

Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y biocronología

Diego H. VERZI¹, Claudia I. MONTALVO² y Sergio I. TIRANTI²

Abstract. A NEW *XENODONTOMYS* (RODENTIA, OCTODONTIDAE) FROM THE LATE MIOCENE OF LA PAMPA, ARGENTINA. EVOLUTIONARY PATTERN AND BIOCHRONOLOGY. A new *Xenodontomys* sample, composed of 220 specimens, from the Cerro Azul Formation (Late Miocene) at Caleufú (La Pampa Province, central Argentina) is described. The new sample can be distinguished from the two species included in the genus (*Xenodontomys simpsoni* and *X. ellipticus*) mainly by the greater size, the elongation of the occlusal figure of molariforms (especially DP4-M3), and the greater relative length of DP4/4. The Caleufú sample reinforces the hypothesis that *Xenodontomys* represents a phyletic sequence without diversification, with an anagenetic pattern of change in the general size and dental morphology. Although specific names are used, *Xenodontomys* samples are interpreted as chronomorphs. The new chronomorph is the most derived of the phyletic sequence. This and other faunal evidences indicate that the fossil-bearing sediments outcropping at Caleufú would be younger than the rest of the Cerro Azul Formation. Likewise, the evolutionary pattern of *Xenodontomys* suggests that the strata of the Irene "Formation" bearing *X. ellipticus* would be referable to the Late Miocene.

Resumen. Se describe un nuevo *Xenodontomys* sobre la base de 220 ejemplares hallados en afloramientos de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) en Caleufú, provincia de La Pampa. La nueva muestra se distingue de las especies previamente descritas (*Xenodontomys simpsoni* y *X. ellipticus*) fundamentalmente por el mayor tamaño, la elongación de la figura oclusal de los molariformes (especialmente DP4-M3) y el mayor largo relativo de los DP4/4. El hallazgo de la muestra de Caleufú refuerza la hipótesis de que *Xenodontomys* representa una secuencia filética sin diversificación, con un patrón de cambio anagenético en el tamaño general y la morfología de los molariformes. En este contexto, aunque se mantiene la nominación de taxones de rango especie, las distintas muestras son interpretadas como cronomorfos. El cronomorfo de Caleufú es el más derivado de la secuencia filética; ésta y otras evidencias de la fauna indican que el yacimiento de Caleufú sería más moderno que los restantes afloramientos de la Formación Cerro Azul. Asimismo, el patrón evolutivo de *Xenodontomys* sugiere que los niveles de la "Formación" Irene portadores de *X. ellipticus* serían asignables al Mioceno tardío.

Key words. Rodentia. Ctenomyinae. *Xenodontomys*. Late Miocene. Evolution. Biochronology.

Palabras clave. Rodentia. Ctenomyinae. *Xenodontomys*. Mioceno tardío. Evolución. Biocronología.

Introducción

Los roedores octodóntidos de la subfamilia Ctenomyinae están representados en la fauna viviente por el altamente politípico género *Ctenomys*. Su inusualmente alto grado de diversificación actual (el mayor entre los roedores subterráneos del mundo; Reig *et al.*, 1990) es frecuentemente contrastado con lo que ocurre en los géneros extintos de la subfamilia, en los cuales existen escasas evidencias de cladogénesis (Reig, 1989; Reig *et al.*, 1990; Cook *et al.*, 2000). En esta línea de análisis el mayor interés ha estado puesto en explicar por qué *Ctenomys* desarrolló

una cladogénesis tan profusa (Reig, 1970; 1989; Cook y Lessa, 1998). En una dirección diferente es necesario analizar cómo (en términos de patrón) los géneros extintos desarrollaron tipos adaptativos divergentes (Reig y Quintana, 1992). En este sentido, aunque parte de la sistemática de los representantes fósiles ha sido revisada (e.g. Reig y Quintana, 1992; Quintana, 1994a y 1994b; Verzi, 1999), no existen suficientes datos acerca de sus patrones de diversidad y es necesario continuar indagando si las especies reconocidas son realmente resultado de verdadera diversificación (cladogénesis).

Los Ctenomyinae más antiguos se registran en el Mioceno Tardío de Argentina; para ese lapso han sido descritos el linaje *Chasichimys-Xenodontomys* (Chasiquense-Huayqueriense) y el género *Palaeoctodon* (Huayqueriense-"Tunuyanense") (Rovereto, 1914; Kraglievich, 1961; Montalvo y Casadío, 1988; Verzi *et al.*, 1991; Verzi, 1999). En *Xenodontomys* se incluyen hasta el momento dos especies de Argentina

¹CONICET. Sección Mastozoología, División Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n°, 1900 La Plata, Argentina.

dverzi@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151, 6300 Santa Rosa, La Pampa, Argentina. cmontalvo@exactas.unlpam.edu.ar

central: *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich, 1961 y *Xenodontomys ellipticus* Kraglievich, 1927 (Verzi *et al.*, 1991; Quintana, 1994a; Verzi, 1999; Verzi y Deschamps, 1996; Deschamps *et al.*, 1998). *Xenodontomys ellipticus* es más moderna, y se interpretó como probablemente derivada de *X. simpsoni* (Pascual *et al.*, 1965; Verzi, 1999).

El hallazgo reciente de un nuevo afloramiento de la Formación Cerro Azul (Linares *et al.*, 1980) en la localidad de Caleufú (provincia de La Pampa, Argentina), permitió recuperar una muestra de 220 restos de *Xenodontomys* (Montalvo *et al.*, 2000a y 2000b). Esta nueva muestra aporta importante información al conocimiento del patrón evolutivo del género. En este trabajo se describe la variabilidad morfológica del nuevo material, y se discute su significado evolutivo y biocronológico.

Materiales y métodos

Para el análisis comparativo de los nuevos materiales se consultaron las colecciones de Ctenomyinae fósiles depositadas en las siguientes instituciones: Cátedra de Geología Histórica de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa (GHUNLPam), Museo Argentino de Ciencias Natu-

rales “B. Rivadavia” (MACN), Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “L. Scaglia” (MMP) y Museo de La Plata (MLP). Las medidas craneanas, mandibulares y de las series dentarias fueron tomadas con un calibre mecánico con aproximación 0,02 mm. Las medidas dentarias fueron tomadas con un ocular graduado en una lupa binocular Leica MS5.

Para el análisis de la variabilidad de la nueva muestra, los especímenes fueron agrupados en juveniles y adultos. Se interpretaron como juveniles aquellos especímenes con al menos uno de los siguientes rasgos: 1. osificación incompleta, señalada por la presencia de áreas donde aún son evidentes las trabéculas óseas (Montalvo, 2002); 2. presencia de los gérmenes de los M3/3 en erupción; 3. aumento de tamaño hacia la base de la porción intra-alveolar de los molariformes.

Aunque en este trabajo *Xenodontomys* es interpretado como un linaje sin diversificación, la nueva muestra es formalmente nominada y descrita como un nuevo taxón de rango especie. Esta práctica es seguida por razones de estabilidad de la nomenclatura y las potenciales facilidades que esto aporta a los análisis biocronológicos.

