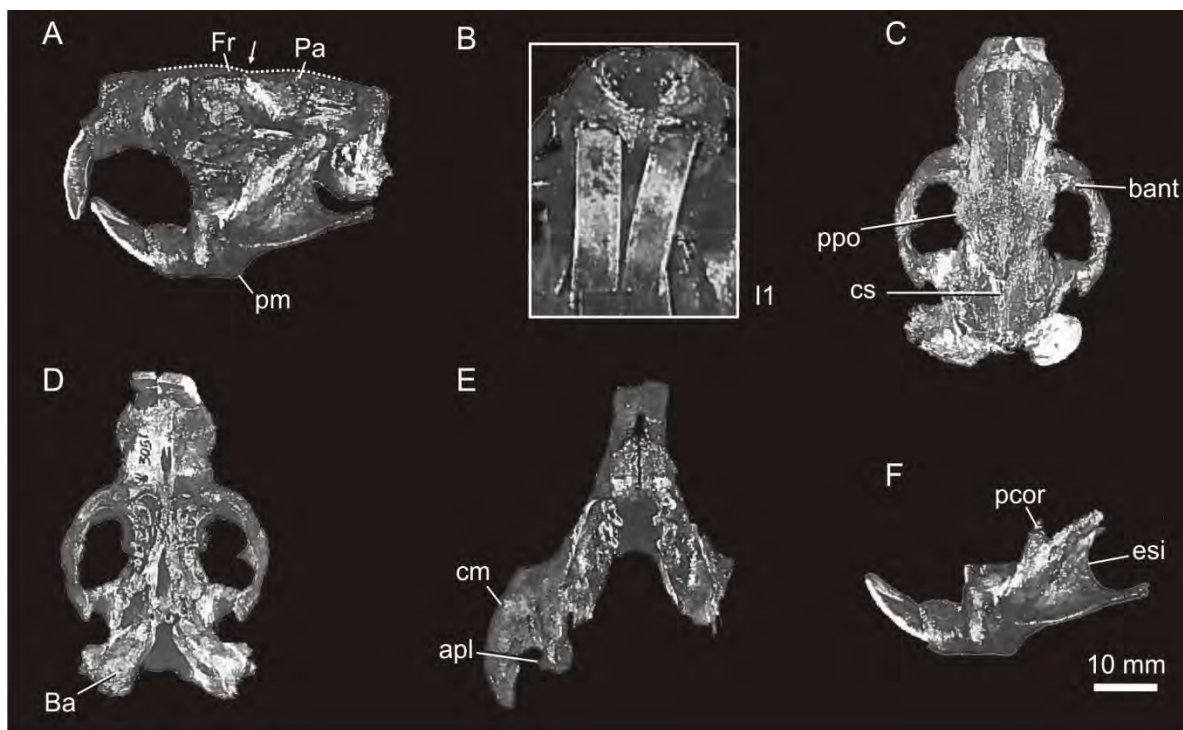


Figura 13. *Ctenomys subassentiens*. A-F, Cráneo y mandíbula KUV 43051 (modificado de Frailey *et al.* 1980); A, vista lateral; B, vista anterior de los incisivos superiores; C, vista dorsal del cráneo; D, vista ventral del cráneo; E, vista dorsal de la mandíbula; F, vista lateral izquierda de la mandíbula. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Esta especie fue fundada originalmente por Ameghino (1902: 242) a partir de un cráneo (MACN 5965) proveniente del yacimiento paleontológico del Valle de Tarija (Bolivia; Figura 54) colectado, junto a otros numerosos restos fósiles, por el geólogo de Carles durante los años 1886 y 1887 (de Carles, 1888; Ameghino, 1902). Este autor describe los sedimentos de los cuales colectó los fósiles y asigna los materiales de *Ctenomys* a los horizontes superiores de color rojizo con una edad de “*Pampeano superior*” (de Carles, 1888: 39–40), la cual fue utilizada posteriormente por Ameghino (1902).

A diferencia del resto de las especies de *Ctenomys* descritas por Ameghino, en el caso de *C. subassentiens* el autor especifica el material tipo de la especie de la siguiente manera: “*El tipo es un cráneo con los incisivos y las tres primeras muelas superiores, pero muy destrozado en su parte posterior*” (Ameghino, 1902: 242). La comparación del material localizado en la colección del MACN con las ilustraciones dadas por el autor brindan datos inequívocos que permiten aceptar al ejemplar MACN 5965 como el holotipo de esta especie.

Boule y Thevenin (1920: 10) asignan el yacimiento de Tarija al Plioceno superior o Pleistoceno inferior. Entre la fauna de Tarija estudiada, estos autores analizaron los materiales descritos por Ameghino (1902) y pasaron a sinonimia de *Ctenomys subassentiens* a las otras dos especies fósiles del Valle de Tarija, *Ctenomys subquadratus* y *Ctenomys brachyrhinus*, e ilustraron un fragmento de hemimandíbula derecha (Boule y Thevenin 1920: Lámina XXV, figura 8). Estos autores indicaron que era necesaria una comparación detallada con especies vivientes del género para justificar la validez de las especies fósiles de Tarija. Rusconi (1931) volvió a tratar las especies de Tarija y llegó a la conclusión de que las tres especies presentaban diferencias significativas que sustentaban su validez. Ameghino (1902) y Rusconi (1931) mencionaron que *C. subassentiens* se trataba de la especie de menor tamaño con respecto a *C. subquadratus* y *C. brachyrhinus* (Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 73 en el capítulo de Resultados).

Frailey *et al.* (1980) asignaron a *C. subassentiens* nuevos materiales (KUPV 43051), provenientes de la localidad de Pueblo Viejo (Tarija, Bolivia), representado por un cráneo con la región occipital deteriorada y la mandíbula articulada sin el m3, la cresta maseterica y el cóndilo del lado derecho, y varios restos poscraneos incluyendo húmero, ulna, radio, dos fragmentos de escápulas y varias costillas y vértebras. Estos autores además expresaron que, para realizar una comparación con especies vivientes, como lo habían sugerido Boule y Thevenin (1920), era necesario que las especies vivientes tengan una clasificación taxonómica estable. Por lo tanto, estos autores sugirieron mantener el nombre *C. subassentiens* para los fósiles de Tarija. Posteriormente, Marshall y Hoffstetter (1991) revalidaron las 3 especies descritas originalmente por Ameghino (1902).

Materiales de las especies de *C. subassentiens* y *C. subquadratus* (*C. brachyrhinus* no fue incluida por no encontrarse el material; ver Comentarios en *Ctenomys brachyrhinus*) pudieron ser estudiados en esta tesis. Ambas especies fueron incluidas en los análisis de morfometría geométrica. En el morfo-espacio de cráneo, tanto para las configuraciones promedio como para las configuraciones individuales, ambas especies se ubicaron muy próximas entre sí, por presentar rostros muy anchos y cortos (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). A pesar de esta similitud morfológica global, estas especies muestran características cualitativas marcadamente diferentes que permiten identificarlas como entidades taxonómicas distintas. De acuerdo con Ameghino (1902), Rusconi (1931), Marshall y Hoffstetter (1991), los resultados de las comparaciones realizadas durante esta tesis entre *Ctenomys subassentiens* y *Ctenomys subquadratus* permiten aceptar la validez de ambas especies. Esta decisión se basa principalmente en que *C. subassentiens*

se diferencia de *C. Subquadratus* por presentar: cráneo más grácil; rostro e incisivos más procumbentes (ángulo de Thomas = 116° en *C. subassentiens*; ángulo de Thomas = 107° en *C. subquadratus*; Tabla A11 en Apéndice 25); huesos nasales más estrechos y abovedados; cráneo más comprimido dorso-ventralmente; fosa masetérica rostral no sobrepasando la sutura premaxilo-maxilar; fosa mesopterigoidea extendida hasta el límite M1–M2; frontales más estrechos; M3 de forma arriñonada.

Ctenomys subquadratus Ameghino 1902

Figuras 14, 15 y 16; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1902. *Ctenomys subquadratus* Ameghino: página 243, Lámina IV, figuras 19 a–b.

1920. *Ctenomys subassentiens* Boule y Thevenin: página 224, Lámina XXV, figura 8 (*partim*).

1931. *Ctenomys subquadratus* Rusconi: páginas 217–218.

1980. *Ctenomys subassentiens* Frailey *et al.*: páginas 4–9. figuras 1 B–C, 2–5 (*partim*).

1991. *Ctenomys subquadratus* Marshall y Hoffstetter: páginas 359–364.

Holotipo: MACN 5961. Cráneo relativamente completo, con DP4–M3 izquierdos y DP4–M2 derechos, ambos incisivos, con la región occipital, aunque dañada; sin los arcos cigomáticos.

Materiales referidos: *Restos mandibulares*, MACN 1677; *Restos craneanos y mandibulares*, MACN 1676 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Valle de Tarija, Bolivia. “*Pampeano superior*” (de Carles, 1888: 40); “*pampeano superior de Buenos Aires (piso bonaerense)*” (Ameghino, 1902: 226); Horizonte B, Pleistoceno medio a tardío (Oppenheim, 1943). Formación Tarija, Pleistoceno medio, Piso/Edad Ensenadense; 1,0–0,7 Ma (MacFadden *et al.*, 1983). Formación Tolomosa, Pleistoceno, Piso/Edad Ensenadense; 1,1–<0,7 Ma (MacFadden, 2000, 2013, 2014).

Diagnosis ampliada: Especie de tamaño medio; cráneo ligeramente más alto que *C. subassentiens*; rostro ancho y corto; diastema superior ligeramente convexo; forámenes incisivos e interpremaxilar amplios; fosa masetérica rostral profunda; nasales cortos, anchos y horizontales; foramen palatino mayor al nivel del M1; series molares subparalelas; frontales anchos; proceso postorbital desarrollado; bulla auditiva relativamente poco inflada. Mandíbula robusta; diastema inferior corto; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; origen de

la cresta masetérica al nivel del m2; cresta masetérica de nacimiento abrupto dirigido en sentido latero-posterior. DP4 con mayor longitud que en *C. subassentiens*; base del alvéolo del I1 al nivel del DP4; incisivos superiores de porción extra-alveolar ligeramente larga; m3 de forma cilíndrica.

Descripción: *Ctenomys subquadratus* es una especie de mayor tamaño (Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 73 en el capítulo Resultados) y robustez que *C. subassentiens* (Ameghino, 1902). El cráneo es ligeramente más alto al nivel del DP4 comparado con *C. subassentiens* (Rusconi, 1931). A pesar de estas diferencias, *Ctenomys subquadratus* muestra grandes similitudes con *C. subassentiens*.

CRANEO.- Región rostral.- Tal como indica Ameghino (1902), el rostro de *C. subquadratus* es más ancho y corto que el del holotipo de *C. subassentiens*. El diastema es de igual largo y ancho (Rusconi, 1931) y ligeramente más convexo que en *C. subassentiens* (Ameghino, 1902). Sin embargo, en el análisis morfo-geométrico de cráneo (ver Figura 72 y A23 en el capítulo de Resultados y en el Apéndice 26 respectivamente), donde se incluyó el material KUV 43051 como representante de *C. subassentiens* (el holotipo no pudo utilizarse por su estado de conservación), se observa que *C. subassentiens* presenta un rostro ancho y corto similar al de *C. subquadratus*. Los forámenes incisivos e interpremaxilar son alargados antero-posteriormente y son más amplios que en *C. subassentiens* (Ameghino, 1902). Estos forámenes se comunican entre sí por un valle delimitado por los márgenes mediales del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar, al igual que en *C. tandilensis*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. C y los representantes vivientes, se ubica próximo a los forámenes incisivos. Las raíces del septo premaxilar se ubican dorso-medialmente a los márgenes del premaxilar, similar a lo observado en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B y las especies vivientes (excepto: *C. saltarius*, *C. scagliai*, *C. maulinus*, *C. tuconax*, *C. leucodon*, *C. haigi*, *C. fodax*, *C. pundti*, *C. sociabilis* y las especies integrantes del grupo *torquatus* y *eastern*). El septo premaxilar está cubierto por sedimento. Los márgenes de los forámenes incisivos están orientados en sentido antero-medial, como en *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa masetérica rostral es profunda y alcanza a contactar la sutura premaxilo-maxilar, carácter diferente al de *C. subassentiens*. Los nasales son más cortos y anchos que en *C. subassentiens* y adquieren una posición horizontal en vista lateral (Ameghino, 1902). Estos se extienden posteriormente hasta alcanzar el nivel del origen de la raíz cigomática dorsal.

Región cigomática.- Solo se preserva parte de la raíz cigomática anterior derecha en los materiales MACN 5961 (holotipo) y la barra anteorbitaria derecha completa en el material MACN 1676 (Figuras 15 y 16). La base de la raíz cigomática anterior es robusta. En vista lateral, la porción ventral de esta adquiere una orientación oblicua.

Región palatal.- El paladar se conserva en los materiales MACN 5961 (holotipo) y MACN 1676, pero en este último está cubierto por la mandíbula que está articulada al cráneo (Figuras 15 y 16). Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas, distinto a *C. subassentiens* y similar a *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor se ubica al nivel del M1. La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel posterior del M2, similar a *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y los *Ctenomys* vivientes, en los cuales alcanza el M2 o el límite M2–M3. Esta especie presenta una expansión lateral del maxilar al nivel de los DP4 que es visible ventralmente, generada para soportar la base del alvéolo del incisivo, como ocurre en *C. kraglievichi* y *C. viarapaensis*. Las series dentarias son sub-paralelas entre sí.

Región orbital.- Está presente en los materiales MACN 5961 y MACN 1676, pero la órbita se encuentra rellena por sedimento en ambos. Los frontales son más anchos que en *C. subassentiens* (Ameghino, 1902) y el proceso postorbital está marcadamente desarrollado (Ameghino, 1902).

Región basicraneana.- Se preserva muy poco en el holotipo, y en el material MACN 1676 está cubierto mayormente por la mandíbula, la cual está articulada al cráneo. La bulla auditiva es pequeña y relativamente poco inflada al igual que *C. subassentiens* (Figuras 15 y 16).

Bóveda craneana.- Parcialmente conservada en el material MACN 5961 y completamente conservada en MACN 1676, aunque cubierta por sedimento. En vista lateral, el techo craneano desde los nasales hasta los parietales, es paralelo en relación con el plano oclusal de la serie de molares como en *C. subassentiens* (Figura 15). En vista lateral se observa, al nivel del frontal, una concavidad que divide la parte anterior del cráneo de la bóveda craneana semejante a lo que se observa en *C. subassentiens* (Figura 16). Esta característica también es compartida con las especies vivientes *C. frater* y *C. lewisi*. Las fosas temporales son muy profundas y extendidas medialmente, pero no se llega a formar una cresta sagital. La apófisis mastoidea, conservada en el ejemplar MACN 1676, está bien desarrollada y alcanza el margen ventral del meato acústico externo, de manera similar a lo que ocurre en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *C.*

viarapaensis, y algunas especies vivientes (e.g. *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri*, *C. steinbachi*, *C. erikacuellarae*, *C. bicolor*, *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi*).

Región occipital.- No se conserva en el holotipo pero sí en el material MACN 1676. Esta región es baja dorso-ventralmente como en *C. subassentiens*. El proceso paraoccipital, muy desarrollado, se orienta lateralmente desde el foramen magnum y alcanza el borde lateral de la bulla auditiva (Figura 16).

MANDIBULA.- La mandíbula es robusta, con diastema corto y oblicuo (Figura 15). La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es marcadamente abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente como ocurre en *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y los representantes vivientes del género. La base del alvéolo del dp4 y m1 protruyen ventralmente del cuerpo mandibular. El proceso mentoniano está desarrollado y se alcanza a observar en vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. Este proceso alcanza el nivel del margen posterior del alvéolo del dp4. Aunque la cresta masetéica no se preserva en su totalidad, su origen, al nivel del m2, muestra un nacimiento abrupto dirigido latero-posteriormente como en el resto de las especies del género a excepción de *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis*. La cresta mandibular está muy marcada y la porción dorsal de la fosa masetéica es más profunda que la porción ventral (Figura 15).

DIENTES.- El DP4 es de mayor longitud que en *C. subassentiens* (Rusconi, 1931). Esta especie no presenta cemento sobre la corona de los dientes, similar a *C. subassentiens*, *C. ameghinoi*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El M3 es de forma cilíndrica (Ameghino, 1902), a diferencia del de *C. subassentiens* que es de forma sub-cilíndrica (Boule y Thévenin, 1920) o arriñonada (Frailey *et al.*, 1980). El lóbulo anterior del dp4 muestra un tamaño similar al lóbulo posterior, característica observada en *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. y las especies vivientes. Los incisivos superiores son anchos, robustos, y con su porción extra-alveolar moderadamente larga; presentan procumbencia alta, ángulo de Thomas = 107° (100°–114°) (Tabla A11 en Apéndice 25). La base del alvéolo del I1 se ubica al nivel del DP4 (Ameghino, 1902).

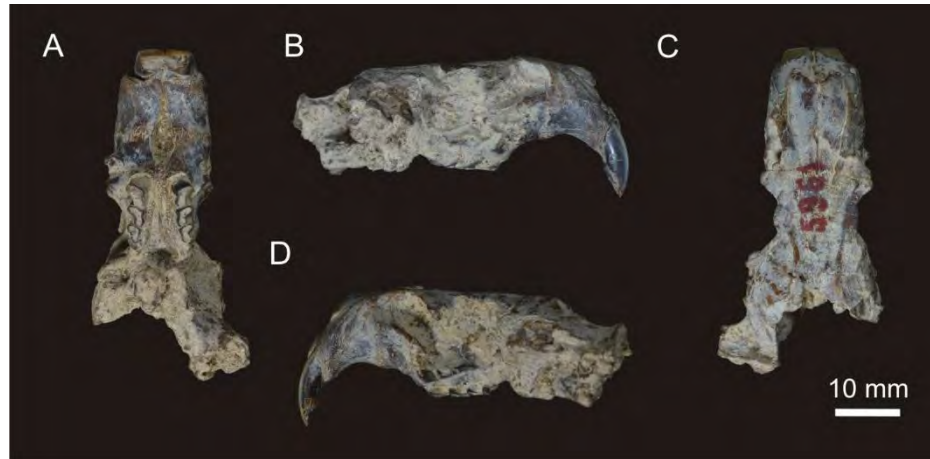


Figura 14. *Ctenomys subquadratus* (Holotipo). A-D, Cráneo MACN 5961; A, vista ventral; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista lateral izquierda.

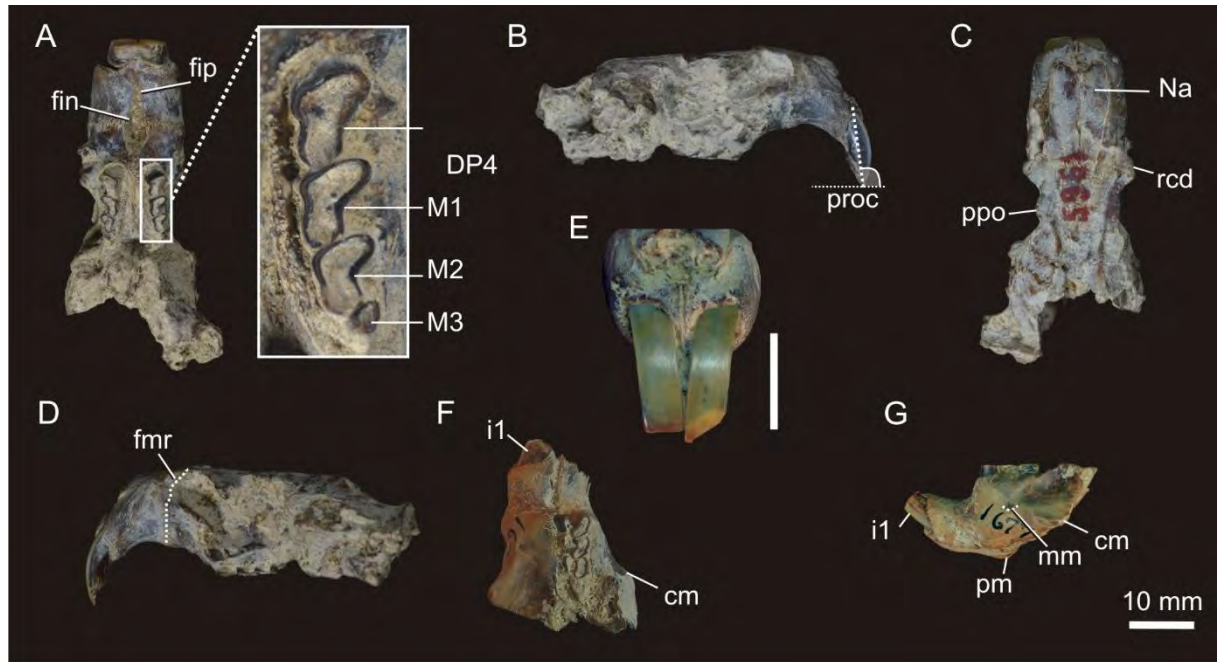


Figura 15. *Ctenomys subquadratus*. A-E, Cráneo MACN 5961 (holotipo); A, vista ventral y detalle de la serie dentaria izquierda; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista lateral izquierda; E, vista anterior de los incisivos superiores (escala de 10 mm). F-G, Mandíbula MACN 1677; F, vista dorsal; G, vista lateral de la hemimandíbula izquierda. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

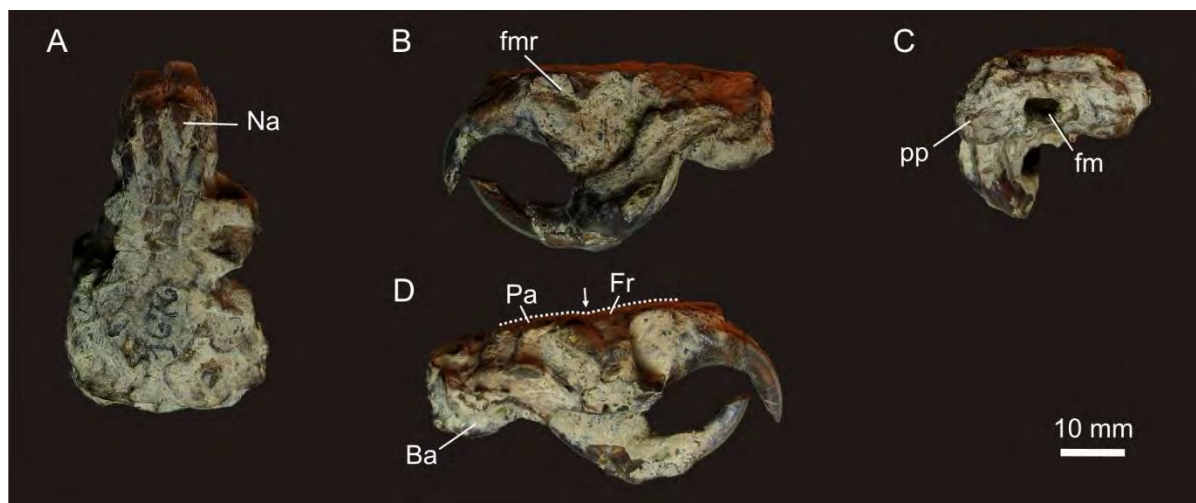


Figura 16. *Ctenomys subquadratus*. A-D, Cráneo y mandíbula articulados MACN 1676; A, vista dorsal; B, vista lateral izquierda; C, vista occipital; D, vista lateral derecha. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Al igual que la especie anterior, esta fue fundada y descrita por Ameghino (1902) a partir de un cráneo y una hemimandíbula colectados por de Carles en el yacimiento paleontológico del Valle de Tarija (Bolivia; Figura 54). La historia de este taxón siguió los mismos eventos históricos que los comentados para la especie *C. subassentiens* (ver Comentarios de *C. subassentiens*).

Los resultados de las comparaciones realizadas durante esta tesis entre *Ctenomys subassentiens* y *Ctenomys subquadratus*, permiten aceptar a ambas como especies válidas (ver comparación en Comentarios de *C. subassentiens*). Estos resultados concuerdan con lo expuesto por Ameghino (1902), Rusconi (1931) y Marshall y Hoffstetter (1991).

Ctenomys brachyrhinus Ameghino 1902

Figura 17; Tabla A11 en Apéndice 25

1902. *Ctenomys brachyrhinus* Ameghino: páginas 243–244, Lámina IV, figuras 21 a–d.

1920. *Ctenomys subassetiens* Boule y Thevenin: página 224, Lámina XXV, figura 8 (*partim*).

1931. *Ctenomys brachyrhinus* Rusconi: páginas 217–218.

1980. *Ctenomys subassetiens* Frailey *et al.*: páginas 4–9, figuras 1 B–C, 2–5 (*partim*).

1991. *Ctenomys brachyrhinus* Marshall y Hoffstetter: páginas 359–364.

Lectotipo: MACN 5947, porción anterior del cráneo conservada desde los incisivos hasta el nivel del alvéolo del M3. Se conservan los nasales, ambos I1 y DP4–M2 derechos. Designado por Rusconi (1931: 218).

Material asignado: El lectotipo y un fragmento de hemimandíbula ilustrado por Ameghino, (1902; Lámina IV, figuras 21 a–d). Esta especie se revisa aquí a través de las figuras originales (Ameghino, 1902; Lámina IV, figuras 21 a–d) debido a que los materiales se encuentran extraviados.

Distribución cronológica y geográfica: Valle de Tarija, Bolivia. “*Pampeano superior*” (de Carles, 1888: 40); “*pampeano superior de Buenos Aires (piso bonaerense)*” (Ameghino, 1902: 226). Horizonte B, Pleistoceno medio a tardío (Oppenheim, 1943). Formación Tarija, Pleistoceno medio, Piso/Edad Ensenadense; 1,0–0,7 Ma (MacFadden *et al.*, 1983). Formación Tolomosa, Pleistoceno, Piso/Edad Ensenadense; 1,1–<0,7 Ma (MacFadden, 2000, 2013, 2014).

Diagnosis ampliada: Cráneo de mayor tamaño que los de *C. subassentiens* y *C. subquadratus*; rostro más ancho y corto que en *C. subassentiens* y *C. subquadratus*; rostro ancho a lo largo de toda su longitud; nasales cortos, anchos y de disposición horizontal; apertura nasal anterior deprimida y ancha; paladar entre series dentarias marcadamente angosto y con una cresta media notablemente marcada en su región posterior. DP4–M2 decrecen en tamaño posteriormente; alvéolo del M3 de mayor tamaño que en *C. subquadratus*.

Descripción: Sobre la base de las ilustraciones de Ameghino (1902) y teniendo en cuenta lo publicado por Ameghino (1902) y Rusconi (1931) se realiza esta descripción.

CRANEO.- El rostro es muy ancho lo que se evidencia en el diámetro transversal de los premaxilares (Tabla A11 en Apéndice 25) (ver Rusconi, 1931).

Región rostral.- El rostro en *Ctenomys brachyrhinus* es más ancho que largo (Ameghino, 1902; Rusconi, 1931), siendo más ancho y corto que en *C. subassentiens* y *C. subquadratus* (Ameghino, 1902) y manteniendo su ancho a lo largo de toda su longitud (Ameghino, 1902; Rusconi, 1931) (Figura 17). Los premaxilares son cortos y anchos (Ameghino, 1902), más que en *C. subassentiens* y *C. subquadratus*. Los nasales también son muy cortos, anchos y deprimidos dorso-ventralmente (Ameghino, 1902; Rusconi, 1931); este último carácter es compartido la especie viviente *C. yatesi* (Gardner *et al.*, 2014). La apertura nasal es deprimida dorso-ventralmente y ancha (Ameghino, 1902), similar a lo que ocurre en *C. subquadratus* y *C. viarapaensis*.

Región cigomática.- No se conserva.

Región palatal.- El paladar entre las series dentarias, o espacio interalveolar según Rusconi, (1931), es marcadamente angosto (Ameghino, 1902; Rusconi, 1931) y presenta una cresta media notablemente marcada en su región posterior (Ameghino, 1902).

Región orbital, región basicraneana, bóveda craneana y región occipital.- No se conservan.

MANDIBULA.- El resto mandibular dibujado por Ameghino (1902) presenta el cuerpo mandibular bajo y diastema corto (Ameghino, 1902) y oblicuo. (Figura 17).

DIENTES.- Los DP4–M2 decrecen en tamaño posteriormente de forma más acentuada que en *C. subassentiens* y *C. subquadratus* (Ameghino, 1902). El alvéolo del M3 es de mayor tamaño que en *C. subquadratus* (Ameghino, 1902). Los incisivos superiores son anchos.

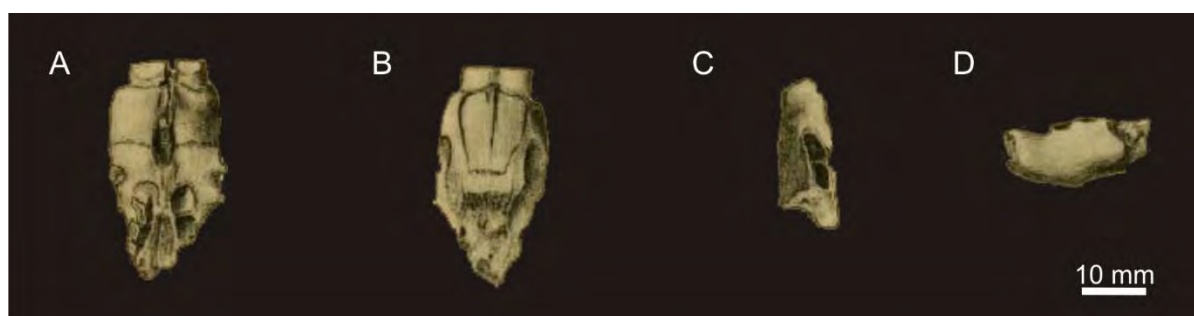


Figura 17. *Ctenomys brachyrhinus* Ameghino 1902. A-B, Ilustración original del cráneo MACN 5947 (Lectotipo) (modificada de Ameghino 1902: Lámina IV); A, vista ventral; B, vista dorsal. C-D, Ilustración original de la hemimandíbula izquierda (modificada de Ameghino 1902: Lámina IV); C, vista dorsal; D, vista lateral.

Comentarios: Como en las últimas dos especies mencionadas, *Ctenomys brachyrhinus* fue fundada por Ameghino (1902) a partir de los materiales traídos por de Carles del yacimiento de Tarija (Bolivia; Figura 54). El autor expresó textualmente que el material sobre el cual se basó para describir esta especie era una “*mitad anterior de un cráneo con la dentadura destrozada y una rama mandibular sin dentadura*” (Ameghino, 1902: 243, lámina IV, figuras c y d). No se encontraron los materiales utilizados por Ameghino (1908) para describir esta especie. De acuerdo con las ilustraciones hechas por Ameghino (1902), se infiere que el material tipo (ver Rusconi, 1931) está conservado desde los incisivos hasta un poco más de la mitad del paladar. Se observan ambos I1 y DP4–M2 del lado derecho. Además, en la lámina se conserva una hemimandíbula izquierda mencionada por Ameghino y se observa que está preservada desde el borde del alvéolo del incisivo hasta el borde posterior del alvéolo del m1. Ameghino (1902) describió este resto de hemimandíbula y mencionó que presentaba cuerpo mandibular bajo y diastema corto.

Varios años después, Rusconi (1931) describe esta especie y comenta que el material tipo (= lectotipo; ICZN Artículo 74) es una porción anterior de un cráneo que lleva el número de colección MACN 5947 y no hace mención del fragmento mandibular que dibujó Ameghino.

Esta especie, según Ameghino (1902) y Rusconi (1931), es la de mayor tamaño entre las tres especies fósiles descritas para el Valle de Tarija por Ameghino (1902; ver tabla A11 en Apéndice 25). La descripción de los materiales dada por Ameghino (1902) y Rusconi (1931), así como el análisis de la ilustración original, permiten aceptar a *Ctenomys brachyrhinus* como especie válida. Esto está sustentado por la presencia de caracteres morfológicos (ver diagnosis) que permiten diferenciar a esta especie del resto de las especies analizadas.

Ctenomys chapalmalensis (Ameghino 1908)

Figuras 18, 19, 20 y 21; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1908. *Paractenomys chapalmalensis* Ameghino: página 425.
1914. *Ctenomys chapalmalensis* Rovereto: páginas 197–198, figura 75.
1930. *Ctenomys (Paractenomys) chapadmalensis* Rusconi: páginas 154–156, figuras 1a, 1b y 2.
1991. *Paractenomys chapadmalensis* Reig y Quintana: página 292.
2002. *Ctenomys chapalmalensis* Verzi: páginas 309–328, figuras 1, 4 y 6.
2005. *Ctenomys chapalmalensis* Verzi y Quintana: páginas 311–312.
2008. *Ctenomys chapalmalensis* Verzi: página 391, figura 5.
2010. *Ctenomys chapalmalensis* Verzi et al.: páginas 243–252.
2021. *Ctenomys chapalmalensis* Verzi et al.: páginas 9–10, figura 1.3.
2021. *Ctenomys chapalmalensis* De Santi et al.: páginas 377–392, figuras 3 y 5.

Holotipo: MACN 12681 (holotipo de *Paractenomys chapalmalensis*). Cráneo con ambos incisivos, ambas series dentarias completas, con la raíz cigomática anterior derecha y su barra anteorbitaria asociada. Hemimandíbula izquierda con dp4–m2 y el incisivo; los procesos coronoides y angular están dañados.

Materiales referidos: *Restos craneanos*, MACN 19248, MACN 19249, MACN 19250. MLP 90-IV-4-1. MMP 481-S, MMP 483-S, MMP 575-S, MMP 845-M, MMP 891-M, MMP 1214-M, MMP 1223-M, MMP 1225-M, MMP 1226-M, MMP 1227-M, MMP 1319-M, MMP 1449-M. *Restos*

mandibulares, MACN 19243, MACN 19245, MACN 19247, MACN 19255, MACN 19256. MMP 358-S, MMP 377-S, MMP 601-S, MMP 613-S, MMP 642-S, MMP 889-M, MMP 890-M, MMP 1229-M, MMP 1230-M, MMP 1526-M, MMP 1620-M, MMP 1622-M. *Restos craneanos y mandibulares*, holotipo, MMP 298-S, MMP 356-S, MMP 357-S, MMP 444-S, MMP 606-S, MMP 646-M, MMP 1061-M, MMP 1730-M (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: “*Horizonte/Piso Chapalmalense*” (Ameghino, 1908: 421). Acantilados costeros entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación San Andrés, Plioceno-Pleistoceno temprano, Piso/Edad Marplatense, Subpiso/Subedad Sanandresense; 2,58–2,14 Ma (Quintana, 1994; Vucetich y Verzi, 1995; Cione y Tonni, 1999, 2001; Verzi y Quintana, 2005; Cione *et al.*, 2015; Gasparini y Tonni, 2016).

Diagnosis enmendada: Especie de *Ctenomys* de tamaño pequeño; rostro estrecho; forámenes incisivos e interpremaxilar elongados; raíces del septo premaxilar dirigidas dorso-medialmente; borde anterior de la raíz cigomática anterior no sobrepasa el alvéolo del DP4; barra anteorbitaria vertical; proceso cigomático del escamoso formando parte de la apófisis paraorbitaria del arco cigomático; lacrimal grande; foramen infraorbital de forma sub-oval; foramen palatino mayor al nivel del límite DP4–M1; fosa mesopterigoidea al nivel del límite M1–M2; fisura esfenopalatina posterior extendida posteriormente; proceso postorbital formado por frontal y escamoso; bóveda craneana marcadamente descendente posteriormente en vista lateral del cráneo; meato acústico externo de gran diámetro; bulla auditiva inflada. Diastema mandibular elongado; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual; borde ventral de la muesca masetérica bien definido; cresta masetérica descendente posteriormente; porción dorsal de la fosa masetérica profunda; apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar dirigido póstero-lateralmente y sobrepasando al cóndilo. Presencia de cemento alrededor de la corona; incisivos ligeramente proodontes y subparalelos.

Descripción: Esta especie de *Ctenomys* es de tamaño pequeño (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es estrecho, con los forámenes incisivos e interpremaxilar, muy amplios (Rusconi, 1930; Verzi, 1994) y unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar está muy desarrollado y adelantado en el rostro, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar

se dirigen dorso-medialmente con respecto a los márgenes del premaxilar, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar están muy desarrolladas como se observa también en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. La fosa masetérica rostral es poco profunda y se extiende anteriormente (Verzi, 1994) (Figura 19).

Región cigomática.- La porción ventral de la raíz cigomática anterior es horizontal y muy estrecha en su origen (Verzi, 1994). Su borde anterior no sobrepasa hacia adelante al alvéolo del DP4 (Verzi, 1994). Tanto la raíz cigomática dorsal como la raíz cigomática anterior se originan al mismo nivel, dejando la barra anteorbitaria vertical en vista lateral (Rusconi, 1930) como en *C. latidens*. El origen de la raíz cigomática dorsal se ubica al nivel del M1–M2, más posterior que en los vivientes (Verzi, 1994) y en el resto de las especies extintas analizadas. Esta especie no presenta lámina ósea como la mayoría de las especies del género (Verzi, 1994), a excepción de unas pocas (e.g. *C. rusconii* y *C. argentinus*; De Santi *et al.*, 2021). El arco cigomático es bajo. La cresta masetérica del yugal está muy desarrollada, ocupando gran parte del arco en sentido dorso-ventral. La depresión suborbitaria del yugal se encuentra muy marcada. La fosa masetérica del yugal, para el origen del músculo masetero posterior (*sensu* Woods y Howland, 1979), es muy profunda (Verzi, 1994) (Figura 21). La expansión orbitaria del maxilar está muy desarrollada, carácter compartido con *C. thomasi*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A. La apófisis paraorbitaria se ubica posteriormente con respecto al proceso yugal inferior (Verzi, 1994). El proceso cigomático del escamoso se expande y forma parte de la apófisis paraorbitaria (Verzi, 1994; Figura 21), carácter compartido únicamente con *Ctenomys* sp. nov. B. La porción facial del lacrimal está fuertemente desarrollada y protruye hacia la órbita, como en el resto de las especies analizadas, excepto *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. C y la viviente *C. australis*. La porción orbital del lacrimal bordea posteriormente el canal nasolacrimal de forma continua. El foramen infraorbital es de forma sub-oval en vista anterior y es proporcionalmente más amplio que en los representantes vivientes (Rusconi, 1930, Verzi, 1994).

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas tal como ocurre en *C. rusconii*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor abre en el maxilar al nivel del límite DP4–M1, como ocurre en *C. thomasi*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. El límite anterior de la fosa

mesopterigoidea alcanza el nivel del límite M1–M2 (Verzi, 1994), similar a *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B, y a diferencia de *C. kraglievichi*, *C. dasseni*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y los representantes vivientes en los cuales alcanza el nivel del M2 o del límite M2–M3. Ambas series dentarias son marcadamente divergentes a diferencia de las especies vivientes, como lo observó Rovereto (1914) (Figuras 19, 20 y 21).

Región orbital.- El canal nasolacrimal se orienta medialmente desde la barra anteorbitaria, es corto y el foramen lacrimal se encuentra muy próximo a la porción facial del lacrimal. La sutura maxilo-frontal en el canal nasolacrimal está oculta y no se alcanza a observar en vista lateral, similar a lo que ocurre en *C. rusconii*. La fisura esfenopalatina posterior se expande pósterodorsalmente con respecto a la vaina alveolar del M1 (Figuras 18, 19 y 20) a diferencia del resto de las especies (Verzi, 1994) en las cuales la fisura esfenopalatina posterior está más reducida. El foramen de exposición del conducto lacrimal abre por delante de la fisura esfenopalatina anterior. Esta zona, en los materiales donde se conserva, se encuentra parcialmente desosificada. El foramen etmoideo, sobre el hueso frontal, se ubica inmediatamente pósterodorsal a la fisura esfenopalatina posterior, al nivel del extremo anterior del alvéolo del M2 (Verzi, 1994). La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, similar a lo que se observa en *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa orbitotemporal es notablemente profunda (Verzi, 1994). El proceso postorbital está formado por el frontal y el escamoso (Verzi, 1994), carácter único dentro del género ya que en el resto de las especies analizadas este proceso se forma exclusivamente por el frontal.

Región basicraneana.- Sobre el aliesfenoides, el foramen masticatorio abre lateralmente y el buccinador, medial al masticatorio, abre en dirección craneal (Figura 20). Ambos forámenes, masticatorio y buccinador, están separados entre sí por un puente óseo. Existe un contacto ancho entre el aliesfenoides y el margen anterior de la bulla auditiva. El hueso pterigoides es el único que toma contacto con el extremo anterior de la bulla auditiva, al igual que *C. kraglievichi*, *C. dasseni*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. B. Existe un contacto ancho entre el basiesfenoides y la porción anterior de la bulla auditiva en vista ventral (Figura 20), como ocurre en las especies *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y algunos ejemplares de *C. kraglievichi*. El meato acústico externo sobrepasa externamente el nivel del arco cigomático. La pared anterior del meato acústico externo es muy suavemente cóncava y está orientada ligeramente hacia atrás. El meato acústico externo es de mayor diámetro y más cercano a la parte anterior de la bulla auditiva

que en el resto de las especies (Verzi, 1994). La bulla auditiva está relativamente inflada (Verzi, 1994) y muy tabicada.

Bóveda craneana.- La bóveda craneana presenta una inclinación posterior hacia la región occipital dada por los parietales (Verzi, 1994). El receso epitimpánico es muy amplio (Verzi, 1994), presentando sus bordes bien definidos. Este carácter también se observa en la especie *Ctenomys* sp. nov. B. Se destaca la presencia del hueso interparietal muy desarrollado (Verzi, 1994) en individuos juveniles (MMP 481-S, MMP 483-S; Figura 20). La apófisis mastoidea no alcanza el borde ventral del meato acústico externo. El foramen postglenoideo, que está parcialmente conservado, es amplio y la expansión posterior del escamoso es muy estrecha.

Región occipital.- Parcialmente conservada en los materiales MMP 481-S, 483-S y 1227-M. La cresta lambdoidea es recta (Verzi, 1994) y marcada. De acuerdo con Verzi (1994) esta región es más estrecha y alta que en el resto de las especies, aunque Rusconi (1930) describe que esta zona es posiblemente ancha, ya que para su estudio se basó únicamente en el holotipo que carece de esta región.

MANDIBULA.- La mandíbula es grácil y de tamaño pequeño (Rusconi, 1930). El diastema es largo, ligeramente curvo antero-dorsalmente y con la transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual, describiendo una curva en vista lateral (Verzi, 1994), al igual que lo observado en *C. uquiensis* y *C. ameghinoi*. La muesca masetéica tiene el borde ventral bien definido, como se observa en las especies *C. ameghinoi*, *C. tandilensis* y *C. rusconii*. La cresta lateral se diferencia claramente. El proceso coronoides se origina al nivel del m3 como en *C. uquiensis*. El fondo del alvéolo del dp4 está muy desarrollado y sobresale por el margen ventral del cuerpo mandibular. El margen más posterior del proceso mentoniano alcanza el nivel o es ligeramente anterior con respecto al alvéolo del dp4 (Verzi, 1994), semejante a *C. uquiensis*, *C. ameghinoi* y *C. rusconii*. El proceso mentoniano se encuentra muy poco desarrollado y a veces no se diferencia en vista lateral, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. En vista dorsal la cresta masetéica muestra su origen al nivel del m2 y se amplía lateralmente de forma gradual, es decir, expandiéndose en sentido póstero-lateral y su extremo posterior, en vista lateral, es descendente (Verzi, 1994) al igual que *C. uquiensis* y *C. ameghinoi*. La porción dorsal de la fosa masetéica es profunda (Rusconi, 1930, Verzi, 1994). La fosa retromolar está poco diferenciada. El foramen mandibular está muy alejado del cóndilo vinculado a que la base del alvéolo del incisivo no presenta una inserción profunda. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar se dirige

pósterio-lateralmente y sobrepasa al cóndilo (Verzi, 1994), este carácter también se observa en *C. uquiensis* y *C. ameghinoi*. La escotadura sigmoidea inferior es poco excavada. La condición de histricognatía es menos marcada que en el resto de las especies de *Ctenomys*; rasgo compartido con *C. uquiensis*.

DIENTES.- Los molares superiores disminuyen gradualmente de tamaño desde adelante hacia atrás, a diferencia de los inferiores que muestran tamaños similares (Rovereto 1914). Los dientes presentan cemento alrededor de la corona, como en *C. uquiensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. Los molares son más cortos ántero-posteriormente comparado con las especies vivientes (Rovereto 1914). El lóbulo anterior del dp4 es más grande que el posterior; carácter compartido con *C. uquiensis*, *C. ameghinoi* y *C. thomasi*. El ángulo lingual de los molares es poco marcado (ángulo lingual del m1 = 137° [128° – 151°]), similar a lo estimado para *C. ameghinoi* y *Ctenomys* sp. nov. B (Tabla A11 en Apéndice 25). Los incisivos superiores son muy estrechos (Rusconi, 1930; Verzi, 1994), sin surcos y divergen hacia atrás tomando una disposición sub-paralela, siendo sus alvéolos menos salientes en el rostro (Verzi, 1994) que lo que se observa en el resto de las especies analizadas, a excepción de *C. rusconii*. La base del alvéolo del incisivo se apoya sobre la raíz cigomática anterior (Verzi, 1994). Los incisivos son ligeramente proodontes (Verzi, 1994; ángulo de Thomas = 99° (93° – 103°); Tabla A11 en Apéndice 25).

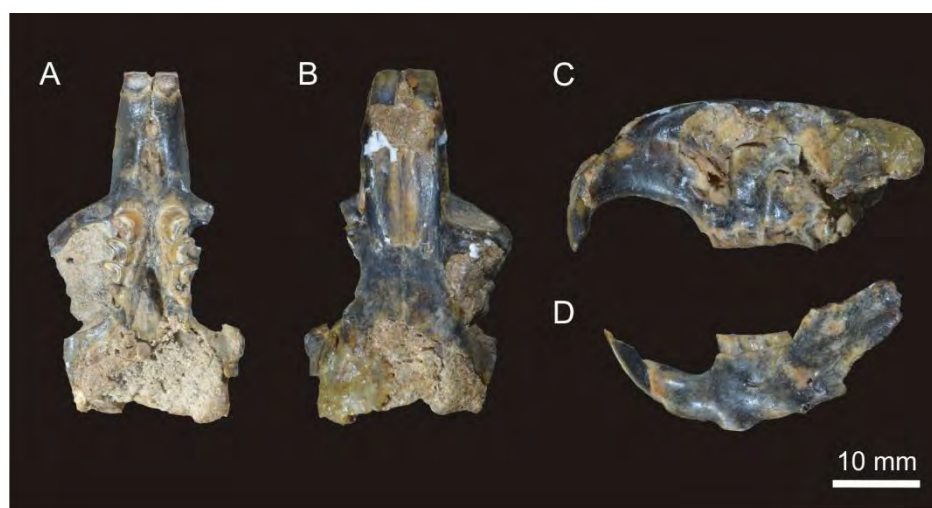


Figura 18. *Ctenomys chapalmalensis* MACN 12681 (Holotipo). A-D, Cráneo y hemimandíbula izquierda; cráneo, A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral izquierda; D, vista lateral de la hemimandíbula.

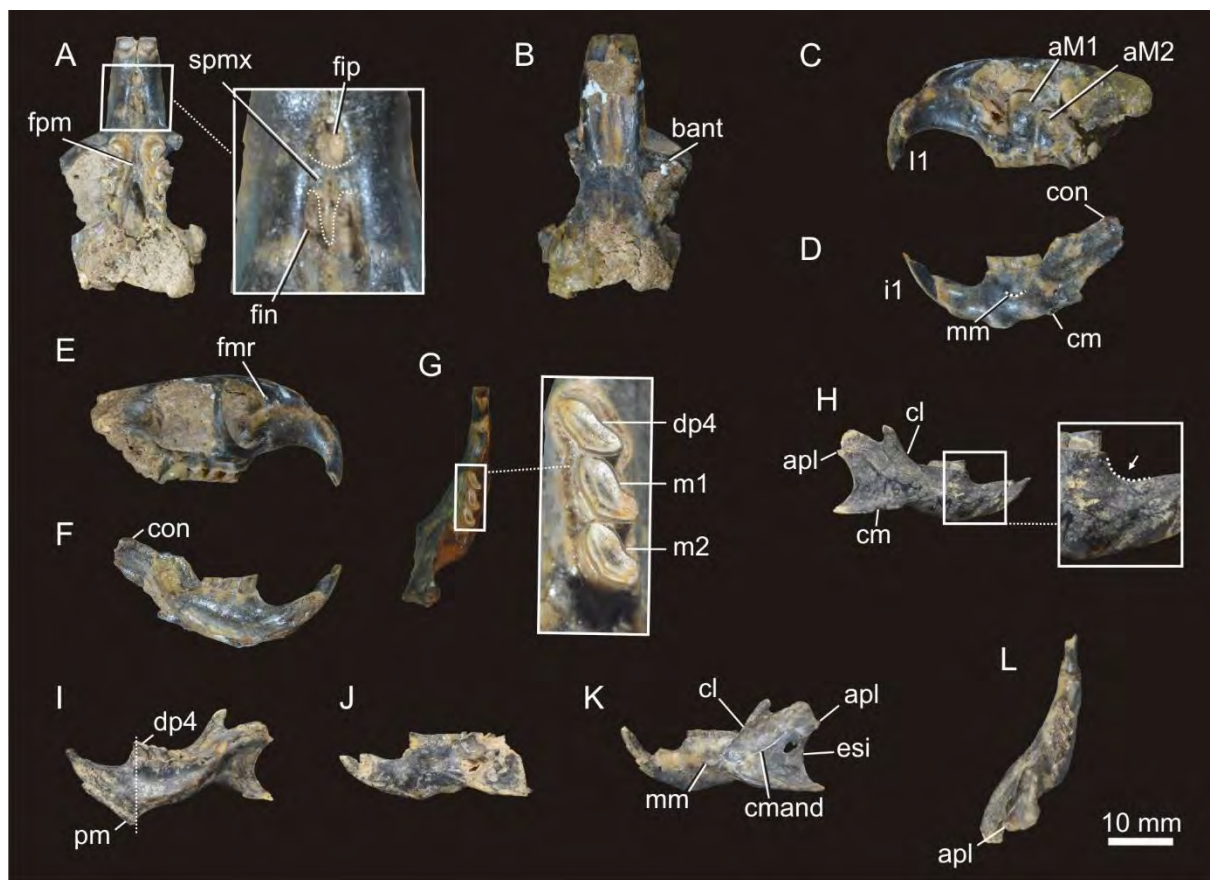


Figura 19. *Ctenomys chapalmalensis*. A-G, Cráneo y hemimandíbula izquierda MACN 12681 (holotipo); A, vista ventral del cráneo y detalle del rostro; B, Vista dorsal del cráneo; C, Vista lateral izquierda del cráneo; D, vista lateral de la hemimandíbula; E, Vista lateral derecha del cráneo; F, vista medial de la hemimandíbula; G, Vista dorsal de la hemimandíbula y detalle de dp4-m2. H-J, Hemimandíbula derecha e izquierda MMP 1622-M; hemimandíbula derecha, H, Vista lateral y detalle del diastema; I, Vista medial; J, Vista lateral de la hemimandíbula izquierda. K-L, Hemimandíbula izquierda MMP 1526-M; K, vista lateral; L, vista dorsal. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

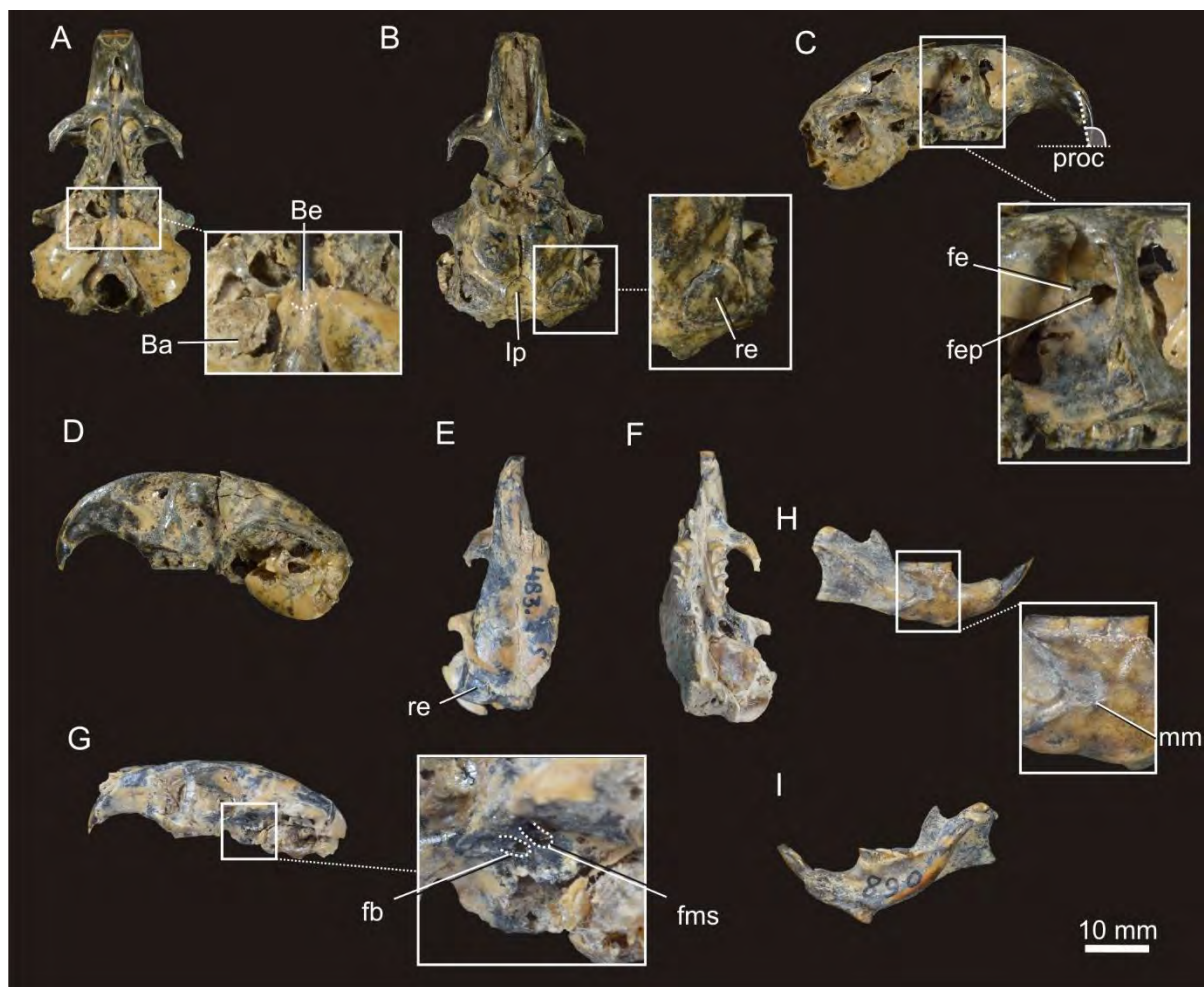


Figura 20. *Ctenomys chapalmalensis*. A-D, Cráneo MMP 481-S; A, vista ventral y detalle de la región basicraneana; B, vista dorsal y detalle de la bóveda craneana; C, vista lateral derecha y detalle de la región orbital; D, vista lateral izquierda. E-G, Cráneo MMP 483-S; E, vista dorsal; F, vista ventral; G, vista lateral izquierda y detalle de la región basicraneana. H-I, Hemimandíbula derecha MMP 890-M; H, vista lateral y detalle del cuerpo mandibular; I, vista medial. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

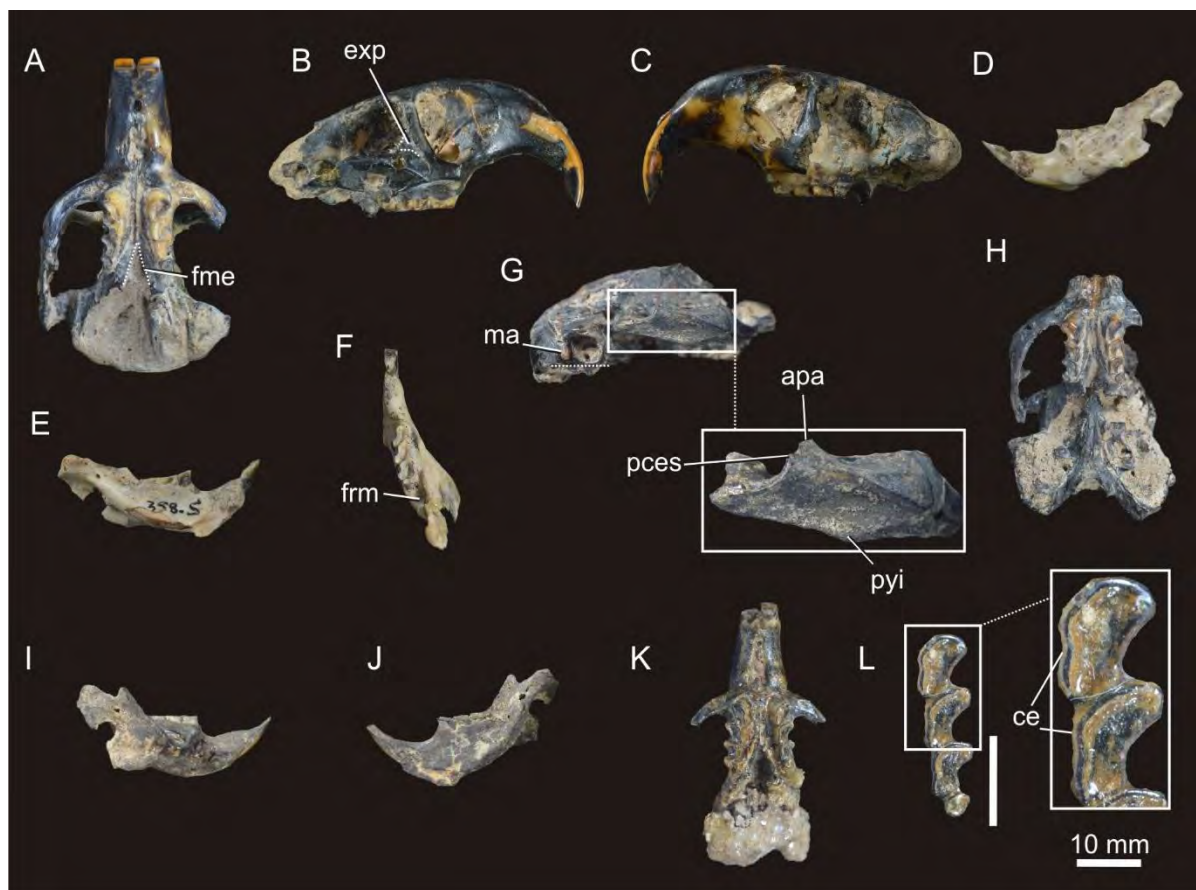


Figura 21. *Ctenomys chapalmalensis*. A-C, Cráneo MMP 845-M; A, vista ventral; B, vista lateral derecha; C, vista lateral izquierda. D-F, Hemimandíbula izquierda MMP 358-S; D, vista lateral; E, vista medial; F, vista dorsal. G-H, Cráneo MMP 1227-M; G, vista lateral derecha y detalle del arco cigomático; H, vista ventral. I-J, Hemimandíbula derecha MMP 889-M; I, vista lateral; J, vista medial. K-L, Cráneo MMP 1223-M; K, vista ventral; L, vista oclusal de la serie DP4-M3 izquierda y detalle de DP4-M1 (escala de 5 mm). Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Esta especie fue nombrada por Ameghino (1908) dentro del género *Paractenomys*, como nuevo género y especie sobre la base de materiales procedentes del “Piso Chapalmalense” de la secuencia estratigráfica ubicada en la costa del área de Chapadmalal al sur de la ciudad de Mar del Plata (Figura 54). Ameghino (1908), pese a establecer un nuevo género, mencionó que *P. chapalmalensis* presenta características compartidas entre dos géneros, *Ctenomys* y *Dicoelophorus* (= *Actenomys*). Posteriormente, Rovereto (1914) incluye a la especie dentro del género *Ctenomys* sin ninguna categoría que la separe de los tuco-tucos vivos. Este autor toma la decisión argumentando que no se observan caracteres distintivos de importancia para separarlo en un género diferente. Rusconi (1930) define el material tratado por Ameghino (1908) como el tipo de la especie (= holotipo por monotipia, ICZN Artículo 73.1.2) e indica la procedencia de esta como:

“*Chapadmalal, provincia de Buenos Aires; piso chapadmalense (?)*, Plioceno inferior” (Rusconi, 1930: 154). Además, este autor vuelve a considerar a *Paractenomys* pero como categoría de subgénero de *Ctenomys*, mencionando que no presenta caracteres significativos como para separarlo en un género nuevo, pero sí acepta que presenta rasgos comunes entre *Ctenomys* y *Dicoelophorus* (= *Actenomys*) (e.g. “agujero infraorbitario de figura ovoidea, y de mayor sección que el de una especie de *Ctenomys* de la magnitud craneana similar a *Paractenomys*” (Rusconi, 1930: 154), como ya lo había expresado Ameghino (1908). Esta idea perduró en la literatura posterior (e.g. Castellanos, 1956, 1958; Reig, 1989; Marshall *et al.*, 1984). Por otro lado, Reig y Quintana (1991) y Tonni *et al.*, (1992a) vuelven a considerar a *Paractenomys* como género, y nombran la especie utilizando la enmienda *chapadmalensis* introducida erróneamente por A.J. Torcelli como editor de las Obras Completas y Correspondencia Científica.

Finalmente, revisiones recientes de Ctenomyidae y de *Ctenomys* en particular han discutido la inclusión de la especie en cuestión dentro del género *Ctenomys* y en análisis tanto filogenéticos, como morfofuncionales con una muestra parcial de género y especies (Verzi y Lezcano 1996, Verzi y Quintana 2005, Verzi 2002, 2008, Verzi *et al.* 2010a), concluyeron que *Ctenomys chapadmalensis* debía ser incluida dentro del género. Los resultados filogenéticos obtenidos aquí, realizados con una amplia muestra de especie que incluye a todas las especies extintas descriptas (ver abajo o capítulo Resultados), sustentan las propuestas previas sobre la pertenencia de esta especie al género *Ctenomys* sin ninguna distinción a nivel subgenérico (como en Rovereto 1914; Verzi y Lezcano 1996, Quintana, 2004; Cione y Tonni, 2005; Verzi, 1994, 2002, 2008; Verzi y Quintana, 2005; De Santi *et al.*, 2020, 2021; Verzi *et al.*, 2021).

Ctenomys chapadmalensis es reconocida exclusivamente en los sedimentos referidos al Piso Marplatense (Subpiso Sanandresense) de la Formación San Andrés expuesta en los acantilados costeros del área de Chapadmalal (Quintana, 1994; Verzi y Quintana, 2005) y es la especie tipo de la base bioestratigráfica del subpiso Sanandresense (zona de *Paractenomys* (= *Ctenomys*) *chapadmalensis*; Cione y Tonni, 1995, 2001, 2005; Cione *et al.*, 2015). Esta especie representa el registro más antiguo de *Ctenomys* en el área pampeana del centro de Argentina (Verzi, 2002; Verzi y Quintana, 2005). Verzi y Quintana (2005) relacionaron la presencia repentina de *C. chapadmalensis* en los sedimentos de Chapadmalal, junto con otros taxones de roedores (*Cavia* (Caviidae), *Dolichotis salinicola* (Caviidae), *Abalosia* (Octodontidae), *Abrocoma* (Abrocomidae)), a un evento de enfriamiento y desecación ocurrido en torno al límite Plioceno-Pleistoceno (ca. 2,5

Ma) (Verzi, 2001; Verzi y Quintana, 2005), que generó la inmigración de fauna adaptada a ambientes semidesérticos, probablemente desde el oeste de Argentina, hacia el área pampeana.

Fuera de la costa bonaerense, Reguero *et al.* (2007) mencionaron diez materiales de esta especie recuperados de la sección media (“*Middle section*”; Reguero *et al.*, 2007) de la Formación Uquía expuesta en la localidad de Esquina Blanca (provincia de Jujuy, Argentina). Según los autores los restos fueron colectados por debajo de la Toba 1 (*U1 tuff*) de Walther *et al.* (1996, 1998) con una edad asignada al Piso Marplatense (>2,5 Ma) (Subpiso/subedad Vorohuense y Sanandresense) similar a la edad de los niveles portadores de *C. chapalmalensis* en la costa bonaerense. Estos autores los asignaron a *Ctenomys chapalmalensis*: [“... and *Ctenomys chapadmalensis* (= *Paractenomys chapadmalensis*) are from the Marplatense only (Table 3). The latter taxa are recorded 8–10 m beneath the U1 tuff of Walther *et al.* (1998)”] [“... y *Ctenomys chapadmalensis* (= *Paractenomys chapadmalensis*) son sólo del Marplatense (Tabla 3). Estos últimos taxones se registran a 8–10 m por debajo de la toba U1 de Walther *et al.* (1998) (Reguero *et al.*, 2007: 10). Además de estos materiales, estos autores refirieron a la especie *C. chapalmalensis* un fragmento de hemimandíbula derecha (MLP 90-XII-4-2; Figura 36; Apéndice 2) mencionada por Walther *et al.* (1996) para los niveles medios del perfil en San Roque (provincia de Jujuy, Argentina) (niveles 13 y 14, ca 2,5 Ma; Walther *et al.*, 1996; Unidad Media de Reguero *et al.* (2007)). Reguero *et al.* (2007) asignaron este material a la especie *C. chapalmalensis* como [“*In the Middle Unit of San Roque sequence, a rodent, Ctenomys chapadmalensis* (MLP 90-XII-4-2) [...] were recovered in 1996”] [“En la Unidad Media de la secuencia de San Roque, un roedor, *Ctenomys chapadmalensis* (MLP 90-XII-4-2) [...] fueron recuperados en 1996”] (Reguero *et al.*, 2007: 10). Sin embargo, de acuerdo a las comparaciones realizadas aquí, esta hemimandíbula es más pequeña (Walther *et al.*, 1996) y presenta algunas características más derivadas con respecto a la especie *C. chapalmalensis*, como una transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 más abrupta. Sin embargo, como comparte con esta especie características primitivas como lóbulos del dp4 de distinto tamaño, siendo el lóbulo posterior más corto, dientes anchos y de poca curvatura lingual, incisivo estrecho y margen posterior del proceso mentoniano no sobrepasando el alvéolo del dp4, Walther *et al.* (1996, 1998) propusieron que este resto mostraba un estado evolutivo comparable al de *Ctenomys chapalmalensis*. Por las observaciones realizadas en esta tesis, el material MLP 90-XII-4-2 se mantiene como *Ctenomys* sp. y no es asignada a ninguna especie válida tratada. La determinación de su estatus específico depende por el momento del hallazgo de materiales más completos.

Ctenomys ameghinoi Rusconi 1930

Figuras 22 y 23; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1930. *Ctenomys (Paractenomys) ameghinoi* Rusconi: páginas 156–157, figuras 3a y 3b.

Holotipo: MACN 10852. Hemimandíbula derecha con dp4–m2 e incisivo. El proceso angular, el cóndilo y el proceso coronoides están dañados. Esta especie solo se conoce por el holotipo.

Materiales referidos: Solo el holotipo (Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: “Miramar, provincia de Buenos Aires, Piso Ensenadense, Plioceno superior”; Rusconi, 1930: 156). Farola Vieja, Punta Hermengo, Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina (Niveles A–C, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense, 0,9–0,78 Ma; Soibelzon *et al.*, 2009, 2010).

Diagnosis ampliada: Especie de *Ctenomys* de tamaño medio; mandíbula con diastema largo y sub-horizontal; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual; muesca masetérica profunda con su borde ventral marcado; cresta ligeramente descendente; porción dorsal de la fosa masetérica profunda; apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar orientada póstero-lateralmente. Molares estrechos; incisivo estrecho.

Descripción: **MANDIBULA**.- La mandíbula es de tamaño mediano, ligeramente más grande que *C. chapalmalensis* (Rusconi, 1930; Tabla A11 en Apéndice 25, ver figura 75 en el capítulo de Resultados). El diastema mandibular es elongado y de posición sub-horizontal a ascendente como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. viarapaensis*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. rusconii*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es gradual, describiendo una curva en vista lateral comparable con *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis*. La muesca masetérica es profunda y presenta su borde ventral bien definido, carácter compartido con *C. chapalmalensis*, *C. tandilensis* y *C. rusconii*. La cresta lateral está bien diferenciada. El proceso coronoides no se encuentra preservado, pero la base de éste presenta una superficie plana (Figura 23), carácter compartido únicamente con *Ctenomys* sp. nov. A. La base de los alvéolos de dp4 y m1 están pobremente marcados en el margen ventral del cuerpo mandibular, generando el segundo una débil protuberancia próxima al origen de

la cresta masetérica. El límite más posterior del proceso mentoniano no sobrepasa el nivel del alvéolo del dp4 posteriormente, algo similar a lo observado en las especies *C. chapalmalensis*, *C. uquiensis* y *C. rusconii*. El proceso mentoniano, pobremente desarrollado, no se diferencia en vista lateral, carácter observado también en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. En vista dorsal la cresta masetérica muestra, al nivel del m2, el nacimiento abrupto, dirigido lateralmente y expandiéndose gradualmente hacia atrás en sentido póstero-lateral; rasgo compartido con el resto de las especies analizadas, excepto por *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis*. En vista lateral, la porción posterior de la cresta masetérica es ligeramente descendente, como ocurre en *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis*. La cresta mandibular está bien diferenciada y separa claramente ambas porciones de la fosa masetérica, de las cuales la porción dorsal es más profunda (Rusconi, 1930). La fosa retromolar es poco profunda. El foramen mandibular se encuentra alejado del cóndilo vinculado a una inserción poco profunda de la base del incisivo. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar está orientada póstero-lateralmente.

DIENTES.- La serie de molares es más larga ántero-posteriormente comparada con la de *C. chapalmalensis* (Rusconi, 1930; (Tabla A11 en Apéndice 25). *Ctenomys ameghinoi* carece de cemento alrededor de la corona de cada diente, como ocurre en *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C; diferente a lo observado para *C. chapalmalensis*. El lóbulo anterior del dp4 es más grande que el lóbulo posterior del mismo diente, como ocurre en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. thomasi*. Presenta un ángulo lingual poco marcado (ángulo lingual del m1 = 138°; Tabla A11 en Apéndice 25), similar a *C. chapalmalensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. A diferencia de *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis*, esta especie presenta los molares comprimidos lateralmente como en el resto de las especies. El incisivo es estrecho como el de *C. chapalmalensis* (Rusconi, 1930) y carece de surcos.

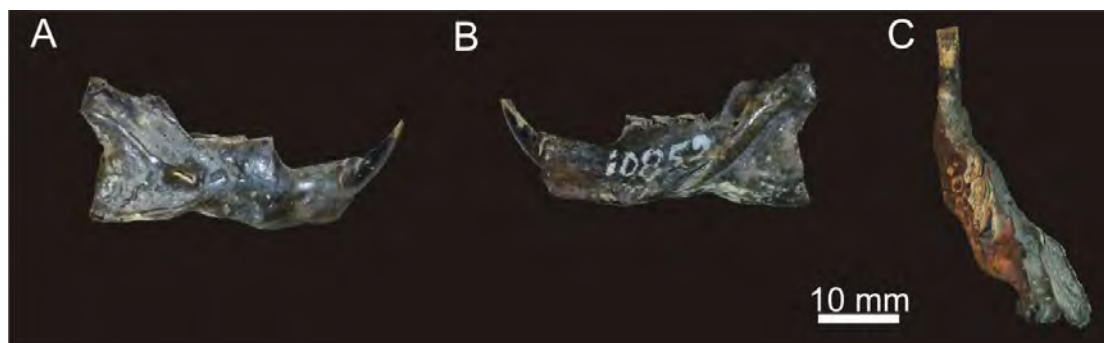


Figura 22. *Ctenomys ameghinoi* MACN 10852 (Holotipo). A-C, Hemimandíbula derecha; A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal.

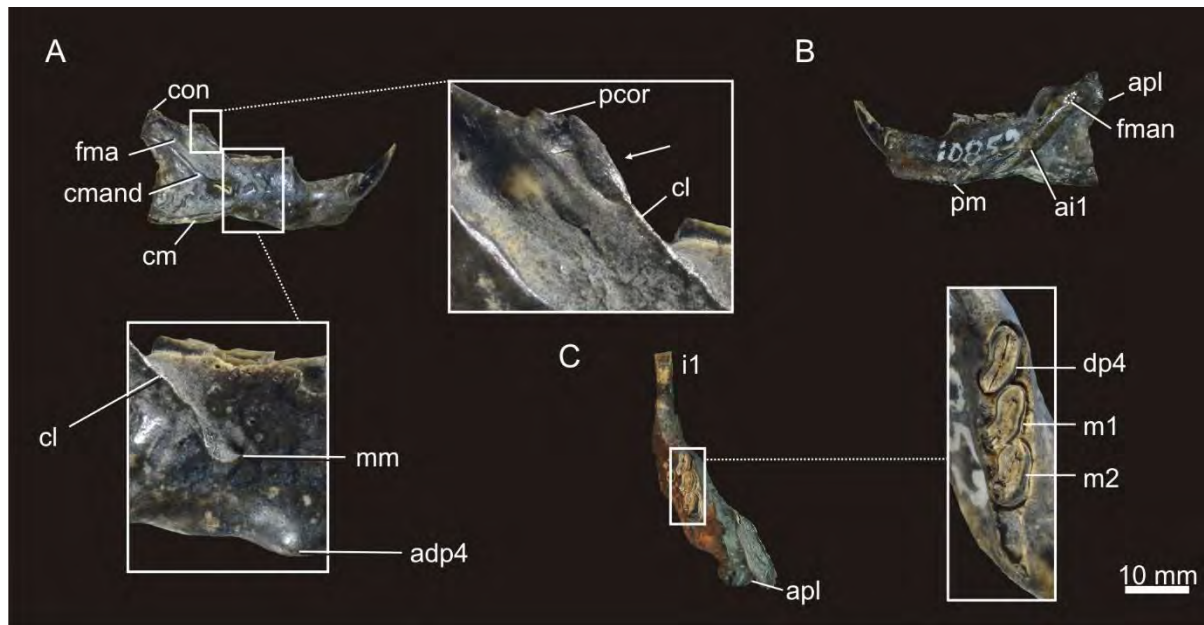


Figura 23. *Ctenomys ameghinoi*. A-C, Hemimandíbula derecha MACN 10852 (holotipo); A, vista lateral y detalle de la muesca masetéica y de la base del proceso coronoides; B, vista medial; C, vista dorsal y detalle de la serie dentaria. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Especie descrita e ilustrada por Rusconi (1930) dentro del subgénero *Paractenomys*. En la misma contribución revisa y compara esta especie con *C. chapalmalensis*, también incluida por este autor en el mismo subgénero. En la descripción de la especie, Rusconi separa *C. ameghinoi* de *C. chapalmalensis* por el siguiente conjunto de caracteres: “talla más grande”, “molares más cortos anteroposteriormente”, “serie molar de mayor extensión”, “borde inferior del ángulo mandibular de línea recta”. Dado que existen además otras diferencias en *C. ameghinoi*, como menor desarrollo de la base del alvéolo del dp4, cresta lateral notablemente marcada, origen de la cresta masetéica al nivel del m2 abrupto, molares más estrechos y ausencia de cemento alrededor de la corona, se sustenta la conclusión de Rusconi (1930) de que se trata de dos especies diferentes.

Según Rusconi (1930) este fósil proviene de la localidad de Miramar (Figura 54) y le asigna una antigüedad Pliocena tardía (Piso Ensenadense). Una de las localidades más fosilíferas y estudiadas cerca de la localidad de Miramar es el área de Punta Hermengo (Tonni y Fidalgo, 1982; Tonni *et al.*, 1996; Soibelzon *et al.*, 2009, 2010). En esta localidad, el perfil de acantilados costeros comprende sedimentos asignados principalmente a las edades Ensenadense, Bonaerense y

Lujanense, con base bioestratigráfica representadas por las Biozonas de *Mesotherium cristatum*, *Megatherium americanum* y *Equus (Amerhippus) neogaeus*, respectivamente (Cione y Tonni, 1999, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009). En la zona de Punta Hermengo, los depósitos del Ensenadense (Plio-Pleistoceno) coinciden parcialmente con las Formaciones Vorohué, San Andrés, Miramar y Arroyo Seco de Kraglievich (1952; Cione y Tonni, 2005; Soibelzon *et al.*, 2010). Tonni y Fidalgo (1982) describieron el perfil de Punta Hermengo donde diferenciaron y caracterizaron siete sectores (A–G). El sector A fue referido al Ensenadense y el sector G al Lujanense. Soibelzon *et al.* (2009, 2010) describieron el perfil de los acantilados ubicados en el área de “Farola Vieja” en Punta Hermengo (Miramar), estos autores reconocieron ocho unidades (A–H) con dos discontinuidades (d1 y d2) que dividen el perfil en tres secciones mayores (I, II, III). Según estos autores, la sección media (II, unidades B–E) contiene fauna Ensenadense (Pleistoceno temprano/medio) y por encima de estos, en la unidad G, fueron recuperados restos de *C. kraglievichi* por lo que le fue asignada una Edad Bonaerense (Pleistoceno medio; Zona de *Ctenomys kraglievichi*; Verzi *et al.*, 2004). Desde un punto de vista magnetoestratigráfico, las unidades A–C muestran polaridad reversa y corresponderían al Cron C1r1r (entre 0,9 y 0,78 Ma) y las unidades superiores D–H muestran polaridad normal y corresponderían al Cron C1n (<0,78 Ma; Soibelzon *et al.*, 2009, 2010). El estado evolutivo mostrado por el material fósil de *C. ameghinoi*, dado por los caracteres primitivos preservados en la mandíbula, así como por la ubicación en el extremo negativo de ambos CP junto a *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. rusconii* en el morfo-espacio del estudio morfo-geométrico (ver Figura 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente), revelan una similitud con los taxones más primitivos del género, semejante al estado evolutivo de *C. chapalmalensis* como lo observó originalmente Rusconi. Por lo tanto, el resto descrito por Rusconi (1930) probablemente haya sido recuperado de niveles similares a los niveles inferiores del perfil de Punta Hermengo (unidades A–C de Soibelzon *et al.*, 2009, 2010) con una antigüedad asignada al Pleistoceno temprano (0,9–0,78 Ma), ya que en los niveles inmediatamente superiores (nivel G) se registran restos de *Ctenomys* notablemente más modernos en su morfología como es el caso de *C. kraglievichi* (Soibelzon *et al.*, 2010).

Ctenomys kraglievichi (Rusconi 1930)

Figuras 24, 25, 26 y 27; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

- 1930a. *Megactenomys kraglievichi* Rusconi: páginas 252–254, figuras 1 y 2.
1931. *Ctenomys dasseni longirostris* Rusconi: páginas 222–223, figuras 7 y 8.
1931. *Ctenomys intermedius tandilensis* Rusconi: página 226 (*partim*).
1931. *Ctenomys magnus* Rusconi: página 226, figura 12.
1979. *Ctenomys praderii* Mones y Castiglioni: páginas 84–85, figura 5.
1996. *Ctenomys kraglievichi* Verzi y Lezcano: páginas 240–241, figura 1.
2004. *Ctenomys kraglievichi* Verzi *et al.*: páginas 318–322, figuras 1 y 2.

Holotipo: MACN 6457, rostro dañado con ambos incisivos y el DP4 izquierdo (Rusconi, 1931).

Materiales referidos: *Restos craneanos y mandibulares*, MACN 10846 (holotipo de *Ctenomys dasseni longirostris*), MSC MS 20–1, MMP 429-M, MMP 626-S, MMP 512-S, MMP 628-S, MMN 64-696; *Restos craneanos*, MNHN-DP 533 (holotipo de *Ctenomys praderii*), MSC S/Nº, MLP 03-II-15-1, MLP 91-IV-25-97, MLP 92-VII-5-1, MLP 92-XI-12-1, MMP 1330-M, MMP 527-S, MMP 632-S, MMP 2351-M, UNSGH 330; *Restos mandibulares*, MLP 52-X-1-6, MMP 366-S, MMP 513-S, MMP 517-S, MMP 684-S, MMP 689-S, MMP 2350-M, MMP 2353-M, MACN 5559 (holotipo de *Ctenomys magnus*), MACN 5560 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Norte de la ciudad de Mar del Plata y Santa Clara del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina; niveles medios (U2–U3) de Bidegain *et al.* (1998) y sección superior de la “Unidad 2” y “Unidad 3” de Verzi *et al.* (2002), “*Barranca norte, costa atlántica de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Piso Chapadmalense, Plioceno inferior.*” (Rusconi 1930a: 252). “*Al norte de arroyo Camet, Miramar, provincia de Buenos Aires. Piso Ensenadense (?)*.” (Rusconi, 1931: 222). Barrancas costeras entre Costa Bonita y Puerto Quequén, sección superior del nivel B y C de Costa Bonita (Verzi *et al.*, 2004) y sección inferior del nivel C de Las Grutas - Punta Negra (Vucetich *et al.*, 1997), partido de Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Pleistoceno temprano/medio, Edad Ensenadense (Verzi y Lezcano, 1996). Bajo San José, sección inferior de la secuencia (Verzi *et al.*, 2004), provincia de Buenos Aires, Argentina; Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; 0,4 Ma (Verzi *et al.*, 2004). Provincia geológica de Tandilia, provincia de Buenos Aires, Argentina; Formación Vela, Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; 0,45–0,13 Ma (Gómez Samus *et al.*, 2017); [“*Tandil, provincia de Buenos Aires. Piso Bonaerense, Pleistoceno medio.*” (Rusconi, 1931: 326)]. “*Uruguay, Departamento de Colonia,*

Conchillas, acantilados del Río de la Plata cerca de la desembocadura del Arroyo Limetas. Formación Libertad, Pleistoceno” (Mones y Castiglioni, 1979: 84).

Diagnosis ampliada: Especie de tamaño mediano a grande; rostro ancho; diastema craneal marcadamente ascendente en sentido anterior; foramen interpremaxilar grande y forámenes incisivos estrechos, con sus márgenes sub-paralelos; raíz cigomática anterior estrecha dorso-ventralmente y marcadamente adelantada con respecto al DP4; raíz cigomática anterior ancha en vista ventral; arco cigomático fuertemente arqueado; frontales con una marcada depresión hacia la línea media; techo craneano descendente hacia los parietales; bulla auditiva pequeña. Mandíbula con diastema marcadamente procumbente y robusto; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; cresta masetérica sub-horizontal; porción dorsal de la fosa masetérica profunda; pared posterior de la fosa retromolar con una protuberancia dada por la base del I1. Molares con cemento alrededor de la corona; M3 proporcionalmente grande; incisivos implantados profundamente y con la porción extra-alveolar muy larga; I1 procumbente y de sección sub-cuadrangular; base del alvéolo del I1 al nivel del límite DP4–M1 y sobre la extensión del maxilar que lo soporta; incisivos con surcos en la cara esmaltada y con bordes redondeados y salientes acompañado de una depresión poco profunda de la dentina en el margen externo.

Descripción: Especie de tamaño mediano a grande (Tabla A11 en Apéndice 25) y de cráneo robusto (Rusconi, 1931: 226; Mones y Castiglioni, 1979; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es ancho, manteniéndose del mismo modo en toda su longitud (Mones y Castiglioni, 1979). El diastema es largo y ascendente en sentido anterior, vinculado a la fuerte procumbencia de los incisivos (Rusconi, 1930a; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). Los forámenes incisivos e interpremaxilar son alargados ántero-posteriormente, unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar es grande y alargado (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004) y está adelantado en el rostro, como en *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar están desarrolladas, como en *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. Estas se ubican dorso-medial a los márgenes laterales de los premaxilares como en *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Los forámenes incisivos son estrechos y con sus

márgenes sub-paralelos (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004); similar a lo que se observa en *C. latidens*, *C. subassentiens* y *C. viarapaensis*. La fosa masetérica rostral es moderadamente profunda y se extiende por delante de la sutura premaxilo-maxilar (Verzi y Lezcano, 1996). El nasal es levemente abovedado y, en vista dorsal se hace gradualmente más angosto hacia su extremo posterior (Figuras 25, 26 y 27).

Región cigomática.- La raíz cigomática anterior es estrecha en sentido dorso-ventral (Verzi y Lezcano, 1996) y su margen anterior sobrepasa marcadamente el alvéolo del DP4 (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004); este último rasgo es similar a lo que se observa en *C. viarapaensis* y *C. latidens*. La raíz cigomática anterior es ancha en vista ventral (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004) y su porción ventral es oblicua (Verzi y Lezcano, 1996). La barra anteorbitaria, inclinada ántero-ventralmente, se ubica al nivel del límite DP4–M1 en vista lateral (Verzi y Lezcano, 1996). El arco cigomático es fuertemente curvo y saliente (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). La cresta masetérica del yugal está bien marcada. La depresión suborbitaria del yugal es poco profunda (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). La fosa masetérica del yugal es ligeramente profunda. El yugal posee el extremo anterior muy alto (Verzi y Lezcano, 1996) porque la expansión orbitaria del maxilar está reducida (Figuras 25 y 26). La apófisis paraorbitaria está muy desarrollada y formada únicamente por el yugal (Verzi y Lezcano, 1996). Esta apófisis está ubicada posteriormente con respecto al proceso yugal inferior. El proceso cigomático del escamoso es ancho. El lacrimal, tanto su porción facial como orbital, está muy desarrollado. El foramen infraorbital es amplio (Figuras 25 y 26).

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) están notablemente marcadas (Verzi y Lezcano, 1996; (Figuras 25, 26 y 27) como en *C. latidens*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. A. El foramen palatino mayor se ubica al nivel del M1 (Verzi y Lezcano, 1996) como en las especies extintas *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y todas las vivientes. La fosa mesopterigoidea alcanza anteriormente el nivel del margen posterior del M2 (Verzi y Lezcano, 1996), condición semejante (también incluye el nivel del límite M2–M3) a la de *C. thomasi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. Esta especie presenta una expansión lateral del maxilar al nivel del DP4 que es visible ventralmente, generada para soportar la base del alvéolo del incisivo superior (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004), como ocurre

en *C. subquadratus*, *C. viarapaensis* y algunos ejemplares de *C. latidens*. El paladar es ancho al nivel de los DP4 (Mones y Castiglioni, 1979).

Región orbital.- El canal nasolacrimal es largo, comenzando desde el margen pósterointerno/medial de la porción superior de la barra anteorbitaria para luego dirigirse primero en dirección medial hacia la órbita y luego ventral hasta el foramen lacrimal, que se encuentra en una posición baja en la órbita y alejado de la porción facial del lacrimal. Este carácter es compartido con *C. latidens*, *C. subassentiens* y *C. viarapaensis*. La fisura esfenopalatina anterior está bien desarrollada y restringida a la parte anterior del alvéolo del M1 como en las especies vivientes. La fisura esfenopalatina posterior está representada por un relicto junto con el foramen etmoideo en una depresión de la pared de la órbita, ambos muy reducidos. La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, al igual que lo que se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa orbitotemporal presenta su borde bien definido como en *C. chapalmalensis*, pero no alcanza el grado de desarrollo que se observa en *C. viarapaensis* (De Santi *et al.*, 2020). Los frontales muestran una marcada depresión hacia la línea media (Verzi y Lezcano, 1996), carácter único observado en las especies analizadas. El proceso postorbital, formado exclusivamente por el frontal, está muy desarrollado y ubicado en el margen posterior de los frontales.

Región basicraneana.- Esta especie presenta un contacto estrecho entre el extremo pósterolateral del aliesfenoides y la bulla auditiva, carácter compartido con *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El extremo anterior de la bulla auditiva toma contacto con únicamente con el pterigoides, como se observa en *C. chapalmalensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. B. El contacto entre el extremo medial anterior de la bulla auditiva y el basiesfenoides en *Ctenomys kraglievichi* es variable, existiendo ejemplares con un contacto estrecho (MSC MS 20-1; Figura 25) y otros con contacto amplio (UNSGH 330, MMN 64-696; Figura 26). Este último carácter se observó con ambos estados en las especies vivientes *C. tucumanos*, *C. latro*, *C. occultus* y *C. argentinus* pertenecientes al grupo *tucumanus* (Parada *et al.*, 2011). La pared anterior del meato acústico externo es marcadamente cóncava. La bulla auditiva es pequeña y estrecha (Verzi *et al.*, 2004; Figura 25), como en *C. viarapaensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus* y *C. latidens*.

Bóveda craneana.- El techo craneano es marcadamente curvo, especialmente en su parte más posterior (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004; Figura 26). La fosa temporal está bien delimitada y es profunda, como se observa en *C. latidens*, *C. subassentiens* y *C. subquadratus*. El

extremo más ventral de la apófisis mastoidea sobrepasa el margen ventral del meato acústico externo (Figura 25), carácter observado en *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis* y algunas especies vivientes (e.g. *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri*, *C. steinbachi*, *C. erikacuellarae*, *C. bicolor*, *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi*).

Región occipital.- La cresta lambdoidea (= cresta nuchal) está bien marcada (Figura 25). El proceso paraoccipital está desarrollado y forma una saliencia posteriormente.

MANDIBULA.- El diastema mandibular es procumbente y robusto (Rusconi, 1931: 223; Verzi *et al.*, 2004) como se observa en *C. latidens* y *Ctenomys* sp. nov. A. La transición observada entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta y forma un ángulo de 90° aproximadamente (Figura 25, 26 y 27), similar a lo que ocurre en *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El borde ventral de la muesca masetérica es levemente marcado. La cresta lateral está muy marcada. El proceso coronoides es elongado, alcanzando o sobrepasando el nivel del cóndilo (Figura 26). El margen ventral del cuerpo mandibular muestra protuberancias, vinculadas a las bases de los alvéolos del dp4 y del m1, poco marcadas. El proceso mentoniano está poco desarrollado (= quilla ósea Rusconi, 1931: 223) y no se alcanza a observar en vista lateral, como en *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. El proceso mentoniano sobrepasa el nivel del alvéolo del dp4 posteriormente, carácter compartido con *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. La cresta masetérica se origina al nivel del límite dp4–m1 y su parte posterior es sub-horizontal (Verzi *et al.*, 2004). La porción dorsal de la fosa masetérica es muy profunda (Verzi *et al.*, 2004). La fosa retromolar presenta una protuberancia en su pared posterior generada por el fondo del alvéolo del I1 (Verzi *et al.*, 2004). El foramen mandibular se encuentra próximo al cóndilo vinculado a una inserción profunda de la base del i1. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar está desarrollada y dirigida lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior está ligeramente excavada. La mandíbula de esta especie es marcadamente histricognata, como en las vivientes (Figura 26).

DIENTES.- Los DP4–M3 están rodeados de cemento, el cual es más espeso en la cara ántero-lingual de cada diente (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004; Figura 25), similar a lo que se observa en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis*. El M3 es proporcionalmente grande (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). *Ctenomys* sp. nov. A. Ambos lóbulos del dp4 son de tamaño similar (Figura 27), como en *C.*

latidens, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. y las especies vivientes. Los molares inferiores muestran un ángulo lingual ligeramente marcado (ángulo lingual del m1 = 134° [131°–138°]; Tabla A11 en Apéndice 25), como en *C. latidens*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. A. Los incisivos muestran una procumbencia muy marcada y su porción extra-alveolar es larga (Rusconi, 1930a, 1931; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). El incisivo superior es de sección sub-cuadrangular (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). La base del alvéolo del incisivo superior se ubica por encima del límite DP4–M1, sobre la expansión del maxilar (Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004). El incisivo presenta surcos en la cara esmaltada y el borde es redondeado y saliente acompañado de un surco poco profundo de la dentina en el margen externo o labial (Rusconi, 1930a; Verzi y Lezcano, 1996; Verzi *et al.*, 2004), como se observa en *C. latidens*, *C. viarapaensis* y en la viviente *C. conoveri*, aunque este carácter es variable en *C. kraglievichi*, estando ausente en algunos ejemplares (MMP 429-M, UNSGH 330; Figura 26). El incisivo superior es proodonte (ángulo de Thomas = 119° (113°–124°); Tabla A11 en Apéndice 25; Verzi *et al.*, 2004).



Figura 24. *Ctenomys kraglievichi* MACN 6457 (Holotipo de *Megactenomys kraglievichi*). A-B, Cráneo; A, vista ventral; B, vista lateral del lado izquierdo.

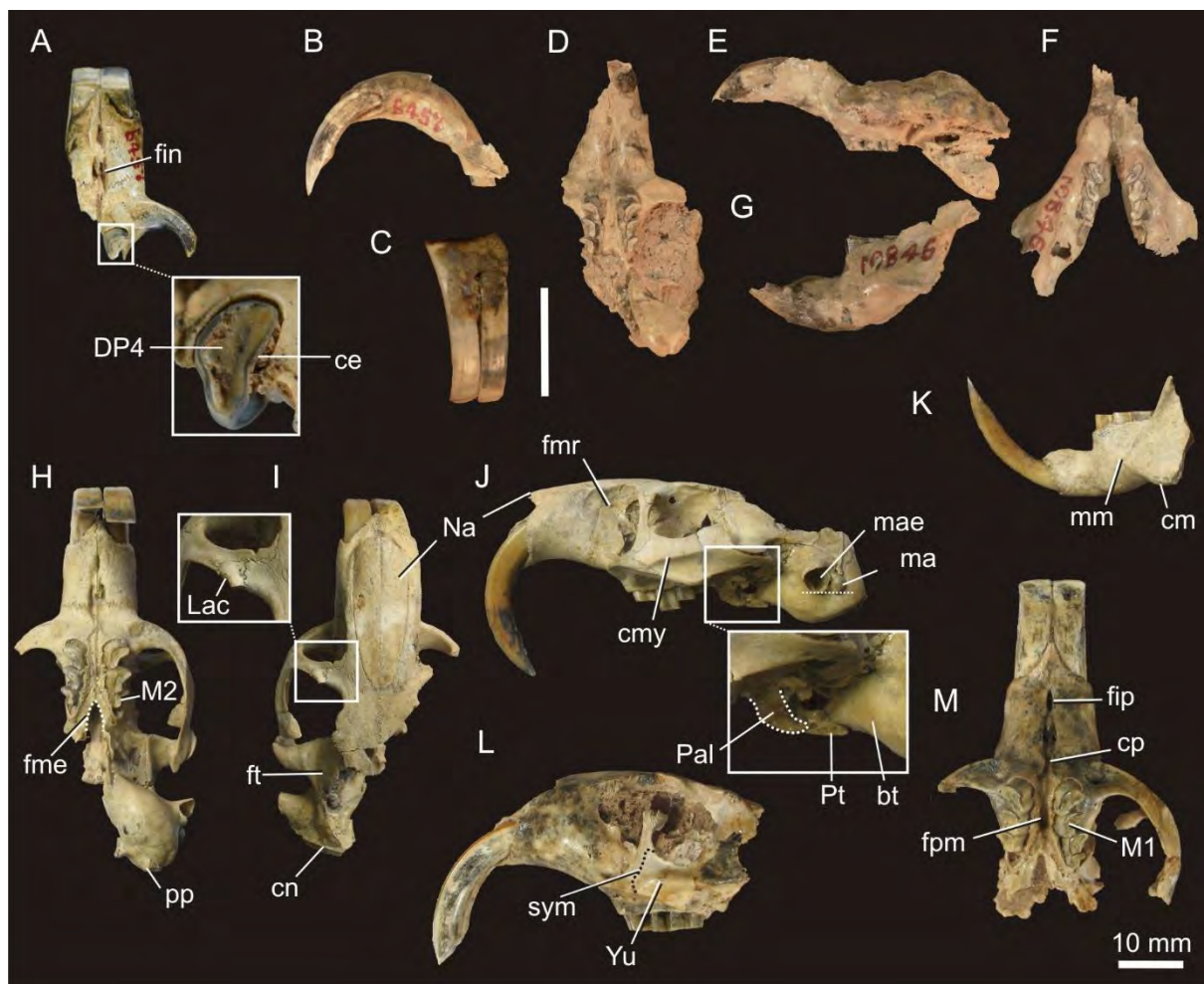


Figura 25. *Ctenomys kraglievichi*. A-C, Cráneo MACN 6457 (holotipo de *Megactenomys kraglievichi*); A, vista ventral y detalle del DP4; B, vista lateral izquierda; C, vista anterior de los incisivos superiores (escala 10mm). D-G, Cráneo y mandíbula MACN 10846 (holotipo *Ctenomys dasseni longirostris*); D, vista ventral y E, vista lateral izquierda del cráneo; F, vista dorsal y G, vista lateral izquierda de la mandíbula. H-K, Cráneo y hemimandíbula izquierda MSC MS 20-1; H, vista ventral; I, vista dorsal y detalle de la barra anteorbitaria; J, vista lateral izquierda y detalle de la región basicraneana; K, vista lateral de la hemimandíbula. L-M, Cráneo MLP 92-VII-5-1; L, vista lateral izquierda; M, Vista ventral. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

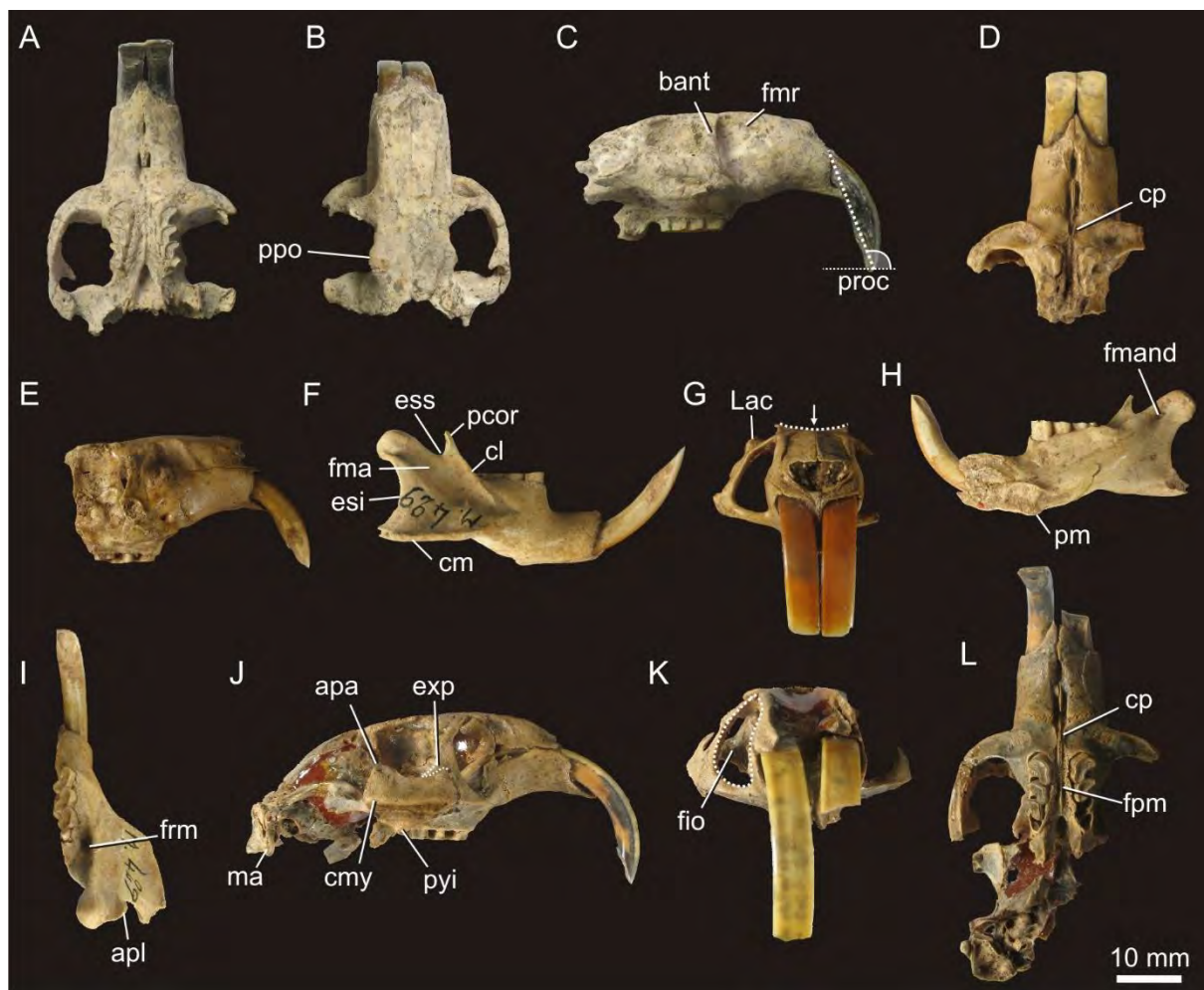


Figura 26. *Ctenomys kraglievichi*. A-C, Cráneo MSC S/N°; A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral derecha. D-I, Cráneo y hemimandíbula derecha MMP 429-M; D, vista ventral y E, vista lateral derecha del cráneo; F, vista lateral de la hemimandíbula; G, Vista anterior del cráneo; H, vista medial de la hemimandíbula; I, Vista dorsal de la hemimandíbula. J-L, Cráneo UNSGH 330; J, vista lateral derecha; K, anterior y L, ventral. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

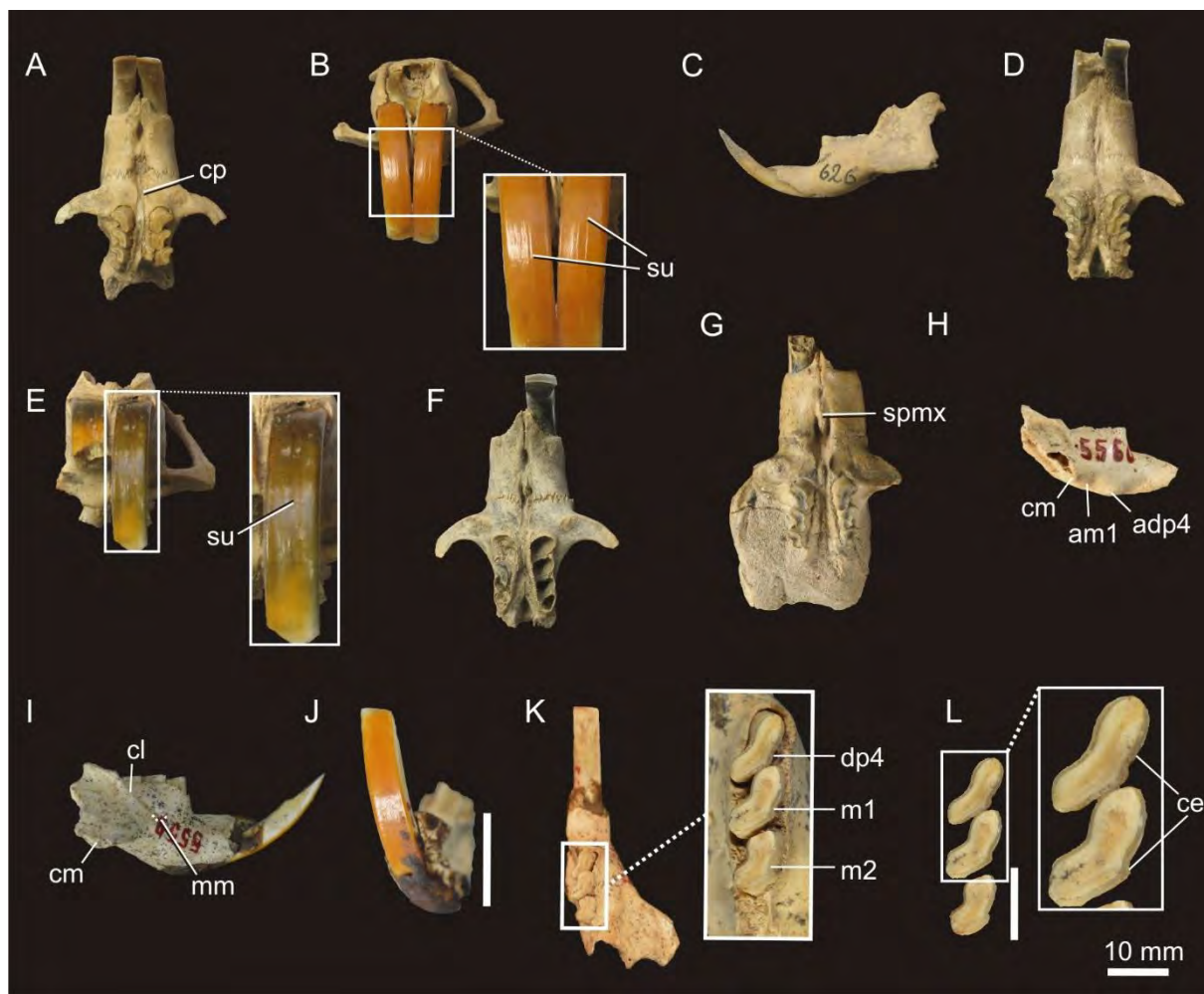


Figura 27. *Ctenomys kraglievichi*. A-C, Cráneo y hemimandíbula izquierda MMP 626-S; A, vista ventral y B, vista anterior del cráneo y detalle de los incisivos; C, Vista lateral de la hemimandíbula. D-E, Cráneo MMP 1330-M; D, vista ventral; E, vista frontal y detalle de los incisivos. F, Vista ventral del cráneo MLP 03-II-15-1. G, Vista ventral del cráneo MLP 91-IV-25-97. H, Vista lateral de la hemimandíbula derecha MACN 5560. I-L, Hemimandíbula derecha MACN 5559 (holotipo de *Ctenomys magnus*); I, vista lateral; J, vista anterior del incisivo inferior (escala de 10 mm); K, vista dorsal y detalle de la serie dentaria; L, vista oclusal de dp4-m2 y detalle de dp4-m1 (escala de 5 mm). Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Esta especie fue originalmente descrita por Rusconi (1930a) dentro del género *Megactenomys* sobre la base de un fragmento de rostro (MACN 6457) proveniente del norte de la ciudad de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires; Figura 54). El autor detalló que el material fue colectado de sedimentos asignados al “*Piso Chapadmalense, Plioceno inferior*” (Rusconi, 1930a: 252). Posteriormente, Verzi y Lezcano (1996) transfieren la especie al género *Ctenomys* y expanden la descripción de la especie sobre la base de un material mejor preservado (MLP 92-VII-5-1), recuperado de los acantilados costeros de Costa Bonita (Necochea, provincia de Buenos

Aires). Verzi *et al.* (2004) asignan a *C. kraglievichi* un gran número de materiales nuevos, además de considerar sinónimos de esta especie a *C. dasseni longirostris* Rusconi 1931 y *C. praderii* Mones y Castiglioni 1979.

