

UNA NUEVA ESPECIE FÓSIL DE *Ctenomys* (RODENTIA) Y BREVE PANORAMA PALEONTOLÓGICO DEL GÉNERO EN BOLIVIA

Huáscar Azurduy F.

Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Area de Evolución y Paleontología. Casilla 2489, Santa Cruz, Bolivia. Tel./Fax: 3-366574, E-mail: hazurduy@museonoelkempff.org

RESUMEN: Se describe una nueva especie de *Ctenomys* (*C. cotocaensis* sp. nov. proveniente de yacimientos cuaternarios del Departamento de Santa Cruz, Bolivia. De sus dimensiones craneales inferimos que se trata de la especie de mayor envergadura descrita hasta el presente para el género en cuestión. Si las tres especies provenientes del Valle de Tarija descritas por Ameghino (*Ctenomys subassentiens*, *C. brachyrhinus* y *C. subquadratus*), se reducen por sinonimia a una sola; *C. cotocaensis* sp. nov. es la segunda especie fósil de *Ctenomys* para Bolivia desde 1902. Interrogantes sobre el hallazgo de *C. cotocaensis* se adicionan a otros casos de vertebrados extintos o actuales, cuyos atributos biológicos sumados a un entendimiento de la evolución del escenario físico regional, constituyen un acercamiento al entendimiento de los grandes procesos de cambio faunístico producidos durante el Pleistoceno-Holoceno en las Llanuras Orientales bolivianas.

Palabras clave. Rodentia, *Ctenomys*, Bolivia, Paleontología, Pleistoceno, Taxonomía.

ABSTRACT: A new species of *Ctenomys* (*C. cotocaensis* sp. nov.) is described from quaternary deposits of Department of Santa Cruz, Bolivia. From biometrical data we infer which *C. cotocaensis* is the largest species of the genus described so far. If we recognize only one valid species from the three ones described by Ameghino (*Ctenomys subassentiens*, *C. brachyrhinus* and *C. subquadratus*), *C. cotocaensis* could be the second Bolivian fossil species of *Ctenomys* described since 1902. A brief background of collecting and taxonomy of Bolivian fossil *Ctenomys* are provided from an historical overview. The finding of *C. cotocaensis* together to other cases of extinct or extant vertebrate cases, plus an understanding of the physical scenario evolution at regional level, constitutes a framework to understand the Pleistocene-Holocene faunistic changes at Bolivian Lowlands.

Key words. Rodentia, *Ctenomys*, Bolivia, Paleontology, Pleistocene, Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

El género *Ctenomys* que incluye especies extintas y presentes en la actualidad, fue descrito por M. H. de Blainville en 1826 en base a la especie tipo *C. brasiliensis*. Carlos Rusconi (1931) señaló a Alcides d'Orbigny como el primer naturalista en coleccionar una especie fósil de *Ctenomys* sobre la cual se funda la especie "*C. bonariensis*" (= *C. bonaerenses*). Posteriormente Darwin colectó en Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires, Argentina, fragmentos de mandíbula utilizados por Owen para describir *Ctenomys priscus*, que pasó a ser parte del género *Actenomys* (Villarreal, 1975).

Según Verzi y Lezcano (1996) los restos más antiguos de *Ctenomys* provienen del Sanandranense que aflora en las costa bonaerenses y que corresponden al Plioceno tardío o Pleistoceno temprano; la forma fósil de estos estratos dio lugar al subgénero *Ctenomys* ("*Paractenomys*") que se considera el grupo basal del cual derivaría *Ctenomys* ("*Ctenomys*") del Ensenadense (Pleistoceno temprano y medio), aunque cabe mencionar que *Paractenomys* ha sido tratado también como género (Reig, 1989).