Consideraciones estratigráficas y tafonómicas

El afloramiento de la Formación Cerro Azul en Caleufú (figura 1.A) está constituido por limolitas

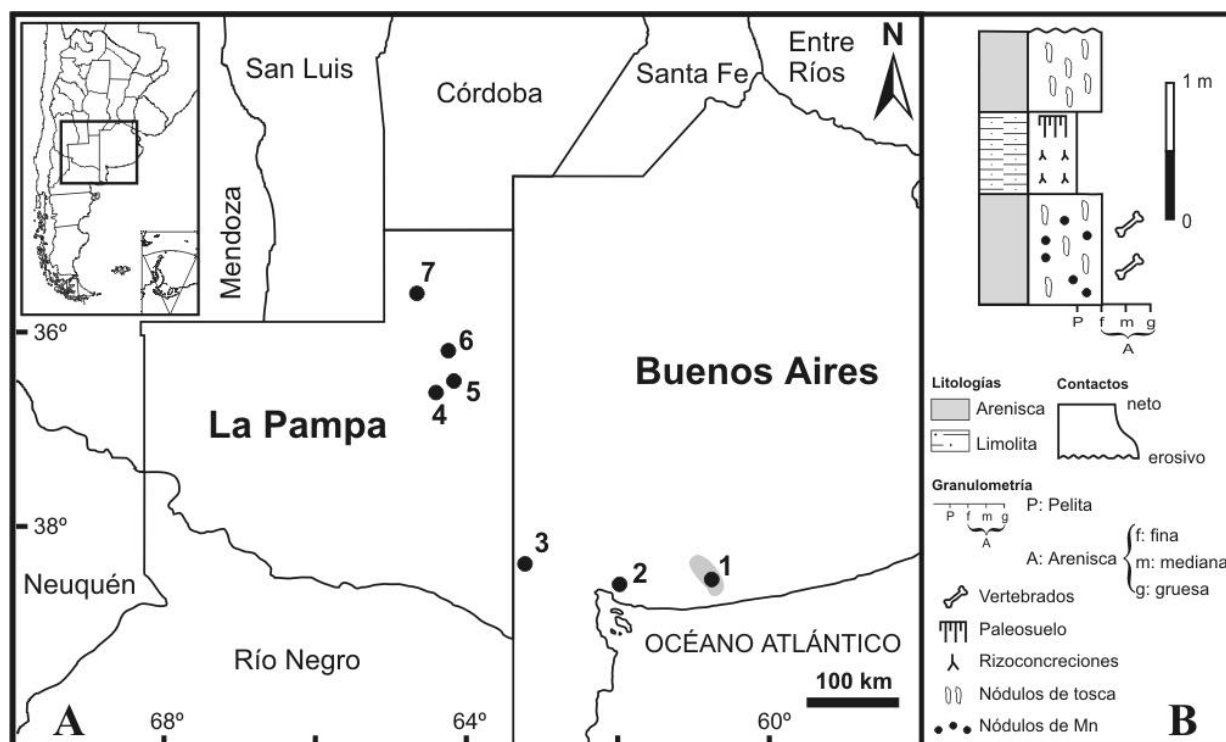


Figura 1. A. Mapa de ubicación de las localidades citadas en el texto: 1. Quequén Salado (Irene, Arroyo Indio Rico, Paso del Médano, Oriente); 2. Sección Seminario (Grünbein); 3. Salinas Chicas; 4. Bajo Giuliani; 5. Barrancas Coloradas; 6. El Guanaco; 7. Caleufú. **B.** Perfil de la Formación Cerro Azul en Caleufú. / **A.** Location map of localities mentioned in this paper: 1. Quequén Salado (Irene, Arroyo Indio Rico, Paso del Médano, Oriente); 2. Seminario Section (Grünbein); 3. Salinas Chicas; 4. Bajo Giuliani; 5. Barrancas Coloradas; 6. El Guanaco; 7. Caleufú. **B.** Stratigraphic section of the Cerro Azul Formation at Caleufú.

loessoides cementadas por carbonatos, en las cuales se pueden diferenciar tres niveles (figura 1.B). El nivel inferior (portador de los fósiles) y el superior, tienen una potencia de 80 y 50 cm, respectivamente; son de color pardo anaranjado grisáceo, presentan abundantes concreciones calcáreas dispersas y generalmente amorfas. El nivel medio, de 50 cm de espesor, es más arcilloso y de color pardo anaranjado pálido; presenta cutanes de hábito cúbico y concreciones calcáreas cilíndricas, alargadas verticalmente. Estas últimas son interpretadas como rizolitos.

Estos depósitos eólicos habrían sufrido con posterioridad procesos pedogenéticos y diagenéticos. La presencia de cutanes y rizolitos indican edafización, mientras que la cementación carbonática de las capas inferior y superior, así como la concentración de concreciones calcáreas en las mismas, sugieren una diagénesis importante.

La muestra fue recolectada en un área de 1590 m² con una alta concentración de restos de micromamíferos. El análisis tafonómico de los restos sugiere que su acumulación habría sido provocada por la actividad de depredadores (Montalvo, 2001; 2002). El tipo de rotura que presentan los elementos craneanos y mandibulares sustenta esta hipótesis (e.g. ausencia de apófisis condiloidea, coronoides y angular en las hemimandíbulas; perforaciones en la base de los alvéolos de los molariformes inferiores; diferentes grados de fragmentación de la caja craneana).

Sistemática

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821
 Suborden **HYSTRICOGNATHI** Tullberg, 1899
 Infraorden **CAVIOMORPHA** Wood y
 Patterson (in Wood, 1955)
 Familia **OCTODONTIDAE** Waterhouse, 1839
 Subfamilia **CTENOMYINAE** Tate, 1935
 Género ***Xenodontomys*** Kraglievich, 1927

Especie tipo. *Xenodontomys ellipticus* Kraglievich, 1927.

Xenodontomys elongatus sp. nov.

Figuras 2-5; Tablas 1 y 2

Holotipo. GHUNLPam 19714, rostro con la porción intra-alveolar de los I1, DP4-M3 izquierdos y DP4-M2 derechos (figuras 2.A-B).

Hipodigma. El tipo y 219 ejemplares que incluyen fragmentos craneanos, hemimandibulares y dientes aislados (Apéndice I).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Estancia El Recado, 10 km al SO de Caleufú (35° 41' 37" S, 64° 40' 8" O), departamento Rancul, provincia de La Pampa; Formación Cerro Azul (Linares *et al.*, 1980; Goin *et al.*, 2000), nivel inferior, Mioceno Tardío (figura 1).

Derivación del nombre. Del latín *elongatus*, alargado, en referencia a la figura oclusal de los molariformes, especialmente de los DP4/4, más elongada que la de las otras especies del género.

Diagnos. Tamaño mayor que el de las restantes especies de *Xenodontomys* y menor que el de *Actenomys*. Fosa rostral para el músculo masetero medial anterior más profunda y molariformes más elongados que en los restantes *Xenodontomys*. DP4/4 de tamaño y morfología oclusal más similar a la de los molares; proporcionalmente más largos que en *X. ellipticus*. Fondo alveolar del m1 formando una marcada protuberancia.

Size greater than the other species of the genus, and lesser than Actenomys. Fossa for the insertion of the M. masseter medialis pars anterior deeper, and cheek teeth more elongated than in the other species of Xenodontomys. DP4/4 more similar to molars in size and occlusal morphology; proportionally longer than in X. ellipticus. Base of the m1 alveolar sheath as a clear protuberance.

Descripción. *Xenodontomys elongatus* es el representante del género de mayor tamaño (tablas 1 y 2). Aunque la muestra presenta una importante variabilidad en este sentido, el tamaño general, y especialmente el de los molariformes, es consistente con la edad de los ejemplares (ver Material y métodos).

El rostro es proporcionalmente más ancho que en *Actenomys*; la fosa de origen del músculo masetero medial anterior es más profunda que en las otras especies de *Xenodontomys*; como en estas últimas, y a diferencia de *Actenomys*, no sobrepasa el extremo anterior de los forámenes incisivos (figura 2.A). Estos últimos forámenes son amplios y la protuberancia presente en sus márgenes, en la sutura premaxilomaxilar, es más globosa que en *Actenomys*, a semejanza de *X. ellipticus* y *X. simpsoni* (figura 2.B). La cresta curva que continúa los márgenes posteriores de estos forámenes hasta los DP4 está poco marcada. Esta cresta está más desarrollada en *Actenomys*.

Los nasales se estrechan progresivamente en su tercio posterior y terminan por detrás del nivel de origen de la rama cigomática anteorbitaria. Al igual que en *X. ellipticus*, las apófisis premaxilares ascendentes terminan por detrás de los nasales; su contacto con los frontales es estrecho y la sutura con estos últimos se extiende ánteroposteriormente. En *Actenomys* estas apófisis terminan por delante de los nasales y la sutura con el frontal es transversa.