Ctenomys magnus fue descripta por Rusconi (1931) sobre la base de un fragmento mandibular (MACN 5559) procedente de Tandil (provincia de Buenos Aires) y asignado al “*Piso Bonaerense, Pleistoceno medio*” (Rusconi, 1931: 326). Esta especie fue comparada por Verzi *et al.* (2004) con *C. latidens*, *C. dasseni* (= *C. latidens*) y *C. kraglievichi* principalmente, y más allá de sus grandes similitudes, estos autores mantuvieron la especie *C. magnus* como un nombre válido. En esta tesis se opta por considerarla sinónimo de *C. kraglievichi*. De acuerdo con las comparaciones realizadas, el conjunto de caracteres conservados en *C. magnus* es compartido y muestra mayores similitudes con *C. kraglievichi* que con *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. latidens* y el resto de los taxones analizados. La decisión de sinonimizar ambas especies está sustentada por lo siguiente. Ambas especies presentan un tamaño similar, siendo *C. magnus* ligeramente más grande (Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 75 en el capítulo de Resultados). La cresta masetérica de *C. magnus*, conservada hasta el nivel del M3, muestra una posición sub-horizontal como en *C. kraglievichi*. Ambas especies presenta cemento alrededor de los molares, especialmente en la cara labial de los molares inferiores. *Ctenomys magnus*, al igual que algunos ejemplares de *C. kraglievichi* (Verzi y Lezcano, 1996), carece de surcos en el esmalte del incisivo. Los resultados de morfometría geométrica de mandíbula obtenidos aquí apoyan la similitud entre ambas especies, ubicando a *C. magnus* próxima a *C. kraglievichi*, por presentar diastema largo, de posición sub-horizontal, cuerpo mandibular alto y transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta (ver Figuras 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente). Por lo expuesto previamente, la especie *C. magnus* es considerada en esta tesis sinónimo *junior* de *C. kraglievichi*.

Rusconi (1931) además asignó el material MACN 5560, procedente de la misma localidad y piso que *C. magnus*, a la especie *Ctenomys intermedius tandilensis*. Luego de un análisis comparativo con las especies extintas y vivientes analizadas en esta tesis, el material MACN 5560 mostró grandes similitudes con *C. magnus* y *C. kraglievichi* por lo que fue asignado a esta última especie como un nuevo material referido. Las características que permitieron tomar esta decisión fueron la morfología de la porción dorsal de la fosa masetérica, La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4, la morfología del diastema mandibular y el tamaño de la mandíbula.

Ctenomys mesorhinus Mones y Castiglioni 1979 fue solo mencionado en el resumen del trabajo original en donde se describe *Ctenomys praderii* y posteriormente Mones (1986) lo trata como *nomen nudum*.

Tomando el rango total de ocurrencia de *Ctenomys kraglievichi* en el registro fósil, Verzi *et al.* (2004) definieron una nueva Biozona para la base del Bonaerense, temporalmente más restringida que la Biozona de *Megatherium americanum* propuesta por Cione y Tonni (1999, 2005). En la literatura posterior esta biozona ha sido reconocida y utilizada en numerosos trabajos (e.g. Bidegain *et al.*, 2005; Cione y Tonni, 2005; Deschamps, 2005; Deschamps y Tomassini, 2016; Merino *et al.*, 2007; Soibelzon *et al.*, 2006, 2009, 2019; Tonni *et al.*, 2009). La secuencia tipo de la Biozona propuesta se encuentra en la sección inferior de la secuencia aflorante en Bajo San José (provincia de Buenos Aires) y fue correlacionada con el evento climático ISO 11, el mayor pulso cálido registrado para el sur de Sudamérica durante un período interglaciar en el Pleistoceno medio de Sudamérica (Vrba, 1985; Kindler y Hearty, 1995; Vucetich *et al.*, 1997; Vucetich y Verzi, 1999, 2002; Deschamps, 2003; Verzi *et al.*, 2004). Con respecto a las inferencias paleoclimáticas, Verzi *et al.* (2004) explicaron que el conjunto de restos faunísticos y las evidencias geológicas encontradas en la Biozona de *Ctenomys kraglievichi* registran ese pulso cálido, probablemente seco también. A este evento se relacionaría la repentina extinción de taxones encontrados en niveles más antiguos, tales como *Eucelophorus chapalmalensis* y *Ctenomys* aff. *chapalmalensis* (= *C. rusconii*) (Reig y Quintana, 1992; Tonni *et al.*, 1996; Bidegain *et al.*, 2005; De Santi *et al.*, 2021). La aparición de *C. kraglievichi*, y el registro de especies de roedores, e.g. *Clyomys* sp. (Echimyidae), *Plesiaguti tottoi* (Dasyproctidae) y *Lundomys* sp. (Cricetidae) (Vucetich *et al.*, 1997; Vucetich y Verzi, 2002; Verzi *et al.*, 2004; Pardiñas y Deschamps, 1996), quirópteros e.g. *Noctilio* sp. (Noctilionidae) (Merino *et al.*, 2007), y artiodáctilos (Deschamps y Tomassini, 2016), representarían un evento de inmigración de fauna chaqueña con afinidades brasílicas en el sudeste de la provincia de Buenos Aires.

Ctenomys orthognathus Rusconi 1931

Figuras 28 y 29; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1931. *Ctenomys latidens orthognathus* Rusconi: páginas 139–140, figura 4.

1994. *Ctenomys orthognathus* Mones: página 14.

Holotipo: MACN 8840, fragmento de hemimandíbula izquierda que conserva el cuerpo mandibular, el origen de la cresta masetéica, parte anterior de la fosa masetéica, base del proceso coronoides, los dp4–m3 y el i1. Especie conocida exclusivamente por este material.

Material referido: Solo el holotipo (Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Olivos, partido de Vicente López, provincia de Buenos Aires, Argentina; Formación Ensenada, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense; >0,78 Ma (Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b, 2019; Cione y Toni, 2005).

Diagnosis ampliada: Mandíbula de tamaño mediano; alta, robusta y corta ántero-posteriormente; diastema corto y oblicuo; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; fondo de los alvéolos dp4 y m1 protruyendo notablemente; proceso mentoniano muy desarrollado, ubicado por detrás del margen posterior del alvéolo del dp4; cresta masetéica con nacimiento abrupto y dirigido lateralmente; cresta mandibular poco marcada; porción dorsal de la fosa masetéica profunda. Incisivo sin surcos.

Descripción: **MANDIBULA**.- La mandíbula es de tamaño mediano (Rusconi, 1931; Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 75 en el capítulo de Resultados). El cuerpo mandibular es moderadamente alto y corto en sentido ántero-posterior. El diastema mandibular es corto y de orientación oblicua (Rusconi, 1931) como en *C. subassentiens* y la mayoría de los representantes vivientes, a excepción de *C. magellanicus*, *C. boliviensis*, *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon*, *C. pearsoni* y *C. torquatus* que tienen un diastema sub-horizontal. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente, al igual que *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. La cresta lateral está marcada. La base de los alvéolos del dp4 y m1 protruyen notablemente del margen ventral del cuerpo mandibular. El proceso mentoniano está bien desarrollado (Rusconi, 1931) y es visible en vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El margen posterior del proceso mentoniano alcanza el nivel del extremo posterior del alvéolo del dp4 igual que en el resto de los representantes del género, a excepción de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. rusconii*. La pared medial/interna al nivel de los molares es recta (Rusconi, 1931). De la cresta masetéica solo se conserva su origen, el cual muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente.

La cresta mandibular está poco diferenciada. La porción dorsal de la fosa masetérica es profunda y está bien delimitada dorsalmente por la cresta lateral (Figura 29).

DIENTES.- Los molares no presentan cemento sobre la corona y los dp4–m2 mantienen un tamaño similar. El m3, pequeño, es de forma sub-cilíndrica (Figura 29). Los lóbulos anterior y posterior del dp4 se caracterizan por conservar un tamaño similar, carácter compartido con *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. y los representantes vivientes del género . Los molares muestran un ángulo lingual ligeramente marcado (ángulo lingual del m1 = 136°; Tabla A11 en Apéndice 25) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. A. El incisivo es ancho, ligeramente procumbente y carece de surcos (Figura 29).

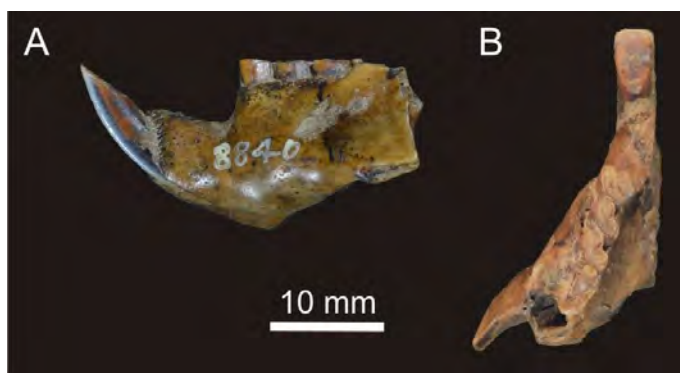


Figura 28. *Ctenomys orthognathus* MACN 8840 (Holotipo). A-B, Hemimandíbula izquierda; A, vista lateral; B, vista dorsal.

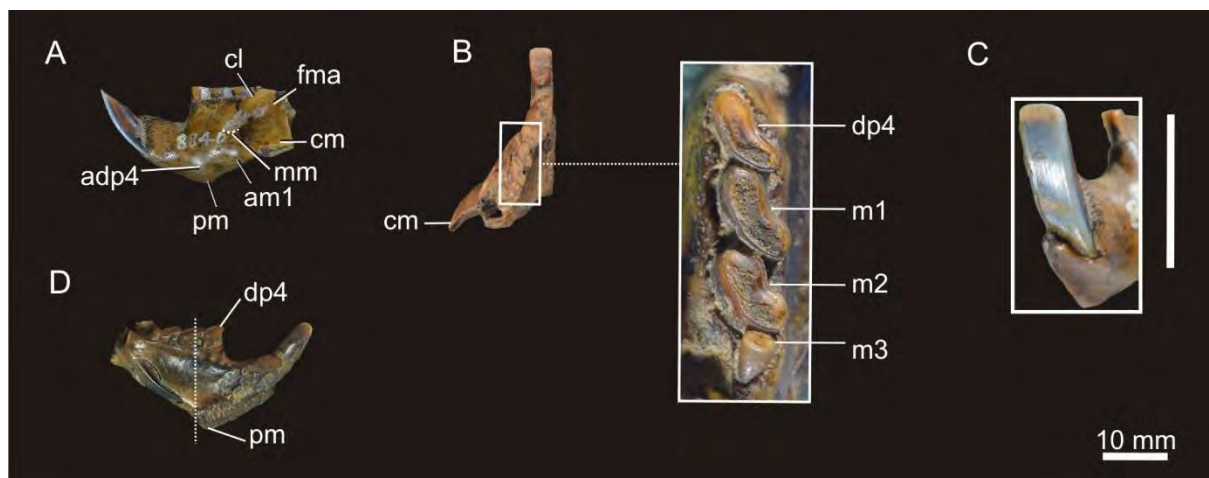


Figura 29. *Ctenomys orthognathus*. A-D, Hemimandíbula izquierda MACN 8840 (holotipo); A, vista lateral; B, vista dorsal y detalle de la serie dentaria; C, vista anterior del incisivo inferior (escala 10 mm); D, vista medial. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Esta especie fue descrita por Rusconi (1931) originalmente como *Ctenomys latidens orthognathus* sobre la base de un fragmento de hemimandíbula izquierda proveniente de Olivos (partido de Vicente López, provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54) y asignado por el autor a una edad “*Piso Ensenadense, Plioceno superior*” (Rusconi, 1931: 139). Rusconi (1931) comparó el material tipo de *Ctenomys orthognathus* con *C. latidens* y observó que la primera especie se diferenciaba por el espacio ocupado por la serie de molares, la longitud antero-posterior de cada molar y la altura mandibular, pero consideró a estas diferencias de nivel subespecífico. Mones (1994: 14) fue el primero en considerar a *C. orthognathus* especie plena diferenciándola de *C. latidens* a través de la comparación de los dibujos originales de Rusconi (1931), sin dar detalles de las diferencias morfológicas observadas.

De acuerdo con las comparaciones realizadas durante esta tesis, *Ctenomys orthognathus* se caracteriza principalmente por ser una mandíbula robusta y corta en sentido antero-posterior. Los análisis de MG la ubican dentro del área de distribución de las especies vivientes del género, separándose notablemente de *C. latidens* y del resto de las especies extintas, *C. magnus* (= *C. kraglievichi*), *C. kraglievichi*, *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. thomasi*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. uquiensis*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B, por la morfología corta y la orientación oblicua del diastema (ver Figuras 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente). Sin embargo, en estos análisis *C. subassentiens* también se ubica dentro del área de distribución de las especies vivientes junto con *C. orthognathus*. Rusconi (1931) comparó estas dos especies e indicó que ambas compartían el diastema corto pero que se diferenciaban por la longitud del diastema y de la sínfisis mandibular, y por el desarrollo del proceso mentoniano. Junto a los datos proporcionados por Rusconi (1931), aquí se agrega que *C. orthognathus* presenta una mandíbula más robusta, de serie dentaria más larga (Tabla A11 en Apéndice 25) y presenta un mayor desarrollo de los alvéolos dp4 y m1 en el margen ventral del cuerpo mandibular que *C. subassentiens*. Los resultados obtenidos en esta tesis a través de comparaciones cualitativas con el resto de las especies extintas y el análisis utilizando morfometría geométrica están de acuerdo con lo expresado por Mones (1994) de que se trata de una especie distinta.

Ctenomys tandilensis Rusconi 1931 n. rango

Figuras 30 y 31; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

1931. *Ctenomys intermedius tandilensis* Rusconi: páginas 225–226, figuras 10 y 11.

2021. *Ctenomys tandilensis* Verzi *et al.*: página 5, figura 1.1.

2021. *Ctenomys intermedius tandilensis* De Santi *et al.*: páginas 7–8, figura 4.

Holotipo: MACN 5558, fragmento de cráneo preservado desde el margen anterior de los alvéolos de los incisivos hasta el nivel del alvéolo del M3. Conserva los molares DP4 y M2 del lado izquierdo, la raíz cigomática anterior y la barra anteorbitaria asociada del lado derecho. Fragmento de hemimandíbula derecha, la cual carece del incisivo, de los molares y del proceso coronoides. Esta especie solamente se conoce por este material.

Materiales referidos: Solo el holotipo (Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: “Ciudad de Tandil, provincia de Buenos Aires; Piso Bonaerense, Pleistoceno medio.” (Rusconi, 1931: 225); provincia geológica de Tandilia, provincia de Buenos Aires, Argentina; Formación Vela, Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; 0,45–0,13 Ma (Gómez Samus *et al.*, 2017).

Diagnosis ampliada: Especie de tamaño mediano a pequeño; rostro ancho; diastema corto, más corto que en *C. intermedius* (= *C. latidens*); foramen interpremaxilar reducido y con bordes definidos; raíces del septo premaxilar pequeñas y orientadas dorso-medialmente; septo premaxilar proyectado ventralmente; forámenes incisivos grandes y elongados anteriormente; fosa masetérica rostral poco profunda; foramen infraorbital de contorno triangular en vista frontal; serie dentaria adelantada con respecto a la raíz cigomática anterior; canal nasolacrimal corto; alvéolo del M1 en la órbita bajo; fisura esfenopalatina reducida y restringida a una posición anterior al alvéolo del M1; foramen etmoideo junto al relicto de la fisura esfenopalatina posterior; margen ántero-dorsal del alvéolo del M1 no cubierto por la lámina maxilar. Mandíbula de cuerpo bajo; diastema mandibular corto y oblicuo; muesca masetérica de borde inferior marcado; proceso mentoniano desarrollado; cresta masetérica de nacimiento abrupto y dirigido lateralmente; porción posterior de la cresta masetérica ascendente; fosa retromolar poco profunda. DP4–M3 ocupando un gran espacio en el cráneo, mayor que en *C. intermedius* (= *C. latidens*); molares superiores con una lámina de cemento sobre la cara lingual de la corona.

Descripción: Especie de tamaño mediano a pequeño (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es ancho y el diastema es corto, más corto que en *C. intermedius* (= *C. latidens*) (Rusconi, 1931). Los forámenes incisivos e interpremaxilar están unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar es pequeño y presenta los bordes bien definidos. Este foramen está ubicado próximo a los forámenes incisivos, posición similar a lo observado en *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *Ctenomys* sp. nov. C y los representantes vivientes del género. Las raíces del septo premaxilar están poco desarrolladas similar a lo que se observa en *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar se dirigen dorso-medialmente con respecto a los bordes del premaxilar como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. El septo premaxilar es estrecho y se extiende ventralmente formando una cresta que se observa en vista lateral. Los forámenes incisivos son relativamente amplios y sus bordes, que se dirigen en dirección ántero-medial, son continuos con los márgenes del foramen interpremaxilar como en *C. subquadratus* y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa masetéica rostral es ligeramente profunda y sobrepasa anteriormente a la sutura premaxilo-maxilar. Los nasales están rotos en su parte más anterior.

Región cigomática.- El arco cigomático se encuentra parcialmente conservado en el holotipo. La base de la raíz cigomática anterior es robusta y su porción ventral es horizontal en vista lateral. La sutura yugal-maxilar sobre el arco cigomático alcanza el margen anterior de la barra anteorbitaria como en *C. rusconii* y *C. viarapaensis* (Figura 31). La porción facial del lacrimal, aunque pobremente desarrollada, sobresale dorsalmente y es visible en vista frontal (Figura 31). Su porción orbital es continua con el canal nasolacrimal. El foramen infraorbital es de contorno triangular en vista anterior, como se observa en *C. viarapaensis*.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) están escasamente marcadas como se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor abre al nivel del M1 y está atravesado por la sutura maxilar-palatino (Figura 31). La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel medio de los M2 como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y los *Ctenomys* vivientes. En vista ventral no existe la expansión del maxilar generada para soportar la base del alvéolo del incisivo. Las series

dentarias son sub-paralelas entre sí y están ligeramente adelantadas con respecto a la raíz cigomática anterior.

Región orbital.- La primera porción del canal nasolacrimal es corta porque el foramen lacrimal es muy próximo a la porción facial del lacrimal. El alvéolo del M1 es bajo con respecto al espacio ocupado en la órbita. El alvéolo del M2 es relativamente bajo con respecto al del M1. La fisura esfenopalatina anterior está bien desarrollada y restringida a la parte anterior del alvéolo del M1 (Figura 31) como en *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. La fisura esfenopalatina posterior está representada por un relicto junto con el foramen etmoideo en una depresión de la pared de la órbita, pero separados entre sí por un tabique óseo. La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, carácter compartido con *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. El frontal presenta un proceso postorbital levemente desarrollado en su extremo más posterior.

Región basicraneana, bóveda craneana y región occipital.- No se preservan.

MANDIBULA.- La mandíbula es más larga que en *C. bonaerensis* (ver Comentarios en *C. bonariensis*), pero más pequeña que *C. dasseni* (= *C. latidens*) y *C. dasseni longirostris* (= *C. kraglievichi*) (Rusconi, 1931; ver tabla A11 en Apéndice 25 para una comparación con el resto de las especies). La mandíbula se caracteriza por tener el diastema corto y de orientación oblicua como en *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 no se pudo analizar ya que la región más próxima a este margen se encuentra rota. La muesca masetérica tiene borde inferior muy marcado (Figura 31) como en *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. rusconii*. La base del alvéolo del dp4 protruye ligeramente del cuerpo mandibular. El proceso mentoniano, muy desarrollado, se diferencia notablemente en el borde ventral del cuerpo mandibular y es visible en vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El proceso mentoniano alcanza el margen posterior del alvéolo del dp4 como en las especies vivientes. Como en las especies vivientes, la cresta masetérica muestra un nacimiento al nivel del m2 abrupto dirigido lateralmente y expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral. La porción posterior de la cresta masetérica es ascendente al igual que muchos de los representantes vivientes (Figura 31). La porción dorsal de la fosa masetérica está bien delimitada por la cresta mandibular, y aunque presenta una profundidad considerable es más estrecha que la porción ventral de la cresta masetérica. La fosa retromolar es poco profunda. El foramen mandibular está localizado lejos del

cóndilo porque la base del alvéolo del incisivo presenta una inserción poco profunda. La escotadura sigmoidea inferior es poco excavada. La mandíbula es marcadamente histricognata (Figura 31).

DIENTES.- La serie de molares es más larga con respecto al diastema comparado con *C. intermedius* (= *C. latidens*) (Rusconi, 1931) (ver tabla A11 en Apéndice 25). Los molares superiores presentan una pequeña lámina de cemento sobre la cara lingual de la corona (Figura 31), semejante a *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. La base del alvéolo del incisivo superior se ubica al nivel del DP4. El I1 carece de surcos en la cara esmaltada.

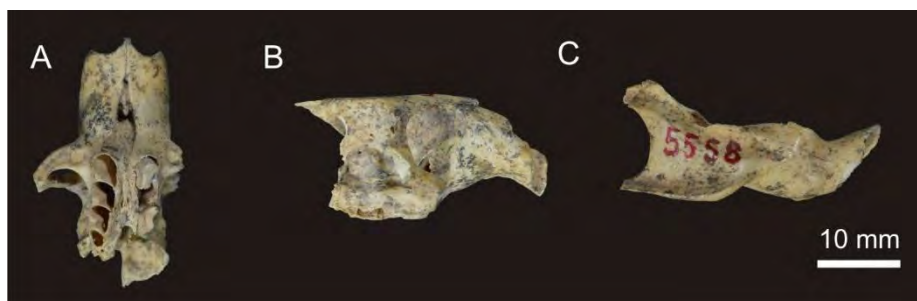


Figura 30. *Ctenomys tandilensis* MACN 5558 (Holotipo). A-C, Cráneo y hemimandíbula derecha; A, vista ventral y B, vista lateral derecha del cráneo; C, vista lateral de la hemimandíbula.

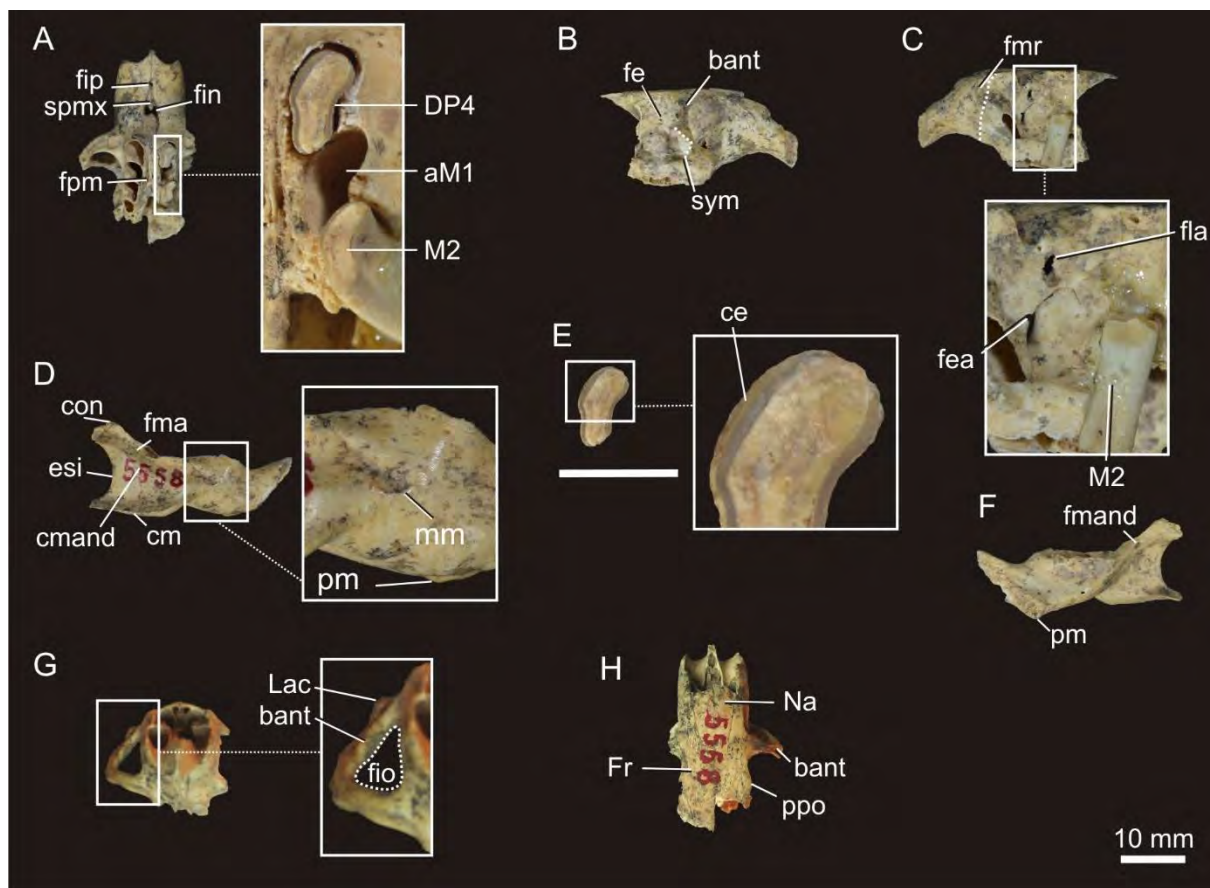


Figura 31. *Ctenomys tandilensis*. A-H, Cráneo y hemimandíbula derecha MACN 5558 (holotipo); A, vista ventral del cráneo y detalle de la serie dentaria; B, vista lateral derecha del cráneo; C, vista lateral izquierda del cráneo y detalle de la región orbital; D, vista lateral de la hemimandíbula y detalle del cuerpo mandibular; E, vista oclusal del DP4 izquierdo (escala de 5 mm) y detalle del lóbulo anterior del DP4; F, vista medial de la hemimandíbula; G, vista anterior del cráneo y detalle del foramen infraorbital; H, vista dorsal del cráneo. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: La especie *Ctenomys tandilensis* fue descrita e ilustrada originalmente por Rusconi (1931) sobre la base del material MACN 5558 procedente de la ciudad de Tandil (provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54), y fue incluida como una subespecie de *C. intermedius* (= *C. latidens*). En ese trabajo, Rusconi indicó que la subespecie se diferenciaba de *C. intermedius* por una menor longitud del diastema, por el menor ancho interorbitario y por el mayor largo ocupado por las series dentarias. El autor consideró que estas diferencias no eran suficientes para tratarla como una especie diferente. Rusconi (1931) además de compararla con la especie (*C. intermedius*), lo hizo con otros fósiles como *C. bonaerensis* (ver comentarios en *C. bonariensis*), *C. dasseni* (= *C. latidens*) y *C. dasseni longirostris* (= *C. kraglievichi*; Verzi *et al.*, 2004) teniendo en cuenta solo

la morfología de la mandíbula. Este autor marcaba que la subespecie presentaba una mandíbula más larga que *C. bonaerensis* pero más pequeña que las otras dos especies.

A partir de las comparaciones realizadas en esta tesis con todas las especies extintas, (particularmente *C. intermedius*) y vivientes, se propone ascender a *C. intermedius tandilensis* a categoría de especie. La combinación de caracteres que soportan esta decisión son los siguientes: tamaño pequeño (Tabla A11 en Apéndice 25, ver Figura 73 en el capítulo de Resultados); rostro estrecho; diastema corto (Rusconi, 1931) y marcadamente cóncavo; bordes laterales de los forámenes incisivos dirigidos ántero-medialmente; forámenes incisivos amplios; fosa de los forámenes incisivos alcanza posteriormente el límite con el paladar; crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) escasamente marcadas; origen de la raíz cigomática anterior de posición oblicua en vista ventral con respecto al eje sagital del cuerpo; foramen infraorbital de morfología triangular en vista frontal; serie molar más larga con respecto al diastema (Rusconi, 1931); serie molar comenzando al nivel de la mitad anterior de la raíz cigomática anterior; raíz cigomática dorsal posterior con respecto a la raíz cigomática anterior y por lo tanto se alcanza a observar en vista ventral; ancho interorbitario corto (Rusconi, 1931); primera porción del canal nasolacrimal corta; fisura esfenopalatina restringida anteriormente y no expandida sobre el alvéolo del M1; techo craneano paralelo a las series dentarias en vista lateral. Mandíbula con la base del alvéolo del incisivo y el foramen mandibular asociado alejados del cóndilo. II carece de surcos.

En los análisis de Morfometría Geométrica de cráneo utilizando las configuraciones promedio por especie, *Ctenomys tandilensis* se ubicó en el valor medio del CP1 y los primeros valores positivos del CP2 junto con *Ctenomys* sp. nov. C por compartir rostro ancho y de longitud ántero-posterior media, y forámenes del rostro pequeños (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). En el gráfico donde se analizaron las configuraciones de forma individuales por ejemplar, *C. tandilensis* se ubicó en los primeros valores negativos del CP1 junto a *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. intermedius* (= *C. latidens*), *C. subquadratus* y *Ctenomys* sp. nov. C por presentar rostro ancho, de longitud ántero-posterior media y forámenes del rostro pequeños. Sobre el CP2, *Ctenomys tandilensis*, se ubicó en los primeros valores positivos junto con *C. viarapaensis*, *C. subquadratus*, *C. subassentiens* y algunos ejemplares de *C. kraglievichi* por presentar el foramen interpremaxilar distanciado de los forámenes incisivos, siendo mayor la distancia en las especies *C. intermedius* (= *C. latidens*), *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. rusconii*, *C. chapalmalensis*, el resto de los ejemplares de *C. kraglievichi*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B (ver Figura A23 en Apéndice 26).

Estas diferencias de forma permiten reforzar las diferencias morfológicas comentadas previamente que permitieron tomar la decisión de tratar a *C. tandilensis* como una especie válida y diferente al resto de las especies analizadas y en particular a *C. intermedius*.

Rusconi (1931) además refirió a esta subespecie un fragmento mandibular (MACN 5560) proveniente de la misma localidad y piso que el holotipo. A partir de las comparaciones con las especies extintas y vivientes analizadas en esta tesis, se concluye que se trata de un resto de la especie *C. kraglievichi* (ver Comentarios en *C. kraglievichi*).

Estudios recientes sobre la geología del área donde se encuentra la localidad desde donde fueron hallados los restos de *C. tandilensis* permiten ajustar su procedencia estratigráfica. Gómez Samus *et al.* (2017 y trabajos citados allí) reconocen para la provincia geológica de Tandilia (provincia de Buenos Aires) cuatro unidades litoestratigráficas. La unidad más antigua, denominada por los autores como “unidad sin nombre” (= “*Unnamed Unit*”), es asignada al Mioceno tardío. Por encima, se encuentra la Formación Baker a la que, debido al registro paleomagnético y los restos fósiles encontrados en esta unidad, *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) sp. y *Actenomys priscus*, se le asignó un Piso/Edad Montehermosense/Chapadmalalense, con una edad entre 7,1 y 3,1 Ma (Mioceno tardío-Plioceno tardío) correspondiente al Cron Gilbert. Sobre esta formación sobreyace la Formación Vela, asignada al Piso/Edad Bonaerense (Pleistoceno medio) con una edad entre 0,45 y 0,1 Ma; restos de osteodermos de *Hoplophorini* sp. y de camélidos (*Lama* sp.) sugieren un Piso/Edad Bonaerense/Lujanense. Por último, la unidad más joven denominada Formación Las Ánimas, y que abarca los últimos 0,04 Ma, fue correlacionada, junto con la Formación Vela, al Cron Brunhes (<0,78 Ma). Estos autores reconocieron la presencia de un hiato temporal de 2,6 Ma entre la Formación Baker y la Formación Vela, y de 0,1 Ma entre las formaciones Vela y Las Ánimas.

El material asignado por Rusconi (1931) como *C. intermedius tandilensis* (= *C. tandilensis*) indudablemente proviene de los afloramientos asignados a la Formación Vela por Gómez Samus *et al.* (2017) en los alrededores de Tandil, debido a la presencia conjunta con restos referidos a *C. kraglievichi* (MACN 5560; ver arriba y Comentarios en *Ctenomys kraglievichi*). La especie *Ctenomys kraglievichi* es reconocida como fósil guía de la Zona de *Ctenomys kraglievichi*, base del Piso/Edad Bonaerense inferior (Verzi *et al.*, 2004; biozona de *Megatherium americanum* Cione y Tonni, 2005, Pleistoceno medio).

Ctenomys cf. robustus Casamiquela 1970

1970. *Ctenomys cf. robustus* Casamiquela: página 65.

Comentarios: Casamiquela (1970) nombra esta especie sobre la base de materiales procedentes de Pampa del Tamarugal (Chile). El autor comenta que, junto con G. Cecioni, colectaron los materiales y que posteriormente fueron determinados por Rosendo Pascual, paleontólogo del Museo de La Plata (Argentina) como afines a *C. robustus* Philippi 1896 (especie viviente, considerada sinónimo *junior* de *C. fulvus*, ver Bidau, 2015). Casamiquela (1970) describe la Pampa del Tamarugal y le asigna una edad geológica reciente “*neopleistoceno (hasta holoceno)*” (Casamiquela 1970: 67). No se asignaron materiales a esta especie.

Ctenomys cotocaensis Azurduy 2005

Figura 32; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2005. *Ctenomys cotocaensis* Azurduy: páginas 31–35, figuras 1 y 3.

Holotipo: PAL 5400, cráneo incompleto con la mandíbula articulada. El fragmento de cráneo no conserva los arcos cigomáticos ni la región posteraneal (región cigomática, región basicraneana, bóveda craneana ni región occipital). Hay restos de la bulla auditiva izquierda y el foramen mágnium. Presenta ambos incisivos superiores e inferiores, DP4 izquierdo y dp4–m2 izquierdo.

Materiales referidos: *Restos craneanos y mandibulares*, PAL 5400 (holotipo); *Restos mandibulares*, PAL 5401. Especie aquí revisada únicamente a través de las figuras originales de Azurduy (2005).

Distribución cronológica y geográfica: “*Lujanense o Ensenadense no muy antiguo*” (Azurduy, 2005: 36). Cotoca, provincia Andrés Báñez, Departamento de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia; Cuaternario (Azurduy, 2005).

Diagnosis ampliada: Especie de tamaño grande, similar a *Ctenomys conoveri* (> 8 cm de largo; Azurduy, 2005); frontales abovedados; dp4–m2 anchos; incisivos superiores e inferiores con surcos y marcadamente procumbentes (modificada de Azurduy 2005).

Descripción: Esta especie, según Azurduy (2005), es de un tamaño similar a la especie viviente *Ctenomys conoveri*, la especie más grande conocida actualmente (Osgood, 1946; Teta y Ríos, 2017).

CRANEO.- Región rostral.- El diastema es tan ancho (Azurduy, 2005) como en la especie viviente *C. conoveri*. Los premaxilares son notoriamente cóncavos en vista lateral (Azurduy, 2005).

Región orbital.- El frontal es elevado en relación al borde alveolar, similar a *C. conoveri* (ver medida M2-F en Tabla 1 de Azurduy 2005).

Región basicraneana.- Se preserva únicamente un fragmento de bulla en el holotipo. La porción anterior de la bulla auditiva es elongada (Azurduy, 2005), como se observa en *C. conoveri*.

Bóveda craneana.- Según Azurduy (2005) el escamoso no se expande en sentido lateral y tiende a disponerse en una posición menos horizontal como se observa en *C. conoveri*.

Región occipital.- No se conserva.

MANDIBULA.- La mandíbula es robusta, con el diastema elongado. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta comparable a lo observado en *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C . En vista ventral (ver figura 1 de Azurduy 2005), la cresta masetéica muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente, expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral y en vista lateral, su extremo posterior es sub-horizontal (ver figura 3 de Azurduy 2005), como en las vivientes *C. conoveri* y *C. osvaldoreigi*.

DIENTES.- El DP4 es ancho y muestra poca curvatura (Azurduy, 2005). Los molares inferiores se insertan oblicuamente, siendo el m1 de mayor proyección oclusal, aunque la línea de desgaste disminuye gradual y oblicuamente hacia el último molar (Azurduy, 2005). Los incisivos son robustos, presentan surcos en la cara esmaltada como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis* y la viviente *C. conoveri* y son marcadamente procumbentes (Azurduy, 2005).

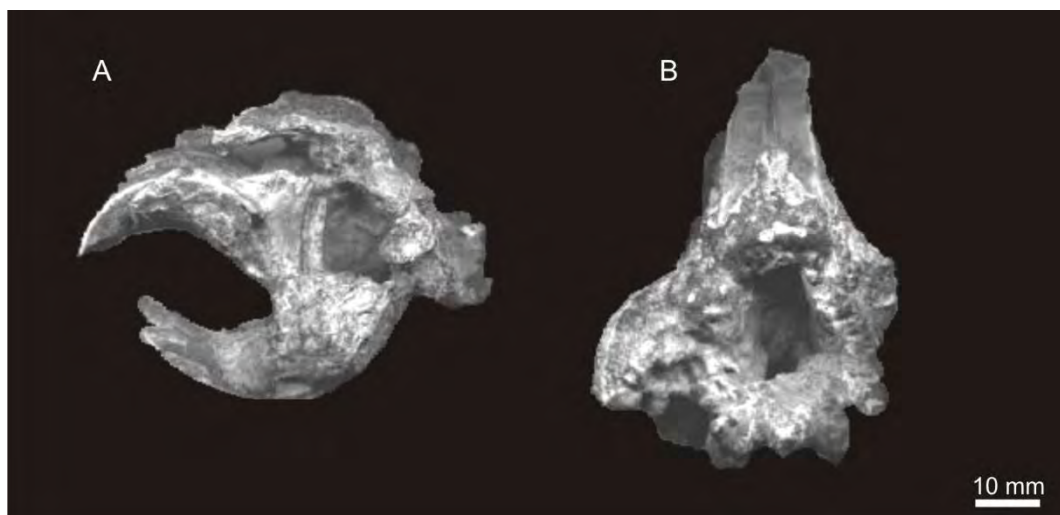


Figura 32. *Ctenomys cotocaensis* (Holotipo). A-B, Cráneo y mandíbula PAL 5400 (modificado de Azurduy 2005); A, vista lateral del lado izquierdo; B, vista ventral.

Comentarios: Azurduy (2005) destacó el gran tamaño de este fósil, únicamente comparable con la especie viviente *C. conoveri* (Osgood, 1946; Teta y Ríos, 2017); los fósiles más grandes conocidos, *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. brachyrhinus* y *C. viarapaensis*, son de un tamaño considerablemente menor. Una comparación del tamaño del cráneo entre las especies extintas (*C. cotocaensis* no puso ser incluido en este análisis) y vivientes del género se puede observar en los resultados de Morfometría Geométrica (Log10 del tamaño del centroide; ver Figura 73 en el capítulo de Resultados), donde se destaca el tamaño de la especie *C. conoveri* comparado con las extintas mencionadas.

Aquí se acepta preliminarmente la validez de *C. cotocaensis*. Las similitudes morfológicas observadas con la especie viviente *C. conoveri* y la presencia de restos de esta última en las cercanías de la localidad tipo de *C. cotocaensis* (Azurduy, 2005) sugieren la necesidad de realizar nuevos hallazgos en la zona a fin de realizar mejores comparaciones y revisar el estatus taxonómico de la especie extinta.

Ctenomys thomasi Lucero et al. 2008

Figuras 33 y 34; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2008. *Ctenomys thomasi* Lucero et al.: páginas 166–170, figuras 2 y 3.

Holotipo: MLP 04-V-2-1, fragmento de cráneo con el arco cigomático derecho incompleto y ambas series dentarias completas. Mandíbula sin la cresta masetérica, proceso coronoides ni el cóndilo del lado izquierdo (Figuras 2 y 3 de Lucero *et al.*, 2008; Figuras 33 y 34). Especie conocida exclusivamente a través de este material.

Material referido: Solo el holotipo (actualmente extraviado; aquí revisado a través de las figuras originales de Lucero *et al.*, 2008).

Distribución cronológica y geográfica: Centinela del Mar, partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina; Litofacies B, Plioceno superior-Pleistoceno medio, Piso/Edad Ensenadense; >0,78 a <1,0 Ma (Lucero *et al.*, 2008; Soibelzon *et al.* 2009).

Diagnosis: Rostro estrecho y elongado; diastema marcadamente cóncavo en vista lateral; foramen interpremaxilar grande y de contorno romboidal; raíz del septo premaxilar pequeña; foramen incisivo elongado; arco cigomático bajo en vista lateral ocultando la serie dentaria; cresta masetérica del yugal orientada sub-horizontalmente y poco proyectada anteriormente, alcanzando el nivel del margen posterior de la barra anteorbitaria; apófisis paraorbitaria ubicada más atrás que el proceso yugal inferior. Transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual; cresta masetérica sub-horizontal; cóndilo redondeado y corto; lóbulo anterior del dp4 más grande que el lóbulo posterior; lóbulo anterior del dp4 comprimido; ángulo lingual del m1 marcado; incisivos superiores ortodontes.

Descripción: *Ctenomys thomasi* es de tamaño relativamente mediano dentro del género (Tabla A11 en Apéndice 25) y presenta un cráneo grácil (Lucero *et al.*, 2008).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es angosto (Lucero *et al.*, 2008) y se hace cada vez más angosto hacia la parte anterior. Los forámenes incisivos e interpremaxilar son amplios y están unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar está bien definido y presenta un contorno romboidal (Lucero *et al.*, 2008). Este está alejado de los forámenes incisivos (Lucero *et al.*, 2008) y adelantado en el rostro, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar son pequeñas y anchas, como se observa en *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. El septo premaxilar es pequeño. Los forámenes incisivos son amplios, ántero-posteriormente elongado y con sus márgenes bien definidos (Lucero *et al.*, 2008), similar a lo que se observa en las especies *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A; en *C.*

chapalmalensis estos forámenes son más amplios y en el resto de las especies son marcadamente más estrechos. El premaxilar es corto y no sobrepasa a los nasales en su extremo posterior (Lucero *et al.*, 2008). El nasal no se conserva, pero el espacio dejado por estos indica que eran angostos, principalmente en su parte más anterior y posterior (Lucero *et al.*, 2008).

Región cigomática.- La raíz cigomática anterior es estrecha como en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A y a diferencia de las especies *C. kraglievichi* y *C. subassentiens* (Lucero *et al.*, 2008), *C. latidens*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C donde es más ancha. La porción ventral de la raíz cigomática anterior es oblicua en vista lateral. La sutura yugal-maxilar alcanza el margen anterior de la barra anteorbitaria. Esta última es de posición vertical. El arco cigomático es de menor tamaño y menos curvo lateralmente que en *C. kraglievichi*, *C. subassentiens* (Lucero *et al.*, 2008), *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. Un carácter único presente en *Ctenomys thomasi* es la ubicación del arco cigomático, el cual tiene una posición baja, tapando parcialmente la serie dentaria en vista lateral. La cresta masetérica del yugal se orienta en sentido sub-horizontal en vista lateral, está poco diferenciada y no se extiende anteriormente (Lucero *et al.*, 2008) más allá del margen posterior de la barra anteorbitaria, este carácter solo se observó en esta especie. La expansión orbitaria del maxilar es grande, como en *C. chapalmalensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La apófisis paraorbitaria está bien desarrollada (Lucero *et al.*, 2008). Esta se ubica por detrás del nivel del proceso yugal inferior, a diferencia de lo expuesto por Lucero *et al.*, (2008) que indicaron que ambas estructuras se encuentran al mismo nivel. El foramen infraorbital es de menor tamaño que en *C. chapalmalensis* (Lucero *et al.*, 2008).

Región palatal.- Las crestas del paladar (o margen medial de las fosas maxilares) se diferencian poco, como en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor se ubica al nivel del límite DP4–M1 como en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa mesopterigoidea alcanza anteriormente el nivel del M2, igual que en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes.

Región orbital.- Esta región según Lucero *et al.* (2008) es amplia.

Región basicraneana, bóveda craneana y región occipital.- No se conservan.

MANDIBULA.- La mandíbula es de cuerpo mandibular bajo, aunque Lucero *et al.* (2008) mencionan que es relativamente corta y alta. Según Lucero *et al.* (2008) la mandíbula de *C. thomasi*

es más robusta que la de *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*. De acuerdo con las comparaciones realizadas aquí, estas especies muestran mandíbulas de aspecto y tamaño similar (Tabla A11 en Apéndice 25; (ver Figuras 74, 75 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente). Es de mayor tamaño que *C. bonariensis*, pero menor que *C. latidens* (Lucero *et al.*, 2008; ver tabla A11 en Apéndice 25 y figura 75 para comparar tamaños entre las especies analizadas). Lucero *et al.* (2008) reportaron que esta especie presentaba un diastema corto. Las comparaciones aquí realizadas indican un diastema largo, aunque relativamente más corto que *C. latidens* (Lucero *et al.*, 2008), *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *C. ameghinoi*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B, y de posición sub-horizontal como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. ameghinoi*, *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *C. latidens*, *C. rusconii*, *C. ameghinoi*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B (ver figura 74 en el capítulo de Resultados). La transición observada en vista lateral entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es gradual, con un leve resalto próximo a este margen como el de *C. rusconii* y *C. viarapaensis*, pero más gradual que en *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C (Figura 34). Según los autores, la muesca masetérica se encuentra poco definida (Lucero *et al.*, 2008). La base de los alvéolos del dp4 y m1 protruyen escasamente. El proceso mentoniano es poco desarrollado y por lo tanto no se observa en vista lateral, carácter compartido con *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. En vista dorsal la cresta masetérica muestra un nacimiento al nivel del m2 abrupto dirigido lateralmente y expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral, carácter que la diferencia de las especies *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis*. La cresta masetérica es delgada, bien definida (Lucero *et al.*, 2008) y su porción posterior es sub-horizontal, como en *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La porción dorsal de la fosa masetérica es profunda, especialmente entre el cóndilo y el proceso postcondilar (Lucero *et al.*, 2008); aunque menos profunda que en *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi* (Lucero *et al.*, 2008). El foramen mandibular y la base del alvéolo del incisivo no se preservaron, pero la procumbencia observada en los incisivos indicarían que los i1 tendrían una inserción poco profunda y por lo tanto el foramen mandibular estaría alejado del cóndilo. El proceso postcondilar está bien desarrollado y dirigido posteriormente (Lucero *et al.*, 2008), y su apófisis ventro-lateral dirigida lateralmente. El cóndilo es redondeado, corto anteroposteriormente (Lucero *et al.*, 2008) y es más robusto que en *C. chapalmalensis* y *C.*

ameghinoi (Lucero *et al.*, 2008). La escotadura sigmoidea inferior es amplia y muy excavada (Lucero *et al.*, 2008) similar a *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El proceso angular, para la inserción del músculo masetero superficial (*sensu* Woods y Howland, 1979; De Santis y Moreira, 2000) es grácil, bien desarrollado y estrecho en vista dorsal (Lucero *et al.*, 2008). *Ctenomys thomasi* muestra una condición de histricognatía fuerte como las especies vivientes, y a diferencia de *C. chapalmalensis*.

DIENTES.- Los DP4–M2 son de forma arriñonada y el lóbulo anterior del DP4 es estrecho y con el surco lingual marcado y profundo (Lucero *et al.*, 2008). El lóbulo anterior del dp4 es más largo que el posterior, este carácter es compartido con *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*. Sin embargo, y a diferencia de estas últimas especies, *Ctenomys thomasi* presenta el lóbulo anterior del dp4 más comprimido lateralmente (Lucero *et al.*, 2008) y un ángulo lingual fuerte (ángulo lingual del m1 = 120°; Tabla A11 en Apéndice 25) como en *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. C. y como en las especies vivientes. Los M3/m3 son de forma arriñonada (Lucero *et al.*, 2008); diferente a los de *C. latidens* que es de contorno sub-ovoidal (Lucero *et al.*, 2008). El incisivo superior es más ancho y robusto que en *C. chapalmalensis* (Lucero *et al.*, 2008) y *C. rusconii*. El incisivo inferior es más estrecho y grácil que en *C. latidens* (Lucero *et al.*, 2008), similar a *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*, *C. rusconii*. El incisivo superior carece de surcos y es ortodonte (ángulo de Thomas = 97°; Tabla A11 en Apéndice 25; Lucero *et al.*, 2008).



Figura 33. *Ctenomys thomasi* MLP 04-V-2-1 (Holotipo). A-C, Cráneo y mandíbula (modificado de Lucero *et al.* 2008); A, vista ventral del cráneo; B, vista lateral derecha del cráneo; C, vista lateral derecha de la mandíbula.

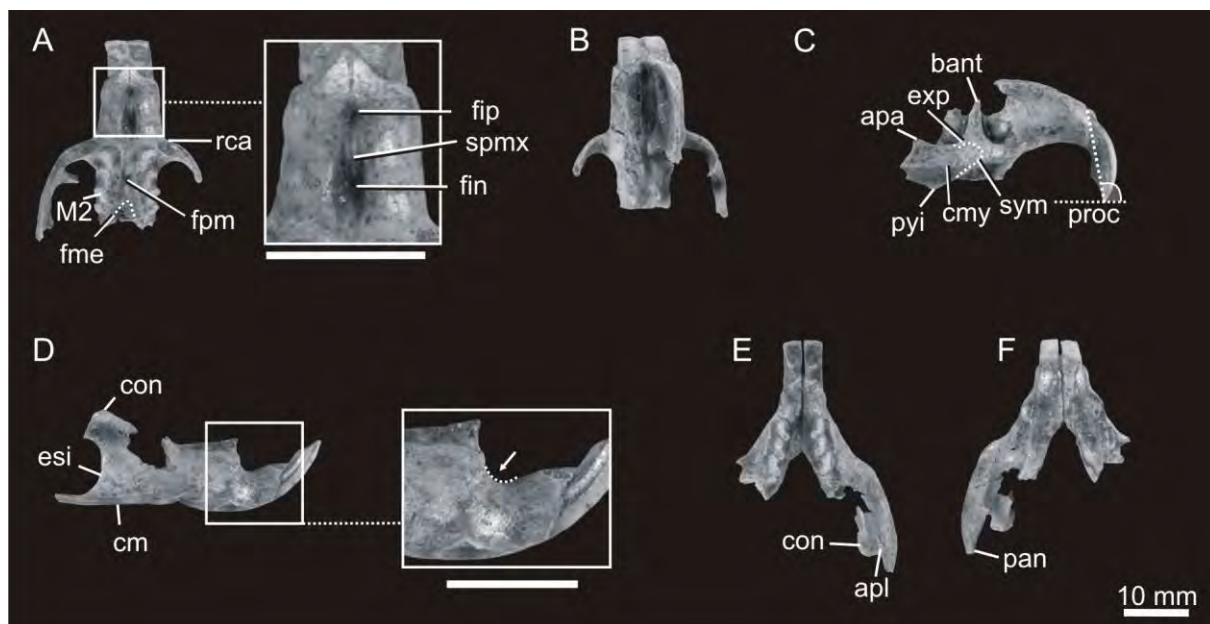


Figura 34. *Ctenomys thomasi*. A-F, Cráneo y mandíbula MLP 04-V-2-1 (holotipo) (modificado de Lucero *et al.* 2008); A, Vista ventral del cráneo y detalle del rostro (escala de 10 mm); B, vista dorsal del cráneo; C, vista lateral derecha del cráneo; D, vista lateral derecha de la mandíbula y detalle del diastema (escala de 10 mm); E, vista dorsal de la mandíbula; F, vista ventral de la mandíbula. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Especie descrita por Lucero *et al.* (2008) sobre la base de un fragmento de rostro y una mandíbula casi completa, colectados del sector basal del perfil de los acantilados costeros ubicados en la localidad de Centinela del Mar (provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54). El material sobre el cual describieron la especie no se pudo encontrar en la colección de Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.

Estos autores compararon a *C. thomasi* con las especies extintas *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. kraglievichi*, *C. subassentiens*, *C. bonariensis*, *C. latidens* (ver arriba Descripción) y con numerosas especies vivientes del género, y llegaron a la conclusión que *Ctenomys thomasi* es una especie válida y que podría ser parte del clado informalmente denominado “grupo *mendocinus*” (Massarini *et al.* 1991; Parada *et al.*, 2011) y emparentada específicamente con *Ctenomys mendocinus*.

Los resultados filogenéticos obtenidos en esta tesis, indican que *Ctenomys thomasi* no sería miembro del “grupo *mendocinus*” como se ha propuesto previamente (ver capítulos Resultados y Discusión; ver también De Santi *et al.*, 2021; Verzi *et al.*, 2021).

Además, los resultados obtenidos a partir del análisis morfo-geométrico de la mandíbula muestran que *Ctenomys thomasi* se agrupa con *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C.*

viarapaensis y *C. ameghinoi* en el espacio de forma sugiriendo una similitud morfológica entre estas y sustentando parcialmente los resultados filogenéticos (ver Figuras 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente; ver también capítulos Resultados y Discusión).

De acuerdo con Lucero *et al.* (2008), y sobre la base de los resultados de las comparaciones realizadas en esta tesis, *Ctenomys thomasi* es aceptada como especie válida.

Ctenomys uquiensis Verzi *et al.* 2010

Figuras 35 y 36; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2010. *Ctenomys uquiensis* Verzi *et al.*: páginas 244–246, figura 3.

Holotipo: MLP 96-II-29-1, mandíbula izquierda dañada con parte del cóndilo y la región angular, porción intra-alveolar del incisivo, y los dp4–m2 (Verzi *et al.*, 2010a).

Materiales referidos: *Restos craneanos*, MLP 96-II-29-2; *restos mandibulares*, solo el holotipo.

Distribución cronológica y geográfica: Esquina Blanca, provincia de Jujuy, Argentina; Formación Uquía, Sección inferior, Plioceno tardío, Piso/Edad Chapadmalalense; 3,40 Ma (Reguero *et al.*, 2007; Verzi *et al.*, 2010a).

Diagnosis: Especie pequeña y grácil; diastema mandibular largo, más que en *C. chapalmalensis*; transición, entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4, gradual; cresta masetérica descendente. Superficies oclusales de los dp4–m2 más anchas y cortas que en el resto de las especies tanto vivientes como extintas; porción intra-alveolar del incisivo estrecha.

Descripción: Esta especie es de tamaño pequeño (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- *Región cigomática.-* *Ctenomys uquiensis* carece de la lámina ósea en el maxilar para el pasaje del nervio infraorbital (Verzi *et al.*, 2010a).

MANDIBULA.- La mandíbula es grácil y pequeña (Verzi *et al.*, 2010a). El diastema es levemente cóncavo, marcadamente procumbente y elongado (Verzi *et al.*, 2010a), como en *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. rusconii* y *C. thomasi*. La pared anterior o el margen alveolar del dp4 es bajo/a (Verzi *et al.*, 2010a) y se observa una transición con respecto a la porción horizontal del diastema, gradual como en *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*, a diferencia del resto de las

especies del género en las cuales la pared anterior o el margen alveolar del dp4 es vertical (Verzi *et al.*, 2010a). La muesca masetérica se ubica al nivel del m1 y a la mitad de la altura del cuerpo mandibular (Verzi *et al.*, 2010a), su borde ventral está ligeramente diferenciado. La cresta lateral está bien desarrollada (Verzi *et al.*, 2010a). El margen anterior del proceso coronoides está al nivel con el margen anterior del m3 como en *C. chapalmalensis*, ligeramente más posterior que lo reportado por Verzi *et al.* (2010a). En el resto de las especies el proceso coronoides se origina al nivel de la parte posterior o media del m2 (Verzi, 2002; Verzi *et al.*, 2010a). La base del alvéolo del dp4 y principalmente del m1, protruyen notablemente desde el margen ventral del cuerpo mandibular (Verzi *et al.*, 2010a). El extremo posterior del proceso mentoniano no alcanza a sobrepasar el alvéolo del dp4; carácter compartido únicamente con las especies extintas *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. rusconii*. El proceso mentoniano está poco desarrollado, morfología observada también en las especies *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. La cresta masetérica muestra un nacimiento gradual dirigido en dirección latero-ventral (morfología observada solo en esta especie) y se expande gradualmente en sentido póstero-lateral. El extremo posterior de la cresta masetérica es descendente al igual que *C. chapalmalensis* (ver Verzi *et al.*, 2010a) y *C. ameghinoi*; a diferencia del resto de las especies donde es sub-horizontal o ascendente (Verzi *et al.*, 2010a). La cresta mandibular, ligeramente diferenciada, separa dos porciones poco profundas de la fosa masetérica (Verzi *et al.*, 2010a). El foramen mandibular se encuentra alejado del cóndilo vinculado a una inserción poco profunda del alvéolo del incisivo. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar se encuentra dirigido póstero-lateralmente como en *C. chapalmalensis* (Verzi *et al.*, 2010a) y *C. ameghinoi*. El cóndilo es estrecho y proporcionalmente largo (Verzi *et al.*, 2010a).

DIENTES.- La forma de la superficie oclusal de los DP4–M1 o M2 (ver Verzi *et al.*, 2010a) es semilunar, similar a la de *C. chapalmalensis*, siendo más corta y ancha que en el resto de las especies (Verzi *et al.*, 2010a). La superficie oclusal de los dp4–m2 es corta y ancha, pero la superficie de cada diente tiene forma de riñón como en el resto de las especies del género (Verzi *et al.*, 2010a). El lóbulo anterior del dp4 es más desarrollado que el lóbulo posterior, este carácter es compartido con *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. thomasi*. Alrededor de toda la corona del dp4 y del lado labial del m1 existe una fina lámina de cemento (Verzi *et al.*, 2010a; Figura 36), carácter compartido con *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. *Ctenomys uquiensis* presenta un ángulo lingual, en la serie dentaria inferior, más abierto que en el resto de las especies analizadas (ángulo lingual del m1 =

145°; Tabla A11 en Apéndice 25), este carácter es único dentro del género. El i1 es estrecho (Verzi *et al.*, 2010a), semejante a lo observado en *C. chapalmalensis*. La base del alvéolo del I1 se ubica al nivel del origen de la raíz cigomática anterior, como en *C. chapalmalensis* y el resto de las especies del género (Verzi *et al.*, 2010a).

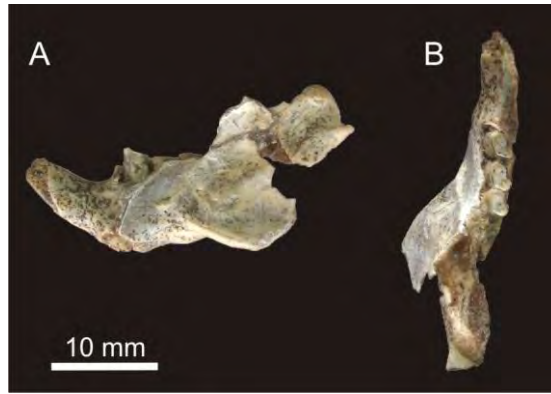


Figura 35. *Ctenomys uquiensis* MLP 96-II-29-1 (Holotipo). A-B, Hemimandíbula izquierda; A, vista lateral; B, vista dorsal.

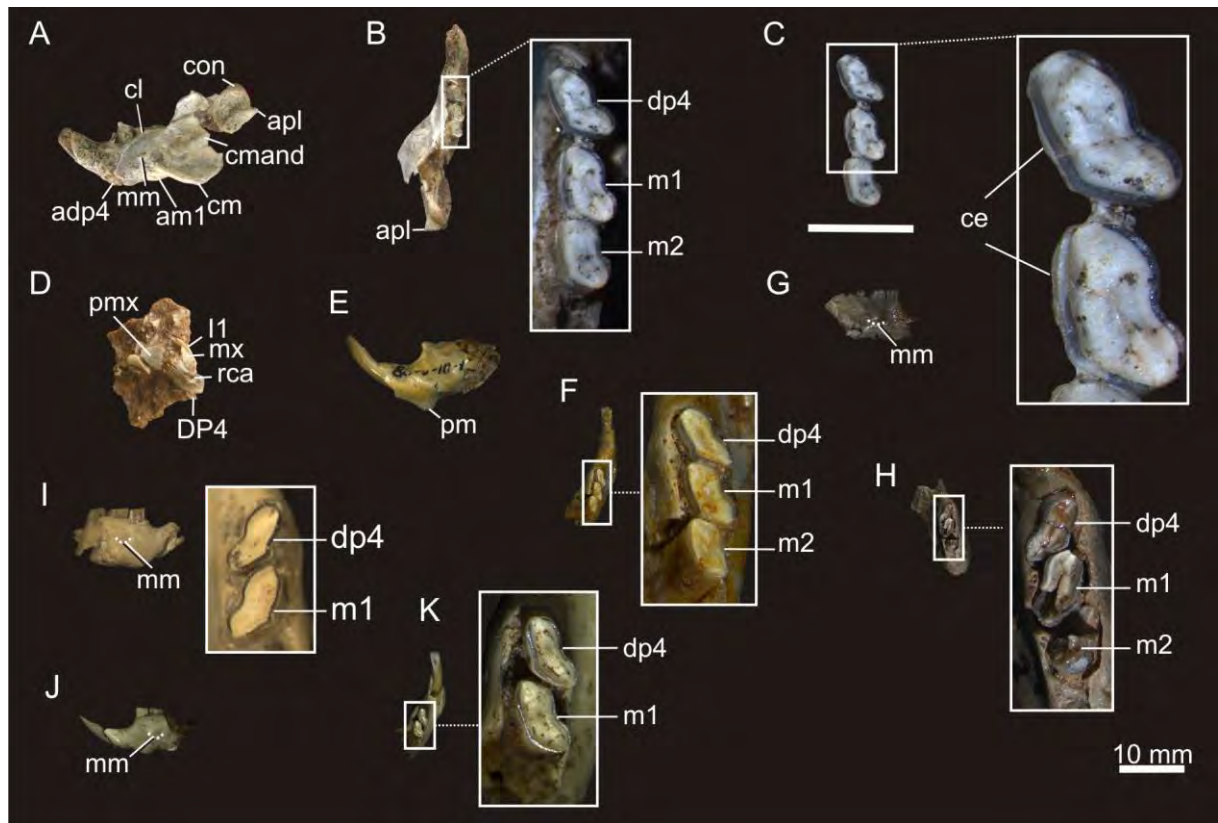


Figura 36. *Ctenomys uquiensis*. A-C, Hemimandíbula izquierda MLP 96-II-29-1 (holotipo); A, vista lateral; B, vista dorsal y detalle de la serie dentaria; C, vista oclusal de la serie dp4-m2 izquierda (escala de 5 mm)

y detalle de dp4 y m1. D, Vista lateral de fragmento de rostro MLP 96-II-29-2. *Ctenomys* sp. E-F, Hemimandíbula izquierda MLP 86-V-10-1; E, vista lateral; F, vista dorsal y detalle de la serie dentaria; G-H, Hemimandíbula derecha MLP 90-XII-4-2; G, vista lateral; H, vista dorsal y detalle de la serie dentaria. I, Hemimandíbula derecha MLP 91-VIII-1-1; I, vista lateral y detalle de la serie dentaria en vista dorsal. J-K, Hemimandíbula izquierda MLP S/N; J, vista lateral; K, vista dorsal y detalle de la serie dentaria. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Los materiales utilizados para describir esta especie fueron recuperados de los sedimentos referidos al Plioceno de la Formación Uquía (provincia de Jujuy, Argentina; Figura 54). Estos fueron referidos como el registro más antiguo reconocido para el género *Ctenomys* (Walther *et al.*, 1998; Verzi *et al.*, 2010a). Walther *et al.* (1998) reportaron que se trataba de una especie nueva de *Ctenomys* con un grado evolutivo comparable al de *C. chapalmalensis* del Marplatense superior (Sanandresense) de la costa de la provincia de Buenos Aires. Posteriormente, Verzi *et al.* (2010a) describieron estos materiales y fundaron la especie *Ctenomys uquiensis* sobre la base de un fragmento de rostro y una hemimandíbula izquierda preservada de manera incompleta. Estos autores mencionaron que esta especie muestra similitudes con las extintas *Praectenomys rhombidens* (Ctenomyidae; Quintana, 1994; ver comparación en Verzi *et al.*, 2010a) y *Ctenomys chapalmalensis* (Walther *et al.*, 1998; ver comparación arriba y en Verzi *et al.*, 2010a). Además, Verzi *et al.* (2010a) discutieron su pertenencia al género y su importancia tanto para la delimitación de *Ctenomys* en el registro fósil como para la interpretación de su historia evolutiva.

En el análisis morfo-geométrico de mandíbula, *Ctenomys uquiensis* se situó sobre los valores negativos extremos de ambos CP (ver Figuras 74 y A25 en el capítulo de Resultados y en Apéndice 26, respectivamente), junto con las especies *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. rusconii*, *C. thomasi* y *C. viarapaensis* por compartir diastema largo y recto, muesca masetérica ligeramente posterior, cuerpo mandibular bajo y transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual, todas características consideradas primitivas dentro del género.

Existen varios restos recolectados de la Formación Uquía que aflora en distintas localidades de la provincia de Jujuy y que muestran un estado evolutivo comparable al de *C. chapalmalensis* (Walther *et al.*, 1996, 1998; Reguero *et al.*, 2007; Ortiz *et al.*, 2012) y *C. uquiensis*.

De la localidad de Senador Pérez (provincia de Jujuy) se recuperó un fragmento de hemimandíbula izquierda (MLP 86-V-10-1; figura 36; Apéndice 2) colectado por Walther *et al.* (1996) y que carece de procedencia estratigráfica precisa. Este resto presenta características primitivas compartidas con *C. uquiensis* como la transición gradual observada entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4, el incisivo estrecho, el margen posterior del

proceso mentoniano no sobrepasa el alvéolo del dp4 y el lóbulo posterior del dp4 es más corto que el anterior (Walther *et al.*, 1996). A diferencia de *C. uquiensis*, este material presenta el surco labial del dp4 y el del m1 más profundos y el ángulo lingual del m1 es más cerrado (ángulo lingual del m1 = 128°; Tabla A11 en Apéndice 25).

De la localidad de San Roque existe un fragmento de hemimandíbula derecha (MLP 90-XII-4-2; figura 36; Apéndice 2), procedente de los niveles medios del perfil de Walther *et al.*, (1996; niveles 13 y 14, ca 2,5 Ma). Este material presenta características más derivadas con respecto a la especie *C. uquiensis*, como una transición más abrupta entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar anterior del dp4. Sin embargo, comparte con esta especie características primitivas como el lóbulo posterior del dp4 corto, dientes anchos y de ángulo lingual abierto (ángulo lingual del m1 = 142°; Tabla A11 en Apéndice 25), incisivo estrecho y borde posterior del proceso mentoniano no sobrepasando el margen posterior del alvéolo del dp4. Este resto fue referido a la especie *C. chapalmalensis* por Reguero *et al.* (2007; ver Comentarios en *C. chapalmalensis*).

De la localidad de Esquina Blanca (provincia de Jujuy) hay dos fragmentos de hemimandíbula. El primero de ellos, es una hemimandíbula derecha (MLP 91-VIII-1-1; figura 36 E; Apéndice 2) colectada en niveles superiores con respecto a los niveles donde fue recuperado *C. uquiensis* (Walther *et al.*, 1996; Verzi *et al.*, 2010a). Este fragmento presenta una combinación de características derivadas y primitivas con respecto a *C. uquiensis*. Los rasgos derivados incluyen la presencia de molares estrechos, surcos profundos, ángulo lingual del m1 más cerrado (ángulo lingual del m1 = 132°; Tabla A11 en Apéndice 25) y el lóbulo posterior del dp4 de tamaño similar al lóbulo anterior; y los rasgos primitivos involucran una transición gradual entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4, el incisivo estrecho y el extremo posterior del proceso mentoniano no sobrepasando el alvéolo del dp4 (Walther *et al.*, 1996). El segundo fragmento es una hemimandíbula izquierda (MLP S/N; figura 36; Apéndice 2) colectada en niveles inferiores a la Toba 1 de Walther *et al.* (1996; U1 *Tuff* de Reguero *et al.*, 2007; ca 2,5 Ma), la cual es más derivada que *C. uquiensis* en la morfología del diastema, el tamaño del lóbulo posterior del dp4, el ángulo lingual del m1 más cerrado (ángulo lingual del m1 = 135°; Tabla A11 en Apéndice 25) y la anchura de los molares, aunque comparte con esta especie la presencia de incisivo estrecho y proceso mentoniano no sobrepasando el margen posterior del alvéolo del dp4.

Por último, una muestra de 19 materiales (PVL 6474, PVL 6370, PVL 6475, PVL 6476, PVL 6473, PVL 6472, PVL 6369, PVL 6363, PVL 6471, PVL 6365, PVL 6364, PVL 6366, PVL 6367,

PVL 6368, PVL 6371, PVL 6362, PVL 6477, PVL 6478, PVL 6373; Apéndice 2) referidos al género fue recuperada por Ortiz *et al.* (2012) en la Formación Uquía expuesta en la localidad de San Roque (departamento de Humahuaca, provincia de Jujuy, Argentina). Los materiales fueron colectados en la parte superior del perfil, a unos 90 metros de altura desde la base. Los materiales presentan las siguientes características primitivas: raíz cigomática anterior estrecha (Ortiz *et al.*, 2012); diastema mandibular poco cóncavo y más largo que en las especies vivientes (Ortiz *et al.*, 2012); cresta masetérica descendente (Ortiz *et al.*, 2012); foramen palatino mayor al nivel del límite DP4–M1 como en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B; fosa mesopterigoidea al nivel del límite M1–M2 como en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar anterior del dp4 gradual como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y los materiales MLP 86-V-10-1 (Senador Pérez) y MLP 91-VIII-1-1 (Esquina Blanca) ; proceso mentoniano no alcanzando el extremo posterior del alvéolo del dp4. Contrariamente, los materiales presentan algunas características derivadas: proceso mentoniano desarrollado, visible en vista lateral; DP4–M2/dp4–m2 comprimidos lateralmente como en los materiales MLP 91-VIII-1-1 (Esquina Blanca), MLP S/N (Esquina Blanca) y las especies modernas; lóbulo anterior del dp4 de igual tamaño que el lóbulo posterior similar a *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus* y las especies vivientes; ángulo lingual del m1 más cerrado (ángulo lingual del m1 = 121°; Tabla A11 en Apéndice 25) como en especies modernas.

A pesar de que todos los materiales mencionados han sido colectados en la misma localidad o en localidades cercanas a los de *Ctenomys uquiensis*, fueron recuperados de niveles estratigráficos asignados a edades más tardías y presentan diferencias notables en su morfología (ver arriba). Es necesario el hallazgo de materiales más completos para definir su estatus taxonómico y determinar si estos materiales pertenecen a alguna de las especies mencionadas o representan una nueva entidad específica.

Ctenomys viarapaensis De Santi *et al.* 2020

Figuras 37, 38 y 39; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2020. *Ctenomys viarapaensis* De Santi *et al.*: páginas 4–7, figuras 4 y 5.

Holotipo: MLP 2935, porción anterior del cráneo con los huesos nasales, premaxilar, maxilar y el arco cigomático derecho y una porción extra-alveolar del incisivo derecho.

Materiales referidos: *Restos craneanos*, holotipo, MLP 2943, MLP 2945, MLP 2941, MLP 2942, MLP 2949, MLP 2938, MLP 2946, MLP 2937, MLP 2936, MLP 2947, MLP 2939, MLP 2940, MLP 2944, MLP 2948; *Restos mandibulares*, MLP 2950, MLP 2952, MLP 2953, MLP 2955, MLP 2957, MLP 2954, MLP 2951, MLP 2956, MLP 2961, MLP 2962, MLP 2963, MLP 2964, MLP 2965, MLP 2960, MLP 2959, MLP 2958, MLP 2967, MLP 2968, MLP 2966; *restos craneanos y mandibulares*, lote IEH 100, lote IEH 101, lote IEH 102, lote IEH 103, lote IEH 104, lote IEH 105, lote IEH 106 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Sitio arqueológico Quebrada del Real 1, Pampa de Achala, departamento San Alberto, provincia de Córdoba, Argentina; Niveles C1, C2 y C3, Holoceno medio-tardío; 7.360–360 Ka (Rivero *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011, 2012; De Santi *et al.*, 2020).

Diagnosis: Especie de tamaño mediano; rostro ancho, largo y fuertemente procumbente; foramen interpremaxilar grande; forámenes incisivos estrechos; fosa masetérica rostral muy profunda, casi perforada en algunos de los especímenes de mayor tamaño; límite anterior de los huesos nasales marcadamente posterior al límite anterior del diastema; margen medial del extremo anterior de los huesos nasales divergente, delimitando un espacio consistente con la abertura dorsal del foramen interpremaxilar; raíz cigomática anterior robusta; extremo anterior del yugal notablemente extendido anteriormente, más allá de la barra anteorbitaria; arco cigomático alto; depresión suborbitaria del yugal presente y profunda; foramen palatino mayor abriendo al nivel del margen anterior del alvéolo del M1, marcadamente anterior a la sutura maxilar-palatino; base de los alvéolos de los incisivos superiores visible en vista ventral al nivel de DP4–M1; fosa orbitotemporal extremadamente marcada; bulla auditiva pequeña, relativamente poco inflada; el extremo de la apófisis mastoidea alcanza el margen ventral del meato acústico externo. Mandíbula de cuerpo bajo y diastema elongado y procumbente; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual, pero con el margen alveolar vertical; proceso mentoniano pobremente desarrollado, sobrepasando el alvéolo del dp4; cresta masetérica subhorizontal; escotadura sigmoidea inferior muy profunda. Molares con cemento sobre la corona rodeando lingualmente los DP4–M2 y labialmente los dp4–m2; incisivos fuertemente procumbentes y con surcos en el esmalte.

Descripción: *Ctenomys viarapaensis* es una especie de tamaño mediano (Tabla A11 en Apéndice 25; De Santi *et al.*, 2020). Esta muestra grandes similitudes morfológicas con la viviente *C. osvaldoreigi*. Aquí se hace una comparación cráneo-mandibular detallada de *C. viarapaensis* con las especies analizadas en esta tesis y especialmente con las más relacionadas filogenéticamente (ver De Santi *et al.*, 2020). A partir de los resultados obtenidos en esta tesis, se llevó a cabo el trabajo publicado por De Santi *et al.* (2020).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es ancho, largo y marcadamente procumbente (De Santi *et al.*, 2020) como en *C. kraglievichi*, *C. dasseni* (= *C. latidens*) y *C. subassentiens*. Los forámenes incisivos e interpremaxilar son alargados ántero-posteriormente, estrechos y unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El foramen interpremaxilar es grande, alargado ántero-posteriormente, y está adelantado en el rostro como en las extintas *C. kraglievichi*, *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B y en la especie viviente *C. osvaldoreigi* (De Santi *et al.*, 2020). Las raíces del septo premaxilar están muy desarrolladas como se observa en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. Las raíces del septo premaxilar se ubican dorso-medialmente a los márgenes laterales del premaxilar al igual que en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y en la viviente *C. osvaldoreigi*. Los forámenes incisivos son estrechos y sus márgenes, sub-paralelos como en *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *C. subassentiens*, no convergen medialmente al nivel de las raíces del septo premaxilar, mientras que los márgenes del premaxilar convergen medialmente y las raíces del septo son horizontales en *C. leucodon* y *C. tuconax* (De Santi *et al.*, 2020). La fosa masetéica rostral es notablemente profunda y está casi perforada en algunos de los especímenes más grandes, una característica única dentro del género (De Santi *et al.*, 2020). Los huesos nasales son planos, no abovedados (De Santi *et al.*, 2020), similar a *C. brachyrhinus*. Sus extremos anteriores son marcadamente posteriores al nivel del extremo anterior del diastema (De Santi *et al.*, 2020). Los márgenes mediales de los extremos anteriores divergen para delimitar un espacio consistente con la apertura dorsal del foramen interpremaxilar, como en *C. osvaldoreigi* (De Santi *et al.*, 2020).

Región cigomática.- La raíz cigomática anterior es robusta en vista ventral como en *C. kraglievichi*. La porción ventral de la raíz cigomática anterior es de posición horizontal. La barra anteorbitaria es robusta. El extremo anterior del yugal es estrecho y se extiende en dirección anterior hasta alcanzar el nivel de la barra anteorbitaria como en su especie hermana *C. osvaldoreigi*

(De Santi *et al.*, 2020). El arco cigomático es fuerte, arqueado y alto, con una depresión suborbitaria en el margen dorsal del hueso yugal (De Santi *et al.*, 2020). La cresta masetérica del yugal es extremadamente ancha, separando la depresión suborbitaria del yugal y la fosa masetérica del yugal, ambas muy profundas. La expansión orbitaria del maxilar está muy desarrollada. El arco cigomático presenta la apófisis paraorbitaria y el proceso yugal inferior muy desarrollados y ubicadas al mismo nivel, característica similar a lo que se observa en la viviente *C. osvaldoreigi* y en la extinta *C. subassentiens*. El proceso cigomático del escamoso es corto y no se acerca a la apófisis paraorbitaria, similar a lo que ocurre en las especies vivientes. La porción facial del lacrimal es sub-triangular, no se expande sobre el hueso frontal, mientras que en *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon* y *C. tuconax*, el lacrimal se expande sobre el frontal (De Santi *et al.*, 2020). La porción orbital del lacrimal está bien desarrollada. El foramen infraorbital es amplio y de contorno triangular semejante a lo que se observa en *C. tandilensis*.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas como en las extintas *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C y en *C. tuconax* y *C. osvaldoreigi*; *C. leucodon* las presenta bien marcadas. El foramen palatino mayor abre al nivel del margen anterior del alvéolo del M1 como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. Este foramen está alejado de la sutura maxilar-palatino, esto último como ocurre en *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. bicolor* (grupo boliviensis) y algunos ejemplares de *C. roigi* (grupo *torquatus*), *C. rionegrensis*, *C. yolandae* y *C. bonettoi* (*eastern*). En el resto de las especies analizadas por De Santi *et al.* (2020) y en esta tesis el foramen palatino mayor se localiza cerca de la sutura maxilar-palatino o sobre ella. La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del límite M2–M3 (De Santi *et al.*, 2020). El maxilar forma una saliencia para soportar la base alveolar del I1, como ocurre en *C. kraglievichi* y *C. subquadratus*.

Región orbital.- La primera porción del canal nasolacrimal es larga en *C. viarapaensis* porque el foramen lacrimal es marcadamente ventral a la porción facial del lacrimal. Una morfología similar está presente en *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon* y *C. tuconax* (De Santi *et al.*, 2020) así como en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens* y en las vivientes *C. lewisi*, *C. frater*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. minutus* (grupo *torquatus*), las especies integrantes del grupo *magellanicus* y en *C. sociabilis*. La fisura esfenopalatina anterior está presente en la parte anterior del alvéolo del M1 y solamente queda un relicto de la fisura esfenopalatina posterior

separada del foramen etmoideo en la parte posterior de la órbita, por encima del límite entre los alvéolos M1 y M2. El foramen de exposición, relativamente pequeño, abre cerca y posterior de la vaina alveolar del incisivo, hacia la fisura esfenopalatina anterior, como en *C. osvaldoreigi*. En *C. leucodon* y *C. tuconax*, este foramen abre en una zona no osificada entre la lámina maxilar, posterior a la vaina alveolar del incisivo, y el margen de la fisura esfenopalatina anterior (De Santi *et al.*, 2020). La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1 (De Santi *et al.*, 2020), como ocurre en las extintas *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. En la parte más posterior de la órbita, la fosa orbitotemporal es muy profunda, particularmente en el holotipo y en otros ejemplares de tamaño grande (De Santi *et al.*, 2020). El proceso postorbital está muy desarrollado en sentido ántero-posterior (Figura 38).

Región basicraneana.- El foramen buccinador y el masticatorio, presentes en el material MLP 2936, están desarrollados. En este material también se conserva un gran foramen oval (De Santi *et al.*, 2020). El foramen yugular, el cual permite el pasaje de nervios y vasos, es muy amplio (De Santi *et al.*, 2020; Figura 39). La bulla auditiva tiene un contacto estrecho con el basiesfenoides, carácter compartido con la especie *C. subassentiens* y las vivientes *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon*, *C. tuconax* (grupo *leucodon*), *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. steinbachi*, *C. boliviensis*, *C. erikacuellarae* y *C. bicolor* (grupo *boliviensis*). La bulla auditiva está relativamente poco inflada como en *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon*, *C. tuconax* y las especies extintas *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi* y *C. latidens*. Es marcadamente más estrecha en el lado ántero-externo como en *C. osvaldoreigi* y *C. leucodon* (De Santi *et al.*, 2020).

Bóveda craneana.- El techo craneano al nivel de los parietales no se conservó en ninguno de los ejemplares. La apófisis mastoidea es larga y su extremo alcanza el margen ventral del meato acústico externo (De Santi *et al.*, 2020).

Región occipital.- Únicamente conservada en el material MLP 2948. La región occipital es robusta, con todos los accidentes osteológicos bien marcados. La cresta lambdoidea es alta y ancha, y la occipital está ligeramente diferenciada. El proceso paraoccipital, muy desarrollado y generando una saliencia posterior, se dirige latero-ventralmente hasta el borde de la bulla auditiva (Figura 39). Esta disposición genera un gran islote libre de bulla dorsal al proceso paraoccipital.

MANDIBULA.- El cuerpo mandibular es bajo y el diastema es largo (De Santi *et al.*, 2020) como ocurre en otras especies extintas *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi* y *C. rusconii*. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es gradual como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*, aunque el dp4 presenta su

margen alveolar anterior vertical semejante a *C. rusconii* y *C. thomasi*, siendo en conjunto ligeramente más bajo que en el resto de las especies (De Santi *et al.*, 2020). La muesca masetérica es pequeña pero profunda. La cresta lateral está bien marcada. El proceso coronoides es bajo y ancho. A diferencia de la condición de *C. osvaldoreigi*, la base del alvéolo del dp4 en *C. viarapaensis* no protruye mucho (De Santi *et al.*, 2020). La base del alvéolo del m1, ubicado ventral al origen de la cresta masetérica, no se protruye. El proceso mentoniano, como se observa en las especies vivientes, alcanza el margen posterior del alvéolo del dp4. El proceso mentoniano está pobremente desarrollado y es poco visible en vista lateral, como en *C. osvaldoreigi* (De Santi *et al.*, 2020) y en las extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. La porción posterior de la cresta masetérica es sub-horizontal como en *C. osvaldoreigi*, *C. conoveri* y en las especies extintas *C. rusconii*, *C. thomasi*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La porción dorsal de la fosa masetérica, limitada ventralmente por una cresta mandibular poco diferenciada, es más grande y profunda que la porción ventral (De Santi *et al.*, 2020). Fosa retromolar poco profunda. El foramen mandibular está localizado próximo al cóndilo porque la base del alvéolo del incisivo presenta una inserción muy profunda (De Santi *et al.*, 2020). El proceso postcondilar tiene una fuerte apófisis ventro-lateral, similar a la de *C. osvaldoreigi* y más desarrollada que en muchas otras especies (De Santi *et al.*, 2020). La escotadura sigmoidea inferior, en desacuerdo con lo expuesto por De Santi *et al.* (2020), es marcadamente profunda. *Ctenomys viarapaensis* presenta una mandíbula marcadamente histricognata.

DIENTES.- La corona de los molares está parcialmente cubierta por cemento, en el lado lingual de los DP4–M2 y en el lado labial de los dp4–m2 (De Santi *et al.*, 2020); rasgo compartido con *C. osvaldoreigi* y las extintas *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. La base de la vaina alveolar del incisivo superior es visible ventralmente y está localizada al nivel de DP4–M1 (De Santi *et al.*, 2020). Los lóbulos del dp4 presentan un tamaño similar, como en *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. y las especies vivientes. Los I1 presentan surcos en la superficie esmaltada similar a los de la especie viviente *C. conoveri* (Osgood, 1946; Bidau, 2015; Teta y Ríos, 2017; De Santi *et al.*, 2020) y las extintas *C. kraglievichi* y *C. latidens*. Estos surcos se hacen más profundos en los especímenes de mayor tamaño (De Santi *et al.*, 2020). Los incisivos superiores son fuertemente

procumbentes (ángulo de Thomas = 115° [113° – 119°]; Tabla A11 en Apéndice 25; De Santi *et al.*, 2020).



Figura 37. *Ctenomys viarapaensis* MLP 2935 (Holotipo). A-C, Cráneo; A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral del lado derecho.

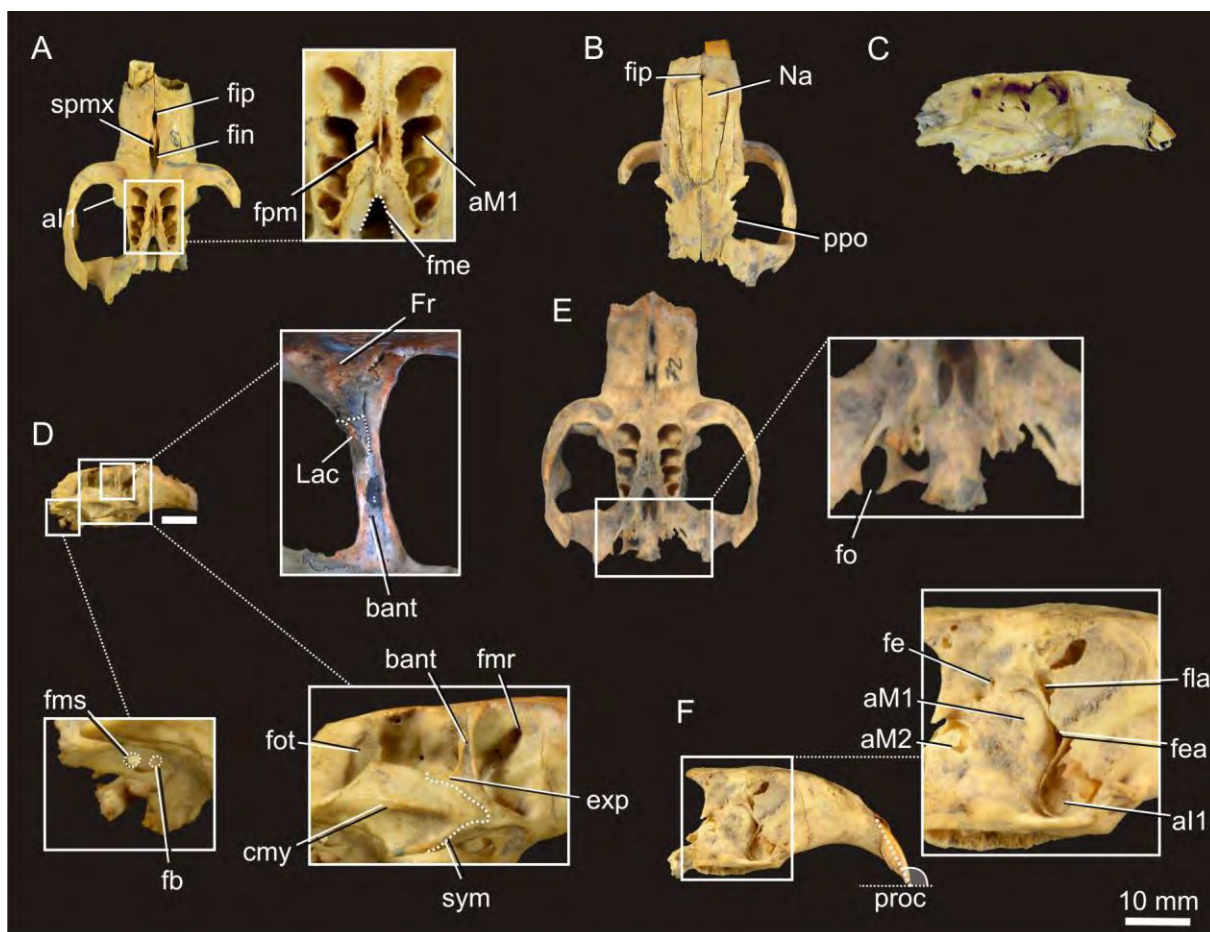


Figura 38. *Ctenomys viarapaensis*. A-C, Cráneo MLP 2935 (holotipo); A, vista ventral y detalle de la región palatal; B, vista dorsal; C, vista lateral derecha. D-E, Cráneo MLP 2936; D, vista lateral derecha (escala 10 mm) y detalle de la barra anteorbitaria, el arco cigomático y la región basicraneana; E, vista ventral y detalle

de la región basicraneana. F, Cráneo MLP 2942, vista lateral del lado derecho y detalle de la región orbital. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

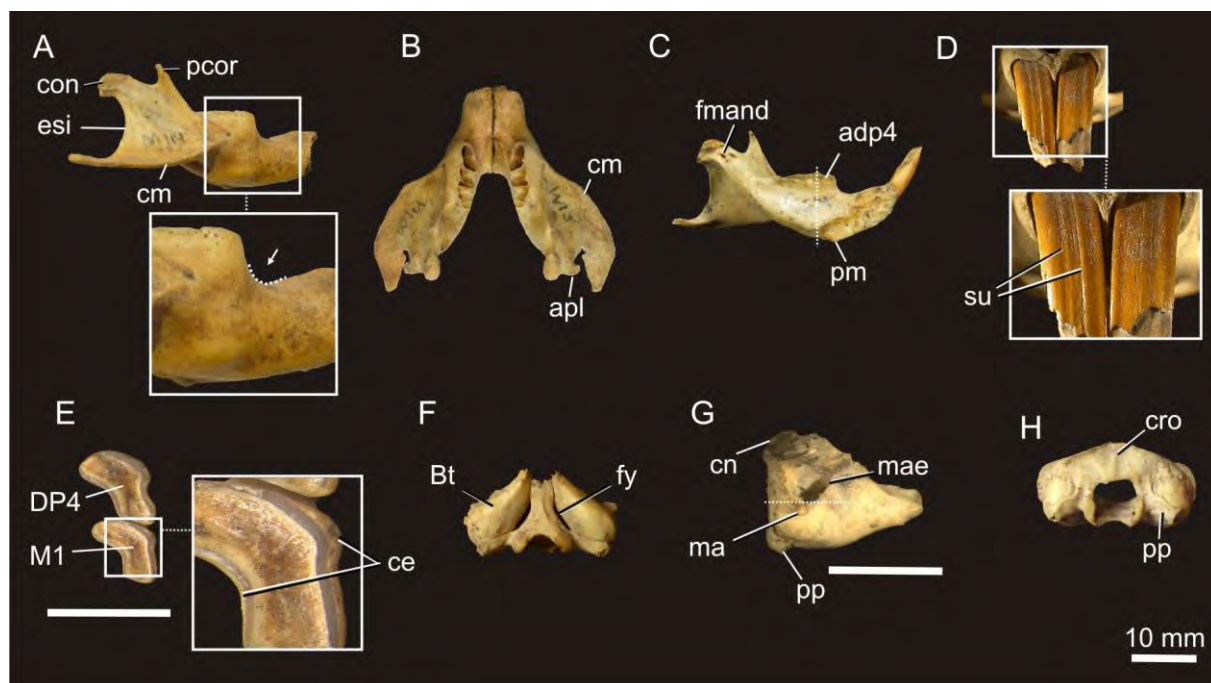


Figura 39. *Ctenomys viarapaensis*. A-B, Mandíbula MLP 2966; A, vista lateral derecha y detalle del diastema; B, vista dorsal. C, Hemimandíbula izquierda MLP 2967, vista medial. D, Cráneo MLP 2949, vista anterior de los incisivos superiores y detalle de los incisivos. E, Cráneo MLP 2939, vista oclusal de la serie DP4-M1 derecha (escala de 5 mm) y detalle de M1. F-H, Cráneo MLP 2948; F, vista ventral; G, vista lateral (escala 10 mm); H, vista occipital. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: *Ctenomys viarapaensis* fue descrita por De Santi *et al.* (2020) sobre la base de una muestra de 1173 especímenes provenientes del sitio arqueológico Quebrada del Real 1 (QR1) ubicado en las sierras de la provincia de Córdoba (Argentina; Figura 54; Rivero *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011, 2012). Estos materiales fueron extraídos de niveles datados con una antigüedad Holoceno medio-tardío (7.360–360 Ka) y corresponderían al primer registro de una especie extinta durante el Holoceno (De Santi *et al.*, 2020).

El sitio arqueológico QR1 está formado por un abrigo rocoso de 40 m² localizado en la Reserva Hídrica Provincial en las tierras altas de Pampa de Achala, con una altitud de 1.914 m.s.n.m (Rivero *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2011). El sitio se encuentra rodeado de afloramientos rocosos, barrancos y áreas abiertas pertenecientes a la parte alta de las Sierras Grandes (provincia de Córdoba, Argentina; Luti *et al.*, 1979; Giorgis *et al.*, 2011). Según Ringuelet (1961), estas tierras pertenecen al distrito Sub-andino de la Sub-región Andino-Patagónica y representa una discontinuidad faunística con el resto de la provincia. Rivero *et al.* (2008) detectaron tres niveles (C1, C2, C3). El

nivel inferior (C1) arrojó edades de 5.980 ± 50 y 7.360 ± 120 Ka a partir del análisis de carbón vegetal. El nivel medio (C2) fue datado en 2.950 ± 90 Ka, y el nivel superior (C3) fue datado en 1.500 a 360 Ka también a través del análisis de carbón vegetal (Rivero *et al.*, 2008; Rivero, 2009; Medina *et al.*, 2011). Los restos de *C. viarapaensis* fueron recuperados de los tres niveles reconocidos para el sitio arqueológico QR1 (Rivero *et al.*, 2008).

Según los resultados obtenidos en esta tesis del análisis de morfometría geométrica (De Santi *et al.*, 2020 publicaron una sub-muestra, excluyendo al resto de las especies extintas), *Ctenomys viarapaensis* se posicionó por la morfología del cráneo (rostro largo y ancho, y forámenes incisivos e interpremaxilar estrechos), junto a las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. intermedius* (= *C. latidens*), *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. subassentiens*, *C. subquadratus* y *Ctenomys* sp. nov. C en los valores positivos del CP1 (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). Contrariamente, en el análisis de mandíbula (ver Figura 74 en el capítulo de Resultados; ver también De Santi *et al.*, 2020), *Ctenomys viarapaensis* se ubicó junto a *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. rusconi* y *C. thomasi* en los valores negativos del CP2, opuestos a la ubicación en el morfo-espacio del resto de las especies extintas, por presentar el cuerpo mandibular bajo y la transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual. En este análisis, *C. osvaldoreigi* se ubicó sobre los valores negativos del CP1 y valores extremos negativos del CP2 próximo a estas especies extintas (ver Figura 74 en el capítulo de Resultados; ver también De Santi *et al.*, 2020).

Los resultados de los estudios morfológicos y morfo-geométricos publicados por De Santi *et al.* (2020) a través de la comparación con especies vivientes, sugirieron que *C. viarapaensis* muestra grandes similitudes con la especie viviente *C. osvaldoreigi*, que se distribuye en la misma área geográfica (Bidau, 2015; Freitas, 2016; <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/ctenomys-osvaldoreigi>) y, con la que forma un clado, grupo hermano del clado *C. tuconax*-*C. leucodon* (De Santi *et al.*, 2020). Estos autores plantearon dos alternativas: primero, sugirieron la posibilidad de que *C. viarapaensis* fuera parte de la variación de *C. osvaldoreigi*, representando una población local con diferencias morfológicas que podrían ser atribuidas a adaptaciones a los cambios ambientales durante el Holoceno. Alternativamente, *C. viarapaensis* podría ser el resultado de eventos cladogenéticos que la habrían separado del linaje *C. osvaldoreigi* durante o en una etapa previa al Holoceno. Sin embargo, *C. viarapaensis* presenta características únicas (e.g. fosa orbitotemporal y masetérica rostral inusualmente profundas, cuerpo mandibular bajo, diastema largo y procumbente, proceso mentoniano pequeño, transición entre la porción horizontal del

diastema y el margen alveolar del dp4 gradual, cresta masetérica descendente, incisivos superiores con fuertes surcos) que la diferencian claramente de *C. osvaldoreigi* así como del resto de las especies analizadas (resultados de esta tesis; De Santi *et al.*, 2020). Dado que las características presentes en *C. viarapaensis* pueden ser consideradas derivadas con respecto a las observadas en *C. osvaldoreigi*, es posible desestimar la primera hipótesis.

Desde hace 11.000–9.000 años las condiciones cambiantes y el desarrollo progresivo de condiciones subtropicales alrededor del sitio QR1 (provincia de Córdoba, Argentina) fueron aislando la flora y fauna, adaptada a ambientes fríos y secos, a tierras altas (Carignano, 1999; Sanabria y Argüello, 2003; Teta *et al.*, 2005; Andreazzini *et al.*, 2013; Krapovickas y Tauber, 2016). Así, la región de alta montaña, donde se encuentra el sitio QR1, se define como una “isla faunística” rodeada de ambientes diferentes, lo que proporciona un aislamiento geográfico para el surgimiento de especies endémicas como pudo haber sido el caso de *C. viarapaensis* (Bucher y Abalos, 1979; Polop, 1989; Cabido *et al.*, 1998; De Santi *et al.*, 2020). Teta *et al.* (2014) demostraron que durante los últimos 500 años la extinción de pequeños mamíferos en el sur de Sudamérica se pudo haber acelerado debido a causas antropogénicas. Teniendo esto en cuenta, y sumado a las evidencias de procesamiento y consumo registradas por Medina *et al.* (2011, 2012) en la muestra de *C. viarapaensis*, De Santi *et al.* (2020) propusieron que la extinción de esta especie podría haber ocurrido bajo estas condiciones. Esto es, al menos en parte, sustentado por las características ecológicas propias del género, las cuales incluyen distribución irregular, movilidad limitada, territorialidad y pequeños números efectivos lo que hacen que este género sea muy vulnerable a la extinción (Reig *et al.*, 1990).

Ctenomys rusconii De Santi *et al.* 2021

Figuras 40, 41 y 42; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2005. *Ctenomys* aff. *chapalmalensis*. Bidegain *et al.*: página 244.

2021. *Ctenomys* sp. A, Verzi *et al.*: página 5, figura 1.1.

2021. *Ctenomys rusconii* De Santi *et al.*: páginas 1–16, figuras 1, 2, 3, 4 y 5.

Holotipo: MLP 95-XII-1-19, fragmento anterior de cráneo con el arco cigomático izquierdo, ambos nasales, los I1 y DP4–M2, y el cuerpo de la hemimandíbula izquierda con el origen de la cresta masetérica, el i1 y dp4–m3.