Los DP4-M3 son menos convergentes que en *Actenomys*; el paladar es proporcionalmente más ancho a nivel del DP4 que en este último, a semejanza de *X. ellipticus* y *X. simpsoni* (figura 2.C). En el ejemplar GHUNLPam 19644 se conserva un pequeño fragmento de la lámina que limita al nervio infraorbital, unida a la base del alvéolo del I1. La profundidad de la fosa mesopterigoidea es ligeramente variable, co-

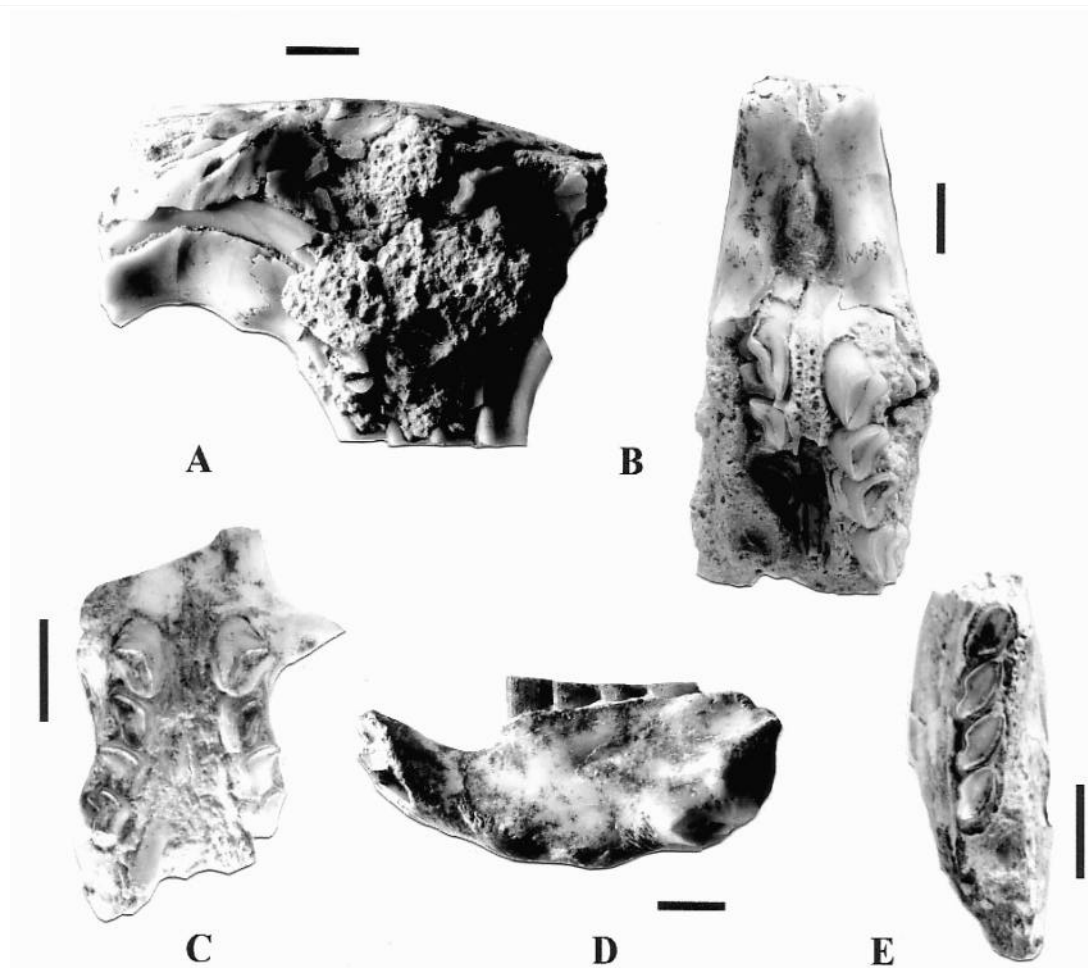


Figura 2. *Xenodontomys elongatus* sp. nov. **A-B.** Vista lateral y ventral del rostro GHUNLPam 19714 (holotipo); **C.** Vista ventral del paladar GHUNLPam 19663; **D.** Vista externa de la hemimandíbula izquierda GHUNLPam 19645; **E.** Vista oclusal de la hemimandíbula derecha GHUNLPam 19650. Escala = 5 mm. / *Xenodontomys elongatus* sp. nov. **A-B.** Lateral and ventral view of rostrum GHUNLPam 19714 (holotype); **C.** Palatal view of left and right maxillae GHUNLPam 19663; **D.** External view of left hemimandible GHUNLPam 19645; **E.** Occlusal view of right hemimandible GHUNLPam 19650. Scale bar = 5 mm.

mo se observa en *X. ellipticus* y *Actenomys*; se extiende hasta la parte posterior del M1 o hasta el M2.

En los restos mandibulares no se ha preservado la región condiloidea, ni las apófisis coronoides y angular. El fondo del alvéolo del m1 forma una protuberancia ventral, por delante de la cresta masetérica, más saliente que en *X. ellipticus* (figura 2.D). La configuración de la región masetérica es similar a la de *X. ellipticus* y *Actenomys*; la fosa masetérica está subdividida en porciones dorsal y ventral, con la protuberancia del fondo del alvéolo del m3 en el límite entre ambas, cerca del origen de la cresta masetérica. El borde anterior del proceso coronoides asciende por detrás del m3 como en *X. ellipticus* y *Actenomys*.

Los incisivos son proporcionalmente del mismo tamaño que en *X. ellipticus* (tablas 1 y 2). Aunque no se recuperaron I1 completos en los restos hallados, la morfología de la diastema muestra que éstos son menos procumbentes que en *Actenomys*, como ocurre en *X. ellipticus*. Como en este último, la base de estos dientes se dispone dorsalmente a la raíz cigomática

ventral, a nivel del DP4 (figura 2.A), mientras que en *Actenomys* es ligeramente más dorsal y posterior. La base del i1 termina por detrás y dorsalmente a los molariformes.

Los DP4/4-M3/3 son más elongados que en *X. ellipticus* y *X. simpsoni* (figuras 3-5) y menos que en *Actenomys* (Verzi, 1994, lám. 58). La longitud de la serie de los adultos es mayor que en las primeras, pero en los juveniles es coincidente en parte con el rango mostrado por *X. ellipticus* (tablas 1 y 2). Tanto la serie Dp4-m3, como cada molariforme inferior individualmente, son siempre más largos que en *X. simpsoni* (tabla 2). Los DP4/4 tienen valor diagnóstico para la nueva muestra, dado que son proporcionalmente más largos que en los restantes *Xenodontomys* (tablas 1 y 2; figuras 3, 6 y 7).

Los DP4-M3 (figuras 3-4) poseen una interrupción en el esmalte ("dentine tracks" *sensu* Rensberger, 1975) en el extremo anterolabial, similar a la de *Actenomys*. El DP4 es semejante al de este último. Posee morfología oclusal semilunar como la de

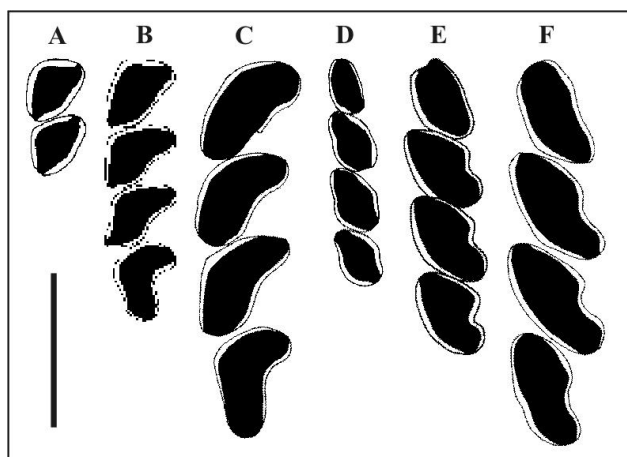


Figura 3. A-C. Vista oclusal de los molariformes superiores izquierdos de: **A.** *Xenodontomys simpsoni* GHUNLPam 5936 (DP4-M1 derechos invertidos); **B.** *Xenodontomys ellipticus* MLP 60-X-4-1 (DP4-M3 derechos invertidos); **C.** *Xenodontomys elongatus* sp. nov. GHUNLPam 19644 (DP4-M3). **D-F.** Vista oclusal de los Dp4-m3 izquierdos de: **D.** *X. simpsoni* GHUNLPam 442; **E.** *X. ellipticus* MACN 9855 (derechos invertidos); **F.** *X. elongatus* sp. nov. GHUNLPam 21236. Escala = 5 mm. / **A-C.** Occlusal view of left upper molariforms: **A.** *Xenodontomys simpsoni* GHUNLPam 5936 (DP4-M1 right reversed); **B.** *Xenodontomys ellipticus* MLP 60-X-4-1 (DP4-M3 right reversed); **C.** *Xenodontomys elongatus* sp. nov. GHUNLPam 19644 (DP4-M3). **D-F.** Occlusal view of left Dp4-m3: **D.** *X. simpsoni* GHUNLPam 442; **E.** *X. ellipticus* MACN 9855 (right reversed); **F.** *X. elongatus* GHUNLPam 21236. Scale bar = 5 mm.

los molariformes, con una concavidad labial. El esmalte está interrumpido también en el extremo pósterolingual. Los M1-2 son semejantes entre sí en tamaño. El esmalte está ausente en toda la cara posterior o al menos adelgazado y con una interrupción en el extremo pósterolingual. El M3 posee el lóbulo posterior más largo que el anterior, como en *X. ellipticus*, y una fuerte interrupción del esmalte en la cara pósterolingual.

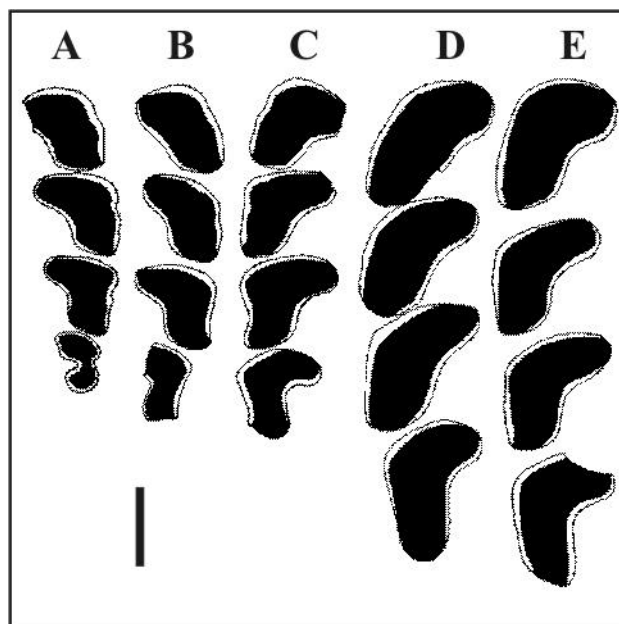


Figura 4. Vista oclusal de los DP4-M3 de *Xenodontomys elongatus* sp. nov.: **A.** GHUNLPam 19723 (derechos); **B.** GHUNLPam 19663 (derechos); **C.** GHUNLPam 19646 (izquierdos); **D.** GHUNLPam 19644 (izquierdos); **E.** GHUNLPam 19714 (izquierdos). Escala = 2 mm. / Occlusal view of DP4-M3 of *Xenodontomys elongatus* sp. nov.: **A.** GHUNLPam 19723 (right); **B.** GHUNLPam 19663 (right); **C.** GHUNLPam 19646 (left); **D.** GHUNLPam 19644 (left); **E.** GHUNLPam 19714 (left). Scale bar = 2 mm.

Estos molariformes exhiben cierta variación ontogenética (figura 4). En los ejemplares juveniles la figura oclusal es más corta y ancha, y el lóbulo anterior es más transverso que en los adultos; en estos últimos dicha figura es más elongada al aumentar su diámetro anterolabial-pósterolingual, y el extremo labial del lóbulo anterior se orienta más anteriormente. De acuerdo a esto, especialmente la morfología oclusal de los M1-2 de los juveniles es similar a la de *X.*

Tabla 1. Medidas craneanas y de los dientes superiores de *Xenodontomys* (en mm). A.: ancho; al/pl: longitud anterolabial/posterolingual; ant/post: diámetro anteroposterior; Alt.: altura; L.: longitud; transv.: diámetro transversal. Las medidas de *X. ellipticus* tomadas de Verzi (1994) / Measurements of the skull and upper teeth of *Xenodontomys* (mm). A. palatal: palatal width; A. rostral: width of rostrum; Alt. rostral: rostrum depth; al/pl: anterolabial-posterolingual length; ant/post: depth; L.: length; transv.: width. Measurements of *X. ellipticus* after Verzi (1994).

	<i>X. ellipticus</i>				<i>X. elongatus</i>				
	$\bar{X}$	DS	Rango	n	Holotipo	$\bar{X}$	DS	Rango	n
A. rostral	9,85	1,50	8,50 - 11,46	3	11,10	10,80	-	10,50 - 11,10	2
Alt. rostral	13,70	-	-	1	14,80	15,50	-	14,80 - 16,20	2
A. palatal DP4	2,14	0,44	1,50 - 2,56	5	1,90	2,06	0,33	1,50 - 2,60	12
A. palatal M3	6,61	-	6,24 - 6,98	2	-	5,98	0,45	5,40 - 6,50	4
L. DP4-M3	9,83	-	9,30 - 10,36	2	12,90	10,98	1,69	8,00 - 12,90	9
DP4 al/pl	2,40	0,27	1,98 - 2,69	5	3,90	3,58	0,46	2,55 - 4,20	24
DP4 transv.	2,13	0,20	1,90 - 2,45	5	2,70	2,46	0,37	1,80 - 3,00	25
M1 al/pl	2,16	0,13	1,98 - 2,29	5	3,75	3,60	0,30	2,70 - 4,05	24
M1 transv.	2,30	0,23	1,90 - 2,52	5	3,00	2,87	0,28	2,25 - 3,30	24
M2 al/pl	2,19	0,32	1,90 - 2,53	3	3,75	3,59	0,41	2,40 - 4,35	30
M2 transv.	2,19	0,28	1,90 - 2,45	3	3,15	2,86	0,33	1,95 - 3,45	29
M3 al/pl	2,56	0,52	1,98 - 3,00	3	3,60	3,21	0,48	1,65 - 3,90	30
M3 transv.	2,03	0,38	1,62 - 2,37	3	2,70	2,50	0,35	1,20 - 3,15	30
I1 transv.	2,19	0,19	2,00 - 2,50	5	3,15	3,08	-	3,00 - 3,15	2
I1 ant/post	2,39	0,27	2,04 - 2,72	5	2,85	2,68	-	2,51 - 2,85	2

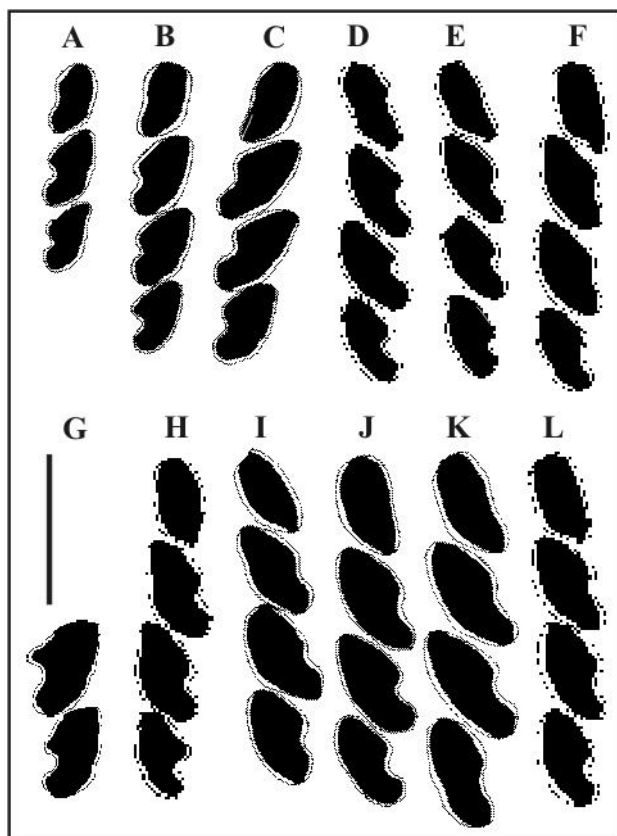


Figura 5. *Xenodontomys elongatus* sp. nov. **A.** Vista oclusal de los Dp4-m2 derechos GHUNLPam 19716. **B-F.** Vista oclusal de los Dp4-m3 de: **B.** GHUNLPam 19687 (derechos); **C.** GHUNLPam 19688 (derechos); **D.** GHUNLPam 19652 (izquierdos); **E.** GHUNLPam 21246 (izquierdos); **F.** GHUNLPam 21254 (izquierdos). **G.** Vista oclusal de los m2-3 derechos GHUNLPam 19637. **H-L.** Vista oclusal de los Dp4-m3 izquierdos de: **H.** GHUNLPam 21240; **I.** GHUNLPam 19654; **J.** GHUNLPam 21238; **K.** GHUNLPam 21236; **L.** GHUNLPam 19651. Escala = 5 mm. / *Xenodontomys elongatus* sp. nov. **A.** Occusal view of right Dp4-m2 GHUNLPam 19716; **B-F.** Occlusal view of Dp4-m3: **B.** GHUNLPam 19687 (right); **C.** GHUNLPam 19688 (right); **D.** GHUNLPam 19652 (left); **E.** GHUNLPam 21246 (left); **F.** GHUNLPam 21254 (left). **G.** Occlusal view of right m2-3 GHUNLPam 19637. **H-L.** Occlusal view of left Dp4-m3: **H.** GHUNLPam 21240; **I.** GHUNLPam 19654; **J.** GHUNLPam 21238; **K.** GHUNLPam 21236; **L.** GHUNLPam 19651. Scale bar = 5 mm.