Material referido: *Restos mandibulares*, MLP 91-IV-25-95, MLP 91-IV-25-101, MLP 91-IV-25-103, MLP 91-IV-25-210, MLP 91-IV-25-201, MLP 91-IV-25-113, MLP 91-IV-25-123, MLP 91-IV-25-125, MLP 91-IV-25-130, MLP 91-IV-25-162, MLP 97-II-1-70; *Restos craneanos y mandibulares*, holotipo, MLP 91-IV-25-117, MLP 91-IV-25-192; *Restos craneanos*, MLP 91-IV-25-100, MLP 91-IV-25-124, MLP 91-IV-25-169 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Punta Negra, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Niveles PN8 y PN9, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense; 1,07–0,99 Ma (Bidegain *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009). Las Grutas, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Nivel LG5, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense; 1,07–0,99 Ma (Bidegain *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009).

Diagnosis ampliada: Especie de *Ctenomys* pequeña y grácil; rostro estrecho con el foramen interpremaxilar grande, de forma redondeada y posicionado anteriormente; forámenes incisivos grandes; raíz cigomática anterior estrecha; lámina ósea para el nervio infraorbital presente y unida al alvéolo del incisivo; porción facial del lacrimal pequeña; foramen palatino mayor al nivel del límite DP4–M1; fisura esfenopalatina posterior más reducida que en *C. chapalmalensis*. Diastema mandibular largo; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 un poco más abrupta y vertical que *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. uquiensis*; muesca masetérica con el margen ventral definido; cresta masetérica sub-horizontal; apófisis ventrolateral del proceso postcondilar orientada lateralmente; escotadura sigmoidea inferior poco profunda. Incisivos estrechos, los superiores subparalelos.

Descripción: Esta especie muestra similitudes con la extinta *C. chapalmalensis*, pero difieren claramente en tamaño, siendo *C. rusconii* más pequeña (Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 73 y 75 en el capítulo de Resultados; De Santi *et al.*, 2021). A partir de los resultados obtenidos en esta tesis, se llevó a cabo el trabajo publicado por De Santi *et al.* (2021).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es estrecho como en *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. A (*C. thomasi* de De Santi *et al.* [2021]) y *Ctenomys* sp. nov. B, diferente a lo que se observa en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis* y *C. tandilensis* en los cuales es marcadamente ancho (De Santi *et al.*, 2021). Los forámenes incisivos e interpremaxilar están unidos por un valle dado por los márgenes del premaxilar que no convergen medialmente. El

foramen interpremaxilar es grande y está adelantado en el rostro, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. B (De Santi *et al.*, 2021), *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. A, aunque no está elongado ántero-posteriormente. Las raíces del septo premaxilar, muy desarrolladas, están dirigidas dorso-medialmente con respecto a los márgenes del premaxilar (De Santi *et al.*, 2021) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. Los forámenes incisivos son marcadamente más elongados que los de las restantes especies extintas y de todas las especies vivientes; aunque es semejante a los de *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. A, y ligeramente más estrecho que en *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021). La fosa masetérica rostral es poco profunda (Figuras 40 y 41).

Región cigomática.- El arco cigomático solo se conserva completo en el material MLP 95-XII-1-19 (holotipo) y parcialmente en los materiales MLP 91-IV-25-100, MLP 91-IV-25-124, MLP 91-IV-25-192, MLP 91-IV-25-169 y MLP 91-IV-25-101. La base de la raíz cigomática anterior es estrecha (De Santi *et al.*, 2021). La porción ventral de la raíz cigomática anterior en vista lateral adquiere ambas condiciones, siendo oblicua (MLP 95-XII-1-19, MLP 91-IV-25-192) o sub-horizontal (MLP 91-IV-25-100, MLP 91-IV-25-124, MLP 91-IV-25-169, MLP 91-IV-25-101). La sutura yugal-maxilar alcanza anteriormente el nivel de la barra anteorbitaria. La barra anteorbitaria es ancha y se dirige dorsal y posteriormente como en las restantes especies extintas y vivientes, excepto por *C. chapalmalensis* y *C. latidens*. A diferencia de la mayoría de las especies extintas y vivientes del género, *C. rusconii* presenta lámina ósea para el pasaje del nervio infraorbital que se une al alvéolo I1 (Figura 41). Una estructura similar, pero más corta, está presente en la especie viviente *C. argentinus* (De Santi *et al.*, 2021). El arco cigomático presenta la cresta masetérica del yugal ligeramente marcada. Tanto la depresión suborbitaria del yugal, como la fosa masetérica del yugal, son poco profundas. La porción facial del lacrimal, presente en los materiales MLP 95-XII-1-19 (holotipo) y MLP 91-IV-25-100, es pequeña (Figuras 40 y 41) al igual que en las especies extintas *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. C y en unas pocas especies vivientes (e.g. *C. australis* y *Ctenomys* sp. “Monte”). Por el contrario, las especies *C. chapalmalensis*, *C. tandilensis*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. B y el resto de los representantes vivientes tienen esta porción del lacrimal más desarrollada (De Santi *et al.*, 2021). El foramen infraorbital es amplio y de contorno sub-oval semejante a lo que se observa en *C. chapalmalensis*, *C. latidens* y *Ctenomys* sp. nov. B.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas, como en *C. chapalmalensis*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor abre en el maxilar al nivel del límite DP4–M1, como ocurre en *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. B (De Santi *et al.*, 2021) y *Ctenomys* sp. nov. A. La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del límite M1–M2, como se observa en *C. chapalmalensis* y *Ctenomys* sp. nov. B; y a diferencia de *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. tandilensis*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y las especies vivientes en los cuales la fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del M2 o del límite M2–M3 (De Santi *et al.*, 2021).

Región orbital.- Se conserva únicamente en el material MLP 91-IV-25-100. La primera parte del canal nasolacrimal es corta porque el foramen lacrimal se encuentra marcadamente cerca de la porción facial del lacrimal (De Santi *et al.*, 2021; Figura 41). La sutura maxilar en el canal nasolacrimal está oculta y no se alcanza a observar en vista lateral, como ocurre en *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021). La fisura esfenopalatina está posteriormente expandida, pero la porción posterior está más reducida que en *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021). Este carácter es compartido con las especies *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La fisura esfenopalatina posterior no se encuentra desarrollada en las especies *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y las especies vivientes (De Santi *et al.*, 2021). El foramen etmoideo está ubicado póstero-dorsalmente a la fisura esfenopalatina posterior al igual que *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021), *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B. La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, similar a lo que se observa en *C. chapalmalensis*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La fosa orbitotemporal está muy poco marcada.

Bóveda craneana.- El techo craneano es ligeramente curvo posteriormente en vista lateral.

Región basicraneana y región occipital.- No se conservan en ninguno de los ejemplares.

MANDIBULA.- El cuerpo mandibular es bajo y el diastema es largo y oblicuo (Figuras 40 y 42) como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi* y *C. viarapaensis* (De Santi *et al.*, 2021). La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4, al igual que *C. thomasi* y *C. viarapaensis*, es gradual y el margen alveolar anterior se vuelve vertical a diferencia de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*, pero es menos abrupto y vertical que en las especies *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B,

Ctenomys sp. nov. C y los representantes vivientes del género (De Santi *et al.*, 2021). La muesca masetérica alcanza el nivel del m1 y tiene el margen ventral bien marcado como en *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. tandilensis* (De Santi *et al.*, 2021). La cresta lateral está notablemente marcada. El margen anterior del proceso coronoides es posterior al m2 en vista lateral (De Santi *et al.*, 2021) como se observa únicamente en *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis*. La base del alvéolo del dp4 protruye relativamente poco del cuerpo mandibular (De Santi *et al.*, 2021). El punto más pósterio-ventral del proceso mentoniano alcanza el nivel o es ligeramente anterior con respecto al alvéolo del dp4, como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi* (De Santi *et al.*, 2021). Este proceso está poco desarrollado y no se observa en vista lateral, como también se observa en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. A. En vista dorsal y al nivel del m2, la cresta masetérica muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente (De Santi *et al.*, 2021), expandiéndose gradualmente en sentido pósterio-lateral como en el resto de las especies excepto *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis* en las cuales el nacimiento de la cresta es suave. La porción posterior de la cresta masetérica es sub-horizontal (De Santi *et al.*, 2021) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. thomasi*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y en algunos representantes vivientes como *C. osvaldoreigi* y *C. conoveri*, mientras que es descendente en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* (De Santi *et al.*, 2021), y ascendente en los restantes *Ctenomys* vivientes. La cresta mandibular está bien diferenciada y separa claramente ambas porciones de la fosa masetérica. La porción dorsal de la fosa masetérica es más profunda que la porción ventral (De Santi *et al.*, 2021). La fosa retromolar es ligeramente profunda. La rama ascendente se conserva en los materiales MLP 91-IV-25-95 y MLP 91-IV-25-103. El foramen mandibular está localizado lejos del cóndilo debido a que los incisivos no están profundamente insertados (De Santi *et al.*, 2021). El proceso postcondilar tiene una apófisis ventrolateral orientada lateralmente, similar a la de las especies vivientes y difiriendo de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi* en las que esta apófisis está orientada pósterio-lateralmente (De Santi *et al.*, 2021). El cóndilo mandibular es estrecho y corto ántero-posteriormente. La escotadura sigmoidea inferior es poco profunda, como en *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021), y difiere de las especies vivientes, donde es profunda. La condición de histricognatía en esta especie es fuerte, otro carácter que difiere de *C. chapalmalensis* y *C. uquiensis*.

DIENTES.- Presenta cemento alrededor de los molares, principalmente en la cara lingual y labial de DP4–M2/dp4–m2 respectivamente, como en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. latidens*,

C. kraglievichi, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. El lóbulo posterior del dp4 es de tamaño similar al lóbulo anterior, como se observa en las restantes especies extintas y vivientes (De Santi *et al.*, 2021), excepto en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi* en donde el lóbulo posterior es de tamaño más pequeño que el anterior. El ángulo lingual de los molares inferiores es cerrado/marcado (ángulo lingual del m1 = 127° [126°–128°]; Tabla A11 en Apéndice 25), similar a *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. C. Los incisivos superiores son sub-paralelos y estrechos como en *C. chapalmalensis* (De Santi *et al.*, 2021). Los incisivos superiores son ortodontes (ángulo de Thomas = 97°; Tabla A11 en Apéndice 25; De Santi *et al.*, 2021).

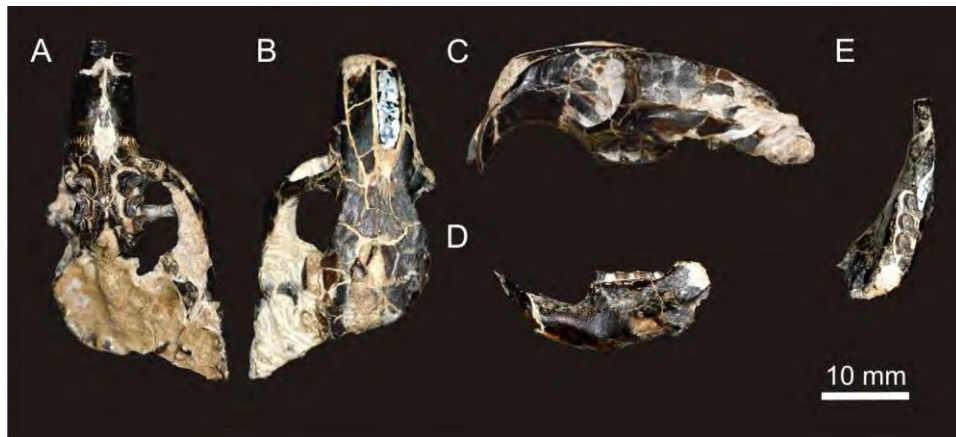


Figura 40. *Ctenomys rusconii* MLP 95-XII-1-19 (Holotipo). A-E, Cráneo y hemimandíbula izquierda; A, vista ventral; B, vista dorsal y C, vista lateral izquierda del cráneo; D, vista lateral y E, vista dorsal de la hemimandíbula.

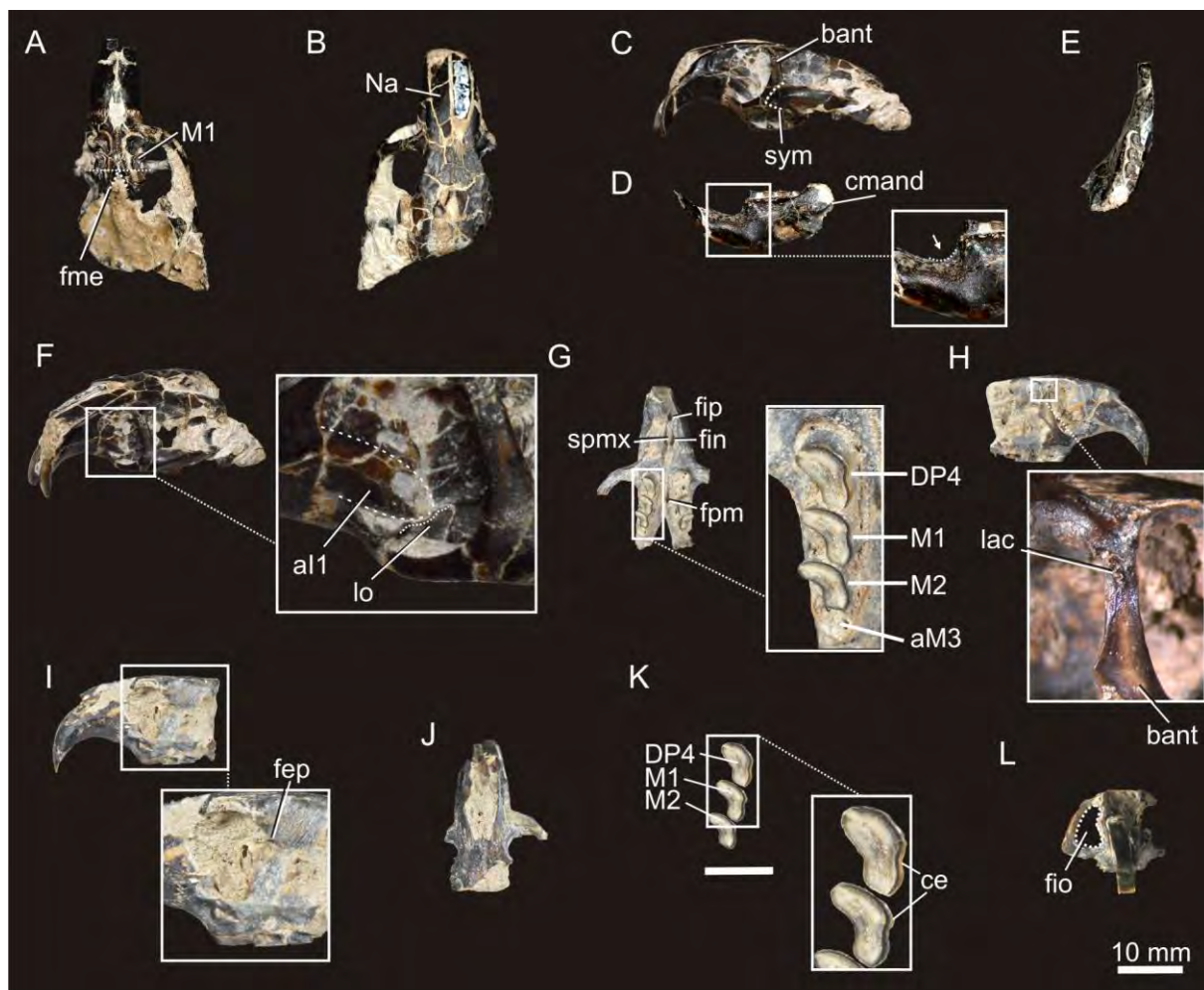


Figura 41. *Ctenomys rusconii*. A-F, Cráneo y hemimandíbula izquierda MLP 95-XII-1-19 (holotipo); A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral izquierda del cráneo; D, vista lateral de la hemimandíbula y detalle del diastema; E, vista dorsal de la hemimandíbula; F, vista ántero-lateral del cráneo y detalle de la base rostral. G-L, Cráneo MLP 91-IV-25-100; G, vista ventral y detalle de la serie dentaria derecha; H, vista lateral derecha y detalle de la barra anteorbitaria; I, vista lateral del lado izquierdo y detalle de la región orbital; J, vista dorsal; K, vista oclusal de DP4–M2 derecha (escala de 5 mm) y detalle de M1–M2; L, vista anterior. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

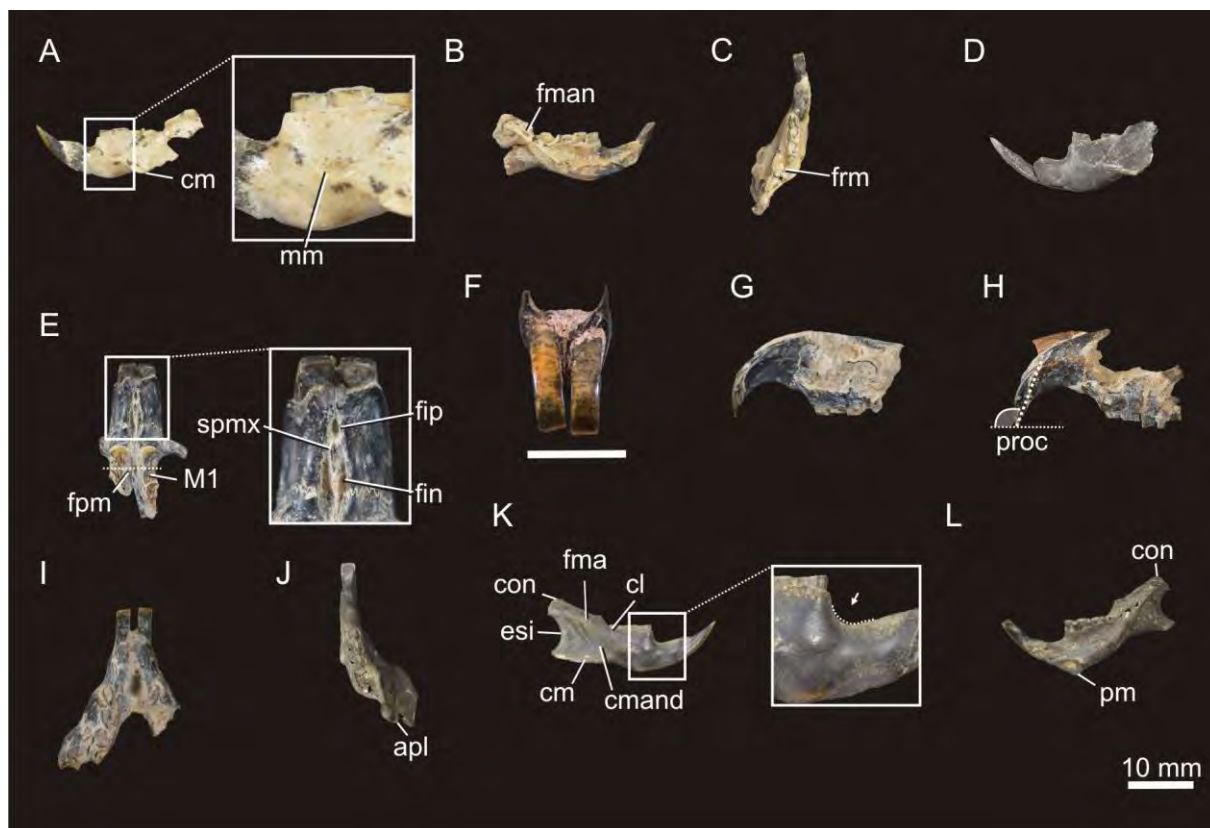


Figura 42. *Ctenomys rusconii*. A-C, Hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-103; A, vista lateral y detalle del cuerpo mandibular; B, vista medial; C, vista dorsal. D, Hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-113, vista lateral. E-G, Cráneo MLP 91-IV-25-124, E, vista ventral y detalle del rostro; F, vista anterior de los incisivos superiores (escala 10 mm); G, vista lateral del lado izquierdo. H-I, Cráneo y mandíbula MLP 91-IV-25-117, H, vista lateral izquierda del cráneo; I, vista dorsal de la mandíbula. J-L, Hemimandíbula derecha MLP 91-IV-25-95, J, vista dorsal; K, vista lateral y detalle del diastema y L, vista medial. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Nueve restos cráneo-mandibulares provenientes de Punta Negra (Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54) fueron listados como *Ctenomys* aff. *chapalmalensis* por Bidegain *et al.* (2005). Posteriormente Verzi *et al.* (2021), analizaron las relaciones filogenéticas de estos materiales, asignándolos provisoriamente como *Ctenomys* sp. A. Posteriormente, De Santi *et al.* (2021) realizaron un estudio comparativo de los nueve restos mencionados previamente (excepto dos de ellos) y agregando diez especímenes adicionales. A partir de estos materiales (5 de Las Grutas y 12 de Punta Negra), se describió la especie *Ctenomys rusconii* (De Santi *et al.* 2021)

Los restos que se encontraron en los niveles más antiguos del perfil de Necochea (nivel A de Verzi *et al.*, 2004; nivel LG5 de Las Grutas y PN8–PN9 de Punta Negra de Bidegain *et al.*, 2005)

se registran junto al género *Eucelophorus* (Ctenomyidae) (MLP 91-IV-25-189, Apéndice 2) y a restos de *Ctenomys* indeterminados (MLP 91-IV-25-102, MLP 91-IV-25-197, MLP 91-IV-25-211 (Las Grutas), MLP 91-IV-25-111 (Punta Negra); Apéndice 2) que fueron asignados como *Ctenomys* sp. En los niveles superiores (nivel B y C de Verzi *et al.*, 2004; nivel LG4 de Las Grutas y PN2–PN6 y PN1 de Punta Negra de Bidegain *et al.*, 2005) de estas localidades se registraron las especies *C. kraglievichi* (Nivel C; Verzi *et al.*, 2004), *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y restos aún no identificados a nivel de especie (MLP 95-XII-1-2, MLP 95-XII-1-3, MLP 95-XII-1-8, MLP 95-XII-1-10, MLP 95-XII-1-13, MLP 95-XII-1-24, MLP 91-IV-25-127, MLP 91-IV-25-48, MLP 91-IV-25-83, MLP 95-XII-1-1, MLP 95-XII-1-6 (Las Grutas), MLP 91-IV-25-52, MLP 91-IV-25-170, MLP 91-IV-25-120, MLP 91-IV-25-209, MLP 91-IV-25-122, MLP 97-II-1-71 (Punta Negra) (Apéndice 2).

Según Verzi *et al.* (2021) y De Santi *et al.* (2021), esta especie, junto con *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. B forman parte del grupo basal del género (*stem Ctenomys*). Las similitudes entre estas especies fueron sustentadas parcialmente por los resultados obtenidos en los análisis de Morfometría Geométrica de De Santi *et al.* (2021) y en esta tesis. En el morfoespacio de cráneo utilizando las configuraciones promedio por especie, *C. rusconii* se ubicó en los valores extremos negativos del PC1, junto con *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. A (*C. thomasi* en De Santi *et al.*, 2021) y *Ctenomys* sp. nov. B (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). Por su parte, en el análisis donde se utilizaron las configuraciones individuales *Ctenomys rusconii* se distribuyó sobre los valores extremos positivos del CP1 junto con *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. A (*C. thomasi* en De Santi *et al.*, 2021) y *Ctenomys* sp. nov. B, con cuales comparte el rostro estrecho y corto, y forámenes interpremaxilar e incisivos amplios (ver Figura A23 en Apéndice 26; ver figura 4A de De Santi *et al.*, 2021).

En el morfoespacio utilizando las configuraciones promedio de mandíbula, *Ctenomys rusconii* se posicionó sobre los valores negativos de ambos CP y se agrupó principalmente con *C. ameghinoi*, *C. chapalmalensis*, *C. uquiensis*, *C. thomasi* y *C. viarapaensis* (ver Figura 74 en el capítulo de Resultados). Teniendo en cuenta las configuraciones individuales, como lo hicieron De Santi *et al.* (2021), *C. rusconii* se distribuyó a lo largo de los valores negativos de ambos CP, junto con *C. ameghinoi*, *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. latidens*, *C. uquiensis*, *C. viarapaensis*, *C. chapalmalensis* (en parte), *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. B (ver Figura A25 en Apéndice 26; ver figura 4B de De Santi *et al.*, 2021). Los valores negativos de ambos CP fueron asociados con un diastema largo y recto, muesca masetérica ligeramente posterior, cuerpo mandibular bajo y

transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 gradual (ver Figura A25 en Apéndice 26), todas características consideradas primitivas dentro del género (De Santi *et al.*, 2021).

Los análisis comparativos realizados durante esta tesis, y los obtenidos por De Santi *et al.* (2021), mostraron que esta especie presenta muchos caracteres primitivos en el cráneo y la mandíbula, siendo semejante a la especie *C. chapalmalensis* del Pleistoceno temprano del área de Chapadmalal (provincia de Buenos Aires, Argentina) con la cual fue relacionada originalmente (Bidegain *et al.*, 2005). Estas características primitivas incluyen rostro estrecho, raíz cigomática anterior estrecha, incisivos superiores de procumbencia baja (ángulo de Thomas = 97°; Tabla A11 en Apéndice 25) y una inserción poco profunda de los incisivos inferiores. Estos caracteres están presentes en las especies vivientes del género que se asume que son esencialmente braquio-excavadoras (Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017), lo que sugiere que *C. rusconii* podría haber tenido poca habilidad dento-excavadora, como inferido también para *C. chapalmalensis* (Quintana, 1994).

Más allá de esto, *C. rusconii* difiere de *C. chapalmalensis* por su foramen incisivo ligeramente más estrecho, fisura esfenopalatina posterior más reducida, transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 más menos gradual, cresta masetéica más horizontal, apófisis ventrolateral del proceso postcondilar orientada lateralmente y lóbulo anterior del dp4 más elongado y de igual tamaño que el lóbulo posterior. Además, *C. rusconii* es significativamente más pequeña (Tabla A11 en Apéndice 25; ver Figura 73 y 75 en el capítulo de Resultados) y es la única especie entre las extintas y vivientes examinadas que presenta una lámina lateral desarrollada para el pasaje del nervio infraorbital.

Ctenomys sp. nov. A

Figuras 43, 44 y 45; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2021. *Ctenomys thomasi* De Santi *et al.*: página 8 y 10, figuras 4 y 5.

Holotipo: MLP 91-IV-25-59. Fragmento de cráneo con ambos incisivos, la serie DP4–M3 derecha y DP4–M1 izquierda.

Materiales referidos: *Restos craneanos y mandibulares*, MLP 91-IV-25-51, MLP 91-IV-25-96, MLP 97-II-1-14; *restos craneanos*, solo el holotipo; *restos mandibulares*, MLP 91-IV-25-160, MLP 91-IV-25-119, MLP 91-IV-25-161, MLP 91-IV-25-129, MLP 95-XII-1-23, MLP 97-II-1-26, MLP 89-X-1-2, MLP 91-IV-25-55 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Punta Negra, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Nivel B o PN2–PN6, Pleistoceno temprano, Piso/Edad Ensenadense; <1 Ma (Verzi *et al.*, 2004; Bidegain *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009). Las Grutas, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Nivel B y Nivel C o LG4, Pleistoceno/Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; <0,78 Ma (Verzi *et al.*, 2004; Bidegain *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2009). Costa Bonita, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Niveles A, B y C, Pleistoceno temprano/medio, Piso/Edad Ensenadense/Bonaerense; <1 Ma (Verzi *et al.*, 2004).

Diagnosis: Especie de *Ctenomys* de tamaño mediano; rostro estrecho; forámenes interpremaxilar e incisivos elongados y amplios; raíces del septo premaxilar dirigidas dorso-medialmente; raíz cigomática anterior estrecha; expansión orbitaria del maxilar alcanza el nivel del proceso yugal inferior en el arco cigomático; lacrimal poco desarrollado; foramen palatino mayor a nivel del límite DP4–M1; fosa mesopterigoidea al nivel del M2; fisura esfenopalatina posterior expandida. Diastema mandibular elongado y sub-horizontal; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; cresta masetéica sub-horizontal; porción dorsal de la fosa masetéica profunda. Molares con cemento sobre la corona; incisivos ligeramente proodontes y sin surcos.

Descripción: Esta especie de *Ctenomys* es de tamaño mediano dentro del género (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- Región rostral.- Conservada en los materiales MLP 91-IV-25-59 (holotipo), MLP 91-IV-25-96, MLP 91-IV-25-51 y MLP 97-II-1-14. El rostro es relativamente estrecho como, en *C. thomasi*, *C. rusconii* y *C. chapalmalensis*. El foramen interpremaxilar está bien desarrollado, presenta los bordes bien definidos y se encuentra adelantado en el rostro al igual que *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B. Las raíces del septo premaxilar están muy desarrolladas como en *C. chapalmalensis*, *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis* y *C. rusconii*, y a diferencia de *C. thomasi*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B en las que están muy reducidas. Las raíces del septo premaxilar están ubicadas dorso-

medialmente a los márgenes del premaxilar por delante de los forámenes incisivos, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B. Los forámenes incisivos son amplios y elongados como en *C. thomasi* y *C. rusconii*. La fosa masetéica rostral es poco profunda. Los nasales son largos, estrechos y ligeramente abovedados (Figura 44).

Región cigomática.- Conservada completamente en el material MLP 91-IV-25-51 y parcialmente en el MLP 91-IV-25-59 (holotipo) y en MLP 91-IV-25-96. La raíz cigomática anterior es estrecha y se ubica ligeramente más cranealmente que la raíz cigomática dorsal como en el resto de las especies analizadas, excepto en *C. latidens* y *C. chapalmalensis*. En vista ventral, la tuberosidad masetéica ocupa la totalidad del ancho de la raíz cigomática anterior. La porción ventral de la raíz cigomática anterior, en vista lateral adquiere ambas condiciones, siendo oblicua (MLP 91-IV-25-51, MLP 91-IV-25-96) o sub-horizontal (MLP 91-IV-25-59). El límite anterior de la sutura yugal-maxilar no sobrepasa el borde anterior de la barra anteorbitaria (Figura 44), como ocurre en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. thomasi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes, excepto en las extintas *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis* y las vivientes *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*) y *C. sociabilis*. El arco cigomático es ligeramente robusto y la cresta masetéica del yugal, bien definida, se dirige ántero-ventralmente. La depresión suborbitaria y la fosa masetéica del yugal son poco profundas. La expansión orbitaria del maxilar está desarrollada y alcanza el nivel del proceso yugal inferior, este carácter es único de esta especie. La apófisis paraorbitaria se ubica por detrás del nivel del proceso yugal inferior, como en *C. chapalmalensis*, *C. kraglievichi*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. B. El lacrimal, conservado únicamente en el holotipo, está poco desarrollado y la proyección que se genera hacia la órbita se completa con la ayuda del frontal; este carácter es compartido con la especie extinta *C. rusconii* y las vivientes *C. australis* y *Ctenomys* sp. nov. C.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) están muy desarrolladas como en *C. kraglievichi*, *C. latidens* y *C. subassentiens*. El foramen palatino mayor abre al nivel del límite DP4-M1, como en *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B. La sutura formada por los huesos maxilar y palatino se ubica próxima al foramen palatino mayor. La fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del M2 (Figura 44) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis* y las especies de *Ctenomys* vivientes. Carece de la expansión del maxilar.

Región orbital.- Conservada únicamente en el material MLP 91-IV-25-59 (holotipo). La primera parte del canal nasolacrimal es corta porque el foramen lacrimal se ubica en una posición alta en la órbita, muy cerca de la porción facial del lacrimal, similar a lo que se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y en las especies vivientes incluidas en algunos de los grupos reconocidos dentro del género, tales como los grupos *opimus*, *boliviensis*, *tucumanus*, *turquatus*, *talarum*, *mendocinus* + *eastern*. La lámina maxilar cubre la porción latero-dorsal del alvéolo del M1 como en *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. C y varias especies vivientes (e.g. *C. australis*, *C. porteousi*, *C. steinbachi*). La sutura maxilar se ubica lateralmente en el conducto lacrimal y no toma contacto con la vaina alveolar del M1 como se observa en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes, excepto *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y las vivientes *C. perrensi* (grupo *torquatus*) y *C. rionegrensis* (*eastern*) en los cuales la sutura maxilar es medial y toma contacto con la vaina alveolar del M1. La fisura esfenopalatina posterior se extiende póstero-dorsalmente con respecto al alvéolo del M1. Esta fisura se encuentra reducida en su extremo más posterior como se observa en *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. B, a diferencia de *C. chapalmalensis* donde hay un mayor desarrollo de la misma en su porción más posterior. El foramen etmoideo se ubica posterior y dorsal a la fisura esfenopalatina posterior.

Región basicraneana, bóveda craneana y región occipital.- No se conservan en ningún material.

MANDIBULA.- La mandíbula, de tamaño mediano (Tabla A11 en Apéndice 25), es robusta. El cuerpo mandibular es alto, el diastema es largo y sub-horizontal. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es marcadamente abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente (Figuras 44 y 45), como en las especies extintas *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. La muesca masetérica, profunda, presenta un borde ventral ancho y muy marcado. El proceso coronoides es bajo y ancho, y se origina al nivel del margen posterior del m2. Este presenta una superficie plana en su origen, similar a la observada en el holotipo de *C. ameghinoi*. La base del alvéolo del dp4 protruye pobremente del cuerpo mandibular, mientras que el alvéolo del m1 protruye de forma notable en el margen ventral del origen de la cresta masetérica. El proceso mentoniano está pobremente desarrollado y es poco visible en vista lateral, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi*, *C. thomasi* y *C. rusconii*. El límite más posterior del proceso mentoniano alcanza el nivel posterior del alvéolo del dp4 como se observa en *C.*

kraglievichi, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. B, *Ctenomys* sp. nov. C y las especies vivientes. En vista dorsal, la cresta masetérica muestra un nacimiento abrupto, que es al nivel del m2, dirigido lateralmente, expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral, como en el resto de las especies de *Ctenomys* a excepción de *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis*. La porción posterior de la cresta masetérica es sub-horizontal (Figuras 44 y 45) al igual que en las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes *C. conoveri* y *C. osvaldoreigi*. La porción dorsal de la fosa masetérica, delimitada ventralmente por una cresta mandibular bien marcada, es más profunda que la porción ventral. El foramen mandibular está ubicado relativamente lejos del cóndilo vinculado a una inserción poco profunda de la base del alvéolo del incisivo. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar se encuentra poco desarrollada y está dirigida lateralmente como en el resto de las especies del género a excepción de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi* en las que se orienta póstero-lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior es poco a muy poco profunda.

DIENTES.- La corona de los molares está parcialmente cubierta por cemento en el lado labial y lingual de los molares inferiores y superiores respectivamente (Figura 44), como ocurre en *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A. El lóbulo anterior del dp4 es de longitud similar al lóbulo posterior, a diferencia de *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. ameghinoi* y *C. thomasi* donde el lóbulo posterior es más corto. Los molares inferiores muestran un ángulo lingual ligeramente marcado (ángulo lingual del m1 = 134° [127°–139°]; Tabla A11 en Apéndice 25) como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. orthognathus* y *C. subassentiens*. Los molares son de sección estrecha, similar a los de las restantes especies del género, excepto *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis* las cuales presentan molares de sección ancha. Los incisivos son robustos, carecen de surcos y presentan una porción extra-alveolar relativamente corta. Los incisivos superiores son moderadamente procumbentes (ángulo de Thomas = 101° [99°–103°]; Tabla A11 en Apéndice 25).

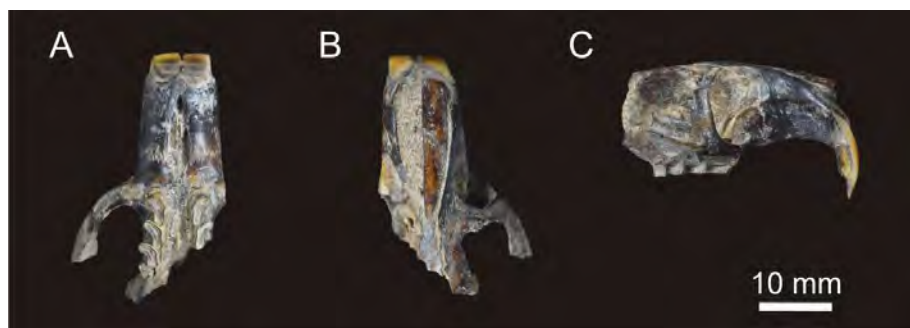


Figura 43. *Ctenomys* sp. nov. A. MLP 91-IV-25-59 (Holotipo). A-C, Cráneo; A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral del lado derecho.

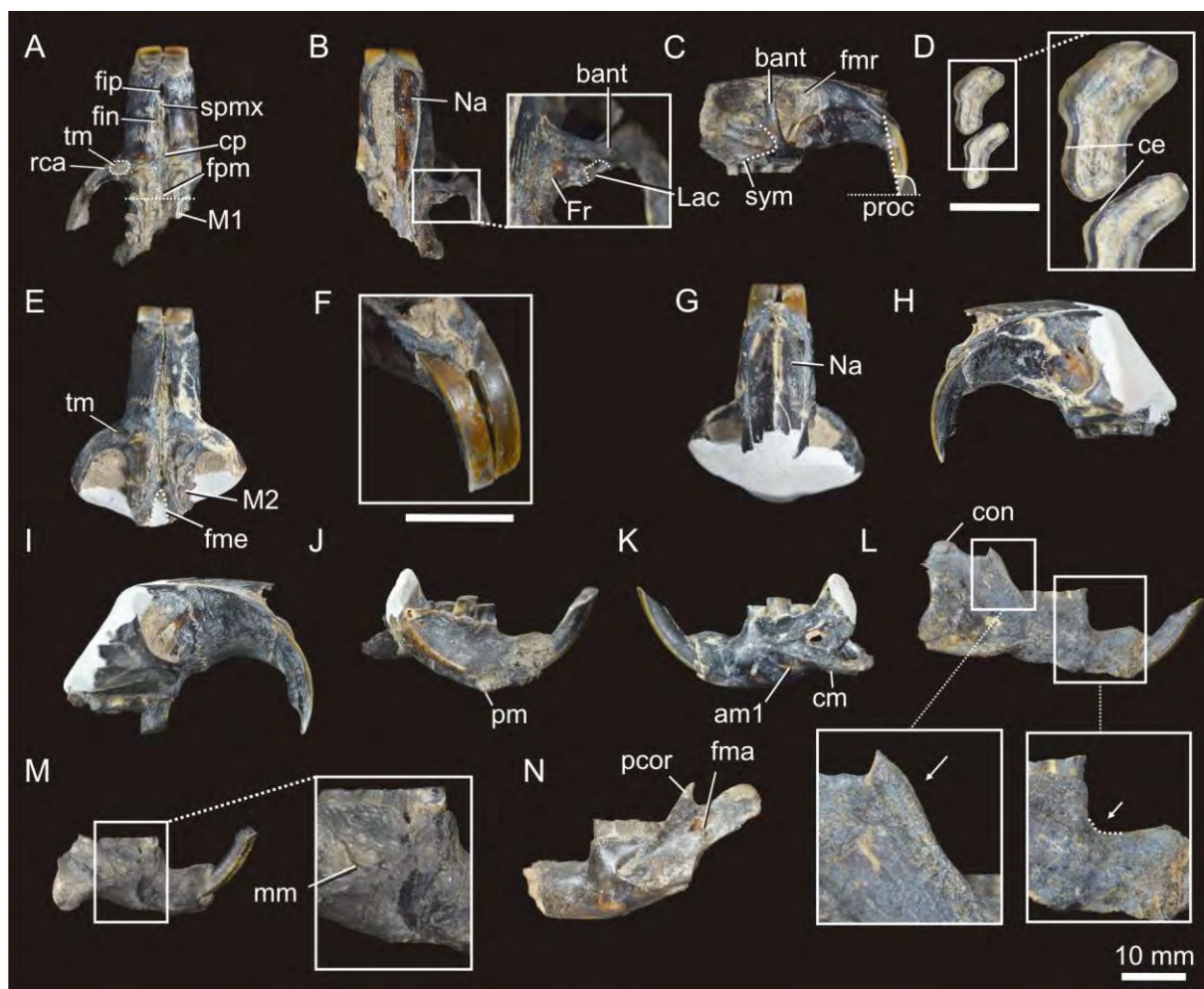


Figura 44. *Ctenomys* sp. nov. A. A-D, Cráneo MLP 91-IV-25-59 (holotipo); A, vista ventral; B, vista dorsal y detalle de la barra anteorbitaria; C, vista lateral derecha. D, vista oclusal de DP4-M1 izquierda (escala de 5 mm) y detalle de DP4-M1. E-K, Cráneo y hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-96; E, vista ventral; F, vista anterolateral de los incisivos superiores (escala de 10 mm); G, vista dorsal; H, vista lateral izquierda y I, vista lateral derecha del cráneo; J, vista medial y K, vista lateral de la hemimandíbula. L, Hemimandíbula derecha MLP 91-IV-25-161, vista lateral y detalle de la base del proceso coronoides y del diastema. M, vista lateral y detalle de la base del proceso coronoides y del diastema. N, vista lateral de la hemimandíbula. O, vista lateral de la hemimandíbula. P, vista lateral de la hemimandíbula. Q, vista lateral de la hemimandíbula. R, vista lateral de la hemimandíbula. S, vista lateral de la hemimandíbula. T, vista lateral de la hemimandíbula. U, vista lateral de la hemimandíbula. V, vista lateral de la hemimandíbula. W, vista lateral de la hemimandíbula. X, vista lateral de la hemimandíbula. Y, vista lateral de la hemimandíbula. Z, vista lateral de la hemimandíbula.

Hemimandíbula derecha MLP 91-IV-25-119, vista lateral y detalle del cuerpo mandibular. N, Hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-160, vista lateral. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

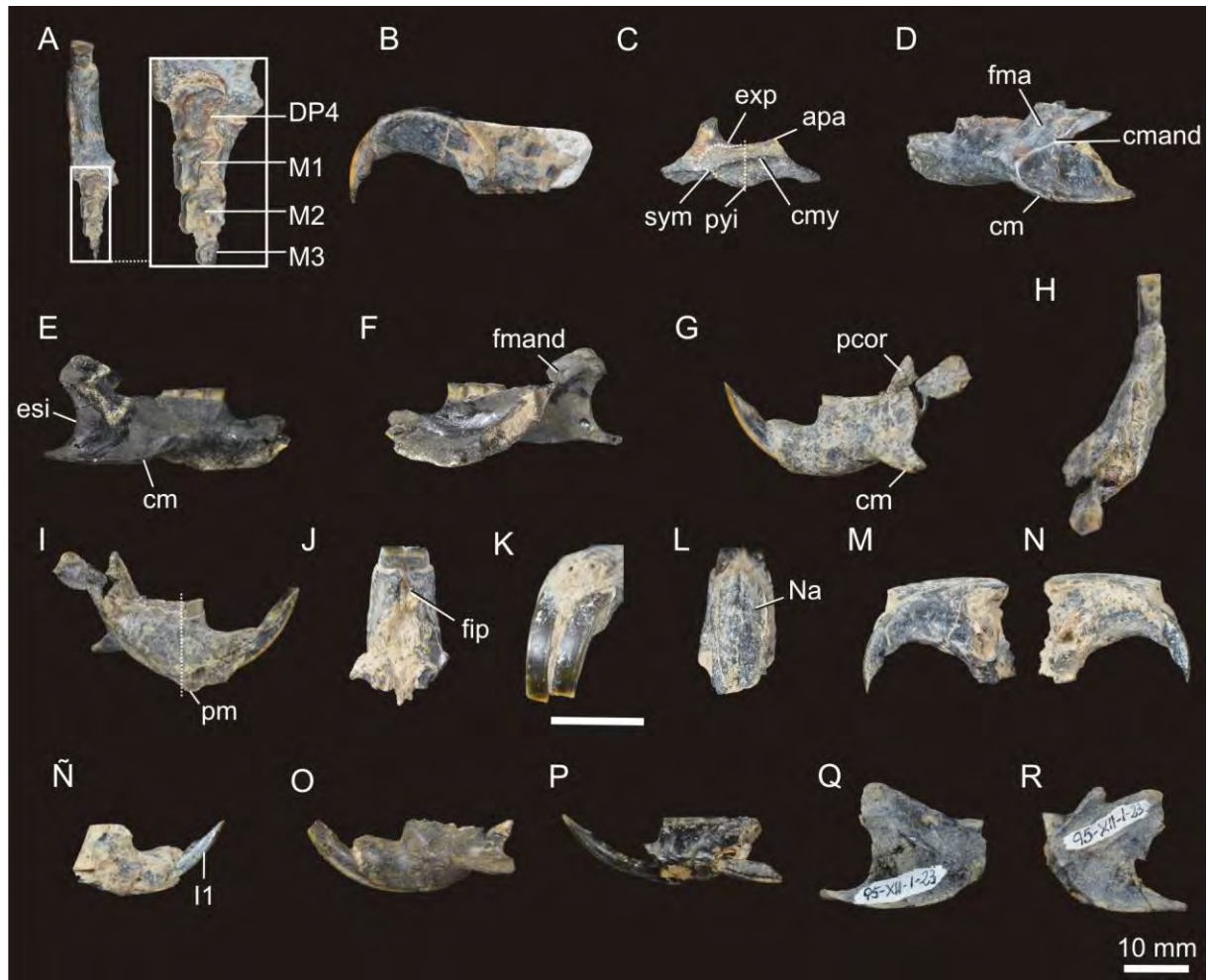


Figura 45. *Ctenomys* sp. nov. A. A-D, Cráneo y hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-51; A, vista ventral y detalle de la serie dentaria; B, vista lateral del lado izquierdo del cráneo; C, vista lateral del arco cigomático; D, vista lateral de la hemimandíbula. E-F, Hemimandíbula derecha MLP 91-IV-25-55; E, vista lateral y F, vista medial. G-I, Hemimandíbula izquierda MLP 91-IV-25-129; G, vista lateral; H, vista dorsal y I, vista medial. J-Ñ, Rostro y hemimandíbula derecha MLP 97-II-1-14; J, vista ventral; K, vista anterior de los incisivos superiores (escala de 10 mm); L, vista dorsal; M, vista lateral izquierda y N, vista lateral derecha del rostro; Ñ, vista lateral de la hemimandíbula. O, Hemimandíbula izquierda MLP 97-II-1-26, vista lateral. P, Hemimandíbula izquierda MLP 89-X-1-2, vista lateral. Q-R, Porción de hemimandíbula derecha e izquierda MLP 95-XII-1-23; Q, vista lateral de la hemimandíbula derecha y R, vista lateral de la hemimandíbula izquierda. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Los restos referidos a esta especie fueron hallados en las localidades de Las Grutas, Punta Negra y Costa Bonita (Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54). En Las Grutas, los materiales fueron recuperados del nivel B y C de Verzi *et al.* (2004) o LG4 de Bidegain

et al. (2005) y Soibelzon *et al.* (2009), y fueron recuperados junto con materiales asignados a la especie *C. kraglievichi* en el nivel superior (Nivel C, Verzi *et al.*, 2004).

En Punta Negra, esta especie fue recuperada del nivel B de Verzi *et al.* (2004) o de los niveles PN2–PN6 de Bidegain *et al.* (2005) y Soibelzon *et al.* (2009), los cuales fueron asignados a la parte inferior del Cron Brunhes (<0,78 Ma) y superior del Cron Matuyama (1,0–0,78 Ma), respectivamente. Verzi *et al.* (2004) reconocieron la Biozona de *C. kraglievichi* en la parte inferior del nivel C.

En Costa Bonita, los materiales fueron colectados de los niveles C, B y A de Verzi *et al.* (2004) junto con restos indeterminados de *Ctenomys* sp. (MLP 97-II-1-7, MLP 95-XII-1-17, MLP 91-IV-25-57, MLP 91-IV-25-148, MLP 95-XII-1-15, MLP 89-X-1-4; Apéndice 2). Estos autores reconocieron la Biozona de *C. kraglievichi* en la parte superior del nivel B y en el nivel C. El nivel A fue referido a la parte superior del Cron Matuyama (Verzi *et al.*, 2004) con una antigüedad menor a 1 Ma.

De Santi *et al.* (2021) consideraron los materiales pertenecientes a esta especie como parte de la variación de *Ctenomys thomasi* Lucero *et al.* 2008, especie recuperada de los acantilados costeros de Centinela del Mar (Partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina) a 45 Km al noreste de Necochea (provincia de Buenos Aires, Argentina). Las comparaciones realizadas aquí contradicen los resultados de ese trabajo y permitieron determinar que los materiales procedentes de Necochea pertenecen a una nueva especie de *Ctenomys* aún no descripta. *Ctenomys* sp. nov. A se diferencia de *Ctenomys thomasi* por: mayor tamaño y robustez (Tabla A11 en Apéndice 25, ver Figura 75 en el capítulo de Resultados); raíces del septo premaxilar más desarrolladas; diastema menos cóncavo; arco cigomático más robusto y posicionado más dorsalmente en vista lateral; expansión orbitaria del maxilar alcanzando el límite del proceso yugal inferior; cresta masetérica del yugal oblicua y dirigida ántero-ventralmente; mandíbula más alta, especialmente al nivel de la fosa masetérica; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 más abrupta; muesca masetérica más profunda y de borde inferior mejor delimitado; fondo de los alvéolos del dp4 y m1 más sobresalientes en el margen ventral de la mandíbula; porción ventral de la fosa masetérica más amplia; escotadura sigmoidea inferior menos profunda; incisivos superiores ligeramente más procumbentes (ángulo de Thomas = 101° en *Ctenomys* sp. nov. A; ángulo de Thomas = 97° en *C. thomasi*; (Tabla A11 en Apéndice 25).

Las diferencias cualitativas observadas entre estas dos especies también fueron reforzadas por los estudios morfo-geométricos. En el análisis de mandíbula utilizando configuraciones promedio,

Ctenomys sp. nov. A se diferenci6 de *C. thomasi* en el CP2. Sobre los valores positivos del CP2, *Ctenomys* sp. nov. A se agrup6 junto con *C. dasseni* (= *C. latidens*), *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. magnus* (= *C. kraglievichi*) y *Ctenomys* sp. nov. B con las cuales comparti6 el cuerpo mandibular alto y la transici6n abrupta entre la porci6n horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4. Contrariamente, *C. thomasi* se ubic6 sobre los valores negativos del CP2 por presentar los caracteres morfol6gicos opuestos (ver Figura 74 en el cap6tulo de Resultados). Resultados similares se observaron en el an6lisis incluyendo las configuraciones individuales de mand6bula (ver Figura A25 en Ap6ndice 26).

Ctenomys sp. nov. B

Figuras 46, 47 y 48; Tabla A11 (Ap6ndice 25); Ap6ndice 2

2021. *Ctenomys* sp. B Verzi *et al.*: p6gina 5, figura 1.1.

2021. *Ctenomys* sp. B De Santi *et al.*: p6ginas 8 y 10, figuras 4 y 5.

Holotipo: MLP 91-IV-25-212, restos de cr6neo y mand6bula relativamente completos; los nasales no se preservaron, y el arco cigom6tico y la bulla auditiva del lado izquierdo est6n da6ados; presenta ambos I1 y ambas series DP4–M3. Hemimand6bula izquierda deteriorada, carece de la serie dentaria y el margen alveolar roto. Hemimand6bula derecha completa con la serie dp4–m3 y el incisivo.

Materiales referidos: *Restos craneanos*, MLP 91-IV-25-58, MLP 91-IV-25-126; *Restos craneanos y mandibulares*, solo el holotipo (ver tipo de material y procedencia en el Ap6ndice 2).

Distribuci6n cronol6gica y geogr6fica: Las Grutas, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Nivel C, Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; <0,78 Ma (Verzi *et al.*, 2004). Costa Bonita, Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Nivel B, Pleistoceno medio, Piso/Edad Bonaerense; <0,78 Ma (Verzi *et al.*, 2004).

Diagnosis: Especie de *Ctenomys* de tama6o mediano; rostro relativamente ancho; foramen interpremaxilar grande y adelantado en el rostro; for6menes incisivos cortos; proceso cigom6tico del escamoso formando parte de la ap6fisis paraorbitaria; lacrimal desarrollado; foramen palatino mayor al nivel del l6mite DP4–M1; sutura maxilar-palatino cerca de los for6menes palatinos

mayores; canal nasolacrimal corto; fisura esfenopalatina posterior presente; proceso postorbital desarrollado; hueso palatino sin contacto con las bulla auditiva; gran desarrollo del receso epitimpánico; bulla auditiva relativamente inflada; apófisis mastoidea corta. Transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; origen abrupto de la cresta masetérica; porción posterior de la cresta masetérica sub-horizontal. Incisivos con la porción extra-alveolar corta; Incisivos sin surcos.

Descripción: Esta especie es de tamaño mediano (Tabla A11 en Apéndice 25).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es relativamente ancho. El foramen interpremaxilar se encuentra adelantado en el rostro (Figuras 46 y 47) como ocurre en las especies *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. thomasi*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. Las raíces del septo premaxilar son pequeñas como en *C. tandilensis* y *C. thomasi* y están dirigidas dorso-medialmente con respecto al margen del premaxilar, como en *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. El septo premaxilar es ancho y ocupa una porción significativa del espacio de los forámenes incisivos. Los forámenes incisivos están parcialmente obliterados por el septo premaxilar ancho y por el desarrollo medial de los bordes del premaxilar, carácter compartido con las especies extintas *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes. Por el contrario, en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. A los forámenes incisivos son amplios, donde no hay un desarrollo medial de los bordes del premaxilar. A diferencia de *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens* y *C. viarapaensis*, en *Ctenomys* sp. nov. B los márgenes laterales de los forámenes incisivos no son sub-paralelos, sino que se dirigen en sentido ántero-medial como se observa en *C. tandilensis* y *C. subquadratus*. La fosa masetérica rostral es poco profunda. Los nasales faltan, pero se puede inferir unos nasales estrechos por el espacio dejado por estos.

Región cigomática.- El arco cigomático está completo en el material MLP 91-IV-25-212 (holotipo) y parcialmente en MLP 91-IV-25-58. La raíz cigomática anterior se ubica por delante de la raíz cigomática dorsal como en las especies extintas y vivientes analizadas, excepto en *C. chapalmalensis* y *C. latidens*. La porción ventral de la raíz cigomática anterior es oblicua. El límite anterior de la sutura yugal-maxilar no pasa el nivel del borde anterior de la barra anteorbitaria (Figura 47) como en el resto de las especies, excepto *C. kraglievichi*, *C. viarapaensis* y las vivientes

C. tuconax, *C. leucodon*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*) y *C. sociabilis*. El arco cigomático es moderadamente robusto. La cresta masetérica del yugal está bien diferenciada y se dirige en sentido ántero-ventral, dividiendo la depresión suborbitaria del yugal dorsalmente y la fosa masetérica del yugal ventralmente, ambas bien desarrolladas. La expansión orbitaria del maxilar no está muy desarrollada y no alcanza el nivel del proceso yugal inferior, igual a lo que se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. thomasi*, *C. kraglievichi* y *Ctenomys* sp. nov. C; a diferencia de *Ctenomys* sp. nov. A donde sí alcanza ese nivel. Tanto la apófisis paraorbitaria como el proceso yugal inferior del arco cigomático están levemente desarrollados; la apófisis paraorbitaria es más posterior que el proceso yugal inferior, como en *C. chapalmalensis*, *C. kraglievichi*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. A. El proceso cigomático del escamoso está muy desarrollado y forma parte de la apófisis paraorbitaria; este carácter es compartido únicamente con *C. chapalmalensis*. La porción facial del lacrimal, sobre la barra anteorbitaria, está desarrollada y sobresale del plano horizontal con respecto al hueso frontal (Figura 47). Esta porción facial tiene forma sub-triangular y la porción orbital, con bordes delimitados, es continua con el canal nasolacrimal. El foramen infraorbital es de contorno sub-oval.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas, como se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. C. El foramen palatino mayor se encuentra en el límite DP4–M1 (Figuras 46 y 47); este es un carácter compartido con *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A. La sutura maxilar-palatino alcanza el nivel del M1 y su punto más anterior se ubica próximo al foramen palatino mayor. El margen más anterior de la fosa mesopterigoidea alcanza el nivel del límite M1–M2.

Región orbital.- El canal nasolacrimal es corto y solamente se dirige medialmente porque el foramen lacrimal está ubicado en una posición alta en la órbita. El alvéolo del M2 es relativamente bajo con respecto al del M1. La fisura esfenopalatina posterior se encuentra expandida pósterodorsalmente al alvéolo del M1 (Figura 48), pero al igual que *C. rusconii* y *Ctenomys* sp. nov. A, esta se encuentra reducida en su extremo más posterior, diferenciándose de la condición que presenta *C. chapalmalensis*. El foramen etmoideo está sobre el frontal, en una posición pósterodorsal a la fisura esfenopalatina posterior. La lámina maxilar no cubre el margen ántero-dorsal del alvéolo del M1, como se observa en *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis* y *C. tandilensis*. La fosa orbitotemporal se diferencia muy poco en la pared

posterior de la órbita. El proceso postorbital está desarrollado y se ubica en la parte más posterior de los frontales (Figura 47).

Región basicraneana.- El aliesfenoides se proyecta posteriormente pero no toma contacto con la pared anterior de la bulla auditiva. El palatino se proyecta posteriormente pero no alcanza a contactar con el extremo anterior de la bulla auditiva, como si lo hace el hueso pterigoides (Figura 47); este carácter es compartido con *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. kraglievichi* y *C. chapalmalensis*. La apófisis estilar es pequeña y hay un contacto ancho entre la bulla auditiva y el basiesfenoides, característica compartida con *C. latidens*, *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. C y algunos ejemplares de *C. kraglievichi*. La pared anterior del meato acústico externo es pobremente cóncava (Figura 47), similar a lo que se observa en la especie *Ctenomys chapalmalensis* aunque, a diferencia de ésta, la abertura del meato acústico externo es más estrecha. La bulla auditiva está relativamente inflada; este rasgo se observa también en *C. chapalmalensis* y en los integrantes del grupo informalmente conocido como *mendocinus* que se encuentran actualmente distribuidos en la zona de Necochea (*C. australis* y *Ctenomys* sp. “Monte” (ver Comentarios en *Ctenomys* sp. nov. C).

Bóveda craneana.- El techo craneano es curvo en vista lateral, especialmente a nivel de los parietales (Figuras 46 y 47). Las fosas temporales están poco diferenciadas. El receso epitimpánico es amplio y de bordes bien diferenciados, al igual que *C. chapalmalensis*. El hueso interparietal está presente, como en *C. chapalmalensis* y *C. latidens*. La apófisis mastoidea es corta y no alcanza el margen ventral del meato acústico externo.

Región occipital.- La única estructura que se conservó de esta región es la cresta lambdoidea, la cual está muy poco desarrollada.

MANDIBULA.- La mandíbula es grácil y de mediano tamaño (Tabla A11 en Apéndice 25). El diastema es elongado, sub-horizontal y la transición, entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar anterior del dp4, abrupta formando un ángulo de 90° aproximadamente (Figura 48), como en las especies extintas *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes. La muesca masetérica es amplia y de borde inferior poco definido. El proceso coronoides llega hasta el nivel del cóndilo y es de base ancha. El fondo del alvéolo del dp4 protruye en el margen ventral del cuerpo mandibular, a diferencia del alvéolo del m1 que se diferencia relativamente poco. El proceso mentoniano está desarrollado y se observa en vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis* y

Ctenomys sp. nov. C. El margen posterior del proceso mentoniano alcanza a sobrepasar el alvéolo del dp4, carácter compartido con *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. A y las especies vivientes. En vista dorsal y al nivel del m2 la cresta masetérica muestra un nacimiento abrupto dirigido lateralmente, expandiéndose gradualmente en sentido póstero-lateral. El extremo posterior de la cresta, en vista lateral, es sub-horizontal (Figura 48) como en *C. kraglievichi*, *C. thomasi*, *C. viarapaensis*, *C. latidens* y *Ctenomys* sp. nov. A. La cresta mandibular está poco diferenciada. La porción dorsal y ventral de la fosa masetérica son ligeramente profundas. La fosa retromolar es poco profunda. El foramen mandibular se encuentra alejado del cóndilo ya que la base del alvéolo del incisivo no tiene una profunda inserción. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar se orienta lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior es marcadamente excavada como en *C. thomasi*, *C. latidens*, *C. viarapaensis*, *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. C. La mandíbula es marcadamente histricognata.

DIENTES.- Los molares no presentan cemento sobre la corona, como en *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. ameghinoi*, *C. orthognathus* y *Ctenomys* sp. nov. C. Los dientes se van reduciendo en tamaño en sentido posterior hasta el M3 (Figura 47); ambos lóbulos de cada molar son estrechos como en el resto de las especies del género, a excepción de *C. uquiensis* y *C. chapalmalensis* en los que ambos lóbulos son anchos. El dp4 presenta el lóbulo posterior del mismo tamaño que el anterior (Figura 48). El ángulo lingual de los molares inferiores es poco marcado (ángulo lingual del m1 = 137°; Tabla A11 en Apéndice 25) similar a *C. chapalmalensis* y *C. ameghinoi*. La porción extra-alveolar de los incisivos es corta. El incisivo carece de surcos, y ambos incisivos superiores converge anteriormente. El incisivo superior es ortodonte a ligeramente proodonte (ángulo de Thomas = 99°; (Tabla A11 en Apéndice 25).

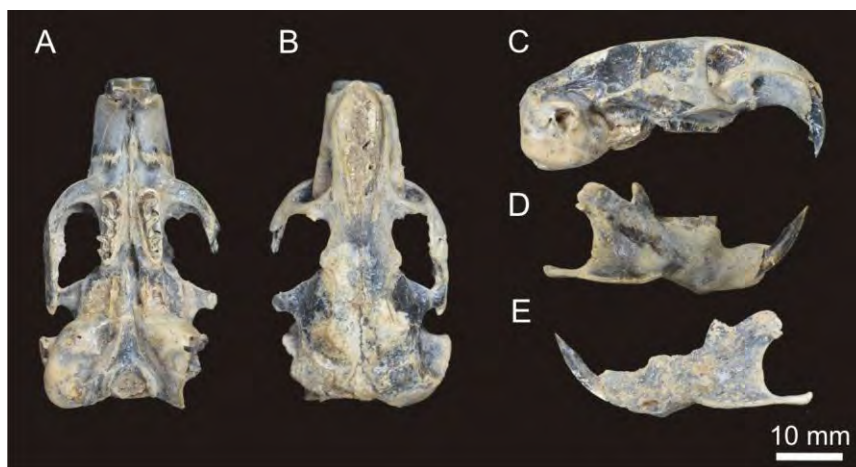


Figura 46. *Ctenomys* sp. nov. B MLP 91-IV-25-212 (Holotipo). A-E, Cráneo y mandíbula; A, vista ventral; B, vista dorsal y C, vista lateral derecha del cráneo; D, vista lateral de la hemimandíbula derecha; E, vista lateral de la hemimandíbula izquierda.

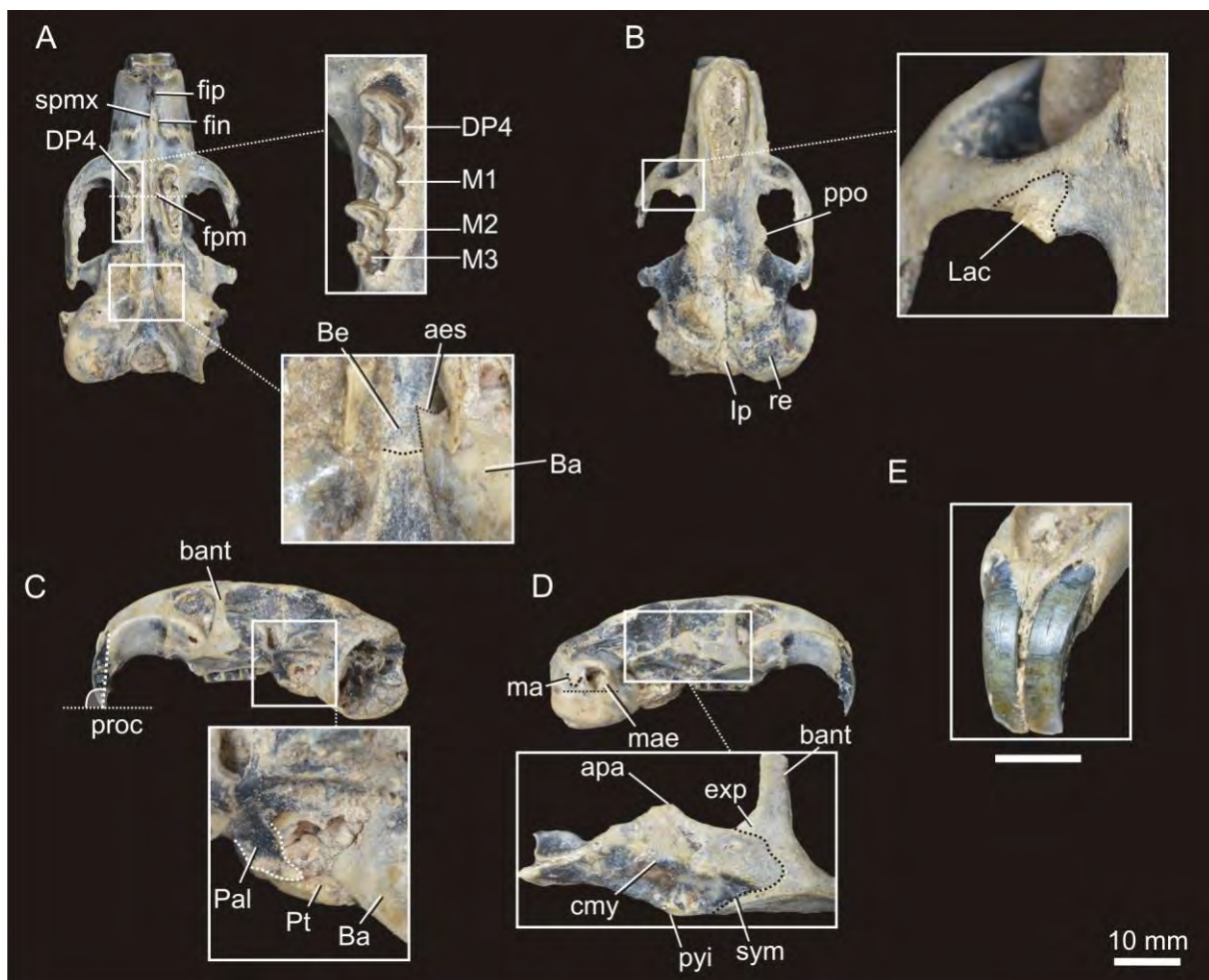


Figura 47. *Ctenomys* sp. nov. B. A-E, Cráneo MLP 91-IV-25-212 (holotipo); A, vista ventral del cráneo y detalle de la serie dentaria derecha y de la región basicraneana; B, vista dorsal del cráneo y detalle de la

barra anteorbitaria; C, vista lateral del cráneo del lado izquierdo y detalle de la región basicraneana; D, vista lateral del cráneo del lado derecho y detalle del arco cigomático; E, vista anterior de los incisivos superiores (escala 10 mm). Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

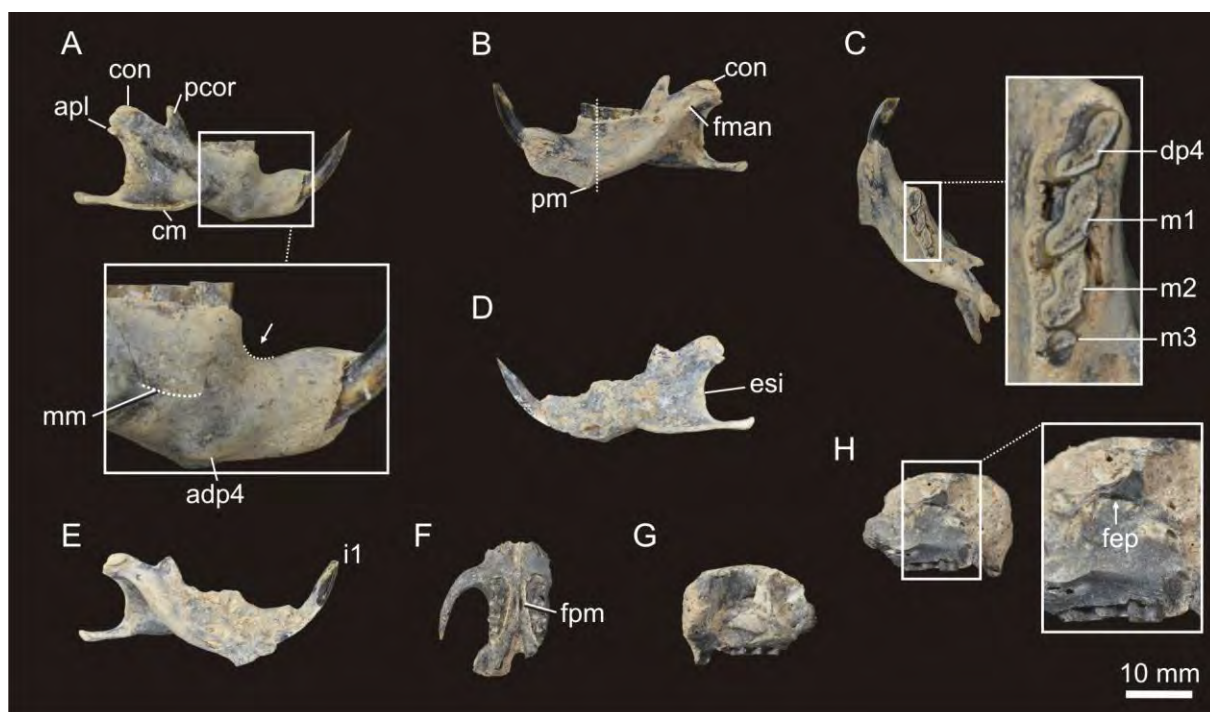


Figura 48. *Ctenomys* sp. nov. B. A-E, hemimandíbula derecha e izquierda MLP 91-IV-25-212 (holotipo); A, vista lateral de la hemimandíbula derecha y detalle del diastema y cuerpo mandibular; B, vista medial de la hemimandíbula derecha; C, vista oclusal de la hemimandíbula derecha y detalle de la serie dentaria; D, vista lateral y E, vista medial de la hemimandíbula izquierda. F-H, Porción de cráneo MLP 91-IV-25-58; F, vista ventral; G, vista lateral derecha; H, vista lateral izquierda y detalle de la región orbital. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Comentarios: Los restos de esta especie fueron hallados en las localidades de Las Grutas y Costa Bonita (Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54). Los materiales de Las Grutas fueron recuperados del nivel C de Verzi *et al.* (2004) o LG4 de Bidegain *et al.* (2005) y Soibelzon *et al.* (2009) junto con *Ctenomys* sp. nov. A. Verzi *et al.* (2004) reportaron la presencia de *C. kraglievichi* en la parte inferior del nivel C, refiriéndolo a la Biozona de *Ctenomys kraglievichi*, Piso/Edad Bonaerense.

En Costa Bonita, *Ctenomys* sp. nov. B fue extraído del nivel B de Verzi *et al.* (2004) junto a *C. kraglievichi* y *Ctenomys* sp. nov. A. Estos autores también identificaron la presencia de *C. kraglievichi* en el nivel C y en la parte alta del nivel B, atribuyéndole una edad Bonaerense y reconociendo la Biozona de *Ctenomys kraglievichi*.

De acuerdo con Verzi *et al.* (2021) y De Santi *et al.* (2021) esta especie forma parte del grupo basal (*stem group*) del género, junto con *C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii* (*Ctenomys* sp. A de Verzi *et al.*, 2021), *C. ameghinoi* y *Ctenomys* sp. nov. A (*C. thomasi* de Verzi *et al.*, 2021 y De Santi *et al.*, 2021). La presencia de una combinación de caracteres plesiomórficos y derivados soportaron esta idea (De Santi *et al.*, 2021).

Ctenomys sp. nov. C

Figuras 49, 50 y 51; Tabla A11 (Apéndice 25); Apéndice 2

2001. *Ctenomys* cf. *Ctenomys talarum* Pardiñas: página 229, figura 2c.

2021. *Ctenomys* sp. C Verzi *et al.*: página 5, figura 1.1.

2021. *Ctenomys* sp. C De Santi *et al.*: páginas 8 y 10, figuras 4 y 5.

Holotipo: MMH 97.11.8, cráneo sin los nasales.

Materiales referidos: *Restos craneanos*, holotipo, MMH 86.3, MMH 86.3.2, MMH 88.2.5, MMH 89.12.4, MMH 89.12.8, MMH 90.2.13, MMH 90.2.14, MMH 91.9.5, MMH 92.11.8, MMH 92.11.11, MMH 92.11.18, MMH 94.12.2, MMH 94.12.3, MMH 94.12.5, MMH 95.11.4, MMH 95.11.5, MMH 96.12.5, MMH 96.12.11, MMH 98.10.2, MMH 98.10.3, MMH 98.10.5, MMH 99.10.4, MMH 99.10.7, MMH 99.10.11, MMH MH5 (número provisorio). *Restos mandibulares*, MMH 3.85, MMH 86.3.4, MMH 88.2.4, MMH 89.12.2, MMH 89.12.7, MMH 90.1.5, MMH 90.1.10, MMH 90.2.1, MMH 91.9.8, MMH 92.11.19, MMH 93.11.4, MMH 93.11.5, MMH 95.11.2, MMH 96.12.8, MMH 96.12.10, MMH 97.9.3, MMH 97.9.6, MMH 98.10.4, MMH 98.12.1, MMH 98.12.2, MMH 98.12.4, MMH 99.10.6, MMH 99.10.10. *Restos craneanos y mandibulares*, MMH 84.2.2, MMH 86.3.3, MMH 89.2.5, MMH 89.2.7, MMH 89.12.5, MMH 91.9.10, MMH 94.12.6, MMH 95.11.8, MMH 97.9.2, MMH 97.11.4, MMH 98.10.8, MMH MH1 (número provisorio), MMH MH3 (número provisorio), MMH MH6 (número provisorio) (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice 2).

Distribución cronológica y geográfica: Sitio Monte Hermoso I, Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina; “wackes” inferiores de Zavala *et al.* (1992), Pleistoceno tardío; 14.370 Ka (Bayón y Politis, 1996). Yacimiento Camping Americano, Monte Hermoso, provincia de

Buenos Aires, Argentina; “wackes” inferiores de Zavala *et al.* (1992), Holoceno temprano; 8.990 Ka (Pardiñas, 1999a, 1999b, 2001).

Diagnosis: Tamaño mediano a pequeño; foramen interpremaxilar bien desarrollado o marcadamente reducido; septo premaxilar ancho; raíces del septo premaxilar extremadamente reducidas; bordes mediales de los premaxilares por delante de los forámenes incisivos dirigidos dorso-medialmente y aplicados contra las raíces del septo premaxilar; forámenes incisivos estrechos; porción facial del lacrimal fuertemente reducida; porción orbital del lacrimal interrumpida por el hueso frontal; fisura esfenopalatina posterior no expandida; bulla auditiva relativamente inflada. Mandíbula de diastema corto y oblicuo; transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta; fondo del alvéolo del dp4 protruyendo notablemente del margen ventral del cuerpo mandibular; límite posterior del proceso mentoniano sobrepasa el alvéolo del dp4; cresta masetéica ascendente; apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar dirigida lateralmente. Porción extra-alveolar de los incisivos corta.

Descripción: *Ctenomys* sp. nov. C es una especie de tamaño mediano a chico (Tabla A11 en Apéndice 25). El cráneo tiene aspecto similar al de *C. australis* pero se diferencia en su tamaño, más pequeño y comparable con el de *C. talarum* (ver Figura 73 y 75 en el capítulo de Resultados). En la descripción se hace una comparación detallada con todas las especies analizadas en esta tesis y principalmente con *C. talarum*, todos los integrantes del grupo *mendocinus* y con *Ctenomys* sp. “Monte” (especie aún no descripta = *Ctenomys* sp. nov.; De Santi *et al.*, 2018), especies con las cuales fue relacionada filogenéticamente (De Santi *et al.*, 2018, 2021; Verzi *et al.*, 2021). *Ctenomys* sp. “Monte” distribuida actualmente en la zona de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires), convive con *Ctenomys australis* y *Ctenomys talarum*, en condición de parapatría, muy próxima al yacimiento Camping Americano (De Santi *et al.*, 2018).

CRANEO.- Región rostral.- El rostro es angosto. El foramen interpremaxilar está bien desarrollado y es alargado ántero-posteriormente en algunos ejemplares (MMH 97.11.8, MMH 86.3.2, MMH 89.12.5, MMH 89.2.7, MMH 90.2.13, MMH 90.2.14, MMH 88.2.5, MMH 92.11.8, MMH 92.11.11, MMH 94.12.2, MMH 94.12.3, MMH 94.12.6, MMH 95.11.4, MMH 95.11.5, MMH 95.11.8, MMH 96.12.11, MMH 98.10.2, MMH 98.10.3, MMH 99.10.11) o marcadamente reducido en otros (MMH 86.3.3, MMH 89.12.4, MMH MH6, MMH MH3, MMH MH1, MMH 86.3, MMH 84.2.2, MMH 89.2.5, MMH MH5, MMH 89.12.8, MMH 91.9.5, MMH 92.11.18, MMH 94.12.5, MMH 96.12.5, MMH 97.11.4, MMH 98.10.8, MMH 99.10.4). Este rasgo se

diferencia de lo que se observa en *C. talarum* en la cual el foramen interpremaxilar siempre está muy desarrollado, pero es de forma redondeada. El foramen interpremaxilar, al igual que *C. tandilensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, y los representantes vivientes, se ubica próximo a los forámenes incisivos (Figuras 49 y 51). Las raíces del septo premaxilar están extremadamente reducidas y los bordes mediales anteriores a los forámenes incisivos se dirigen dorso-medialmente y se aplican contra el septo premaxilar; este carácter es exclusivo de esta especie y de *Ctenomys* sp. “Monte” (Figura 51). El septo premaxilar es ancho como en *Ctenomys* sp. “Monte”. Los forámenes incisivos son estrechos ya que están parcialmente obliterados por el desarrollo del septo premaxilar y por la extensión medial de los bordes laterales del premaxilar. En las restantes especies vivientes (principalmente en *C. talarum* y las especies del grupo *mendocinus*) el septo es más angosto y los forámenes incisivos son relativamente más amplios. La fosa masetéica rostral, poco profunda, sobrepasa cranealmente a la sutura premaxilo-maxilar. Los nasales son rectos y están levemente elevados (abovedados) con respecto a los premaxilares.

Región cigomática.- La porción ventral de la raíz cigomática anterior tiene una orientación oblicua como en *C. thomasi*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *Ctenomys* sp. nov. B y en las vivientes *Ctenomys* sp. “Monte” y el resto de los integrantes del grupo *mendocinus*; y sub-horizontal en *C. chapalmalensis*, *C. latidens*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y la viviente *C. talarum*. La sutura yugal-maxilar no alcanza el margen anterior de la barra anteorbitaria. El arco cigomático presenta una cresta masetéica del yugal marcada. La expansión orbitaria del maxilar está desarrollada pero no alcanza al proceso yugal inferior. El arco cigomático es bajo dorso-ventralmente, porque la apófisis paraorbitaria y el proceso yugal inferior están poco desarrollados; característica compartida principalmente con *Ctenomys* sp. “Monte” y las especies de los grupos *mendocinus* y *magellanicus*. Contrariamente, *Ctenomys talarum* presenta las mismas estructuras más desarrolladas y el arco cigomático es más alto. Ambas estructuras se ubican al mismo nivel, como también se observa en *C. subassentiens* y *C. viarapaensis*. El proceso cigomático del escamoso es pequeño, ubicándose lejos de la apófisis paraorbitaria. El lacrimal está extremadamente reducido (Figura 50), tanto en su porción facial, como se observa en las especies extintas *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y la viviente *C. australis*, como la porción orbital; ésta última está restringida a la porción dorsal del canal nasolacrimal por la interrupción del hueso frontal. Este último carácter solo está presente en esta especie y en *Ctenomys* sp. “Monte”.

Región palatal.- Las crestas del paladar por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (o margen medial de las fosas maxilares) se encuentran escasamente marcadas como en *C. chapalmalensis*,

C. rusconii, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. thomasi* y *Ctenomys* sp. nov. B. El foramen palatino mayor se ubica a nivel del M1 como en el resto de las especies del género, a excepción de *C. chapalmalensis*, *C. thomasi*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A y *Ctenomys* sp. nov. B en las que se ubica al nivel del límite DP4–M1. El límite anterior de la fosa mesopterigoidea se encuentra al nivel del M2 (Figura 50).

Región orbital.– El canal nasolacrimal es corto porque el foramen lacrimal se ubica en una posición alta en la órbita, carácter compartido con las especies extintas *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes integrantes de los grupos *mendocinus* (+ *eastern*), *talarum*, *tucumanus*, *opimus* y *boliviensis*. El remanente de la fisura esfenopalatina posterior y el foramen etmoideo abren juntos dentro de una depresión en la región orbital (Figura 51) al igual que en *Ctenomys* sp. “Monte” y los integrantes del grupo *mendocinus*. En *C. talarum*, en cambio, el foramen etmoideo abre en el frontal, por afuera de la depresión, separado del relicto de la fisura esfenopalatina posterior. El margen ántero-dorsal del alvéolo del M1 está cubierto por la lámina maxilar al igual que en *Ctenomys* sp. “Monte”, los integrantes del grupo *mendocinus*, grupo *talarum*, y algunas especies de los grupos *frater*, *boliviensis*, *tucumanus* y *torquatus*. Además, dentro de las especies extintas las que comparten este carácter son *C. subassentiens* y *Ctenomys* sp. nov. A. La fosa orbitotemporal es poco profunda. El proceso postorbital está poco desarrollado y se restringe a la región posterior del frontal.

Región basicraneana.– Los forámenes masticatorio y buccinador se separan por una barra ósea, que en algunos casos puede perderse, aunque esta zona es muy variable. El puente aliesfenoidal se origina posterior al pterigoides. Tanto el palatino como el pterigoides toman contacto con la bulla auditiva. Este último carácter es compartido con *Ctenomys* sp. “Monte” y las especies de los grupos *mendocinus* (+ *eastern*), *torquatus*, *tucumanus*, *magellanicus*, *boliviensis* (excepto *C. steinbachi* y *C. boliviensis*), *leucodon* (excepto *C. leucodon*), *talarum* (excepto *C. talarum*); pero no con las extintas *C. chapalmalensis*, *C. kraglievichi*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. opimus*, *C. fulvus* (grupo *opimus*), *C. stenibachi*, *C. boliviensis* (grupo *boliviensis*), *C. leucodon* (grupo *leucodon*), *C. talarum* (grupo *talarum*) y *C. sociabilis*, las cuales presentan solamente el pterigoides haciendo contacto con la bulla auditiva. Existe un contacto ancho entre el margen anterior y medial de la bulla auditiva y el basiesfenoidal (Figura 50), como en *C. chapalmalensis*, *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. B, algunos ejemplares de *C. kraglievichi* y en las vivientes *Ctenomys* sp. “Monte” y los integrantes del grupo *mendocinus* (+ *eastern*), *opimus*, *magellanicus*, *torquatus* y *talarum*. La pared

anterior del meato acústico externo es poco cóncava, similar a *C. chapalmalensis*, *C. latidens*, *Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes *Ctenomys* sp. “Monte” y las especies del grupo *mendocinus*. En *C. talarum* la pared anterior del meato acústico externo es marcadamente cóncava. La bulla auditiva está relativamente inflada, es muy tabicada y exhibe la región posterior del cráneo de aspecto globoso, carácter compartido con *Ctenomys* sp. “Monte” y con todas las especies representantes del grupo *mendocinus*. Contrariamente, en *C. talarum* la bulla auditiva es menos inflada, menos tabicada y de aspecto piriforme.

Bóveda craneana.- El techo craneano es levemente curvo (Figura 50). Las fosas temporales están pobremente diferenciadas. El receso epitimpánico es pequeño como en *C. latidens* y las especies vivientes. La apófisis mastoidea es corta y no alcanza el margen ventral del meato acústico externo, al igual que en *C. chapalmalensis*, *Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes *Ctenomys* sp. “Monte” y los integrantes de los grupos *opimus*, *boliviensis* (únicamente *C. boliviensis* y *C. dorsalis*), *magellanicus*, *tucumanus* (excepto *C. juris* y *C. pilarensis*), *torquatus* (excepto *C. torquatus*, *C. minutus* y *C. perrensi*), *talarum* y *mendocinus* (+ *eastern*). La región posglenoidea es amplia como en *Ctenomys* sp. “Monte” y las especies del grupo *mendocinus*. En *Ctenomys talarum* esta zona es más estrecha.

Región occipital.- La cresta lambdoidea está ligeramente marcada. La cresta occipital no se diferencia o lo hace ligeramente. El proceso paraoccipital se extiende mayormente en dirección lateral dejando poco espacio de bulla auditiva expuesta dorsal al proceso. Este pocas veces desarrolla una punta posterior, como si ocurre en *C. talarum*. Esta región es alta y globosa, principalmente por el gran desarrollo de la bulla auditiva (Figura 50).

MANDIBULA.- La mandíbula es pequeña (Tabla A11 en Apéndice 25), con sus características bien marcadas y similares a la mayoría de las especies vivientes del género. El diastema mandibular es corto y oblicuo como en las especies vivientes. La transición entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4 es abrupta, formando un ángulo de 90° aproximadamente (Figura 51) como en las especies extintas *C. bonariensis*, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. cotocaensis*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y las especies vivientes. La muesca masetérica es pequeña y poco profunda. El proceso coronoides es bajo, alcanzando o por debajo del nivel del cóndilo. El fondo del alvéolo del dp4 y del m1 sobresalen notablemente en el margen inferior del cuerpo mandibular, como ocurre en *Ctenomys* sp. “Monte” y a diferencia de lo que se observa en *C. talarum*. El margen posterior del proceso mentoniano sobrepasa el alvéolo del dp4, como en las especies extintas *C. thomasi*, *C.*

kraglievichi, *C. latidens*, *C. subassentiens*, *C. viarapaensis*, *C. tandilensis*, *C. bonariensis*, *C. orthognathus*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B y en las vivientes. El proceso mentoniano está desarrollado y se observa en vista lateral, como en las especies *C. bonariensis*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. orthognathus*, *C. tandilensis* y *Ctenomys* sp. nov. B. La cresta masetéica presenta la porción posterior ascendente (Figura 51), carácter compartido con las especies vivientes y con las especies extintas *C. tandilensis* y *C. subassentiens*. La cresta mandibular se diferencia y separa una porción dorsal profunda de la cresta masetéica y una porción ventral menos profunda. El foramen mandibular se ubica lejos del cóndilo, porque la base del incisivo tiene una inserción poco profunda. La apófisis ventro-lateral del proceso postcondilar es pequeña y está dirigida lateralmente. La escotadura sigmoidea inferior es marcadamente profunda, similar a lo que se observa en *Ctenomys* sp. “Monte”. Esta especie presenta una mandíbula marcadamente histricognata, como ocurre en las especies vivientes.

DIENTES.- Los DP4–M3/dp4–m3 carecen de cemento, como en *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. ameghinoi*, *C. orthognathus* y *Ctenomys* sp. nov. B; contrariamente a lo que se observa en otras especies extintas que si poseen cemento (*C. uquiensis*, *C. chapalmalensis*, *C. rusconii*, *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. tandilensis*, *C. viarapaensis* y *Ctenomys* sp. nov. A). Los lóbulos del dp4 son del mismo tamaño (Figura 51); este rasgo también fue observado en *C. latidens*, *C. kraglievichi*, *C. orthognathus*, *C. subassentiens*, *C. subquadratus*, *C. viarapaensis*, *C. rusconii*, *Ctenomys* sp. nov. A, *Ctenomys* sp. nov. B, y las especies vivientes. Los molares inferiores muestran un ángulo lingual muy marcado (ángulo lingual del m1 = 120° [111°–129°]; (Tabla A11 en Apéndice 25) semejante a los ángulos linguales de *C. thomasi* y *C. rusconii*. Los incisivos superiores carecen de surcos, confluyen hacia la línea media anteriormente (Figura 50) y la porción extra-alveolar es pequeña. Esta especie es levemente procumbente (ángulo de Thomas = 102° [98°–106°]; (Tabla A11 en Apéndice 25), ligeramente más procumbente que *Ctenomys* sp. “Monte” (ángulo de Thomas = 95° [85°–102°]; (Tabla A11 en Apéndice 25) y similar con respecto a *C. talarum* (ángulo de Thomas = 100° [92°–105°]; (Tabla A11 en Apéndice 25).



Figura 49. *Ctenomys* sp. nov. C MMH 97.11.8 (Holotipo). A-D, Cráneo; A, vista ventral; B, vista lateral del lado izquierdo; C, vista dorsal; D, vista lateral del lado derecho.

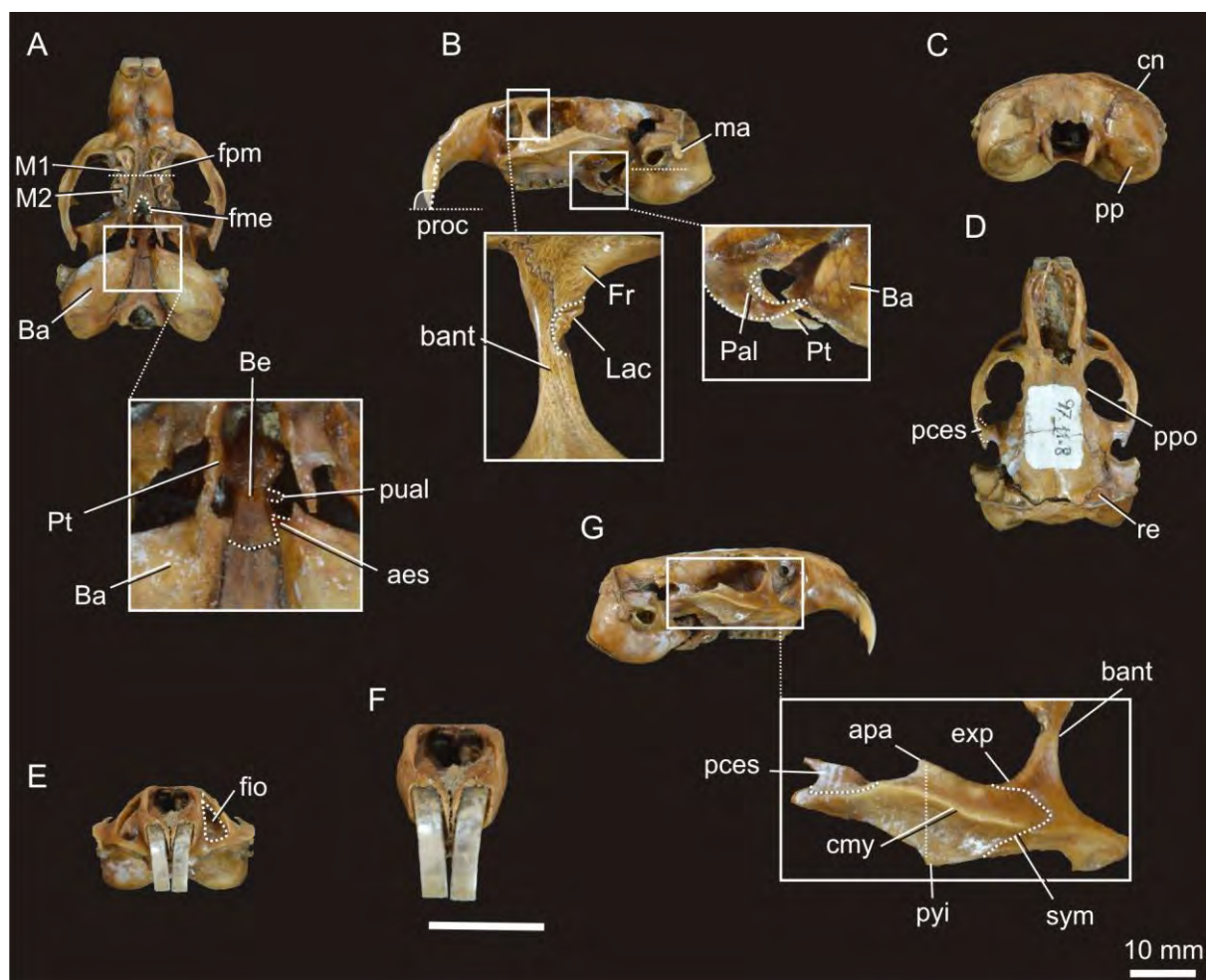


Figura 50. *Ctenomys* sp. nov. C. A-G, Cráneo MMH 97.11.8 (holotipo); A, vista ventral y detalle de la región basicraneana; B, vista lateral izquierda y detalle de la barra anteorbitaria y región basicraneana; C, vista occipital; D, vista dorsal; E, vista anterior; F, vista anterior de los incisivos (escala 10 mm); G, vista lateral derecha y detalle del arco cigomático. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

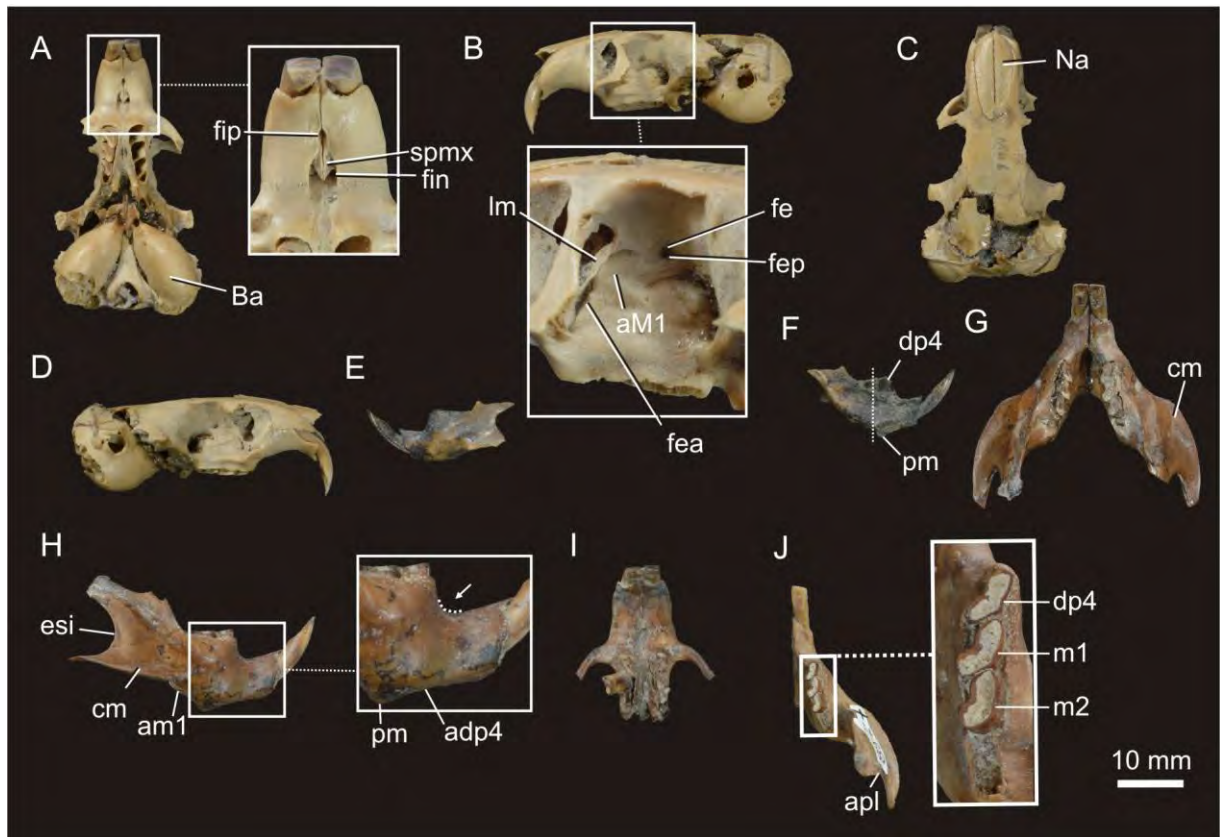


Figura 51. *Ctenomys* sp. nov. C. A-F, Cráneo y hemimandíbula izquierda MMH MH6; A, vista ventral del cráneo y detalle del rostro; B, vista lateral del lado izquierdo y detalle de la región orbital; C, vista dorsal del cráneo; D, vista lateral del lado derecho; E, vista lateral de la hemimandíbula; F, vista medial de la hemimandíbula. G-I, Rostro y mandíbula MMH MH3; G, vista dorsal de la mandíbula; H, vista lateral de la mandíbula del lado derecho y detalle del diastema; I, vista ventral del rostro. J, hemimandíbula derecha MMH 89.2.7; J, vista dorsal y detalle de la serie dentaria.

Comentarios: Los restos de esta especie, registrados desde al menos el Holoceno temprano (Massoia, 1988; Pardiñas, 2001; De Santi *et al.*, 2018), fueron hallados en las unidades informalmente denominadas “wackes” inferiores del yacimiento Camping Americano ubicado en la localidad de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires, Argentina; Figura 54; Zavala *et al.*, 1992; Pardiñas, 2001). Estos niveles se ubican por debajo de los sedimentos portadores de icnitas humanas en el sitio arqueológico Monte Hermoso I (Bayón y Politis, 1994, 1996; Politis y Bayón, 1995).

Estos materiales fueron hallados por Vicente J. Di Martino, exdirector del Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino” de Monte Hermoso, quien, durante 1984 y 1985, colectó numerosos restos de mamíferos en un yacimiento que posteriormente fue nominado Camping Americano (Massoia, 1988; Pardiñas, 2001). El primero en tratar los materiales colectados por Di

Martino fue Massoia (1988), quien estudió una muestra de restos de mamíferos procedentes de los sedimentos por debajo de los niveles con icnitas humanas (Bayón y Politis, 1996; Pardiñas, 2001). Este autor identificó 166 fragmentos cráneo-mandibulares que asignó tentativamente a *Ctenomys talarum* ssp., aunque no brindó el número de colección de los materiales estudiados y solo graficó 4 de los restos que no pudieron ser relacionados a alguno de los materiales tratados en esta tesis (ver figura 1 de Massoia, 1988). Pardiñas (2001) estudió una sub-muestra de los materiales colectados por Di Martino en los sedimentos Holocénicos dentro de la cual asignó los distintos materiales provisoriamente a *Ctenomys* cf. *C. australis*, *Ctenomys* cf. *C. talarum*, *Ctenomys talarum* y *Ctenomys* sp.

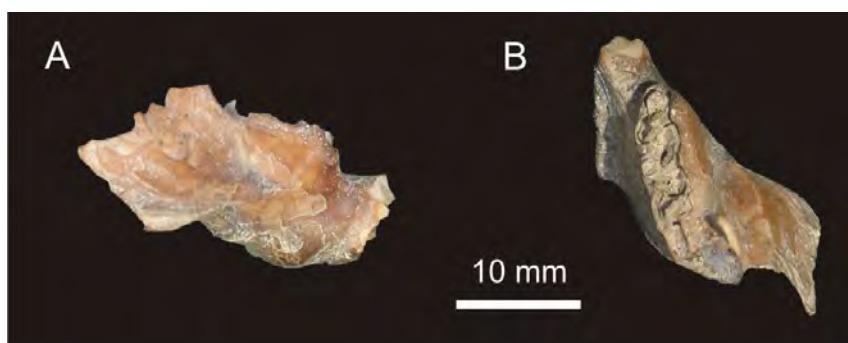


Figura 52. *Ctenomys australis*. A-B, Hemimandíbula derecha MMH MH2, A, vista lateral; B, vista dorsal.

Posteriormente, durante 1999, Diego H. Verzi al detectar un cráneo de *Ctenomys* en la colección de Mastozoología del Museo de La Plata colectado en Monte Hermoso y que no correspondía ni a *C. talarum*, ni a *C. australis*, realizó campañas para coleccionar ejemplares en la costa de Monte Hermoso. Se realizaron transectas perpendiculares a la costa atravesando la zona costera de dunas vivas, una franja intermedia de médanos fijos y la zona con horizonte de humus (comunicación personal de Diego H. Verzi y Eduardo Etcheverry). Verzi (inédito) detectó la existencia de una tercera especie no descripta que habita una zona de la costa intermedia entre *C. talarum* y *C. australis*, esta fue reconocida informalmente como *Ctenomys* “monte”, y que esta misma especie ya se registraba desde el Holoceno en los yacimientos mencionados previamente. Esta hipótesis fue testada en esta tesis, analizando los abundantes materiales colectados por Di Martino (algunos inéditos), los tratados previamente por Pardiñas (2001), junto a los ejemplares colectados por Verzi D.H. y Etcheverry E. entre otros, lo que permitió identificar una nueva especie entre las previamente reconocidas para el área de Monte Hermoso, presente tanto en los sedimentos holocénicos, como en la actualidad (De Santi *et al.* 2018; esta tesis).

Parte de los materiales analizados por Pardiñas (2001; MMH 85.1.2, MMH 86.3.1, MMH 88.2.2, MMH 88.2.3, MMH 88.2.6, MMH 90.1.6, MMH 90.1.8, MMH 90.1.9; Apéndice 2) junto a materiales inéditos incluidos en esta tesis, cedidos a Diego H. Verzi por gentileza de Vicente Di Martino (Diego H. Verzi comunicación personal): MMH 5/84, MMH 89.12.6, MMH 91.9.6, MMH 91.9.7, MMH 91.9.9, MMH 92.11.9, MMH 92.11.16, MMH 93.11.6, MMH 93.11.7, MMH 93.11.11, MMH 94.12.4, MMH 95.11.3, MMH 95.11.7, MMH 96.12.3, MMH 96.12.7, MMH 96.12.9, MMH 96.12.12, MMH 97.9.5, MMH 97.11.5, MMH 97.11.7, MMH 98.10.1, MMH 98.10.6, MMH 98.10.7, MMH 98.12.3, MMH 99.10.1, MMH 99.10.3, MMH 99.10.5, MMH 99.10.8 (Figura 53; Apéndice 2) son identificados aquí como *Ctenomys talarum*, por compartir con esta especie viviente el siguiente conjunto de caracteres (Justo *et al.*, 2003; Quintana, 2004; ver Figura 53): tamaño similar (Tabla A11 en Apéndice 25); foramen interpremaxilar siempre presente y de forma redondeada (Justo *et al.*, 2003; Quintana, 2004); septo premaxilar estrecho; forámenes incisivos amplios (Quintana, 2004); nasales estrechos (Quintana, 2004); porción ventral de la raíz cigomática anterior sub-horizontal; arco cigomático alto, por el desarrollo de la apófisis paraorbitaria y el proceso yugal inferior (Quintana, 2004); lacrimal desarrollado; foramen etmoideo abre en la pared de la órbita, alejado del foramen esfenopalatino posterior; palatino sin contacto con la bulla auditiva; interparietal presente (Quintana, 2004); pared anterior del meato acústico externo marcadamente cóncava; bulla auditiva relativamente poco inflada (Quintana, 2004) y poco tabicada; región occipital de menor ancho que la región cigomática (Justo *et al.*, 2003; Quintana, 2004); región posglenoidea estrecha; proceso paraoccipital desarrollado, formando posteriormente una protuberancia; fondo del alvéolo del dp4 y m1 pobremente desarrollados; incisivos ligeramente procumbentes (ángulo de Thomas = 106° en materiales fósiles y ángulo de Thomas = 100° en ejemplares de *Ctenomys talarum* vivientes).

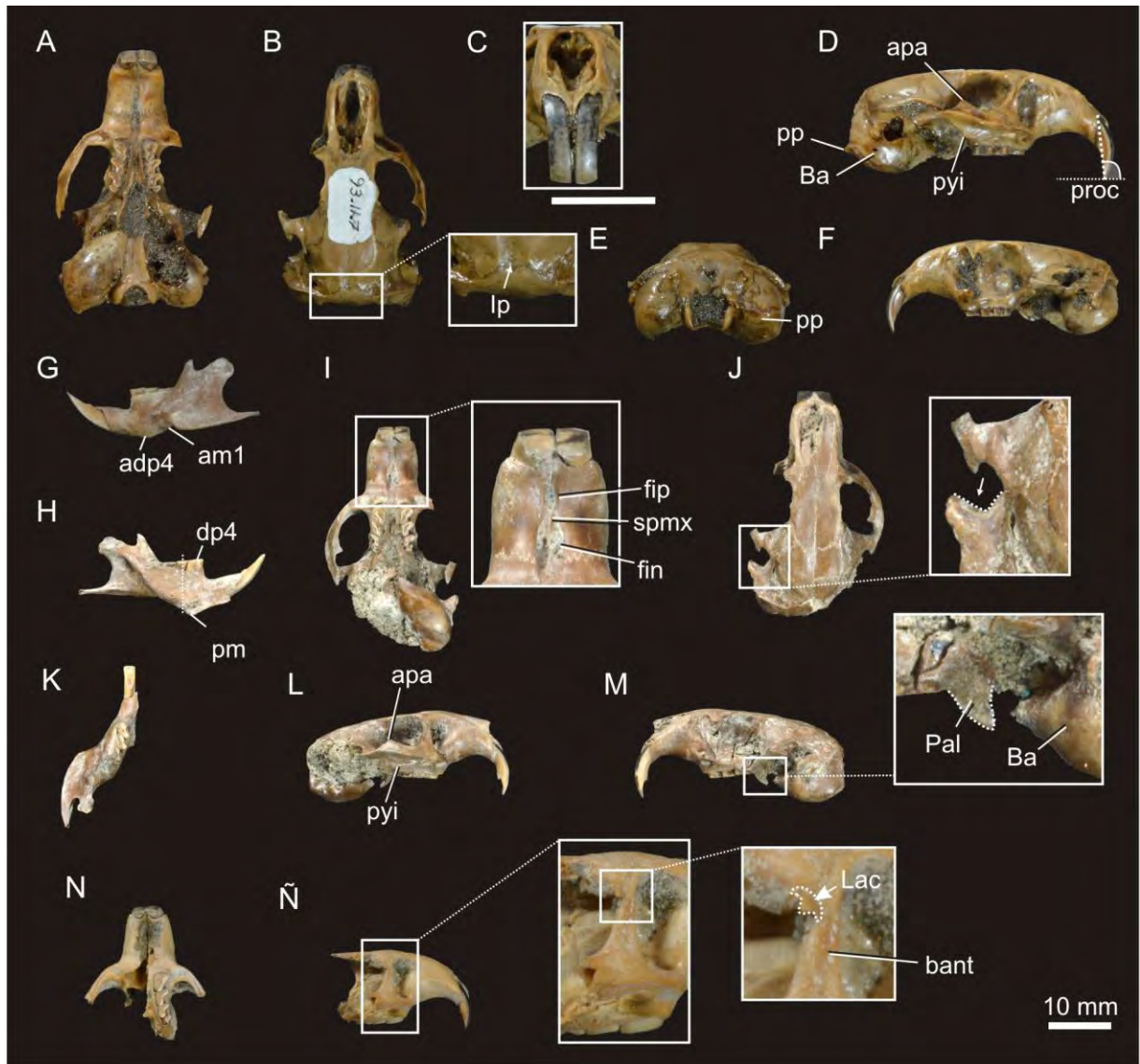


Figura 53. *Ctenomys talarum*. A-F, Cráneo MMH 93.11.7; A, vista ventral; B, vista dorsal y detalle de la bóveda craneana; C, vista anterior de los incisivos superiores (escala 10 mm); D, vista lateral derecha; E, vista occipital; F, vista lateral izquierda. G-M, Cráneo y hemimandíbula izquierda MMH 88.2.6; G, vista lateral y H, vista medial de la hemimandíbula; I, vista ventral del cráneo y detalle del rostro; J, vista dorsal del cráneo y detalle de la bóveda craneana; K, vista dorsal de la hemimandíbula; L, vista lateral derecha del cráneo; M, Vista lateral izquierda del cráneo y detalle de la región basicraneana. N-Ñ, Cráneo MMH 90.1.8; N, vista ventral; Ñ, vista lateral derecha y detalle de la barra anteorbitaria. Detalle de las abreviaturas en Materiales y Métodos.

Por otro lado, el estudio de materiales inéditos, cedidos a Diego H. Verzi por gentileza de Vicente Di Martino (Diego H. Verzi comunicación personal): MMH 97.11.8 (holotipo), MMH 3.85, MMH 86.3.2, MMH 86.3.3, MMH 89.12.4, MMH 89.12.5, MMH 89.12.7, MMH 89.12.8, MMH 90.1.10, MMH 91.9.5, MMH 91.9.8, MMH 91.9.10, MMH 92.11.8, MMH 92.11.11, MMH

92.11.18, MMH 92.11.19, MMH 93.11.4, MMH 93.11.5, MMH 94.12.2, MMH 94.12.3, MMH 94.12.5, MMH 94.12.6, MMH 95.11.2, MMH 95.11.4, MMH 95.11.5, MMH 95.11.8, MMH 96.12.5, MMH 96.12.8, MMH 96.12.10, MMH 96.12.11, MMH 97.9.2, MMH 97.9.3, MMH 97.9.6, MMH 97.11.4, MMH 98.10.2, MMH 98.10.3, MMH 98.10.4, MMH 98.10.5, MMH 98.10.8, MMH 98.12.1, MMH 98.12.2, MMH 98.12.4, MMH 99.10.4, MMH 99.10.6, MMH 99.10.7, MMH 99.10.10, MMH 99.10.11, MMH MH1, MMH MH3, MMH MH5, MMH MH6 y otros previamente tratados por Pardiñas (2001) e identificados por este autor como *Ctenomys* cf. *C. talarum* (MMH 84.2.2, MMH 86.3, MMH 86.3.4, MMH 88.2.4, MMH 88.2.5, MMH 89.2.5, MMH 89.2.7, MMH 89.12.2, MMH 90.1.5; MMH 90.2.1, MMH 90.2.13) y *Ctenomys* sp. (MMH 90.2.14; ver Figuras 49, 50 y 51 y Apéndice 2) permitió testear la hipótesis planteada por Diego H. Verzi y definir una nueva especie (previamente reconocida como *Ctenomys* “monte”) entre las previamente reportadas para el yacimiento Camping Americano, que fue denominada temporalmente *Ctenomys* sp. C por Verzi *et al.* (2021) y De Santi *et al.* (2021) y es tratada aquí como *Ctenomys* sp. nov. C. Los caracteres morfológicos que permitieron identificar esta nueva entidad específica se detallan en la descripción (ver arriba).

Los resultados obtenidos en esta tesis a partir del estudio morfo-geométrico de los materiales del yacimiento refuerzan la hipótesis de la presencia de una nueva especie (*Ctenomys* sp. nov. C) en el área de Monte Hermoso. En el análisis de cráneo consenso, *Ctenomys* sp. nov. C se dispone junto a *C. australis* por presentar cráneo de diastema más corto y forámenes del rostro más pequeños, se separaron de *Ctenomys talarum* principalmente sobre el CP2, ubicándose en los valores positivos de este eje (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados). Pese a las semejanzas de forma observada entre *Ctenomys* sp. nov. C y *C. australis*, hubo una clara diferencia en el tamaño de cada una de ellas (ver Figura 73 en el capítulo de Resultados). En el estudio de la mandíbula, *Ctenomys* sp. nov. C se posicionó sobre los valores negativos de ambos CP, separándose notablemente de *Ctenomys australis* y *Ctenomys talarum* por la morfología del diastema (ver Figura 74 en el capítulo de Resultados). En este análisis y como se mencionó previamente, *Ctenomys* sp. nov. C mostró un tamaño mandibular semejante al de *C. talarum* y claramente diferenciable de *C. australis* (ver Figura 75 en el capítulo de Resultados).

Se han hallado numerosos restos fósiles de estas tres especies (*C. talarum*, *C. australis* y *Ctenomys* sp. nov. C) en los mismos niveles del yacimiento Camping Americano (De Santi *et al.*, 2018), lo que fue atribuido a razones tafonómicas (e.g. egagrópilas de aves rapaces), eto-ecológicas

(e.g. muerte natural y enterramiento de la madriguera), o a cambios locales diacrónicos de distribución ocurridos durante lapsos breves (Massoia, 1988; Pardiñas, 2001; De Santi *et al.*, 2018).

Unos pocos materiales (MMH 91.9.4, 92.11.10, 92.11.13, 94.12.8, 95.12.1, 95.12.3; Apéndice 2), aunque mostraron tamaños similares (Tabla A11 en Apéndice 25), fueron identificados a nivel genérico ya que son restos muy fragmentarios y no presentan caracteres diagnósticos para poder diferenciarlos específicamente.

Por lo tanto, actualmente en el área de Monte Hermoso se encuentra una especie nueva aún no descripta (reconocida informalmente por Diego H. Verzi desde 1999 como *Ctenomys* “Monte” e.g. Morgan, 2009; Morgan y Verzi, 2006, 2011; Morgan *et al.* 2017) y que conviven en condición de parapatría con *C. australis* y *C. talarum* (De Santi *et al.* 2018). La nueva especie ocurre en la franja intermedia de médanos fijos, parcialmente vegetados (Comunicación personal Diego H. Verzi; franja tercera de Contreras y Reig, 1965), entre la zona costera de médanos móviles donde se encuentra *C. australis* y la zona más interna de suelos más compactos, húmedos y vegetados (franja segunda de Contreras y Reig, 1965) donde ocurre *C. talarum*. Los ejemplares de *Ctenomys* sp. “Monte” pueden ser confundidos fácilmente con los de *Ctenomys talarum* por su tamaño similar y cercanía de su distribución, pero los caracteres morfológicos cráneo-mandibulares de *Ctenomys* sp. “Monte” lo diferencian claramente (De Santi *et al.*, 2018; Ver Descripción de *Ctenomys* sp. nov. C).

A partir de análisis filogenéticos, con datos morfológicos y datos moleculares de *Ctenomys* sp. nov. C (= †*Ctenomys* sp. nov.; De Santi *et al.* 2018) y la especie inédita viviente *Ctenomys* sp. “Monte”, fueron reconocidas como especies hermanas e incluidas como clado hermano de *C. australis* dentro del grupo informalmente reconocido como “*mendocinus*” (De Santi *et al.*, 2018). En estudios posteriores *Ctenomys* sp. nov. C y *Ctenomys* sp. “Monte”, por sus indudables similitudes morfológicas cráneo-mandibulares, fueron tratadas como una misma entidad específica por Verzi *et al.* (2021) y De Santi *et al.* (2021) bajo el nombre común de *Ctenomys* sp. C. *Ctenomys* sp. nov. C y *Ctenomys* sp. “Monte” comparten el siguiente conjunto de caracteres: tamaño similar (Tabla A11 en Apéndice 25; ver figura 73 y 75 en el capítulo de Resultados); desarrollo variable del foramen interpremaxilar, estando marcadamente desarrollado en algunos ejemplares o reducido en otros; septo premaxilar ancho; raíces del septo premaxilar extremadamente reducidas; bordes mediales del premaxilar anteriores a los forámenes incisivos, dirigidos dorso-medialmente y aplicados contra las raíces del septo premaxilar; porción ventral de la raíz cigomática anterior oblicua; arco cigomático bajo, debido a que la apófisis paraorbitaria y el proceso yugal inferior

están poco desarrollados; porción facial y orbital del lacrimal extremadamente reducidas; foramen etmoideo abre junto al foramen esfenopalatino posterior en una depresión de la pared de la órbita; palatino y pterigoides toman contacto con el extremo anterior de la bulla auditiva; pared anterior del meato acústico externo levemente cóncava; bulla auditiva muy inflada y tabicada; región posglenoidea amplia; proceso paraoccipital poco desarrollado y no formando una saliencia posterior; fondo del alvéolo del dp4 y m1 protruyendo notablemente del cuerpo mandibular. La especie viviente fue estudiada y comparada en esta tesis exclusivamente a través de sus caracteres morfológicos y dentarios.

Además, los resultados de MG de cráneo refuerzan también la fuerte similitud entre estas dos especies (ver Figura 72 en el capítulo de Resultados), sin embargo, los resultados de MG de mandíbula no mostraron una morfología compartida (ver Figura 74 en el capítulo de Resultados).

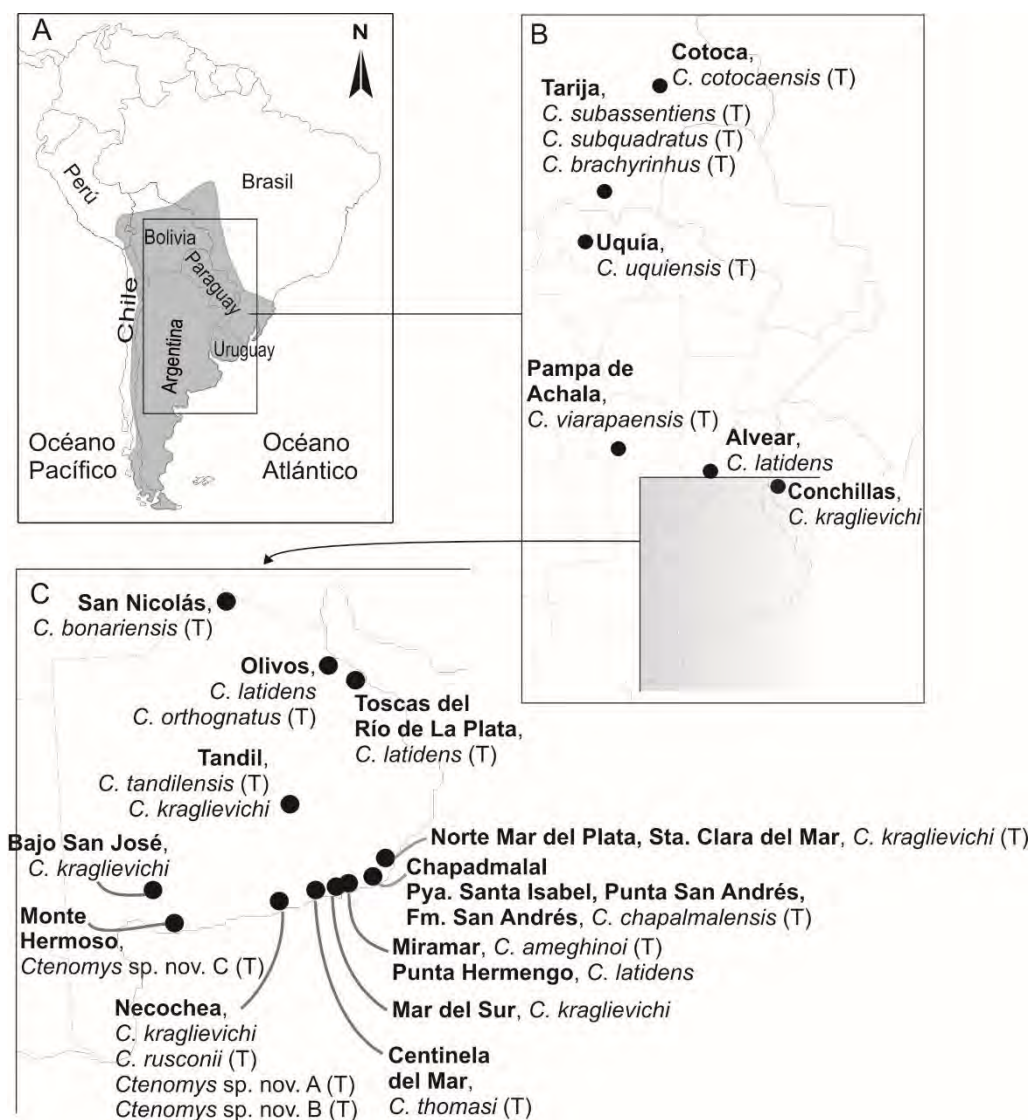


Figura 54. Distribución geográfica de las especies extintas de *Ctenomys* aceptadas como válidas. La T indica la localidad donde fue recuperado el material asignado como tipo. Pya: Playa; Fm: Formación; Sta: Santa.

3.3 Especies originalmente asignadas a *Ctenomys*, excluidas del género

En esta sección se mencionan y comentan brevemente las especies que fueron originalmente asignadas al género *Ctenomys* y que posteriormente fueron excluidas del mismo (Tabla 2).

Tabla 2. Especies originalmente asignadas a *Ctenomys* que fueron posteriormente excluidas. Ordenadas por antigüedad de publicación.

Ctenomys priscus Owen en Pictet 1844

Ctenomys antiicus Owen 1845

Ctenomys formosus Moreno 1888

Ctenomys (P.) *cordubensis* Castellanos 1958

Ctenomys (P.) *brocherense* Cruz *et al.* 2017

Ctenomys priscus Owen en Pictet 1844

1845. *Ctenomys antiicus* Owen: página 36.

Esta especie fue fundada por Owen (1844: 198) sobre un fragmento de hemimandíbula procedente de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires) e ilustrado como *Ctenomys* sp. en la obra de Darwin (1840: 109). Reig (1959: 251) propone la nueva combinación *Actenomys priscus* (Owen en Pictet 1844).

Ctenomys antiicus Owen 1845

Esta especie fue fundada por Owen (1845: 36) sobre el mismo material que la especie anterior transformándose en un sinónimo *junior* de *Ctenomys priscus* (ver Mones, 1994).

Ctenomys formosus Moreno 1888

Esta especie fue fundada por Moreno (1888: 15) sobre la base de restos procedentes del yacimiento de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires). El autor la describe de la siguiente manera “Representado por mandíbulas inferiores que presentan los incisivos más anchos que el *Ctenomys latidens* y las muelas más pequeñas”. Posteriormente, Ameghino (1889: 277) menciona

que pertenece al género *Dicoelophorus* (= *Actenomys*). Moreno no brindó ninguna imagen que permita identificar los restos de mandíbulas a las cuales él hace referencia.

Ctenomys (Paractenomys) cordubensis Castellanos 1958

1958. *Ctenomys (Paractenomys) cordubensis* Castellanos: páginas 224–225, figura 4.

2017. *Ctenomys (Paractenomys) brocherense* Cruz *et al.*: página 4.

Un fragmento de rostro (MUFyCA 766; Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino) proveniente del Valle de Los Reartes en Córdoba, fue asignado a *Ctenomys (Paractenomys) cordubensis* por Castellanos (1956: 37) sin brindar una descripción, por lo que es considerado un *nomen nudum* (Mones, 1986). Más tarde, Castellanos (1958: 224–225) realiza la descripción y figura el cráneo en vista ventral (ver figura 4 de Castellanos, 1958: 219) del ejemplar tipo del taxón haciéndolo disponible (Mones, 1986). Verzi (2002: 310) indica que este taxón constituye una especie diferente a las conocidas hasta el momento, pero no pertenecería al género *Ctenomys* sino a uno nuevo aún no descrito.

Este registro es referido como el único de Ctenomyidae para depósitos del “Brocherense” (*sensu* Castellanos, 1944, 1958; Cruz, 2011; Cruz *et al.*, 2017).

Ctenomys (Paractenomys) brocherense Cruz *et al.* 2017

Cruz *et al.* (2017: 4) hace referencia al material MUFyCA 766 como *Ctenomys (Paractenomys) brocherense* transformándose así en un sinónimo *junior* de *Ctenomys (Paractenomys) cordubensis* Castellanos 1958.

CAPÍTULO 4: RESULTADOS

4.1 Análisis filogenéticos

4.1.1 Parsimonia

A partir del análisis por parsimonia de la matriz combinada 1 de datos morfológicos y moleculares, que contiene 50 especies vivientes y las especies extintas representadas por los restos cráneo-mandibulares más completos (Ver capítulo Materiales y Métodos), se obtuvieron 6 árboles más parsimoniosos (Figura A12 en Apéndice 22), con 1667 pasos (IC= 0,44 y IR= 0,609) y con soportes de ramas (Bremer, *Bootstrap standard* y *Jackknife*; ver Anexo A.1) bajos en líneas generales (Figuras 55 y 56). En el consenso estricto de los 6 árboles obtenidos en este análisis (Figura 55), el clado *Ctenomys* (grupo *stem* + grupo *crown* de *Ctenomys*; nodo 82 en figura 55) mostró un alto soporte (Figuras 55 y 56) y fue sustentado por 6 sinapomorfías (Figura 57): base de la vaina alveolar del incisivo superior alojada en una cavidad del maxilar, anterior a la vaina alveolar del M1 (carácter 3¹); margen alveolar de la serie molar mandibular no descendiendo anteriormente al alvéolo del dp4 (carácter 15¹); proceso postcondilar con una apófisis lateral en su margen ventral (carácter 18²); fondo del alvéolo del m1 formando una protuberancia marcada en el origen de la cresta masetérica (carácter 20¹); margen posterolingual del lóbulo anterior del DP4 con un borde filoso (carácter 25¹), y m3 con una implantación posterior o posterolateral, dorsal al i1 (carácter 26¹). Las especies †*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*C. thomasi*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B integraron el grupo *stem* de *Ctenomys* (Figura 55; para las sinapomorfías de cada nodo ver Figura 57).

La especie †*Ctenomys* sp. nov. B se ubicó como hermana del grupo *crown* de *Ctenomys* (nodo 87 en figura 55) por compartir el foramen incisivo estrecho, ocupando menos de ¼ del ancho del rostro (carácter 7¹), longitud anteroposterior del foramen incisivo corta (carácter 29¹), y distancia comprendida entre el septo premaxilar y los márgenes mediales del premaxilar corta, ya que las raíces del septo premaxilar están poco desarrolladas (carácter 30¹).

El grupo *crown* de *Ctenomys* (nodo 89 en figura 55) mostró un bajo soporte de Bremer (Figura 55) y fue sustentado por la fisura esfenopalatina vertical delante de la vaina alveolar del M1, con o sin un relicto independiente posterior al M1 (carácter 10³) y el foramen palatino mayor a nivel del M1 (carácter 44¹).

El grupo *frater* (†*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, *C. conoveri*, *C. lewisi*, *C. frater*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*), con valores bajos de soporte de Bremer (nodo 88, Figuras 55 y 56), fue sustentado por 2 sinapomorfías: parte proximal del canal nasolacrimal (“first part” sensu Hill, 1935: 123) bien desarrollada, con recorrido medial y ventral (carácter 35⁰); límite inferior de la apófisis mastoides al mismo nivel o sobrepasando el margen ventral del meato auditivo externo (carácter 52¹). Dentro de este grupo, el clado (*C. conoveri* (*C. lewisi*-*C. frater*-†*C. subassentiens*-†*C. subquadratus*)) estuvo sustentado por: pared medial posterior del canal nasolacrimal cubriendo la porción látero-dorsal del alvéolo del M1 y aplicada sobre esta (carácter 39¹); contacto estrecho o ausente entre el extremo medial anterior de las bullas auditivas y el basiesfenoides (carácter 50¹); apófisis estilares cortas (carácter 51⁰). El clado (*C. lewisi*-*C. frater*-†*C. subassentiens*-†*C. subquadratus*), con altos valores de soporte (Figura 56), estuvo sustentado por la presencia de una concavidad en el techo craneano (carácter 53¹), y por presentar la parte posterior de la cresta maseterica ascendente (carácter 57²).

El clado que involucra al resto de los grupos reconocidos (nodo 93 en figura 55) estuvo justificado por presentar la parte posterior de la cresta maseterica ascendente (carácter 57²), siendo este último un carácter homoplásico ya que se habría originado de manera independiente con respecto al clado anterior.

El grupo *opimus* (*C. opimus*, *C. fulvus*; nodo 92 en Figura 55) estuvo sustentado únicamente por caracteres moleculares y mostró valores medios de soporte (Figura 56).

El siguiente clado, formado por las restantes especies analizadas (nodo 95 en figura 55) estuvo sustentado por la presencia de palatinos y pterigoides tomando contacto con el extremo anterior de la bulla auditiva (carácter 49¹), aunque existen reversiones en algunos de los clados internos [*C. leucodon* (grupo *leucodon*), *C. steinbachi* (grupo *boliviensis*) y *C. talarum* (grupo *talarum*)] (Figura 57).

El clado *C. saltarius*-*C. scagliai* estuvo sustentado exclusivamente por caracteres moleculares y mostró altos valores de soporte (Figura 56).

El clado formado por el grupo *leucodon* junto con el grupo *magellanicus* (nodo 105 en figura 55) fue sustentado por: parte proximal del canal nasolacrimal larga, con recorrido medial y ventral o ántero-ventral, porque el foramen lacrimal está alejado de la porción facial del lacrimal (carácter 35⁰) y espermio de tipo asimétrico (carácter 62¹) (Figura 57).

El grupo *leucodon* (†*C. viarapaensis*, *C. osvaldoreigi*, *C. leucodon*, *C. tuconax*; nodo 104 en la Figura 55) fue sustentado por la sutura maxilo-jugal en el arco cigomático sobrepasando el límite

anterior de la barra anteorbitaria (carácter 42¹), y por el límite inferior del mastoides al mismo nivel o más ventral que el meato auditivo externo (carácter 52¹) (Figura 57). El clado †*C. viarapaensis*-*C. osvaldoreigi* (nodo 106 en figura 55), con valores medios de soporte (Figura 56), estuvo justificado por: el margen medial de los huesos nasales divergentes, delimitando un espacio consistente con la apertura dorsal del foramen interpremaxilar (carácter 27¹); sutura maxilar-palatino marcadamente posterior al foramen palatino mayor (carácter 46¹); segmento posterior de la cresta masetérica subhorizontal (carácter 57¹) (Figura 57). El clado †*C. viarapaensis*-*C. osvaldoreigi* junto a *C. leucodon* y *C. tuconax* formaron una politomía.

El grupo *magellanicus* [*C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. coyhaiquensis* (= *C. sericeus*), *C. fodax*, *C. haigi*, *C. magellanicus*, *C. sericeus*; nodo 108, Figura 55] y sus clados internos fueron sustentados exclusivamente por caracteres moleculares (Figura 57) y arrojaron valores medios a altos de soporte (Figura 56).

El clado que incluye a los grupos *tucumanus*, *boliviensis*, *torquatus*, *talarum* y *mendocinus* (incluyendo el grupo *eastern* sensu Mascheretti *et al.* 2000) (nodo 97 en figura 55) fue soportado por: pared mesial posterior del canal nasolacrimal cubriendo la porción látero-dorsal del alvéolo del M1 (carácter 39¹). Se detectó una reversión con respecto al carácter 39 en *C. flamarioni* (grupo *mendocinus*) (Figura 57).

El grupo *tucumanus* [*C. argentinus*, *C. juris*, *C. latro*, *C. occultus*, *C. pilarensis*, *C. tucumanus*] fue sustentado exclusivamente por caracteres moleculares. El clado (*C. juris* (*C. pilarensis*-*C. latro* (*C. argentinus*-*C. occultus*))) presentó como sinapomorfía la morfología del espermio de tipo asimétrico (carácter 62¹), aunque se identificó una reversión en *C. argentinus* (Figura 57). El clado (*C. pilarensis*-*C. latro* (*C. argentinus*-*C. occultus*)) arrojó altos valores de soporte (Figura 56) y fue sustentado por un número diploide mayor o igual a 40 (carácter 63¹), aunque se identificó una reversión en *C. occultus* (Figura 57). El clado (*C. argentinus*-*C. occultus*) fue sustentado por la porción facial del lacrimal no saliente (carácter 33¹) (Figura 57) y mostró valores medios de soporte (Figura 56).

El grupo *boliviensis* [*C. bicolor*, *C. boliviensis*, *C. dorsalis*, *C. erikacuellarae*, *C. goodfellowi* (= *C. boliviensis*), *C. nattereri*, *C. steinbachi*] fue sustentado únicamente por caracteres moleculares. Dentro de este, el clado (*C. erikacuellarae*-*C. dorsalis*) fue el único justificado por caracteres morfológicos (además de moleculares): porción facial del lacrimal fuertemente reducida (carácter 32¹), y no saliente (carácter 33¹) (Figura 57). El resto de los clados fueron sustentados únicamente por caracteres moleculares.

El clado conformado por los grupos *torquatus*, *talarum* y *mendocinus* (+ *eastern* sensu Mascheretti *et al.* 2000) (nodo 119 en figura 55) fue sustentado por caracteres moleculares y por el número diploide mayor o igual a 40 (carácter 63¹) para el cual no se identificaron reversiones (Figura 57).

El grupo *torquatus* [*C. ibicuiensis*, *C. lami*, *C. minutus*, *C. torquatus*, *C. dorbignyi*, *C. pearsoni*, *C. perrensi*, *C. roigi*] y todos sus clados internos fueron sustentados por caracteres moleculares. Los clados internos (*C. pearsoni* (*C. perrensi* (*C. dorbignyi*-*C. roigi*))) y *C. lami*-*C. minutus* arrojaron altos valores de soporte (Figuras 55 y 56).

El clado que incluye al grupo *talarum* [*C. talarum*, *C. pundti*] o complejo *C. pundti* (ver Tiranti *et al.*, 2005; ver también Carnovale *et al.*, 2021) fue justificado exclusivamente por caracteres moleculares y mostró altos valores de soporte (Figura 56).

El grupo *mendocinus* (+ *eastern*) arrojó valores medios de soporte (Figura 56) y fue sustentado por caracteres moleculares y por el espermio de tipo asimétrico (carácter 62¹) (Figura 57). La especie *C. mendocinus* se ubicó en la base del grupo, como especie hermana de las restantes, las que formaron un clado sustentado por caracteres moleculares. En la base de este clado se observó una politomía formada por las especies *C. “rosendopascuali”*, *C. bergi*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”*, *C. rionegrensis* (*eastern*) y el clado (*C. flamarioni* (*C. azarae* (*C. porteousi* (*C. australis* (*Ctenomys* sp. Monte-†*Ctenomys* sp. nov. C)))). Este último clado fue sustentado exclusivamente por caracteres moleculares. Internamente, el clado (*C. australis* (*Ctenomys* sp. Monte-†*Ctenomys* sp. nov. C)) arrojó altos valores de soporte (Figura 56) y fue sustentado por el siguiente conjunto de caracteres morfológicos: porción facial del lacrimal fuertemente reducida (carácter 32¹); porción facial del lacrimal no saliente (carácter 33¹); parte proximal del canal nasolacrimal dirigida anteriormente (carácter 36¹); parte proximal del canal nasolacrimal con el borde posterior pobremente marcado o ausente (carácter 37¹) (Figura 57). El clado *Ctenomys* sp. Monte-†*Ctenomys* sp. nov. C mostró valores altos de soporte (Figuras 55 y 56) y estuvo justificado por márgenes premaxilares al nivel de la raíz del septo premaxilar convergentes en dirección dorso-medial y aplicados contra las raíces del septo premaxilar (carácter 28²), y porción orbital del lacrimal interrumpida por el frontal (carácter 34¹) (Figura 57).

Las medidas de soporte de ramas fueron en general bajas en todas las estimaciones realizadas. Todas coinciden en la identificación de los nodos mejor sustentados. Analizando los tres métodos de análisis de soporte se observó que el nodo *Ctenomys* (nodo 82 en figura 55) presenta valores altos. En *Bootstrap* y *Jackknife* no se recuperó la separación entre el grupo *stem* y *crown* de

Ctenomys como sí sucede en el soporte de Bremer. A pesar de que algunos clados son recuperados en los tres métodos (ver Figuras 55 y 56), muchos de los clados recuperados con el soporte de Bremer se colapsan en una politomía en los métodos *Bootstrap* y *Jackknife* (ver Figura 56).

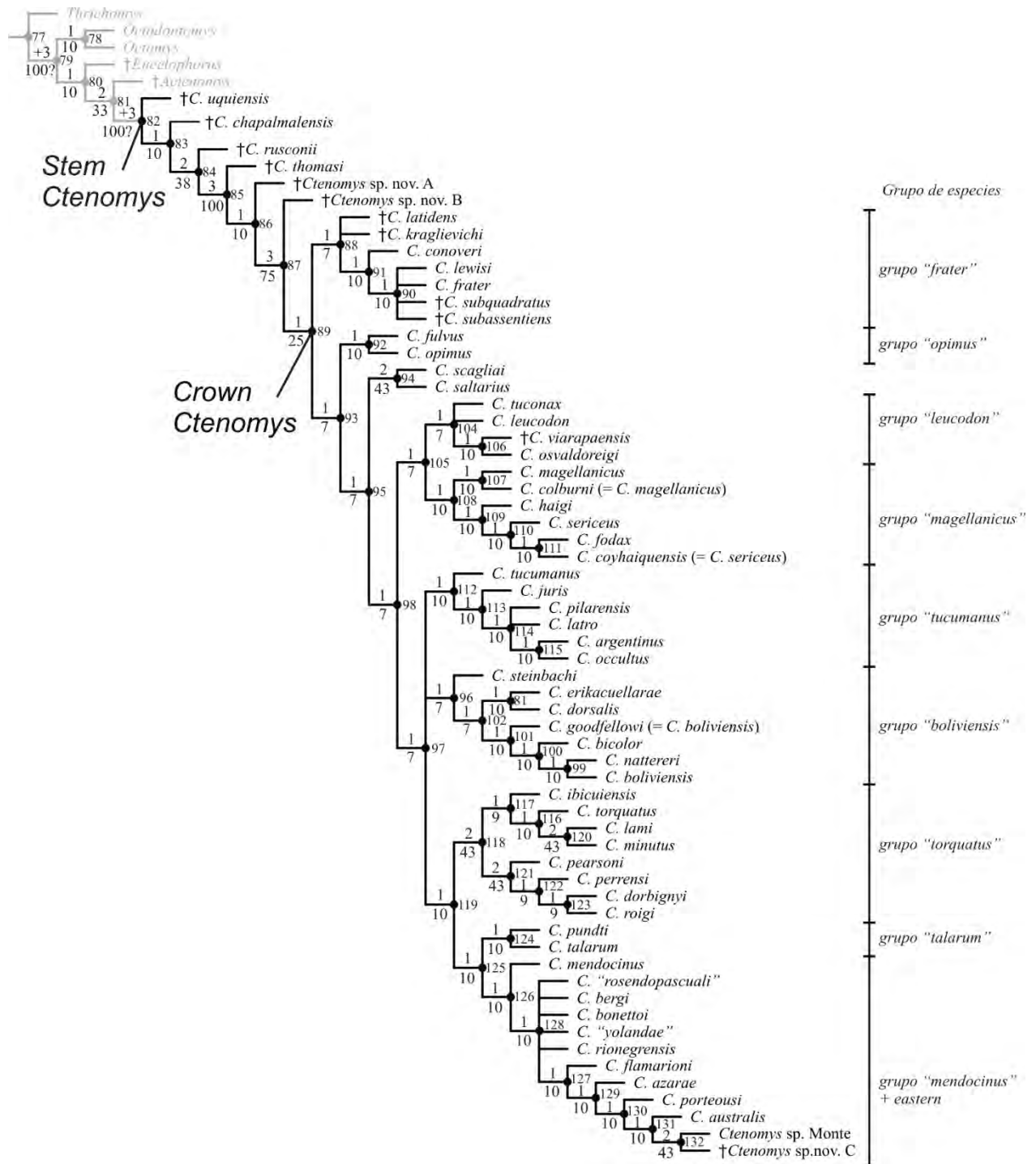


Figura 55. Consenso estricto de los 6 árboles más parsimoniosos de 1667 pasos. Sobre las ramas se enumera el soporte de Bremer absoluto (valores superiores) y relativo (valores inferiores). En el lado derecho de cada nodo está indicado su número.

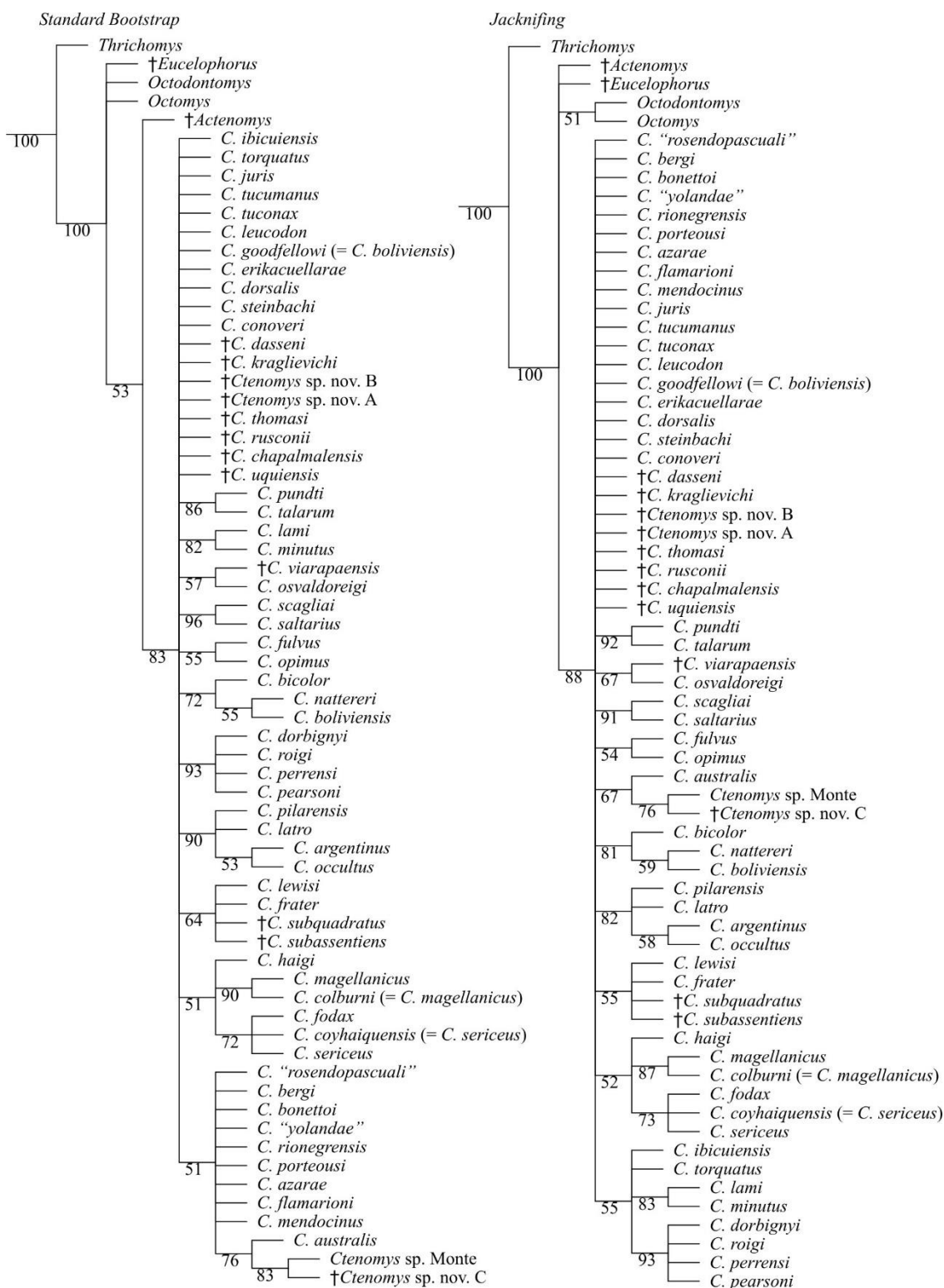


Figura 56. Análisis de *Standard Bootstrap* con frecuencias absolutas (izquierda) y análisis de *Jackknife* con frecuencias absolutas (derecha).

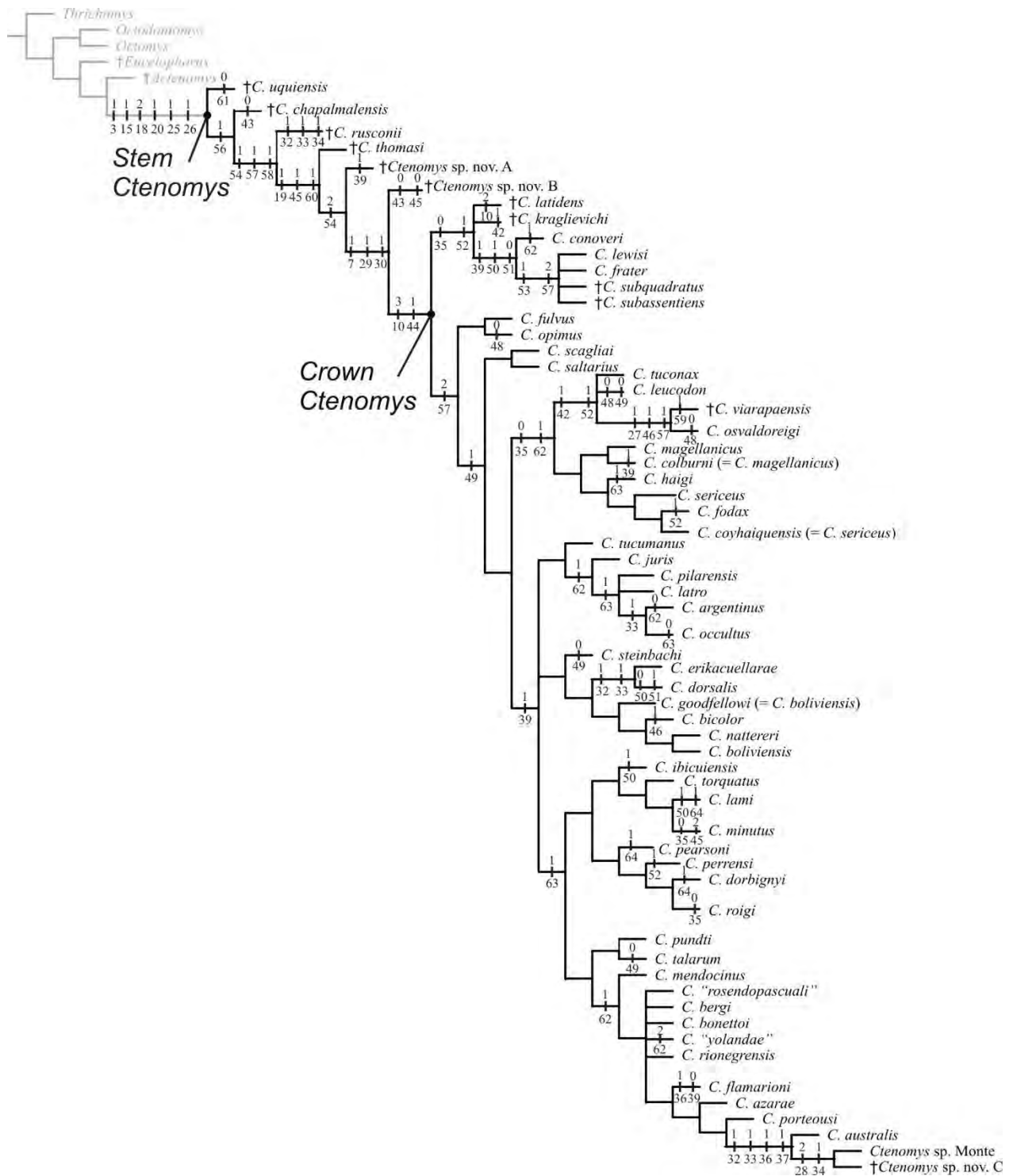


Figura 57. Árbol consenso estricto indicando las sinapomorfias comunes a todos los árboles más parsimoniosos de cada nodo. Los caracteres se indican abajo y los estados de carácter se indican arriba.

En el análisis, donde se utilizó la matriz combinada 2, se incluyeron todas las especies extintas del género, aún las representadas por restos fragmentarios, y se obtuvieron 68000 árboles más

parsimoniosos con 1667 pasos. En el consenso estricto (Figura 58), el clado *Ctenomys* fue soportado por las mismas 6 sinapomorfias que en el análisis de parsimonia descripto previamente. †*Ctenomys uquiensis* se ubicó dentro del clado *Ctenomys* como especie hermana del resto de los integrantes del género e integró el grupo *stem* junto a †*C. chapalmalensis*, †*C. ameghinoides*, †*C. rusconii* y †*C. thomasi*.

El resto de las especies extintas analizadas (†*C. cotocaensis*, †*C. orthognathus*, †*C. bonariensis*, †*C. tandilensis*, †*C. viarapaensis*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y †*Ctenomys* sp. nov. C) formaron una gran politomía junto con las especies vivientes. Este clado fue soportado por el carácter: transición entre la porción horizontal anterior del diastema y el margen alveolar del dp4 abrupta, formando un ángulo de aproximadamente 90° (carácter 54²).

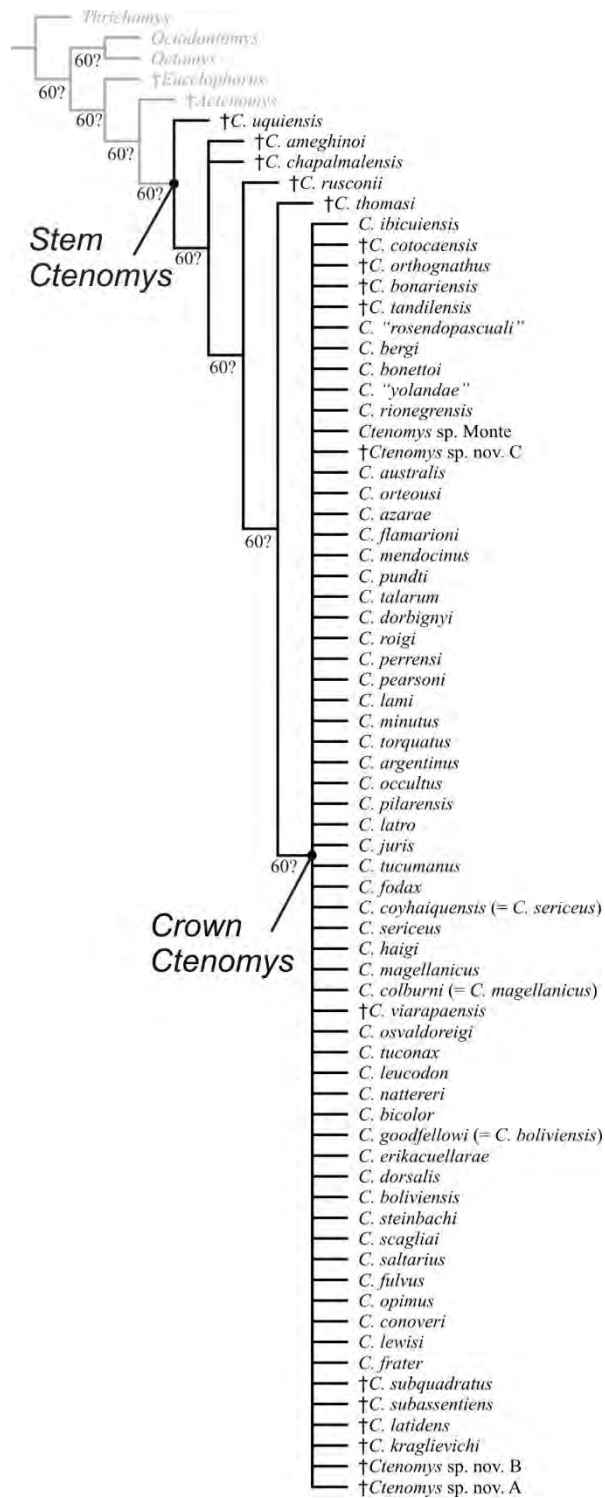


Figura 58. Consenso estricto de 68000 árboles más parsimoniosos de 1667 pasos. Sobre las ramas se enumera el soporte de Bremer relativo (valores inferiores).

4.1.2 Métodos bayesianos

4.1.2.1 Filogenia de nodos calibrados (*node-dating*)

Como se mencionó en el capítulo Materiales y métodos, uno de los pasos más importantes para obtener una filogenia datada es la calibración de los nodos internos. Para este análisis se utilizaron cinco puntos de calibración a partir de materiales fósiles y se tuvo en cuenta la posición de estos obtenida a partir del análisis de Parsimonia. El material fósil de †*C. latidens*, con una edad de 0,78 Ma, fue utilizado para calibrar el *crown node* de *Ctenomys* y el nodo del grupo *frater*, el fósil de †*C. subassentiens*, con una edad de 0,7 Ma, se utilizó para el nodo del clado *C. frater*-*C. lewisi* dentro del grupo *frater*, materiales de la especie †*C. viarapaensis*, con una edad de 7.360 Ka, se utilizaron para el nodo *C. leucodon*-*C. tuconax* dentro del grupo *leucodon*, y finalmente, materiales fósiles de †*Ctenomys* sp. nov. C, con una edad de 8.990 Ka, fueron utilizados para calibrar el nodo *C. australis*-*Ctenomys* sp. Monte. Todos los clados indicados fueron considerados como monofiléticos (ver Materiales y métodos; Tabla A5 en apéndice 10).

La filogenia molecular resultante del análisis bayesiano de nodos calibrados es la más completa obtenida hasta el momento para el género *Ctenomys* (Figura 59). Esta incluye 48 especies actuales (51 si se cuentan *C. coyhaiquensis*, *C. colburni* y *C. goodfellowi* consideradas sinónimos en algunas filogenias previas) de las reconocidas para el género (Patton *et al.*, 2015; Freitas, 2016; Teta y D'Elía, 2020; D'Elía *et al.*, 2021) y una (*Ctenomys* sp. Monte) aún no descripta. En la Figura 59 se muestran las relaciones filogenéticas y los tiempos de divergencia del *crown Ctenomys*, así como de los clados internos reconocidos informalmente como grupos dentro del género. De acuerdo a este análisis, la divergencia inicial del *crown* tuvo lugar en el Pleistoceno temprano, hace aproximadamente 2,2 Ma (3,1–1,44 Ma; PP≥0,90) AP, dando origen a dos grandes linajes. Uno de estos dos linajes incluye los grupos *leucodon* (*C. leucodon*-*C. tuconax*), *frater* (*C. conoveri* (*C. frater*-*C. lewisi*)), y *C. sociabilis*. Su divergencia inicial ocurrió hace 1,96 Ma (2,52–1,03 Ma) AP, mientras que la del grupo *frater* se estima en 1,0 Ma (1,25–0,8 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno temprano). El origen del grupo *leucodon* es estimado en 0,43 Ma (0,76–0,16 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno medio). El segundo linaje muestra una divergencia inicial en alrededor de 1,74 Ma (2,46–1 Ma) AP e incluye a los demás grupos de especies propuestos previamente (ver Parada *et al.*, 2011). El grupo que se originó más tempranamente fue el grupo *boliviensis* ((*C. bicolor*-*C. goodfellowi*) ((*C. dorsalis*-*C. erikacuellarae*) (*C. steinbachi* (*C. boliviensis*-*C. nattereri*)))) que comenzó su divergencia hace 1,38 Ma (2,14–0,72 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno temprano).

Subsecuentes eventos cladogenéticos ocurridos principalmente durante el Pleistoceno temprano dieron lugar al resto de los grupos. El grupo *tucumanus*, i.e. (*C. tucumanus* (*C. juris* (*C. latro* (*C. pilarensis* (*C. argentinus*-*C. occultus*)))) presentó su antecesor común más reciente (ACMR) con una antigüedad de aproximadamente 1,04 Ma (1,72–0,39 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno temprano). El grupo *magellanicus* ((*C. colburni*-*C. magellanicus*) (*C. haigi* (*C. sericeus* (*C. coyhaiquensis*-*C. fodax*)))) divergió hace 1,01 Ma (1,69–0,37 Ma; PP≥0,90) AP durante Pleistoceno temprano. El ACMR del grupo *torquatus* ((*C. lami*-*C. minutus*) (*C. ibicuiensis* (*C. torquatus* (*C. pearsoni* (*C. roigi* (*C. dorbignyi*-*C. perrensi*)))))) fue datado en 0,86 Ma (1,41–0,39 Ma; PP≥0,90) AP durante el Pleistoceno temprano. El grupo *opimus* ((*C. fulvus*-*C. opimus*) (*C. saltarius*-*C. scagliai*)) comenzó su diversificación hace 0,85 Ma (1,57–0,3 Ma; PP≥0,90) AP durante finales del Pleistoceno temprano.

Los restantes clados, en nodos más externos, se originaron durante el Pleistoceno medio. El grupo *talarum* (*C. talarum*-*C. pundti*) comenzó su divergencia hace 0,42 Ma (0,96–0,04 Ma; PP≥0,90) AP durante el Pleistoceno medio. Finalmente, el origen del clado que incluye a los grupos *mendocinus* ((*C. “chasiquensis”*-*C. mendocinus*) (*C. flamarioni* (*C. azarae* (*C. porteousi* (*C. australis*-*Ctenomys* sp. Monte)))))) y *eastern* (*C. “rosendopascuali”* (*C. rionegrensis* (*C. bonettoi* (*C. bergi*-*C. “yolandae”*)))) fue datado en 0,76 Ma (1,31–0,32 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno medio). El comienzo de la radiación de cada uno de estos dos grupos fue estimada en 0,54 Ma (0,89–0,19 Ma; PP=0,49) AP y 0,65 Ma (0,67–0,1 Ma; PP=0,35) AP respectivamente.

Los tiempos de divergencia del linaje *Ctenomys* se listan en la tabla 18 (ver capítulo Discusión).

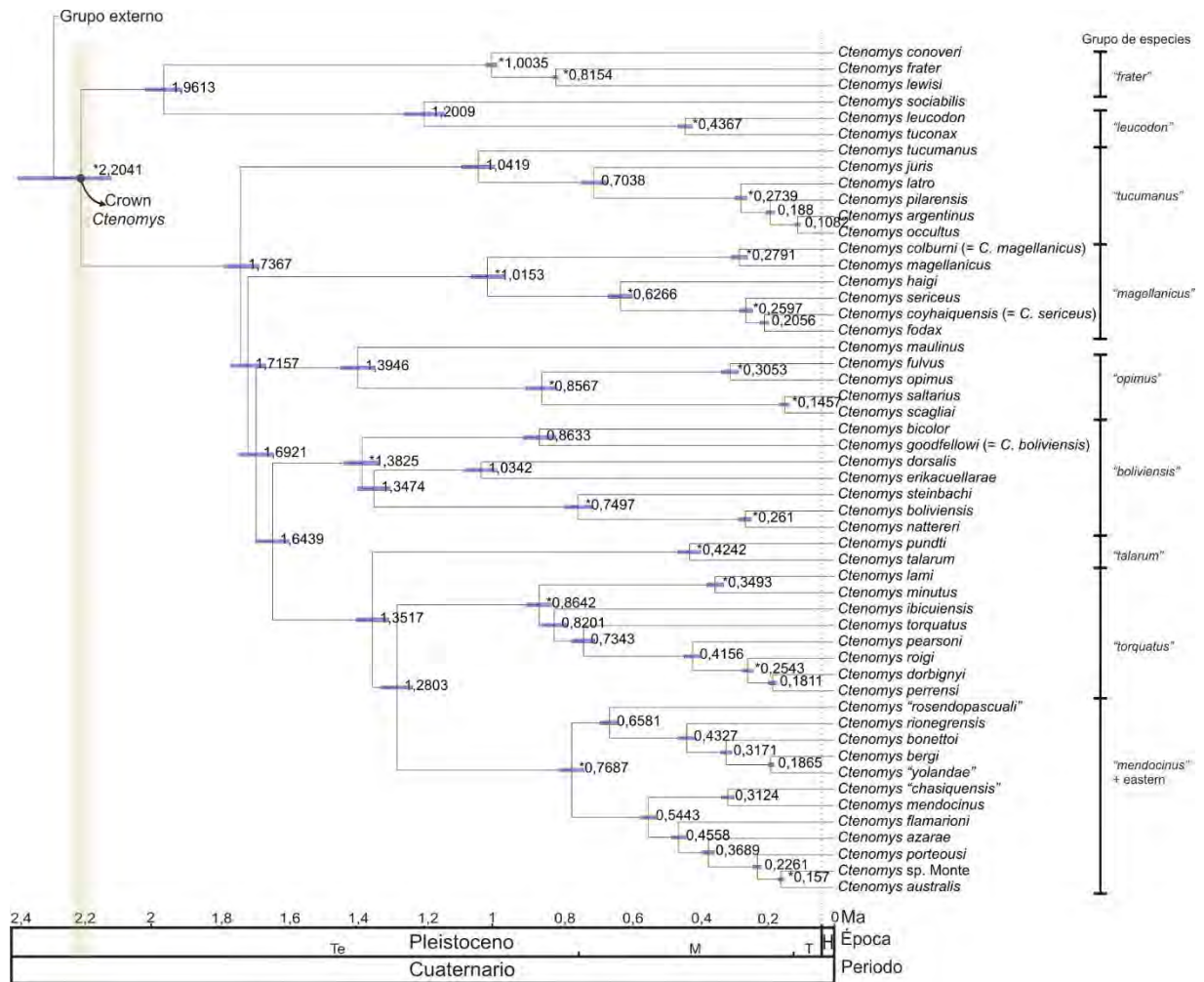


Figura 59. Árbol filogenético calibrado del grupo *crown* de *Ctenomys* obtenido a través del análisis Bayesiano de nodos calibrados (*node-dating*). El número en el nodo y las barras indican la edad estimada (en Ma) y el intervalo de credibilidad de 95%, respectivamente. El asterisco (*) indica Probabilidad Posterior (PP) $\geq 0,90$. H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.1.2.2 Filogenia de extremos calibrados (*tip-dating*)

Este análisis, que incluyó varios taxones extintos (Tabla A6 en Apéndice 14; Materiales y métodos) además de las especies vivientes, permitió ajustar la cronología no sólo del *crown Ctenomys* sino también de todo el clado *Ctenomys* y la diversificación de las especies del grupo *stem* (Figura 60), al mismo tiempo que analiza las relaciones entre las especies vivientes y extintas. Primeramente, se identificó el origen del linaje *Ctenomys* y su separación con respecto a †*Actenomys* en aproximadamente 4,9 Ma (5,89–4,5 Ma; PP=0,67) AP (Plioceno temprano). Para la divergencia inicial dentro de *Ctenomys*, que implicó la escisión de la especie extinta más antigua †*C. uquiensis*, el árbol datado sugirió una edad de 3,88 Ma (4,63–3,54 Ma; PP=0,85) AP, i.e. la

parte más tardía del Plioceno temprano. Se identifica posteriormente un evento cladogenético, hace aproximadamente 3 Ma (3,84–2,58 Ma; PP=0,84) AP (Plioceno tardío), que dio lugar a †*C. chapalmalensis*. Luego, se habrían dado múltiples eventos de divergencia durante el Pleistoceno temprano que dieron origen a los linajes de las especies †*C. rusconii* [2,45 Ma (3,36–1,65 Ma; PP=0,82) AP], †*Ctenomys* sp. nov. A [1,93 Ma (2,83–1,27 Ma; PP≥0,90) AP], así como al evento de divergencia que dio lugar al linaje de †*Ctenomys* sp. nov. B y al linaje que conduce al grupo *crown* hace aproximadamente 1,6 Ma (2,32–1,07 Ma; PP=0,74) AP (Figura 60). Las especies †*C. uquiensis* junto con †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B integraron el grupo *stem* de *Ctenomys*.

Los resultados sugieren el inicio de la radiación del *crown Ctenomys* alrededor de los 1,32 Ma (1,93–0,9 Ma; PP≥0,90) AP (Pleistoceno temprano). Esto involucra la separación temprana del clado que comprende al grupo *frater* y las especies †*C. latidens* y †*C. kraglievichi* del resto del *crown*. La divergencia dentro de este clado se inicia durante el Pleistoceno temprano [1,13 Ma (1,59–0,81 Ma; PP≥0,90) AP]. Una divergencia posterior, cercana a 1 Ma (1,55–0,65 Ma; PP=0,71) AP separa grupo *leucodon*, i.e. ((*C. leucodon*–*C. tuconax*) (†*C. viarapaensis*–*C. osvaldoreigi*)) del resto de las especies. Estas últimas involucran en su mayoría representantes vivientes que fueron agrupados en ocho grupos de especies bien soportados y consistentes con los grupos de especies propuestos previamente (ver Parada *et al.*, 2011).

El grupo *magellanicus* mostró su ACMR en 0,47 Ma (0,89–0,16 Ma; PP≥0,90) AP. Este grupo estuvo conformado por dos clados, uno formado por las especies *C. haigi*, *C. sericeus*, *C. coyhaiquensis* (= *C. sericeus*) y *C. fodax*, y el otro por *C. magellanicus* y *C. colburni* (= *C. magellanicus*).

El grupo *opimus* estuvo formado por dos clados, uno involucrando a las especies *C. opimus* y *C. fulvus*, y el otro a *C. saltarius* y *C. scagliai*. Se obtuvo una edad de 0,45 Ma (0,8–0,18 Ma; PP≥0,90) AP para la divergencia inicial dentro de este grupo.

El grupo *tucumanus* mostró su ACMR en 0,48 Ma (0,86–0,22 Ma; PP=0,89) AP y estuvo formado por las especies *C. tucumanus*, *C. juris*, *C. latro*, *C. pilarensis*, *C. occultus* y *C. argentinus*.

El grupo *boliviensis* estuvo formado por dos clados; un gran clado formado por las especies *C. steinbachi*, *C. nattereri*, *C. boliviensis*, *C. goodfellowi* (= *C. boliviensis*), *C. bicolor*, y un clado más chico formado por *C. erikacuellarae* y *C. dorsalis*. El comienzo de la divergencia en este grupo es estimado en 0,62 Ma (1,04–0,33 Ma; PP≥0,90) AP.

El grupo *talarum* incluyó a *C. pundti* y *C. talarum* cuyo ACMR se habría originado hace aproximadamente 0,20 Ma (0,45–0,04 Ma; $PP \geq 0,90$) AP.

Para el grupo *torquatus* se obtuvo una edad de 0,37 Ma (0,62–0,18 Ma; $PP \geq 0,90$) AP para su divergencia inicial. Estuvo formado por dos clados, uno formado por las especies *C. minutus*, *C. lami*, *C. ibicuiensis* y el restante por *C. torquatus*, *C. pearsoni*, *C. perrensi*, *C. roigi* y *C. dorbignyi*.

Por último, el clado correspondiente al grupo *mendocinus* + *eastern* obtuvo una edad de comienzo de la divergencia de 0,33 Ma (0,58–0,16 Ma; $PP \geq 0,90$) AP. Internamente, el grupo *eastern*, formado por las especies *C. “rosendopascuali”*, *C. bonettoi*, *C. rionegrensis* y *C. “yolandae”*, mostró una edad de 0,15 Ma (0,34–0,04; $PP \geq 0,90$) AP y el grupo *mendocinus*, que incluyó a *C. mendocinus*, *C. flamarioni*, *C. azarae*, *C. porteousi*, *C. australis* y †*Ctenomys* sp. nov C, mostró una edad de 0,25 Ma (0,44–0,11; $PP \geq 0,90$) AP para el origen de su radiación (Figura 60).

De acuerdo con estas estimaciones, tanto las divergencias que dieron lugar a estos clados como las cladogénesis iniciales dentro de ellos se habrían producido mayormente durante el Pleistoceno medio. Estos tiempos de divergencia se listan en la tabla 17 (ver capítulo Discusión).

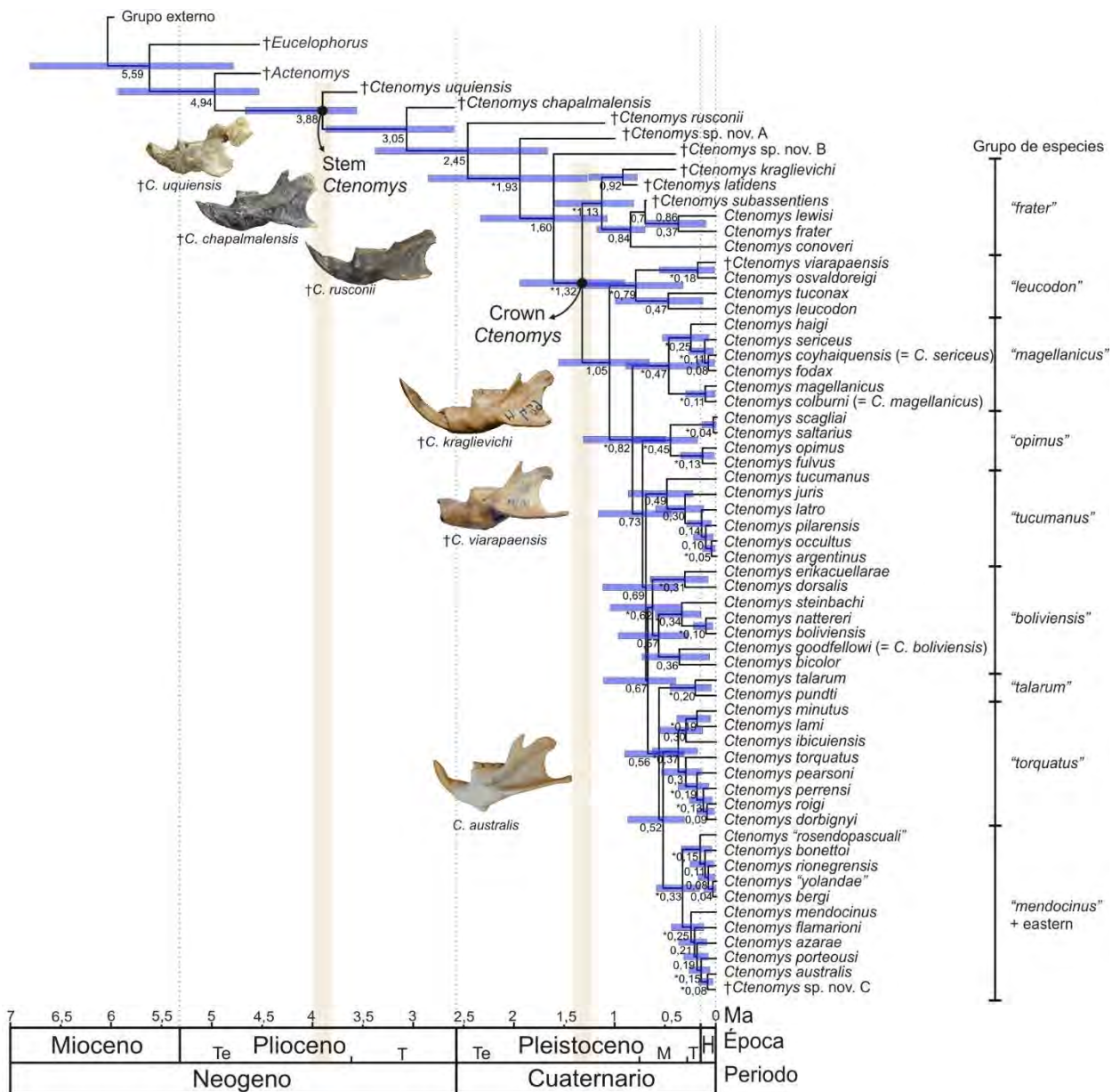


Figura 60. Árbol filogenético calibrado de Ctenomyidae obtenido a través del análisis Bayesiano de extremos calibrados (*tip-dating*). El número del nodo y las barras indican la edad estimada (en Ma) y el intervalo de credibilidad de 95% para cada nodo respectivamente. El asterisco (*) indica Probabilidad Posterior (PP) $\geq 0,90$. H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.2 Evolución morfológica de *Ctenomys*

4.2.1 Morfometría Geométrica

A continuación, se describen los resultados obtenidos de los análisis de variación de la forma del cráneo y de la mandíbula a partir del uso de técnicas de morfometría geométrica. Estos análisis se llevaron a cabo a partir de las configuraciones promedio por especie y también de las

configuraciones por individuo (ver Materiales y Métodos). En este capítulo se describe la variación morfológica del cráneo y de la mandíbula para las configuraciones promedio de las especies vivientes, y luego los cambios observados en los análisis donde fueron incluidas las especies extintas. Los resultados de los análisis a partir de la información de forma individual se encuentran desarrollados en el Apéndice 26.

4.2.1.1 Análisis de la variación de forma del cráneo y de la mandíbula en especies vivientes

4.2.1.1.1. Cráneo en vista lateral

En el morfoespacio construido a partir de las configuraciones promedio por especie del cráneo en vista lateral, la variación explicada por los dos primeros componentes fue de 47,27% (CP1, 32,10% y CP2, 15,17%; Figura 61). En este espacio, las especies *C. minutus* (grupo *torquatus*), *C. bicolor*, *C. dorsalis* (grupo *boliviensis*) y todas las especies pertenecientes a los grupos *talarum*, *mendocinus*, *eastern*, *magellanicus* y *opimus* se dispusieron a lo largo de los valores negativos del CP1; estas especies se distribuyen en esta porción del eje esencialmente por tener rostro corto, arco cigomático dorsoventralmente estrecho, órbita desplazada anteriormente, bulla auditiva grande y región occipital globosa (Figura 61). Sobre los valores positivos del CP1 se ubicaron todas las especies de los grupos *torquatus* (excepto *C. minutus*), *tucumanus*, *frater* y *leucodon*, y las especies *C. boliviensis*, *C. steinbachi* y *C. erikacuellarae* (todas ellas del grupo *boliviensis*). Estas especies mostraron características opuestas, por ejemplo, rostro más largo, bulla auditiva más pequeña y región occipital más plana (Figura 61). Sobre el CP2 la mayor parte de los grupos de especies ocupó desde valores negativos hasta valores positivos del eje. Excepciones fueron el grupo *tucumanus* cuyas especies se posicionaron en los valores negativos, caracterizadas por tener el techo craneano más plano y una posición más ventral del arco cigomático, y las especies pertenecientes a los grupos *torquatus* y *magellanicus* que se ubicaron en los valores positivos al presentar rasgos morfológicos opuestos a los del grupo *tucumanus* (Figura 61).

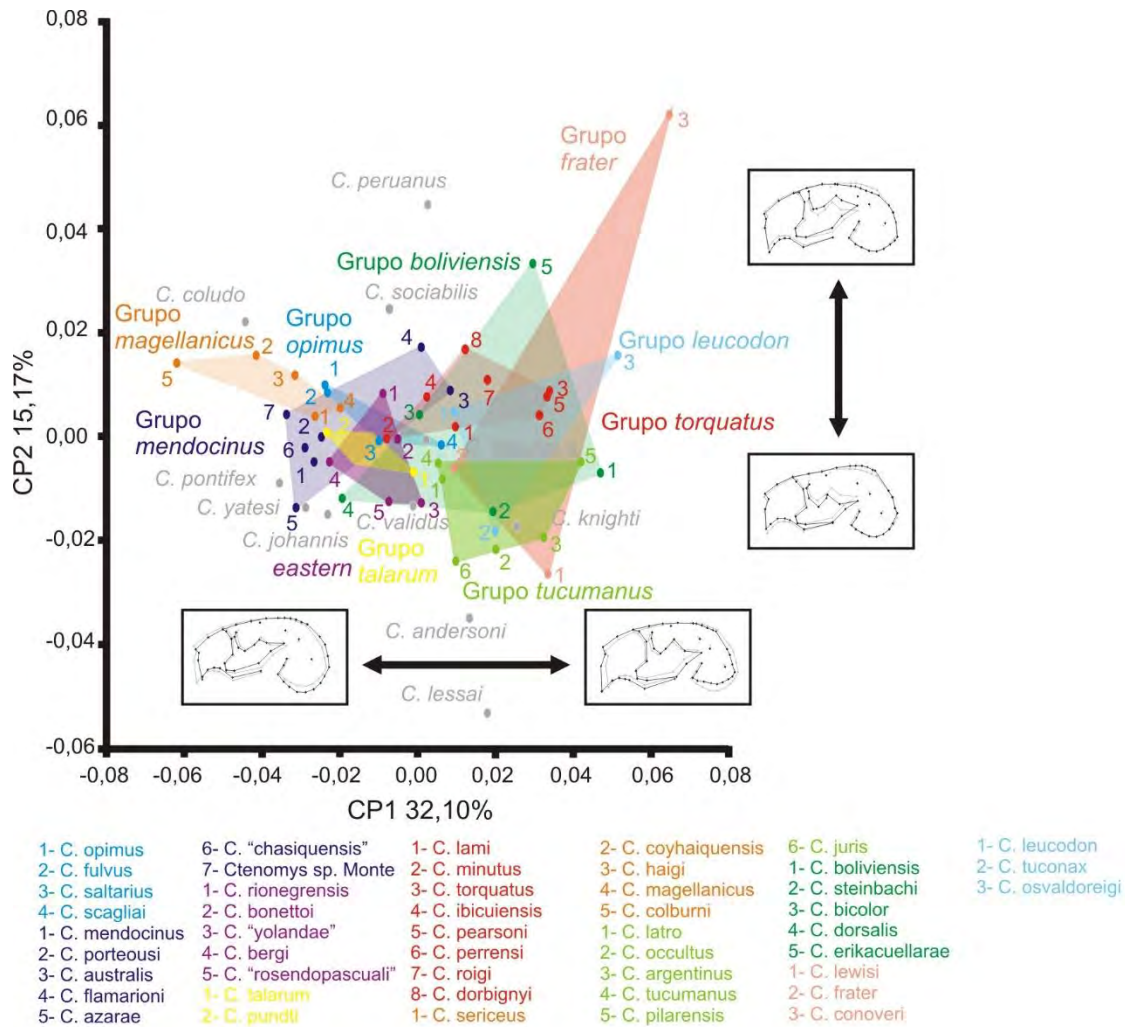


Figura 61. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones del cráneo en vista lateral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular.

El tamaño explicó 10,79% ($P < 0,0001$) de la variación de forma representada por las coordenadas de Procrustes. Por otro lado, la influencia del tamaño en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (Figura 61) fue moderadamente alta, siendo más baja en el CP1 (variación explicada: 18,93%; $P = 0,0003$) que en el CP2 (variación explicada: 22,28%; $P = 0,0003$). Esto se reflejó parcialmente por el ordenamiento a lo largo del CP2, con los grupos que contienen

representantes pequeños en valores positivos bajos a negativos del eje, y en el gráfico de regresión entre CAF y log10 CS (e.g. grupos *talarum*, *eastern*, *mendocinus*, *tucumanus*; Figura 62).

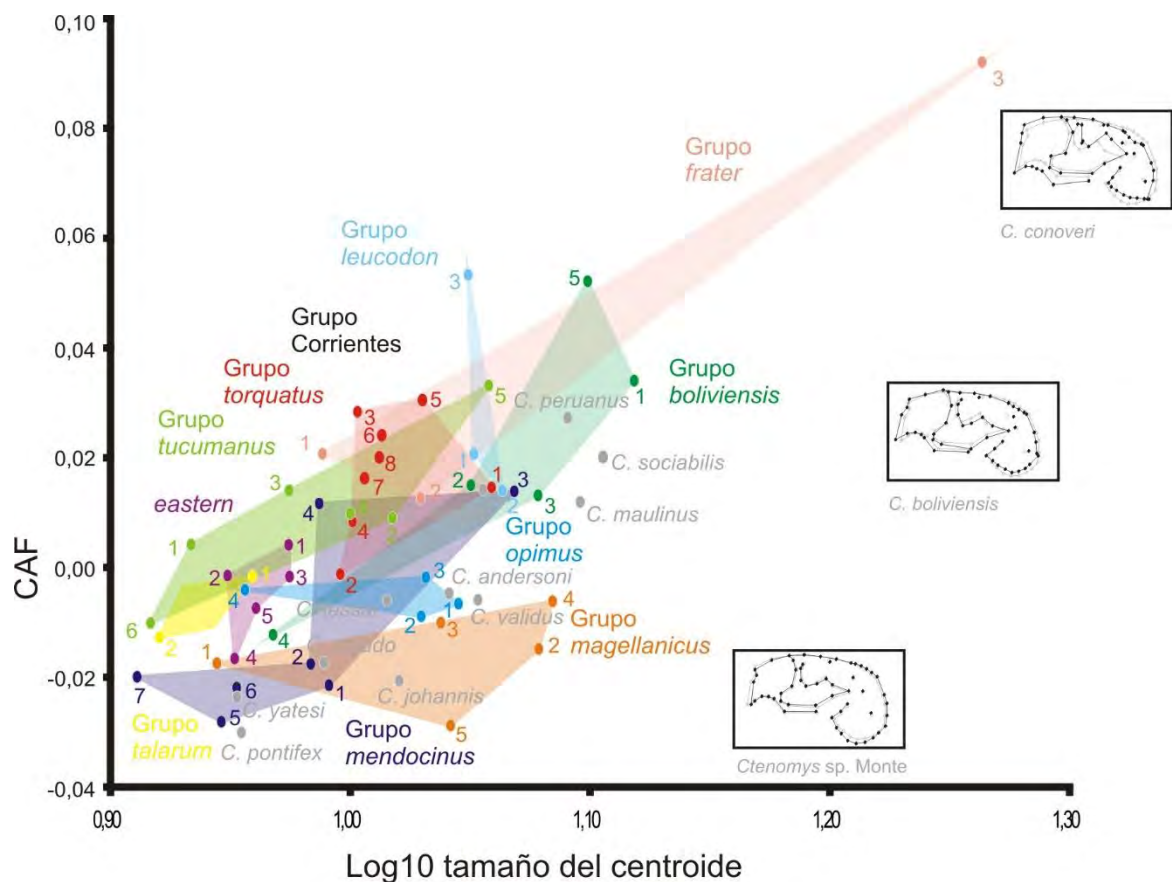


Figura 62. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por el Componente Alométrico de Forma (CAF) y el Log10 CS del análisis de regresión de las configuraciones del cráneo en vista lateral. Los cambios de forma asociados con el incremento de tamaño se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su nombre correspondiente al lado.

En el análisis de los residuales de la regresión CAF vs log10 CS, la variación explicada por los dos primeros CRF fue de 44,55% (CRF1, 30,89% y CRF2, 13,66%; Figura 63). En este espacio, las especies *C. minutus* (grupo *torquatus*), *C. bicolor*, *C. dorsalis* (grupo *boliviensis*), *C. pundti* (grupo *talarum*), *C. rionegrensis*, *C. bergi* (*eastern*) y todas las especies pertenecientes a los grupos *mendocinus*, *magellanicus* y *opimus* (excepto *C. scagliai*) se dispusieron desde el valor 0 hacia los valores negativos del CRF1 por tener rostro corto, arco cigomático dorsoventralmente estrecho, órbita más amplia anteriormente, bulla auditiva grande y región occipital globosa (Figura 63).

Sobre los valores positivos del CRF1 se ubicaron todas las especies de los grupos *torquatus* (excepto *C. minutus*) *tucumanus*, *frater*, *leucodon* y las especies *C. boliviensis*, *C. steinbachi*, *C. erikacuellarae* (grupo *boliviensis*), *C. talarum* (grupo *talarum*), *C. bonettoi*, *C. "yolandae"*, *C. "rosendopascuali"* (*eastern*) por presentar las morfologías opuestas. En el CRF2 cada uno de los grupos ocupó desde valores negativos hasta valores positivos del eje; hacia los valores negativos las especies se caracterizaron por tener el techo craneano plano y posición más ánteroventral del arco cigomático (Figura 63).

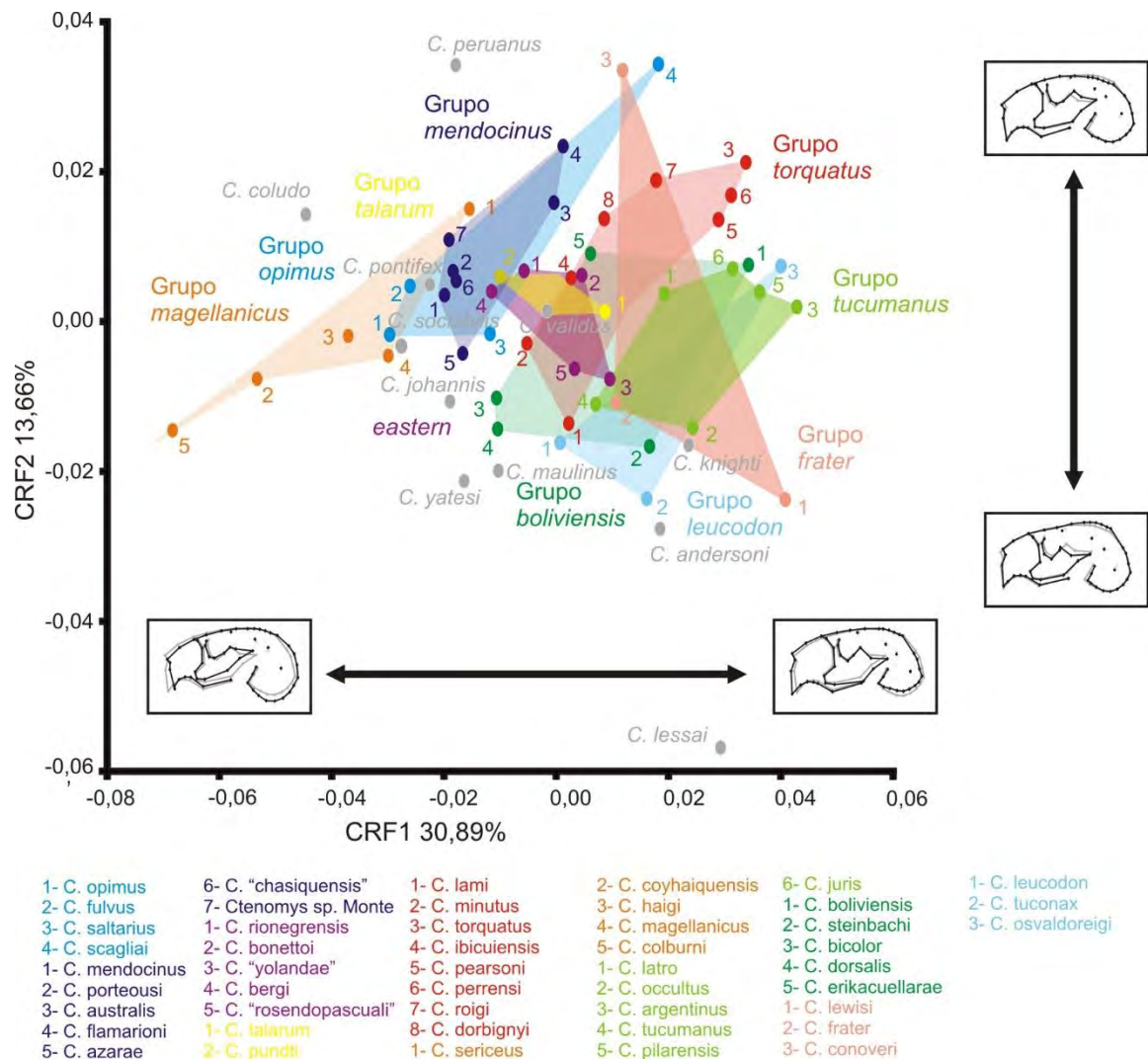


Figura 63. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Residuales de Forma (CRF) del análisis de las configuraciones del cráneo en vista lateral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CRF se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie.

Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no están incluidos en un grupo de especies en particular.

4.2.1.1.2. Cráneo en vista ventral

En el morfoespacio construido a partir de las configuraciones promedio por especie del cráneo en vista ventral, el porcentaje de variación explicado por los dos primeros ejes de forma fue de 55,64% (CP1, 37,91% y CP2, 17,73%; Figura 64). Los grupos *opimus*, *talarum*, *mendocinus*, *magellanicus* y *eastern* (excepto la especie *C. "yolandae"*) se ubicaron en los valores negativos del CP1 y los grupos *tucumanus*, *leucodon*, *frater*, *torquatus* (excepto la especie *C. minutus*) y *boliviensis* (excepto la especie *C. dorsalis*) se ubicaron en los valores positivos del CP1. Las especies sobre estos últimos valores se caracterizaron por presentar los siguientes rasgos morfológicos: rostro largo, arco cigomático expandido lateralmente, bulla auditiva de pequeño tamaño y proceso paraoccipital poco expandido (Figura 64). Sobre el CP2 la mayor parte de los grupos se posicionaron en ambos valores del eje, excepto las especies pertenecientes a los grupos *talarum* y *eastern* (excepto *C. bergi*) que se ubicaron en los valores positivos por presentar proceso paraoccipital más pequeño y las del grupo *opimus* que se ubicaron en los valores negativos por presentar la configuración opuesta (Figura 64).

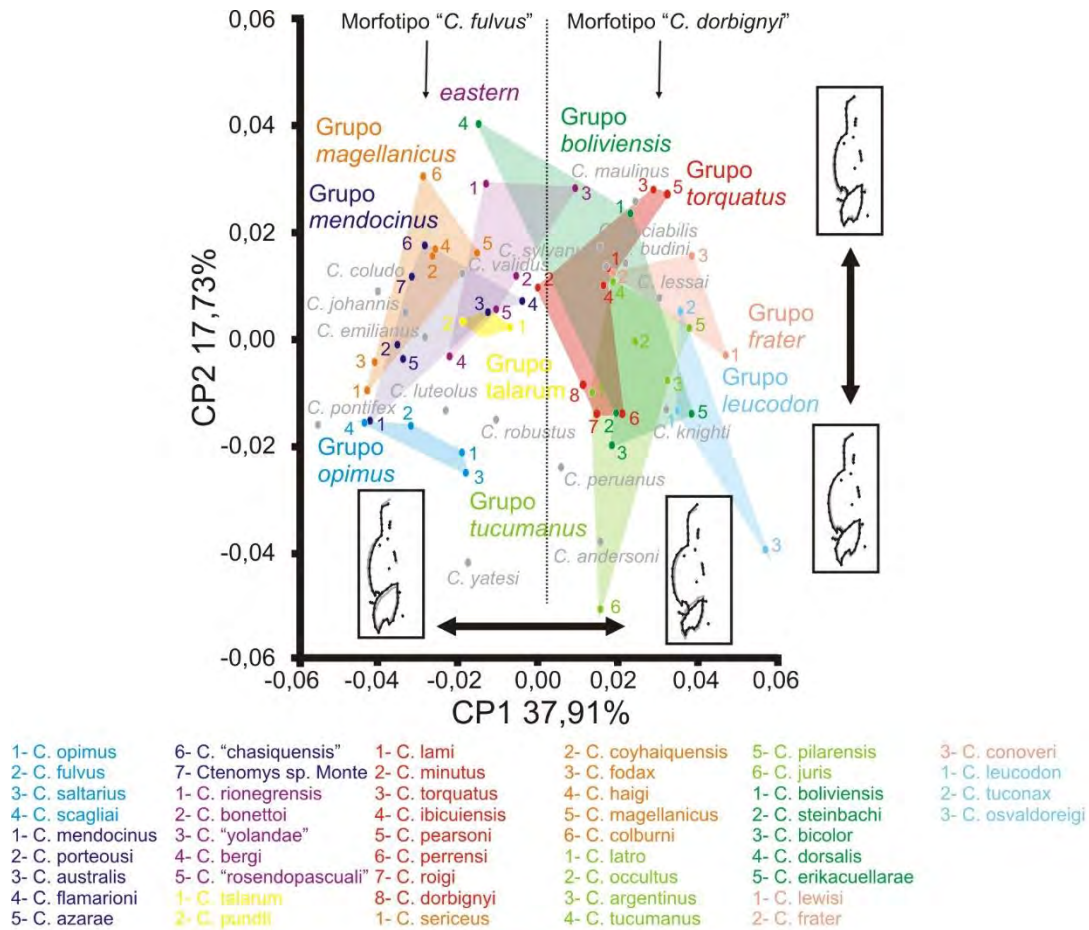


Figura 64. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones del cráneo en vista ventral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular. Se indican los morfotipos de Verzi y Olivares (2006) recuperados (ver capítulo Discusión).

El tamaño explicó 13,24% ($P < 0,0001$) de la variación de forma representada por las coordenadas de Procrustes. La influencia del tamaño en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (Figura 64) fue moderadamente alta para el CP1. La variación sobre el CP1 tuvo una influencia mayor del tamaño, con un 22,62% de la variación explicada por éste ($P < 0,0001$), mientras que la variación sobre el CP2 sólo fue explicada en un 1,01% por el tamaño ($P = 0,42$). Esto se visualizó parcialmente por el ordenamiento de las especies dentro de sus grupos a lo largo del CP1, con muchas de las especies más grandes ubicadas hacia el extremo positivo de la distribución de su grupo [e.g. *C. magellanicus* (grupo *magellanicus*), *C. flamarioni* (grupo

mendocinus) *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*); (Figura 64)] y por el ordenamiento en la regresión de CAF sobre Log10 del CS (Figura 65).

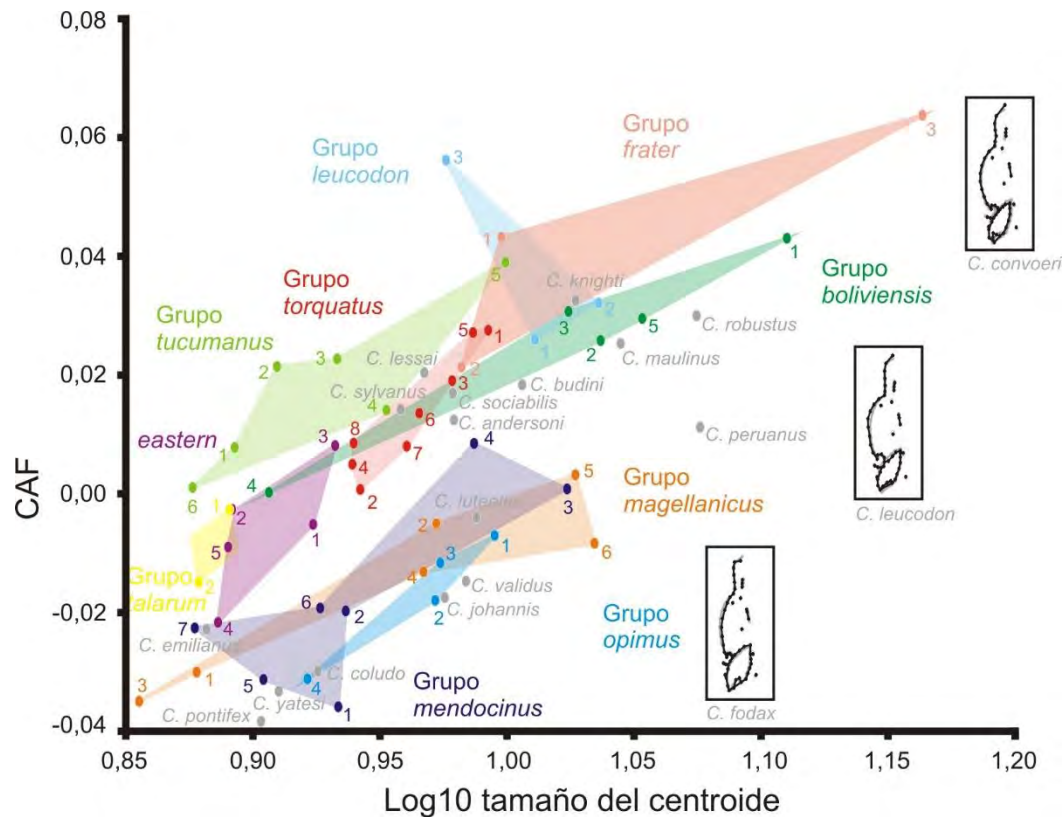


Figura 65. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por el Componente Alométrico de Forma (CAF) y el Log10 CS del análisis de regresión de las configuraciones del cráneo en vista ventral. Los cambios de forma asociados con el incremento de tamaño se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su nombre correspondiente al lado.

En el morfoespacio construido a partir del análisis de los residuales de la regresión CAF vs log10 CS, el porcentaje de variación explicado por los dos primeros ejes fue de 55,93% (CRF1, 35,67% y CRF2, 20,26%; Figura 66). Las distribuciones de las especies fueron similares a los obtenidos en el análisis de CP, sin embargo, se observan algunas modificaciones (e.g *C. conoveri*). Los grupos *opimus*, *mendocinus*, *magellanicus* y las especies *C. pundti* (grupo *talarum*) *C. bergi*, *C. rionegrensis* (*eastern*), *C. boliviensis*, *C. dorsalis* (grupo *boliviensis*), *C. conoveri* (grupo *frater*) se ubicaron en los valores negativos del CRF1 por los siguientes rasgos morfológicos: rostro corto, arco cigomático poco expandido lateralmente y bulla auditiva de gran tamaño (Figura 66). Las

especies de los grupos *tucumanus*, *leucodon*, *torquatus* y las especies *C. steinbachi*, *C. bicolor*, *C. erikacuellarae* (grupo *boliviensis*), *C. talarum* (grupo *talarum*), *C. bonettoi*, *C. "yolandae"*, *C. "rosendopascuali"* (*eastern*), *C. lewisi* y *C. frater* (grupo *frater*) se ubicaron en los valores positivos del CRF1 por presentar rostro más largo, arco cigomático expandido lateralmente y bulla auditiva de pequeño tamaño. Sobre el CRF2 la mayor parte de los grupos se posicionaron en ambos valores del eje, excepto las especies pertenecientes al grupo *talarum* que se ubicaron en los valores negativos por presentar proceso paraoccipital más pequeño y las del grupo *opimus* que se ubicaron en los valores positivos por presentar una configuración opuesta (Figura 66).

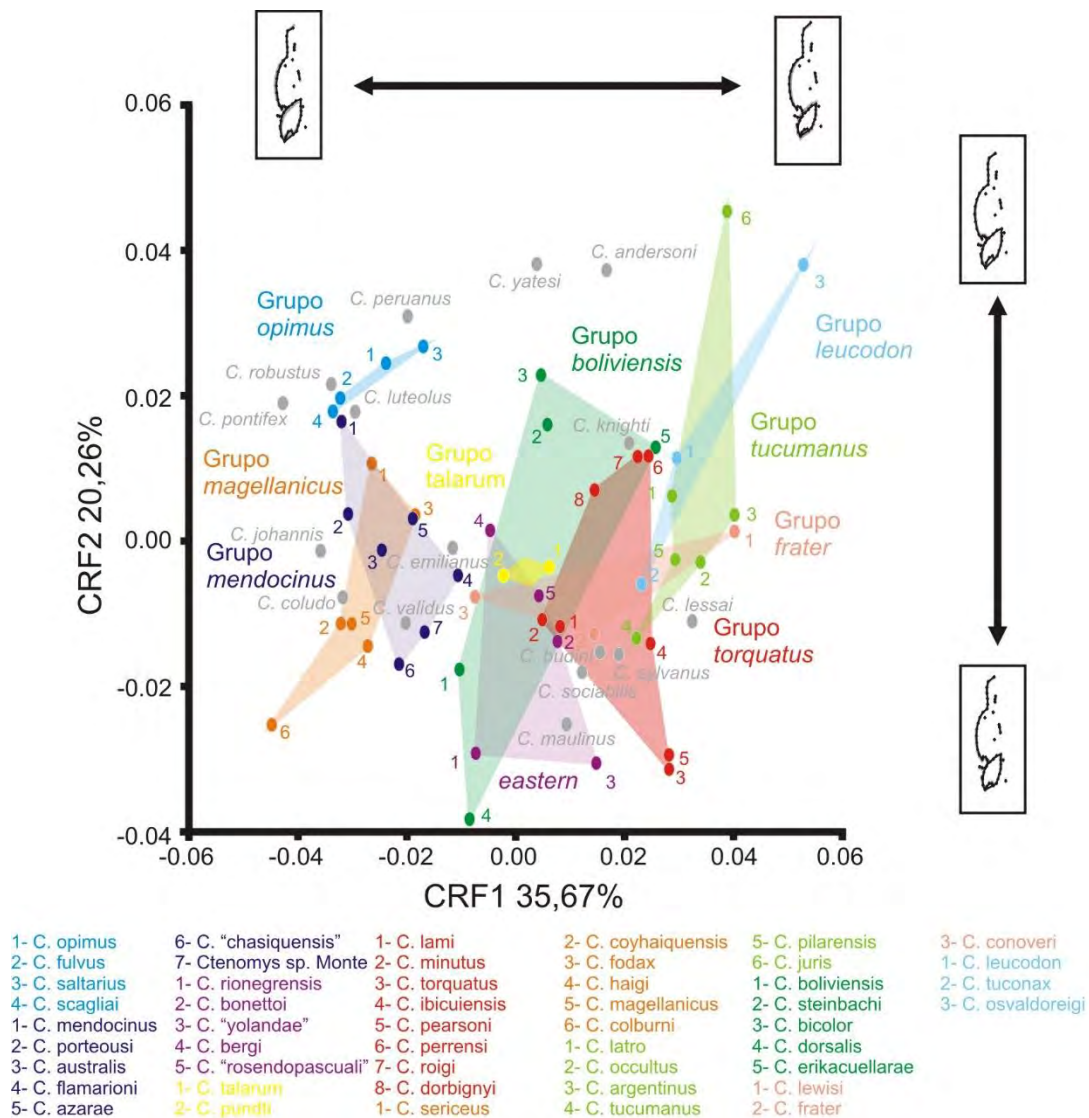


Figura 66. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Residuales de Forma (CRF) del análisis de las configuraciones del cráneo en vista ventral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CRF se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma

con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no están incluidos en un grupo de especies en particular.

4.2.1.1.3 Mandíbula en vista lateral

En el morfoespacio construido a partir de las configuraciones promedio por especie de la mandíbula en vista lateral, el porcentaje de variación explicado fue de 43,31% para los primeros dos ejes (CP1, 28,75% y CP2, 14,55%; Figura 67). Hacia los valores positivos del CP1 se ubicaron todas las especies pertenecientes a los grupos *talarum*, *frater*, *tucumanus*, *torquatus* (excepto las especies *C. minutus* y *C. ibicuiensis*) y *leucodon*, caracterizadas por tener diastema largo, cresta masetérica alta (i.e., fosa masetérica dorsoventralmente más estrecha), muesca masetérica posicionada más posteriormente, cóndilo bajo y proceso coronoides bajo y atrasado (Figura 67). Las especies de los grupos *boliviensis*, *mendocinus*, *opimus* y *eastern* y *C. minutus* y *C. torquatus* (grupo *torquatus*) se ubicaron sobre los valores negativos del CP1, y se caracterizaron por presentar rasgos morfológicos opuestos. Las especies del grupo *magellanicus* se ubicaron a lo largo del CP1, ubicándose la especie *C. colburni* (= *C. magellanicus*) sobre los valores negativos y el resto de las especies del grupo (*C. fodax*, *C. haigi*, *C. magellanicus*, *C. sericeus*) sobre los valores positivos. A lo largo del CP2 no hubo separación clara en la mayoría de los grupos, a excepción del grupo *torquatus* que únicamente se ubicó sobre los valores negativos de este eje por presentar la cresta masetérica ligeramente baja y la escotadura sigmoidea inferior menos profunda, y el grupo *talarum* que se posicionó sobre los valores positivos por presentar los rasgos opuestos (Figura 67).

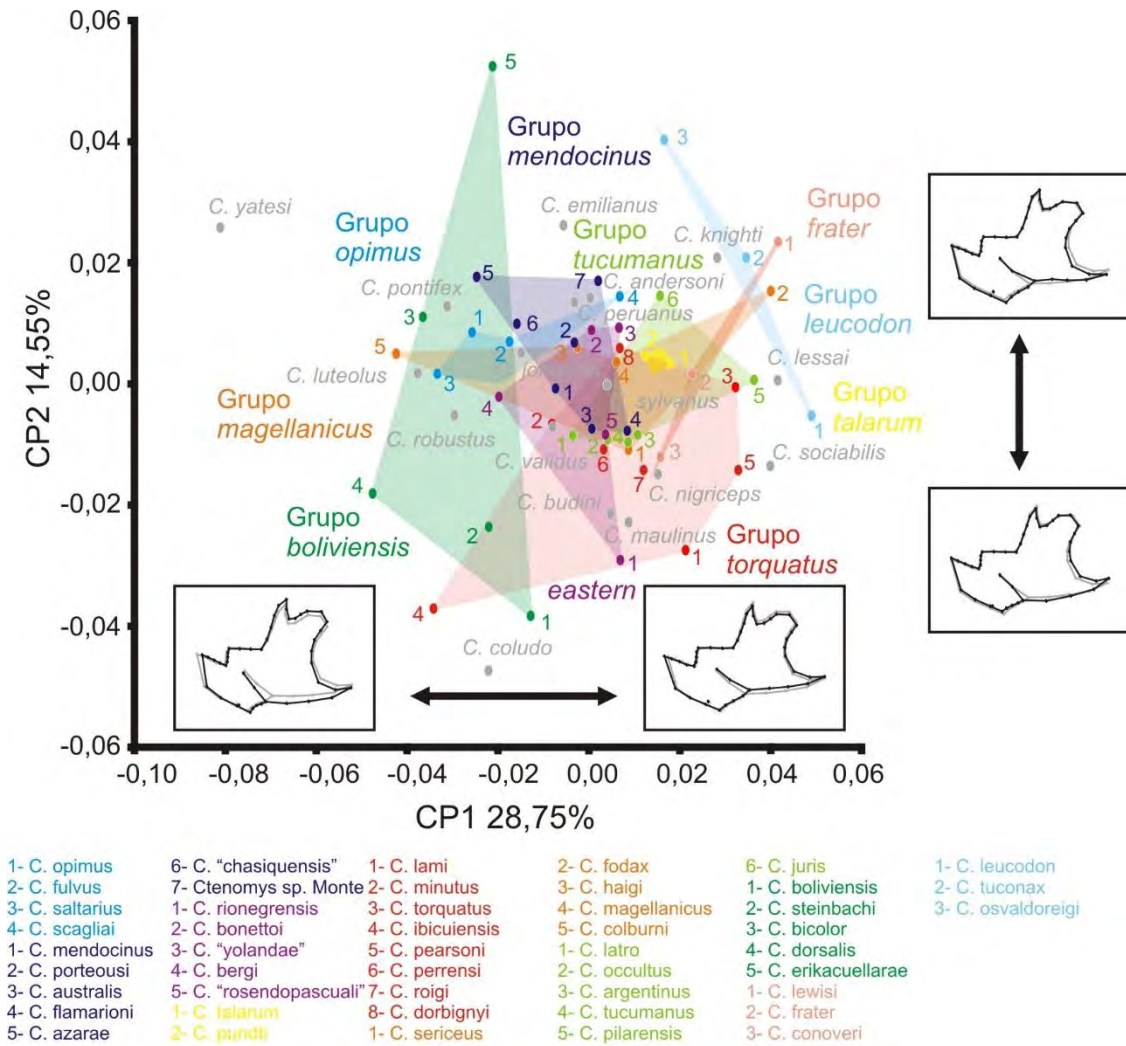


Figura 67. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones de la mandíbula en vista lateral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular.