ellipticus. Existe un fenómeno de recapitulación subyacente; en la ontogenia de molares hipsodontes, la morfología que ocupa el ápice de la corona representa un carácter primitivo, mientras que los caracteres derivados se encuentran en la base. Los primeros estados del desgaste “recrean” la morfología ancestral (Chaline, 1974; Koenigswald, 1993). Esto ocurre también en el tipo de *X. simpsoni* (una hemimandíbula de un juvenil, MMP M553), en el cual la morfología de la porción apical del m3 es indistinguible de la presente en el adulto del género ancestral *Chasichimys* (Verzi, 1994, lám. 54; Verzi, 1999).

GHUNLPam 19723 es el ejemplar más joven de los representados por maxilares. Su M3 posee escaso desgaste, es pequeño y su corona es cónica como

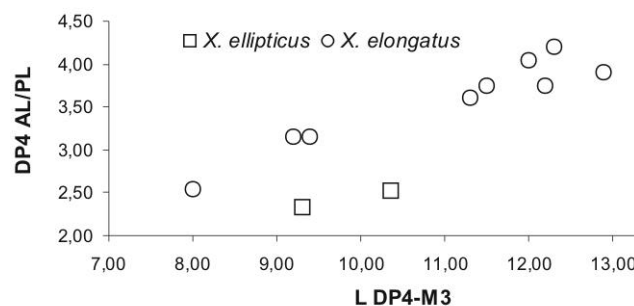


Figura 6. Gráfico de dispersión confrontando el diámetro anterolabial-pósterolingual (AL/PL) del DP4 y la longitud (L) DP4-M3 de *Xenodontomys ellipticus* y *Xenodontomys elongatus* (en mm) / Scattergram for the anterolabial-posterolingual diameter (AL/PL) of DP4 vs. DP4-M3 length (L) of *Xenodontomys ellipticus* and *Xenodontomys elongatus* (mm).

consecuencia de que la base es marcadamente más amplia que el ápice. La figura oclusal del ápice está formada por dos lóbulos claramente separados por relictos del hipo- y mesoflexo (figura 4.A). Hacia la base la morfología se torna similar a la de los adultos. La morfología del ápice es cercana a aquella presente en juveniles del actual *Octodontomys* y un ctenomino indet. (GHUNLPam 22003) procedente de afloramientos de la Formación Cerro Azul en Bajo Giuliani.

Los Dp4-m3 ya erupcionados y con desgaste no muestran cambios importantes en su ontogenia, a excepción del tamaño (figura 5). Estos molariformes son similares a los de *X. ellipticus*. Al igual que en los molariformes superiores, poseen el esmalte interrumpido en los extremos anterolabial y pósterolingual.

El Dp4 es más elongado que en *X. ellipticus* y *X. simpsoni* por estiramiento de su porción posterior (figuras 3 y 5). En *X. elongatus* este molariforme muestra cierta variabilidad individual independiente de la edad. En algunos ejemplares es suboval y con la cara oclusal recta como en *X. ellipticus* (e.g. GHUNLPam 21254 y 19651; figura 5.F y L), mientras que en otros es ligeramente semilunar, con su cara oclusal cóncava (e.g. GHUNLPam 19688, 21246 y 21236; figura 5.C, E y K, respectivamente). A diferencia de los m1-3, no presenta una saliencia anterior a la concavidad lingual; excepcionalmente existe una saliencia muy pequeña en GHUNLPam 19652 (figura 5.D).

Los m1-3 (figuras 3 y 5) son semilunares y con la saliencia anterior a la concavidad lingual bien desarrollada. En algunos ejemplares esta saliencia es excepcionalmente fuerte (e.g. m2-3 de GHUNLPam 19637, figura 5.G).

Patrón evolutivo de *Xenodontomys*

Los géneros de Ctenomyinae *Chasichimys* y *Xenodontomys* fueron reconocidos como integrantes de un linaje, dentro del cual *Xenodontomys* se caracte-

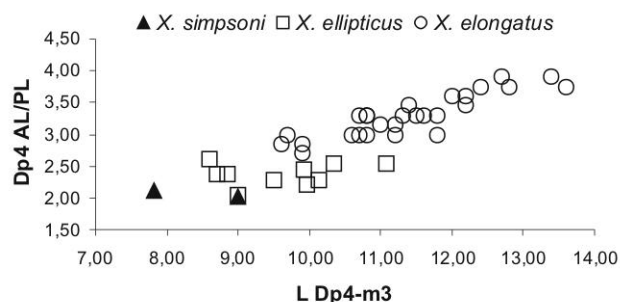


Figura 7. Gráfico de dispersión confrontando el diámetro anterolabial-pósterolingual (AL/PL) del Dp4 y la longitud (L) Dp4-m3 de *Xenodontomys* (en mm). / Scattergram for the anterolabial-posterolingual diameter (AL/PL) of Dp4 vs. Dp4-m3 length (L) of *Xenodontomys* (mm).

riza por la pérdida de los flexos/idos de los molariformes asociada a la adquisición de euhypsodancia y el desarrollo de interrupciones del esmalte en los extremos anterolabial y pósterolingual (Verzi, 1999).

Hasta el momento la diversidad de *Xenodontomys* era interpretada en términos taxonómicos a través del reconocimiento de dos especies del Mioceno tardío de Buenos Aires y La Pampa (figura 1.A): *X. simpsoni* de Salinas Chicas (Formación Los Salitrales; Kraglievich, 1961; localidad tipo), Barrancas Coloradas y El Guanaco (Formación Cerro Azul; Verzi *et al.*, 1991; Verzi, 1999), y *X. ellipticus* de Quequén Salado ("Formación" Irene; Kraglievich, 1927; localidad tipo), Bahía Blanca (Loma Sarmiento; Verzi y Deschamps, 1996) y Grünbein (Sección Seminario; Deschamps *et al.*, 1998).

Xenodontomys simpsoni fue interpretada como ancestral a *X. ellipticus* (Pascual *et al.*, 1965; Verzi *et al.*, 1991; Verzi, 1999). El hallazgo de *X. elongatus*, y resultados de un estudio de microestructura del esmalte que incluyó la revisión de todo el material dentario disponible del género (Verzi *et al.*, 2002), sustentan que *Xenodontomys* representa una secuencia filética sin diversificación (figura 8). Esta secuen-

cia muestra un patrón de cambio anagenético, el cual incluye una tendencia al incremento de tamaño, pasaje de una morfología oclusal subróbica a otra subelíptica, alargamiento de los molariformes (en especial los DP4/4; figuras 6 y 7) y desarrollo de una capa de esmalte radial en el borde de ataque de cada diente (Verzi *et al.*, 2002). En este contexto, las especies *X. simpsoni* - *X. ellipticus* - *X. elongatus* son interpretadas como sucesivos cronomorfos (*sensu* Martin, 1993). Como se señala previamente, la similitud en morfología dentaria de los juveniles de *X. elongatus* y *X. ellipticus* (especialmente en los DP4-M3) podría representar un fenómeno de recapitulación frecuente en roedores, según el cual en la ontogenia de molares hipsodontes el ápice de la corona "recrea" la morfología ancestral (Chaline, 1974; Koenigswald, 1993).