No se detectó influencia del tamaño sobre la variación de forma representada por las coordenadas de Procrustes (variación explicada: 2,07%; $P=0,19$). La influencia del tamaño en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (Figura 67) fue también baja, siendo de 0,05% ($P=0,85$) para el CP1 y de 2,29% ($P=0,23$) para el CP2. El gráfico de la regresión de CAF sobre Log10 del CS mostró gran superposición de los grupos de especies (Figura 68).

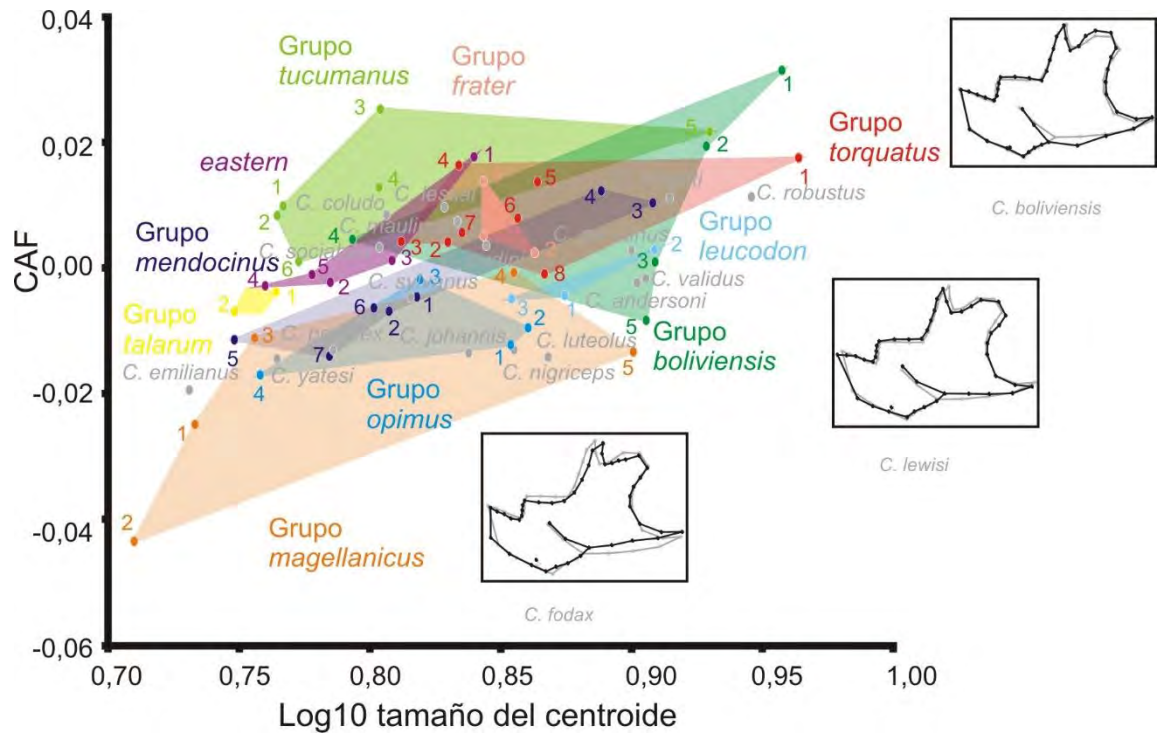


Figura 68. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por el Componente Alométrico de Forma (CAF) y el Log10 CS del análisis de regresión de las configuraciones de la mandíbula en vista lateral. Los cambios de forma asociados con el incremento de tamaño se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su nombre correspondiente al lado.

4.2.1.1.4 Mandíbula en vista dorsal

Los dos primeros componentes del análisis de forma promedio por especie de la mandíbula en vista dorsal explicaron el 74,56% de la variación total (CP1, 54,14% y CP2, 20,42%; Figura 69). Las especies *C. boliviensis*, *C. dorsalis*, *C. steinbachi* (grupo *boliviensis*), *C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. fodax*, *C. haigi*, *C. magellanicus* (grupo *magellanicus*), *C. fulvus*, *C. opimus*, *C. scagliai* (grupo *opimus*), *C. lewisi*, *C. frater* (grupo *frater*), *C. tuconax*, *C. leucodon* (grupo *leucodon*) *C. tucumanus* (grupo *tucumanus*), *C. torquatus* *C. pearsoni* (grupo *torquatus*), *Ctenomys* sp. Monte, *C. australis*, *C. azarae* (grupo *mendocinus*) y *C. rionegrensis* (*eastern*) se ubicaron sobre valores negativos del CP1, presentando diastema mandibular corto, base del alvéolo del incisivo más cerca del cóndilo y proceso angular corto (Figura 69). Hacia los valores positivos del CP1 se ubicaron las especies *C. bicolor* (grupo *boliviensis*) *C. sericeus* (grupo *magellanicus*), *C. saltarius* (grupo *opimus*), *C. minutus* *C. roigi*, *C. perrensi*, *C. dorbignyi* (grupo *torquatus*), *C.*

pilarensis, *C. occultus*, *C. latro*, *C. juris*, *C. argentinus* (grupo *tucumanus*), *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. “rosendopascuali”*, *C. bergi*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”* (*eastern*), *C. “chasiquensis”*, *C. flamarioni*, *C. mendocinus*, *C. porteousi* (grupo *mendocinus*) y la totalidad de las especies del grupo *talarum* por presentar los rasgos morfológicos opuestos. El CP2 mostró la separación de las especies *C. bicolor*, *C. boliviensis*, *C. steinbachi* (grupo *boliviensis*), *C. tuconax*, *C. leucodon*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. bonettoi*, *C. “yolandae”* (*eastern*), *C. australis* (grupo *mendocinus*) así como todas las especies pertenecientes a los grupos *frater*, *tucumanus* y *torquatus* hacia los valores positivos, caracterizados por tener la cresta masetérica más expandida lateralmente y el diastema mandibular largo (Figura 69). Por el contrario, las especies *C. “rosendopascuali”*, *C. rionegrensis*, *C. bergi* (*eastern*), *C. dorsalis* (grupo *boliviensis*), *Ctenomys* sp. Monte, *C. azarae*, *C. “chasiquensis”*, *C. flamarioni*, *C. mendocinus*, *C. porteousi* (grupo *mendocinus*) así como todas las especies de los grupos *talarum*, *opimus* y *magellanicus* se ubicaron desde los valores medios hacia los negativos del CP2 por presentar cresta masetérica poco expandida lateralmente y el diastema mandibular más corto (Figura 69).

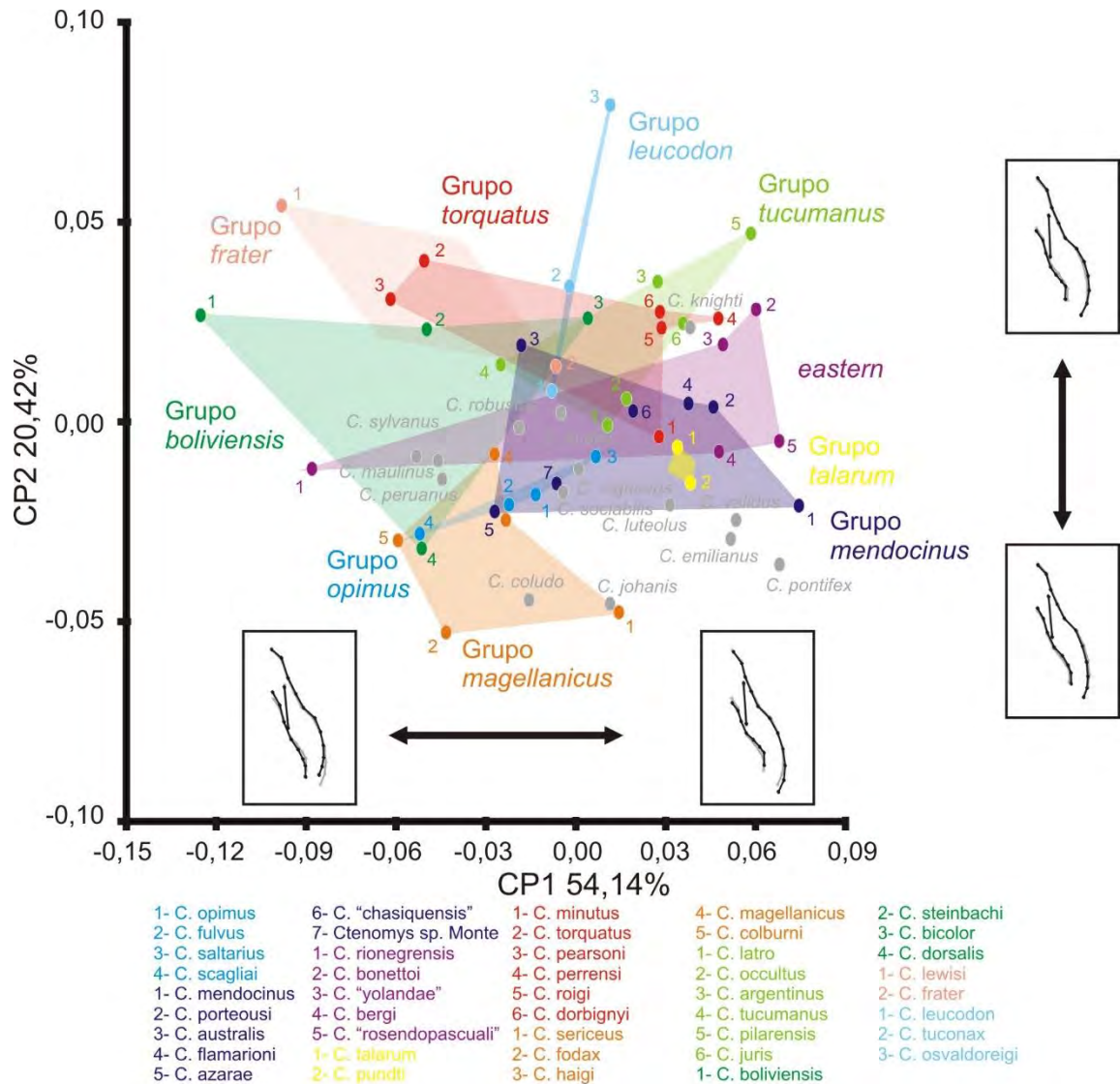


Figura 69. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones de la mandíbula en vista dorsal. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular.

El tamaño explicó el 10,61% ($P=0,0011$) de la variación de forma explicada por coordenadas de Procrustes. La influencia del tamaño en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (Figura 69) fue moderadamente alta. Siendo algo más fuerte en el CP2 (variación explicada: 14,93%, $P=0,0027$) que en el CP1 (variación explicada: 11,86%, $P=0,0067$). Esto se

reflejó parcialmente por la distribución de las especies a lo largo del CP2, colocándose las de mayor tamaño en los valores positivos (e.g. *C. osvaldoreigi* (grupo “*leucodon*”), *C. magellanicus* (grupo *magellanicus*), y por el ordenamiento de las especies en la regresión de CAF sobre Log10 del CS (Figura 70).

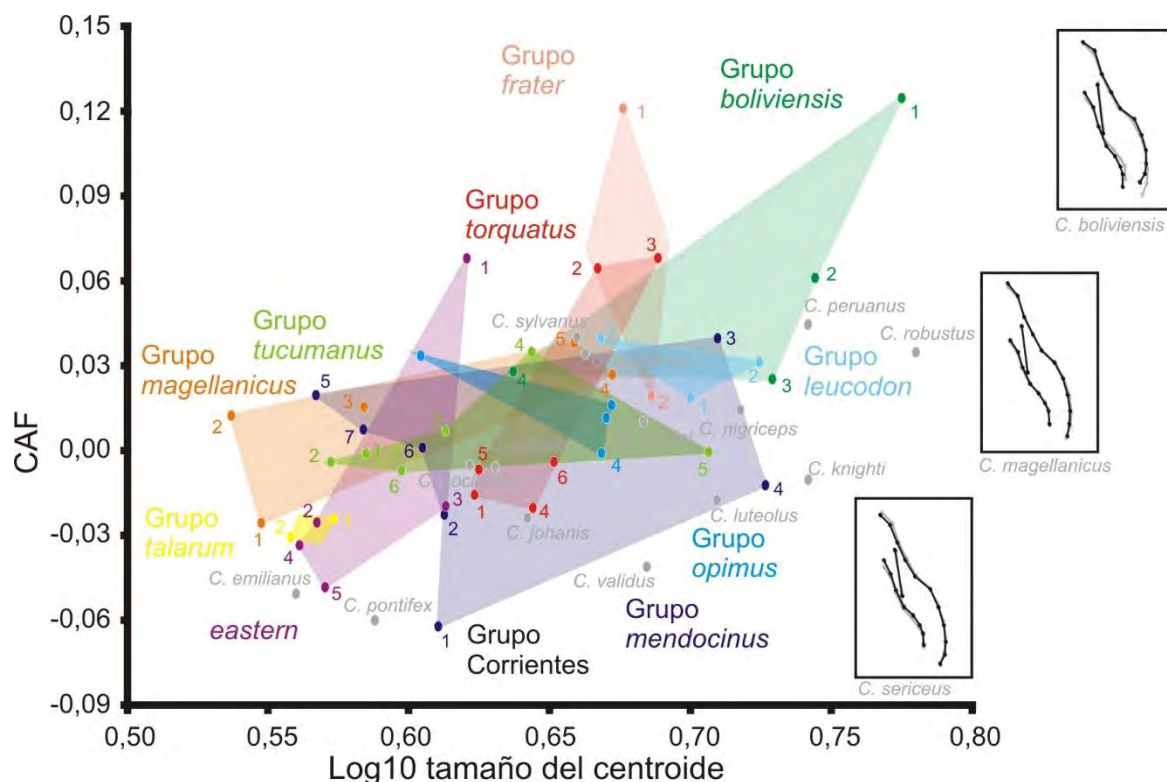


Figura 70. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por el Componente Alométrico de Forma (CAF) y el Log10 CS del análisis de regresión de las configuraciones de la mandíbula en vista dorsal. Los cambios de forma asociados con el incremento de tamaño se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su nombre correspondiente al lado.

En el morfoespacio construido a partir del análisis de los residuales de la regresión CAF vs log10 CS, el porcentaje de variación explicado por los dos primeros ejes fue de 73,42 % (CRF1, 54,24% y CRF2, 19,18%; Figura 71). Las especies *C. boliviensis*, *C. dorsalis*, *C. steinbachi* (grupo *boliviensis*), *C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. fodax*, *C. haigi*, *C. magellanicus*, *C. sericeus* (grupo *magellanicus*), *C. fulvus*, *C. opimus*, *C. scagliai* (grupo *opimus*), *C. lewisi*, *C. frater* (grupo *frater*), *C. occultus*, *C. latro*, *C. tucumanus* (grupo *tucumanus*), *C. torquatus*, *C. pearsoni* (grupo *torquatus*), *Ctenomys* sp. Monte, *C. australis*, *C. azarae* (grupo *mendocinus*) y *C. rionegrensis*

(*eastern*) se ubicaron sobre valores negativos del CRF1, presentando diastema mandibular corto, base del alvéolo del incisivo cerca del cóndilo y proceso angular corto (Figura 71). Hacia los valores positivos del CRF1 se ubicaron las especies *C. bicolor* (grupo *boliviensis*), *C. saltarius* (grupo *opimus*), *C. roigi*, *C. perrensi*, *C. dorbignyi*, *C. minutus* (grupo *torquatus*), *C. pilarensis*, *C. juris*, *C. argentinus* (grupo *tucumanus*), *C. tuconax*, *C. leucodon* y *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. “rosendopascuali”*, *C. bergi*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”* (*eastern*), *C. “chasiquensis”*, *C. flamarioni*, *C. mendocinus*, *C. porteousi* (grupo *mendocinus*) y la totalidad de las especies del grupo *talarum* por presentar los rasgos morfológicos opuestos. El CRF2 mostró la separación de las especies *C. bicolor*, *C. boliviensis*, *C. steinbachi* (grupo *boliviensis*), *C. tuconax*, *C. leucodon*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. “rosendopascuali”*, *C. rionegrensis*, *C. bergi*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”* (*eastern*), *C. “chasiquensis”*, *C. australis*, *C. porteousi* (grupo *mendocinus*), *C. talarum* (grupo *talarum*) así como todas las especies pertenecientes a los grupos *frater*, *tucumanus* y *torquatus* hacia los valores positivos, caracterizados por tener la cresta maseterica más expandida lateralmente y el diastema mandibular largo. Por el contrario, las especies *C. dorsalis* (grupo *boliviensis*), *Ctenomys* sp. Monte, *C. azarae*, *C. flamarioni*, *C. mendocinus*, (grupo *mendocinus*), *C. pundti* (grupo *talarum*) así como todas las especies de los grupos *opimus* y *magellanicus* se ubicaron desde los valores medios hacia los negativos del CRF2 por presentar crestas masetericas poco expandidas lateralmente y el diastema mandibular más corto (Figura 71).

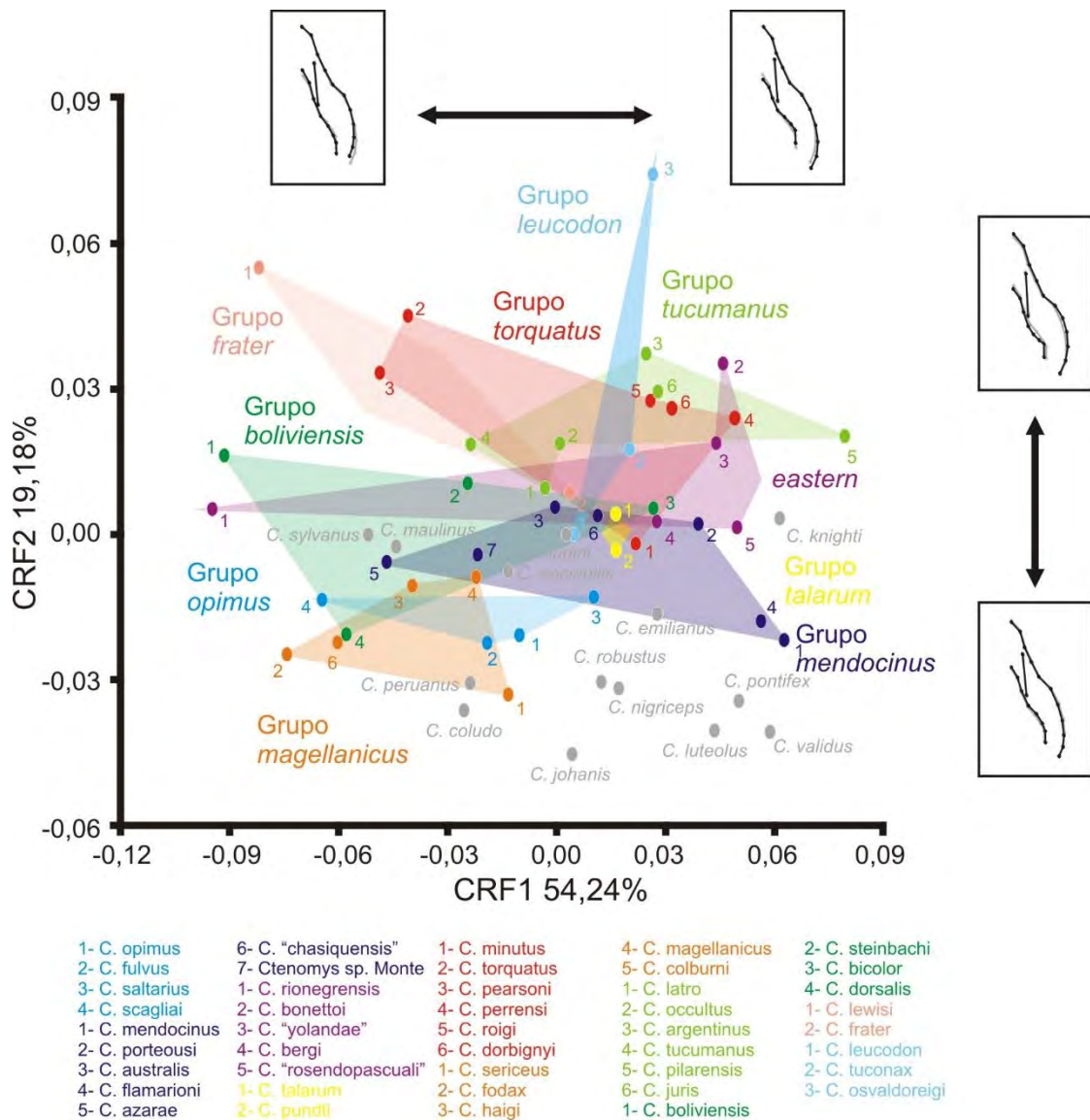


Figura 71. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Residuales de Forma (CRF) del análisis de las configuraciones de la mandíbula en vista dorsal. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CRF se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo nombre de especie al lado indican que no están incluidos en un grupo de especies en particular.

4.2.1.2 Análisis de la variación de forma del cráneo y de la mandíbula incluyendo las especies extintas

4.2.1.2.1 Cráneo en vista ventral

Los dos primeros ejes del morfoespacio construido con los datos de forma promedio por especie del cráneo en vista lateral explicaron un 49,46% de la variación total (CP1, 30,17% y CP2, 19,29%; Figura 72). Hacia el extremo negativo del CP1, se observó una separación notable de las especies extintas †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y de las vivientes *C. fodax* (grupo *magellanicus*) y *C. ibicuiensis* (grupo *torquatus*). Las principales diferencias morfológicas que las separaron fueron el gran desarrollo de los forámenes incisivos e interpremaxilar y el rostro corto (Figura 72). En los valores negativos bajos del CP1 se encontraron las especies vivientes *C. sericeus*, *C. coihaiquensis* (= *C. sericeus*), *C. haigi*, *C. magellanicus* y *C. colburni* (= *C. magellanicus*) (grupo *magellanicus*), *C. opimus*, *C. fulvus*, *C. saltarius*, *C. scagliai* (grupo *opimus*), *C. australis*, *C. flamarioni*, *C. azarae*, *C. “chasiquensis”*, *Ctenomys* sp. Monte (grupo *mendocinus*), *C. pundti* (grupo *talarum*), *C. minutus* (grupo *torquatus*), *C. bicolor* (grupo *boliviensis*), *C. latro* (grupo *tucumanus*) y la extinta †*C. “dasseni”*. Las especies extintas †*C. tandilensis*, †*C. “intermedius”*, †*C. viarapaensis*, †*C. thomasi*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes *C. mendocinus*, *C. porteousi* (grupo *mendocinus*), *C. talarum* (grupo *talarum*), *C. perrensi*, *C. roigi*, *C. dorbignyi*, *C. lami*, *C. torquatus* (grupo *torquatus*), *C. occultus*, *C. argentinus*, *C. tucumanus*, *C. juris* (grupo *tucumanus*), *C. rionegrensis*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”*, *C. bergi*, *C. “rosendopascuali”* (eastern), *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. frater* (grupo *frater*), *C. steinbachi*, *C. dorsalis*, *C. erikacuellarae* (grupo *boliviensis*) se ubicaron en valores positivos bajos del CP1, caracterizados por tener el rostro más largo y ancho, y los forámenes incisivos e interpremaxilar más estrechos (Figura 72). Hacia valores positivos extremos del CP1 se ubicaron las especies vivientes *C. pilarensis* (grupo *tucumanus*), *C. pearsoni* (grupo *torquatus*), *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. boliviensis* (grupo *boliviensis*) y la especie extinta †*C. kraglievichi*; todas ellas presentan rostros más largos y los forámenes del rostro más estrechos. Sobre el CP2, las especies extintas bolivianas †*C. subassentiens* y †*C. subquadratus* se ubicaron en el extremo positivo de este eje, caracterizadas por un rostro más corto y ancho que el resto de las especies. Las especies del grupo *magellanicus* se posicionaron en los valores negativos del CP2 por mostrar los rasgos opuestos (Figura 72).

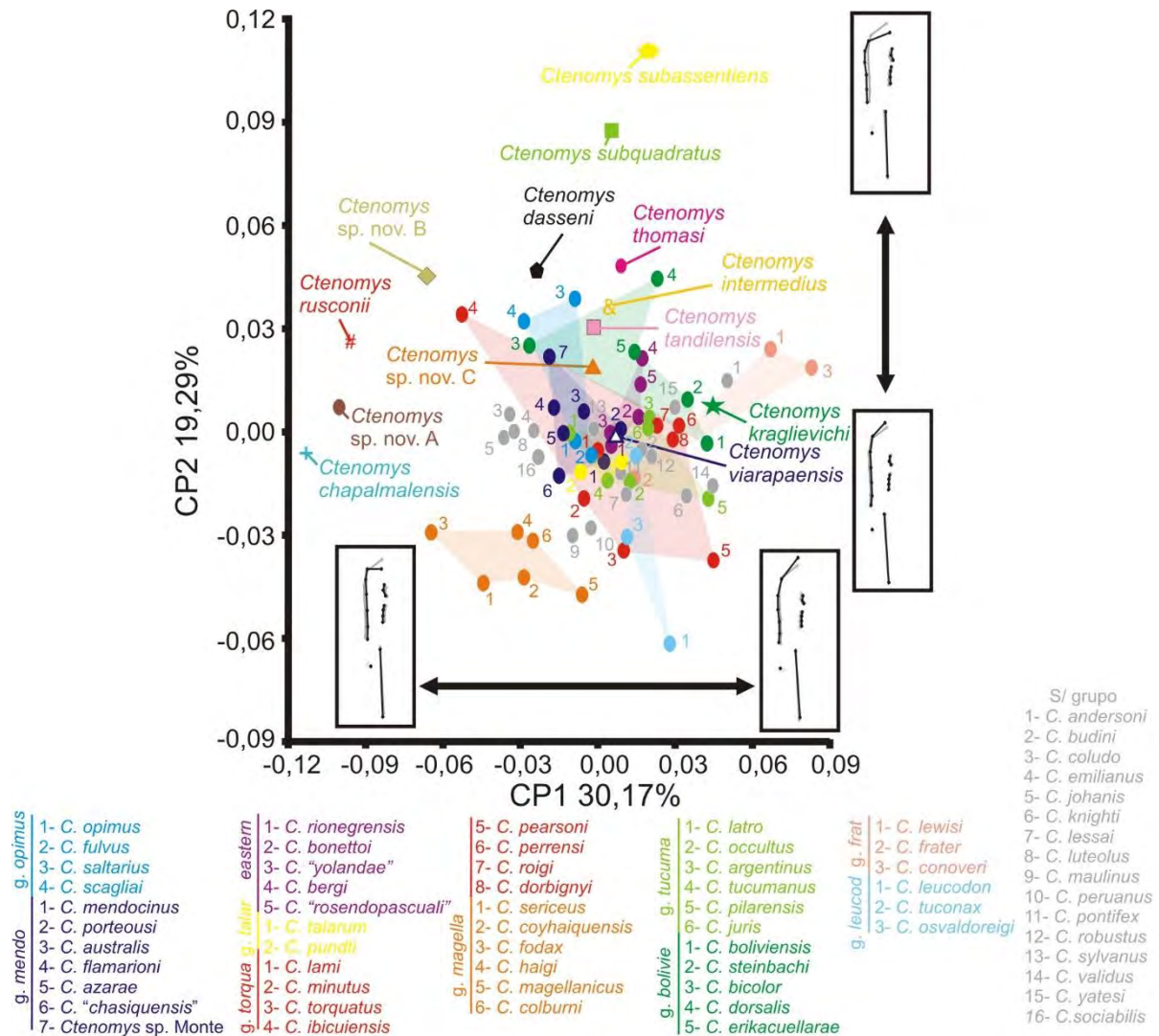


Figura 72. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones del cráneo en vista ventral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo número al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular y el nombre de la especie respectivamente.

El tamaño explicó un 5,10% ($P=0,0017$) de la variación total de la forma representada por las coordenadas de Procrustes. La influencia del tamaño en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (Figura 72) fue baja, siendo mayor para el CP1 (variación explicada: 6,11%; $P=0,029$) que para el CP2 (variación explicada: 1,71%; $P=0,26$). Esto se reflejó parcialmente en el ordenamiento de los taxones a lo largo del primer eje, con las especies más

pequeñas (e.g. †*C. rusconii*, †*C. chapalmalensis*, *C. fodax*) sobre el extremo negativo y las especies más grandes (e.g. †*C. kraglievichi*, †*C. viarapaensis*, *C. conoveri*) ubicadas en los valores positivos. En el gráfico de regresión entre el CAF y el log10 CS (Figura 73) se observó que el desarrollo de los forámenes incisivos e interpremaxilar fueron independientes del tamaño a diferencia del largo del rostro que se hizo mayor en especímenes más grandes.

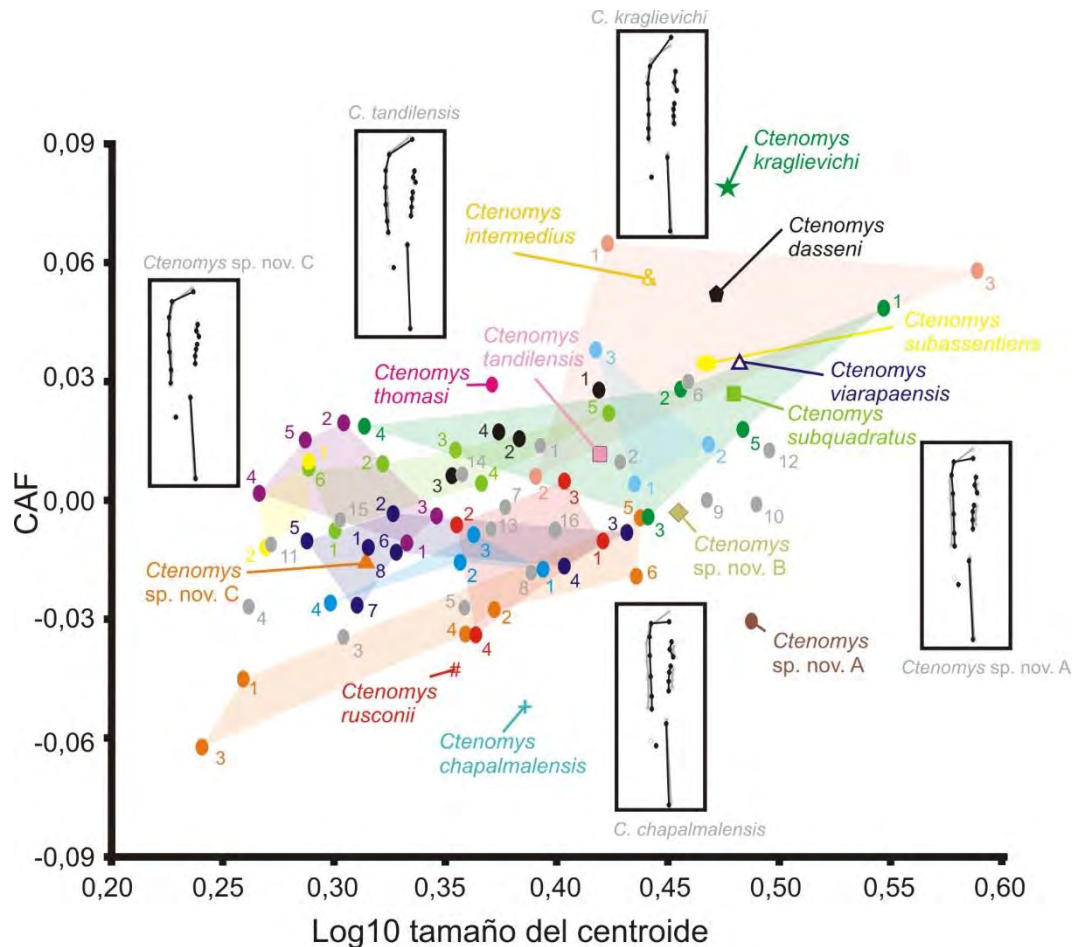


Figura 73. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por el Componente Alométrico de Forma (CAF) y el Log10 CS del análisis de regresión de las configuraciones del cráneo en vista ventral. Los cambios de forma asociados con el incremento de tamaño se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su número correspondiente al lado.

4.2.1.2.2 Mandíbula en vista lateral

Los dos primeros ejes del morfoespacio de las formas promedio por especie de la mandíbula en vista lateral explicaron un 66% de la variación total (CP1, 40,41% y CP2, 25,59%; Figura 74). Hacia los valores negativos extremos del CP1 se ubicaron las especies extintas †*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. ameghinoi*, †*C. rusconii*, †*C. thomasi*, †*C. viarapaensis*, †*C. "dasseni"*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*C. "magnus"*, †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y las vivientes *C. magellanicus* (grupo *magellanicus*), *C. conoveri* (grupo *frater*) y *C. boliviensis* (grupo *boliviensis*). Todas ellas se caracterizan por mostrar diastema largo, de posición subhorizontal, muesca masetérica posicionada más posteriormente y cuerpo mandibular alargado ántero-posteriormente (Figura 74). Desde los valores negativos bajos hacia el extremo de los positivos del CP1 se ubicaron las restantes especies vivientes y extintas analizadas, estas últimas incluyen a †*C. orthognathus*, †*C. subassentiens* y †*Ctenomys* sp. nov. C, caracterizadas por tener diastema más corto, de posición oblicua, muesca masetérica posicionada más anteriormente y cuerpo mandibular acortado ántero-posteriormente (Figura 74). A lo largo de los valores positivos del CP2 se ubicaron las especies extintas †*C. "dasseni"*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*C. "magnus"*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B así como las vivientes *C. colburni* (= *C. magellanicus*) (grupo *magellanicus*), *C. latro*, *C. occultus*, *C. argentinus*, *C. tucumanus*, *C. juris* (grupo *tucumanus*), *C. mendocinus*, *C. porteousi*, *C. australis*, *C. flamarioni*, *C. azarae*, *C. "chasiquensis"* (grupo *mendocinus*), *C. opimus*, *C. fulvus*, *C. saltarius* (grupo *opimus*), *C. perrensi*, *C. roigi*, *C. lami*, *C. minutus*, *C. ibicuiensis* (grupo *torquatus*), *C. rionegrensis*, *C. bergi* (eastern), *C. boliviensis*, *C. steinbachi*, *C. bicolor*, *C. dorsalis*, *C. erikacuellarae* (grupo *boliviensis*), *C. conoveri* (grupo *frater*). Todas estas especies se caracterizan por tener el cuerpo mandibular más alto, y la transición entre la porción horizontal anterior del diastema y el margen alveolar del dp4 más abrupta (Figura 74). Hacia los valores negativos de este mismo eje se ubicaron las especies extintas †*C. orthognathus*, †*C. subassentiens*, †*C. viarapaensis*, †*C. thomasi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. ameghinoi*, †*C. uquiensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. C y las vivientes *C. sericeus*, *C. fodax*, *C. haigi*, *C. magellanicus* (grupo *magellanicus*), *C. pilarensis* (grupo *tucumanus*), *Ctenomys* sp. Monte (grupo *mendocinus*), *C. scagliai* (grupo *opimus*), *C. pearsoni*, *C. dorbignyi*, *C. torquatus* (grupo *torquatus*), *C. bonettoi*, *C. "yolandae"*, *C. "rosendopascuali"* (eastern), *C. leucodon*, *C. tuconax*, *C. osvaldoreigi* (grupo *leucodon*), *C. frater*, *C. lewisi* (grupo *frater*), *C. talarum*, *C. pundti* (grupo *talarum*). Sobre estos valores las especies se caracterizaron por el cuerpo mandibular más

bajo y por la transición, entre la porción horizontal anterior del diastema y el margen alveolar del dp4, más gradual (Figura 74). De este modo, hubo una clara separación hacia valores negativos extremos de ambos ejes de las especies extintas †*C. ameghinoi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. uquiensis*, †*C. viarapaensis*, †*C. thomasi* y †*C. rusconii* por tener el diastema notablemente elongado y de posición sub-horizontal, el cuerpo mandibular bajo y alargado ántero-posteriormente y la transición gradual entre la porción horizontal anterior del diastema y el margen alveolar del dp4 (Figura 74).

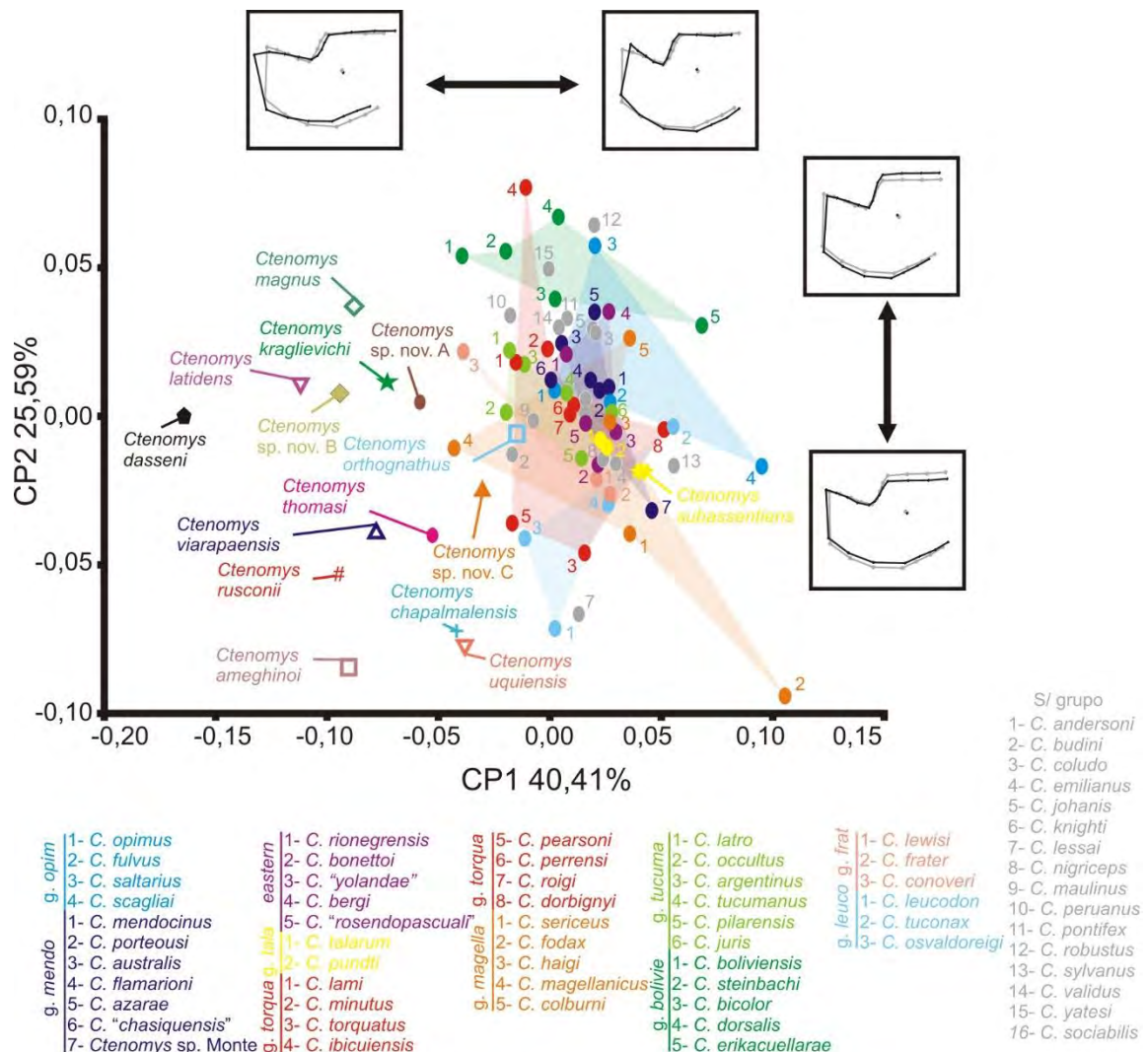


Figura 74. Gráfico de ordenamiento de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* en el espacio de forma definido por los dos primeros Componentes Principales (CP) del análisis de las configuraciones de la mandíbula en vista lateral. Los cambios de forma asociados con los valores positivos (+) y negativos (-) de cada CP se muestran en las grillas de deformación: los puntos negros y las líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Los puntos en gris con su respectivo número al lado indican que no pertenecen a un grupo de especies en particular y el nombre de la especie respectivamente.

líneas negras indican los cambios de forma con respecto a la grilla consenso (indicada con círculos y líneas grises). Las áreas sombreadas en colores indican los grupos de especies y los números en colores al lado de cada punto coloreado indica la especie. Las especies incluidas en el análisis que no pertenecen a un grupo de especie se indican con un punto gris y su número correspondiente al lado.

4.2.2 *Filomorfoespacios*

En el gráfico de superposición de la filogenia sobre el morfoespacio (filomorfoespacios) del cráneo en vista lateral (Figura 76), se observó que la distribución de los grupos de especies es consistente en gran medida con la filogenia, pero con fuerte superposición entre grupos. Algunas excepciones fueron la especie *C. scagliai* (grupo *opimus*) que se alejó de su grupo hacia valores positivos del CP1 y negativos del CP2, *C. erikacuellarae* (grupo *boliviensis*) y *C. conoveri* (grupo *frater*) que se alejaron de sus respectivos grupos hacia valores positivos de ambos CP (Figura 76). A pesar de estos resultados, los datos de forma mostraron un valor bajo de señal filogenética y alto de largo de árbol (ver sección 4.2.3 y Tabla 3).

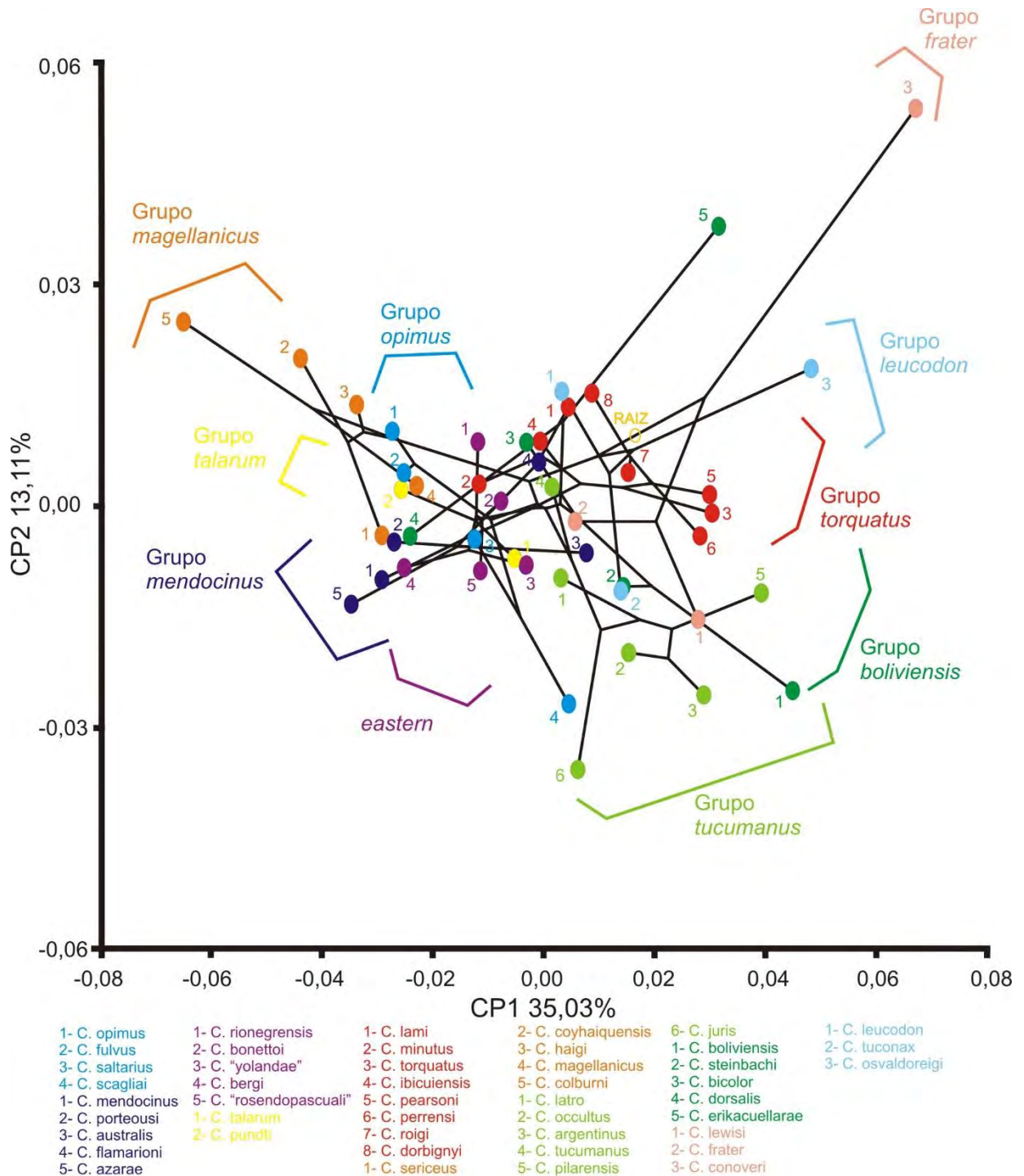


Figura 76. Proyección del árbol filogenético sobre el espacio de forma (filomorfoespacio) de los primeros dos CP de la vista lateral del cráneo. Los números al lado de cada punto indica la especie y el color de ambos indica el grupo de especie.

El filomorfoespacio del cráneo en vista ventral para especies vivientes fue el que mostró el mejor ajuste de la morfología de los grupos reconocidos con la filogenia, sustentando los valores más

altos de señal filogenética y los más bajos de largo de árbol (Figura 77; ver sección 4.2.3 y Tabla 3). Las ramas entre las especies de cada grupo fueron cortas indicando similitud morfológica entre especies estrechamente relacionadas. Algunas excepciones ocurrieron en las especies *C. dorsalis* del grupo *boliviensis*, *C. minutus* del grupo *torquatus* y *C. "yolandae"* del grupo *eastern*, las cuales se ubicaron en los valores opuestos al del resto de las especies de sus respectivos grupos.

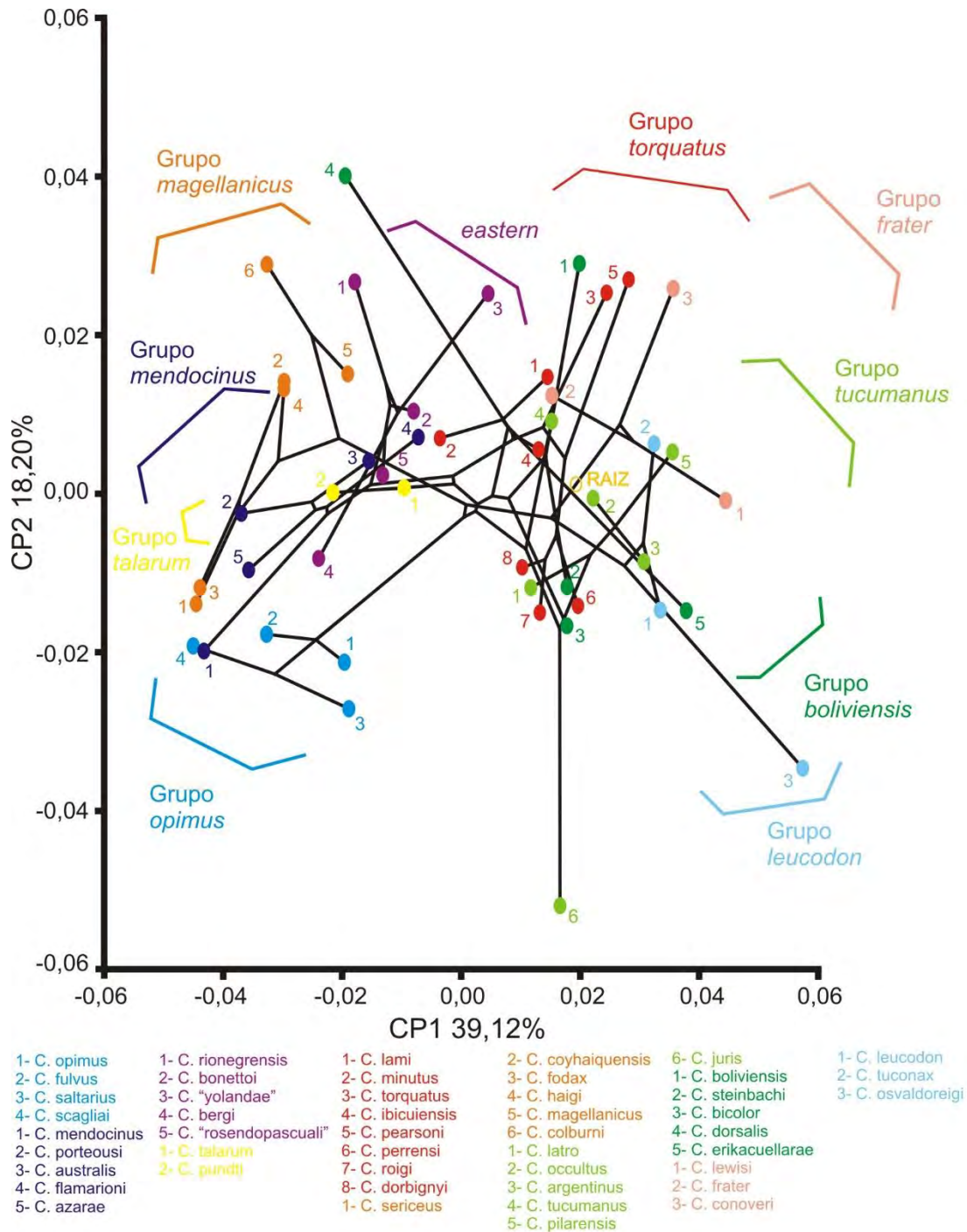


Figura 77. Proyección del árbol filogenético sobre el espacio de forma (filomorfoespacio) de los primeros dos CP de la vista ventral del cráneo. Los números al lado de cada punto indica la especie y el color de ambos indica el grupo de especie.

La proyección de la filogenia en el morfoespacio de la mandíbula en vista lateral (Figura 78) mostró un mantenimiento de algunos de los grupos filogenéticos. Las especies de los grupos *opimus*, *mendocinus*, *leucodon tucumanus*, *talarum*, y *frater* se ubicaron relativamente cerca dentro de su grupo respectivo, mostrando ramas cortas entre ellas. El resto de las especies pertenecientes a los grupos *boliviensis*, *magellanicus*, *eastern* y *torquatus* mostraron una gran dispersión entre ellas en el filomorfoespacio, lo que fue reflejado por los valores más bajos de señal filogenética y valores altos de largo del árbol (ver sección 4.2.3 y Tabla 3).

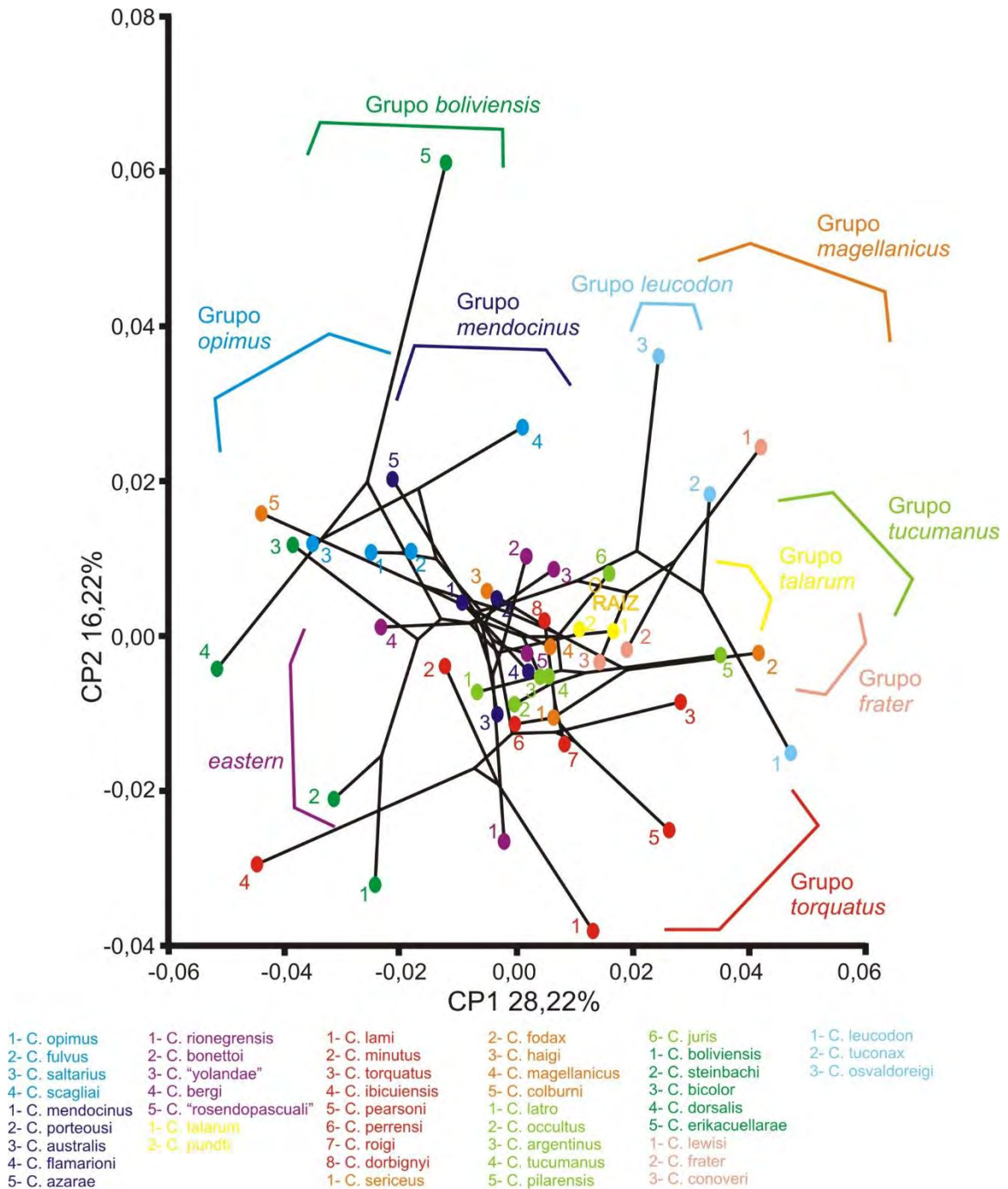


Figura 78. Proyección del árbol filogenético sobre el espacio de forma (filomorfoespacio) de los primeros dos CP de la vista lateral de la mandíbula. Los números al lado de cada punto indica la especie y el color de ambos indica el grupo de especie.

La distribución que resultó más apartada de la topología de la filogenia, y con mayor superposición entre grupos, se observó en el gráfico de mandíbula en vista dorsal (Figura 79),

sustentando un valor bajo de señal filogenética y mostrando el mayor valor de largo del árbol (ver sección 4.2.3 y Tabla 3). Algunas excepciones fueron los grupos *opimus*, *magellanicus* y *talarum* en los cuales la distribución de especies fue más consistente con la filogenia.

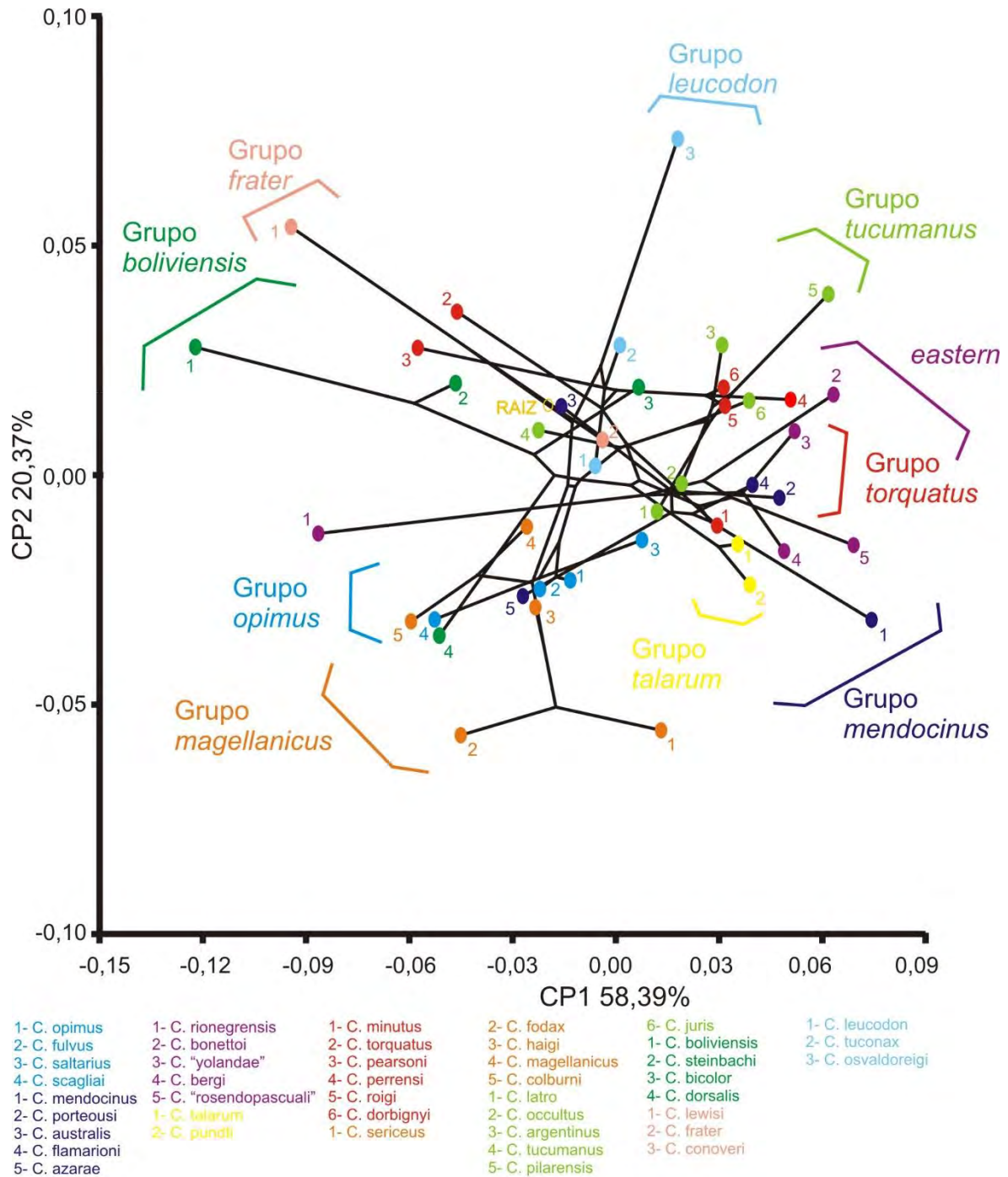


Figura 79. Proyección del árbol filogenético sobre el espacio de forma (filomorfoespacio) de los primeros dos CP de la vista dorsal de la mandíbula. Los números al lado de cada punto indica la especie y el color de ambos indica el grupo de especie.

4.2.3 Señal filogenética y largo de árbol

Los datos de forma obtenidos de los análisis de Morfometría Geométrica (ver Materiales y métodos) para todas las vistas de cráneo y mandíbula mostraron baja señal filogenética multivariada. Entre estos, los datos que mostraron el valor más alto de señal filogenética fueron los de la vista ventral del cráneo (Tabla 3). Los valores más altos de señal filogenética se correspondieron con los valores más bajos del largo de árbol, excepto para la señal filogenética de los datos de forma de la mandíbula en vista dorsal.

Tabla 3. Señal filogenética multivariada (Kmult) calculada para las configuraciones 2D de cráneo (CR) y mandíbula (MD) utilizando especies vivientes para los datos completos de forma; y especies vivientes y extintas para los datos de forma restringidos para las especies extintas. Largo de árbol calculados a partir de los filomorfoespacios. **P** indica los valores de significancia. Los valores en **negrita/asterisco (*)** indican resultados significativos.

	Kmult	P	Largo del árbol	P
CR vista lateral	0,2415	0,036	0,044	<0,0001
CR vista ventral	0,4727	0,001	0,038	<0,0001
MD vista lateral	0,2308	0,105	0,045	<0,0001
MD vista dorsal	0,3077	0,008	0,081	0,0009
CR vista ventral (sp. extintas)	0,5482*	0,001	0,096	<0,0001
MD vista lateral (sp. extintas)	0,3505	0,001	0,114	<0,0001

4.2.4 Mapeos sobre la estructura filogenética

Para el estudio de los patrones evolutivos de forma y tamaño se realizó un primer análisis basado en mapeos sobre la estructura filogenética (Ver capítulo Materiales y Métodos). En análisis subsecuentes, se calcularon las tasas de evolución de la forma y el tamaño, y se evaluaron diferentes modelos evolutivos (ver sección 4.3).

4.2.4.1 Mapeo de la forma en especies vivientes

El mapeo de los valores de las coordenadas de cada especie sobre el CP1 (como un estimador de la forma de la vista lateral del cráneo) sobre la estructura filogenética (Figura 80) indicó que los

valores medios a positivos del CP1 (verdes a celestes en Figura 80) representarían la morfología ancestral del árbol. Una tendencia al incremento en valores positivos ocurre de manera independiente en los grupos *frater*, *leucodon*, *tucumanus*, *boliviensis* (excepto en el linaje de *C. dorsalis*) y *torquatus*, y es especialmente marcada (azules) en *Ctenomys conoveri* y *Ctenomys osvaldoreigi*. Los valores positivos (celestes a azules en Figura 80) se asocian con morfologías de rostro largo, arco cigomático alto, órbita restringida, bulla auditiva pequeña y región occipital vertical, todas características favorables para dento-excavación. Por el contrario, una tendencia hacia valores negativos (amarillos a rojos) ocurre en especies de los grupos *opimus*, *talarum*, *mendocinus* y especialmente *magellanicus*. Estos valores negativos se asocian a morfologías de rostro corto, arco cigomático dorsoventralmente estrecho, órbita menos restringida, bulla auditiva grande y región occipital globosa; todas estas características indican una menor capacidad para dento-excavar.

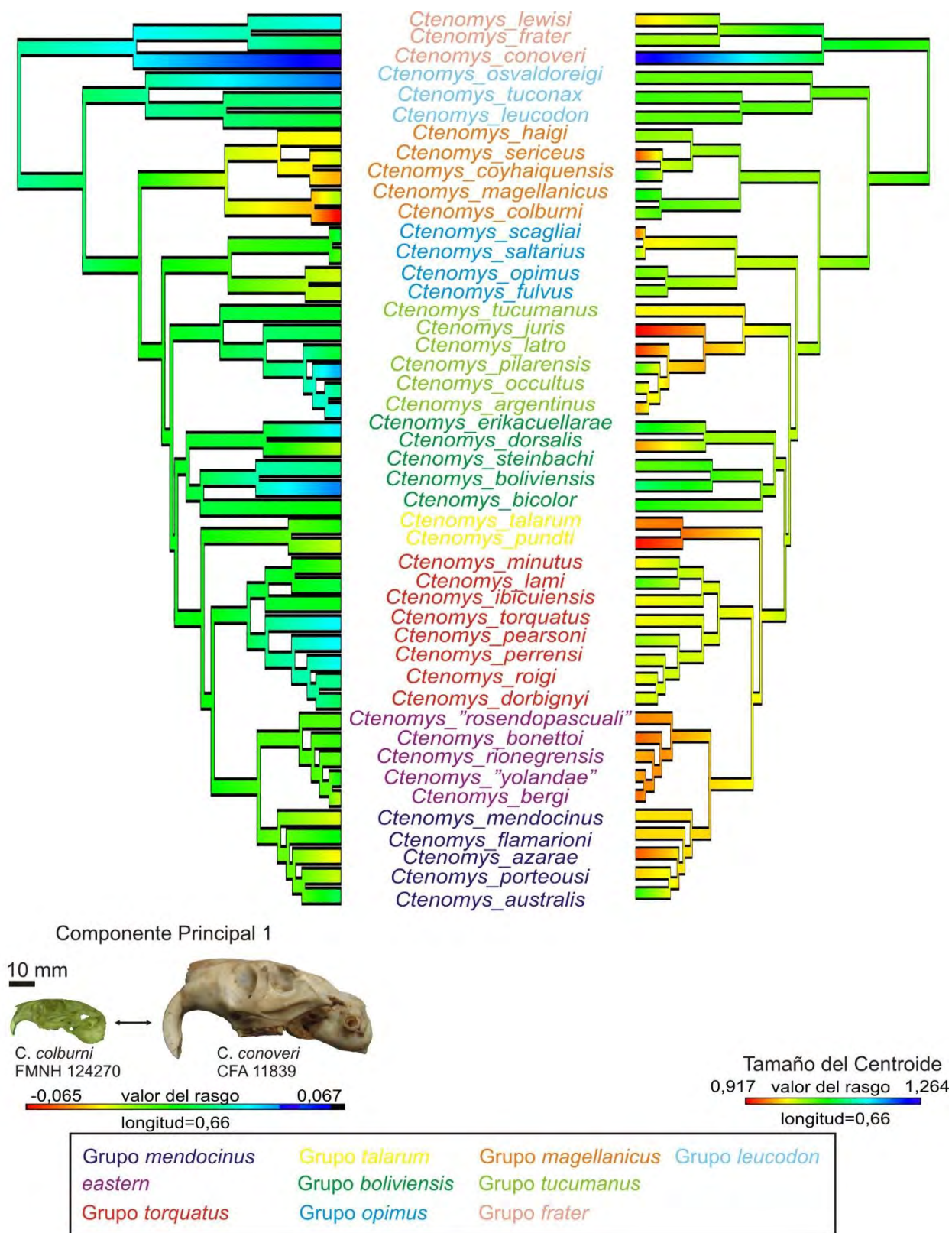


Figura 80. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista lateral del cráneo y a

la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

La forma de la vista ventral del cráneo fue la que resultó más claramente asociada a las relaciones filogenéticas en los análisis de mapeos sobre la filogenia de los *scores* sobre el CP1 (Figura 81), y consecuentemente es la vista que mostró la mayor señal filogenética (ver sección 4.2.3 y Tabla 3). Por otra parte, las tendencias de la forma se expresan de modo más marcado, i.e. a través de valores más dispares. Los valores positivos (colores celestes a azules en Figura 81) representados en los grupos *frater*, *leucodon*, *tucumanus*, *torquatus*, y en la especie *C. erikacuellarae*, se asocian con morfologías de rostros largos/procumbentes y anchos, arco cigomático expandido lateralmente y bulla auditiva pequeña (ver Figura 81); estas características son favorables para la dento-excavación. Esta tendencia en la forma se habría desarrollado tempranamente en la historia filogenética del género (~1,32 Ma; Figura 81) en los clados formados por los grupos *leucodon* y *frater*, y volvió a ocurrir independientemente, aunque de modo menos evidente, dentro de cada uno de los restantes grupos mencionados (Figura 81). Los valores negativos (amarillos a rojos en Figura 81) en especies de los grupos *magellanicus*, *opimus*, *mendocinus*, y menos marcados en aquellas de los grupos *talarum* y *eastern* se asocian con morfologías con rostro corto y estrecho, arco cigomático poco expandido lateralmente y bulla auditiva grande/inflada, características que indican una menor capacidad dento-excavadora (Figura 81). Dentro de los grupos *magellanicus*, *opimus* y *mendocinus* se produjo de manera independiente una profundización de esta tendencia morfológica (Figura 81).

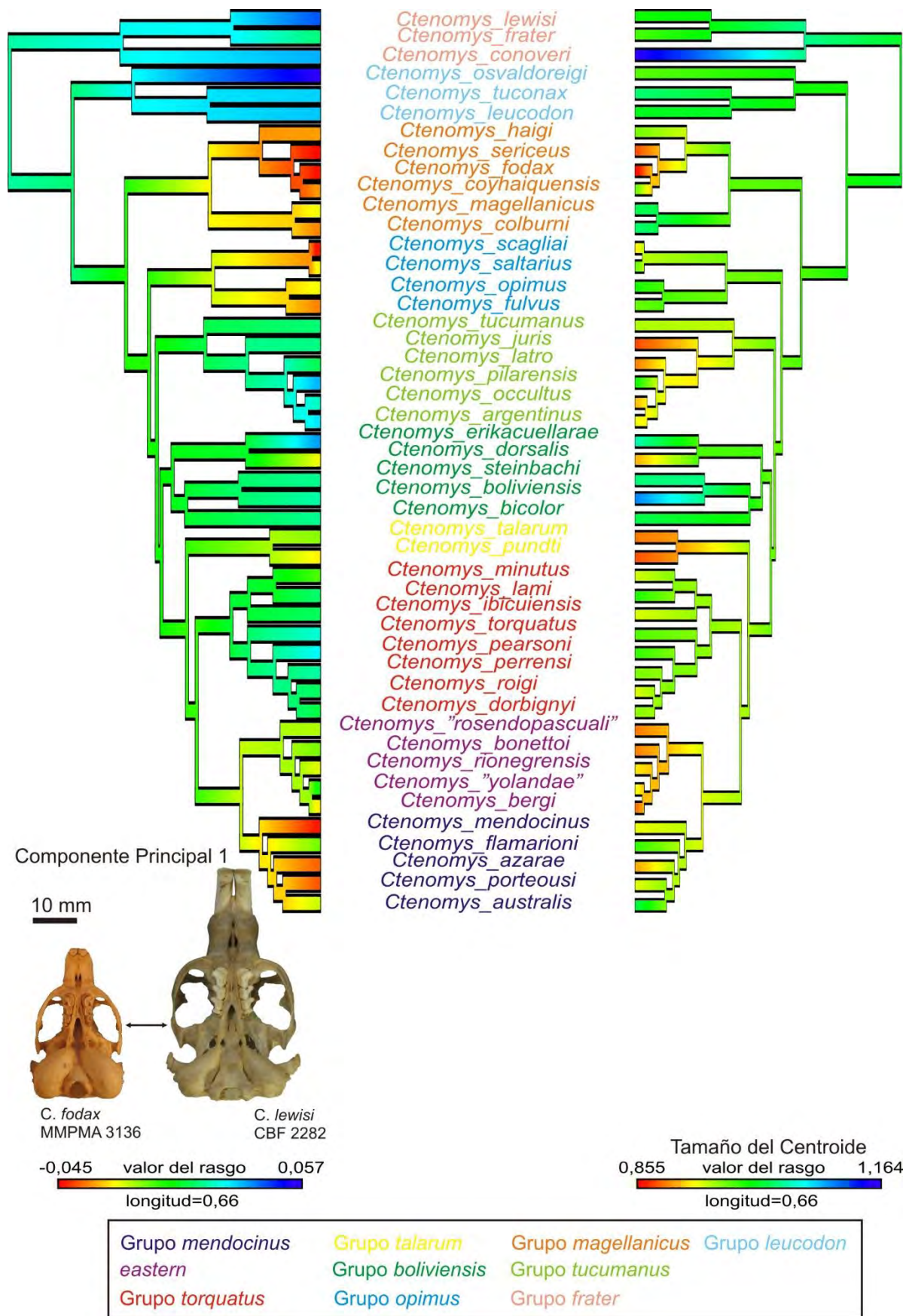


Figura 81. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista ventral del cráneo y a la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

El mapeo de los *scores* del CP1 del análisis de forma de la mandíbula en vista lateral sobre la estructura filogenética no mostró una tendencia clara dentro de cada grupo, excepto para los grupos *frater* y *leucodon*. Los valores positivos (celeste a azules en Figura 82) representados en estos dos grupos parecen haberse desarrollado tempranamente en la historia filogenética del género. Asimismo, formas asociadas a valores positivos se observan también en *C. fodax*, *C. pilarensis*, *C. torquatus* y *C. pearsoni*. Estos valores se asocian a mandíbulas de diastema largo, cuerpo bajo, largas ántero-posteriormente, cresta masetérica elevada, muesca masetérica posicionada más posteriormente, cóndilo bajo y proceso coronoides bajo y atrasado. Los valores negativos sobre el CP1 fueron representados por las especies del grupo *boliviensis* desde el nodo de origen del clado (amarillos a rojos en Figura 82). Además, estos valores fueron representados en varios linajes aislados: *C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. saltarius*, *C. opimus*, *C. dorsalis*, *C. steinbachi*, *C. ibicuiensis*, *C. bergi* y *C. azarae* (amarillos a rojos en Figura 82). Los valores negativos se asocian a mandíbulas de diastema corto, cuerpo alto, corta ántero-posteriormente, cresta masetérica baja, muesca masetérica posicionada más anteriormente, cóndilo alto y proceso coronoides alto y adelantado. El resto de las especies presentaron valores medios (verdes en Figura 82).

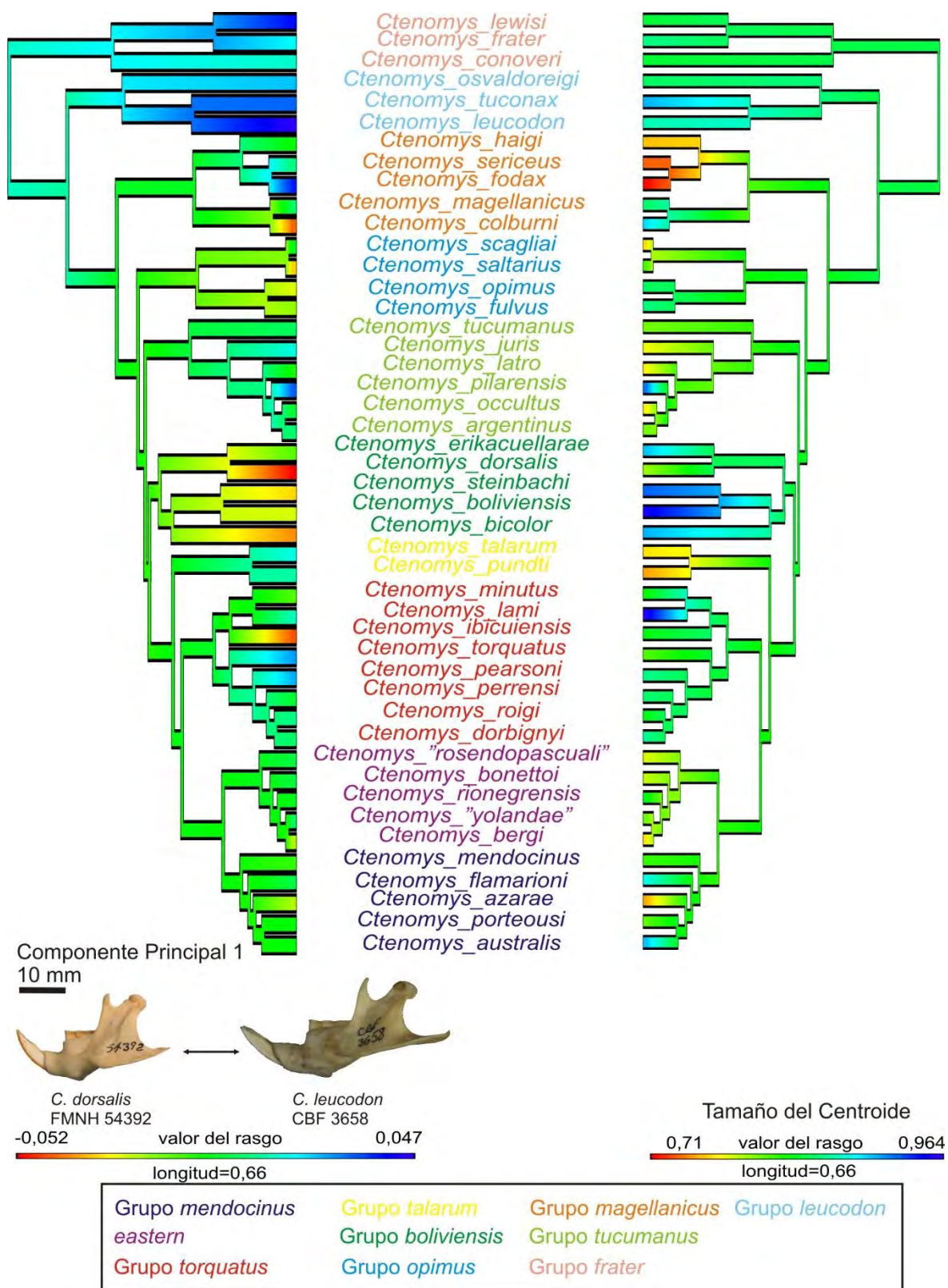


Figura 82. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista lateral de la mandíbula

y a la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

El mapeo de los *scores* del CP1 del análisis de forma de la mandíbula en vista dorsal sobre la estructura filogenética mostró una tendencia repetida hacia valores positivos (celestes a azules en Figura 83) en especies de los grupos *mendocinus*, *eastern*, *torquatus*, *talarum* y *tucumanus*. Asimismo, se observan valores positivos en *C. sericeus*, *C. bicolor* y *C. osvaldoreigi*. Estos valores se asocian a mandíbulas con diastema mandibular largo, base del alvéolo del incisivo alejado del cóndilo y proceso angular largo. A su vez, los valores negativos (amarillos a rojos en Figura 83) se presentan en los linajes aislados de *C. boliviensis*, *C. rionegrensis*, y *C. lewisi*. Estos se asocian a mandíbulas con las tendencias morfológicas opuestas (diastema mandibular corto, base del alvéolo del incisivo cerca del cóndilo y proceso angular corto). El resto de las especies presentaron valores medios (verdes en Figura 83), asociados a morfologías intermedias entre los extremos descriptos.

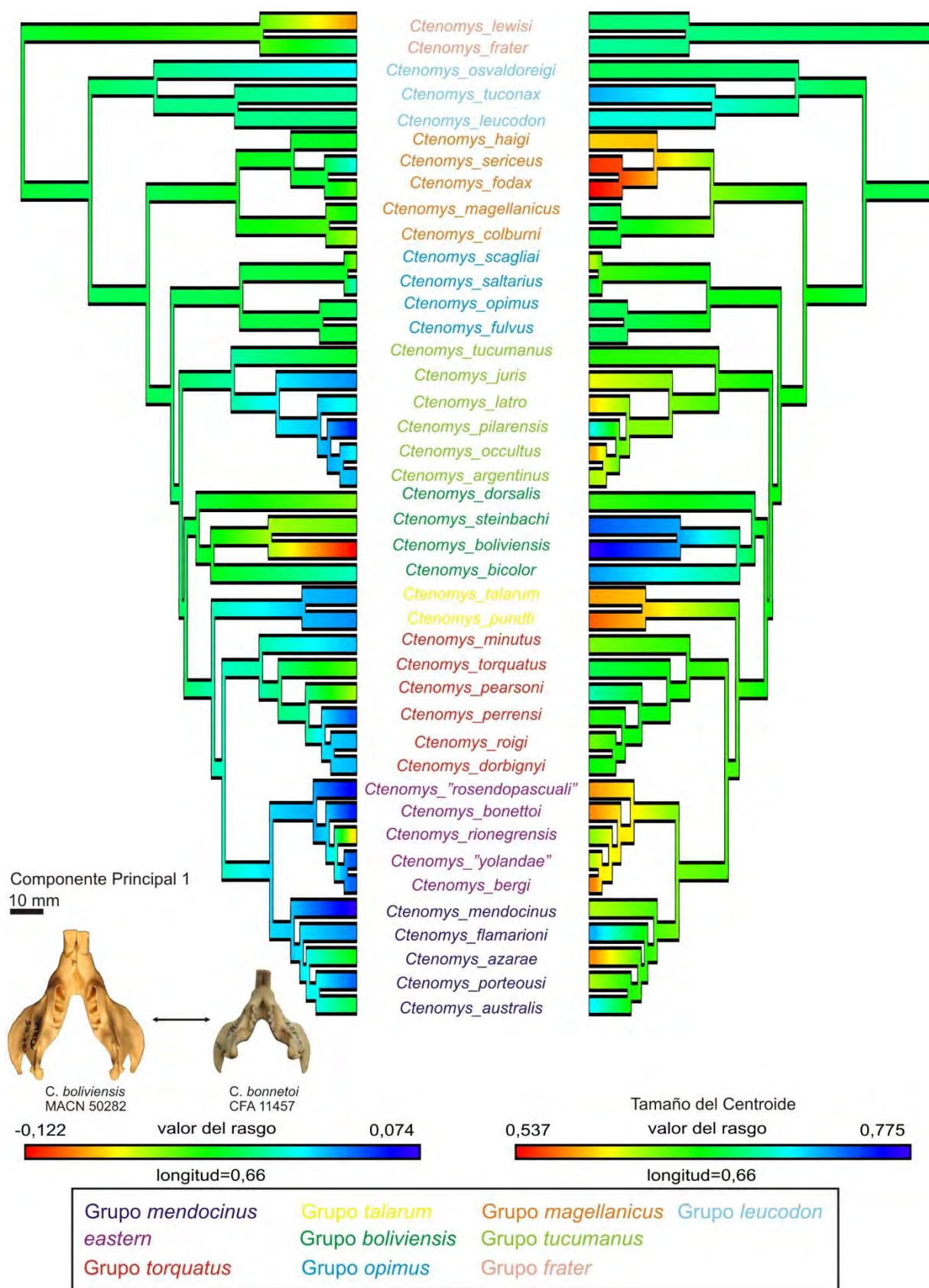


Figura 83. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista dorsal de la mandíbula y a la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

4.2.4.2 Mapeo de la forma en especies vivientes y extintas

El mapeo de los *scores* del CP1 del análisis de forma del cráneo en vista ventral sobre la estructura filogenética incluyendo especies vivientes y extintas, muestra que los valores negativos presentes en las especies †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii* y †*Ctenomys* sp. nov. A ocurren tempranamente en la historia filogenética del género (amarillos a rojos en Figura 84). Estos valores se asocian a cráneos con un gran desarrollo de los forámenes incisivos e interpremaxilar y un rostro corto. Los valores medios y positivos ocurren a partir del nodo que involucra a las restantes especies (verdes a azules en Figura 84). Estos valores se asocian a una morfología del cráneo caracterizada por forámenes incisivos e interpremaxilar más estrechos, así como un rostro largo. A pesar de ello, aparecieron de forma independiente varias tendencias ancestrales en linajes aislados (†*Ctenomys* sp. nov. B, *C. fodax*, *C. ibicuiensis*; amarillos en Figura 84). Los valores positivos ocurren en especies de los grupos *frater*, *leucodon*, *tucumanus*, *boliviensis* y *torquatus* (celestes a azules en Figura 84), asociados con morfologías de rostro ancho y procumbente, con forámenes estrechos. El resto de las especies (grupos *magellanicus*, *opimus*, *talarum* y *mendocinus*) presentaron valores medios (verdes en Figura 84), asociados a morfologías intermedias entre los extremos descriptos.

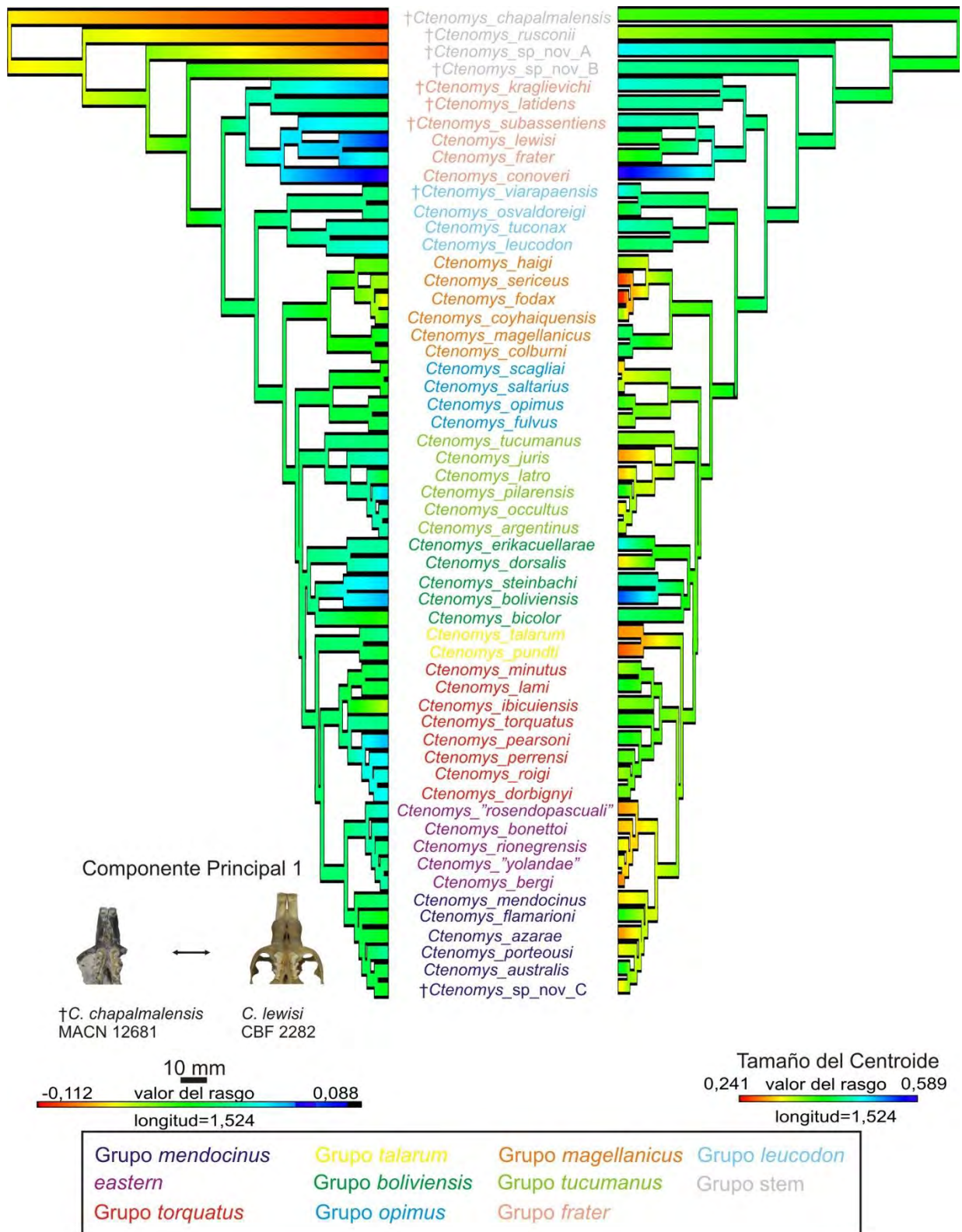


Figura 84. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista ventral del cráneo y a la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los

valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

El mapeo de los *scores* del CP1 del análisis de forma de la mandíbula en vista lateral incluyendo especies vivientes y extintas sobre la estructura filogenética mostró que los valores medios a negativos ocurren desde el origen del género hasta las especies pertenecientes al grupo *stem* (†*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B), así como en las especies †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, *C. conoveri*, †*C. viarapaensis*, *C. osvaldoreigi*, *C. magellanicus*, *C. boliviensis* y *C. steinbachi* dentro del *crown* (verdes a rojos en Figura 85). Estos valores se asocian a mandíbulas de diastema amplio/largo, de posición subhorizontal, muesca masetérica posicionada más posteriormente y cuerpo mandibular alargado ántero-posteriormente; esta sería la condición basal en la historia del género. Los valores positivos ocurren de forma independiente en especies de los grupos *frater*, *leucodon*, *magellanicus*, *opimus*, *tucumanus*, *boliviensis*, *talarum*, *torquatus*, *mendocinus* y *eastern*. Estos valores se asocian a la morfología de diastema restringido/corto, de posición oblicua, muesca masetérica posicionada más anteriormente y cuerpo mandibular acortado ántero-posteriormente (celestes a azules en Figura 85).

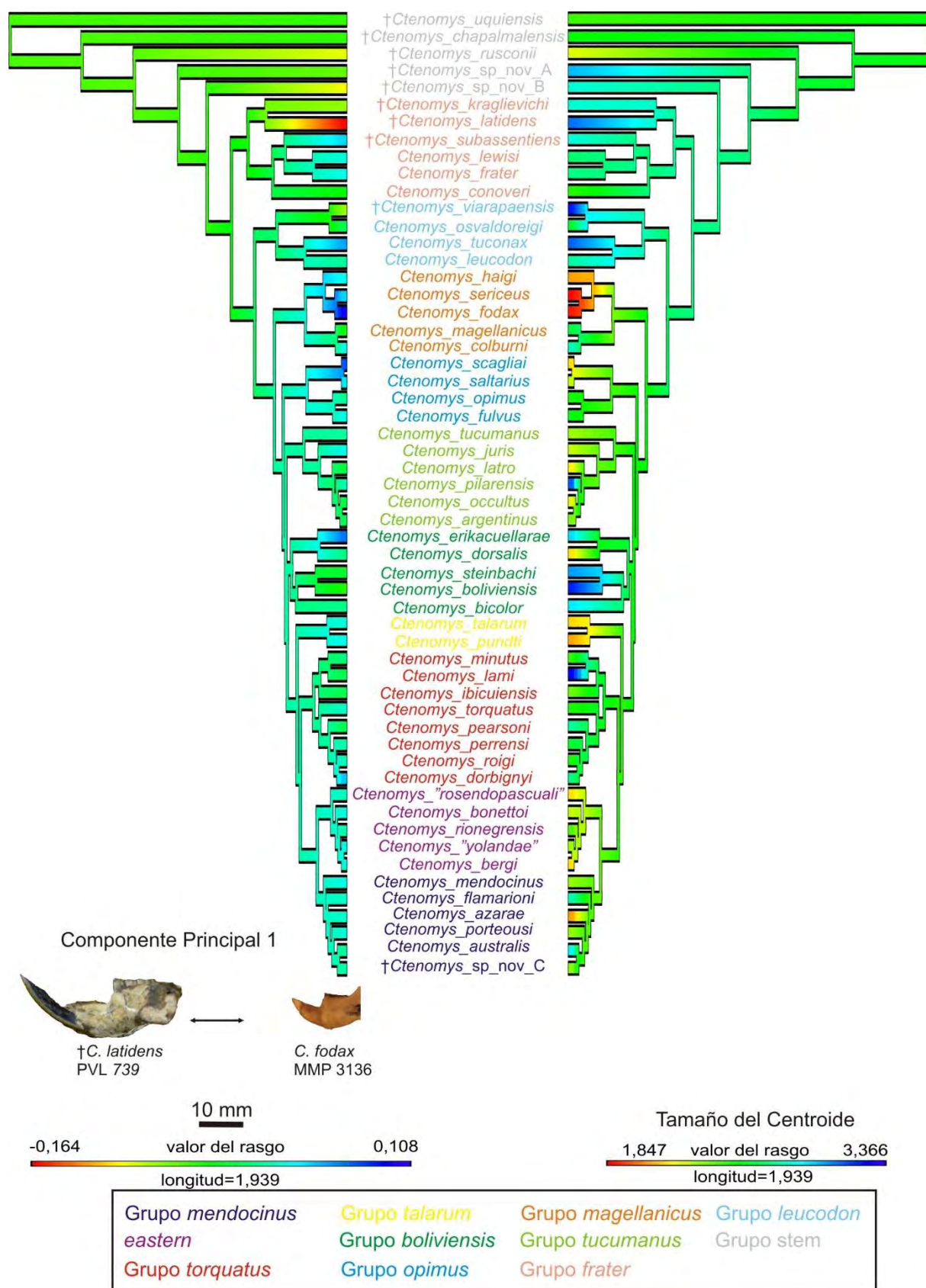


Figura 85. Gráficos de mapeos de forma y tamaño sobre la filogenia. A la izquierda los valores de las coordenadas de cada especie sobre el primer componente principal (CP1) de la vista lateral de la mandíbula y a la derecha los valores de CS de cada especie mapeados sobre la filogenia. Las escalas abajo indican los valores de CP1 y CS y sus respectivas guías de color. Un procedimiento basado en *Maximum Likelihood* asume un modelo de Movimiento Browniano para la evolución del carácter y estima los valores de los nodos y las ramas del árbol.

4.2.4.3 Mapeo del tamaño

El mapeo del tamaño del centroide (como un estimador de tamaño) de las configuraciones de cráneo sobre la filogenia indicó que los valores bajos de tamaño ocurren desde el nodo que incluye a los grupos *magellanicus*, *opimus*, *tucumanus*, *talarum*, *torquatus*, *eastern* y *mendocinus* y de forma independiente en *C. dorsalis* (amarillos a rojos en Figuras 80 y 81). Solo unos pocos eventos de incremento del tamaño (verdes a azules en Figuras 80 y 81) ocurren desde los nodos que incluyen a linajes basales *C. lewisi* (excepto en Figura 80), *C. frater*, *C. conoveri*, *C. osvaldoreigi*, *C. tuconax*, *C. leucodon* y de forma independiente en linajes más modernos como *C. magellanicus*, *C. opimus*, *C. erikacuellarae*, *C. steinbachi*, *C. boliviensis*, *C. bicolor*, *C. lami*, *C. australis* y *C. flamarioni* (excepto en Figura 80).

El mapeo del tamaño del centroide de las configuraciones de mandíbula sobre la estructura filogenética mostró, al igual que para el cráneo, una ocurrencia de los valores bajos de tamaño desde los nodos que involucran a muchos linajes terminales (amarillos a rojos en Figuras 82 y 83). Desde el origen del clado hasta un gran número de linajes terminales se observa una ocurrencia de tamaños medios (verdes en Figuras 82 y 83). Valores altos de tamaño ocurren en los clados basales que incluye a los grupos *frater* y *leucodon*, desde el origen del clado que involucra a las especies del grupo *boliviensis* y en los linajes *C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. magellanicus*, *C. pilarensis*, *C. lami*, *C. pearsoni*, *C. perrensi*, *C. dorbignyi*, *C. flamarioni*, *C. australis* de forma independiente (celestes a azules en Figuras 82 y 83).

La comparación entre la forma del cráneo (lateral y ventral) y el tamaño (tamaño del centroide) (Figuras 80 y 81) mostró que las especies con morfología robusta, esto es rostro procumbente y ancho, arco cigomático amplio y expandido lateralmente, órbita restringida, bulla auditiva pequeña y región occipital vertical (azules a celestes en Figuras 80 y 81) se relacionaron con grandes, medianos y pequeños tamaños (azules a rojos en Figuras 80 y 81), pero las morfologías gráciles, caracterizadas por tener rostro corto y estrecho, arco cigomático bajo y poco expandido lateralmente, órbita menos restringida, bulla auditiva grande y región occipital globosa (verdes a

rojos en Figuras 80 y 81), estuvieron relacionadas únicamente a medianos y pequeños tamaños (verdes a rojos en Figuras 80 y 81).

La comparación entre la forma de la mandíbula (en vista lateral) y el tamaño (tamaño del centroide) (Figuras 82 y 83) mostró que no hubo una correlación entre forma y tamaño, existiendo para los distintos tamaños todas las formas posibles.

El mapeo del tamaño del centroide de las configuraciones de cráneo (en vista ventral) sobre la filogenia que involucra especies vivientes y extintas, mostró en general la ocurrencia de valores medios a altos de tamaño desde la base de la filogenia hasta el nodo dentro del *crown* que involucra a las especies de los grupos *frater* y *leucodon* (verdes a azules en Figura 84). A partir del nodo que involucra a las restantes especies (esto es, pertenecientes a los grupos *magellanicus*, *opimus*, *tucumanus*, *boliviensis*, *talarum*, *torquatus*, *eastern* y *mendocinus*) se observan valores bajos de tamaño (amarillos a rojos en Figura 84). Sin embargo y de forma aislada, dentro del grupo *crown* ocurren valores altos de tamaños en las especies *C. erikacuellarae*, *C. steinbachi* y *C. boliviensis* (celestes a azules en Figura 84).

El mapeo del tamaño del centroide de las configuraciones de mandíbula (en vista lateral) sobre la filogenia que involucra especies vivientes y extintas, mostró valores medios a altos de tamaño desde la base de la filogenia hasta los clados dentro del grupo *crown* que involucra a las especies de los grupos *frater* y *leucodon* (verdes a azules en Figura 85). A partir del nodo que involucra a las restantes especies (esto es, pertenecientes a los grupos *magellanicus*, *opimus*, *tucumanus*, *boliviensis*, *talarum*, *torquatus*, *eastern* y *mendocinus*) se observan valores bajos de tamaño (amarillos a rojos en Figura 85). Sin embargo y de forma independiente, dentro del grupo *crown* se registran tendencias hacia mayores tamaños en los linajes de las especies *C. magellanicus*, *C. colburni* (= *C. magellanicus*), *C. pilarensis*, *C. erikacuellarae*, *C. steinbachi*, *C. boliviensis*, *C. bicolor*, *C. lami*, *C. flamarioni* y *C. australis* (celestes a azules en Figura 85).

4.2.5 Relación de forma y tamaño con variables ecológicas

Sobre las variables que se consideraron potencialmente explicativas de los patrones de variación morfológica se realizaron dos análisis. En primer lugar, se hicieron análisis de regresión (PGLS) entre la forma y las variables potencialmente explicativas de la misma (ver Capítulo Materiales y Métodos; ver Anexo A.5). En segundo lugar, se estimó la señal filogenética de estas variables.

4.2.5.1 Asociación entre la forma y las variables explicativas (PGLS)

Los análisis de regresión entre la forma de la vista lateral del cráneo y las variables ecológicas y de tamaño fueron significativas para los primeros 3 y 10 componentes principales. De modo general, la forma fue relacionada significativamente con la variable de tamaño (Log10 CS) en los primeros 3 y 10 componentes principales, y con la variable densidad aparente de suelo en los primeros 10 componentes principales (Tabla 4).

Tabla 4. Relación entre la forma 2D y el tamaño (CS) del cráneo (CR) en vista lateral, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 3 y 10 primeros CP (PGLS 60% y 90% respectivamente). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F, estadístico asociado a λ ; P, valor de significancia de los modelos. Las letras en negro denotan que la variable es significativa ($p \leq 0,05$).

Dato de forma completo		λ	R²	F	P				
CR lateral									
PC1 – 3		0.717	0.3831	6.364	4.44E-04	<u>Variable</u>	<u>Coefficiente</u>	<u>t</u>	<u>Valor de p</u>
	Cobertura vegetal						-1.56E-03	-0.6163	0.5410996
	Densidad aparente						1.91E-04	0.4743	0.6378073
	Precipitación						1.98E-05	1.7493	0.0877289
	Log10 CS						2.87E-01	4.1656	1.56E-04
PC1 – 10		0	0.5531	12.69	8.32E-07	<u>Variable</u>	<u>Coefficiente</u>	<u>t</u>	<u>Valor de p</u>
	Cobertura vegetal						-7.61E-04	-0.2757	0.784195
	Densidad aparente						1.60E-03	3.5675	0.000935
	Precipitación						1.28E-05	1.0918	0.2812768
	Log10 CS						4.52E-01	6.1374	2.76E-07

En el análisis de la relación entre la forma del cráneo en vista ventral y las variables explicativas, la precipitación y el tamaño corporal (Log10 CS) estuvieron relacionadas significativamente con la forma en los primeros 3 y 10 componentes principales (Tabla 5).

Tabla 5. Relación entre la forma 2D y el tamaño (CS) del cráneo (CR) en vista ventral, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 3 y 10 primeros CP (PGLS 60% y 90% respectivamente). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F, estadístico asociado a λ ; P, valor de significancia de los modelos. Las letras en negro denotan que la variable es significativa ($p \leq 0,05$).

Dato de forma completo	λ	R²	F	P				
CR ventral								
PC1 – 3	0.788	0.6458	19.15	4.98E-09	<u>Variable</u>	<u>Coefficiente</u>	<u>t</u>	<u>Valor de p</u>
					Cobertura vegetal	1.84E-03	0.9047	0.370799
					Densidad aparente	-4.52E-05	-0.1444	0.885896
					Precipitación	2.68E-05	2.8822	0.006199
					Log10 CS	3.68E-01	6.5508	6.40E-08
PC1 – 10	0.733	0.5758	14.25	1.97E-07	Cobertura vegetal	2.38E-03	0.8933	0.3767858
					Densidad aparente	-6.24E-04	-1.5198	0.1360572
					Precipitación	2.53E-05	2.0894	0.042768
					Log10 CS	4.24E-01	5.8317	6.93E-07

Para los análisis de regresión entre la forma de la mandíbula y las variables explicativas, el tamaño estuvo significativamente relacionado con la forma de la vista lateral para los primeros 10 componentes principales (Tabla 6) y, para el caso de la forma de la mandíbula en vista dorsal, la densidad aparente del suelo estuvo significativamente relacionada con la forma para los primeros 10 componentes principales (Tabla 7).

Tabla 6. Relación entre la forma 2D y el tamaño (CS) de la mandíbula (MD) en vista lateral, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 3 y 10 primeros CP (PGLS 60% y 90% respectivamente). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F, estadístico asociado a λ ; P, valor de significancia de los modelos. Las letras en negro denotan que la variable es significativa ($p \leq 0,05$).

Dato de forma completo		λ	R²	F	P				
MD lateral									
PC1 – 3		0	0.2619	3.637	0.0126				
						<u>Variable</u>	<u>Coefficiente</u>	<u>t</u>	<u>Valor de p</u>
						Cobertura vegetal	-3.86E-04	-0.1362	0.89232
						Densidad aparente	-3.86E-04	-0.8547	0.39769
						Precipitación	-2.50E-05	-1.903	0.06408
						Log10 CS	-1.11E-01	-1.3761	0.17625
PC1 – 10		0.668	0.3132	4.675	3.35E-03				
						Cobertura vegetal	-2.55E-03	-0.8092	0.423086
						Densidad aparente	-4.65E-04	-0.9422	0.35163
						Precipitación	-1.68E-05	-1.1232	0.267868
						Log10 CS	-2.55E-01	-3.0131	0.004419

Tabla 7. Relación entre la forma 2D y el tamaño (CS) de la mandíbula (MD) en vista dorsal, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 3 y 10 primeros CP (PGLS 60% y 90% respectivamente). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F, estadístico asociado a λ ; P, valor de significancia de los modelos. Las letras en negro denotan que la variable es significativa ($p \leq 0,05$).

Dato de forma completo	λ	R²	F	P				
MD dorsal								
PC1 – 3	0	0.2674	3.377	0.01879				
					<u>Variable</u>	<u>Coefficiente</u>	<u>t</u>	<u>Valor de p</u>
					Cobertura vegetal	4.08E-03	0.7998	0.4289
					Densidad aparente	1.04E-03	1.3086	0.1987
					Precipitación	3.41E-05	1.3827	0.1751
					Log10 CS	-3.95E-02	-0.2691	0.7893
PC1 – 10	0	0.3986	6.132	6.87E-04				
					Cobertura vegetal	5.54E-03	1.1224	0.26893
					Densidad aparente	1.73E-03	2.2396	0.03121
					Precipitación	3.27E-05	1.3724	0.17821
					Log10 CS	-7.87E-02	-0.554	0.5829

Resumiendo, los análisis de regresión indicaron que las formas del cráneo y la mandíbula estuvieron relacionadas principalmente con el tamaño corporal y con los valores de precipitación y densidad aparente del suelo.

4.2.5.2 Señal filogenética de las variables explicativas

La variable de tamaño (Log10 CS) fue la que mostró el valor más alto de señal filogenética (Tabla 8). A continuación, la cobertura vegetal fue la variable que mostró el valor más alto de señal filogenética. Luego siguió la variable precipitación media anual y, por último, con el valor más bajo de señal filogenética, la variable de densidad del suelo (Tabla 8).

Tabla 8. Valores de señal filogenética de las variables potencialmente explicativas de la forma (utilizando la filogenia publicada por De Santi *et al.*, 2021).

Variable	K	P
Tamaño (Log CS)	0,6551	0,001
Densidad del suelo	0,4946	0,004
Cobertura vegetal	0,585	0,001
Precipitación	0,542	0,001

4.2.6 Disparidad

El análisis de disparidad en los grupos de especies vivientes mostró que los grupos *frater*, *boliviensis* y *magellanicus* presentan los valores más altos de disparidad para la forma de todas las vistas analizadas (ver Materiales y métodos). Por otro lado, el grupo *leucodon* arrojó valores altos para la forma de las vistas lateral y ventral de cráneo y lateral de la mandíbula. El grupo *eastern* presentó valores altos de disparidad para la forma de la mandíbula en vista dorsal. Los grupos *mendocinus*, *talarum* y *eastern* arrojaron los valores más bajos de disparidad para la forma de la vista lateral y ventral de cráneo y lateral de la mandíbula. Los grupos *talarum*, *torquatus*, *tucumanus* y *opimus* arrojaron los valores más bajos para la forma de la vista dorsal de la mandíbula. Los valores de disparidad en cada uno de los grupos de especies están detallados en las Tablas 9, 10, 11 y 12.

Tabla 9. Índice de disparidad para los grupos de especies analizados utilizando la forma del cráneo en vista lateral. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	5	0,62 Ma	0.0039256650
<i>frater</i>	3	0,84 Ma	0.0058783138
<i>leucodon</i>	3	0,79 Ma	0.0038447249
<i>magellanicus</i>	5	0,47 Ma	0.0028247389
<i>mendocinus</i>	5	0,25 Ma	0.0020227913
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.0021661688

<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.0009854878
<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.0008497477
<i>torquatus</i>	8	0,37 Ma	0.0022714248
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.0023438789

Tabla 10. Índice de disparidad para los grupos de especies analizados utilizando la forma del cráneo en vista ventral. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	5	0,62 Ma	0.0025437603
<i>frater</i>	3	0,84 Ma	0.0028962894
<i>leucodon</i>	3	0,79 Ma	0.0034425843
<i>magellanicus</i>	6	0,47 Ma	0.0023136166
<i>mendocinus</i>	5	0,25 Ma	0.0015191111
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.0019216635
<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.0010992308
<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.0004963807
<i>torquatus</i>	8	0,37 Ma	0.0014805153
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.0017451603

Tabla 11. Índice de disparidad para los grupos de especies analizados utilizando la forma de la mandíbula en vista lateral. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	5	0,62 Ma	0.0031237005
<i>frater</i>	3	0,84 Ma	0.0034060065
<i>leucodon</i>	3	0,79 Ma	0.0035455556
<i>magellanicus</i>	5	0,47 Ma	0.0028648872
<i>mendocinus</i>	5	0,25 Ma	0.0008771551
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.0019946713
<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.0008011665

<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.0005032296
<i>torquatus</i>	8	0,37 Ma	0.0016631111
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.0012187470

Tabla 12. Índice de disparidad para los grupos de especies analizados utilizando la forma de la mandíbula en vista dorsal. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	4	0,62 Ma	0.006738378
<i>frater</i>	2	0,37 Ma	0.007109946
<i>leucodon</i>	3	0,79 Ma	0.003276875
<i>magellanicus</i>	5	0,47 Ma	0.004170888
<i>mendocinus</i>	5	0,25 Ma	0.003300073
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.002074028
<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.005173861
<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.002172804
<i>torquatus</i>	6	0,37 Ma	0.003103557
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.002610902

En un segundo análisis, cuando se incorporaron especies extintas, los valores de disparidad aumentaron en los grupos en los que se incluyeron aquéllas. Esto fue para el caso del grupo *frater*, en el cual fueron incluidas las especies †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, †*C. subassentiens* y †*C. subquadratus*, y del grupo *leucodon* donde la especie †*C. viarapaensis* fue incluida. Al igual que para todos los análisis con especies vivientes, los grupos *frater*, *boliviensis*, *magellanicus* y *leucodon* fueron los que mostraron los valores más altos de disparidad en los análisis incluyendo fósiles (Tablas 13 y 14).

Tabla 13. Índice de disparidad para los grupos de especies con especies extintas incluidas utilizando la forma del cráneo en vista ventral. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	5	0,62 Ma	0.0035884624

<i>frater</i>	6	1,13 Ma	0.0090176060
<i>leucodon</i>	4	0,79 Ma	0.0047810585
<i>magellanicus</i>	6	0,47 Ma	0.0045978482
<i>mendocinus</i>	6	0,25 Ma	0.0012844297
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.0025265094
<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.0014987574
<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.0007670482
<i>torquatus</i>	8	0,37 Ma	0.0031705120
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.0020517172

Tabla 14. Índice de disparidad para los grupos de especies con especies extintas incluidas utilizando la forma de la mandíbula en vista lateral. Se muestra la riqueza específica y la edad de origen de cada grupo de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en esta tesis.

Grupo	Riqueza específica	Edad	Índice de Foote (disparidad)
<i>boliviensis</i>	5	0,62 Ma	0.0054424010
<i>frater</i>	6	1,13 Ma	0.0075643169
<i>leucodon</i>	4	0,79 Ma	0.0072434049
<i>magellanicus</i>	5	0,47 Ma	0.0063569832
<i>mendocinus</i>	6	0,25 Ma	0.0013408267
<i>opimus</i>	4	0,45 Ma	0.0039889291
<i>eastern</i>	5	0,15 Ma	0.0012639888
<i>talarum</i>	2	0,20 Ma	0.0007603423
<i>torquatus</i>	8	0,37 Ma	0.0028262992
<i>tucumanus</i>	6	0,49 Ma	0.0015738268

4.3 Análisis macroevolutivos

4.3.1 Tasas evolutivas (tamaño y forma)

4.3.1.1 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral del cráneo

En el análisis de BAMM cuatro configuraciones distintas de cambio (*credible set of rate shift configurations sampled*) fueron propuestas para explicar el 95% de los datos. En la mejor configuración obtenida (con un 0,79 de probabilidad posterior), el patrón general de tasas se caracterizó por mostrar valores bajos de velocidad de cambio (i.e. cambios lentos) del tamaño del

centroide (azules a celestes en Figura 86) en la raíz, las ramas basales y en todos los terminales, excepto en el linaje conducente a *C. conoveri*, en el clado *C. coyhaiquensis*-*C. sericeus* y en el clado *C. saltarius*-*C. scagliai* (amarillos a rojos en Figura 86). El análisis detectó cuatro puntos de cambio de la tasa (i.e. cambios más rápidos; círculos rojos en Figura 86); el primero en la base del clado *C. saltarius*-*C. scagliai*, el segundo en el nodo basal del clado *C. opimus*-*C. fulvus*, el tercero en la base del clado *C. argentinus*-*C. occultus* y el cuarto en el linaje de *C. australis*.

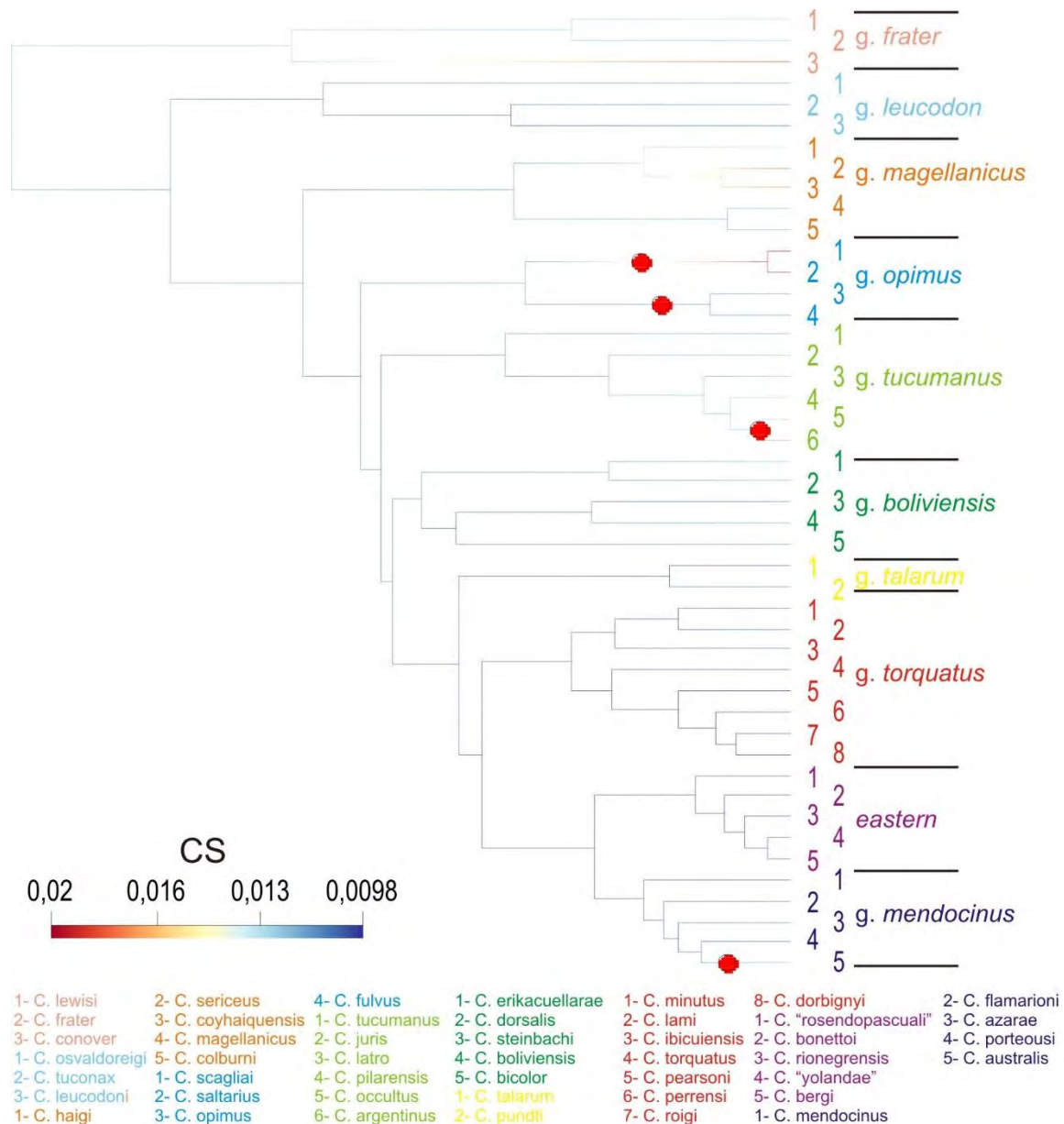


Figura 86. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del

gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

En el gráfico de cohortes, la especie *C. conoveri* forma una cohorte macroevolutiva cuya dinámica evolutiva no es compartida con ninguna otra especie (Figura 87). Se identifica una segunda cohorte conformada por el clado *C. coyhaiquensis*-*C. sericeus* y una tercera por el clado *C. saltarius*-*C. scagliai* (Figura 87).

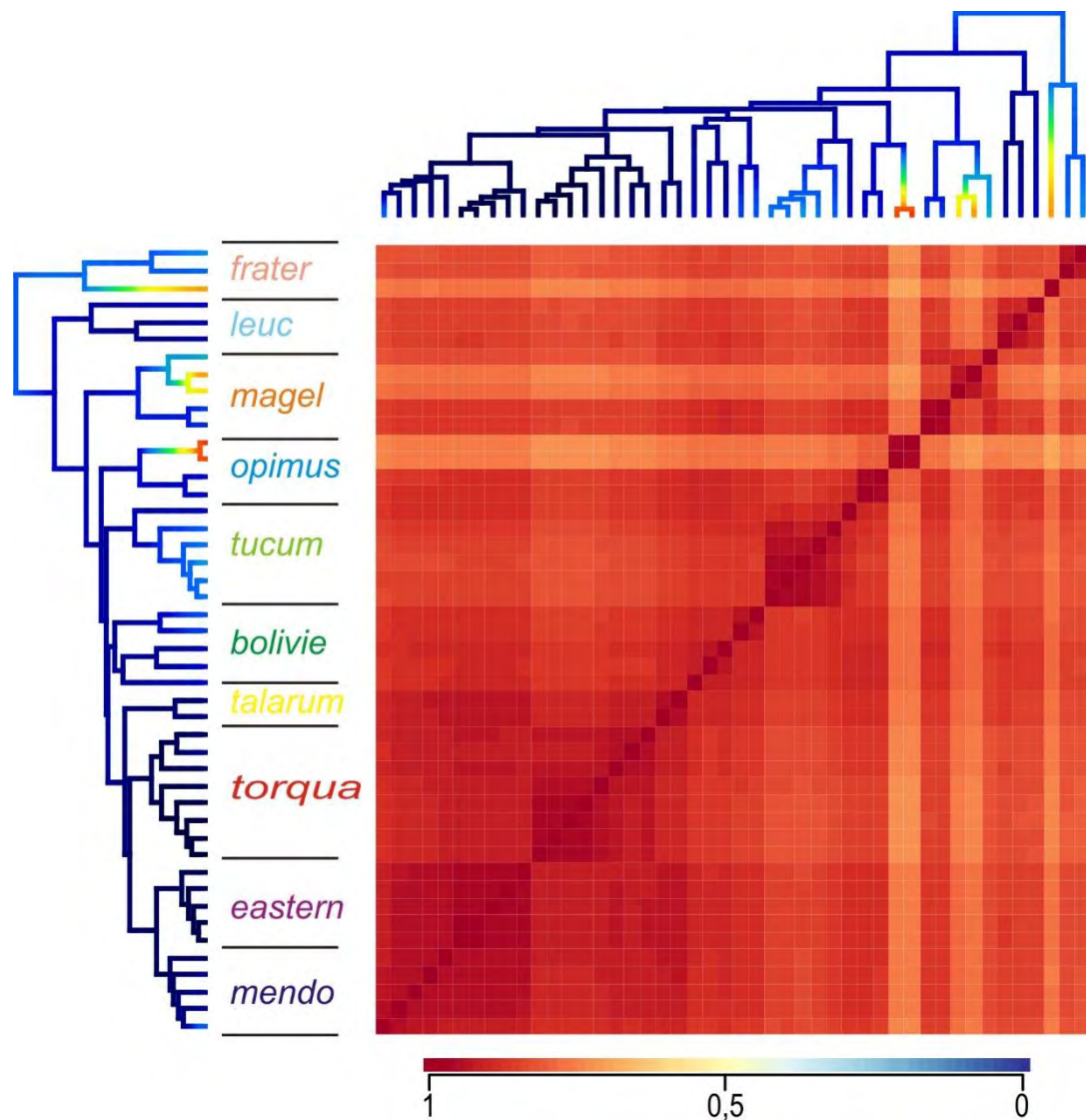


Figura 87. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 88) muestra una tasa esencialmente constante, con un evento menor de aumento de la tasa de cambio próximo a los 0,8 Ma.

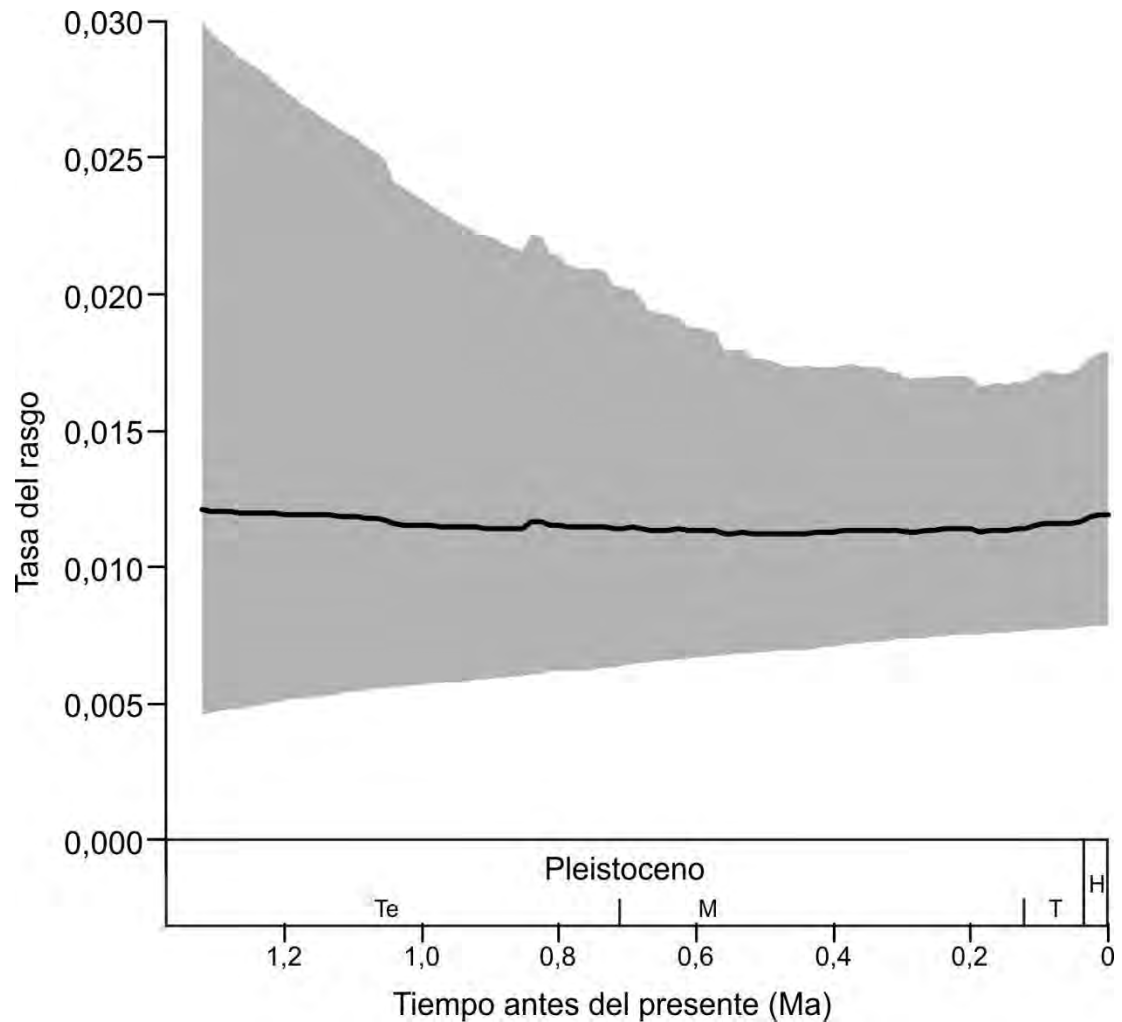


Figura 88. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.2 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista lateral del cráneo

En el análisis de BAMM, una sola configuración fue propuesta para explicar el 95% de los datos. En esta configuración (con un 1 de probabilidad posterior) las tasas de evolución de la forma lateral del cráneo se caracterizaron por mantener valores altos en la raíz, disminuyendo hacia los terminales (Figura 89). Se detectó un evento de cambio significativo en la base del clado *C. opimus*-*C. fulvus* (círculo rojo en Figura 89). Además, se observó un aumento de la tasa en la especie *C.*

conoveri y en el clado *C. colburni* (= *C. magellanicus*)-*C. magellanicus* (amarillos a rojos en Figura 89).

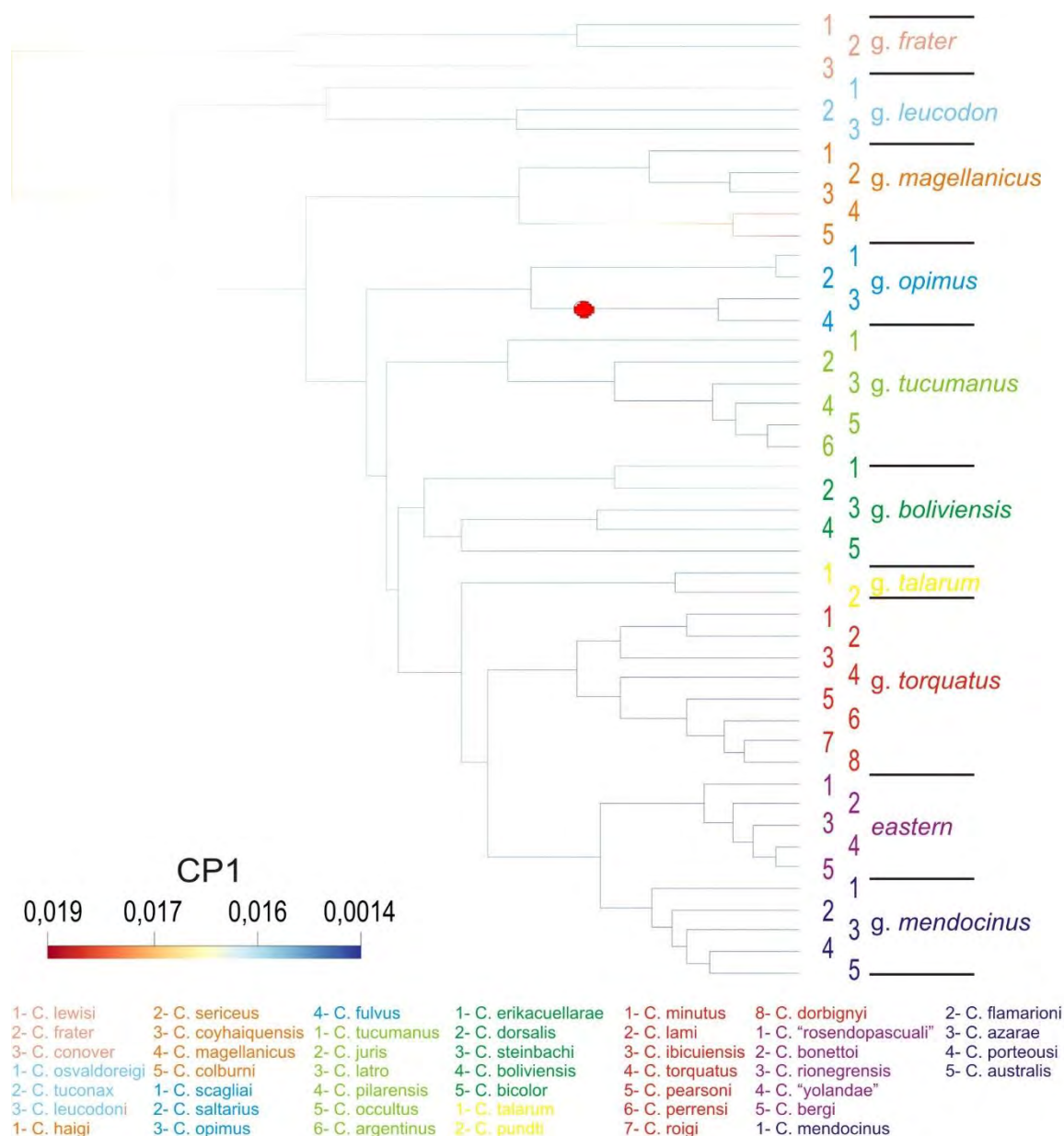


Figura 89. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

El gráfico de cohortes (Figura 90) mostró que la probabilidad de compartir un régimen macroevolutivo común fue generalmente muy alta entre todas las especies del género analizadas,

excepto en el linaje de *C. conoveri* y en el clado *C. colburni* (= *C. magellanicus*)-*C. magellanicus* que mostraron una dinámica muy sutilmente distinta (aceleración de los cambios).

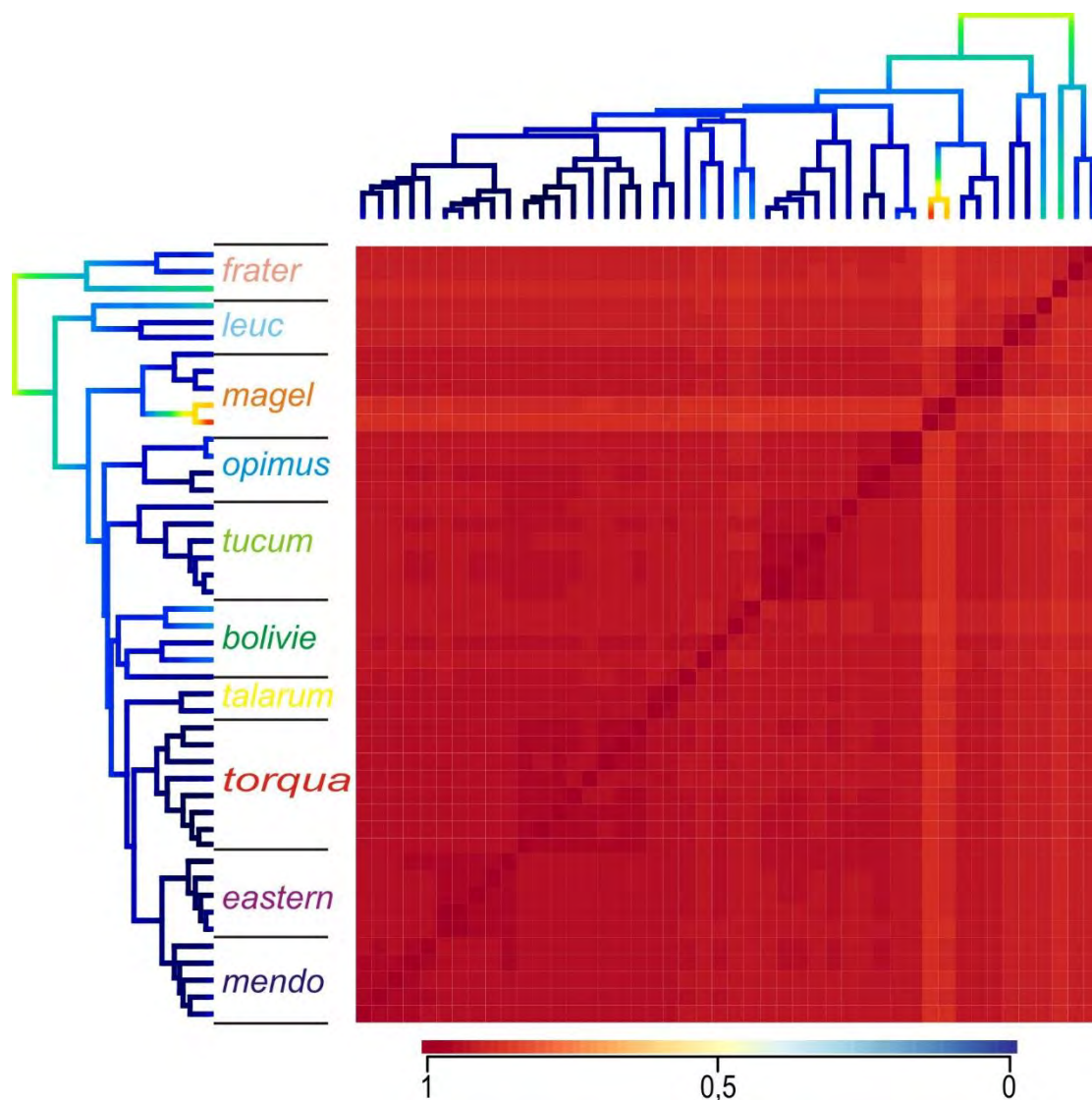


Figura 90. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

Por último, el gráfico de tasas a través del tiempo mostró valores constantes desde el origen del *crown Ctenomys* (1,32 Ma) hasta la actualidad (Figura 91).

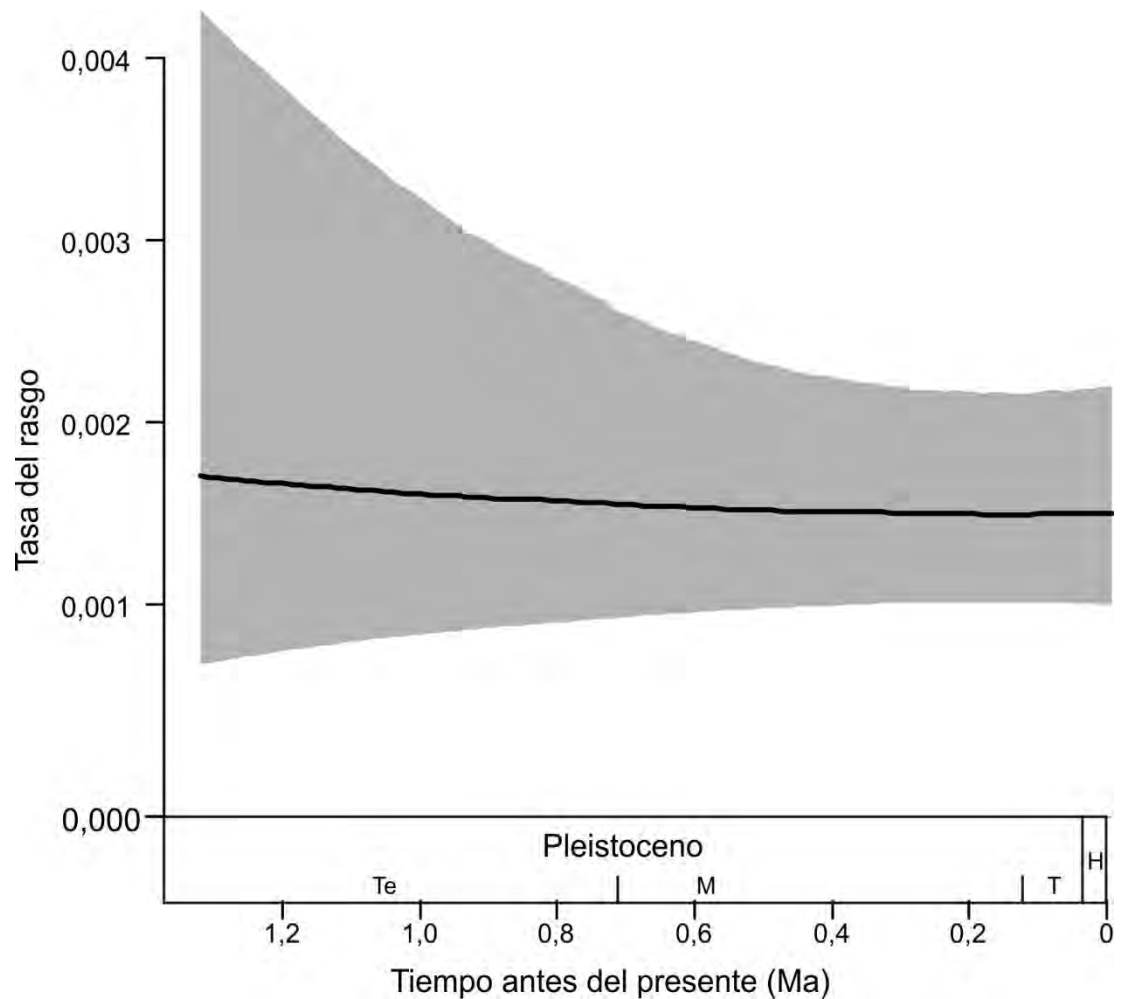


Figura 91. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.3 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo

En el análisis de BAMM dos configuraciones distintas de cambio fueron propuestas para explicar el 95% de los datos. En la mejor configuración obtenida (con un 0,92 de probabilidad posterior), las tasas de cambio evolutivos en el tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo mostraron un patrón constante de velocidad de la tasa en todo el árbol (celestes a azules en Figura 92). Sólo se observó un evento significativo de incremento de la tasa de cambio (amarillos a rojos en Figura 92) en el clado ((*C. coyhaiquensis*-*C. fodax*) *C. sericeus*) (círculo rojo en Figura 92).

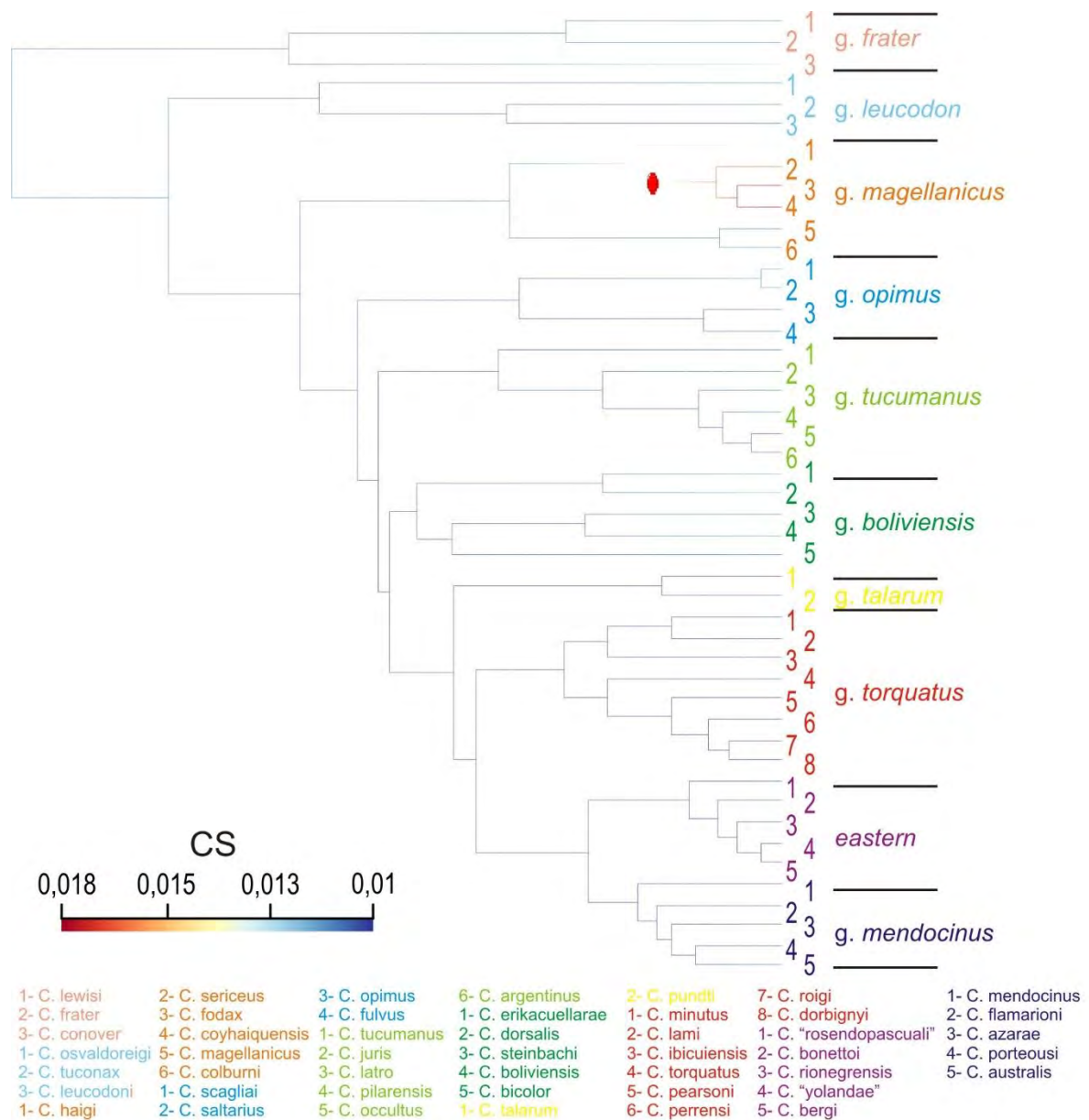


Figura 92. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

El gráfico de cohortes mostró una gran homogeneidad en las dinámicas evolutivas dentro de *Ctenomys*. Sin embargo, aunque sutilmente, el clado (*C. haigi* (*C. sericeus* (*C. coyhaiquensis*-*C. fodax*))) mostró un régimen macroevolutivo particular (Figura 93).

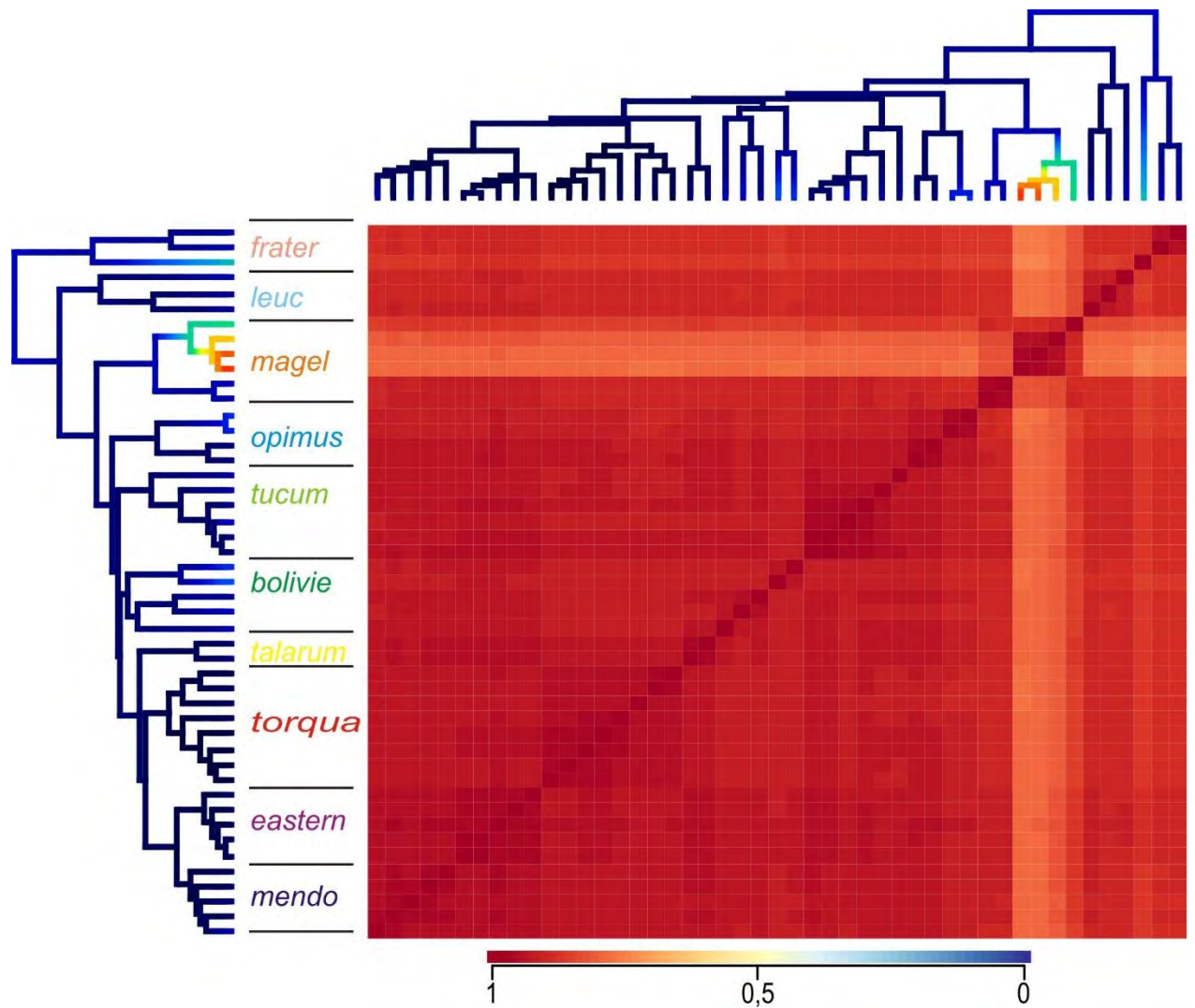


Figura 93. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo mostró que la tasa de cambio se mantuvo esencialmente constante desde el origen del clado *Ctenomys* (1,32 Ma) (Figura 94).

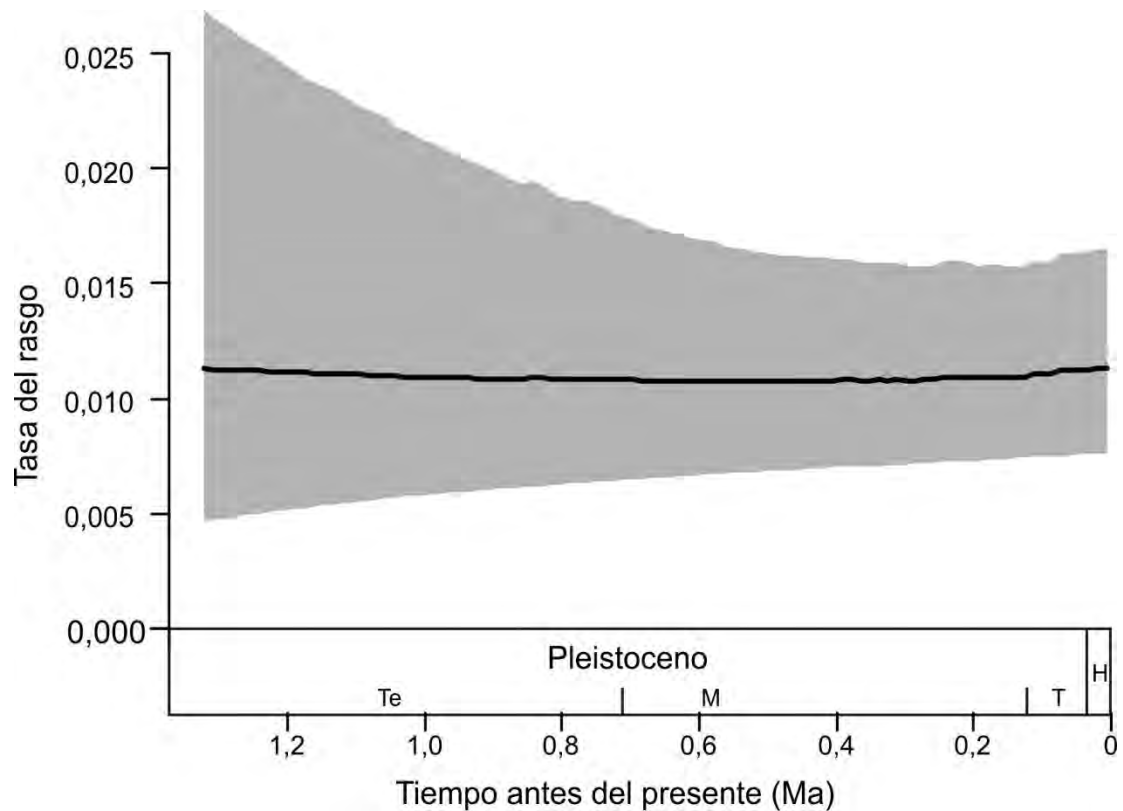


Figura 94. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.4 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista ventral del cráneo

En el análisis de BAMM tres configuraciones fueron propuestas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable (con 0,81 de probabilidad posterior), el patrón observado en el análisis de las tasas de cambio de formas de la vista ventral del cráneo involucró valores bajos en la raíz y en la mayoría de los linajes (Figura 95). Una excepción a este patrón fueron las especies *C. saltarius*, *C. scagliai* (grupo *opimus*), *C. “yolandae”* y *C. bergi* (*eastern*), las cuales mostraron los valores más altos de las tasas de evolución (naranjas a rojo, y celestes a naranja, respectivamente en Figura 95). No se diferenciaron puntos significativos de cambio de la tasa de evolución de la forma para la forma de esta vista.

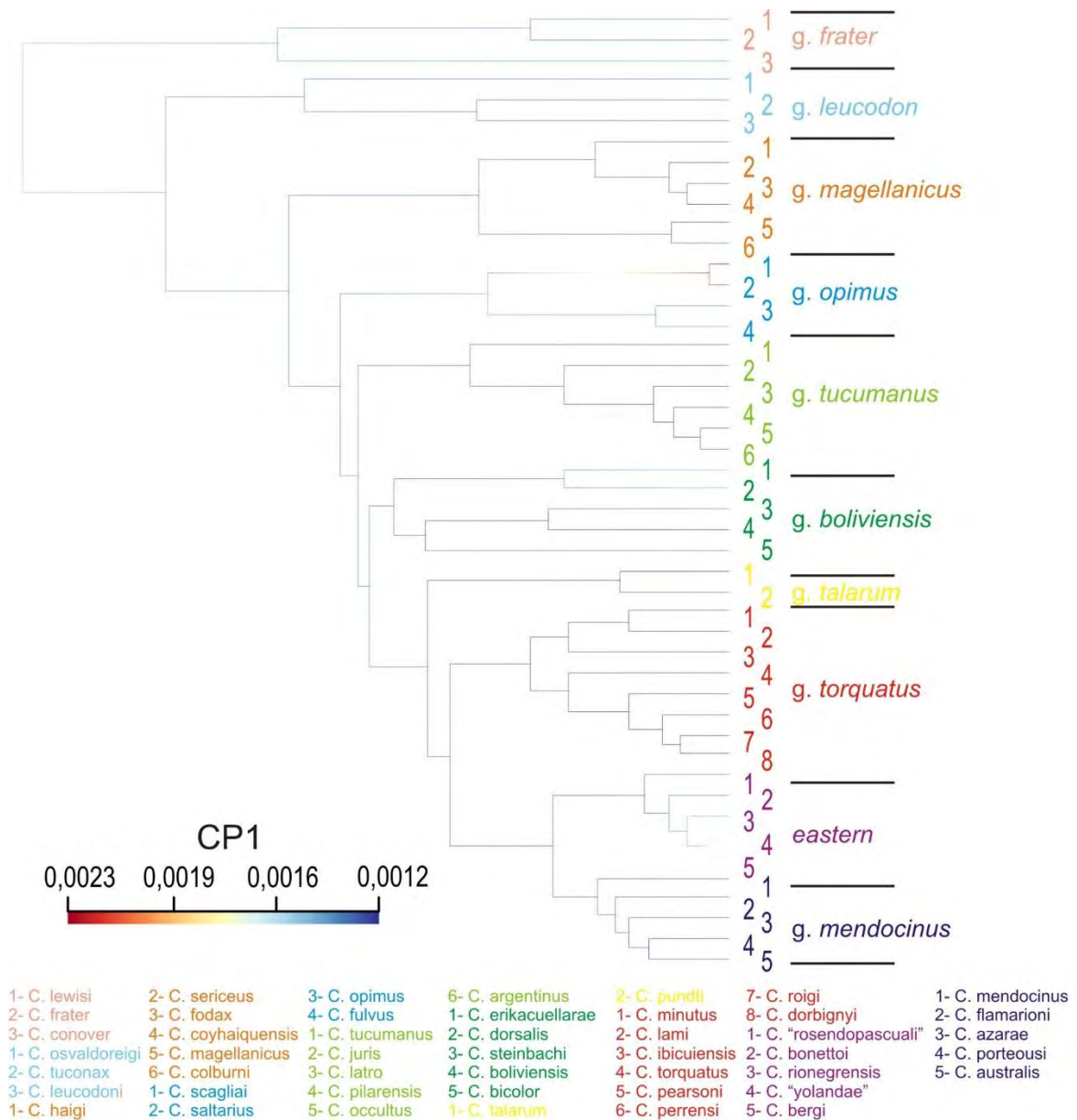


Figura 95. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

El gráfico de cohortes (Figura 96) mostró que todas las especies del género analizadas presentan una misma dinámica evolutiva, excepto el clado *C. saltarius*-*C. scagliai* y más sutilmente *C. "yolandae"*-*C. bergi* que mostraron regímenes macroevolutivos distintos al del resto de las especies.

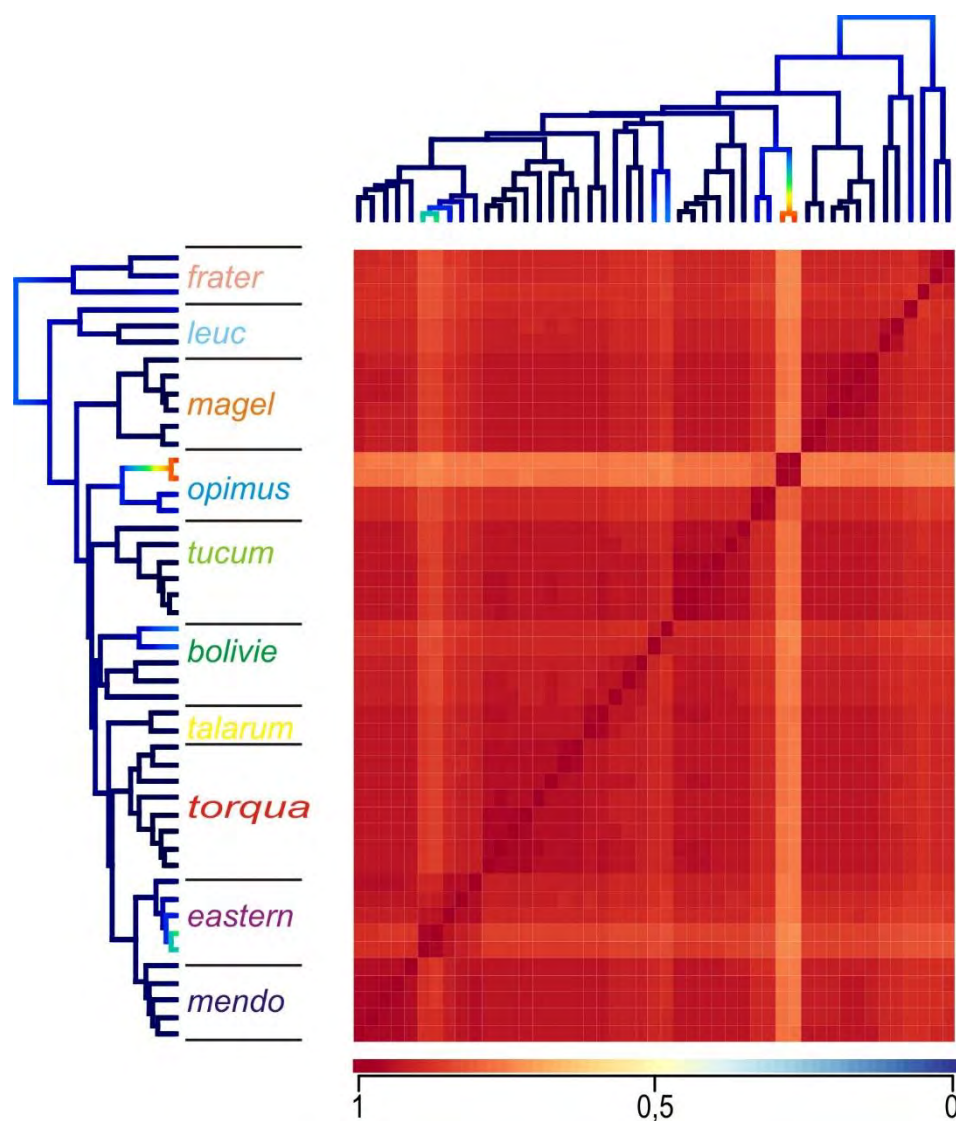


Figura 96. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

Las tasas a través del tiempo mostraron una disminución gradual de la tasa de cambio desde el origen del clado *Ctenomys* (1,32 Ma) hasta el Pleistoceno final-Holoceno donde se identifica un leve incremento (Figura 97).

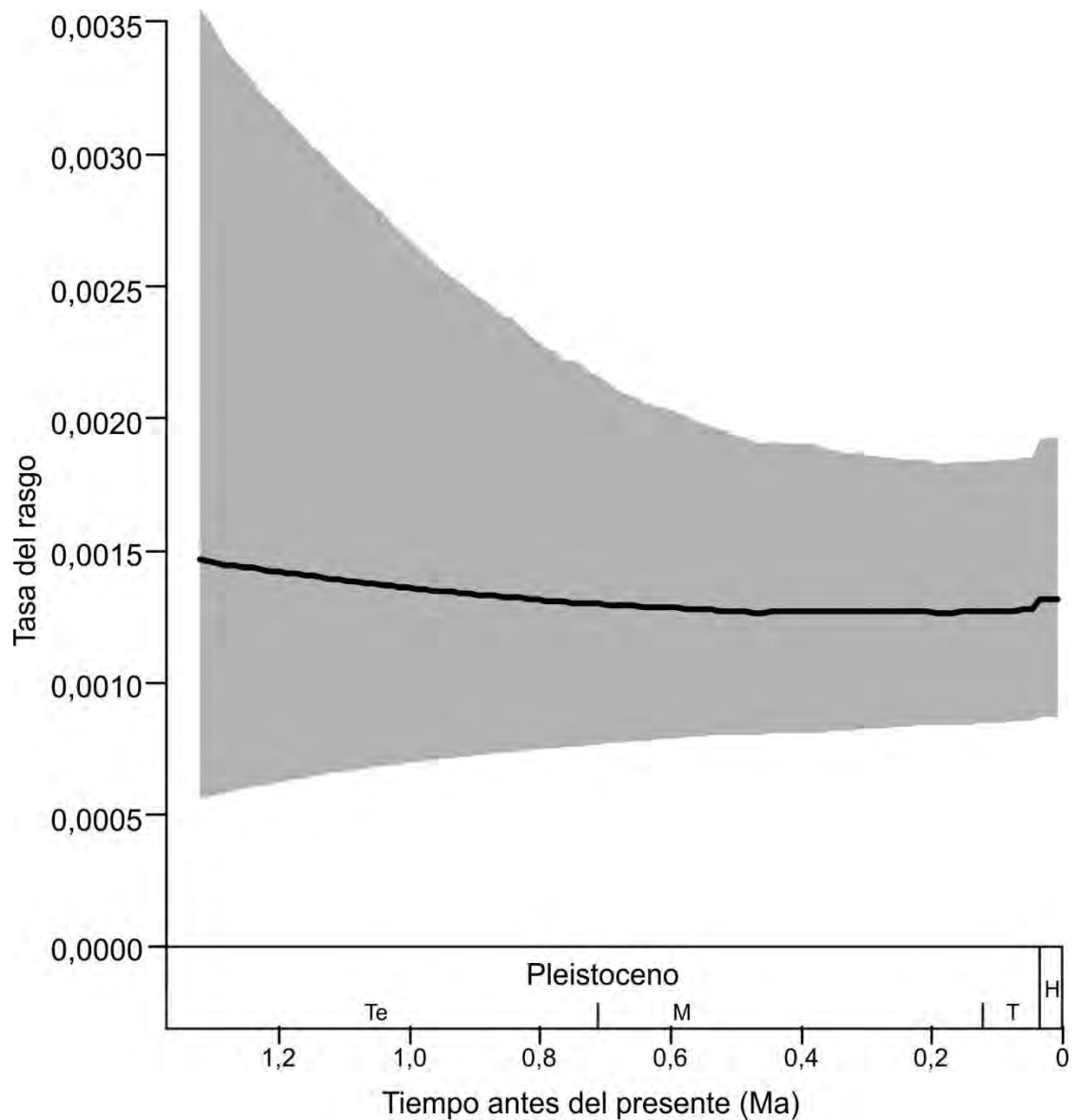


Figura 97. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.5 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula

En el análisis de BAMM cuatro configuraciones distintas de cambio explicaron el 95% de los datos. En la mejor configuración obtenida (con un 0,76 de probabilidad posterior), el patrón general de la variación de las tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula mostró baja velocidad de cambio desde la raíz hasta los linajes que involucran a las especies *C. frater*, *C. lewisi*, *C. conoveri* (grupo *frater*), *C. tuconax*, *C. leucodon*, *C. osvaldoreigi*

(grupo *leucodon*) (azules en Figura 98). Aunque el análisis no indicó como más probable una configuración con puntos de cambio marcados (como sí ocurrió para el análisis de la forma de esta vista de la mandíbula, ver más abajo), a partir del gráfico de tasas se identificó un incremento de la tasa dentro del grupo *tucumanus*, particularmente en la especie *C. pilarensis* por tener los valores más altos (rojo en Figura 98).

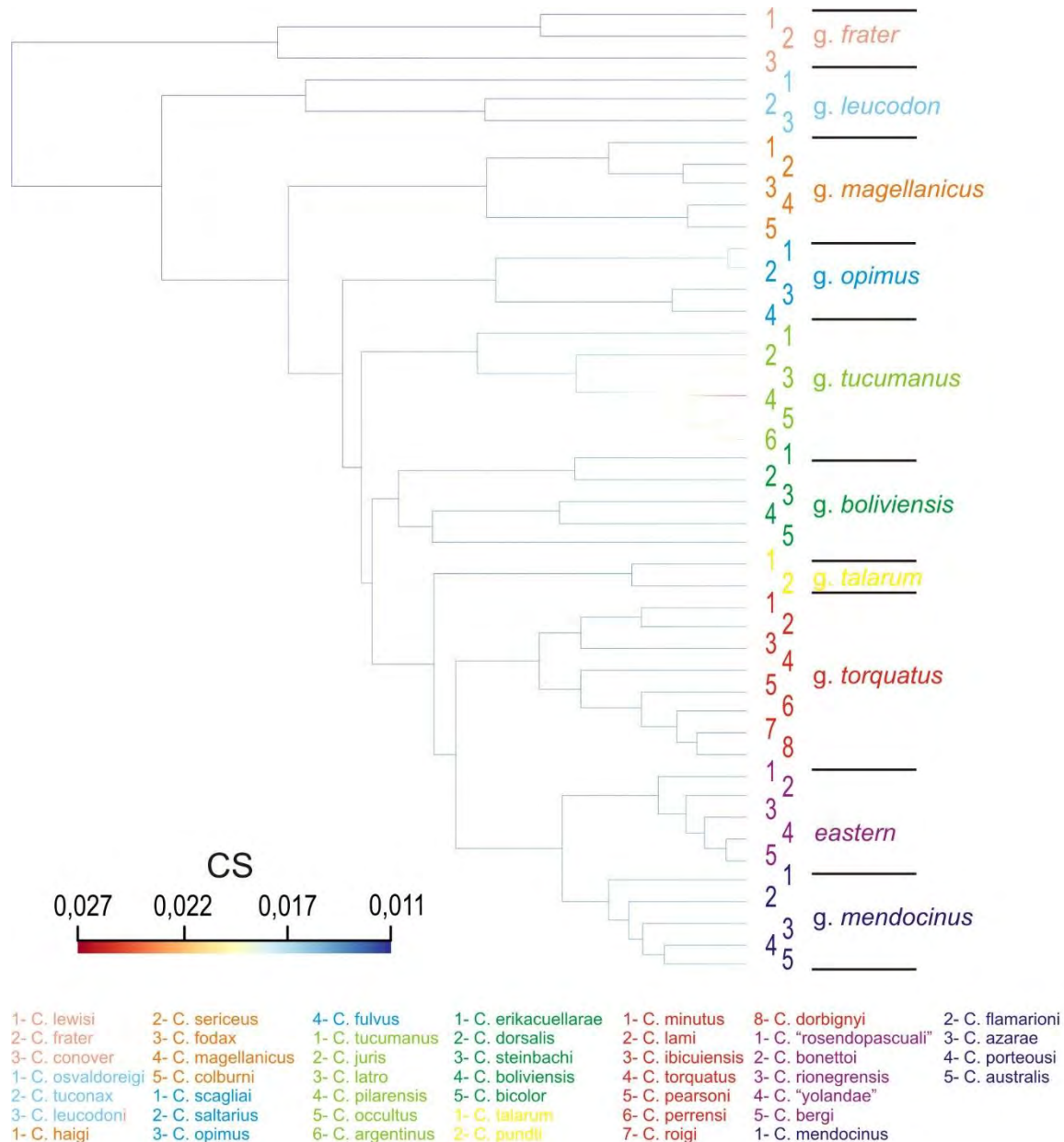


Figura 98. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

El análisis de cohortes (Figura 99) mostró tres cohortes evolutivas diferenciadas de las restantes, las formadas por especies de los grupos *frater*, *leucodon* y *tucumanus*.

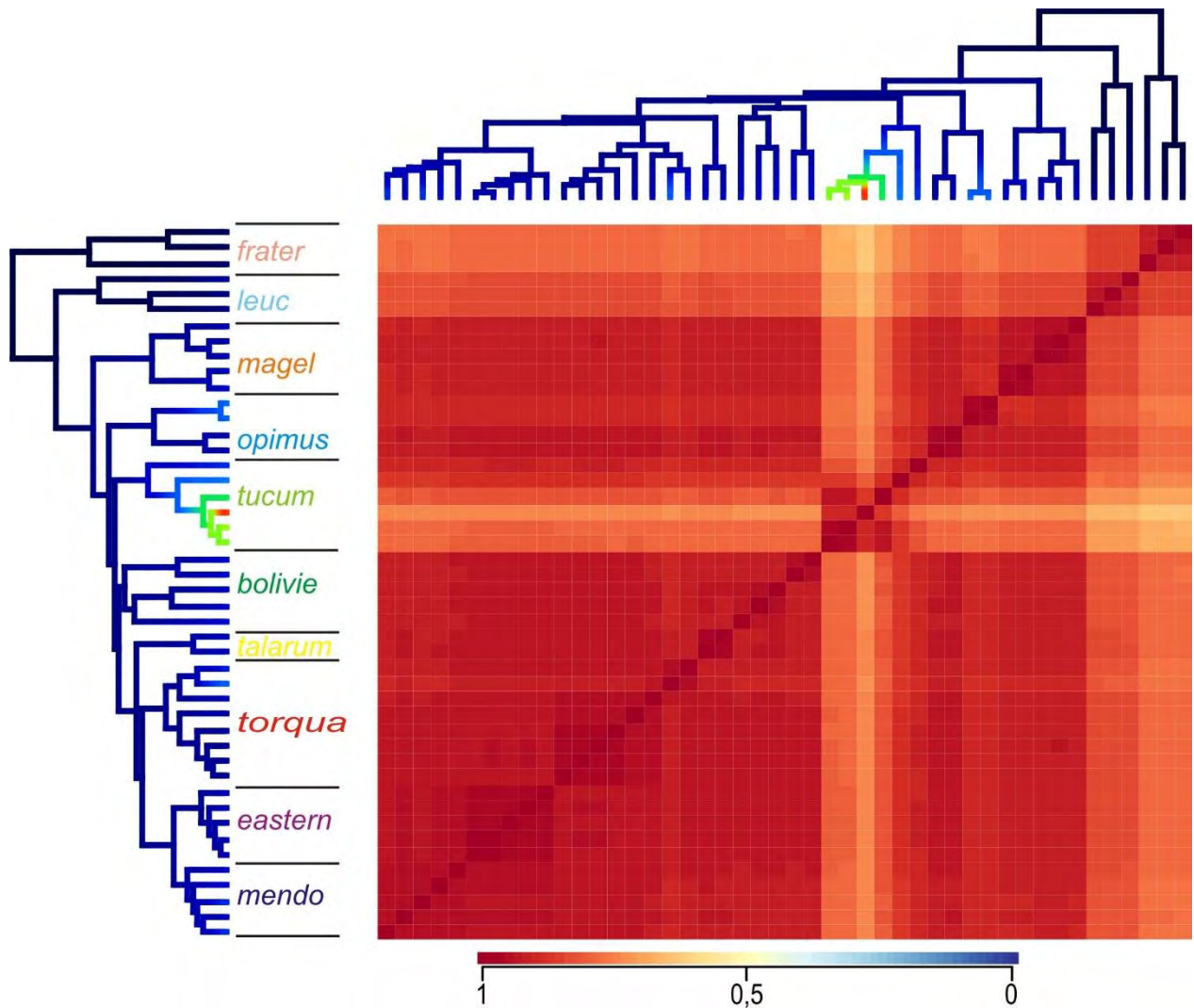


Figura 99. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo mostró un ascenso leve de la tasa de cambio del tamaño de centroide de la vista lateral de la mandíbula desde el origen del clado *crown Ctenomys* (1,32 Ma) hasta la actualidad (Figura 100).

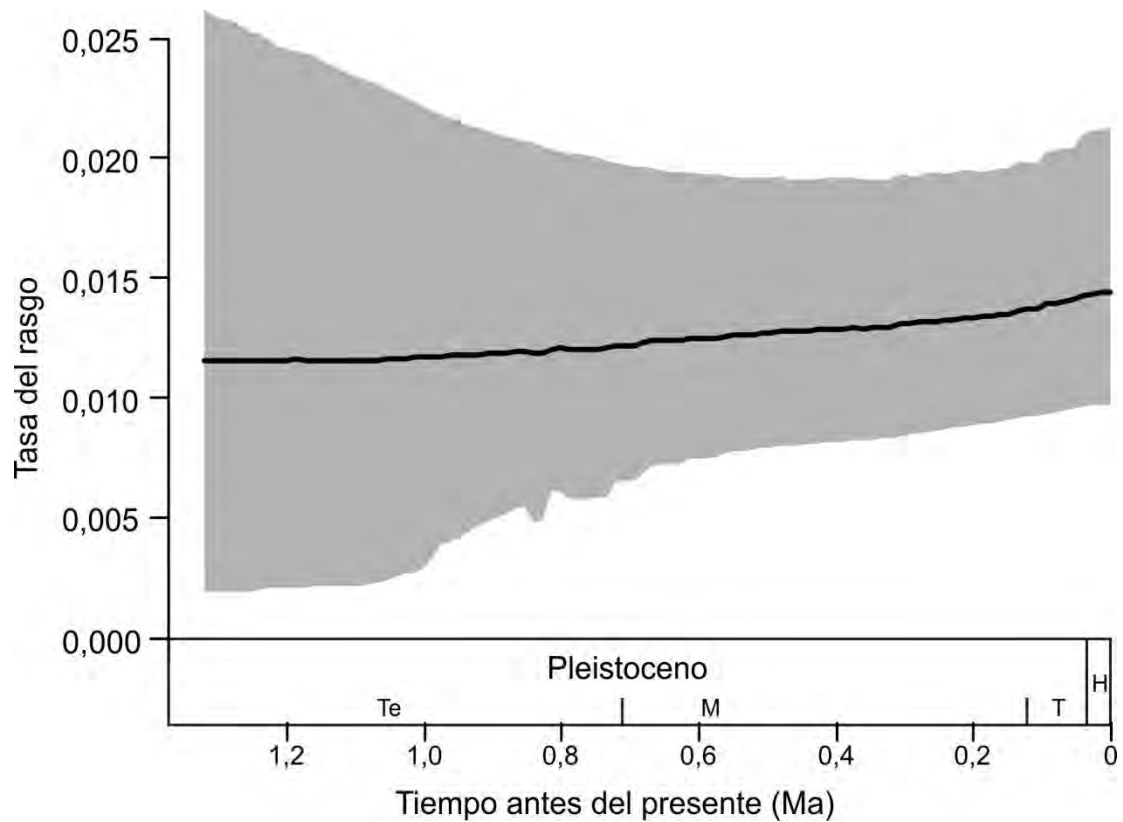


Figura 100. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.6 Tasas de cambios evolutivos de la forma de la vista lateral de la mandíbula

En el análisis de BAMM dos configuraciones distintas de cambio explicaron el 95% de los datos. En la mejor configuración obtenida (con un 0,73 de probabilidad posterior), las tasas de cambio evolutivo de la forma de la vista lateral de la mandíbula mostraron una desaceleración desde la raíz hasta un gran número de taxones terminales (celestes a azules en Figura 101); en unos pocos clados se observaron aceleraciones moderadas a altas (amarillos a rojos en Figura 101). En relación a esto, el análisis detectó una configuración más probable con un evento de cambio significativo en el clado del grupo *magellanicus*. Además, se observó aumento de las tasas dentro del grupo *opimus*, particularmente en el clado *C. scagliai*-*C. saltarius*.

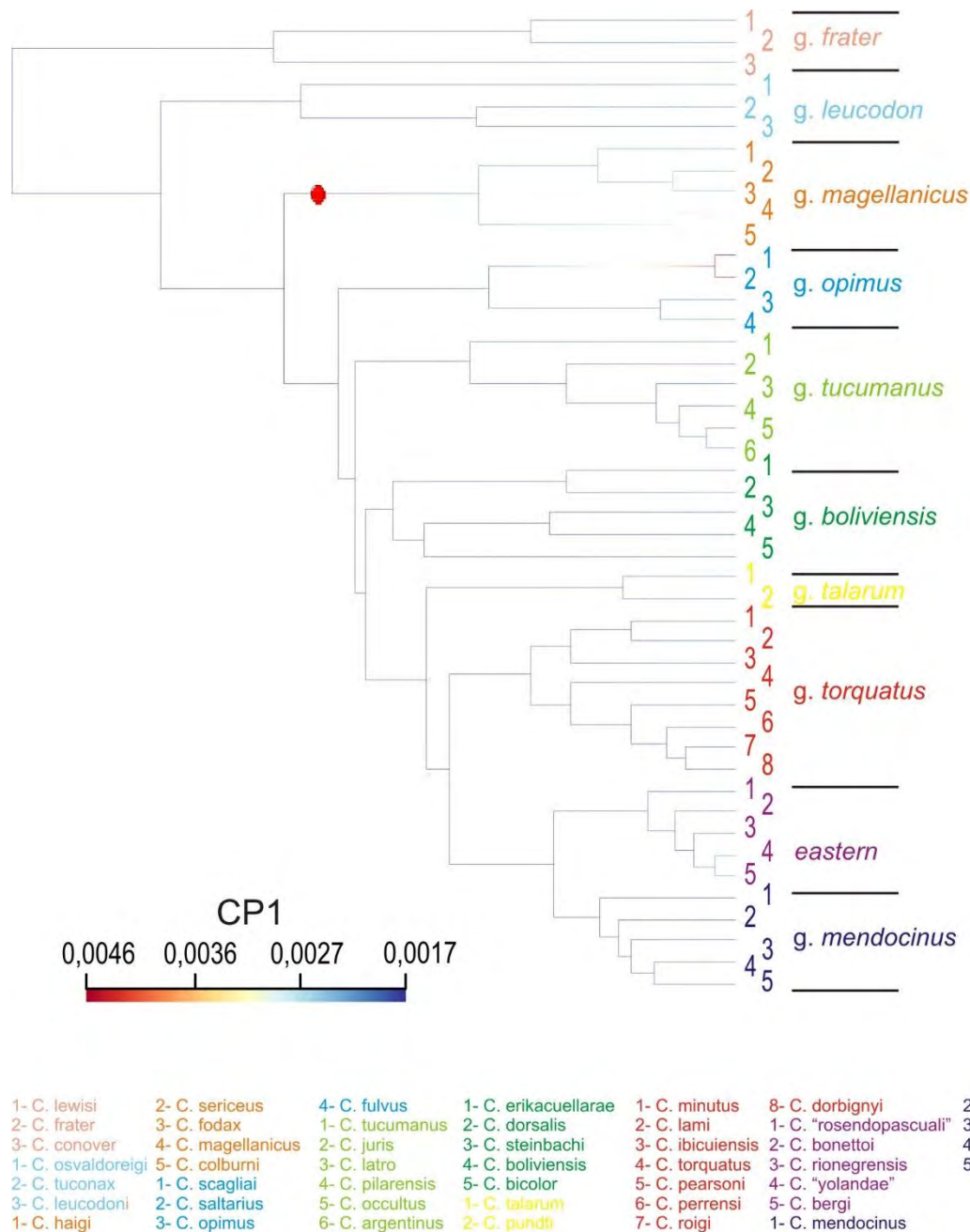


Figura 101. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

El análisis de cohortes (Figura 102) mostró que el grupo *magellanicus*, especialmente *C. magellanicus*-*C. colburni* (= *C. magellanicus*), y el clado *C. saltarius*-*C. scagliai* (grupo *opimus*)

tienen sus propias dinámicas, no compartidas con ningún otro linaje ni entre sí. El resto del gráfico demuestra que las restantes especies del género analizadas comparten una misma dinámica.

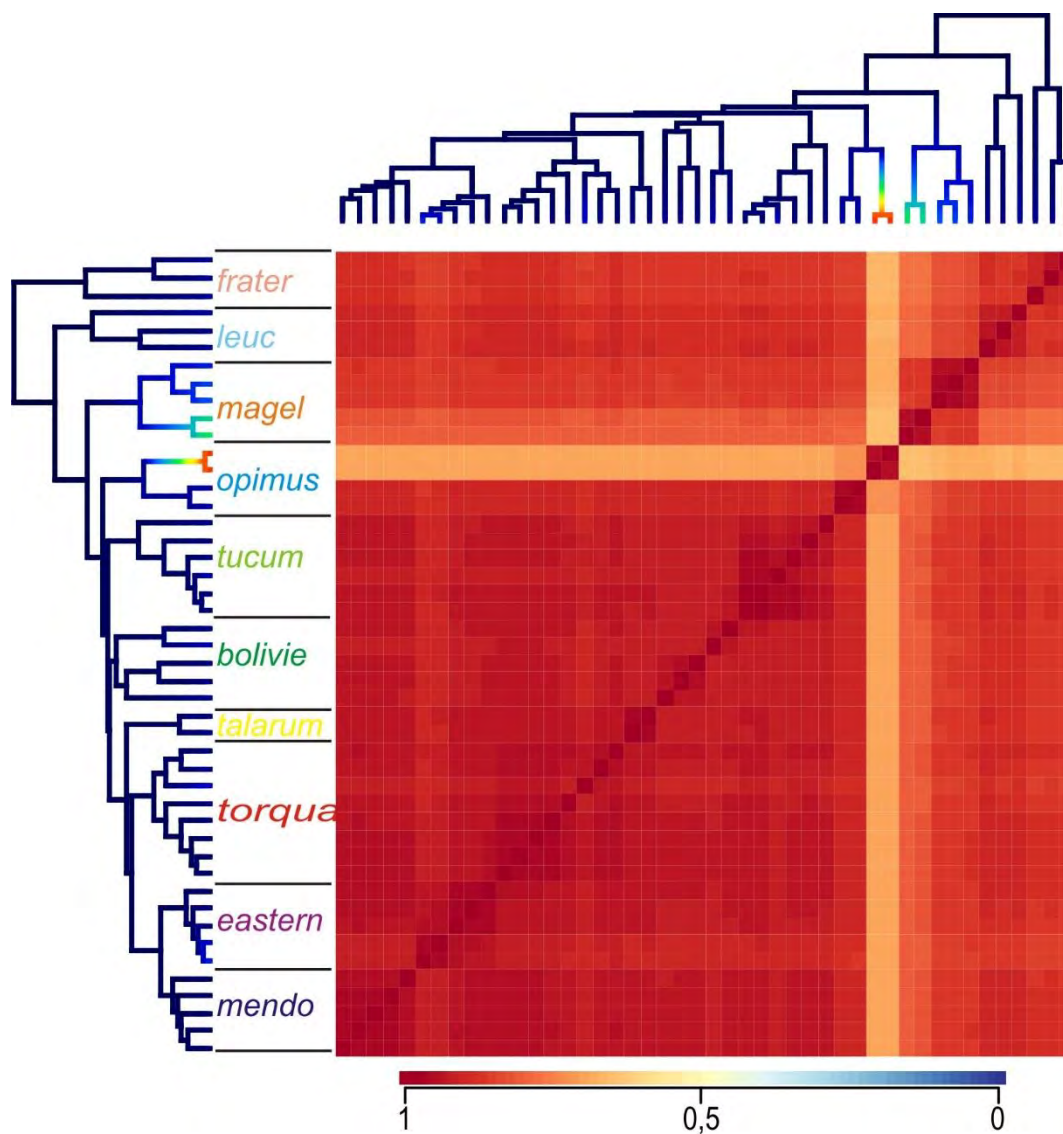


Figura 102. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 103) mostró un aumento gradual de las mismas desde el origen del clado *crown Ctenomys* (1,32 Ma) hasta los 0,25 Ma, momento en el cual ocurre un mayor incremento que perdura hasta la actualidad.

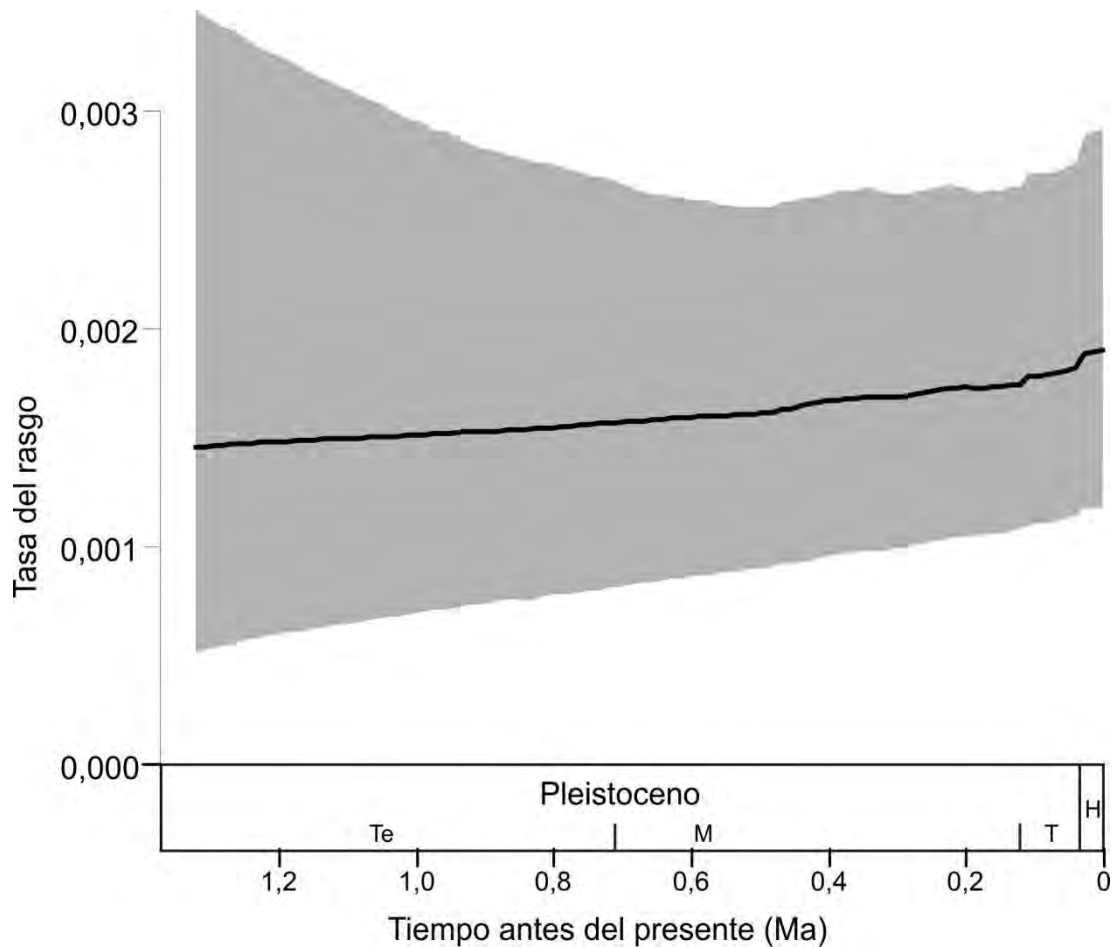


Figura 103. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.7 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula

En el análisis de BAMM, una configuración distinta de cambio fue obtenida para explicar el 95% de los datos. En esta configuración más probable (con un 0,98 de probabilidad posterior), el patrón general de la variación de las tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula mostró valores bajos en la raíz y en los grupos *frater* y *leucodon* (celestes a azules en Figura 104). Se identificaron incrementos de las tasas en los clados *C. saltarius*-*C. scagliai* (grupo *opimus*), en el clado conformado por las especies *C. argentinus*, *C. occultus*, *C. pilarensis* y *C. latro* (grupo *tucumanus*). Por último, se observaron aumentos en el grupo *mendocinus*, especialmente en *C. flamarioni* y *C. australis*. No se detectaron puntos significativos de cambio de la tasa.

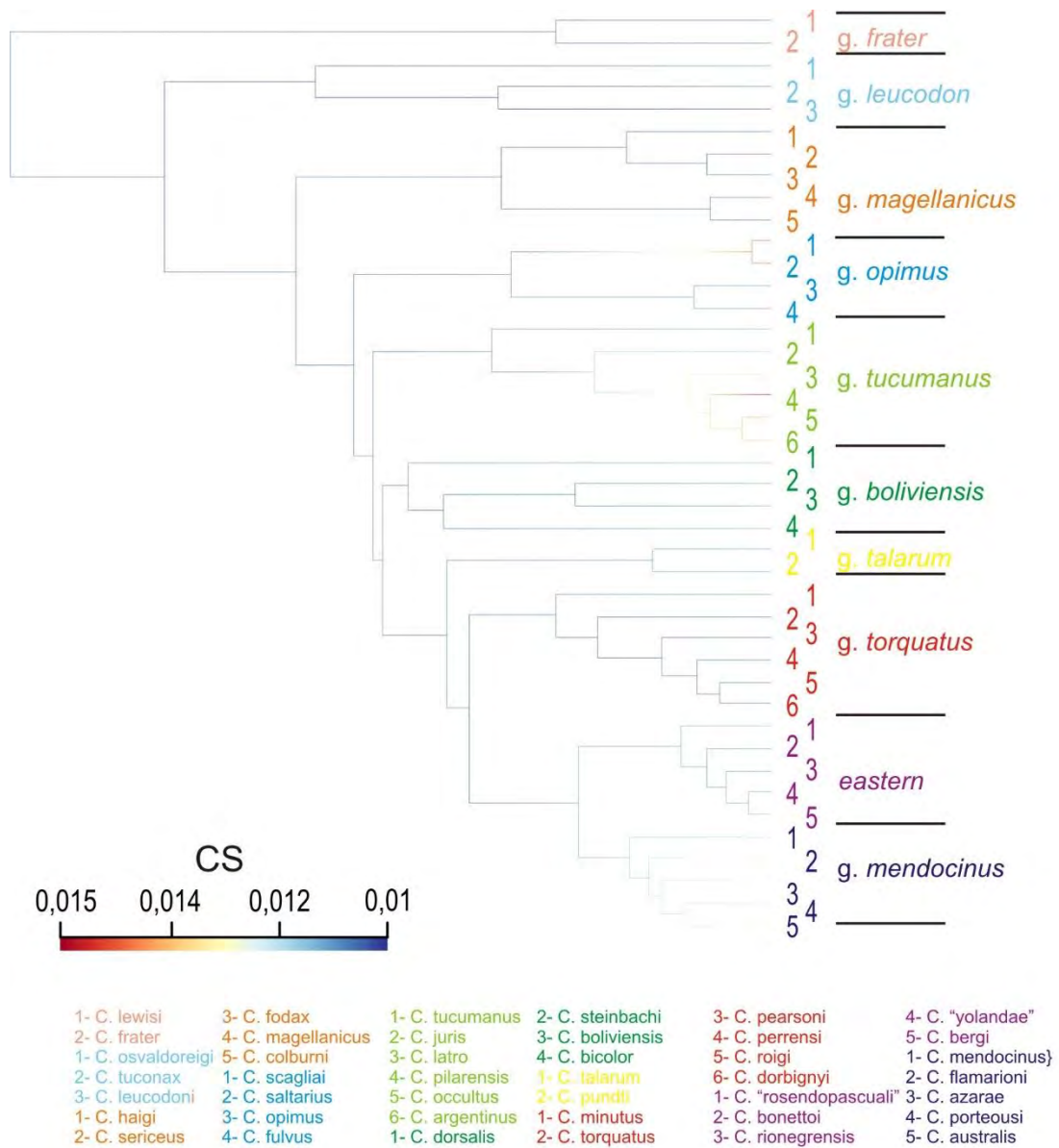


Figura 104. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

En el análisis de cohorte se identificaron tasas evolutivas no compartidas en los grupos *frater* y *leucodon*, y dentro de los grupos *opimus*, *tucumanus* y *mendocinus* (Figura 105).

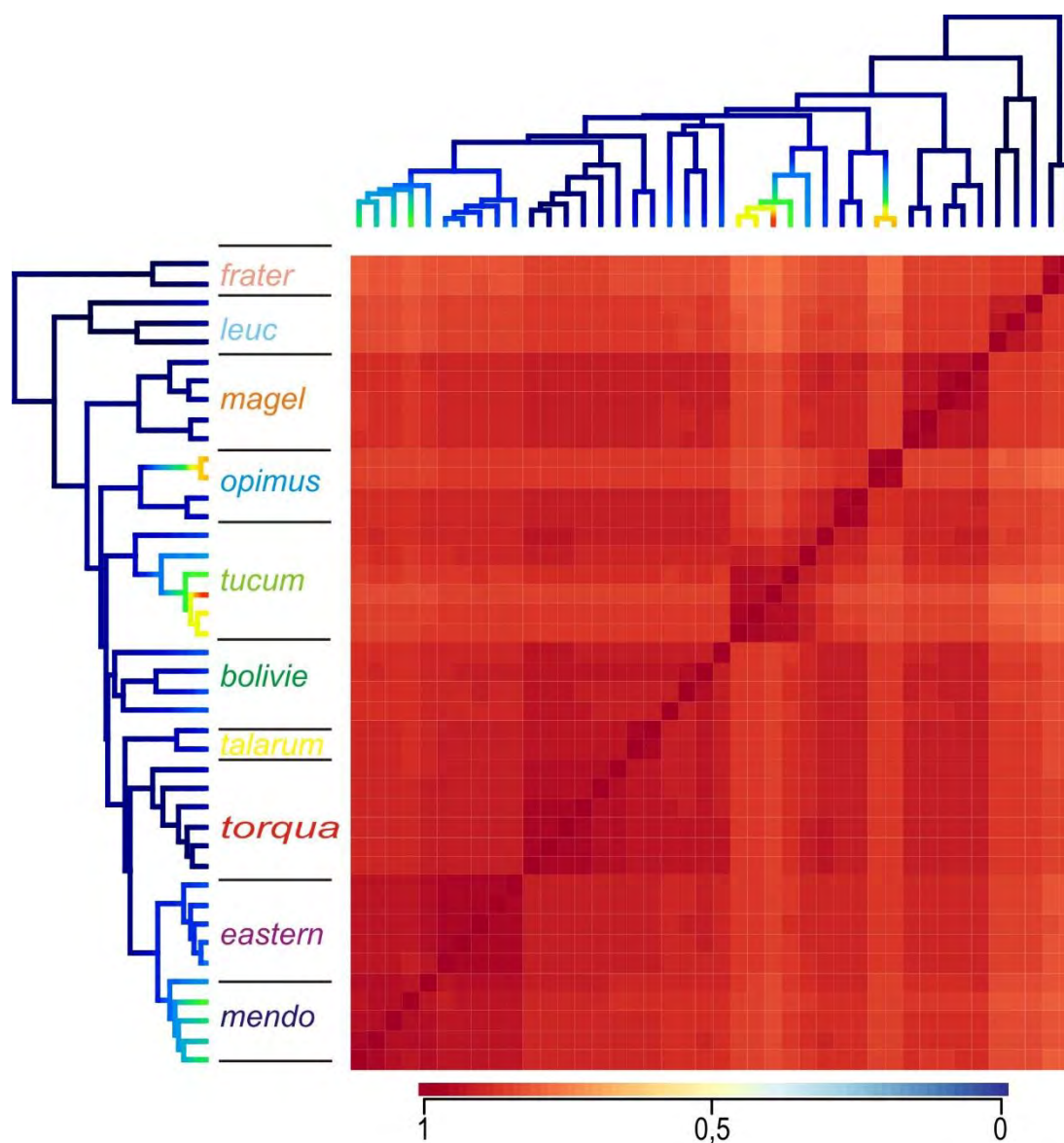


Figura 105. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 106) mostró una tasa esencialmente constante desde el origen del clado (1,32 Ma) hasta cerca de los 0,5 Ma, donde ocurre un leve incremento que se extiende hasta la actualidad (Figura 106).

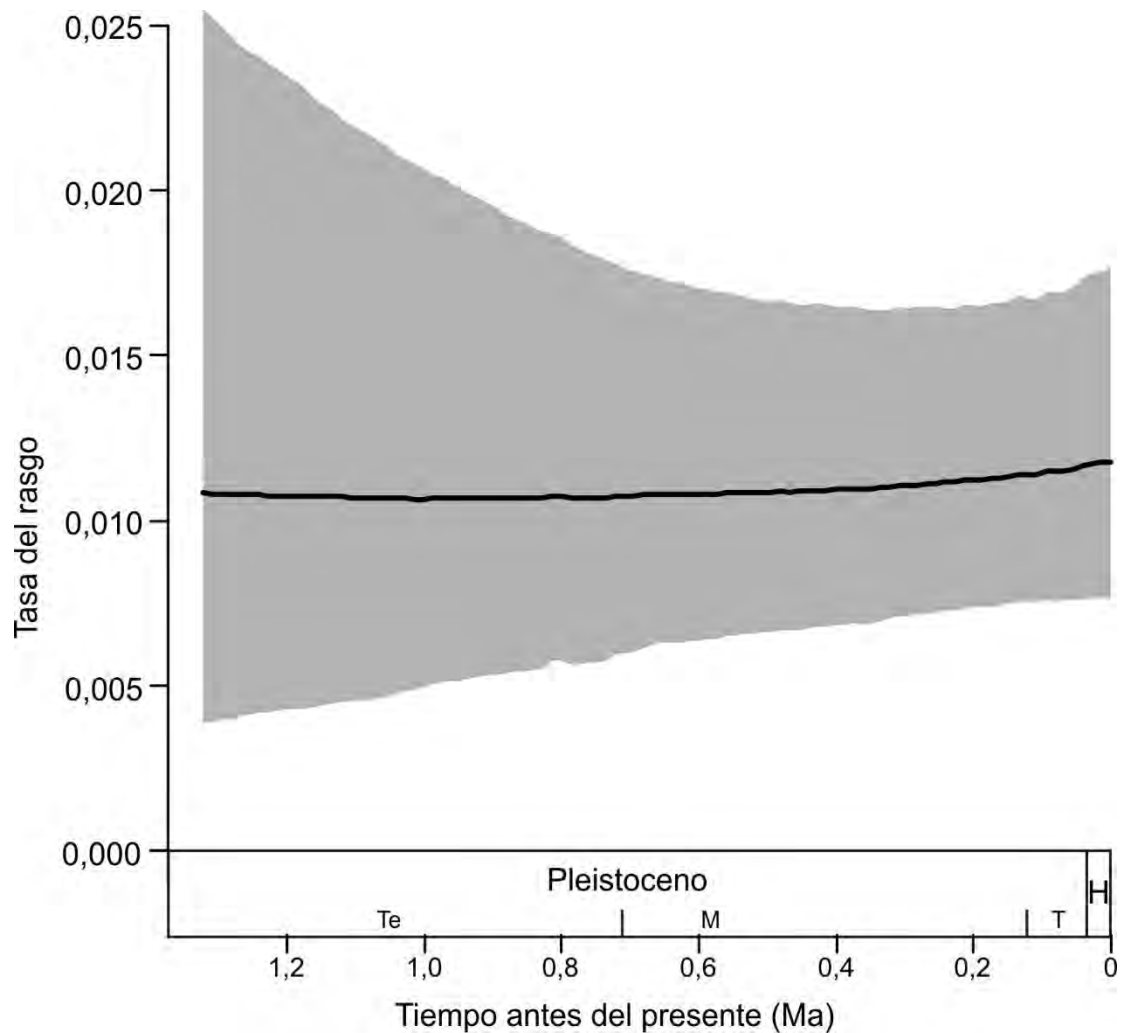


Figura 106. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.8 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista dorsal de la mandíbula

En el análisis de BAMM, doce configuraciones distintas de cambio fueron obtenidas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable obtenida (con un 0,22 de probabilidad posterior), el análisis de las tasas de evolución de la forma de la vista dorsal de la mandíbula mostró un patrón general de valores bajos y desaceleración en los cambios. Solamente un evento significativo de cambio de tasas fue identificado (círculo rojo en Figura 107) en el ancestro común del clado formado por las especies pertenecientes a los grupos *mendocinus* y *eastern*. Además, un aumento considerable en las tasas de cambio de forma en las especies del grupo *eastern* y principalmente en *C. rionegrensis* fue detectado (celestes a rojos en Figura 107).

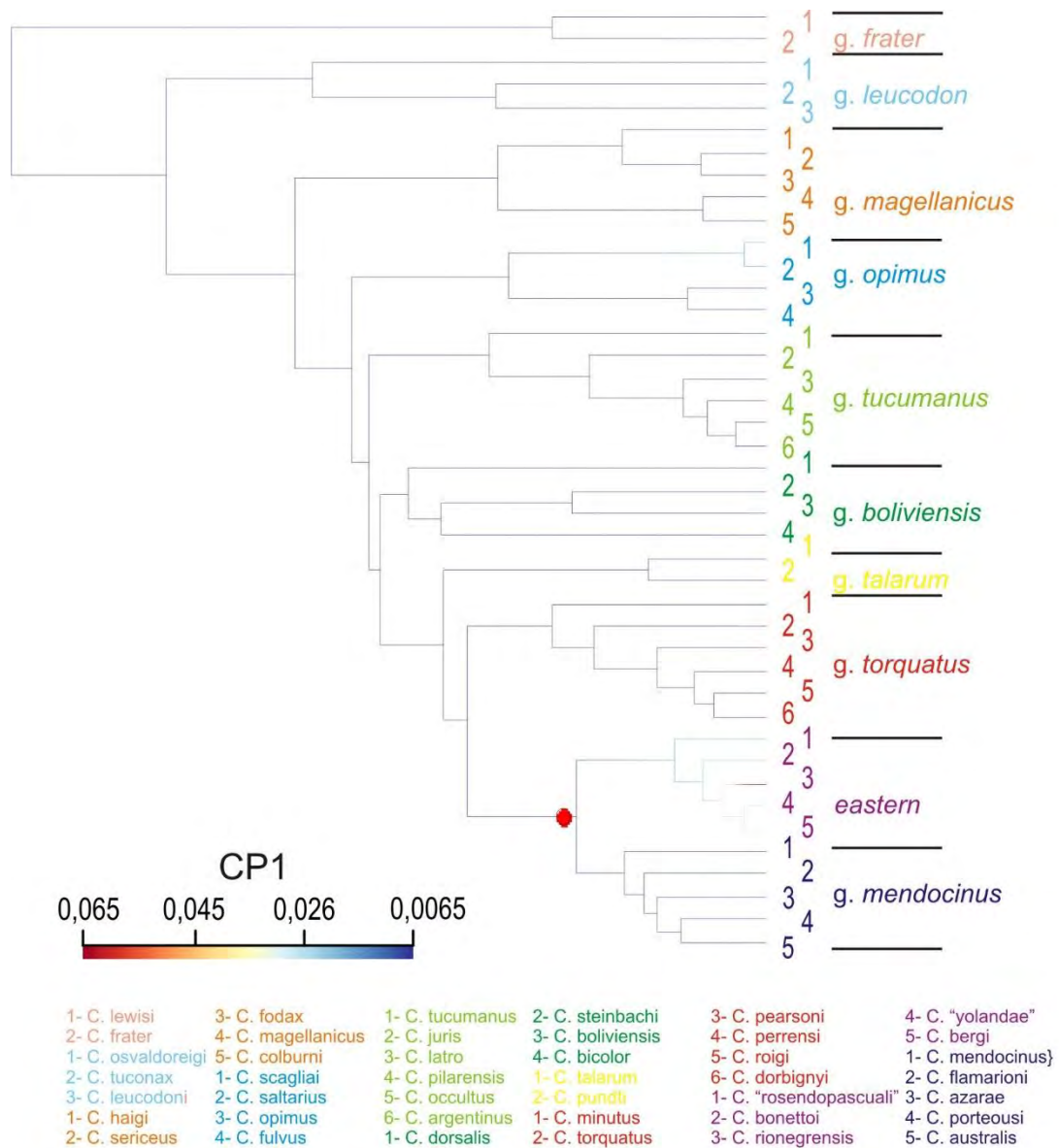


Figura 107. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

En el análisis de cohortes macroevolutivas se identificaron claramente dos cohortes con una dinámica evolutiva propia, no compartida con el resto de las especies. La primera formada por el clado *C. saltarius*-*C. scagliai* y la segunda formada por las especies del grupo *eastern*, y más marcadamente por la especie *C. rionegrensis* (Figura 108).

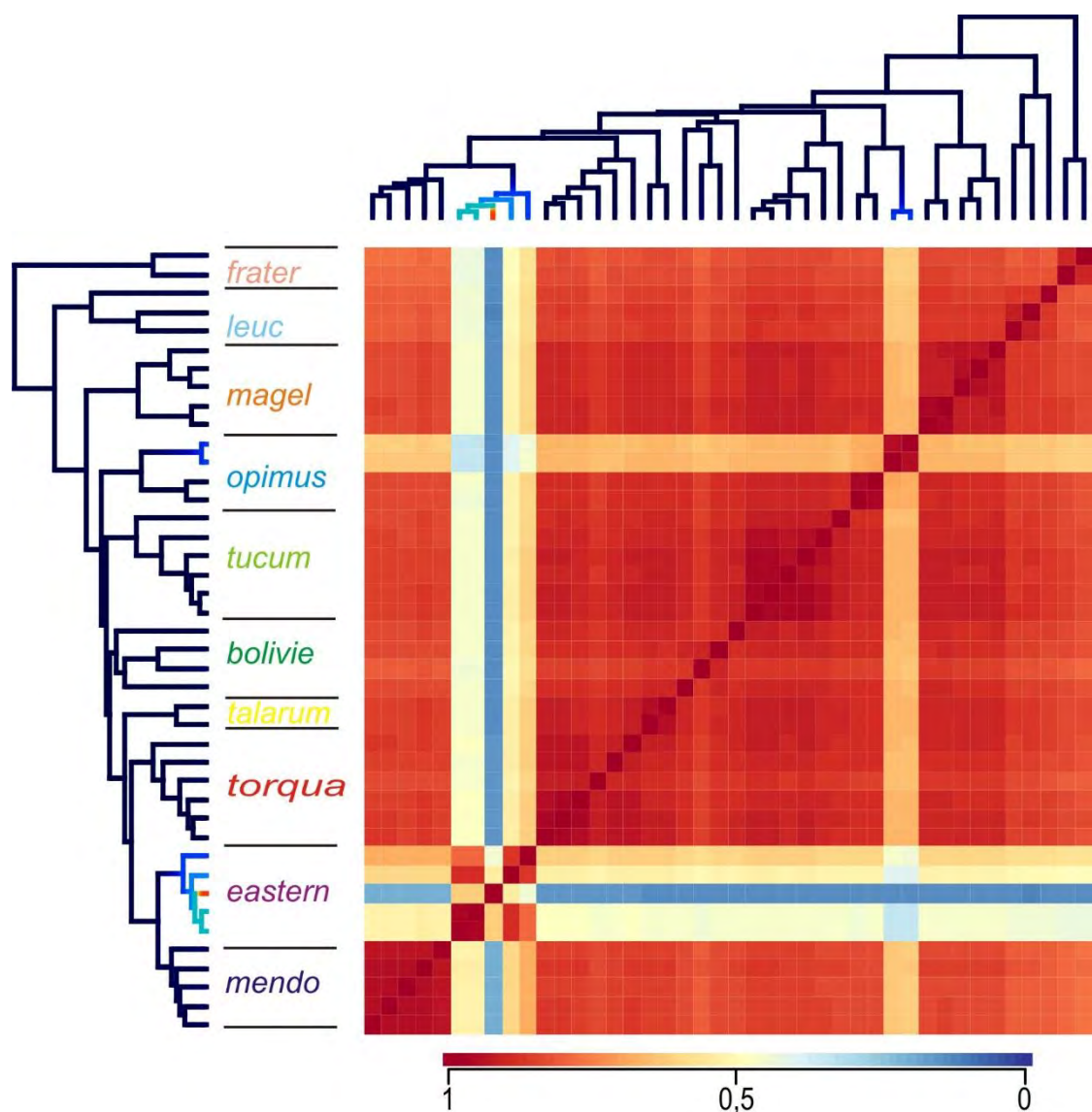


Figura 108. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 109) mostró un aumento gradual de la tasa de cambio desde el origen del clado (1,32 Ma) y un incremento marcado a partir del Pleistoceno tardío.