Estos resultados refuerzan la hipótesis de que patrones anagenéticos son frecuentes en la evolución de los roedores (*e.g.* Vianey-Liaud, 1976; Chaline y Mein, 1979; Chaline, 1985; Schmidt-Kittler y Vianey-Liaud, 1987; Chaline *et al.*, 1993; Martin, 1993; 1996). En el caso del registro fósil de los Ctenomyinae este patrón está presente en géneros extintos (Verzi, 1994; 1999; 2002) y contrasta claramente con la cladogénesis experimentada por el género *Ctenomys* (Reig *et al.*, 1990; Tonni *et al.*, 1996).

Especialmente en la morfología de los molariformes, *X. elongatus* muestra caracteres compartidos con el género *Actenomys* del Montehermosense-Chapadmalalense (Mioceno tardío-Plioceno). Esto promueve interrogantes desde el punto de vista sistemático y evolutivo. Nadie dudaría en separar genéricamente a *Xenodontomys* y *Actenomys* tomando como referencia del primero el estado evolutivo de *X. ellipticus* y *X. simpsoni*. Sin embargo, el hallazgo de *X. elongatus* genera incertidumbre en la relación de estos taxones. Si *Actenomys* representa el género hermano de *Xenodontomys* o, alternativamente, es un integrante más derivado de la secuencia anagenética propuesta, requiere de un análisis de materiales de *Actenomys* con un cuidadoso control estratigráfico, especialmente de aquéllos procedentes del Montehermosense.

Significado biocronológico de *Xenodontomys*

El patrón evolutivo propuesto para *Xenodontomys* implica una hipótesis biocronológica derivada, la cual es consistente sólo en parte con los datos previos. *Xenodontomys simpsoni* procede de las formaciones Cerro Azul y Los Salitrales, atribuidas al Mioceno tardío (Fidalgo *et al.*, 1987; Verzi *et al.*, 1991 y bibliografía allí citada). Los yacimientos portadores de este cronomorfo son indudablemente más antiguos que aquéllos en los que está presente *X. ellipticus* (Pascual *et al.*, 1965; Verzi, 1999 y bibliografía citada). Esta úl-

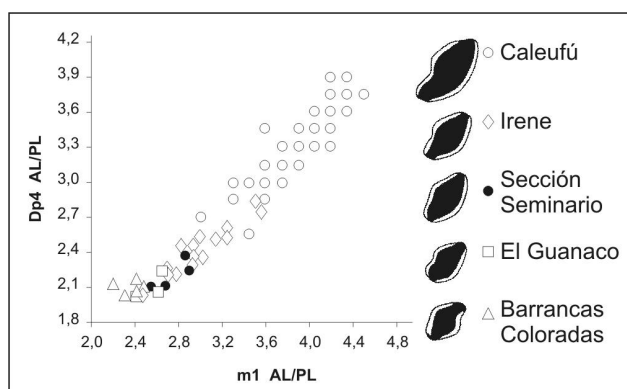


Figura 8. Evolución de la morfología oclusal y tamaño del m1 en *Xenodontomys*; la longitud anterolabial-pósterolingual (AL/PL) del m1 es contrastada con la del Dp4. / Evolution of the occlusal morphology and size of the m1 in *Xenodontomys*; anterolabial-posterolingual length (AL/PL) of m1 is compared with that of Dp4.

Tabla 2. Medidas mandibulares y de los dientes inferiores de *Xenodontomys* (mm). Alt. mand.: altura mandibular entre Dp4 y m1; al/pl: longitud anterolabial/posterolingual; ant/post: diámetro anteroposterior; L.: longitud; transv.: diámetro transversal. Las medidas de *X. simpsoni* y *X. ellipticus* tomadas de Verzi et al. (1991) y Verzi (1994) / *Measurements of mandible and lower teeth of Xenodontomys (mm)*. Alt. mand.: mandible depth at Dp4-m1; al/pl: anterolabial-posterolingual length; ant/post: depth; L: length; transv.: width; *Measurements of X. simpsoni* and *X. ellipticus* after Verzi et al. (1991) and Verzi (1994).

	<i>X. simpsoni</i>					<i>X. ellipticus</i>					<i>X. elongatus</i>			
	MMP 553	$\bar{X}$	DS	Rango	n	MACN 9789	$\bar{X}$	DS	Rango	n	$\bar{X}$	DS	Rango	n
Alt. mand.	6,54	7,17	0,61	6,54 - 7-96	4	9,22	8,20	1,00	6,76 - 9,86	16	9,15	1,04	6,60 - 11,70	37
L. Dp4-m3	7,82	8,41	-	7,82 - 9,00	2	11,08	9,69	0,95	8,36 - 11,26	12	11,34	1,05	9,60 - 13,60	29
Dp4 al/pl	2,12	2,16	0,11	2,01 - 2,37	7	2,53	2,40	1,84	2,05 - 2,84	17	3,25	0,29	2,55 - 3,90	69
Dp4 transv.	1,40	1,35	0,09	1,26 - 1,50	7	1,58	1,51	0,15	1,34 - 1,74	17	1,77	0,16	1,50 - 2,10	69
m1 al/pl	2,40	2,49	0,09	2,37 - 2,61	7	3,24	2,99	0,28	2,45 - 3,56	19	3,81	0,37	2,85 - 4,65	84
m1 transv.	1,75	1,67	0,09	1,50 - 1,75	7	1,98	1,90	0,15	1,66 - 2,21	19	2,05	0,19	1,35 - 2,70	84
m2 al/pl	2,48	2,58	0,09	2,48 - 2,69	4	3,48	3,17	0,32	2,61 - 3,79	18	3,87	0,38	2,70 - 4,80	78
m2 transv.	1,75	1,67	0,06	1,61 - 1,75	4	2,13	1,95	0,20	1,58 - 2,33	18	2,08	0,24	1,20 - 2,85	77
m3 al/pl	2,10	2,20	-	2,10 - 2,29	2	3,40	2,88	0,30	2,37 - 2,48	15	3,52	0,42	2,40 - 4,35	47
m3 transv.	1,58	1,57	-	1,56 - 1,58	2	1,82	1,74	0,20	1,38 - 2,17	15	1,93	0,21	1,35 - 2,55	49
i1 ant/post	1,38	1,50	-	1,38 - 1,62	2	2,53	2,06	0,23	1,74 - 2,53	14	2,43	0,26	1,95 - 2,85	23
i1 transv.	1,73	1,76	-	1,73 - 1,78	2	2,29	2,06	0,24	1,66 - 2,45	17	2,74	0,33	2,10 - 3,30	57

tima fue considerada fósil guía de la Edad Montehermosense (Marshall *et al.*, 1983), como consecuencia de incluir a la fauna de la "Formación" Irene en esta Edad y aceptar a *X. ellipticus* como la única especie válida del género (Verzi y Deschamps, 1996). Sin embargo, la correlación y antigüedad de la fauna irenense es incierta. Hasta el momento ha sido atribuida a las Edades Montehermosense (Plioceno temprano) y/o Chapadmalalense (Plioceno Temprano-tardío) (ver reseña en Goin *et al.*, 1994). Dado su carácter incierto, Tonni *et al.* (1992) la excluyeron de la lista de mamíferos de Edad Montehermosense. Goin *et al.* (1994: 19) señalaron que: "El análisis preliminar de los vertebrados en la "Formación" Irene resulta ambiguo en términos de correlación." Estos autores atribuyeron esta fauna al Chapadmalalense inferior (*sensu* Cione y Tonni, 1995; Plioceno temprano).

Respecto de la muestra de *X. ellipticus* procedente de Sección Seminario, Deschamps *et al.* (1998), siguiendo a Goin *et al.* (1994), asignaron los niveles portadores al Chapadmalalense Inferior en buena medida por la presencia de esta especie; sin embargo, parte de la fauna acompañante podría indicar una antigüedad mayor (ver Deschamps *et al.*, 1998: 52). De hecho, las especies con las que son comparados los taxones *Doellotatus* cf. *D. inornatus* (Rovereto) (Xenarthra, Dasypodidae) y *Pthoromys* cf. *P. hidalguense* Pascual, Pisano y Ortega (Rodentia, Octodontidae) están presentes en el Mioceno tardío de La Pampa (Pascual *et al.*, 1965; Verzi *et al.*, 1999; Esteban *et al.*, 2001).

Los cambios dentarios (incluida la microestructura del esmalte, Verzi *et al.*, 2002) mostrados por la secuencia filética de *Xenodontomys* sugieren un orden decreciente de antigüedad para los siguientes yaci-

mientos (figura 8): 1. Barrancas Coloradas, 2. El Guanaco, 3. Sección Seminario, 4. "Formación" Irene, 5. Caleufú.