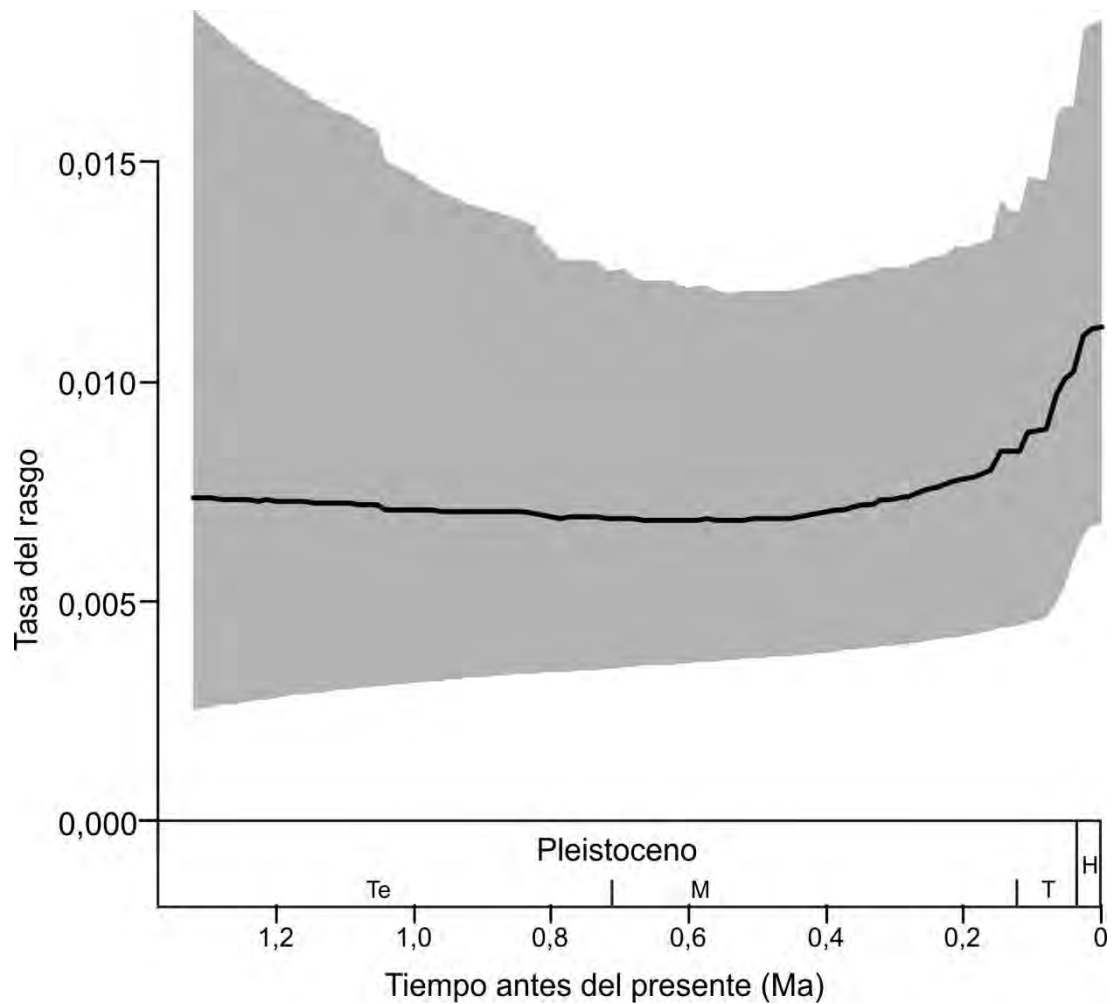


Figura 109. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista dorsal de la mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys* desde el origen del *crown* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.1.9 Tendencias evolutivas comunes

A modo de resumen, los valores de tasas de cambio de tamaño y forma fueron bajos desde la raíz a gran parte de los clados terminales en todas las vistas de cráneo y mandíbula analizadas (colores celestes a azules en Figuras 86, 92, 95, 98, 101, 104 y 107), a excepción de la forma de la vista lateral del cráneo (Figura 89), la cual mostró las tendencias opuestas, mostrando valores altos en la raíz y en los nodos más internos y una desaceleración gradual hacia la mayoría de los clados más externos.

Para las tasas de cambio del tamaño del centroide se observaron tendencias similares para las especies de los grupos *frater* y *leucodon* para la vista lateral y dorsal de la mandíbula. Las especies

del grupo *magellanicus* mostraron cambios en sus tasas evolutivas principalmente en los análisis de las vistas ventral y lateral del cráneo. Las especies del grupo *tucumanus* mostraron aumentos de las tasas en el cráneo en vista lateral y en la mandíbula en vista dorsal y lateral. Se detectaron eventos de cambios significativos (círculos rojos) en la base del clado ((*C. coyhaiquensis*-*C. fodax*) *C. sericeus*) para la vista ventral del cráneo, en la base del clado *C. saltarius*-*C. scagliai*, en el nodo basal del clado *C. opimus*-*C. fulvus*, en la base del clado *C. argentinus*-*C. occultus* y en el linaje de *C. australis* para la vista lateral del cráneo. No se detectaron cambios significativos para la vista dorsal de la mandíbula.

Para las tasas de forma, se observaron tendencias similares de incremento de tasas en las especies *C. conoveri*, *C. colburni* (= *C. magellanicus*) y *C. magellanicus* para las vistas lateral de cráneo. Las especies *C. saltarius* y *C. scagliai* (grupo *opimus*) mostraron aumentos de la tasa para la forma de la vista ventral del cráneo y de la vista lateral y dorsal de la mandíbula. Asimismo, patrones similares de aceleración de las tasas ocurrieron para la forma de la vista ventral del cráneo y dorsal de la mandíbula en las especies del grupo *eastern*. Se detectaron eventos de cambios significativos (círculos rojos) en la base del clado *C. opimus*-*C. fulvus* de la vista lateral del cráneo, en la base del clado del grupo *magellanicus* para la vista lateral de la mandíbula, en el ancestro común del clado formado por los grupos *mendocinus* y *eastern* para la vista dorsal de la mandíbula. No se detectaron eventos de cambio significativos en el análisis de la vista ventral del cráneo.

Los patrones observados en los gráficos de cohortes para el tamaño de las vistas de la mandíbula fueron similares, detectándose tres grandes cohortes macroevolutivas compartidas. A diferencia de estos, los análisis de tamaño de las vistas del cráneo mostraron cohortes en clados aislados, siendo la vista lateral del cráneo la que mostró un patrón más complejo de cohortes macroevolutivas. Para el análisis de cohortes utilizando datos de forma, no se diferenciaron cohortes macroevolutivas significativas en ninguna de las vistas analizadas, únicamente se diferenciaron en *C. saltarius* y *C. scagliai* para la vista ventral del cráneo y lateral y dorsal de la mandíbula y en las especies del grupo *eastern* para las vistas ventral del cráneo y dorsal de la mandíbula.

En los gráficos de tamaño a través del tiempo, se observó que los análisis del cráneo mostraron la misma tendencia, con una tasa constante a través del tiempo. Los análisis de mandíbula indicaron un aumento leve de la tasa desde el origen del clado *Ctenomys* hasta la actualidad. En los gráficos obtenidos a partir de análisis con datos de forma se observó que las vistas analizadas para el cráneo mostraron valores constantes o una ligera disminución de la tasa. Sin embargo, los análisis de

mandíbula mostraron un aumento gradual de la tasa desde el origen del clado *Ctenomys*, siendo mayor para la vista dorsal de la mandíbula.

4.3.2 Tasas evolutivas incluyendo especies extintas

4.3.2.1 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo

En el análisis de BAMM dos configuraciones distintas de cambio fueron propuestas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable obtenida (con un 0,91 de probabilidad posterior), el análisis BAMM detectó un evento significativo de cambio de la tasa en el linaje de *C. mendocinus* (círculo rojo en Figura 110). Además, se detectó aceleración de la tasa dentro del *crown* (celeste en Figura 110) en el nodo que incluye a todos los grupos de *Ctenomys* a excepción de los grupos *frater* y *leucodon*. Particularmente, las especies *C. haigi*, *C. sericeus*, *C. fodax* y *C. coyhaiquensis* (= *C. sericeus*), pertenecientes al grupo *magellanicus*, mostraron los valores más altos de aceleración de la tasa (amarillos a rojos en Figura 110). Las especies pertenecientes al *stem* (a excepción de †*C. chapalmalensis* y †*C. rusconii*) mostraron valores bajos de aceleración de la tasa (azul en Figura 110).

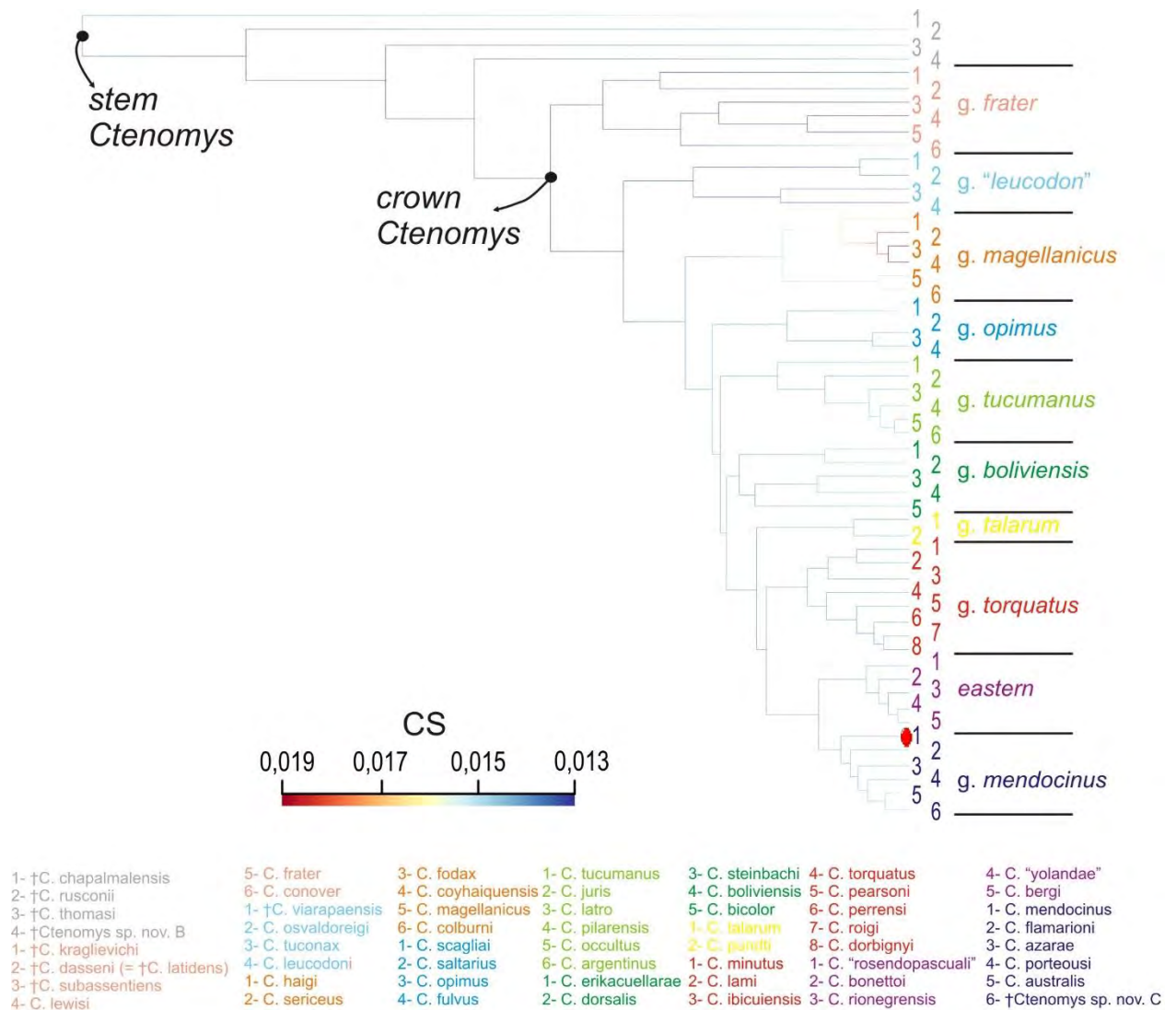


Figura 110. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

El análisis de cohorte mostró cohortes evolutivas sutilmente definidas, cada una con su dinámica propia: las especies pertenecientes al grupo *stem*, las especies del grupo *frater* y un clado dentro del grupo *magellanicus* (Figura 111).

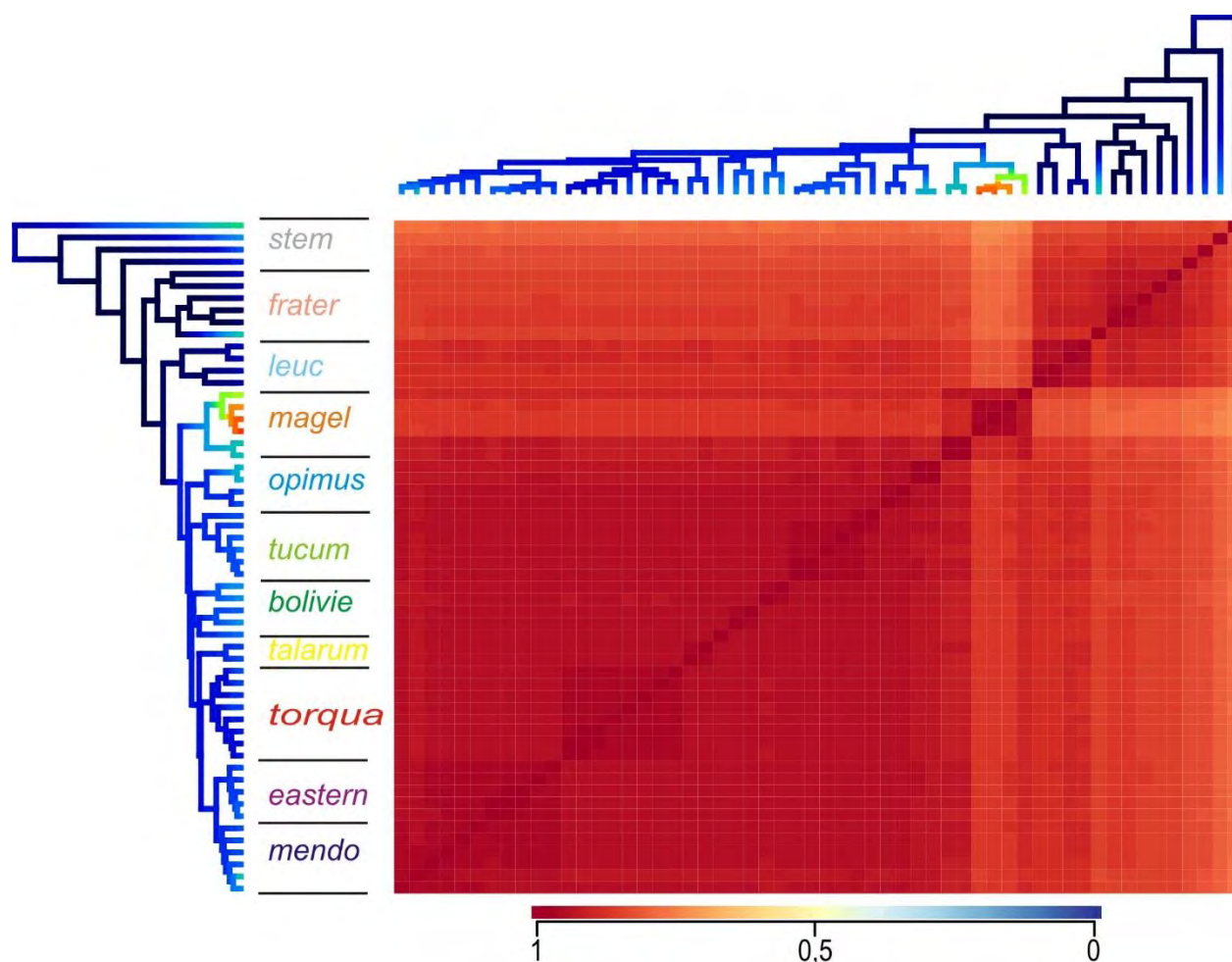


Figura 111. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico del tamaño a través del tiempo mostró que la tasa se mantuvo constante desde el comienzo de la radiación del género (3,87 Ma) (Figura 112).

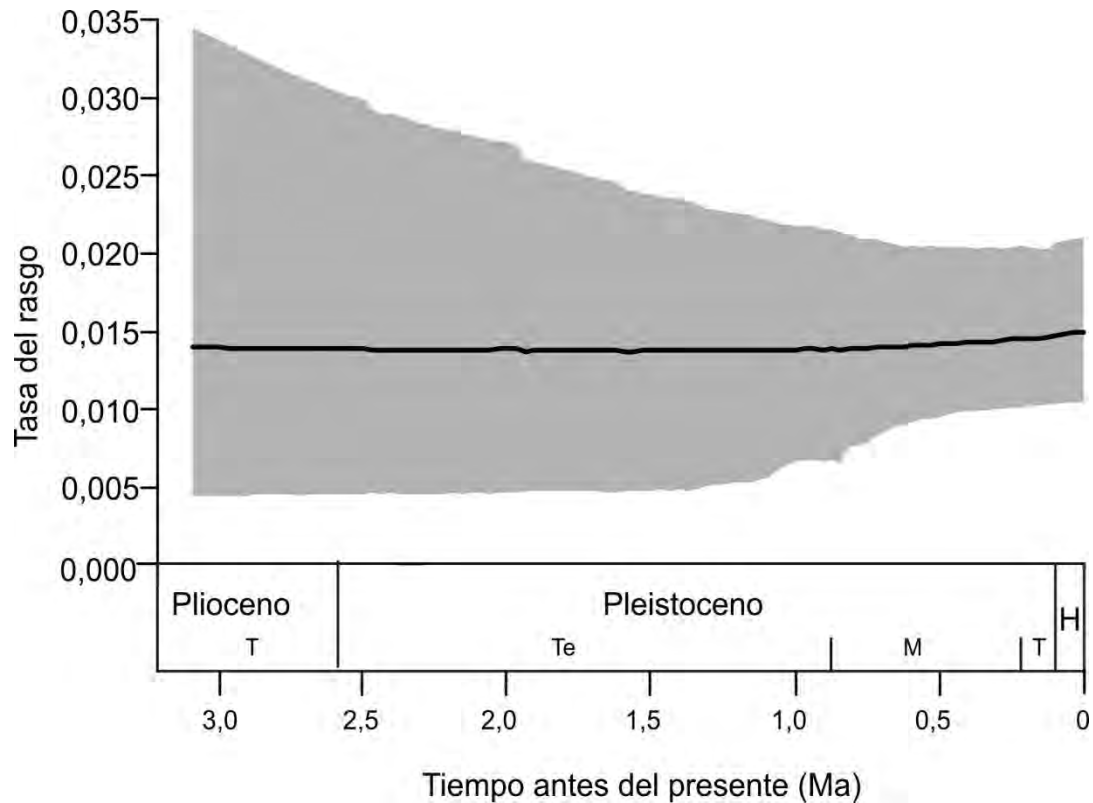


Figura 112. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* desde el origen del género (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.2.2 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista ventral del cráneo

En el análisis de BAMM tres configuraciones distintas de cambio fueron obtenidas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable obtenida (con un 0,74 de probabilidad posterior), el patrón general de tasas se caracterizó por una tasa relativamente alta en la base de la filogenia que rápidamente se desacelera hacia los terminales. Únicamente el clado que involucra a las especies pertenecientes al grupo *magellanicus* mostró aumento de la tasa, siendo las tasas estimadas para las especies *C. magellanicus* y *C. colburni* (= *C. magellanicus*) las más altas (amarillos a rojos en Figura 113). No se identificaron cambios significativos de la tasa.

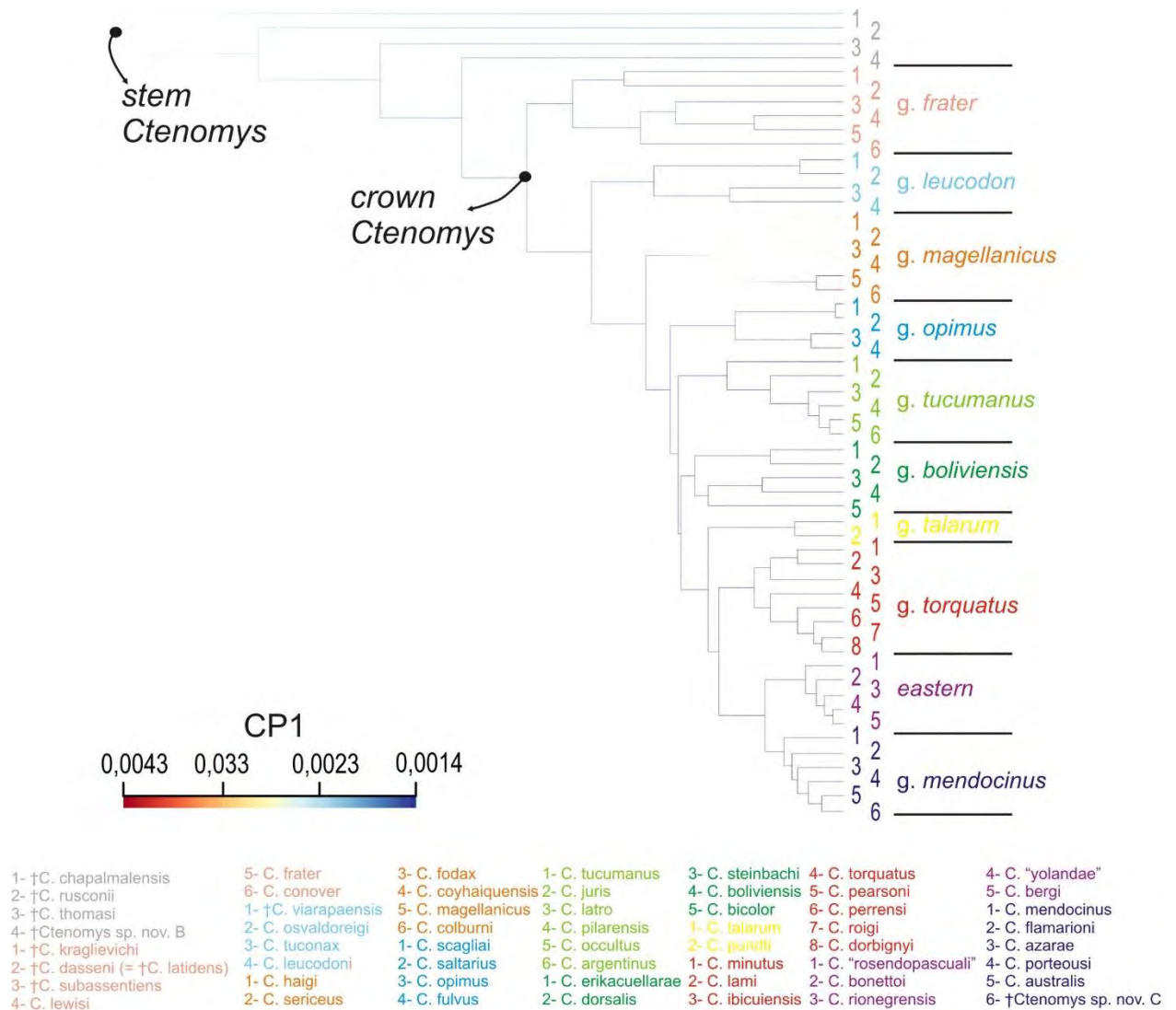


Figura 113. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista lateral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

El análisis de cohortes mostró una evolución esencialmente compartida entre cohortes, con diferenciación del grupo *magellanicus* y la especie *C. ibicuiensis* (Figura 114).

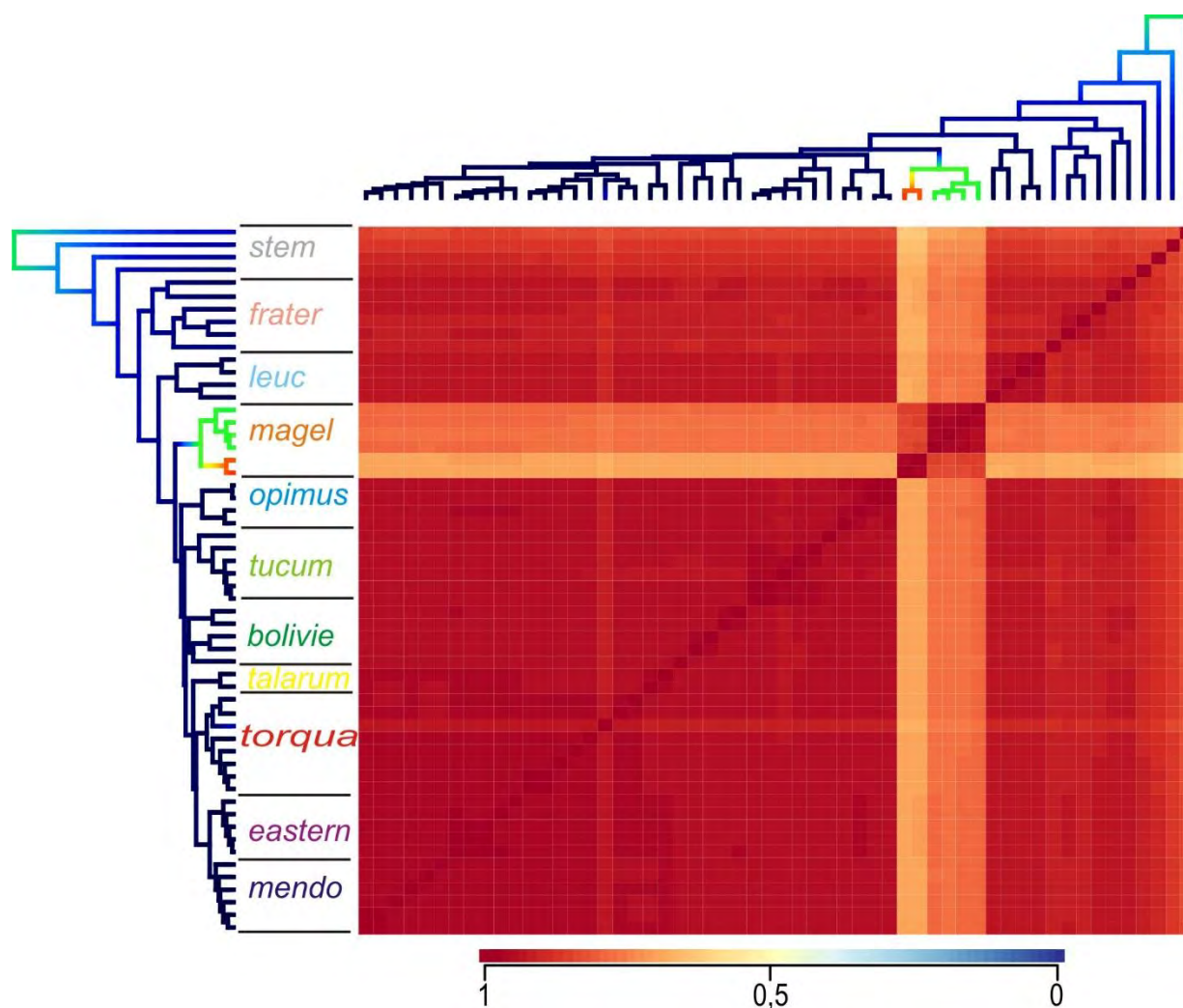


Figura 114. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 115) mostró una disminución de la tasa a partir del origen del clado hasta cerca de los 0,5 Ma donde se observan varios eventos de aumento y disminución de la tasa para luego mantenerse constante en el Holoceno (Figura 115).

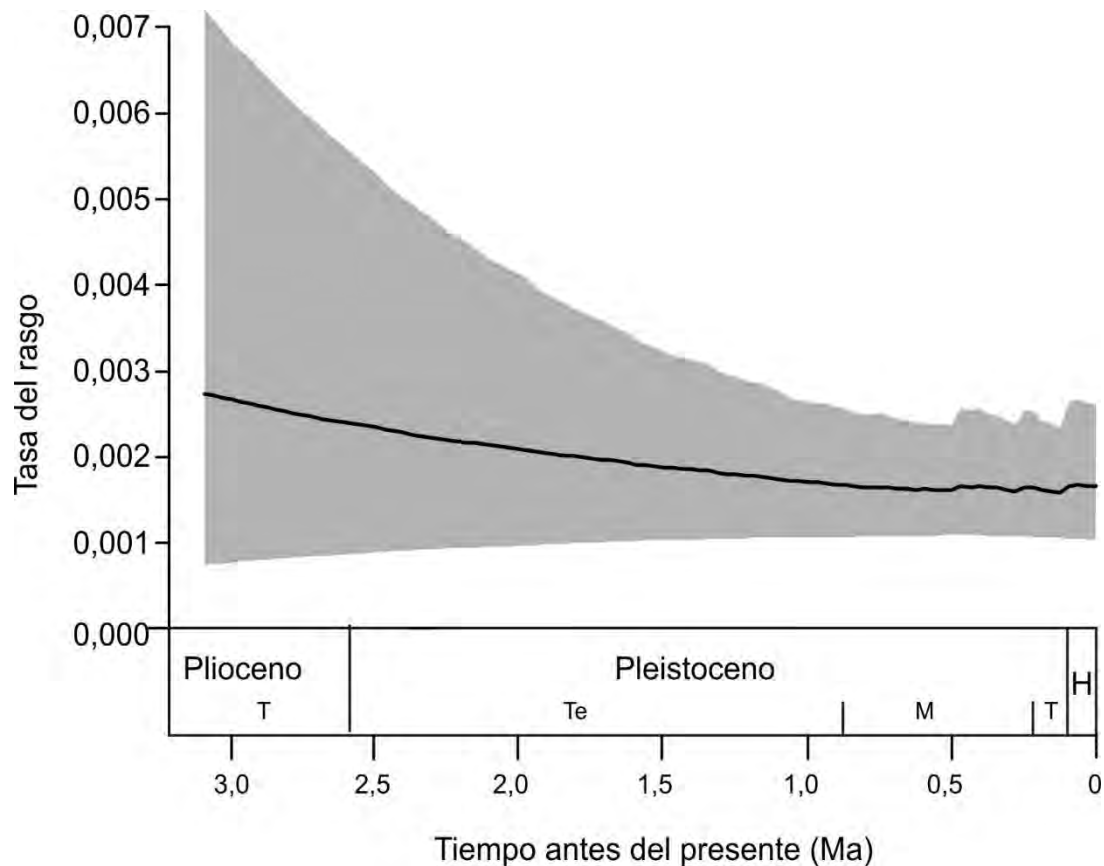


Figura 115. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista ventral del cráneo de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* desde el origen del género (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.2.3 Tasas de cambios evolutivos en el tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula

En el análisis de BAMM doce configuraciones distintas de cambio fueron obtenidas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable obtenida (con un 0,51 de probabilidad posterior), el análisis BAMM detectó una aceleración (celestes en Figura 116) en el nodo que incluye a todas las especies del *crown* con excepción del grupo *frater*. Dentro de este gran clado, las especies del grupo *tucumanus* fueron las que mostraron los valores más altos de aceleración de tasa (amarillos a rojos en Figura 116). Las especies pertenecientes al *stem* y el grupo *frater* (dentro del *crown*) mostraron los valores más bajos de aceleración de la tasa (azules en Figura 116). No se identificaron eventos significativos de cambio de la tasa.

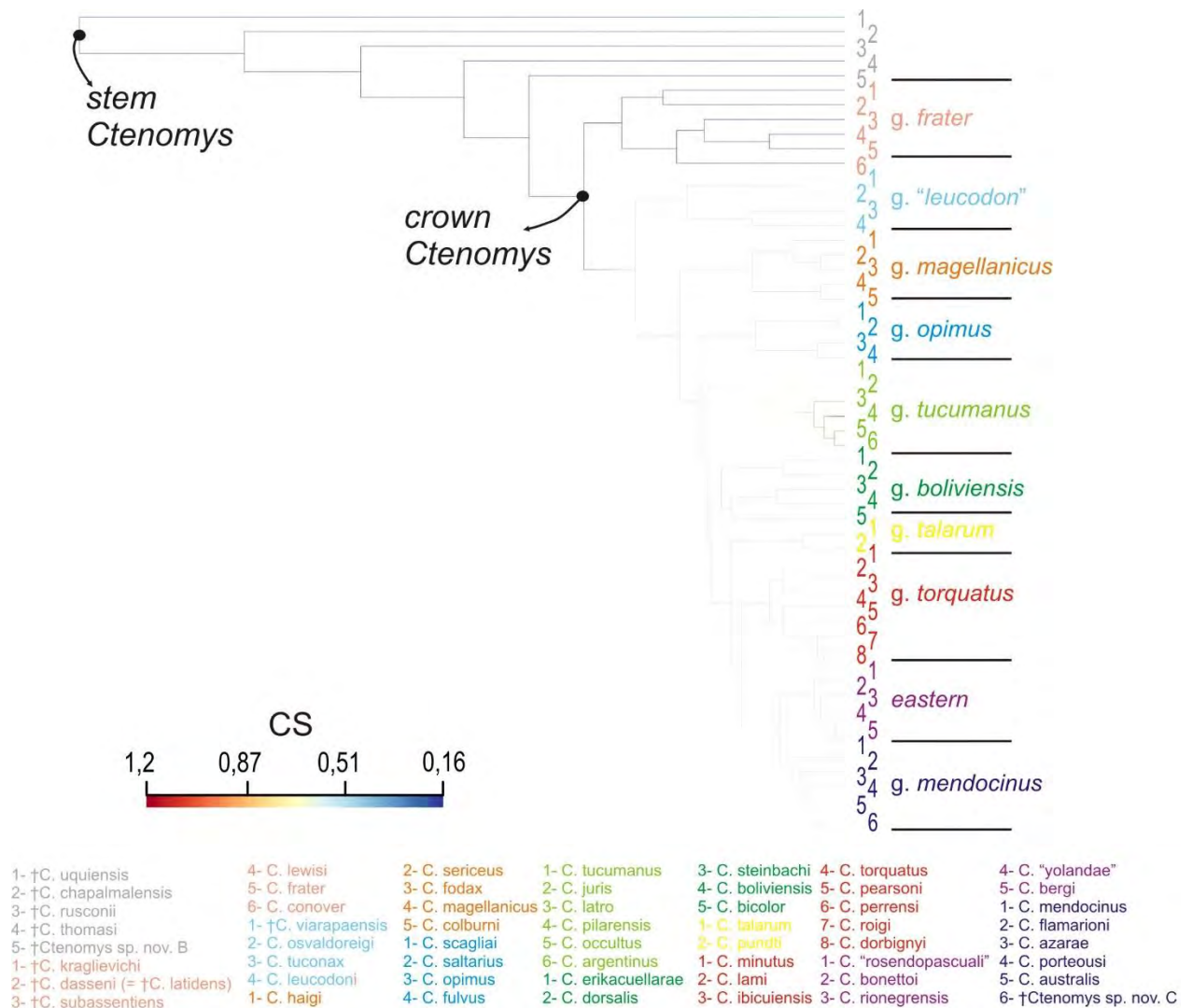


Figura 116. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CS: *Centroid Size*.

El análisis de cohorte mostró dos cohortes evolutivas bien definidas, cada una con su dinámica propia y no compartida con los restantes linajes (Figura 117). La primera formada por las especies pertenecientes al grupo *stem* y las especies del grupo *frater*. La segunda cohorte estuvo formada por las especies del grupo *tucumanus*.

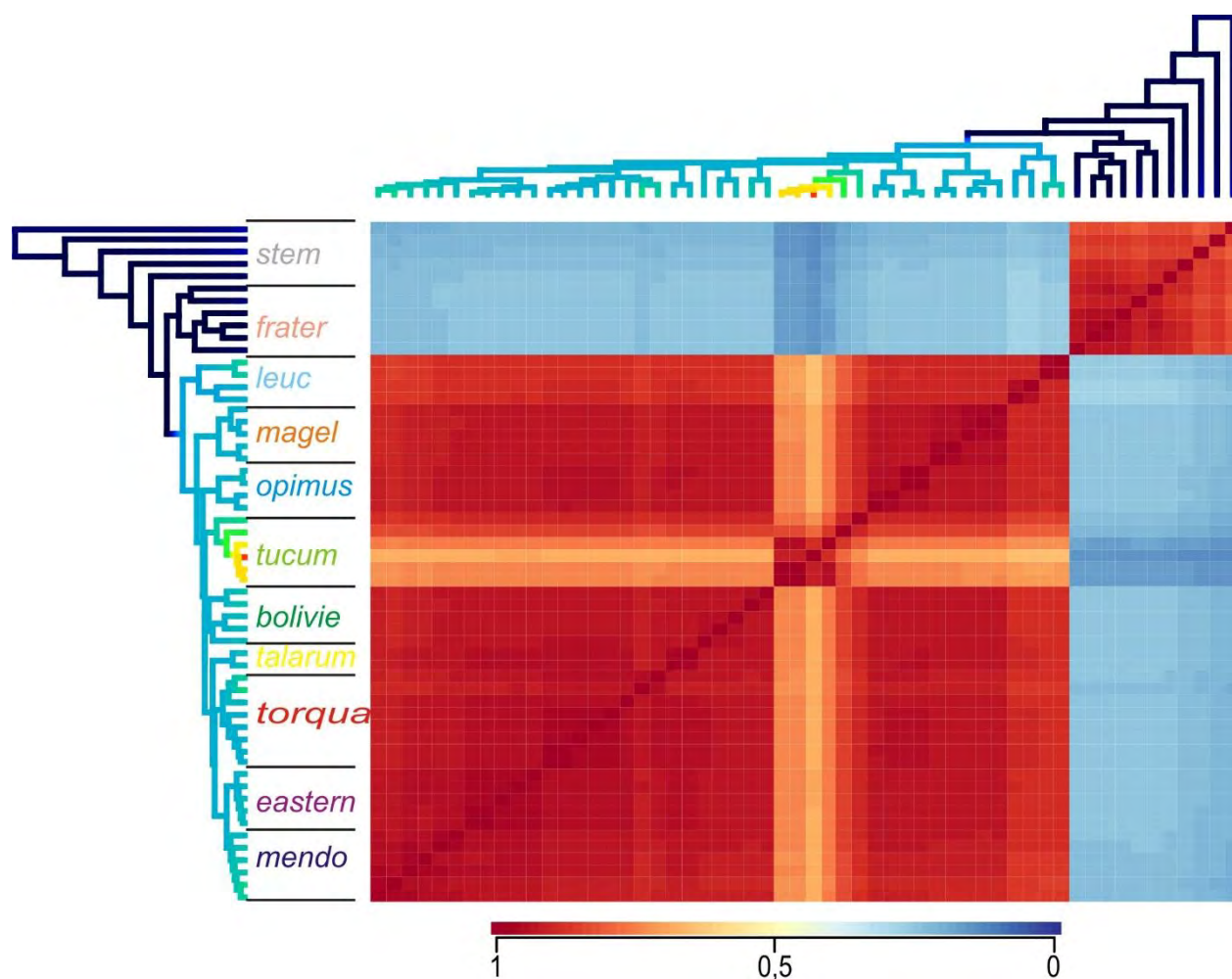


Figura 117. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico del tamaño a través del tiempo mostró que la tasa se mantuvo constante desde el comienzo de la divergencia del género (3,87 Ma) hasta cerca de 1 Ma donde ocurrió un fuerte aumento que siguió hasta la actualidad (Figura 118).

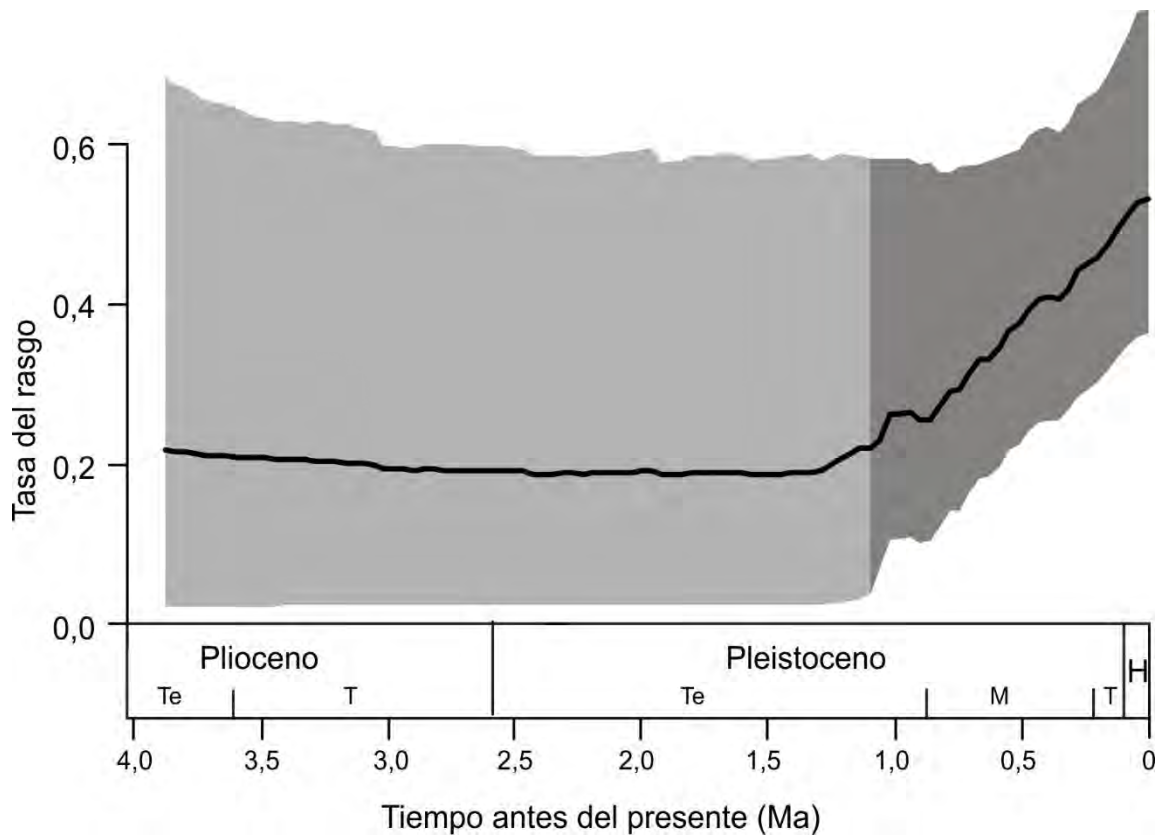


Figura 118. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) del tamaño del centroide de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* desde el origen del género (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.2.4 Tasas de cambios evolutivos en la forma de la vista lateral de la mandíbula

En el análisis de BAMM trescientos doce configuraciones distintas de cambio fueron propuestas para explicar el 95% de los datos. En la configuración más probable obtenida (con un 0,27 de probabilidad posterior), el patrón general de tasas se caracterizó por mostrar valores bajos de velocidad de cambio de la forma (azules en Figura 119) en la raíz, las ramas basales y en todos los terminales, con algunas excepciones. El análisis detectó tres cambios significativos hacia la aceleración de las tasas (i.e. círculos rojos en Figura 119); el primero en la base del linaje de †*C. uquiensis* (especie perteneciente al grupo *stem*), el segundo en el nodo basal del clado que incluye a las especies *C. osvaldoreigi* y †*C. viarapaensis* (grupo *leucodon*), y el tercero en la base del clado *C. saltarius*-*C. scagliai* (grupo *opimus*) (Figura 119). Aunque no se detectó como un evento significativo, el grupo *magellanicus* también mostró una aceleración en las tasas (Figura 119).

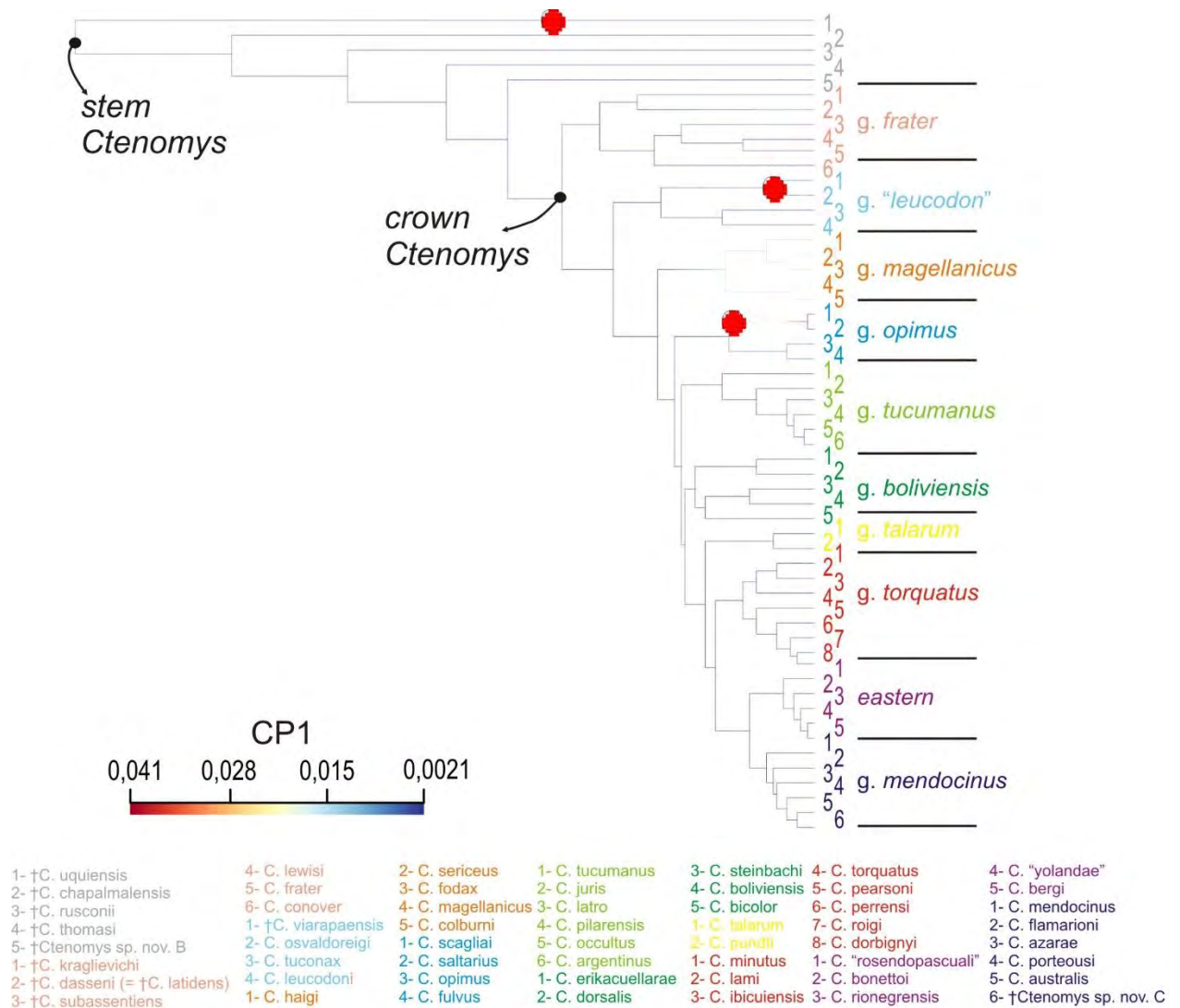


Figura 119. Diagrama *Phylorate plots* mostrando la tasa evolutiva de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). Los números indican la especie y el color el grupo de especie en el cual está incluida. CP1: Componente Principal 1.

El análisis de cohortes mostró una evolución compleja de la forma, con varios clados mostrando sus propias tasas no compartidas con ningún otro linaje (Figura 120). En una vista general del gráfico de cohortes se identifican dos principales grupos con su dinámica propia, uno formado por las especies del grupo *magellanicus* y la otra por las especies *C. saltarius* y *C. scagliai* del grupo *opimus*.

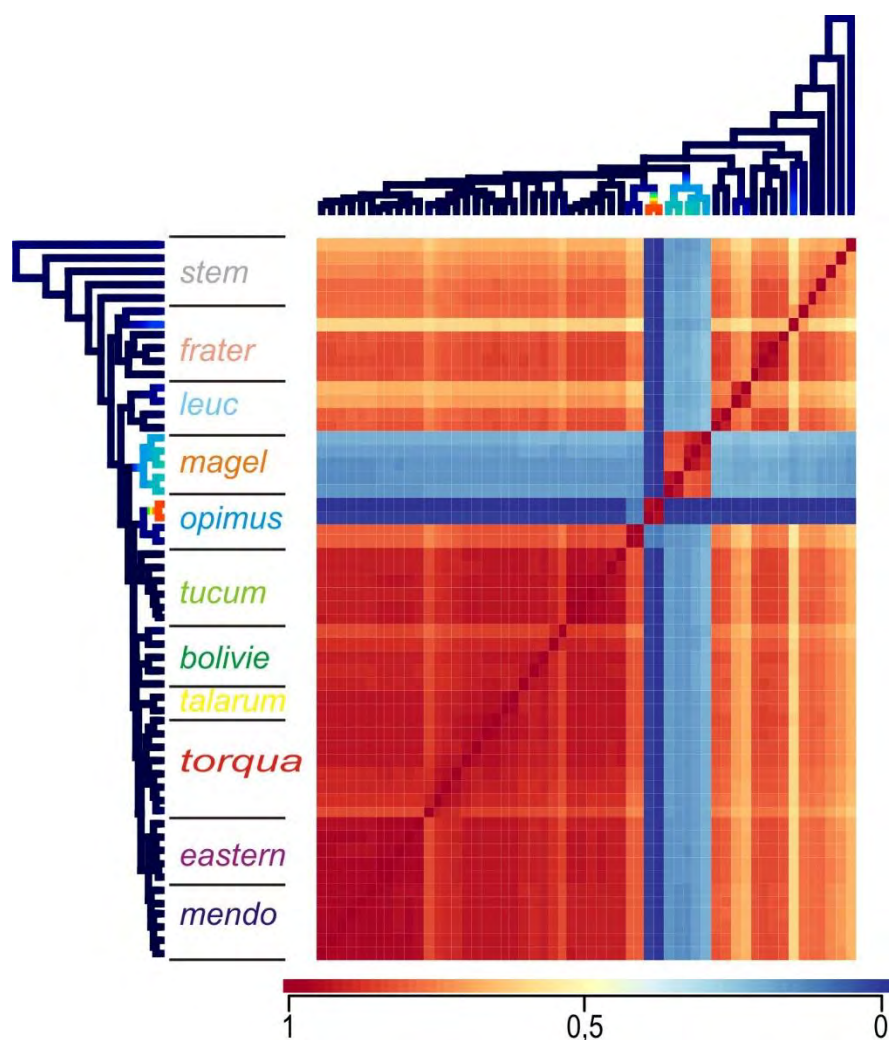


Figura 120. Matriz de cohortes macroevolutivas para la evolución de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). *frater*: grupo *frater*; *leuc*: grupo *leucodon*; *magel*: grupo *magellanicus*; *opimus*: grupo *opimus*; *tucum*: grupo *tucumanus*; *bolivie*: grupo *boliviensis*; *talarum*: grupo *talarum*; *torqua*: grupo *torquatus*; *mendo*: grupo *mendocinus*.

El gráfico de tasas a través del tiempo (Figura 121) mostró una disminución de la tasa a partir del origen del clado hasta los 1 Ma donde se observan varios eventos de aumento y disminución de la tasa, aumentando en el Holoceno (Figura 121).

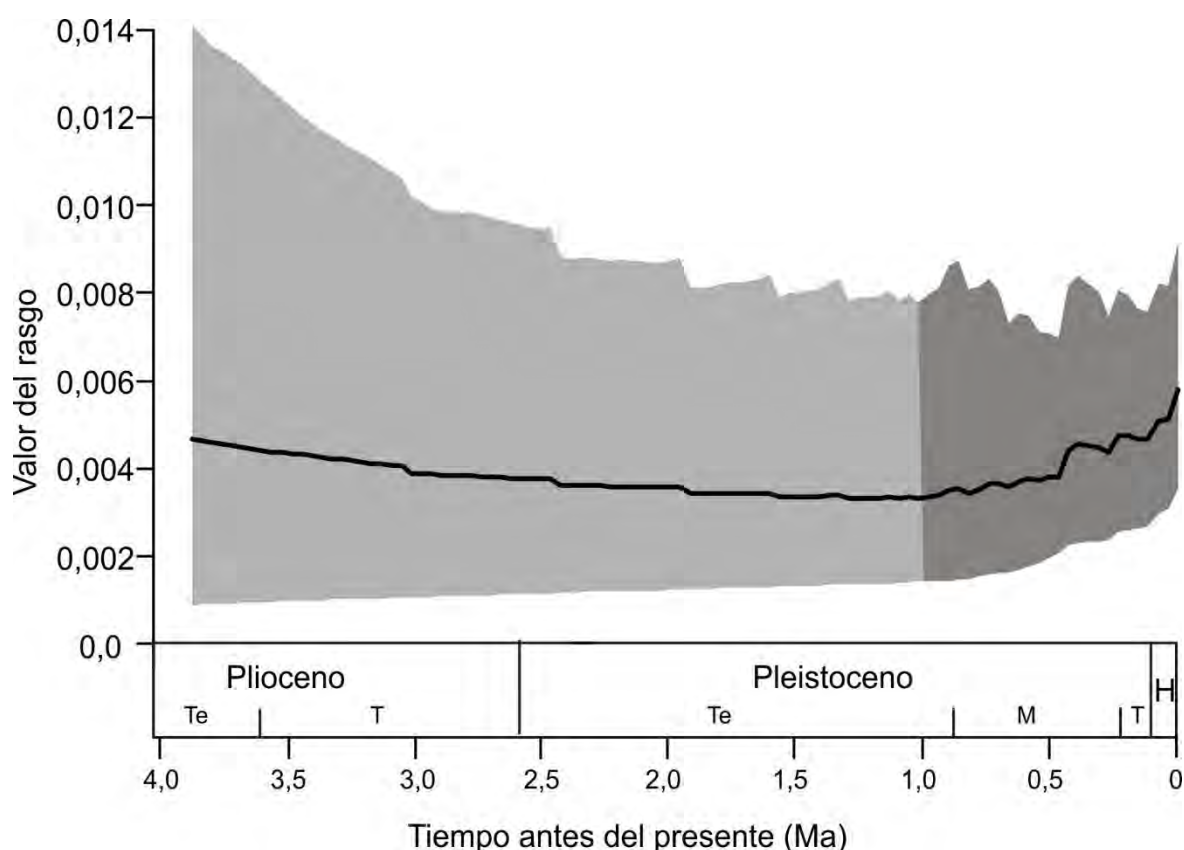


Figura 121. Gráfico de tasas acumulativas a través del tiempo (*Rate-Through-Time plots*) de la forma de la vista lateral de la mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys* desde el origen del género (ver Materiales y métodos para una explicación del gráfico). H: Holoceno; Ma: Millones de años; Te: Temprano; M: Medio; T: Tardío.

4.3.3 Modelos evolutivos

En los análisis de modelos evolutivos para los datos de las especies vivientes, el modelo BM mostró el mejor ajuste (GIC) para los componentes principales (CP) de cráneo en vista ventral y mandíbula en vista dorsal (Tabla 15). Contrariamente, el modelo OU mostró el mejor ajuste para los CP de la forma del cráneo en vista lateral y mandíbula en vista lateral (Tabla 15).

En los análisis de modelos evolutivos para los datos de las especies vivientes y extintas, el modelo BM mostró el mejor ajuste (GIC) para los CP del cráneo en vista ventral (Tabla 16). Para los datos de forma de la vista lateral de la mandíbula, el modelo evolutivo que mostró el mejor ajuste fue el EB (Tabla 16).

Tabla 15. Soportes de los modelos MB, OU y EB para la evolución de los CP del cráneo y mandíbula de las especies vivientes de *Ctenomys*.

	<u>Modelo</u>	<u>GIC</u>	<u>Log-Likelihood</u>
Cráneo en vista lateral	BM	-16092.24	8293.747
	OU	-16093.73	8297.164
	EB	-16090.24	8293.742
Cráneo en vista ventral	BM	-17706.03	9129.089
	OU	-17704.12	9129.155
	EB	-17704.38	9129.135
Mandíbula en vista lateral	BM	-16871.23	8713.486
	OU	-16873.49	8717.309
	EB	-16869.24	8713.491
Mandíbula en vista dorsal	BM	-14324.85	7425.738
	OU	-14322.91	7425.775
	EB	-14323.59	7426.095

Tabla 16. Soportes de los modelos MB, OU y EB para la evolución de los CP del cráneo y mandíbula de las especies vivientes y extintas de *Ctenomys*.

	<u>Modelo</u>	<u>GIC</u>	<u>Log-Likelihood</u>
Cráneo en vista ventral (Tip-date)	BM	-14210.82	7473.157
	OU	-14158.99	7454.773
	EB	-14208.81	7473.152
Mandíbula en vista lateral (Tip-date)	BM	-18666.46	9727.607
	OU	-18696.73	9773.397
	EB	-18759.72	9777.966

CAPÍTULO 5: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Sistemática

El estudio de los *Ctenomys* fósiles durante esta tesis permitió reconocer la validez de 18 taxones en el registro fósil: †*C. ameghinoi*, †*C. bonariensis*, †*C. brachyrhinus*, †*C. chapalmalensis*, †*C. cotocaensis*, †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, †*C. orthognathus*, †*C. rusconii*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. tandilensis*, †*C. thomasi*, †*C. uquiensis*, †*C. viarapaensis*, †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y †*Ctenomys* sp. nov. C. Durante la tesis se realizó la descripción y publicación de las especies †*C. rusconii* y †*C. viarapaensis* (De Santi et al., 2020, 2021), así como la descripción de tres especies nuevas aún no publicadas: †*Ctenomys* sp. nov. A, †*Ctenomys* sp. nov. B y †*Ctenomys* sp. nov. C. Además, se mantienen como nombres disponibles a †*C. lujanensis*, †*C. magellanicus fossilis* y †*C. cf. robustus*; y como *nomen nudum* a †*C. megacephalus*, †*C. minor*, †*C. minus* y †*C. mesorhinus*. En esta tesis se reconoce a †*C. dasseni* y †*C. intermedius* como sinónimos de †*C. latidens* y a †*C. dasseni longirostris*, †*C. intermedius tandilensis*, †*C. magnus* y †*C. praderii* como sinónimos de †*C. kraglievichi*. Se reconoció a †*C. tandilensis* como especie plena.

La revisión de la sistemática y distribución estratigráfica y cronológica del registro fósil del género permitió contar con información adecuada utilizable como restricciones para calibrar los nodos en los análisis de los tiempos de divergencia de la historia evolutiva del género.

5.2 Filogenia bajo Parsimonia

La inclusión de 12 especies extintas, aquellas representadas por los restos más completos (de cráneo y mandíbula), y de 50 vivientes con datos moleculares disponibles (gen *cyt b*; ver Materiales y métodos), permitió progresar en el conocimiento de las relaciones filogenéticas del género y mejorar la resolución de las relaciones dentro de los grupos de especies reconocidos previamente (Parada et al., 2011; De Santi et al., 2020). Como resultado de la búsqueda heurística se obtuvieron 6 árboles más parsimoniosos de 1667 pasos (Figura 55).

Estos árboles (Figura A12 en Apéndice 22) se diferenciaron entre sí en: la posición de las especies *C. leucodon* y *C. tuconax* dentro del grupo *leucodon*, formando un clado (árboles 0, 2 y 4) o una politomía (árboles 1, 3 y 5); la posición de las especies *C. pilarensis* y *C. latro* dentro del grupo *tucumanus*, estando *C. pilarensis* como especie hermana del clado *C. argentinus*-*C. occultus* (árboles 0, 1, 2 y 3) o *C. latro* como especie hermana de este clado (árboles 4 y 5); la diferenciación

de un clado entre las especies pertenecientes al grupo *eastern* (árboles 0, 1, 2 y 4) o sus especies formando una politomía en la base junto a las especies del grupo *mendocinus* (excepto *C. mendocinus*) (árboles 3 y 5). Por último, la posición del grupo *tucumanus* se modificó quedando como grupo hermano del clado grupo *torquatus* + grupo *talarum*-grupo *mendocinus* (+ *eastern*) (árboles 0 y 1) o como clado hermano del grupo *boliviensis* (árboles 2, 3, 4 y 5).

En el árbol filogenético de consenso estricto (figura 55), como fue previamente reportado (ver Verzi *et al.*, 2010a, 2021; De Santi *et al.*, 2020, 2021), las especies †*C. uquiensis* y †*C. chapalmalensis* se ubican en la base de la filogenia del género como los primeros integrantes del grupo *stem* de *Ctenomys*. Dentro de este grupo también se pudieron reconocer las especies †*C. rusconii* (†*Ctenomys* sp. A en Verzi *et al.*, 2021), †*C. thomasi*, †*Ctenomys* sp. nov. A (†*C. thomasi* en Verzi *et al.*, 2021 y De Santi *et al.*, 2021) y †*Ctenomys* sp. nov. B, todas procedentes de la costa de la provincia de Buenos Aires (Argentina) (ver también De Santi *et al.*, 2021). La especie †*Ctenomys* sp. nov. B se posicionó como hermana del *crown* de *Ctenomys*.

Dentro del grupo *crown* de *Ctenomys* se pudieron reconocer todos los grupos de especies previamente mencionados por Parada *et al.* (2011 y referencias allí citadas) y un agrupamiento previamente reconocido por De Santi *et al.* (2020, 2021).

Al igual que en trabajos previos (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Sánchez *et al.*, 2018; De Santi *et al.*, 2020), el grupo *frater* es el primero que se diferencia dentro del *crown* de *Ctenomys*. Las especies de este grupo se distribuyen al sur de Bolivia y Paraguay, una región cercana a un centro de riqueza de especies y probablemente el centro de diversificación inicial del género (Verzi *et al.*, 2010a; Maestri y Patterson, 2021). En los trabajos de Parada *et al.* (2011), Freitas *et al.* (2012) y Sánchez *et al.* (2018) obtuvieron una dicotomía basal del grupo *crown* de *Ctenomys*, donde se establece a *C. sociabilis*, distribuida en el sudoeste de la provincia de Neuquén (Argentina; Pearson y Christie, 1985), como especie hermana de un clado formado por las demás especies del género. Recientemente, Brook *et al.* (2021) describieron una nueva especie de *Ctenomys* de la Patagonia (Argentina), *C. plebiscitum*, relacionada a *C. sociabilis* y ubicadas en un clado en la base de la filogenia del género.

Dentro del grupo *frater*, las especies bolivianas extintas †*C. subassentiens* y †*C. subquadratus*, y las vivientes *C. frater* y *C. lewisi*, las cuales mostraron grandes similitudes morfológicas entre sí, se agruparon en un clado altamente sustentado aunque politómico. La especie viviente *C. conoveri* se ubicó como hermana de éstas (ver Cook y Yates, 1994; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Stolz *et al.*, 2013; pero ver Mascheretti *et al.*, 2000). En el nodo de origen del grupo *frater* se

incorporaron, formando una politomía, las especies extintas †*C. latidens* y †*C. kraglievichi*, ambas provenientes de la costa de la provincia de Buenos Aires (Argentina; Verzi *et al.*, 2004; esta tesis). Estas especies son incluidas dentro de este grupo por presentar claras similitudes morfológicas con el resto de los integrantes (ver capítulo Sistemática). Esto refuerza la propuesta de Verzi *et al.* (2004) sobre una inmigración de fauna chaqueña al sudeste de la provincia de Buenos Aires relacionada a un fuerte pulso cálido reconocido en el Pleistoceno medio del sur de Sudamérica.

Las especies del grupo *opimus*, que en Parada *et al.* (2011), Freitas *et al.* (2012), Gardner *et al.* (2014), y Sánchez *et al.* (2018) incluyen a *C. fulvus*, *C. opimus*, *C. scagliai* y *C. saltarius*, en los análisis realizados bajo el criterio de Parsimonia para esta tesis se ubicaron en clados separados (ver Figura 55) y el grupo *opimus* incluyó únicamente a *C. opimus* y *C. fulvus* (Rossi *et al.*, 1990; Cook y Yates, 1994). Estos resultados concuerdan con los de Feito y Gallardo (1982), Gallardo (1991) y Lessa y Cook (1998) quienes encontraron grandes similitudes entre estas dos especies. Parada *et al.* (2011) fueron los primeros en expandir el grupo *opimus*, incorporando a las especies *C. saltarius* y *C. scagliai* procedentes del Chaco seco argentino y del altiplano de Tucumán (Argentina), respectivamente. Las especies *C. opimus* y *C. scagliai* fueron agrupadas por Contreras y Bidau (1999) y Mascheretti *et al.* (2000) dentro del grupo Chaco, el cual incluye a las especies del grupo *tucumanus* (Parada *et al.*, 2011; ver abajo). El grupo *opimus* se ubicó en un nodo más externo con respecto al grupo *frater* y como clado hermano del resto de las especies del *crown*.

La especie extinta de la provincia de Córdoba (Argentina), †*C. viarapaensis*, como fue previamente informado por De Santi *et al.* (2020), mostró grandes similitudes morfológicas con la viviente *C. osvaldoreigi*, formando un clado con ésta. Este clado se ubicó como grupo hermano del clado *C. tuconax*-*C. leucodon* formando el grupo *leucodon* ya reconocido por De Santi *et al.* (2021). Este resultado difiere de trabajos previos (Cook y Yates, 1994; Mascheretti *et al.*, 2000; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014; Sánchez *et al.*, 2018) en los que las dos últimas especies citadas formaron linajes aislados de posición incierta cerca de la base de la filogenia (ver Mascheretti *et al.*, 2000; Parada *et al.*, 2011). La especie *C. osvaldoreigi* fue inicialmente incluida en el “grupo *mendocinus* oriental” (en esta tesis considerado como grupo *eastern*) por Contreras y Bidau (1999; ver Rosi *et al.*, 2002). Sin embargo, estos autores ya reconocen la condición basal de *C. osvaldoreigi* con respecto a las otras especies del grupo (Contreras y Bidau, 1999). *Ctenomys osvaldoreigi*, desde su descripción (Contreras, 1995) hasta el trabajo de De Santi *et al.* (2020; ver también De Santi *et al.*, 2021) y esta tesis, no había sido incluida formalmente en análisis filogenéticos. En esta tesis, esta especie fue incluida únicamente

a partir de caracteres morfológicos; por el momento no existen secuencias de genes disponibles de *Ctenomys osvaldoreigi* para continuar testeando su posición filogenética.

Aquí, el grupo *leucodon* se posicionó como hermano del grupo *magellanicus*, algo diferente a lo obtenido por otros autores donde el grupo hermano de este último fue el grupo *tucumanus* (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014).

El grupo *magellanicus*, propuesto originalmente por Parada *et al.* (2011), es un clado que se distribuye por ambientes abiertos de la Patagonia (Argentina). Aquí, este grupo se conformó por dos linajes, uno incluyendo a la especie *C. magellanicus* (incluye a *C. colburni*; ver Teta *et al.*, 2020) ampliamente distribuido en el sur de la Patagonia; y el otro, más diverso, incluye a *C. haigi*, *C. sericeus* (incluyendo a *C. coyhaiquensis*; ver Teta y D'Elía, 2020) y *C. fodax* (= *Ctenomys* sp. 1 en Teta *et al.*, 2020; ver también Teta y D'Elía, 2020) distribuido en las provincias de Neuquén y Río Negro (Argentina). Estos resultados estuvieron de acuerdo con las filogenias publicadas por Parada *et al.* (2011), Freitas *et al.* (2012), Gardner *et al.* (2014) y Sánchez *et al.* (2018). Tres nuevas especies patagónicas, *C. bidaui*, *C. contrerasi* y *C. thalesi* fueron recientemente descritas por Teta y D'Elía (2020) e incluidas dentro del grupo *magellanicus*. Estos autores demostraron que el grupo *magellanicus* está formado por tres linajes principales, los dos recuperados en esta tesis (*C. contrerasi* y *C. thalesi* se incluyen en el más diverso) y uno adicional formado exclusivamente por la especie *C. bidaui*, distribuida en Península de Valdés (Chubut, Argentina; Teta y D'Elía, 2020; pero ver Tammone *et al.*, 2021).

En los resultados obtenidos aquí, los grupos *tucumanus*, *boliviensis*, *torquatus*, *talarum*, *mendocinus* (+ *eastern*) formaron una gran politomía por la inestabilidad del grupo *tucumanus* comentada previamente.

Al igual que en Parada *et al.* (2011), Freitas *et al.* (2012), Gardner *et al.* (2014) y Sánchez *et al.* (2018), el grupo *tucumanus* estuvo formado por las especies *C. argentinus*, *C. occultus*, *C. latro* y *C. tucumanus*, distribuidas en el norte de Argentina. Además, los resultados de esta tesis mostraron que, como en Mascheretti *et al.* (2000), las especies *C. pilarensis* y *C. juris*, procedentes del sur de Paraguay y de la provincia de Jujuy (Argentina), respectivamente, también forman parte del grupo *tucumanus* (grupo Chaco en Mascheretti *et al.*, 2000). Este grupo arrojó bajos valores de soporte en la base (ver también Freitas *et al.*, 2012). No obstante, el clado formado por *C. argentinus*, *C. occultus*, *C. pilarensis* y *C. latro* fue recuperado con alto soporte (ver también Parada *et al.*, 2011).

El grupo *boliviensis* se ubicó en un nodo externo (ver figura 55) formando una politomía junto al grupo *tucumanus* y el clado formado por los grupos *torquatus*, *talarum* y *mendocinus* + *eastern*,

posición diferente a la reportada por autores previos en donde su nodo se ubicó cerca de la base de la filogenia (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014). Dentro del grupo, la ubicación de las especies fue similar a los arreglos previos (Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Stolz *et al.*, 2013; Gardner *et al.*, 2014). Las especies *C. andersoni* y *C. yatesi*, no incluidas aquí en los análisis filogenéticos, fueron descritas y agregadas junto con *C. erikacuellarae* a este grupo por Gardner *et al.* (2014; ver D'Elia *et al.*, 2021). En esta tesis, *Ctenomys steinbachi* se ubicó en la base del grupo *boliviensis*, similar a lo que obtuvieron Stolz *et al.* (2013), y a diferencia de Parada *et al.* (2011) en donde se ubicó en la base del clado formado por *C. boliviensis*, *C. nattereri*, *C. bicolor* y *C. goodfellowi* (= *C. boliviensis*). Otros autores no consideraron a *C. steinbachi* como parte del grupo *boliviensis* (Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014). Los análisis moleculares realizados por Cook y Yates (1994) soportan una estrecha relación filogenética entre *C. steinbachi* y la especie geográficamente adyacente *C. boliviensis* (ver también Gardner, 1991). *Ctenomys steinbachi* es una especie particular, ya que presenta el número diploide más bajo dentro del género ($2n=10$; Anderson *et al.*, 1987).

El arreglo dentro del grupo *torquatus* fue similar al obtenido por Parada *et al.* (2011) y, Freitas *et al.* (2012). Las especies *C. dorbignyi* y *C. ibicuiensis* (no incluidas en Parada *et al.*, 2011) fueron agregadas en este grupo por Ortells y Barrantes (1994; consideran a este grupo como grupo Corrientes, ver abajo) y Freitas *et al.* (2012) respectivamente.

Ortells (1990) y Ortells y Barrantes (1994) propusieron al grupo Corrientes, incluyendo a las especies *C. dorbignyi*, *C. perrensi* y *C. roigi* distribuidas en las cercanías del humedal Iberá en la provincia de Corrientes (Argentina; Caraballo y Rossi, 2017). El grupo Corrientes fue considerado posteriormente por varios autores (Contreras y Bidau, 1999; Mascheretti *et al.*, 2000). Más tarde, Parada *et al.* (2011) propusieron el grupo *torquatus* y consideraron a estas especies (excepto *C. dorbignyi*) como parte de éste (Parada *et al.*, 2011; ver Freitas *et al.*, 2012). En los últimos estudios el grupo Corrientes es tratado como un clado monofilético dentro del grupo *torquatus* (Campo *et al.*, 2015; Caraballo *et al.*, 2016; Caraballo y Rossi, 2017, 2018). En este análisis se recupera el grupo Corrientes en un nodo dentro del grupo *torquatus*, como clado hermano de la especie (o complejo) *C. pearsoni*, como en trabajos previos (Campo *et al.*, 2015; Caraballo *et al.*, 2016; Caraballo y Rossi, 2017, 2018). Sin embargo, muestra bajos valores de soporte, por lo que no es considerado como grupo aquí. Varios autores tratan las tres formas del grupo Corrientes como especies distintas (Bidau, 2015; Caraballo y Rossi, 2017; Teta *et al.*, 2018). Sin embargo, los

límites biológicos y distribución geográfica de estas han sido discutidos durante mucho tiempo (Gómez Fernández *et al.*, 2012; Caraballo *et al.*, 2016; Caraballo y Rossi, 2017, 2018).

En acuerdo con los resultados obtenidos por Parada *et al.* (2011) y Freitas *et al.* (2012), el grupo *torquatus* se posicionó como clado hermano del clado que incluye a los grupos *talarum* y *mendocinus* (+ *eastern*). Estos resultados sugieren que al menos para las regiones geográficas del oeste, centro y este de Argentina, Uruguay y sur de Brasil el linaje de *Ctenomys* sufrió grandes procesos cladogenéticos íntimamente relacionados que dieron origen a los grupos de especies mencionados (Parada *et al.*, 2011; Caraballo y Rossi, 2018; Mapelli *et al.*, 2017; Tammone *et al.*, 2021; Carnovale *et al.*, 2021). Esto está en desacuerdo con la propuesta de dos grandes linajes de *Ctenomys* separados por la morfología del espermio (Feito y Gallardo, 1982; Vitullo y Cook, 1991; Contreras y Bidau, 1999) ya que dentro del linaje que incluye a los tres grupos hay representantes de diferentes formas espermáticas (e.g. grupo *talarum* y grupo *mendocinus*; ver una explicación detallada sobre esta propuesta más abajo). Estas relaciones hipotéticas tienen implicaciones importantes para la zoogeografía histórica del género.

Al igual que Parada *et al.* (2011) y Freitas *et al.* (2012), el grupo *talarum* o complejo *C. pundti* sensu Tiranti *et al.* (2005), formado por las especies estrechamente relacionadas *C. talarum* y *C. pundti* y distribuidas en la región pampeana (Argentina) (Tiranti *et al.*, 2005; García Esponda *et al.*, 2009; Parada *et al.*, 2011; Carnovale *et al.*, 2021), se posicionó como clado hermano del grupo *mendocinus* (+ *eastern*) y arrojó altos valores de soporte. Carnovale *et al.* (2021) sugirieron que el complejo *C. talarum*-*C. pundti* podría considerarse como la misma especie biológica o ser linajes en un proceso de diferenciación reciente o incipiente.

El grupo *mendocinus*, sugerido por Massarini *et al.* (1986, 1991), o complejo de especies de *C. mendocinus* (Mapelli *et al.*, 2017), se conformó en esta tesis por las especies *C. “rosendopascuali”*, *C. bergi*, *C. bonettoi*, *C. “yolandae”*, *C. rionegrensis* distribuidas por el noreste de Argentina y Uruguay (*eastern*) y *C. mendocinus*, *C. flamarioni*, *C. azarae*, *C. porteousi*, *C. australis*, *Ctenomys* sp. Monte y †*Ctenomys* sp. nov. *C.*, distribuidas por el centro de Argentina (grupo *mendocinus*). Estos resultados apoyan los obtenidos previamente por otros autores (D’Elia *et al.*, 1999; Mascheretti *et al.*, 2000; Sánchez *et al.*, 2018).

Las relaciones dentro del grupo *mendocinus* estuvieron, en general, de acuerdo con las observadas en Parada *et al.* (2011), Freitas *et al.* (2012) y Sánchez *et al.* (2018) aunque en este análisis fueron incluidas un mayor número de especies y se obtuvo una politomía entre las especies del noreste (*eastern*) sugiriendo que las relaciones dentro de este grupo aún requieren resolución

(Mapelli *et al.*, 2017; Tammone *et al.*, 2021). Siguiendo los resultados de esta tesis y de acuerdo con autores previos (Parada *et al.*, 2011; Sánchez *et al.*, 2018), la especie *C. mendocinus* se ubica cerca o en la base del grupo. Las especies *C. flamarioni*, *C. azarae*, *C. porteousi* y *C. australis* se posicionaron progresivamente más cercanos al clado *Ctenomys* sp. Monte-†*Ctenomys* sp. nov. C formado por una entidad aún no descripta y de la especie subfósil proveniente del yacimiento paleontológico Camping Americano, ambas de la localidad de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires, Argentina). Este último clado se posicionó como hermano de la especie *C. australis* (ver De Santi *et al.*, 2018; ver capítulo de Sistemática). Mapelli *et al.* (2017) reconocen tres clados principales (clado SW, C y N en Mapelli *et al.*, 2017) con un fuerte componente geográfico, lo que no se corresponde con el rango clásicamente asumido para las especies de este grupo (Contreras y Reig, 1965; Massarini *et al.*, 1991; Bidau, 2015).

El rango geográfico del grupo *mendocinus* se está expandiendo por el reconocimiento de especies potenciales (Parada *et al.*, 2011; Mapelli *et al.*, 2017; Tammone *et al.*, 2021; Tammone y Pardiñas, 2021) y la asignación de especies previamente descriptas como miembros de este grupo (Sánchez *et al.*, 2018; Tammone *et al.*, 2021).

Varios autores han sugerido que las especies del grupo *mendocinus*, por su baja divergencia cromosómica y su similitud morfológica, conforman una sola especie con un amplio rango geográfico o un grupo de poblaciones que experimentan un proceso de especiación en curso (Massarini *et al.*, 1998; Parada *et al.*, 2011; Mapelli *et al.*, 2017; D'Elía *et al.*, 2021). Sobre la base de evidencia cromosómica y molecular, Mapelli *et al.* (2017) y D'Elía *et al.* (2021) proponen que *C. australis* y principalmente *C. azarae* y *C. porteousi* deben ser considerados como sinónimo *junior* de *C. mendocinus* aunque no mencionan las variaciones fenotípicas (e.g. cambios en el tamaño corporal, color del pelaje; ver Bidau, 2015; Freitas, 2016). Sin embargo, la monofilia es una condición que tarda un tiempo considerable en establecerse y es rara entre linajes que divergieron recientemente (Patton y Smith, 1994; Hudson y Coyne, 2002; Caraballo y Rossi, 2017; ver ejemplo del grupo *mendocinus* en Mapelli *et al.*, 2017; ver ejemplo del grupo *talarum* en Carnovale *et al.*, 2021; esta tesis), por lo que puede ocurrir que la filogenia genética más probable puede no coincidir con el árbol de especies reales (Degnan y Rosenberg, 2006). La monofilia recíproca es una condición necesaria para la delimitación de las especies. Por lo tanto, en esta tesis y de acuerdo con Carnovale *et al.* (2021) se sugiere, a partir de análisis morfogeométricos, cualitativos y filogenéticos, que los integrantes de este grupo no pertenecen a una misma entidad específica (ver también Mapelli *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021). De todos modos, es necesario

continuar los estudios morfológicos y moleculares para mejorar la comprensión de las relaciones dentro del grupo *mendocinus* (Mapelli *et al.*, 2017).

Como fue reportado en los resultados de esta tesis (ver Fornel *et al.*, 2018), todos los integrantes de este grupo se caracterizan por presentar el morfotipo asimétrico de espermatozoide o, en el caso de la especie *C. “yolandae”*, el asimétrico complejo (Vitullo *et al.*, 1988) como un carácter derivado (Gallardo *et al.*, 2002; Bidau, 2015). Se ha propuesto que el género *Ctenomys* se divide en dos linajes dependiendo de la morfología del espermatozoide. Un espermatozoide de forma simple simétrico en los tuco-tucos del noroeste y uno complejo asimétrico entre los del sur (Feito y Gallardo, 1982; Altuna *et al.*, 1986; Vitullo *et al.*, 1988; Vitullo y Cook, 1991; Contreras y Bidau, 1999). Sin embargo, el tipo asimétrico derivado habría evolucionado más de una vez en la historia de *Ctenomys* (Lessa y Cook, 1998; D’Elía *et al.*, 1999) apareciendo de forma independiente en integrantes de otros grupos de especies (e.g. *C. conoveri*, grupo *tucumanus*, grupo *leucodon*, grupo *magellanicus*; Figura 57; Parada *et al.*, 2011; D’Elía *et al.*, 2021).

El análisis que incluyó todas las especies extintas reconocidas del género mostró que el grupo *stem* de *Ctenomys* está formado por las especies †*C. uquiensis*, †*C. ameghinoi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii* y †*C. thomasi*. Las especies †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B junto con el resto de las especies extintas (†*C. cotocaensis*, †*C. orthognathus*, †*C. bonariensis*, †*C. tandilensis*, †*C. viarapaensis*, †*C. subquadratus*, †*C. subassentiens*, †*C. latidens*, †*C. kraglievichi*, †*Ctenomys* sp. nov. C) y vivientes analizadas formaron una gran politomía en la base del *crown* *Ctenomys* (Figura 58). Las especies extintas †*C. cotocaensis*, †*C. orthognathus*†, †*C. tandilensis* y †*C. bonariensis* pertenecientes al *crown* de *Ctenomys* según la hipótesis aquí planteada, se conocen únicamente a partir fragmentos craneanos y/o de ramas mandibular, que presentan gran cantidad de entradas faltantes (ver Kearney, 2002; Kearney y Clark, 2003; Pol y Escapa, 2009) en la matriz de caracteres generando posiciones inestables y una filogenia pobremente resuelta (Figura 58), lo que evita que esta se pueda utilizar como la base para el estudio de los patrones y modelos evolutivos del género.

5.3 Edades del clado apomórfico, grupo *crown* y grupos de especies

La historia temprana de *Ctenomys* y su extensa cladogénesis inspiraron una gran cantidad de trabajos cuyos objetivos fueron la resolución de las relaciones filogenéticas entre sus especies, y el cálculo de los tiempos de divergencia para el origen del género respecto de la familia hermana de Ctenomyidae, Octodontidae. En estos estudios, cuyas reconstrucciones filogenéticas se basaron

principalmente en matrices de datos moleculares, el origen del género fue estimado entre el Mioceno medio/tardío y el Pleistoceno temprano (Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Upham y Patterson, 2012, 2015; Stolz *et al.*, 2013; Roratto *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Leipnitz *et al.* 2018; Caraballo y Rossi, 2018; Carnovale *et al.*, 2021). La gran variación en la estimación de esta edad, podría deberse a que estos estudios no contaron con información paleontológica adecuada para establecer restricciones a edades mínimas y máximas en los diferentes nodos internos del género y para la familia hermana. Para comprender mejor la radiación evolutiva de un clado, es fundamental disponer de información sobre tiempos de diversificación, los cuales deben estar limitados por los datos de antigüedad de los fósiles. Tanto la información sobre la historia temprana del linaje que conduce a *Ctenomys* como su registro fósil son fragmentarios y sólo para algunas pocas especies extintas se cuenta con procedencias estratigráficas confiables. Hasta el momento, los datos disponibles impiden una asignación temporal más precisa que el Plioceno para la divergencia entre el linaje *Ctenomys* y el género hermano †*Praectenomys* (Quintana, 1994; edad de la formación Umala, Bolivia; ver Cione y Tonni, 1996), lo que dificulta la restricción precisa de una edad máxima para el género (Benton y Donoghue, 2007). Más allá de esto, la incorporación de fósiles en las matrices filogenéticas en esta tesis permitió contar por primera vez con restricciones de edades mínimas dentro de los grupos *stem* y *crown* del género.

La filogenia obtenida aquí a través del análisis Bayesiano de evidencia total es el árbol filogenético calibrado o *timetree* más completo de *Ctenomys* a nivel de especie (comparar con Parada *et al.*, 2011; Upham y Patterson, 2012, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Leipnitz *et al.* 2018; Caraballo y Rossi, 2018; Carnovale *et al.*, 2021). Este resultado, que combina datos moleculares y caracteres morfológicos de taxones vivos y extintos, proporciona nuevos conocimientos sobre la historia evolutiva del género. Los análisis presentados aquí proveen la hipótesis más completa de la evolución de *Ctenomys* hasta la fecha con topologías con alta probabilidad posterior (PP) en los nodos de los principales grupos filogenéticos reconocidos dentro del género (Figura 60). Estos resultados filogenéticos concuerdan parcialmente con los obtenidos en esta tesis bajo parsimonia (ver arriba). En ambos análisis, las especies †*C. uquiensis*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B formaron parte del *stem* del género (ver también De Santi *et al.*, 2021). Dentro del *crown* de *Ctenomys*, la topología de ambos árboles fue en general congruente, las diferencias se relacionaron principalmente con la posición de los grupos *opimus*, *torquatus*, *talarum* y *mendocinus* (ver apartado de Parsimonia y abajo), así como con arreglos de las relaciones entre los taxones dentro de algunos de los grupos de especies (e.g. grupo *boliviensis*,

grupo *torquatus*, grupo *mendocinus*; Figuras 55 y 60). El bajo soporte en algunos de los clados encontrados en el análisis combinado (*tip-dating*) utilizando todos los fósiles más completos puede explicarse por la inclusión de taxones con posición inestable, lo que puede disminuir el apoyo a relaciones bien sustentadas. Debido a que los fósiles son más propensos a ser inestables en posición (por portar menor número de caracteres informativos; ver Gavryushkina *et al.*, 2017), también son más propensos a reducir el apoyo en el resto del árbol (Cobbett *et al.*, 2007; Geisler *et al.*, 2011).

En la historia evolutiva de un clado con representantes vivientes se pueden reconocer tres estados sucesivos referidos como t1, t2 y t3 por Hennig (1965). El t1 representa el momento en el cual diverge del clado más estrechamente relacionado con representantes vivientes; t2 hace referencia al momento en el cual el clado se diferencia morfológicamente por adquisición de apomorfías que caracterizan a sus representantes vivientes; y t3 es el tiempo de origen del ancestro común más reciente de los representantes vivientes. Hennig (1965) indicó que la delimitación del segundo estado t2 (diferenciación morfológica) depende de criterios subjetivos relativos a la interpretación de la aparición de determinados “tipos” o “Baupläne”. Los clados formados que resultan de cada uno de estos tres estados (t1, t2 y t3) se definen como clado total, clado apomórfico y clado *crown* respectivamente. El clado *crown* incluye el más reciente ancestro común de todas las formas vivientes y todos sus descendientes (Briggs y Fortey, 2005; Budd y Mann, 2020). El clado total incluye a éste y su correspondiente clado *stem*, que es el clado que incluye a los organismos extintos más cercanamente relacionados al clado *crown* que a cualquier otro grupo viviente (Briggs y Fortey, 2005; Budd y Mann, 2020; ver De Queiroz, 2007).

Para definir los clados mencionados en la historia de *Ctenomys*, primero es necesario establecer qué especies pertenecen al género. *Ctenomys* es un género relativamente homogéneo morfológicamente en la fauna viviente (Reig *et al.*, 1990; Vassallo y Mora, 2007). Todas las especies modernas/vivientes de este género exhiben especializaciones morfológicas conservadas asociadas a la fosorialidad (e.g. rostros y arcos cigomáticos robustos, cresta nugal desarrollada, mandíbulas cortas y robustas, incisivos procumbentes y profundamente implantados; Vassallo, 1998; Verzi, 2002; Vassallo y Mora, 2007; Morgan *et al.*, 2017). Sin embargo, estos límites se hacen menos evidentes cuando se considera la variación dada por las especies extintas más antiguas. De acuerdo con la aplicación de un criterio basado en adaptaciones (*adaptation-rooted criterion*), el cual involucra la evaluación de la monofilia y el perfil adaptativo de un género para delimitarlo como tal en el registro fósil (Wood y Collar, 1999; Cela-Conde y Ayala, 2003), las especies †*C. uquiensis* Verzi *et al.*, 2010a (Plioceno tardío; Fm. Uquía, Jujuy, Argentina; Verzi,

2008; Verzi *et al.*, 2010a) y †*C. chapalmalensis* (Ameghino, 1908) (Pleistoceno temprano; Fm. San Andrés, Buenos Aires, Argentina; Verzi y Quintana, 2005) fueron consideradas como los miembros más antiguos del género *Ctenomys* (Verzi, 2008; Verzi *et al.*, 2010a). Aunque parte de sus características son indudablemente plesiomórficas con respecto a las encontradas en los representantes vivientes (Verzi, 2002; Morgan y Verzi, 2006, 2011; De Santi *et al.*, 2020, 2021), las especializaciones a la fosorialidad y la alometría conservada de su morfología masetérica, en el contexto comparativo de los Ctenomyidae modernos, apoyan la inclusión de estas especies como integrantes basales dentro del género *Ctenomys* (Verzi, 2008; Verzi *et al.*, 2010a). Los análisis de relaciones filogenéticas entre estas especies y las actuales han mostrado que son integrantes del grupo *stem* del género *Ctenomys* (Verzi *et al.*, 2010a, 2021; De Santi *et al.*, 2020, 2021; esta tesis).

El género *Ctenomys* así delimitado representa un clado apomórfico o estado t2 de Hennig (1965; ver arriba), siendo un clado que se origina a partir del nodo donde surge un determinado estado de carácter derivado particular (de Queiroz, 2007), con una edad mínima, dada por †*C. uquiensis*, de cerca de 3,5 Ma AP (Reguero *et al.*, 2007; Verzi *et al.*, 2010a). La restricción de una edad máxima para el género (Benton y Donoghue, 2007) resulta dificultosa ya que, como se comentó previamente, la información de la historia temprana del linaje que conduce a *Ctenomys* es fragmentaria y los datos disponibles impiden una asignación temporal más precisa que todo el Plioceno para la divergencia entre este linaje y su género hermano †*Praectenomys* (Cione y Tonni, 1996). El árbol calibrado obtenido del análisis filogenético Bayesiano que incluyó a los materiales más completos de las especies extintas aceptadas como válidas, sugirió una edad mínima de 3,88 Ma AP para el nodo del clado apomórfico *Ctenomys* (Figura 60). Esta información es consistente con la obtenida por Castillo *et al.* (2005) utilizando datos moleculares (3,7 Ma; Tabla 17) y con la edad proporcionada por los estratos portantes de †*C. uquiensis* (Verzi *et al.*, 2010a). Las estimaciones obtenidas y la localización geográfica de la especie más antigua reconocida, †*C. uquiensis*, así como la del género hermano considerado ancestral †*Praectenomys* (ver Reig, 1989; Quintana, 1994; Verzi, 2008), refuerzan la hipótesis propuesta por Reig *et al.* (1990; ver también Verzi, 1994; Spotorno *et al.*, 1995) acerca de un probable origen del género *Ctenomys* en los Andes Centrales.

Budd y Jensen (2000) argumentaron que el origen del grupo *crown* es el único punto en un cladograma que se puede definir objetivamente, por lo que equipararon la aparición de un filo con el origen del grupo *crown*. De acuerdo con la propuesta de estos autores, restringir el género *Ctenomys* al clado *crown* podría ser una alternativa a los estados de Hennig (1965) (Budd y Jensen,

2000; De Queiroz, 2007). Sin embargo, la adopción de esta definición implicaría que se establezcan otros géneros para las especies basales (grupo *stem*) y que el contenido del grupo *crown* dependa de las extinciones (Budd y Mann, 2020). Debido a sus características ecológicas distintivas (distribución irregular, vagilidad limitada, bajo número de efectivos poblacionales; Reig *et al.*, 1990; Lacey, 2000; Mapelli *et al.*, 2017) las especies y poblaciones de este género son vulnerables a la extinción. Este proceso en el género *Ctenomys*, tanto para las formas vivientes como en un contexto paleontológico, permanece escasamente estudiado (Quintana, 2004; Rivero *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2011, 2012; Tammone *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2019; Teta y D'Elía, 2019; De Santi *et al.*, 2020; ver Galiano y Kubiak, 2021). Según varios registros del género en la costa de la provincia de Buenos Aires (e.g. Necochea; De Santi *et al.*, 2021), así como especies recientemente descritas †*C. viarapaensis* y †*C. rusconii* (De Santi *et al.*, 2020, 2021), las especies y poblaciones de *Ctenomys* muestran cortos lapsos de supervivencia antes de su extinción (ver también Quintana, 2004; Tammone *et al.*, 2016), demostrando un patrón de longevidad muy diferente al de las especies de otros géneros de ctenómidos extintos cuya duración es superior a 1 Ma (Verzi *et al.*, 2015). Por consiguiente, la definición de *Ctenomys* basada en el clado apomórfico es más estable dado que no depende de extinciones.

A pesar de que las especies basales pertenecientes al *stem* proporcionan información valiosa sobre el origen del linaje *Ctenomys*, tienen poco que aportar a la comprensión de la diversificación del grupo *crown*. Como se mencionó anteriormente, la mayoría de los avances sobre las relaciones entre especies dentro del grupo *crown* y los tiempos de divergencia no han contado con información adecuada del registro fósil (Lessa y Cook, 1998; Parada *et al.*, 2011; Upham y Patterson, 2012, 2015; Roratto *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018; Carnovale *et al.*, 2021), lo cual dificulta utilizar restricciones a las edades mínimas y máximas de clados (Benton y Donoghue, 2007). Por lo tanto, para lograr una interpretación del patrón evolutivo del género, incluidos los tiempos y las tasas de diversificación taxonómica y morfológica de las especies vivientes (Álvarez *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018), se requieren análisis sistemáticos y filogenéticos que incorporen muestras amplias de fósiles, especialmente del Pleistoceno, momento en el que habría ocurrido la especiación explosiva del género y para el cual el registro fósil es abundante (d'Orbigny y Laurillard, 1842; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1889, 1902; Rusconi, 1930, 1931; Mones, 1986; Reig *et al.*, 1990; Verzi *et al.*, 2004; Lucero *et al.*, 2008; De Santi *et al.*, 2020, 2021). Hasta el momento, las especies del lapso Plioceno tardío-Pleistoceno medio representan formas extintas (Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1902; Rusconi, 1930,

1931; Mones y Castiglioni, 1979; Frailey *et al.*, 1980; Verzi *et al.*, 2004, 2021; Azurduy, 2005; De Santi *et al.*, 2021) mientras que aquellas recuperadas de sitios paleontológicos y arqueológicos asignados al Pleistoceno tardío-Holoceno corresponden a especies de la fauna viviente (Pardiñas, 2001; Quintana, 2004; Chan *et al.*, 2005; Hadler *et al.*, 2008; De Santi *et al.*, 2018; Pardiñas *et al.*, 2020). Este patrón podría contribuir a la delimitación de la edad del origen de los primeros representantes del grupo *crown* del género. En este sentido, las especies †*C. uquiensis* y †*C. chapalmalensis* proveen una restricción a la edad máxima del grupo *crown* (Benton y Donoghue, 2007). En esta tesis, la inclusión de †*C. latidens* como el representante más temprano del grupo *crown* (Figura 60) provee una restricción a la edad mínima de origen de este clado de 0,78 Ma AP (Nivel D de Punta Hermengo, Buenos Aires; Tonni *et al.*, 1996; Soibelzon *et al.*, 2009). De esta manera, esta especie fue utilizada para calibrar el nodo *crown Ctenomys* (ver Capítulo Materiales y métodos; Figura 60; Tabla A6 en Apéndice 14). El análisis de la filogenia de extremos calibrados (*tip-dating*; ver sección 4.1.2.2 en el capítulo de Resultados) indicó una edad de 1,3 Ma para la radiación de este grupo (Tabla 17). Esta edad está de acuerdo con la obtenida por Castillo *et al.* (2005) de 1,3 Ma usando un reloj molecular con un único punto de calibración de 10 Ma en la divergencia entre Ctenomyidae y Octodontidae, y con la obtenida por Lessa y Cook (1998) de 1,4 Ma (Tabla 17). Las estimaciones para el origen de *Ctenomys*, el grupo *crown* y las divergencias dentro de éste obtenidas en esta tesis son marcadamente más jóvenes que la mayoría de las reportadas hasta ahora (Lessa y Cook, 1998; Parada *et al.* 2011, Upham y Patterson, 2012, 2015; Stolz *et al.*, 2013; Roratto *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018; Leipnitz *et al.*, 2018, Carnovale *et al.*, 2021; ver tabla 17).

Tabla 17. Comparación de tiempos de divergencia entre los resultados de esta tesis y los estudios previos. Todas las edades están en millones de años y se refieren a edades estimadas de los clados especificados. ^(a) edades obtenidas a partir de citocromo b, ^(b) a partir de citocromo b y D-loop concatenados, ^(c) edades obtenidas a partir de intrones nucleares, ^(d) a partir de citocromo b, ^(e) bajo diferentes tasas de transversión de tercera posición; ^(f) excluyendo a *C. steinbachi* y *C. erikacuellarae*. Estos son los resultados del análisis a partir de extremos calibrados (*tip-dating*) que se observa en la figura 60.

	<i>Stem Ctenomys</i>	<i>Crown Ctenomys</i>	Grupos de especies									
			<i>frater</i>	<i>leucodon</i>	<i>boliviensis</i>	<i>torquatus</i>	<i>Tucumanus</i>	<i>magellanicus</i>	<i>opimus</i>	<i>mendocinus</i>	<i>talarum</i>	<i>eastern</i>
Esta tesis	3,88 MA (4,63-3,54)	1,32 MA (1,93-0,9)	1,13 MA (1,59-0,81)	0,79 MA (1,37-0,32)	0,62 MA (1,04-0,33)	0,37 MA (0,62-0,18)	0,48 MA (0,86-0,22)	0,47 MA (0,89-0,16)	0,45 MA (0,8-0,18)	0,25 MA (0,44-0,11)	0,20 MA (0,45-0,04)	0,15 MA (0,34-0,04)
Carnovale <i>et al.</i> (2021)		6,6 MA ^(a) (4,7-8,7)	3,02 MA (2,01-4,21)		1,81 MA (1,13-2,51)	1,56 MA (1,06-2,06)	2,16 MA (1,45-2,89)	2,01 MA (1,33-2,72)	2,17 MA (1,37-3,02)	1,66 MA (1,17-2,17)	1,34 MA (0,89-1,82)	
		4,4 MA ^(b) (2,9-6,3)			2,55 MA (1,48-3,69)	1,68 MA (1,16-2,27)		1,65 MA (0,78-2,43)		1,33 MA (0,9-1,82)	1,02 MA (0,59-1,48)	
Leipnitz <i>et al.</i> (2018)	10,98 MA (9,08-12,83)	3,71 MA (2,38-5,14)	2,18 MA (1,22-3,16)		1,58 MA (0,98-2,24)	0,95 MA (0,55-1,38)	1,20 MA (0,73-1,83)	1,21 MA (0,71-1,77)	1,35 MA (0,75-2,00)	0,64 MA (0,34-0,99)	0,52 MA (0,26-0,82)	
Caraballo y Rossi (2018)	21,35 MA (15,59-26,69)	5,88 MA (4,32-7,54)				1,78 MA (1,25-2,32)						
Álvarez <i>et al.</i> (2017)		11,13 MA	6,14 MA		3,82 MA	3,29 MA	4,52 MA	4,25 MA	4,08 MA	1,34 MA	1,84 MA	1,23 MA
Upham y Patterson (2015)		6,0 MA (4,6-7,6)										
Roratto <i>et al.</i> (2015)	11,17 MA (10,20-12,13)	5,64 MA (4,38-6,98)										
Stolz <i>et al.</i> (2013)		8,2 MA (7,4-12,2)	3,56 MA (2,8-6,7)		2,68 MA (1,9-4,3)							
Upham y Patterson (2012)		4,3 MA (2,2-7,4)										
Parada <i>et al.</i> (2011)	17,97 MA (13,5-23)	9,2 MA (6,4-12,6)	4,97 MA (3,3-7,0)		3,77 MA ^(f) (2,6-5,1)	2,46 MA (1,6-3,4)	3,44 MA (2,4-4,8)	3,30 MA (2,6-4,6)	3,29 MA (2,1-4,8)	1,85 MA (1,2-2,7)	1,44 MA (0,9-2,1)	
Castillo <i>et al.</i> (2005)		1,3 MA ^(c)										
		3,7 MA ^(d)										
		5,1 – 1,4 MA (3,3-6,9)										
Lessa y Cook (1998)		1,1 ^(e)										

La topología del árbol obtenido para el *crown Ctenomys* mediante métodos Bayesianos fue mayoritariamente congruente con los resultados de Parsimonia y sirvió de sustento para delimitar los informalmente llamados grupos de especies dentro del género *Ctenomys*. Se identificaron ocho grupos principales que fueron consistentes con los previamente propuestos (Massarini *et al.*, 1991; Freitas, 1995; Ortells y Barrantes, 1994; Cook y Lessa, 1998; Lessa y Cook, 1998; Contreras y Bidau, 1999; D'Elia *et al.*, 1999; Mascheretti *et al.*, 2000; Slamovits *et al.*, 2001; Tiranti *et al.*, 2005; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014; Bidau, 2015; Leipnitz *et al.*, 2018; Caraballo y Rossi, 2018; Sánchez *et al.*, 2018; Londoño-Gaviria *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021): *frater*, *magellanicus*, *opimus*, *tucumanus*, *boliviensis*, *talarum*, *torquatus* y *mendocinus* + *eastern*. Además, los resultados soportaron un agrupamiento previamente identificado por De Santi *et al.* (2020; grupo *leucodon*) y la inclusión de un número adicional de especies en tres de los grupos mencionados (ver tabla A1 en Apéndice 4).

Las tres especies pleistocénicas †*C. latidens*, †*C. subassentiens* y †*C. kraglievichi* del *crown Ctenomys* son aquí reconocidas como parte del grupo *frater* (ver apartado de parsimonia). Para este grupo se estimó una edad de divergencia inicial de 1,13 Ma (Tabla 17; Figura 60), siendo, por ende, el más tempranamente diversificado, como fue indicado previamente por otros autores (Parada *et al.*, 2011; Álvarez *et al.*, 2017; Leipnitz *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021). En esta tesis, y por primera vez en De Santi *et al.* (2021), estos fósiles se incluyeron dentro del grupo *crown* de *Ctenomys* lo que contribuyó a una delimitación más precisa de la edad de divergencia del mismo. El grupo *frater* también incluye a las especies vivientes *C. lewisi*, *C. frater* y *C. conoveri*, las cuales habitan actualmente el Chaco boliviano, paraguay y la zona de los Andes Centrales. Esto sustenta las interpretaciones previas del registro de †*C. kraglievichi* como una inmigración de miembros de este grupo a la región pampeana (actualmente dominada por el grupo *mendocinus*; ver Carnovale *et al.*, 2021) asociado a un importante pulso cálido durante el Pleistoceno medio (cerca de 0,5 Ma; Verzi *et al.*, 2004; Quattrocchio *et al.*, 2008).

Los resultados mostraron un agrupamiento adicional a los previamente definidos (e.g. Parada *et al.*, 2011), con altos valores de soporte (PP $\geq 0,90$), que incluye a *C. leucodon*, *C. osvaldoreigi*, †*C. viarapaensis* y *C. tuconax* y que fue previamente reportado por De Santi *et al.* (2020) como grupo *leucodon* (ver también De Santi *et al.*, 2021). Para este grupo se estimó

un tiempo de divergencia de 0,79 Ma (Tabla 17; Figura 60). Este grupo tuvo bajos valores del soporte de Bremer en el análisis filogenético bajo parsimonia, por lo que son necesarios mayores esfuerzos, incluyendo datos morfológicos y moleculares, para clarificar sus relaciones (ver apartado de Parsimonia).

El grupo *magellanicus* resultó compuesto por las especies *C. colburni* (= *C. magellanicus*; ver Teta *et al.*, 2020), *C. magellanicus*, *C. coyhaiquensis* (= *C. sericeus*; ver Teta y D'Elía, 2020), *C. fodax*, *C. sericeus* y *C. haigi*. El tiempo de divergencia estimado fue de 0,47 Ma (PP $\geq$ 0,90; Tabla 17; Figura 60), siendo uno de los grupos que divergió más tempranamente, como fue reportado por otros autores (Álvarez *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021; ver tabla 17).

El grupo *opimus*, a diferencia de los resultados obtenidos bajo Parsimonia, resultó compuesto por *C. fulvus*, *C. opimus*, *C. saltarius* y *C. scagliai*; y se originó hace 0,45 Ma (Tabla 17; Figura 60). Respecto a la filogenia bajo Parsimonia, el grupo *opimus* modificó su posición en la topología del árbol, siendo en este análisis un grupo originado en un nodo más externo (Figura 60). Resultados semejantes, donde el nodo del grupo *opimus* resultó anidado lejos del nodo de origen del género, fueron obtenidos por Mascheretti *et al.* (2000), Parada *et al.* (2011), Álvarez *et al.* (2017) y Carnovale *et al.* (2021).

El grupo *tucumanus* fue un clado pobremente soportado (ver también Freitas *et al.*, 2012). Sin embargo, este grupo fue recuperado con alto soporte por otros autores (Parada *et al.*, 2011; Leipnitz *et al.*, 2018; Londoño-Gaviria *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021). Los resultados sugirieron una edad de 0,49 Ma para el origen de este grupo (Tabla 17; Figura 60), edad similar a la obtenida para la divergencia de los grupos *magellanicus* y *opimus*.

El grupo *boliviensis* mostró altos valores de soporte (PP $\geq$ 0,90; ver también Stolz *et al.*, 2013). La edad de divergencia inicial de este grupo es estimada en 0,62 Ma (Tabla 17; Figura 60), siendo uno de los grupos con origen más antiguo (Leipnitz *et al.*, 2018; ver más abajo). Este grupo, junto con el grupo *frater*, son los más tempranamente diversificados entre los grupos de especies (ver también Parada *et al.*, 2011; Stolz *et al.*, 2013; Leipnitz *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021; ver tabla 17; pero también ver Álvarez *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021) y ambos se encuentran en el norte de la distribución del género. Sin embargo, ninguna filogenia con muestras grandes de especies los recupera como clados hermanos (Mascheretti *et al.*, 2000; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Gardner *et al.*, 2014; Álvarez *et al.*,

2017; Leipnitz *et al.*, 2018; Sánchez *et al.*, 2018; Londoño-Gaviria *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021; Pero ver Cook y Yates, 1994; Contreras y Bidau, 1999; Stolz *et al.*, 2013). En este análisis, *Ctenomys steinbachi* se ubicó en un nodo externo dentro del grupo *boliviensis* como en Parada *et al.* (2011) y Londoño-Gaviria *et al.* (2018). Este resultado difiere del análisis de parsimonia en el que se ubicó en la base del grupo *boliviensis* (ver discusión en el apartado de Parsimonia).

La radiación del grupo *talarum* es estimada en 0,20 Ma (Tabla 17; Figura 60). Este grupo se ubicó como hermano del clado formado por los grupos *torquatus* y *mendocinus* + *eastern*, resultado diferente de los obtenidos aquí bajo el criterio de parsimonia (ver Figura 55) y los de otros autores (Mascheretti *et al.*, 2000; Parada *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2017; Leipnitz *et al.*, 2018; Caraballo y Rossi, 2018; Londoño-Gaviria *et al.*, 2018; Carnovale *et al.*, 2021) en los cuales su grupo hermano fue el grupo *mendocinus*, siendo ambos los grupos que se diversificaron más recientemente (Parada *et al.*, 2011; Carnovale *et al.*, 2021; ver también Tiranti *et al.*, 2005; García Esponda *et al.*, 2009).

El grupo *torquatus*, con alto soporte ($PP \geq 0,90$; ver también D'Elía *et al.*, 1999; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011), se posicionó como grupo hermano del grupo *mendocinus* + *eastern* y se diversificó hace 0,37 Ma según los resultados obtenidos aquí (Tabla 17; Figura 60). Para el clado formado por las especies *C. dorbignyi*, *C. perrensi* y *C. roigi* se obtuvo una edad de 0,19 Ma (Figura 60; ver también Caraballo y Rossi, 2017), ligeramente más antigua a la obtenida por Gómez Fernández *et al.* (2016) que indicaron una edad dentro del intervalo 0,119–0,079 Ma para el origen de este clado.

El grupo *mendocinus* + *eastern* estuvo bien sustentado ($PP \geq 0,90$; ver también D'Elía *et al.*, 1999; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Mapelli *et al.*, 2017) y su edad de divergencia fue de 0,33 Ma AP (Tabla 17; Figura 60), considerándose un grupo de origen reciente (Mapelli *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021). El agrupamiento *eastern* (ver Mascheretti *et al.*, 2000), o grupo oriental (ver Contreras y Bidau, 1999), ha sido propuesto por varios autores como un nuevo grupo estrechamente relacionado al grupo *mendocinus* (Contreras y Bidau, 1999; Mascheretti *et al.*, 2000; Rosi *et al.*, 2002; Álvarez *et al.*, 2017).

A pesar de que las edades de divergencia de cada uno de los grupos de especies son significativamente más jóvenes que las edades propuestas por Parada *et al.* (2011), Stolz *et al.* (2013), Álvarez *et al.* (2017), Caraballo y Rossi (2018), Leipnitz *et al.* (2018) y Carnovale

et al. (2021) (ver tabla 17), sus antigüedades relativas resultan comparables. Las especies que se encuentran actualmente ocupando territorios de Uruguay, Brasil y regiones centrales de Argentina (grupo *torquatus*, *talarum*, *mendocinus* y *eastern*) parecen ser más jóvenes que los grupos del sur (grupo *magellanicus*) y del norte (grupo *boliviensis*, *frater*, *tucumanus* y *opimus*) del sur de Sudamérica como fue observado por Parada *et al.* (2011) y Carnovale *et al.* (2021).

Una postura alternativa a la comentada previamente para el lugar de origen de *Ctenomys* (Reig, 1981, 1986; Reig *et al.*, 1990) fue propuesta por Upham y Patterson (2012), la cual puede arrojar luz para comprender la distribución y la antigüedad de los grupos de especies de *Ctenomys*. Estos autores propusieron un origen patagónico para los octodontoideos y el linaje que conduce a Octodontidae y Ctenomyidae; que posteriormente se dispersó hacia el norte de Sudamérica (ver el nodo de *Ctenomys* en la Figura 5 de Upham y Patterson, 2012). Siguiendo con esta línea, Verzi *et al.* (2021) indicaron la presencia de un fragmento mandibular procedente del Plioceno temprano del oeste de Argentina caracterizado por un m3 ligeramente reducido, transformándose así en un paso intermedio a la adquisición de la apomorfía que caracteriza al género *Ctenomys*. Ya que la historia temprana de *Ctenomys* es poco clara, es fundamental realizar mayores esfuerzos sobre estudios biogeográficos, paleontológicos, filogenéticos y una integración de esta información para comprender mejor el origen y la historia biogeográfica de *Ctenomys*.

Es evidente que el género *Ctenomys* alcanzó su extraordinaria diversidad taxonómica y ecológica actual, así como su amplia distribución y considerable disparidad morfofuncional (Lacey y Wieczorek, 2003; Bidau, 2015; Borges *et al.*, 2017; Freitas, 2016; Álvarez *et al.*, 2017; Morgan *et al.*, 2017) en un lapso sorprendentemente corto. Según las hipótesis filogenéticas obtenidas, esta rápida diversificación comenzó durante la porción más tardía del Pleistoceno temprano, lo que coincide con algunos resultados anteriores (Reig *et al.*, 1990; Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005) y en contraste con las edades Mioceno-Pleistoceno temprano propuestas al menos parcialmente por Lessa y Cook (1998), Castillo *et al.* (2005), Parada *et al.* (2011); Upham y Patterson (2012, 2015), Stolz *et al.* (2013), Roratto *et al.* (2015) Álvarez *et al.* (2017), Caraballo y Rossi (2018), Leipnitz *et al.* (2018) y Carnovale *et al.* (2021). Por lo tanto, los resultados obtenidos acortan aún más el tiempo en que ocurrió la explosiva diversificación de *Ctenomys* (ver también De Santi *et al.*, 2021). En

un exhaustivo estudio reciente de patrones evolutivos que incluyó mamíferos vivientes y extintos (Upham *et al.*, 2021), *Ctenomys* resultó ser el clado con mayor incremento en la tasa de diversificación neta, aun considerando un lapso de ca. 10 Ma para dicha diversificación del grupo *crown*.

5.3.1 Tip-dating vs Node-dating

Para obtener filogenias calibradas se utilizaron dos enfoques, el método de nodos calibrados (*node-dating*) y el método de extremos calibrados (*tip-dating* ver Materiales y métodos). En general, la reconstrucción de la filogenia calibrada de *Ctenomys* obtenida en esta tesis dio como resultado edades más recientes para los clados muestreados con respecto a previas filogenias calibradas; con resultados similares utilizando ambos métodos (Tablas 17 y 18). Las estimaciones previas del origen de *Ctenomys* varían desde edades miocenas entre 11,13 y 5,6 Ma (Parada *et al.*, 2011; Stolz *et al.*, 2013; Upham y Patterson, 2015; Roratto *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Caraballo y Rossi, 2018; Carnovale *et al.*, 2021), edades ubicadas durante el Plioceno temprano entre 5,1 y 4,3 Ma (Lessa y Cook, 1998; Upham y Patterson 2012; Carnovale *et al.*, 2021), edades del Plioceno tardío (3,7 Ma; Castillo *et al.*, 2005; Leipnitz *et al.* 2018) y edades del Pleistoceno temprano (1,4-1,3; Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005). Las dataciones obtenidas por ambos métodos en esta tesis arrojaron una edad pliocena temprana (3,88 Ma) para la radiación del clado *Ctenomys* y pleistocena temprana (1,32 Ma para *tip-dating* y 2,2 Ma para *node-dating*) para la radiación del grupo *crown* del género (Figuras 59 y 60; Tablas 17 y 18).

Tabla 18. Comparación de tiempos de divergencia entre los resultados de esta tesis y los estudios previos. Todas las edades están en millones de años (MA) y se refieren a edades estimadas de los clados especificados. ^(a) edades obtenidas a partir de citocromo b, ^(b) a partir de citocromo b y D-loop concatenados, ^(c) edades obtenidas a partir de intrones nucleares, ^(d) a partir de citocromo b; ^(e) bajo diferentes tasas de transversión de tercera posición; ^(f) excluyendo a *C. steinbachi* y *C. erikacuellarae*. Estos son los resultados del análisis a partir de nodos calibrados (*node dating*) que se observa en la figura 59.

		Grupos de especies									
<i>Crown Ctenomys</i>		<i>boliviensis</i>	<i>Leucodon</i>	<i>tucumanus</i>	<i>magellanicus</i>	<i>frater</i>	<i>torquatus</i>	<i>opimus</i>	<i>eastern</i>	<i>mendocinus</i>	<i>talarum</i>
Esta tesis	2,2 MA (3,1-1,44)	1,38 MA (2,14-0,72)	0,43 MA (0,76-0,16)	1,04 MA (1,72-0,39)	1,01 MA (1,69-0,37)	1,00 MA (1,25-0,8)	0,86 MA (1,41-0,39)	0,85 MA (1,57-0,3)	0,65 MA (0,67-0,1)	0,54 MA (0,89-0,19)	0,42 MA (0,96-0,04)
Carnovale <i>et al.</i> (2021)	6,6 MA ^(a) (4,7-8,7) 4,4 MA ^(b) (2,9-6,3)	1,81 MA (1,13-2,51) 2,55 MA (1,48-3,69)		2,16 MA (1,45-2,89)	2,01 MA (1,33-2,72) 1,65 MA (0,78-2,43)	3,02 MA (2,01-4,21)	1,56 MA (1,06-2,06) 1,68 MA (1,16-2,27)	2,17 MA (1,37-3,02)		1,66 MA (1,17-2,17) 1,33 MA (0,9-1,82)	1,34 MA (0,89-1,82) 1,02 MA (0,59-1,48)
Leipnitz <i>et al.</i> (2018)	3,71 MA (2,38-5,14)	1,58 MA (0,98-2,24)		1,20 MA (0,73-1,83)	1,21 MA (0,71-1,77)	2,18 MA (1,22-3,16)	0,95 MA (0,55-1,38)	1,35 MA (0,75-2,00)		0,64 MA (0,34-0,99)	0,52 MA (0,26-0,82)
Caraballo y Rossi (2018)	5,88 MA (4,32-7,54)						1,78 MA (1,25-2,32)				
Álvarez <i>et al.</i> (2017)	11,13 MA	3,82 MA		4,52 MA	4,25 MA	6,14 MA	3,29 MA	4,08 MA	1,23 MA	1,34 MA	1,84 MA
Upham y Patterson (2015)	6,0 MA (4,6-7,6)										
Roratto <i>et al.</i> (2015)	5,64 MA (4,38-6,98)										
Stolz <i>et al.</i> (2013)	8,2 MA (7,4-12,2)	2,68 MA (1,9-4,3)				3,56 MA (2,8-6,7)					
Upham y Patterson (2012)	4,3 MA (2,2-7,4)										
Parada <i>et al.</i> (2011)	9,2 MA (6,4-12,6)	3,77 ^(f) MA (2,6-5,1)		3,44 MA (2,4-4,8)	3,30 MA (2,6-4,6)	4,97 MA (3,3-7,0)	2,46 MA (1,6-3,4)	3,29 MA (2,1-4,8)		1,85 MA (1,2-2,7)	1,44 MA (0,9-2,1)
Castillo <i>et al.</i> (2005)	1,3 MA ^(c) 3,7 MA ^(d)										
Lessa y Cook (1998)	5,1 – 1,4 MA (3,3-6,9) 1,1 ^(e)										

Entre ambos métodos utilizados en esta tesis la principal diferencia es que el *node-dating* arrojó edades más antiguas para el origen de los clados de *Ctenomys*. Previamente se reportó que el método de nodos calibrados genera edades más jóvenes que el enfoque *tip-dating*, el cual puede sobreestimar la edad de divergencia de los distintos nodos de una filogenia (Ronquist *et al.*, 2012; Beck y Lee, 2014; Arcila *et al.*, 2015). Las sobreestimaciones de edad en los nodos pueden explicarse por la exclusión de taxones fósiles basales (ver adelante), sesgos de muestreo (ver Zhang *et al.*, 2016) o el uso de modelos inapropiados (Beck y Lee, 2014; ver Gavryushkina *et al.*, 2017). Contrario a lo esperado, las edades arrojadas en los análisis para los grupos de especies, así como la edad del grupo *crown Ctenomys*, fueron más jóvenes en el análisis utilizando *tip-dating* que en el método de *node-dating* (ver tablas 17 y 18; ver ejemplo en Gavryushkina *et al.*, 2017). El enfoque *tip-dating* es ventajoso ya que permite incluir toda la información paleontológica disponible, al incorporar a los fósiles como parte de la matriz a analizar, en lugar de sólo el fósil más antiguo de un nodo determinado como lo hace el método *node-dating*, e integra la incertidumbre sobre la ubicación de los fósiles al tiempo que incorpora las edades de los fósiles en el análisis (Arcila *et al.*, 2015; Gavryushkina *et al.*, 2017). Se ha demostrado que la incorporación de especies basales pertenecientes al *stem* del grupo puede mejorar en gran medida las estimaciones de los tiempos de divergencia de los taxones del *crown* lo que podría explicar las diferencias en las edades obtenidas en esta tesis a través de los dos métodos (Gavryushkina *et al.*, 2017). Además, la precisión de las estimaciones de edad de los clados usando *tip-dating* se incrementa con el número de fósiles analizados y con la cercanía de los taxones fósiles al nodo evaluado. La inclusión de más fósiles con posiciones dispersas en todo el árbol puede llevar a un aumento en la precisión de las estimaciones de tiempo del *tip-dating* (Arcila *et al.*, 2015; Gavryushkina *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021). Caraballo y Rossi (2018) mostraron que la precisión en la estimación de los tiempos de divergencia depende en gran medida del número de calibraciones (ver también Linder *et al.*, 2005; Mello y Schrago, 2013; Zheng y Wiens, 2015; Carnovale *et al.*, 2021). Por lo tanto se concluye que el uso del método *tip-dating* en *Ctenomys* arroja edades más confiables ya que se incluyeron fósiles dispersos en diferentes nodo del árbol y principalmente en los nodos más importantes evaluados.

5.4 Evolución morfológica de *Ctenomys*

5.4.1 Variación de la forma

A continuación, se discuten los principales resultados del estudio de la diversidad de forma dentro del género *Ctenomys* a partir de varios conjuntos de datos morfo-geométricos, teniendo en cuenta, por un lado, los representantes vivientes y, por el otro, a estas especies y a las especies extintas consideradas válidas. El análisis de las configuraciones promedio por especie permitió analizar con una mayor claridad la variación morfológica ocurrida en cada uno de los grupos. En general, los grupos de especies mantuvieron cierta separación entre sí en los morfoespacios generados, aunque muchos de los rangos de distribución resultaron superpuestos.

Los resultados de los análisis de los datos de forma de las dos vistas del cráneo analizadas para los representantes vivientes (lateral y ventral) mostraron la separación de los grupos *tucumanus*, *torquatus*, *leucodon*, *frater* y *boliviensis* del resto de los grupos por presentar rostro largo y ancho, arco cigomático alto y expandido lateralmente, órbita más restringida, bulla auditiva pequeña y región occipital chata e inclinada ántero-dorsalmente. En este sentido, y con un análisis similar, basado en datos de morfometría geométrica, Fornel *et al.* (2021) se refirieron a dos de estos grupos (*frater* y *boliviensis*) como de forma “robusta”. Por otro lado, los miembros de los grupos *talarum*, *opimus*, *magellanicus*, *mendocinus* + *eastern* presentaron rostro corto y estrecho, arco cigomático bajo y poco expandido lateralmente, órbita más amplia, bulla auditiva inflada y región occipital redondeada. En este caso, los grupos *magellanicus* y *mendocinus* fueron caracterizados como de forma “grácil” por Fornel *et al.* (2021; ver también comparación de forma entre los grupos *torquatus* y *mendocinus* en Fornel *et al.*, 2018).

Trabajos previos analizaron la morfología del cráneo de *Ctenomys* y la relacionaron con las diferentes capacidades de excavación (Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017). Verzi y Olivares (2006) diferenciaron dos morfotipos “*C. fulvus*” y “*C. dorbigny*” (ver figura 6 de Verzi y Olivares, 2006). En esta tesis se obtuvieron agrupamientos similares a los descritos por estos autores y que además, como se mencionó, coinciden con los de Fornel *et al.* (2021). De acuerdo con esto, el morfotipo “*C. fulvus*” se diferencia por presentar rostro corto, arco cigomático bajo dorso-ventralmente y poco expandido lateralmente, bulla auditiva de gran tamaño y región occipital globosa. Verzi y Olivares (2006) propusieron restricciones mecánicas para estas morfologías demostrando que el tamaño de las bullas en *Ctenomys* está limitado por la articulación mandibular en la región postglenoidea. Esto permite predecir la frecuencia de uso de los incisivos

durante el cavado, no pudiéndose encontrar bullas grandes en especies que utilizan en gran medida sus incisivos durante la excavación (*tooth-diggers* o dento-excavadores) (Verzi y Olivares, 2006).

Contrariamente, el morfotipo “*C. dorbignyi*” se caracteriza por presentar rostro largo, arco cigomático alto dorso-ventralmente y expandido lateralmente, bulla auditiva de pequeño tamaño y región occipital plana. Esto representa una morfología craneal desarrollada para una mayor capacidad de utilizar los incisivos durante la excavación (Verzi y Olivares, 2006).

El morfotipo “*C. fulvus*” fue identificado por Verzi y Olivares (2006) para las especies *C. opimus*, *C. fulvus*, *C. azarae*, *C. australis* y el morfotipo “*C. dorbignyi*” para *C. lewisi*, *C. leucodon*, *C. dorbignyi*, *C. pearsoni* y *C. tucumanus*. Las especies *C. talarum* y *C. steinbachi* se ubicaron en el Análisis de Componentes Principales publicado por estos autores en una posición intermedia entre ambos morfotipos. Como fue mencionado previamente (ver arriba), en los resultados de esta tesis se recuperan agrupamientos similares a los obtenidos por Verzi y Olivares (2006). Las especies de los grupos *tucumanus*, *torquatus*, *leucodon*, *frater* y *boliviensis* se correspondieron con el morfotipo “*C. dorbignyi*”. Por el otro lado, los integrantes de los grupos *opimus*, *mendocinus*, *magellanicus* e *eastern* mostraron una correspondencia con el morfotipo “*C. fulvus*” (Verzi y Olivares, 2006). El grupo *talarum* se ubicó en los análisis aquí presentados en una posición intermedia entre ambos morfotipos como en Verzi y Olivares (2006).

Es importante observar que cada uno de los grupos de especies previamente definidos (Parada *et al.*, 2011; De Santi *et al.*, 2020) incluye sólo especies con uno de los morfotipos descriptos por Verzi y Olivares (2006) lo que podría implicar señal filogenética en la forma (ver capítulo Resultados y apartado Filomorfoespacios; ver mapeos de forma en las Figuras 80 y 81) y una correspondencia entre grupo de especie y morfotipo.

Morgan *et al.* (2017) obtuvieron un gradiente a lo largo de un eje morfológico (PC1 en figura 2 de Morgan *et al.*, 2017) que sugiere, según la morfología del cráneo, variaciones en la habilidad para utilizar los incisivos durante el cavado. Las especies caracterizadas por bajo ángulo de procumbencia de los incisivos y bulla auditiva inflada (entre otros caracteres), muestran baja capacidad para utilizar los incisivos durante la excavación y las especies caracterizadas por los rasgos morfológicos opuestos, muestran una capacidad mayor. Las especies *C. dorbignyi*, *C. leucodon*, *C. lewisi*, *C. frater* más *C. steinbachi* mostraron alta capacidad para utilizar los incisivos durante el cavado (Morgan *et al.*, 2017) y, como se mencionó previamente en los resultados de esta tesis, estas especies se posicionaron en un extremo del morfoespacio que concuerda con el morfotipo “*C. dorbignyi*”. De manera opuesta, las especies *C. opimus*, *C. fulvus*, *C. azarae*, *C.*

australis, *C. flamarioni* más *C. rionegrensis* mostraron baja capacidad para utilizar los incisivos (Morgan *et al.*, 2017) y se posicionaron en el extremo del morfoespacio que concuerda con el morfotipo “*C. fulvus*”.

En resumen, las especies de los grupos *tucumanus*, *torquatus*, *leucodon*, *frater* y *boliviensis* se caracterizan por mostrar una forma “robusta”, coincidente con el morfotipo “*C. dorbignyi*”, presentando una alta capacidad para utilizar los incisivos durante la excavación. Contrariamente, las especies de los grupos *opimus*, *mendocinus*, *magellanicus* e *eastern* se caracterizan por mostrar una forma “grácil”, coincidente con el morfotipo “*C. fulvus*”, y una capacidad menor para utilizar los incisivos durante la excavación. Las especies del grupo *talarum* mostraron una ubicación intermedia en los análisis de Verzi y Olivares (2006), Morgan *et al.* (2017), Fornel *et al.* (2021) y en esta tesis. De acuerdo con estos resultados la forma del cráneo de las especies de *Ctenomys* oscila entre dos morfotipos claramente dispares, existiendo algunas especies con morfologías intermedias.

Se ha propuesto que las diferencias en el ángulo de procumbencia de los incisivos podrían resultar principalmente de adaptaciones a diferentes modos de excavación, siendo los de mayor ángulo los que utilizan en mayor medida los incisivos para cavar (Vassallo, 1998; Mora *et al.*, 2003; Fernandes *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2010; Morgan *et al.*, 2017). Sin embargo, también se puede vincular a una adaptación al comportamiento agonístico (Zenuto *et al.*, 2003; Lessa *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2012a). Mora *et al.* (2003) observaron una relación alométrica positiva entre la longitud del diastema (medida del tamaño rostral) y la procumbencia (ver también Fornel *et al.*, 2010), contrariamente, Echeverría *et al.* (2017) encontraron una relación no significativa entre estas variables y sugirieron que un rostro relativamente largo no necesariamente podría conducir a una mayor procumbencia de los incisivos. Según los resultados del análisis de forma de las vistas del cráneo, aunque los incisivos no fueron incluidos (dado que los mismos pueden estar desplazados dentro de su alvéolo), se observa que los rostros largos son efectivamente procumbentes como se observa en los grupos *frater*, *boliviensis*, *leucodon*, *tucumanus* y *torquatus* (Figuras 61 y 64); contrariamente, los grupos *magellanicus*, *opimus*, *talarum*, *mendocinus* y *eastern* muestran rostros cortos y menos procumbentes (Figuras 61 y 64).

Asimismo, otras de las características craneanas encontradas en las especies mencionadas de rostros procumbentes, arcos cigomáticos altos y expandidos lateralmente, sugieren mayores masas musculares y una mayor fuerza de mordida (Morgan *et al.*, 2017; Borges *et al.*, 2017). El arco cigomático en una posición alta se puede vincular a la generación de mayores espacios para

acomodar músculos más grandes asociados a la generación de mayores fuerzas oclusales durante la excavación. A su vez, como se señaló previamente, los grupos *tucumanus*, *torquatus*, *leucodon*, *frater* y *boliviensis* mostraron la órbita más restringida. El tamaño relativo de la órbita es un indicativo de los hábitos subterráneos (Pearson, 1984; Verzi, 2002). Esto probablemente esté asociado a la mayor capacidad para excavar con los incisivos y la cabeza (Hopkins, 2005; Vassallo *et al.*, 2021).

Respecto de la región occipital, se observaron dos extremos morfológicos relacionados a la dento-excavación; por un lado, los miembros de los grupos *boliviensis*, *torquatus*, *frater*, *leucodon* y *tucumanus* presentan regiones occipitales planas con una mayor inclinación ántero-dorsalmente y proceso paraoccipital poco expandido (Figuras 61 y 64); por otro, los miembros de los grupos *magellanicus*, *opimus*, *talarum*, *mendocinus* + *eastern* presentan regiones occipitales globosas, con una menor inclinación y proceso paraoccipital mayormente expandido (Figuras 61 y 64). La región occipital es el lugar de origen e inserción de la musculatura del cuello y tronco (Stein, 2000; Gambaryan *et al.*, 2005). En roedores subterráneos dento-excavadores, esta región está inclinada antero-dorsalmente lo que permite el incremento del área de inserción para músculos del cuello más robustos y una mejora en la ventaja mecánica implicada (Laville, 1990; Stein, 2000; Hopkins, 2005). Para que los incisivos puedan utilizarse como herramientas de excavación, es necesario que la musculatura del cuello actúe estabilizando la cabeza, de modo que los músculos implicados en esta zona deben estar mayormente desarrollados en los roedores dento-excavadores (Hildebrand, 1985; Stein, 2000; Gambaryan *et al.*, 2005; Van Daele *et al.*, 2009; VanBuren y Evans, 2017; Vassallo *et al.*, 2021).

En cuanto a la morfología mandibular, en general, las principales características que presenta la mandíbula de las especies del género *Ctenomys* y que las separa morfológicamente del resto de los caviomorfos (Álvarez *et al.*, 2020, 2021) involucran proceso coronoides y cóndilo altos, fuerte histricognatía, la cresta masetérica con su origen adelantado sobre el cuerpo mandibular, distancia cóndilo-incisivo corta y un diastema mandibular robusto y corto (ver también Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2002; Lessa *et al.*, 2008; Hautier *et al.*, 2011, 2012; Becerra *et al.*, 2011, 2014). Todas estas especializaciones morfológicas están vinculadas a la generación de grandes fuerzas a nivel del incisivo; esto relacionado a las adaptaciones a la vida subterránea (Verzi, 1994; Vassallo, 1998; Vassallo y Verzi, 2001; Álvarez *et al.*, 2020, 2021).

Los análisis de forma de las dos vistas de la mandíbula analizadas en esta tesis, considerando los representantes vivientes del género, dieron como resultado una importante superposición entre los grupos, aunque se observó una distribución parcialmente semejante a la obtenida para la forma del cráneo. Los integrantes de los grupos *frater*, *leucodon*, *tucumanus* y *torquatus* se caracterizaron por tener mandíbulas de diastema largo, muesca masetéica atrasada, cóndilo y proceso coronoides relativamente bajos, cresta masetéica más posterior, elevada y expandida lateralmente. Con respecto a los agrupamientos observados para los análisis de cráneo, las especies de los grupos *boliviensis* y *talarum* se posicionaron de igual forma en los análisis de la mandíbula en vista dorsal (Figura 69) pero en los análisis de mandíbula en vista lateral (Figura 67) se ubicaron en los extremos opuestos. Las especies del grupo *boliviensis* compartieron con los grupos mencionados la presencia de la cresta masetéica más expandida lateralmente, pero se diferenciaron por tener diastema mandibular más corto, muesca masetéica adelantada, cóndilo alto, proceso coronoides más alto y adelantado, cresta masetéica más anterior y baja como se observó en los grupos *magellanicus*, *opimus*, *mendocinus* y *eastern*. Por otro lado, el grupo *talarum* compartió con los últimos grupos nombrados la cresta masetéica menos expandida lateralmente, pero se diferenció de estos, a la vez que se acercó a los primeros grupos mencionados *frater*, *leucodon*, *tucumanus* y *torquatus* por presentar diastema largo, muesca masetéica atrasada, el cóndilo y el proceso coronoides más bajos y la cresta masetéica más posterior y elevada. La ubicación intermedia en el morfoespacio de las especies de los grupos *talarum* y *boliviensis* concuerda con los resultados obtenidos para la morfología del cráneo (ver arriba).

Aunque las diferencias mandibulares entre las especies vivientes no son tan marcadas (ver Álvarez *et al.*, 2021; Fornel *et al.*, 2018, 2021) como lo observado para el cráneo, ya que este es más complejo tanto anatómica como genéticamente (Caumul y Polly, 2005; Borges *et al.*, 2017; Fornel *et al.*, 2021), se pueden destacar algunas características mandibulares que son informativas. Las mandíbulas más robustas, anchas y altas se asocian a la presencia de grandes músculos masticatorios (De Santis *et al.*, 1998; De Santis y Moreira, 2000; Vassallo y Verzi, 2001; Verzi y Olivares, 2006) y mayores fuerzas de mordida (Borges *et al.*, 2017). A su vez, estas morfologías generan una mayor resistencia estructural cuando se producen fuerzas durante el uso de los incisivos (Becerra *et al.*, 2011; Vassallo, 2016). El diastema corto aumenta las fuerzas de mordida en los incisivos, no por el incremento de la ventaja mecánica de los músculos masticatorios, en particular de los maseteros, sino debido al vector vertical resultante del músculo masetero medial porción infraorbital (Becerra *et al.*, 2013, 2014; Echeverría *et al.*, 2017; Álvarez *et al.* 2021). Una

muesca masetéica ligeramente más anterior permite mayores fuerzas incisivas al aumentar la ventaja mecánica de los músculos maseteros involucrados (Vassallo y Verzi, 2001; Becerra *et al.*, 2014). Los cóndilos más elevados aumentan la ventaja mecánica de los músculos maseteros y el proceso coronoides alto implica una mayor masa de los músculos temporales y una componente vertical de la fuerza más marcada (Greaves, 1973; Stein, 2000; Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Lessa *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2011; Morgan *et al.*, 2017). La presencia de un proceso coronoides bien desarrollado aporta una gran superficie de fijación para la musculatura temporal, lo que es una característica compartida convergentemente entre la mayoría de los roedores caviomorfos fosoriales. Esto permite que este músculo desempeñe un papel importante en la mordida de los incisivos (Olivares *et al.*, 2004; Borges *et al.*, 2017). El proceso coronoides ligeramente adelantado, observado en algunos grupos de *Ctenomys* (ver arriba), mejora el brazo de palanca de los músculos temporales. A su vez, la lateralización de las fosas y de la cresta masetéica involucran un mayor desarrollo del área de inserción de los músculos maseteros mediales, laterales y superficial (Vassallo, 1998; Stein, 2000; Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Verzi y Olivares, 2006; Becerra *et al.*, 2013, 2014). La expansión lateral de las crestas mandibulares se vincula a grandes masas musculares y en *Ctenomys* se puede asociar a un mayor uso de los incisivos durante el cavado (Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017). Por último, las mandíbulas de diastema largo, muesca y cresta masetéica atrasada, cóndilo y proceso coronoides bajos, cresta masetéica elevada y expandida lateralmente, identificada para las especies de los grupos *frater*, *leucodon*, *tucumanus* y *torquatus*, y parcialmente de las del grupo *talarum*, permiten una mayor apertura que facilita la mordedura de suelos y/o raíces más duras y fibrosas (Mcintosh y Cox, 2016; Echeverría *et al.*, 2017). Es importante tener en cuenta que un incremento en la fuerza de mordida también se ve influenciado por otros factores, como la función de masticación con los molares (Lessa y Thaeler, 1989; Olivares *et al.*, 2004; Echeverría *et al.*, 2017) y la interacción entre individuos, como en el control de los recursos de un determinado rango de hábitat (Becerra *et al.*, 2012a, 2012b, 2013; Vassallo *et al.*, 2021).

Las especializaciones morfológicas de la mandíbula entre especies dento- o braquio-excavadoras parecen diferir poco entre sí, a diferencia de lo observado para el cráneo (Becerra *et al.*, 2014; Gomes Rodríguez *et al.*, 2016; Álvarez *et al.*, 2021), lo que puede deberse a que la mandíbula de *Ctenomys* es una estructura más limitada funcionalmente y en su desarrollo que el cráneo (Borges *et al.*, 2017; Fornel *et al.*, 2018, 2021).

En cuanto a los análisis que incluyeron representantes extintos y vivientes, los resultados obtenidos para la vista ventral del cráneo reflejaron una clara separación entre los integrantes de los grupos *stem* y *crown* propuestos a partir de las hipótesis filogenéticas obtenidas en esta tesis (ver arriba y capítulo Resultados; Ver también De Santi *et al.*, 2021). Las especies extintas †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B pertenecientes al *stem*, se ubicaron en el extremo negativo del CP1 (Figura 72) por presentar rostros cortos y estrechos y los forámenes incisivos e interpremaxilar muy desarrollados. Estas especies extintas se ubicaron del lado del morfoespacio donde se encuentran las especies vivientes pertenecientes a los grupos con morfologías asociadas a una menor habilidad dento-excavadora (grupos *magellanicus*, *mendocinus*, *opimus*; Morgan *et al.*, 2017) y una menor fuerza de mordida (Borges *et al.*, 2017). Además, los rostros estrechos indican baja procumbencia ya que hay poco desplazamiento posterior de la vaina alveolar de los incisivos hacia los costados del rostro en relación con los molares (Verzi, 2002; Mora *et al.*, 2003; Lessa *et al.*, 2008; Echeverría *et al.*, 2017). Contrariamente, las especies extintas †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, †*C. tantilensis*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. viarapaensis* y †*Ctenomys* sp. nov. C, todas propuestas como pertenecientes al grupo *crown* (ver capítulo Resultados; Ver también De Santi *et al.*, 2021), se ubicaron en los valores positivos del CP1 (Figura 72) junto con las especies vivientes de los grupos con morfologías relacionadas a una mayor habilidad dento-excavadora (grupos *boliviensis*, *frater*, *torquatus*, *leucodon*) (Morgan *et al.*, 2017; ver De Santi *et al.*, 2020 para †*C. viarapaensis*; ver Frailey *et al.*, 1980 para †*C. subassentiens*). La presencia de rostros anchos, por el desplazamiento lateral de la vaina alveolar de los incisivos, así como un desplazamiento posterior de la raíz (Van der Merwe y Botha, 1998; Echeverría *et al.*, 2017), es indicativo de una mayor procumbencia de los incisivos (Lessa *et al.*, 2008; Echeverría *et al.*, 2017), así como de una mayor fuerza de mordida (Borges *et al.*, 2017).

Los primeros representantes extintos de *Ctenomys* (†*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A; ver arriba) muestran características cráneo-dentales consistentes con una escasa habilidad para la dento-excavación (ver Quintana, 1994; Verzi, 2002, 2008; Verzi y Olivares, 2006; Morgan y Verzi, 2011; esta tesis; ver capítulo Resultado y Figura 84). Alternativamente, los representantes extintos más modernos del género *Ctenomys* (e.g. †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, †*C. viarapensis*, †*C. subassentiens*; †*C. subquadratus*; ver arriba) muestran características cráneo-dentales especializadas para una mayor habilidad dento-excavadora (Verzi, 2002, 2008; Verzi y Olivares, 2006; Vieytes *et al.*, 2007; Morgan y Verzi, 2011;

esta tesis). Esto es consistente con la noción de que cavar con los miembros (habilidad braquio-excavadora) es una estrategia de excavación primaria que habría precedido a la evolución de los modos de excavación con los dientes (habilidad dento-excavadora) entre los roedores octodontoideos (Lessa *et al.*, 2008; Morgan y Verzi, 2011). Contrario a esta interpretación, Becerra *et al.* (2012b) propusieron como carácter plesiomórfico la procumbencia alta observada en *Ctenomys*, la que se habría desarrollado temprano en la familia ya que es una característica presente en el ctenómido pliocénico †*Actenomys*. Sin embargo, a pesar de que †*Actenomys* presenta incisivos prodontes (Fernández *et al.*, 2000; Verzi, 2002) estos no son morfológica ni funcionalmente similares a los de *Ctenomys*, ni se encuentran particularmente adaptados a la dento-excavación ya que son cortos y de implantación poco profunda (Quintana, 1994; Verzi, 2002, 2008).

En cuanto al análisis de la mandíbula en vista lateral (Figura 74) incluyendo las especies extintas, se observó que la mayoría de las especies pertenecientes al grupo *stem* (†*C. ameghinoi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. uquiensis*, †*C. thomasi* y †*C. rusconii*) junto con la especie †*C. viarapaensis*, perteneciente al grupo *crown* teniendo en cuenta las hipótesis filogenéticas obtenidas (ver capítulo Resultados; ver también De Santi *et al.*, 2020, 2021), se ubicaron en los extremos negativos de los primeros dos ejes del morfoespacio (Figura 74) por presentar diastema largo, de posición sub-horizontal, muesca masetérica ligeramente atrasada, cuerpo mandibular bajo y transición gradual entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4. Por otro lado, las especies extintas †*C. “dasseni”*, †*C. latidens*, †*C. karglievichi*, †*C. “magnus”* pertenecientes al *crown*, y †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B pertenecientes al *stem*, se posicionaron sobre los valores negativos del CP1, por compartir con las especies anteriores, diastema largo y de posición sub-horizontal, pero en los positivos del CP2 (Figura 74) por presentar muesca masetérica ligeramente adelantada, cuerpo mandibular alto y transición abrupta entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4. Únicamente las especies †*C. orthognathus*, †*C. subassentiens* y †*Ctenomys* sp. nov. C se ubicaron, a diferencia del resto de las especies extintas, en los valores positivos del CP1 (Figura 74) junto con las especies vivientes del género por presentar diastema corto y de posición oblicua. Estas especies extintas junto con algunas especies vivientes (ver capítulo Resultados) se desplazaron a lo largo de los valores negativos del CP2 (ver capítulo Resultados). Resultó notable el agrupamiento de †*C. viarapaensis* dentro de la distribución de las especies pertenecientes al grupo *stem* caracterizadas por tener mandíbulas de morfología primitiva (ver adelante). Esto asume importancia ya que esta especie, perteneciente al

crown (De Santi *et al.*, 2020; esta tesis) presenta un cráneo morfológicamente derivado y altamente adaptado a la dento-excavación (De Santi *et al.*, 2020). Aunque está pendiente un análisis formal de covariación y modularidad (Mitteroecker y Bookstein, 2007; Klingenberg, 2013) entre forma craneana y mandibular de las especies del género *Ctenomys*, estos resultados parecen sugerir que los cambios ocurridos en la mandíbula no estarían coordinados con los ocurridos en el cráneo (De Santi *et al.*, 2020).

Dos morfotipos principales de mandíbulas han sido tradicionalmente reconocidas para los caviomorfos (tipo “octodontoide” y tipo “cavioide”) (Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2002; Hautier *et al.*, 2011, 2012; Álvarez *et al.*, 2021). Estos tipos morfológicos fueron definidos en relación con sus hábitos (Vassallo y Verzi, 2001; Álvarez *et al.*, 2021). El primero se caracteriza por presentar mandíbulas de diastema corto, muesca masetérica adelantada en el cuerpo mandibular, proceso coronoides desarrollado; características que son favorables para hábitos fosoriales (Álvarez *et al.*, 2021). En el tipo “cavioide” la mandíbula se caracteriza por ser grácil, con un diastema mandibular largo, proceso coronoides reducido, muesca masetérica atrasada en el cuerpo mandibular y cresta masetérica ubicada posteriormente (Vassallo y Verzi, 2001; Hautier *et al.*, 2012; Álvarez y Pérez, 2019; Álvarez *et al.*, 2020, 2021). Todas las características mencionadas se asocian a la utilización del aparato masticatorio para funciones que no requieren grandes fuerzas de los incisivos (Hildebrand, 1985; Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Álvarez *et al.*, 2021). De acuerdo con las morfologías observadas en las mandíbulas de las especies basales de *Ctenomys* (mandíbula larga, con la región masetérica atrasada) y los patrones revelados por el mapeo de la forma sobre la estructura filogenética (Figura 85) parecen indicar que dichas especies basales presentan una condición similar a la observada en otros Ctenomyidae extintos (e.g. †*Praectenomys*, †*Actenomys*; Quintana, 1994; Fernández *et al.*, 2000). Esta morfología se puede vincular a menores fuerzas aplicadas sobre los incisivos y una menor capacidad dento-excavadora. Por el contrario, las especies modernas muestran mandíbulas con diastema corto y región masetérica adelantada, características que implican mayores fuerzas aplicadas sobre los incisivos a través de mejoras en los brazos de palanca de los músculos implicados (Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Lessa *et al.*, 2008; Becerra *et al.*, 2013, 2014; Morgan *et al.*, 2017; Álvarez *et al.*, 2020, 2021). Todos estos rasgos tienen como resultado un aumento de la fuerza de mordida durante las actividades de excavación (Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Becerra *et al.*, 2011, 2014; Gomes Rodrigues *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2020).

5.4.2 Filomorfoespacios

La historia filogenética de la ocupación fenotípica del espacio representado a partir del CP1 y CP2 tanto del cráneo como de la mandíbula se refleja en los filomorfoespacios que se muestran en las figuras 76, 77, 78 y 79. En general, en los gráficos de las vistas ventral del cráneo (Figura 77) y dorsal de la mandíbula (Figura 79) se observó que las ramas terminales de los árboles son relativamente cortas mientras que las ramas internas parecen ser largas, lo que fue sustentado por los valores más altos (aunque no significativos) de señal filogenética (Kmult) estimados sobre estas vistas; la vista dorsal de la mandíbula mostró el valor más alto de largo del árbol (Tabla 3). Esto indica que especies estrechamente relacionadas filogenéticamente entre sí poseen formas craneales y mandibulares similares (Gidaszewski *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2021). Dado que en general las formas de las especies pertenecientes a un mismo grupo se encontraron a menudo en las mismas zonas de estos morfoespacios, se infiere un significativo grado de estructura filogenética de los datos (ver también Fornel *et al.*, 2021).

Contrariamente, en la vista lateral del cráneo (Figura 76) y de la mandíbula (Figura 78) la disposición de las ramas indica un mayor grado de convergencia en las formas recuperadas por los dos primeros CP, lo que concuerda con valores bajos de señal filogenética y altos de largo del árbol (Tabla 3). Por lo tanto, algunas ramas terminales son largas, lo que sugiere que especies estrechamente relacionadas muestran formas craneales y mandibulares claramente diferentes (Gidaszewski *et al.*, 2009). Esto se vio reflejado por muchos cambios bruscos de dirección en las trayectorias evolutivas a través de la filogenia.

Los resultados indicaron que la forma de la vista ventral del cráneo fue la que mostró la mayor congruencia con respecto a la topología filogenética obtenida; resultados similares se obtuvieron para la misma vista del cráneo en poblaciones de Brasil por Leipnitz *et al.* (2018), demostrando que la variación en la forma puede contener señal filogenética significativa.

Fornel *et al.* (2021) reportaron que la forma del cráneo muestra similitudes dentro de cada uno de los grupos de especies sustentando sus relaciones filogenéticas y que a su vez varían entre ellos, encontrándose formas “robustas” en algunos grupos (e.g. grupo *frater* y *boliviensis*) y “gráciles” en otros (e.g. grupos *magellanicus* y *mendocinus*). Además, indicaron que la variación morfológica craneana está estructurada espacialmente, encontrándose las formas “robustas” en el norte y las “gráciles” en el sur de la distribución del género. Los resultados obtenidos aquí sustentan lo propuesto por Fornel *et al.* (2021). Sin embargo, y como fue comentado previamente en el apartado

“variación de la forma”, las especies *C. dorsalis*, *C. minutus* y *C. “yolandae”* se ubicaron en una posición opuesta a la ubicación de sus respectivos grupos (Figuras 76 y 77). La especie *C. dorsalis* del grupo *boliviensis* (ver D’Elía *et al.*, 2021), por su morfología craneal (ver Londoño-Gaviria *et al.*, 2018 para una descripción del cráneo de esta especie) se desplazó hacia los valores negativos del CP1 donde se ubican las especies caracterizadas por ser de forma “grácil” según Fornel *et al.* (2021). Sin embargo, esta especie está ubicada en el norte de la distribución del género (ver Londoño-Gaviria *et al.*, 2018) lo que sería una excepción a la propuesta de Fornel *et al.* (2021) sobre la variación morfológica entre los grupos de especies espacialmente estructurada. De todas formas, hay que tener en cuenta que estos autores no consideraron a esta especie dentro del grupo *boliviensis* (ver tabla 6.1 de Fornel *et al.*, 2021). Por otro lado, la especie *C. minutus* del grupo *torquatus* (ver D’Elía *et al.*, 2021) se ubicó en una posición intermedia en los filomorfoespacios, semejante a la ubicación propuesta por Fornel *et al.* (2021) para este grupo de especies entre las formas “grácil” y “robusta”. En el caso de la especie *C. “yolandae”* del grupo *eastern*, esta se desplazó hacia los valores positivos del CP1 donde se ubican las especies caracterizadas por ser de forma “robusta” según Fornel *et al.* (2021). Sin embargo, esta especie está ubicada en el centro de la distribución del género, semejante a la distribución del grupo *mendocinus*, lo que contradice la propuesta de la forma geográficamente estructurada. Al igual que para la especie *C. dorsalis*, *C. “yolandae”* no fue incluida dentro de algún grupo de especies por Fornel *et al.* (2021; ver tabla 6.1 de Fornel *et al.*, 2021).

De modo general estos resultados sugieren que, aunque la evolución de la forma sigue en líneas generales un patrón filogenético y aún geográfico, se detectan cambios que van más allá de este patrón sugiriendo una dinámica adaptativa que trasciende la estructuración filogenética.

5.4.3 Asociación entre los patrones de variación morfológica y las variables explicativas

Entre los objetivos específicos de esta tesis se propuso analizar la asociación entre los patrones de variación morfológica cráneo-mandibular con la filogenia y las variables explicativas (densidad del suelo, tamaño, precipitación y cobertura vegetal) consideradas como posibles predictoras de esa variación.

Ctenomys se distribuye a través del sur de Sudamérica en una variedad de hábitats con diversas características del suelo y de la vegetación (Bidau, 2015; Cook *et al.*, 2000; Freitas, 2016; Reig *et al.*, 1990; Woods y Kilpatrick, 2005). Según Lacey (2000) este género incluye especies ampliamente distribuidas, explotando diferentes tipos de hábitats y suelos. Ocupan una amplia

gama de tipos de hábitat, especialmente áreas abiertas, incluyendo pastizales, estepas, desiertos y dunas de arena (Redford y Eisenberg, 1992; Bidau, 2006, 2015; Freitas, 2016). Algunas especies se encuentran en regiones forestales (Gardner *et al.*, 2014; Leipnitz *et al.*, 2018). Esta diversidad ecológica, que implica distintos requisitos funcionales, puede haber impulsado la diversificación en la morfología del cráneo y haber dado lugar a una alta tasa de especiación en el género (Mora *et al.*, 2006; Álvarez *et al.*, 2017; Upham *et al.* 2021), lo que permitió la ocupación exitosa de diversos entornos (Morgan *et al.*, 2017; Kubiak *et al.*, 2018).

La tendencia a ocupar hábitats abiertos está relacionada con las presiones ecológicas impuestas por su estilo de vida (Galiano y Kubiak, 2021). Los ambientes abiertos difieren ampliamente en la dureza y la compactación del suelo, así como en la cantidad de recursos disponibles. Estas características del suelo pueden influir en algunos aspectos de la biología de estos roedores subterráneos como las características del sistema de cuevas y las estrategias de excavación (Reichman *et al.*, 1982; Heth, 1989; Rosi *et al.*, 2002; Becerra *et al.*, 2011; Becerra *et al.*, 2014; Lovy *et al.*, 2015; Vassallo *et al.*, 2021). Los tuco-tucos han sido caracterizados como braquio-excavadores que utilizan de manera secundaria sus incisivos para excavar (dento-excavadores) según los requerimientos del sustrato (e.g. suelos duros, corte de raíces, tubérculos y partes blandas de las plantas; Lehmann, 1963; Dubost, 1968; Hildebrand, 1985; Ubilla y Altuna, 1990; Lessa, 1993; Camin *et al.*, 1995; Giannoni *et al.*, 1996; Vassallo, 1998; De Santis *et al.*, 1998; Nevo, 1999; Stein, 2000; Mora *et al.*, 2003; Lessa *et al.*, 2008; Kubiak *et al.*, 2018), ya que es una estrategia de excavación más eficiente en suelos duros (Luna y Antinuchi, 2006). Por ejemplo, Vassallo (1998) informó que *C. talarum* usa exclusivamente sus miembros anteriores cuando se enfrenta a suelos friables y arenosos; sin embargo, cuando se enfrenta a suelos más duros y arcillosos, utiliza tanto los miembros anteriores como los incisivos para excavar (ver también Kubiak *et al.*, 2018). Las estrategias utilizadas para excavar pueden limitar el rango de suelos que una especie puede ocupar (Busch *et al.*, 2000; ver ejemplos en Altuna *et al.*, 1993; Giannoni *et al.*, 1996; Vassallo, 1998). Se sabe que las diferencias en el hábitat (por ejemplo, dureza del suelo, tipo de cubierta vegetal) pueden influir en las actividades de excavación de roedores subterráneos, lo que resulta en diferentes respuestas evolutivas en el modo de excavación, incluida la excavación con los miembros (braquio-excavadores), la excavación con los incisivos (dento-excavadores) o una combinación de los dos (Lehmann, 1963; Dubost, 1968; Hildebrand, 1985; Lessa y Thaeler, 1989; Lessa, 1990; Lessa *et al.*, 2008; Giannoni *et al.*, 1996; Stein, 2000; Mora *et al.*, 2003; Barčiová *et al.*, 2009; Kubiak *et al.*, 2018). El incremento en la dureza del suelo puede seleccionar la forma del

cráneo en roedores fosoriales que requieren una morfología craneal con incisivos procumbentes para la excavación (Stein, 2000; Marcy *et al.*, 2016; Leipnitz *et al.*, 2018), así como una mayor fuerza de mordida (Borges *et al.*, 2017; Kubiak *et al.*, 2018).

En los análisis realizados aquí, la variable densidad del suelo (medida de dureza) se asoció de manera significativa con la variación morfológica cráneo-mandibular, obteniendo valores significativos para los primeros 10 CP de la forma de la vista lateral del cráneo (Tabla 4) y dorsal de la mandíbula (Tabla 7). Esta variable mostró la señal filogenética más baja (Tabla 8) indicando que la forma de cada especie es de carácter adaptativo. Los resultados obtenidos por Vassallo (1998), Borges *et al.* (2017) y Kubiak *et al.* (2018) son congruentes con los obtenidos aquí; estos autores indicaron que las diferencias morfológicas cráneo-mandibulares observadas, y por lo tanto las diferentes estrategias de excavación (Verzi y Olivares, 2006; Morgan *et al.*, 2017), están guiadas principalmente por la dureza del suelo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, la variación morfológica del cráneo en vista lateral estuvo relacionada a los valores de densidad aparente del suelo (como medida de dureza) del área de distribución de cada especie (Tabla 4; Tabla A8 en Apéndice 19). En general, las formas de rostros procumbentes se relacionaron a mayores valores de densidad del suelo.

La relación entre el ángulo de procumbencia y las ventajas en la excavación es un tema controvertido. Vassallo (1998), Mora *et al.* (2003) y Lessa *et al.* (2008) sugirieron que la mayor proclividad de los incisivos (y una morfología más robusta del cráneo) está relacionada con un aumento en la dureza del suelo (ver ejemplo de especies con cráneos morfológicamente adaptados a las diferentes condiciones del suelo en Fernandes *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2010, 2018; Borges *et al.*, 2017; Kubiak *et al.*, 2018). Sin embargo, Echeverría *et al.* (2017) no concuerdan con esta propuesta y sugieren que el ángulo de procumbencia de los incisivos (y las ventajas biomecánicas de excavación) podría no estar relacionado a la dureza del suelo. Estos autores dieron como ejemplo a *C. leucodon*, la especie con uno de los más altos valores de ángulos de procumbencia que vive en suelos friables, y *C. talarum*, de menor valor de ángulo de procumbencia, que se encuentra en suelos arenosos y friables o duros y arcillosos. En este sentido, la morfología sólo expresa potencialidades funcionales y no cómo una especie verdaderamente funciona (Smith y Redford 1990). La distribución de las especies de *Ctenomys* con respecto a las condiciones favorables o desfavorables del suelo y del ambiente podría estar afectada por el comportamiento de las especies en relación con las oportunidades ecológicas y la presencia o no de competencia interespecífica (Vassallo, 1998; Kubiak *et al.*, 2015, 2017b, 2017c). Esto podría explicar por qué algunas especies

caracterizadas por tener una morfología robusta con incisivos altamente procumbentes (e.g. *C. bicolor*, *C. leucodon*; ver Stolz *et al.*, 2013; ver Echeverría *et al.*, 2017; Figuras 61 y 64), ocupan regiones de suelos friables y de bajas necesidades energéticas ya que no se encuentra en interacción con otras especies del género.

Según la información disponible, algunas especies de *Ctenomys*, de acuerdo con su comportamiento, parecen tener una preferencia a condiciones más favorables respecto a las características del hábitat, independientemente de sus capacidades/especializaciones morfológicas cuando no se encuentran en competencia interespecíficas. En las dunas costeras de Argentina y Brasil ocurren casos particulares que merecen una mención. Las especies *C. flamarioni* y *C. minutus* conviven, a lo largo de su distribución sobre la costa de Brasil, en alopatría y simpatría. Estas especies muestran segregación del hábitat cuando se distribuyen de manera simpátrica, diferenciándose en relación con la fuente de alimento, la dureza del suelo, la biomasa y la cubierta vegetal. La especie *C. flamarioni* muestra cambios en la selección del hábitat y es desplazada hacia condiciones más desfavorables (menor número de especies vegetales consumidas, menor cobertura vegetal y mayor dureza de suelo; Lopes *et al.*, 2015; Kubiak *et al.*, 2017b) cuando se encuentra en competencia, mientras que *C. minutus* selecciona las mismas características del hábitat (fuente de alimento; dureza del suelo, biomasa y cubierta vegetal) en ambas condiciones, sugiriendo que esta especie es competitivamente superior (Lopes *et al.*, 2015; Kubiak *et al.*, 2015; Tammone *et al.*, 2016). Resultados semejantes y una segregación del hábitat fueron reportados para poblaciones de *C. australis* y *C. talarum* sobre la costa de la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Vassallo, 1998). En este caso, *C. talarum* se distribuye sobre los suelos bien friables de los médanos de arena con baja cobertura vegetal cuando no se encuentra en competencia con la especie más grande *C. australis*, pero en presencia de ésta, *C. talarum* se desplaza a zonas de mayor cobertura vegetal y dureza de suelo ya que su versatilidad morfológica lo permite (Malizia *et al.*, 1991; Comparatore *et al.*, 1992; Vassallo, 1998; Cutrera *et al.*, 2010). A diferencia de lo que ocurre entre *C. australis* y *C. talarum*, la especie *C. minutus* convive en el mismo hábitat que la especie más grande *C. flamarioni* ya que los ejemplares de *C. minutus* que se encuentran en la zona de competencia son de menor tamaño, lo que le asegura seguir utilizando su hábitat favorable y disminuir la competencia (Kubiak *et al.*, 2017c). Una posible explicación al patrón observado es que las especies involucradas que modifican su comportamiento en presencia de competencia (las especies competitivamente inferiores; ver Kubiak *et al.*, 2015; Tammone *et al.*, 2016) han adquirido diferentes adaptaciones/especializaciones morfológicas a lo largo de su evolución que les permite

tener la capacidad de explotar diferentes recursos y así disminuir o evitar la competencia interespecífica (Lessa y Thaeler, 1989; Kubiak *et al.*, 2015, 2017b, 2018). Sin embargo, se requieren estudios adicionales sobre el comportamiento de un mayor número de especies frente a las oportunidades ambientales y a la competencia interespecífica (ver Kubiak *et al.*, 2015, 2017b, 2017c).

El proceso de excavación implica un alto costo fisiológico, que aumenta en los suelos más compactos (Luna y Antinuchi, 2006; Antinuchi *et al.*, 2007) y con el aumento del tamaño corporal (Vleck, 1981). La excavación, que juega un papel importante en la interacción con el medio ambiente, requiere de 360 a 3400 veces más de energía que moverse a la misma distancia a través de la superficie (Jarvis y Bennet, 1991), por lo que la distribución de la vida subterránea se limitará fuertemente a hábitats donde la excavación es energéticamente factible (Busch *et al.*, 2000; Gómez Fernández *et al.*, 2016). Para los roedores subterráneos, cavar en suelos compactos demanda una mayor energía que cavar en suelos menos compactos, como se observó en *Ctenomys talarum* (Vassallo, 1998; Luna y Antinuchi, 2006). El tamaño corporal se ha propuesto como un factor principal que afecta el rendimiento locomotor máximo en mamíferos (Luna y Antinuchi, 2006). Por lo tanto, el tamaño del cuerpo y la tasa metabólica se correlacionan con las condiciones del suelo, de modo que las especies de mayor tamaño tienden a habitar suelos arenosos y friables, mientras que las más pequeñas tienden a usar suelos más compactos y duros (Vassallo, 1998; Zenuto, 1999; Busch *et al.*, 2000; Medina *et al.*, 2007; Fornel *et al.*, 2018). Además, Fernandes *et al.* (2009), Steiner-Souza *et al.* (2010); Becerra *et al.* (2013), Kubiak *et al.* (2017a, 2017b, 2018) y Borges *et al.* (2017) reportaron que las especies que habitan suelos duros tienden a ser más pequeñas. Por lo tanto, la dureza del suelo parece ser uno de los principales determinantes del tamaño corporal (Nevo *et al.*, 1986; Rosi *et al.*, 1992).

Con respecto a la variable de tamaño, la asociación entre ésta y la variación morfológica cráneo-mandibular resultó significativa para los primeros 3 y 10 CP de la forma de la vista lateral y ventral del cráneo (Tablas 4 y 5), y para los primeros 10 CP de la forma de la vista lateral de la mandíbula (Tabla 6). Esta variable mostró la señal filogenética más alta y significativa (Tabla 8). Sin embargo, las diferencias interespecíficas de forma no están asociadas únicamente con diferencias en el tamaño (ver arriba; ver también Verzi *et al.*, 2010b; Morgan *et al.*, 2017; Fornel *et al.*, 2021). Fornel *et al.* (2021) reportaron que el tamaño dentro de *Ctenomys* muestra una gran variación dentro de los grupos (excepto el grupo *torquatus*, en donde se observa un tamaño intermedio de *Ctenomys* entre todos los integrantes (Fornel *et al.*, 2018, 2021)), siendo los grupos *frater* y *boliviensis* los

que tienen el tamaño de centroide más grande y el grupo *magellanicus* el más chico. De acuerdo con esto, Medina *et al.* (2007) y Maestri y Patterson (2021) indicaron que las formas más grandes se encuentran en latitudes bajas de la distribución del género, lo que llevó a plantear que los tucos se distribuyen de manera contraria a la regla de Bergmann (Medina *et al.*, 2007).

En los análisis macroevolutivos realizados aquí, las variables precipitación y tamaño se asociaron ambas de manera significativa con la variación morfológica craneana; obteniendo valores significativos para los primeros 3 y 10 CP de la forma de la vista ventral del cráneo (Tabla 5). La variable precipitación mostró señal filogenética moderada a baja (Tabla 8), siendo la tercera con el valor más alto, lo que indica que no existe gran correlación entre la topología del árbol filogenético y la variable. Medina *et al.* (2007), como se mencionó anteriormente, plantearon que la distribución geográfica del tamaño en *Ctenomys* seguía de manera contraria la regla de Bergmann (1847), encontrándose las especies más grandes en latitudes bajas y viceversa. Propusieron, entre otras variables, a la precipitación media anual como responsable de la distribución de tamaño, parámetro que está inversamente correlacionado con la latitud. En general, el costo metabólico de excavar en suelos más húmedos sería menor que en suelos de condiciones más secas, por lo que las especies más grandes probablemente estén adaptadas a suelos más friables y de mayor humedad (Busch *et al.*, 2000; Medina *et al.*, 2007; Fornel *et al.*, 2018). Por lo tanto, la variación en el tamaño corporal está limitado a los costos energéticos de excavación y depende en gran medida de las condiciones ambientales locales (Vleck, 1979, 1981; Becerra *et al.*, 2012a).

De acuerdo con los resultados obtenidos, la variación morfológica del cráneo en vista ventral estuvo fuertemente relacionada a los valores de precipitación del área de ocurrencia de cada especie (Tabla 5; Tabla A9 en Apéndice 20). En general, las formas con bullas auditivas de mayor tamaño se relacionaron a menores valores de precipitación. Las bullas auditivas de gran tamaño están presentes en diversos linajes de roedores, no sólo *Ctenomys*, como una adaptación a ambientes áridos y abiertos (Mares, 1980; Randall, 1994; Ojeda *et al.*, 1996, 1999; Verzi, 2001; Ojeda y Tabeni, 2009). En los roedores subterráneos, incluido el género *Ctenomys*, las bullas auditivas de gran tamaño favorecen la recepción de sonidos de baja frecuencia (vocalizaciones, comunicación a distancia), los cuales son bien transmitidos a través de un medio denso como el suelo (Randall, 1993; Francescoli, 2000; Schleich y Busch, 2002, 2004; Schleich y Vassallo, 2003; Mason, 2004; Ojeda y Tabeni, 2009; Francescoli *et al.*, 2012). El género *Ctenomys* muestra gran variabilidad en el tamaño de las bullas auditivas entre especies (ver Mason, 2004 para *Ctenomys sociabilis*; ver

Schleich y Busch, 2004 para *Ctenomys talarum*; Francescoli, 1999; Francescoli *et al.*, 2012; ver también Figuras 61 y 64), lo cual fue atribuido a la variación en la frecuencia de señales acústicas (Francescoli, 2000), a diferencias en las adaptaciones a sonidos de baja frecuencia (Mason, 2004; Francescoli *et al.*, 2012) o a las condiciones ambientales, siendo de mayor tamaño en ambientes áridos y fríos que en méxicos (Randall, 1994; Alhajeri *et al.*, 2015). Como ejemplo de esto último, cabe señalar que las especies del grupo *mendocinus* se encuentran en zonas de tierras arenosas, áridas y de poca cubierta vegetal (Carnovale *et al.*, 2021) y, como se mencionó, se caracterizan por tener bullas auditivas de gran tamaño. El significado adaptativo de estas no es claro y la hipótesis de un aumento de sensibilidad a sonidos de frecuencias bajas como una estrategia para detectar posibles depredadores en ambientes abiertos es controversial (Lay, 1972, 1993; Hafner, 1993; Pavlinov y Rogovin, 2000). Una hipótesis alternativa, y que ha recibido poca atención, es que los oídos especializados de los roedores del desierto funcionan en la percepción de las vibraciones sísmicas (Prakash, 1959; Weir, 1974). Sin embargo, no se ha observado comunicación sísmica en tuco-tucos (Francescoli, 1999, 2000; Schleich y Busch, 2002).

Con respecto a la variable de cobertura vegetal, la asociación de ésta y la variación morfológica, tanto del cráneo como de la mandíbula, no fue significativa (Tablas 4, 5, 6 y 7). Sin embargo, la señal filogenética de esta variable resultó moderadamente significativa (Tabla 8), siendo la segunda variable con el valor más alto.

Se sabe que el grado de cobertura vegetal afecta significativamente a las poblaciones de tuco-tucos con respecto a su distribución (Mapelli y Kittlein, 2009; Mapelli *et al.*, 2012; Kubiak *et al.*, 2015, 2017b). La vegetación no solo suministra alimento, sino que también afecta los patrones de ventilación y flujo de calor dentro del sistema de madrigueras y de dureza del suelo. En algunos suelos (e.g. dunas de arena vegetadas o fijas) existe una gran relación entre la dureza del suelo y la cobertura vegetal. Esta última favorece el desarrollo del suelo y la ampliación del sistema radicular aumenta la compactación del suelo, donde la excavación se vuelve energéticamente más cara por lo que las especies tenderían a evitar estas zonas (Mapelli y Kittlein, 2009; Gómez Fernández *et al.*, 2016). Por lo tanto, las características ambientales relacionadas con la vegetación pueden tener una gran influencia en la distribución espacial de los roedores subterráneos (Busch *et al.*, 2000). Un claro ejemplo de esta situación fue encontrado en *C. porteousi*, para la que se encontró que los sectores de su distribución con menor vegetación fueron más probables de ser ocupados (Mapelli y Kittlein, 2009). También, *C. australis* es otro claro ejemplo donde la cobertura vegetal afecta la

distribución de la especie, ya que también se reportó que *C. australis* ocupa áreas con menor nivel de cobertura vegetal (Mora y Mapelli, 2010; Cutrera *et al.*, 2010).

5.4.4 Disparidad

El término disparidad hace referencia a la variedad morfológica general dentro de un grupo, independientemente del rango taxonómico de éste (Foote, 1993; ver O'Meara *et al.*, 2006). La disparidad se puede pensar como la varianza de los estados de los taxones, lo que significa que una mayor disparidad entre los taxones indica menos similitudes para un carácter en particular (O'Meara *et al.*, 2006). Así, la disparidad depende en gran medida de las tasas de evolución fenotípica, la cantidad de tiempo durante el cual el grupo en cuestión ha estado evolucionando y las relaciones entre los taxones (O'Meara *et al.*, 2006). Bajo el modelo de movimiento Browniano, el aumento de disparidad es proporcional a la cantidad de tiempo entre el ancestro común más reciente de un par de taxones y la raíz del árbol filogenético, por lo que los clados más antiguos deberían tener más variación fenotípica (y mayor disparidad) que los clados más jóvenes (O'Meara *et al.*, 2006).

En el contexto de los caviomorfos, las diferencias de disparidad entre los grupos de especies de *Ctenomys* es baja (Álvarez *et al.*, 2021), lo que podría estar asociado a la cantidad de tiempo que el grupo ha evolucionado, poco en relación a la antigüedad del clado Caviomorpha (O'Meara *et al.*, 2006; ver abajo). Los análisis de disparidad para el género realizados en esta tesis indicaron que los grupos *frater*, *boliviensis*, *magellanicus* y *leucodon* mostraron los valores más altos de disparidad comparados con los grupos *mendocinus*, *opimus*, *talarum*, *torquatus*, *tucumanus* y el agrupamiento *eastern*.

Según la filogenia calibrada obtenida, los grupos *frater*, *boliviensis*, *magellanicus* y *leucodon* fueron los primeros en diversificar dentro del *crown Ctenomys*. Los linajes que muestran mayores tiempos de divergencia de sus integrantes a menudo experimentan un aumento de la disparidad ya que tuvieron un mayor tiempo para diversificarse morfológicamente (O'Meara *et al.*, 2006).

El agrupamiento *eastern* y los grupos *mendocinus* y *talarum* fueron los que presentaron los valores más bajos de disparidad, y según la filogenia calibrada, son los últimos grupos en diversificarse (ver también Parada *et al.*, 2011; Carnovale *et al.*, 2021). Estos linajes tardíamente diversificados y que se encuentran en las primeras etapas de especiación (Mapelli *et al.*, 2017; Carnovale *et al.*, 2021; Tammone y Pardiñas, 2021; Tammone *et al.*, 2021) generalmente carecen de características diagnósticas, siendo sus especies particularmente difíciles de delimitar (Shaffer

y Thompson, 2007; Gómez Fernández *et al.*, 2012; Mapelli *et al.*, 2017) y a su vez muestran bajos valores de disparidad dentro de cada grupo ya que no ha pasado suficiente tiempo para que los linajes acumulen diferencias fenotípicas (O'Meara *et al.*, 2006; Leipnitz *et al.*, 2018). Cada evento de especiación reciente se caracteriza por una disminución de la disparidad del clado, ya que es el momento donde se genera un duplicado de una especie existente compartiendo la máxima covarianza posible (O'Meara *et al.*, 2006). Esto puede estar relacionado a una convergencia morfológica impuesta por la estabilidad del hábitat subterráneo (Nevo *et al.*, 1988).

Los resultados de esta tesis demostraron que los valores de disparidad aumentaron en los análisis donde fueron incluidas especies vivientes y además especies extintas pertenecientes al *crown* del género. Esto podría sugerir que la evolución de dicha disparidad sigue esencialmente un modelo de tipo Browniano, donde se espera que dos especies o grupos sean diferentes entre sí en proporción al tiempo transcurrido desde su ancestro común más reciente (Felsenstein, 1985a; O'Meara *et al.*, 2006).

5.5 Tasas y modelos evolutivos

5.5.1 Tasas de evolución

Las inferencias de las tasas evolutivas utilizando filogenias calibradas permiten el análisis y la cuantificación de la evolución de la diversidad de los organismos de maneras novedosas, evaluando el *tempo* y el modo de la evolución fenotípica y la postulación de catalizadores potenciales (Mahler *et al.*, 2010; Rabosky *et al.*, 2014; Stroud y Losos, 2016; Álvarez *et al.*, 2017, 2021).

Los resultados obtenidos en el análisis de las tasas de evolución del tamaño (aproximado con el tamaño del centroide, CS) del cráneo de especies vivientes del género *Ctenomys* fueron semejantes a los publicados por Álvarez *et al.* (2017), aun cuando en ese trabajo analizaron el tamaño corporal (expresado en gramos). Las especies *C. coyhaiquensis* (= *C. sericeus*), *C. sericeus*, y principalmente *C. conoveri*, fueron las únicas que mostraron aumentos en la tasa de evolución en común entre este análisis y los publicados por Álvarez *et al.* (2017). En los resultados de esta tesis, y a diferencia de Álvarez *et al.* (2017), también mostraron aumentos de la tasa las especies *C. fodax*, *C. saltarius*, *C. scagliai*, *C. opimus*, *C. fulvus*, *C. argentinus*, *C. occultus* y *C. australis*. Ya que las tasas evolutivas representan únicamente la magnitud del cambio y no la dirección de éste (Raia *et al.*, 2018), los mapeos de la variable de interés sobre la filogenia permiten resolver esta cuestión. Según los mapeos del tamaño (Figuras 80 y 81), estos aumentos de tasas en linajes aislados fueron

cambios marcados tanto hacia grandes como hacia pequeños tamaños (ver sección 4.2.4.3 en el capítulo Resultados).

El tamaño es un importante factor que restringe la forma y las funciones del cuerpo (Schimdt-Nielsen, 1984). La especie *C. conoveri* es la de mayor tamaño conocida dentro del género y se encuentra en regiones con suelos muy compactos (altos valores de densidad; ver Borges *et al.*, 2017) distribuidos en la ecorregión del Chaco seco en el oeste paraguayo, sur boliviano y norte argentino (Gardner *et al.*, 2014; Bidau, 2015; Teta y Ríos, 2017; Baldo *et al.*, 2019); sin embargo, cuando se analiza su forma independientemente del tamaño (ver Figuras 63 y 66), su cráneo es de forma menos robusta comparado con el de otras especies. Pese a esto, se ha estimado una gran fuerza de mordida en esta especie (Borges *et al.*, 2017), que puede ser explicada por su gran tamaño, y la cual es suficiente para excavar en suelos compactos. Esto sugiere que, durante la evolución de *C. conoveri* no hubo cambios de forma asociados a adaptaciones a suelos más compactos, pero sí hubo un cambio de tamaño corporal. Debido a que la variación de tamaño a veces se considera un rasgo más lábil que la forma, también puede ser más susceptible que la variación de forma a los cambios ambientales (Thorpe, 1976; Patton y Brylski, 1987; Cardini y Elton, 2009; Maestri *et al.*, 2016). El costo metabólico durante el cavado aumenta con el tamaño corporal lo que genera un equilibrio entre el aumento de tamaño y la economía metabólica durante el cavado (Vleck, 1981). El mayor tamaño puede ser una estrategia alternativa en la evolución de los linajes del género *Ctenomys*. El gasto energético de un mayor tamaño puede ser una limitación para las restantes especies del género *Ctenomys* de hacerse más grandes, lo que podría explicar porque solo una especie, *C. conoveri*, evolucionó a un gran tamaño en comparación del resto (Borges *et al.*, 2017). A pesar de que el tamaño mayor es una condición desfavorable para los roedores subterráneos, ya que genera grandes gastos de energía, un tamaño más grande, dentro de ciertos límites, puede resultar favorable y una alternativa a los cambios de forma. Además de vincularse a la generación de más fuerzas, los roedores más grandes tienen ventajas sobre los más chicos con respecto a la depredación (e.g. *C. australis* más grande es menos depredada que la especie más pequeña *C. talarum*; Vassallo *et al.*, 1994; Vassallo, 1998) y durante los comportamientos agresivos en sitios de competencia interespecífica (Vassallo y Busch, 1992; Cameron, 2000; Kubiak *et al.*, 2015, 2017c). Además, un mayor tamaño permite una mejor capacidad termorreguladora y una menor tasa metabólica en reposo (Contreras y McNab, 1990; ver *C. australis* más grande vs. *C. talarum* más chico en Busch, 1989; Kubiak *et al.*, 2015).

Los resultados de los análisis de las tasas de evolución del tamaño (CS) de la mandíbula en especies vivientes (ver apartado 4.3.1.5 y 4.3.1.7 en capítulo Resultados) mostraron que esta variable evolucionó lentamente (valores bajos de cambio de tasas) en las ramas basales y las que conducen a los linajes de los grupos *frater* y *leucodon* (la mandíbula incluida en estos análisis de la especie *C. conoveri* se obtuvo de Teta y Ríos, 2017 y presenta un tamaño intermedio). Se observó un ligero incremento de la tasa de evolución a partir del nodo que involucra a los restantes grupos de especies, siendo las especies de los grupos *opimus*, *tucumanus* y *mendocinus* las que mostraron las velocidades más rápidas de cambio. De acuerdo con los mapeos del Log10 CS sobre la filogenia, este cambio en la velocidad de la tasa evolutiva fue, en general, hacia la reducción del tamaño (ver Figura 82 y 83).

La incorporación de las especies extintas de *Ctenomys* para evaluar las tasas de cambio evolutivo en el CS del cráneo y de la mandíbula permitió refinar el patrón obtenido únicamente con especies vivientes, indicando que la incorporación de especies extintas puede desempeñar un papel fundamental en la interpretación de patrones evolutivos (Finarelli y Flynn, 2006; Slater *et al.*, 2012; Bokma *et al.*, 2016; Álvarez *et al.*, 2017). Todas las especies extintas pertenecientes al grupo *stem* (excepto †*C. chapalmalensis* y †*C. rusconii*) así como las especies integrantes de los grupos *frater* (excepto *C. conoveri*) y *leucodon* mostraron valores bajos de cambio de las tasas evolutivas del CS de cráneo y de mandíbula (Figura 110 y 116). A su vez, se registró un notable cambio de las tasas de cráneo y mandíbula entre 1 y 0,82 Ma (Pleistoceno temprano; Figura 118), que coincide con el origen del nodo que incluye a los restantes integrantes del género. Según los mapeos de los CS tanto de cráneo como de mandíbula sobre la filogenia (Figuras 84 y 85), estos aumentos de velocidad de cambio en el tamaño fueron en general hacia valores más pequeños (con la excepción de algunas especies; ver sección 4.2.4.3 en el capítulo de Resultados), lo que permite plantear que el tamaño ancestral de *Ctenomys* fue mediano (ver figuras 84 y 85). Según Medina *et al.* (2007) y Maestri y Patterson (2021) las formas más grandes se encuentran en latitudes bajas de la distribución del género.

La tendencia observada hacia pequeños tamaños en los clados más derivados podría interpretarse como una acentuación de las especializaciones impuestas para la vida subterránea, ya que esta implica una restricción a tamaños mayores (Stein, 2000; Vassallo y Verzi, 2001; Álvarez *et al.*, 2021). Esto, como ya fue mencionado, podría traer un beneficio sobre el costo energético vinculado con la excavación, ya que el proceso de excavación en sí mismo implica un alto costo fisiológico y se incrementa con el tamaño del cuerpo y las características del suelo (Vleck, 1981;

Busch *et al.*, 2000). Por lo tanto, una tendencia hacia el tamaño pequeño favorece la vida bajo tierra (Vleck, 1981; Gomes Rodrigues *et al.*, 2015). Se espera que las especies de mayor tamaño tengan requisitos más estrictos con respecto a las condiciones del suelo (Busch *et al.*, 2000), lo que restringiría los lugares de distribución de estas especies. La baja tasa metabólica y el pequeño tamaño corporal son adaptaciones al alto costo de obtener alimentos mediante la excavación y la vida subterránea. Debido a que este costo aumenta a medida que disminuye la friabilidad del suelo y la productividad de las plantas, los taxones de cuerpo más pequeño pueden habitar áreas que no son adecuadas para especies de cuerpo más grande (Vleck, 1979). Por otro lado, el tamaño corporal es importante en las interacciones interespecíficas competitivas (Miller, 1967; Kubiak *et al.*, 2017c) donde un mayor tamaño proporciona una ventaja competitiva sobre uno menor. Por lo tanto, la reducción en el tamaño también es considerado un beneficio en sitios donde coexisten varias especies, ya que pueden ocupar microhábitat de alta calidad a pesar de la presencia de un mejor competidor (Malizia *et al.*, 1991; Cutrera *et al.*, 2010; ver ejemplo de competencia en Kubiak *et al.*, 2017c). De acuerdo con eso, la ocupación de la gran diversidad de hábitats en los que se encuentran actualmente las especies del género (Bidau, 2015) estaría dado mayoritariamente por parte de las especies más pequeñas. Esto probablemente se vincule a la reducción observada del tamaño (ver figuras 80, 81, 82, 83, 84 y 85) y una ocupación de una mayor diversidad de nichos. Esto, en última instancia, habría provocado que las especies de este género experimenten las tasas más altas de diversificación en relación con el resto de los caviomorfos (Álvarez *et al.*, 2017; Upham *et al.*, 2019).

Se ha reportado que la evolución morfológica de los octodontoideos se puede caracterizar por presentar pulsos de aceleración de las tasas evolutivas, pero sin alcanzar alta disparidad, lo que estaría vinculado principalmente a la adquisición de especializaciones repetidas para la vida subterránea (Álvarez *et al.*, 2021). En el contexto de los caviomorfos, los roedores octodóntidos y ctenómidos particularmente muestran las velocidades de evolución de la forma más rápidas (Álvarez *et al.*, 2021). Con respecto a los análisis realizados para esta tesis sobre las tasas de evolución de la forma cráneo-mandibular en especies vivientes dentro del género *Ctenomys*, no se observaron grandes cambios de velocidad en la evolución de la forma que expliquen los extremos morfológicos asociados a diferentes estrategias de excavación comentados anteriormente (ver apartado de variación de la forma) y como fue observado para los roedores octodontoideos por Álvarez *et al.* (2021). En estos análisis, se observó una leve aceleración de la tasa en la base de la

filogenia que fue disminuyendo hacia los terminales, exceptuando los clados que conforman los grupos *magellanicus*, *opimus* y *eastern*, los cuales mostraron una ligera aceleración de la tasa de evolución (Figura 89, 95, 101 y 107).

En los análisis de cohortes macroevolutivas no se detectaron, a excepción de unos pocos (clado *C. saltarius*-*C. scagliai* y especies del grupo *eastern*), cohortes independientes con comportamientos particulares, sino que las especies del género mantienen una cohorte macroevolutiva compartida.

En los análisis donde se estudiaron en conjunto las especies vivientes y extintas se registraron, al igual que en los análisis para las vivientes, aumentos de la tasa de evolución de la forma en la base de la filogenia y en el clado que incluye a las especies del grupo *magellanicus* y las especies *C. saltarius* y *C. scagliai* (grupo *opimus*). En los análisis de cohortes, a excepción de unos pocos (ver abajo), mayormente no se detectaron clados con cohortes macroevolutivas únicas, sino que todas las especies del género se caracterizaron por mostrar cohortes compartidas. Las especies pertenecientes al grupo *magellanicus* y las especies *C. saltarius* y *C. scagliai* del grupo *opimus* mostraron cohortes macroevolutivas únicas, no compartidas con el resto de las especies de la filogenia .

5.5.2 Modelos evolutivos

La mayor parte de la divergencia evolutiva entre organismos puede ocurrir a lo largo de líneas de menor resistencia (Schluter, 1996). La tendencia evolutiva principal de *Ctenomys* hacia tamaños pequeños podría ser el resultado de un proceso adaptativo con el tamaño como la línea de menor resistencia (Marroig y Cheverud, 2005). Ya que un tamaño menor trae consigo varias ventajas para la vida subterránea (ver apartado de Tasas evolutivas), la gran diversidad actual del género (Bidau, 2015; Freitas, 2016; De Santi *et al.*, 2021) podría haber sido concertada con una evolución del tamaño hacia formas más pequeñas.

Los resultados obtenidos en los análisis de modelos evolutivos indicaron que la forma y tamaño del cráneo y de la mandíbula en vista lateral en especies vivientes parece haber seguido un modelo evolutivo OU (Ornstein-Uhlenbeck; picos adaptativos u óptimos selectivos en un paisaje adaptativo), es decir que los patrones observados se generaron a través de procesos adaptativos (Hansen, 1997; Butler y King, 2004). Los bajos valores de señal filogenética que mostraron las formas del cráneo y la mandíbula en vista lateral (ver tabla 3) son consistentes con un modelo evolutivo OU. Esto puede estar relacionado con el hecho de que especies estrechamente

relacionadas filogenéticamente se hayan diversificado en diferentes nichos (e.g. suelos de diferente dureza; Fernandes *et al.*, 2009; Fornel *et al.*, 2010, 2018; Gómez Fernández *et al.*, 2012; Echeverría *et al.*, 2017; Kubiak *et al.*, 2018). Los análisis de regresión respaldaron estos resultados, ya que indicaron que, para la vista lateral del cráneo, la dureza del suelo y el tamaño fueron los factores que tuvieron la mayor influencia en la determinación de la forma.

Los resultados obtenidos en esta tesis para el género *Ctenomys* son similares a los obtenidos para otros octodontoideos, como equímidos (Pérez *et al.*, 2009; Olivares *et al.*, 2019), así como para los caviomorfos en general (Álvarez *et al.*, 2011, 2013; Hautier *et al.*, 2012). En estos estudios, la diversidad en el nicho ecológico fue detectada como el factor principal que gobernó la evolución de la forma cráneo-mandibular.

Por otro lado, los resultados obtenidos en los análisis de modelos evolutivos indicaron que la evolución de la forma y el tamaño del cráneo en vista ventral y de la mandíbula en vista dorsal parece haber seguido un modelo evolutivo de Movimiento Browniano (BM); este modelo explica la evolución morfológica como puramente estocástica, siendo esperable que dos especies sean diferentes entre sí en proporción al tiempo transcurrido desde su ancestro común más reciente (Felsenstein, 1985a). El tipo de modelo obtenido fue sustentado por los valores más altos de señal filogenética para estos datos (ver tabla 3); para un modelo de evolución Browniano se espera que la señal filogenética tienda a aproximarse a un valor de 1, siendo una propiedad necesaria de la evolución estocástica (Blomberg *et al.*, 2003). En un linaje que sigue un modelo evolutivo de tipo Browniano, los cambios evolutivos se van agregando a los ya presentes en el nodo anterior de una filogenia, por lo que, los miembros de los linajes que se han diversificado recientemente necesariamente tienden a ser similares en comparación con linajes más tardíamente relacionados (Blomberg *et al.*, 2003). En los análisis incluyendo especies extintas, los resultados obtenidos entre los diferentes modelos evolutivos comparados indicaron que la forma y tamaño del cráneo en vista ventral para especies vivientes y extintas (Tabla 16) parece haber seguido un modelo evolutivo BM, igual a los resultados obtenidos para la vista ventral del cráneo utilizando únicamente las especies vivientes y, además, fue apoyado por el valor más alto de señal filogenética (Tabla 3).

Se ha argumentado que las distintas vistas del cráneo en roedores pueden mostrar diferentes patrones de variación (Corti *et al.*, 1998; Corti y Rohlf, 2001; dos Reis *et al.*, 2002). Incluso existe una falta de asociación significativa entre las distintas vistas cráneo-mandibulares y el ambiente ya que no todas las vistas utilizadas recuperan caracteres adaptativos (Monteiro *et al.*, 2003). A partir de esto, es esperable obtener modelos evolutivos distintos para las diferentes vistas analizadas de

una estructura. Sin embargo, no es posible que la evolución morfológica de una misma estructura siga diferentes modelos evolutivos a lo largo de su historia. Por otra parte, aunque la inclusión de especies extintas puede generar un mejor ajuste y revelar más detalles sobre los modelos evolutivos implicados, en este caso existe un sesgo implicado por la preservación. La forma de la vista lateral del cráneo en especies actuales de *Ctenomys* es la más informativa y la que está más relacionada con los patrones de variación geográfica y las condiciones ambientales ya que permite capturar los cambios en la forma del rostro, órbita, bulla auditiva y caja craneana (Verzi *et al.*, 2015), y muestra relaciones funcionales con la forma mandibular y el desarrollo muscular (dos Reis *et al.*, 2002; Monteiro *et al.*, 2003; D'Anatro y Lessa, 2006; Fernandes *et al.*, 2009). Por esta razón, en esta tesis se sugiere el modelo OU como el modelo más probable para la evolución de la forma craneana en *Ctenomys*.

Los análisis sobre los modelos de evolución que habrían seguido la forma y el tamaño de la mandíbula en vista lateral, incluyendo especies vivientes y extintas, dieron un resultado diferente. Se obtuvo que el modelo evolutivo es el modelo EB o “*Early Burst*” (“Estallido temprano”; Simpson, 1944, 1953; Foote, 1994; Blomberg *et al.*, 2003; Harmon *et al.*, 2010), el cual asume que la evolución es más rápida al principio de la historia de un clado y que se ralentiza con el paso del tiempo (Harmon *et al.*, 2010). Este modelo es consistente con el evento evolutivo denominado radiación adaptativa (Simpson, 1944, 1953; Schluter, 2002; Gavrillets y Losos, 2009; Harmon *et al.*, 2010), la cual se refiere a aquellos grupos evolutivos que exhiben un alto grado de diversificación adaptativa ocurriendo extremadamente rápido (por aumento de la tasa de especiación; ver Upham *et al.*, 2019 para tasa de especiación en *Ctenomys*; Losos y Miles, 2002; Gavrillets y Losos, 2009; Harmon *et al.*, 2010) impulsados por factores bióticos (por ejemplo, una “innovación clave”; ver Losos y Mahler, 2010; Soulebeau *et al.*, 2015); y fue apoyada por el valor más bajo de señal filogenética (Tabla 3), ya que se espera que las radiaciones adaptativas se caractericen por una señal filogenética baja (Kamilar y Cooper, 2013). La radiación adaptativa es un evento inusual (Harmon *et al.*, 2010; pero ver McPeck, 2008; Phillimore y Price, 2008; Rabosky y Lovette, 2008); sin embargo, esta fue propuesta como el proceso que explica la gran radiación del género *Ctenomys* (Cook y Lessa, 1998; Lessa y Cook, 1998; Castillo *et al.*, 2005; Parada *et al.*, 2011; Upham y Patterson, 2015). Según Schluter (2002) algunas de las características para detectar la radiación adaptativa son la correlación fenotipo-ambiente y la rápida especiación. Teniendo en cuenta esto, al menos parte de la evolución morfológica de *Ctenomys* podría haber seguido un

proceso de radiación adaptativa relacionado con la vida subterránea. El nicho subterráneo habría representado una nueva zona adaptativa (Nevo, 1999; Verzi, 2008), ecológicamente disponible y libre de competidores potenciales. Un linaje que entra en una zona adaptativa nueva podría presentar una evolución morfológica inicialmente rápida y a medida que el espacio ecológico se llena, la tasa de evolución morfológica disminuiría. Un fuerte obstáculo a esta interpretación es que el nicho subterráneo en mamíferos herbívoros es considerado simple e indiviso (Pearson, 1984). Sin embargo, la diversidad de hábitats podría haber accionado selectivamente en la evolución del tamaño y la forma. Las especies de *Ctenomys* más grandes se encuentran en determinados hábitats ya que tienen mayores restricciones con respecto a las condiciones del suelo en contraste con las especies más chicas (ver arriba), las cuales pueden ocurrir en un rango más amplio de hábitats. Durante el Plioceno-Pleistoceno, los géneros de ctenominos de biocrón largo desaparecieron (e.g. †*Eucelophorus*, †*Actenomys*, †*Praectenomys*; Reig *et al.*, 1990; Tonni *et al.*, 1996, Vucetich y Verzi 1995) y comenzó la especiación explosiva de *Ctenomys* que condujo a la alta diversidad de especies que se encuentra actualmente (Reig, 1989; Reig *et al.*, 1990; Reig y Quintana 1992; Verzi 1994, 1999; Bidau, 2015; Freitas, 2016; Verzi *et al.*, 2021; De Santi *et al.*, 2021). La ausencia de competidores en el nicho subterráneo a partir del Pleistoceno (ver Reig *et al.*, 1990; Quintana, 1994; Vucetich y Verzi, 1999; Verzi, 2008) puede explicar por qué el género experimentó una alta tasa de diversificación (Álvarez *et al.*, 2017; Upham *et al.*, 2019), y el inicio de la gran radiación del *crown* del género (De Santi *et al.*, 2021; esta tesis) sustentaría la posibilidad del modelo evolutivo EB sugerido (ver también Fornel *et al.*, 2021).

Los cambios morfológicos y de tamaño de octodóntidos y cávidos están relacionados con la ocupación de nichos subterráneos y epigeos que aparecieron principalmente durante el Oligoceno temprano y el Mioceno tardío (Vucetich *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017, 2021) períodos de tiempo que implicaron grandes eventos climáticos globales y fuertes cambios en la estructura vegetal de América del Sur (Upham y Patterson, 2015; Verzi *et al.*, 2016). Sin embargo, el modelo EB no muestra sustento para explicar la evolución de los caviomorfos, rechazando un proceso de radiación adaptativa subyacente al patrón evolutivo de estos roedores (Álvarez *et al.*, 2017, 2021). La participación de procesos selectivos en una temprana radiación de *Ctenomys* es un posible patrón el cual resulta infrecuente entre los roedores o aún mamíferos (Upham *et al.*, 2021). Son necesarios futuros esfuerzos para comprender si este o algún otro tipo de radiación evolutiva es el proceso evolutivo implicado en la historia del género *Ctenomys* (ver Simões *et al.*, 2015). Esto requiere

nuevas filogenias calibradas exhaustivas, datos morfológicos y ecológicos para cada especie junto con estimaciones de las tasas de especiación y de extinción en las ramas del árbol.

CONCLUSIONES

- Se reconoció la validez de 18 taxones en el registro fósil de *Ctenomys*; entre estos, se describieron cinco especies nuevas, tres de ellas aún no publicadas.
- El análisis filogenético bajo parsimonia utilizando la matriz combinada 1 resultó en 6 árboles más parsimoniosos de 1667 pasos. En el árbol filogenético de consenso estricto, el grupo *stem* estuvo conformado por las especies †*Ctenomys uquiensis*, †*Ctenomys chapalmalensis*, †*Ctenomys rusconii*, †*Ctenomys thomasi*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B. La especie †*C. uquiensis* se ubicó en la base del clado *Ctenomys*, mientras que †*C. chapalmalensis* se posicionó en el nodo siguiente como grupo hermano de las restantes especies del género. Dentro del grupo *crown* de *Ctenomys* se recuperaron como monofiléticos todos los grupos de especies previamente discutidos. El grupo *frater* fue el primero en divergir. Las especies extintas †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. latidens* y †*C. kraglievichi* resultaron incluidas dentro de este grupo. La especie extinta †*C. viarapaensis* resultó incluida dentro del grupo *leucodon*. La especie †*Ctenomys* sp. nov. C se ubicó junto a la especie viviente aún no descripta *Ctenomys* sp. Monte dentro del grupo *mendocinus*.
- En el análisis filogenético bajo parsimonia utilizando la matriz combinada 2 se obtuvo el grupo *stem* formado por las especies †*C. uquiensis*, †*C. ameghinoi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii* y †*C. thomasi*. El resto de las especies extintas y vivientes formaron una politomía en la base del *crown Ctenomys*.
- La filogenia obtenida a través del análisis Bayesiano de evidencia total es el árbol filogenético calibrado más completo de *Ctenomys* a nivel de especie. El mismo arrojó un tiempo de divergencia para el clado apomórfico de 3,88 Ma. Además, este árbol arrojó un tiempo de divergencia para el grupo *crown* de 1,32 Ma.
- Las calibraciones obtenidas en esta tesis por los métodos de extremos calibrados (*tip-dating*) y de nodos calibrados (*node-dating*) arrojaron una edad pliocena temprana para el origen del clado *Ctenomys* y pleistocena temprana para la radiación del grupo *crown* del género. Sin embargo, la filogenia *tip-dating* arrojó edades ligeramente más jóvenes que la filogenia *node-dating*.

- Al igual que en parsimonia, el grupo *frater* fue el primero en separarse. Los grupos de especies mostraron tiempos de divergencia consistentes con su distribución geográfica. Los grupos del norte de Argentina y Bolivia (*boliviensis*, *frater*, *tucumanus* y *opimus*) junto con el que habita en el extremo sur de Sudamérica (*magellanicus*) son más antiguos que los grupos de especies que se encuentran en el centro de Argentina, Uruguay y Brasil (*talarum*, *mendocinus* y *torquatus*). Las estimaciones de divergencia obtenidas entre y dentro de los grupos de especies son marcadamente más jóvenes que las propuestas anteriormente, lo que implica que el género se diversificó en un período de tiempo mucho más corto.
- En general, la morfología del cráneo en *Ctenomys* mostró un gradiente geográfico, donde los grupos con especies “robustas” se encuentran en el norte y los grupos con especies “gráciles” se encuentran en el sur de la distribución como fue observado por Fornel *et al.* (2021).
- Las especies de los grupos *tucumanus*, *torquatus*, *leucodon*, *frater* y *boliviensis* se caracterizan por mostrar una forma “robusta”, coincidente con el morfotipo “*C. dorbignyi*” previamente propuesto; esta morfología craneal está asociada a grandes masas musculares que permiten un mayor uso de los incisivos durante la excavación. Contrariamente, las especies de los grupos *opimus*, *mendocinus*, *magellanicus* e *eastern* se caracterizan por mostrar una forma “grácil”, coincidente con el morfotipo “*C. fulvus*” y una capacidad menor para utilizar los incisivos durante la excavación. Las especies del grupo *talarum* mostraron una ubicación intermedia. De acuerdo con estos resultados la forma del cráneo de las especies de *Ctenomys* oscila entre dos morfotipos claramente dispares, existiendo algunas especies con morfologías intermedias.
- Las especies basales †*C. chapalmalensis*, †*C. rusconii*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B se ubicaron del lado del morfoespacio donde se encuentran las especies vivientes pertenecientes a los grupos con morfologías asociadas a una menor habilidad dento-excavadora y fuerza de mordida. Contrariamente, las especies extintas más derivadas †*C. kraglievichi*, †*C. latidens*, †*C. tantilensis*, †*C. subassentiens*, †*C. subquadratus*, †*C. viarapaensis* y †*Ctenomys* sp. nov. C se ubicaron del lado del morfoespacio donde se encuentran las especies vivientes de los grupos con morfologías relacionadas a una mayor habilidad dento-excavadora y fuerza de mordida. Esto es consistente con la habilidad braquio-excavadora como la estrategia de excavación primaria que habría precedido a la evolución de los modos de excavación con los dientes.

- Los análisis de forma de la mandíbula considerando los representantes vivientes, dieron como resultado una importante superposición entre los grupos, y una distribución sólo parcialmente semejante a la obtenida para la forma del cráneo con características relacionadas a las habilidades de excavación; esto sugiere que las especializaciones morfológicas de la mandíbula entre especies dento- o braquio-excavadoras parecen diferir poco entre sí.
- Las especies basales †*C. ameghinoi*, †*C. chapalmalensis*, †*C. uquiensis*, †*C. thomasi* y †*C. rusconii* junto con la especie derivada †*C. viarapaensis* se ubicaron en los extremos negativos de ambos ejes del morfoespacio por presentar caracteres morfológicos primitivos (diastema largo, de posición sub-horizontal, muesca masetérica ligeramente atrasada, cuerpo mandibular bajo y transición gradual entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4). Por otro lado, las especies extintas †*C. latidens*, †*C. karglievichi*, †*Ctenomys* sp. nov. A y †*Ctenomys* sp. nov. B se posicionaron también sobre los valores negativos del CP1 pero en los positivos del CP2 por presentar caracteres morfológicos derivados (muesca masetérica ligeramente adelantada, cuerpo mandibular alto y transición abrupta entre la porción horizontal del diastema y el margen alveolar del dp4). Únicamente las especies †*C. orthognathus*, †*C. subassentiens* y †*Ctenomys* sp. nov. C se ubicaron, a diferencia del resto de las especies extintas, en los valores positivos del CP1 junto con las especies vivientes del género por presentar todos caracteres derivados (diastema corto y de posición oblicua).
- Las mandíbulas de las especies basales del género presentan una condición similar a la observada en otros Ctenomyidae extintos (e.g. †*Praectenomys*, †*Actenomys*). Esta morfología se puede vincular a menores fuerzas aplicadas sobre los incisivos y una menor capacidad dento-excavadora. Por el contrario, las especies derivadas muestran mandíbulas con diastema corto y región masetérica adelantada, características que implican mayores fuerzas aplicadas sobre los incisivos a través de mejoras en los brazos de palanca de los músculos implicados.
- La forma ventral de cráneo y dorsal de la mandíbula mostraron un significativo grado de estructura filogenética en los filomorfoespacios. Por el contrario, la forma lateral de cráneo y mandíbula mostraron poca estructura filogenética.
- La morfología del cráneo y mandíbula se asociaron de manera significativa con la variable densidad del suelo y con la variable tamaño. En general, las formas de rostros procumbentes

se relacionaron a mayores valores de densidad del suelo. El tamaño del cuerpo y la tasa metabólica se correlacionan con las condiciones del suelo, de modo que las especies de mayor tamaño tienden a habitar suelos arenosos y friables, mientras que las más pequeñas tienden a usar suelos más compactos y duros. Por lo tanto, la dureza del suelo parece ser uno de los principales determinantes del tamaño corporal.

- La morfología del cráneo en vista ventral, en particular, estuvo fuertemente relacionada con la precipitación. En general, las especies de bullas auditivas grandes se relacionaron a menores valores de precipitación y viceversa.
- Los grupos de especies *frater*, *boliviensis*, *magellanicus* y *leucodon*, que se diversificaron más tempranamente, son los que mostraron mayores valores de disparidad morfológica. El agrupamiento *eastern* y los grupos *mendocinus* y *talarum*, últimos grupos en diversificarse, son los que presentaron los valores más bajos de disparidad. Los valores de disparidad aumentaron en los análisis donde fueron incluidas especies extintas pertenecientes al *crown* del género.
- Los cambios en las tasas de evolución del tamaño del cráneo de especies vivientes no mostraron grandes cambios a través de la filogenia, excepto en algunos linajes. Estos aumentos fueron cambios marcados hacia grandes y pequeños tamaños.
- Las tasas de evolución del tamaño de cráneo y mandíbula indicaron de modo general valores bajos de cambio en las ramas basales y en los grupos *frater* y *leucodon*, y un incremento de la tasa a partir del nodo que involucra a los restantes grupos de especies. Este aumento fue en general hacia la reducción del tamaño lo que puede interpretarse como una acentuación de las especializaciones impuestas para la vida subterránea. La ocupación de la gran diversidad de hábitats en los que se encuentran actualmente las especies del género estaría dado mayoritariamente por parte de las especies más pequeñas ya que muestran menores restricciones con respecto a las condiciones del suelo.
- Las tasas de evolución de la forma cráneo-mandibular no mostraron grandes cambios, excepto en los grupos *magellanicus*, *opimus* y *eastern*.
- Se interpreta el modelo de tipo OU (Ornstein-Uhlenbeck) obtenido para la vista lateral del cráneo y de la mandíbula como el responsable de la evolución de la forma y el tamaño del cráneo y de la mandíbula del género *Ctenomys*, ya que estas vistas son las más informativas y recuperan los caracteres adaptativos.

- La evolución de la forma de la mandíbula en vista lateral, considerando especies vivientes y extintas del género, sigue un modelo EB (*Early Burst*), el cual es consistente con el evento evolutivo denominado radiación adaptativa. Teniendo en cuenta esto, al menos parte de la evolución morfológica de *Ctenomys* podría haber seguido un proceso de radiación adaptativa relacionado con la vida subterránea en donde el nicho subterráneo habría representado una nueva zona adaptativa. Un obstáculo a esta interpretación es que el nicho subterráneo en mamíferos herbívoros es considerado simple e indiviso. Sin embargo, la diversidad de hábitats podría haber accionado selectivamente en la evolución del tamaño y la forma.