El afloramiento de la Formación Cerro Azul en Caleufú es indistinguible desde el punto de vista litológico de otros afloramientos de esta misma formación; sin embargo, el patrón evolutivo de *Xenodontomys* sugiere fuertemente que es más moderno que las restantes localidades portadoras de *Xenodontomys* (Montalvo *et al.*, 2000a). Diferencias temporales entre distintos afloramientos de esta formación ya fueron detectadas previamente (Verzi, 1999). Más allá del estado evolutivo de *Xenodontomys*, la menor antigüedad del yacimiento de Caleufú es reforzada por la presencia de Octodontinae euhipsodontes y roedores Cricetidae (Montalvo *et al.*, 2000a; un análisis de la estratigrafía y paleontología de Caleufú se encuentra en elaboración). De todos modos, la presencia de taxones como *Pampamys emmonsae* Verzi, Vucetich y Montalvo, 1995 (Rodentia, Echimyidae), *Neophanomys* Rovereto, 1914 y *Pthoromys* aff. *P. homogenidens* Ameghino (Rodentia, Octodontidae) sugiere que esta localidad podría corresponder igualmente a la parte final del Mioceno tardío, cercana aunque algo más antigua que la Edad Montehermosense (ver Verzi *et al.*, 1991, 1999). De acuerdo a estos resultados, los niveles de la "Formación" Irene portadores de *X. ellipticus* (en las localidades de Irene, Arroyo Indio Rico, Paso del Médano, Oriente) no podrían ser más modernos que el Mioceno tardío.

Como se dijo, esta hipótesis biocronológica deriva de la concepción evolutiva propuesta. Alternativamente, los diferentes yacimientos portadores de *Xenodontomys* podrían ser sincrónicos, si se parte de la hipótesis rival de que las diferentes muestras representan eventos de especiación simultáneos, esencial-

mente estocásticos, como ocurre en *Ctenomys* (Reig, 1989). Aquí se considera que la hipótesis de anagénesis es más robusta por las siguientes razones: 1. es posible la interpretación de direccionalidad en el cambio morfológico; 2. el patrón de cambio se repite independientemente en otros linajes de ctenominos, y aún de caviomorfos (Verzi, 1994; 2002); 3. no se registran casos de simpatria de distintos morfos.

De cualquier modo, estos resultados deben ser contrastados con otros datos paleontológicos, geológicos y estratigráficos. Se espera que la propuesta derivada del patrón evolutivo de los ctenominos sirva de estímulo a nuevos esfuerzos de revisión.

Agradecimientos

Los autores agradecen a S. Casadío, A. Rocha y G. Visconti por su colaboración en las tareas de campo; a H. y J. Illuminati por permitirnos el acceso al afloramiento. C. Deschamps y A. Candela realizaron valiosos arbitrajes. La Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, el CONICET (PIP 4730/96) y la Universidad Nacional de La Plata financiaron este trabajo.

Bibliografía

- Chaline, J. 1974. Palingenese et phylogenese chez les Campagnols (Arvicolidae, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, sér. D 278: 437-440.
- Chaline, J. 1985. Evolutionary data on steppe lemmings (Arvicolidae, Rodentia). En: W.P. Luckett y J.L. Hartenberger (eds.), *Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis*. Plenum Press, New York, pp. 631-641.
- Chaline, J. y Mein, P. 1979. *Les Rongeurs et L'évolution*. Paris, Doin, pp. 1-235.
- Chaline, J., Laurin, B., Brunet-Lecomte, P. y Viriot, L. 1993. Morphological trends and rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia): Towards a punctuated equilibria/ disequilibria model. *Quaternary International* 19: 27-39.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico Superior de la región pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los Últimos Cinco Millones de Años. Un Ensayo de Correlación con el Mediterráneo Occidental*. Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 12: 49-74.
- Cook, J. A. y Lessa, E. P. 1998. Are rates of diversification in subterranean South American tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) unusually high? *Evolution* 52: 1521-1527.
- Cook, J.A., Lessa, E.P. y Hadly, E.A. 2000. Paleontology, phylogenetic patterns, and macroevolutionary processes in subterranean rodents. En: A.E. Lacey, J.L. Patton y G.N. Cameron (eds.), *Life underground. The biology of subterranean rodents*. The University of Chicago Press, pp. 332-369.
- Deschamps, C.M., Tonni, E.P., Verzi, D.H., Scillato-Yané, G.J., Zavala, C., Carlini, A.A. y Di Martino, V. 1998. Bioestratigrafía del Cenozoico Superior Continental en el área de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. 5° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, *Actas* 1: 49-57.
- Esteban, G., Nasif, N., Montalvo, C.I. y Visconti, G. 2001. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) para el Terciario Tardío de la provincia de La Pampa (departamento Caleufú). *Ameghiniana* 38 Suplemento Resúmenes: 8R.
- Fidalgo F., Tonni, E.P., Porro, N. y Laza, J.H. 1987. Geología del área de la Laguna Chasicó (Partido de Villarino, Provincia de Buenos Aires) y aspectos bioestratigráficos relacionados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42: 407-416.
- Goin, F.J., Pardiñas, U.F.J. y Lezcano, M.J. 1994. Un nuevo resto del cenolestido *Pliolestes* Reig, 1944 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31: 15-21.
- Goin, F.J., Montalvo, C.I. y Visconti, G. 2000. Los Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101-126.
- Koenigswald, W.v. 1993. Heterochronies in morphology and schmelzmuster of hypsodont molars in the Muroidea (Rodentia). *Quaternary International* 19: 57-61.
- Kraglievich, J.L. 1961. Un nuevo roedor octodóntido del Eocuaternario de Salinas Chicas (Prov. de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 15: 15-41.
- Kraglievich, L. 1927. Nota preliminar sobre algunos géneros y especies de roedores de la fauna argentina. *Physis* 8: 591-598.
- Linare, E., Llambías, E. y Latorre, C. 1980. Geología de la Provincia de La Pampa, República Argentina y cronología de sus rocas metamórficas y eruptivas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 35: 87-146.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Martin, R.A. 1993. Patterns of variation and speciation in Quaternary rodents. En: R.A. Martin y A.D. Barnosky (eds.), *Morphological change in Quaternary mammals of North America*. Cambridge University Press, New York, pp. 226-280.
- Martin, R.A. 1996. Dental evolution and size change in the North American muskrat: Classification and tempo of a presumed phyletic sequence. En: K.M. Stewart y K.L. Seymour (eds.), *Paleoecology and Paleoenvironments of Late Cenozoic Mammals*. University of Toronto Press, Toronto, pp. 431-457.
- Montalvo, C.I. 2001. Evidencias de la acción de un depredador sobre restos recuperados de la Formación Cerro Azul en Caleufú, La Pampa, Argentina (Mioceno superior-Plioceno inferior). *Ameghiniana* 38, Suplemento Resúmenes: 37R.
- Montalvo, C.I. 2002. Taphonomic analysis of the Mio-Pliocene micromammal assemblage (Cerro Azul Formation), Caleufú, La Pampa, Argentina. En: M. De Renzi, M. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya y A. Márquez-Arriaga (eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, Valencia, pp. 353-359.
- Montalvo, C.I. y Casadío, S.A. 1988. Presencia del género *Palaeoctodon* (Rodentia, Octodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Provincia de La Pampa. *Ameghiniana* 25: 111-114.
- Montalvo, C.I., Verzi, D.H., Casadío, S.A., Tiranti, S. y Visconti, G. 2000a. Hallazgo de novedosos roedores en la Formación Cerro Azul en el norte de La Pampa, Argentina. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana* 37, Suplemento Resúmenes: 30R.
- Montalvo, C.I., Verzi, D.H. y Tiranti, S. 2000b. Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Cerro Azul en Caleufú (La Pampa, Argentina). *Ameghiniana* 37, Suplemento Resúmenes: 75R.
- Pascual, R., Pisano, J. y Ortega, E.J. 1965. Un nuevo Octodontidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno Medio) de Hidalgo (Provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los Ctenomyinae Reig, 1958, y la morfología de sus molares. *Ameghiniana* 4: 19-30.
- Quintana, C.A. 1994a. Ctenominos primitivos (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (sección Geología)* 89: 19-23.
- Quintana, C.A. 1994b. Sistemática y anatomía funcional del roedor Ctenomyinae *Praectenomys* (Caviomorpha: Octodontidae) del Plioceno de Bolivia. *Revista Técnica de YPF* 15: 175-185.
- Reig, O.A. 1970. Ecological notes on the fossiliferous octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *Journal of Mammalogy* 51: 592-601.
- Reig, O.A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor

- in cases of explosive speciation. En: A. Fontdevila (ed.), *Evolutionary biology of transient unstable populations*. Springer Verlag, Berlin, pp: 246-289
- Reig, O.A. y Quintana, C.A. 1992. Fossil ctenomyine rodents of the genus *Eucelophorus* (Caviomorpha, Octodontidae) from the Pliocene and early Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana* 29: 363-380.
- Reig, O.A., Bush, C., Ortells, M.O. y Contreras, J.R. 1990. An overview of evolution, systematics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. En: E. Nevo y O.A. Reig (eds.), *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Wiley-Liss, New York, pp. 71-96.
- Rensberger, J.M. 1975. Function in the cheek tooth evolution of some hypsodont geomyoid rodents. *Journal of Paleontology* 49: 10-22.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1-247.
- Schmidt-Kittler, N. y Vianey-Liaud, M. 1987. Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the genus *Issiodoromys* (Theridomyidae, Rodentia) of the European Oligocene as a key to its evolution. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 90: 281-306.
- Tonni, E.P., Verzi, D.H., Bargo, M.S., Scillato-Yane, G.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Bioestratigrafía del Cenozoico Superior continental en las barrancas costeras de Necochea y Miramar, Provincia de Buenos Aires, República Argentina. 4° *Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Actas 1: 63-71.
- Tonni, E.P., Prado, J.L., Fidalgo, F. y Laza, H.J. 1992. El Piso / Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. 3° *Jornadas Geológicas Bonaerenses*, Actas: 113-118.
- Verzi, D.H. 1994. *Origen y evolución de los Ctenomyiinae (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía cráneo-dentaria*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, pp. 227+17 [Inédito].
- Verzi, D.H. 1999. The dental evidence on the differentiation of the ctenomyine rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyiinae). *Acta Theriologica* 44: 263-282.
- Verzi, D.H. 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyiinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical* 9: 309-328.
- Verzi, D.H. y Deschamps, C.M. 1996. Presencia de roedores ctenomíinos del género *Xenodontomys* (Caviomorpha, Octodontidae) en el Plioceno de Loma Sarmiento (Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires). 4° *Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Actas 1: 47-54.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Vucetich, M.G. 1991. Nuevos restos de *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich y la sistemática de los más antiguos Ctenomyiinae (Rodentia, Octodontidae). *Ameghiniana* 28: 325-331.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. I. 1995. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la Provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana* 32: 191-195.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Vucetich, M.G. 1999. Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana* 36: 83-90.
- Verzi, D.H., Vieytes, E.C. y Montalvo, C.I. 2002. Evolución de la morfología y microestructura del esmalte de los molares en roedores Ctenomyiinae (Rodentia, Octodontidae). 8° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Corrientes) *Resúmenes*: 103.
- Vianey-Liaud, M. 1976. Les Issiodoromyiinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocene supérieur a l'Oligocene supérieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 7: 1-115.

APÉNDICE I

Hipodigma de *Xenodontomys elongatus* sp. nov.

El tipo y GHUNLPam 19721: paladar deteriorado con fragmento de mandíbula articulada; 19644, 19663: ambos DP4-M3; 19647: DP4-M3 derechos y M1-3 izquierdos; 19646: DP4-M3 izquierdos; 19723, 21240: DP4-M3 derechos; 19672: DP4-M3 izquierdos y DP4-M2 derechos; 21249: DP4-M3 derechos y DP4-M2 izquierdos; 19656, 21241: DP4-M2 izquierdos y derechos; 21252: DP4-M2 izquierdos y M1-2 derechos; 19648: ambos I1 y DP4-M1; 21253: M1-3 izquierdos y M2-3 derechos; 19661: ambos M1-3; 19736: ambos DP4; 19700: DP4-M1 derechos; 19717, 21262: DP4-M1 izquierdos; 21257: DP4-M2 izquierdos; 19728, 21251: M1-2 izquierdos; 19682, 19685, 19715: M1-3 izquierdos; 19722, 21268: M1-3 derechos; 19641, 19713, 21005, 21613: M2-3 izquierdos; 21263, 21271, 21276: M2-3 derechos; 19709, 19732, 19760, 21156, 21272/7: M3 derecho; 19740, 19746, 19747, 19750: M3 izquierdo; 19743, 19749, 19751, 19752, 19758, 21014, 21272/8, /10, /11: M1 ó M2 izquierdo; 19735, 19742, 19744, 19759, 19761, 21018: M1 ó M2 derecho; 19734: M1 derecho; 19679, 19708, 19730, 19731, 19762, 21022, 21266, 21272/6, /14, 21603: DP4 izquierdo; 19698, 19707, 21270, 21272/9: DP4 derecho; 19344, 21272/12 fragmento de molar superior; 21279: ambas hemimandíbulas con i1-m3; 19650, 19653, 19659, 19665, 19687, 19693, 19696, 21246, 21255, 21256: i1 roto y Dp4-m3 derechos; 19645, 19651, 19652, 19654, 19680, 19710, 19829, 21235, 21236, 21237, 21238, 21242, 21248, 21254: i1 roto y Dp4-m3 izquierdos; 19633: i1 roto Dp4 y m2-3 derechos; 19662: i1, Dp4 y alvéolos de m1-3 derechos; 19849: i1 y alvéolos de Dp4-m3 derechos; 19850: i1 y alvéolos de Dp4-m2 derechos; 19649, 19668: Dp4-m3 derechos; 19658, 19660, 19666: i1, Dp4 roto y m1-3 izquierdos; 19670, 19671, 21232: Dp4-m3 izquierdos; 19684, 19694, 19726: i1 y m1-2 derechos; 19635, 19686, 19705, 19737, 21244, 21247, 21265, 21275: m1-2 derechos; 19695, 19701, 19724, 21261: m1-2 izquierdos; 21007: i1 y Dp4-m1 derechos; 19677: i1 y Dp4-m1 izquierdos; 21243: i1 y alvéolos de Dp4-m1 izquierdos; 21245: Dp4-m1 izquierdos; 19632, 19692, 19716, 21234: i1 y Dp4-m2 derechos; 19634: i1 y Dp4-m2 izquierdos; 19638, 19639, 19640, 19688, 19719, 21250: Dp4-m2 izquierdos; 19642, 19664, 19676, 19718, 21231: i1 y Dp4-m1 derechos; 19697: i1 y Dp4-m1 izquierdos; 19712, 19720, 19733, 21267, 21269, 21584: Dp4-m1 derechos; 19657, 19681, 21258: i1 y Dp4-m2 izquierdos; 19669, 19673, 21233: i1 y Dp4-m2 derechos; 19667, 19683: Dp4-m2 derechos; 21259: Dp4-m2 izquierdos; 19675, 21093, 21239, 21264: m1-3 derechos; 21260: i1 y m1-3 izquierdos; 19631, 19636, 19678: m1-3 izquierdos; 19637: i1 y m2-3 derechos; 19643, 19699, 19703, 19706, 21008: m2-3 derechos; 19689, 21080, 21277: m2-3 izquierdos; 19674: i1 y Dp4 izquierdos; 19598/2, 19702, 21273: i1 y Dp4 derechos; 19704, 19727, 21272/4: m3 izquierdo; 19756, 21010, 21272/13: m3 derecho; 21274: m1 izquierdo; 19725: m2 derecho; 19748, 19753, 19754, 19757, 19763, 21085, 21601, 21272/5: m1 ó 2 m izquierdo; 19739, 21272/3: m1 ó 2 derecho; 19755, 21012, 21013, 21015, 21016: Dp4 derecho; 19745, 21019, 21077, 21272/1, 21272/2, 21612: Dp4 izquierdo; 19467: i1 derecho; 21017, 21020, 21021, 21023, 21602: fragmentos de molares inferiores.

Recibido: 21 de junio de 2002.

Aceptado: 31 de octubre de 2002.