Ctenomys es ubicado en una subfamilia (Ctenomyinae) de Octodontidae (Reig et al., 1990) ó, como el único género de la familia Ctenomyidae (Wilson & Reeder 1993). Datos moleculares recientes que tratan de dilucidar el estatus sistemático de dicho género, sugieren una fuerte monofilia Ctenomyinae-Octodontinae (Lessa & Cook, 1998), apoyando de esta manera el modelo sistemático de (Reig et al., 1990). Eventos de especiación explosiva (Reig, 1989; Reig et al., 1990; Lessa & Cook, 1998) durante el Pleistoceno temprano han sido sugeridos para explicar la alta diversidad de *Ctenomys*, situación que convierte al grupo en un modelo evolutivo para el estudio de eventos de especiación rápida. La gran variación en el número de cromosomas ($2n = 10-70$), rearrreglos cromosómicos frecuentes, tasas rápidas de evolución en ciertas zonas de DNA mitocondrial (citocromo b) son entre otras, tomadas como algunas de las evidencias. *Ctenomys* es un género endémico de Sudamérica (Reig, 1989) cuya distribución actual se extiende desde la Patagonia hasta Brasil, Bolivia y Perú donde se encuentran sus límites hacia el norte. Anderson (1997) reconoció formalmente 9 especies actuales de *Ctenomys* para Bolivia: *C. boliviensis*, *C. steinbachi*, *C. goodfellowi*, *C. frater*, *C. lewisi*, *C. opimus*, *C. leucodon*, *C. conoveri* y "*C. minutus*"; (éste último, confundido con el endémico de Brasil, de modo que la población boliviana de *Ctenomys* representada hasta ahora con dicho epíteto específico, requiere ser descrita) (obs. pers.).

El presente trabajo tiene el objetivo de proporcionar un panorama sobre la paleontología de *Ctenomys* en Bolivia y describir una nueva especie fósil para el género.

Sinopsis histórica en la paleontología de *Ctenomys*

Especies fósiles de *Ctenomys* para Bolivia fueron descritas por Ameghino en 1902 (Marshall & Hoffstetter, 1991) a partir del material coleccionado por el geólogo E. de Carles entre 1886 y 1887 en los clásicos yacimientos del Valle de Tarija (Ameghino, 1902). En base a este material Ameghino describió las tres únicas taxa fósiles de *Ctenomys* conocidas previamente para Bolivia: *C. subassentiens*, *C. brachyrhinus* y *C. subquadratus*, aunque la estabilidad taxonómica de las mismas es aún asunto de discusión. Boule & Thevenin (1920) agruparon las tres especies de Ameghino en una (*Ctenomys subassentiens*); Rusconi (1931) sugirió la revalidación de las mismas y Frailey et al. (1980) concluyeron con la aseveración: "As far as we know, a revision of the Ctenomyinae is not forthcoming and it appears best to retain provisionally the name *C. subassentiens* for the fossils at Tarija", conclusión a favor de las consideraciones sinonímicas de Boule y Thevenin (1920).

Pese a dichos intentos de uniformizar el tratamiento taxonómico de los morfos fósiles bolivianos, la situación ha sido confusa y con revisiones que no han cambiado el panorama general planteado por los trabajos mencionados anteriormente.

Marshall & Hoffstetter (1991), mantienen las tres especies de Ameghino. En el trabajo de Marshall & Sempere (1991) *Ctenomys subassentiens* y *C. brachyrhinus* son mencionados para el Ensenadense boliviano. Hoffstetter (1968) reportó a *Ctenomys sp.* (sic) para los yacimientos de Ñuapua 2 (Departamento de Sucre) y comenta: "Des restes de *Ctenomys* sont relativement communs, mais présentent divers degrés de

mineralization”, este registro marcó una nueva zona de fósiles de *Ctenomys* para Bolivia hacia el noreste y fuera del área clásica de Tarija.

Nordenskiöld (1901-1902) coleccionó en Tarija un fragmento mandibular de *Ctenomys cf. subassentiens* que se encuentra depositado en la colección de Paleozoología del Museo de Historia Natural de Suecia (M4510) (Werdelin, 1991). Un cráneo casi completo (sin la región occipital) y partes sueltas de esqueleto coleccionado en Pueblo Viejo, Tarija, y asignado a *C. subassentiens*, está depositado en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Kansas (KUVP43063) (Frailey et al., 1980).

Takai et al. (1984) proporcionaron una lista de colectas en la que se registra un espécimen colectado en la localidad de Huayco, Tarija; consistente en un fragmento de mandíbula superior derecha y dos mandíbulas inferiores, asignados a *C. subassentiens* (RIEB-CM411). Material que suponemos puede encontrarse en el Museo Universitario, de la Universidad Juan Misael Saracho de Tarija.

El Museo de Historia Natural de París, es otro repositorio de *Ctenomys* fósiles bolivianos según se infiere de Boule y Thevenin (1920) y Hoffstetter (1968).

Finalmente, de las colectas de Bruce MacFadden (Florida Museum of Natural History) en Bolivia entre 1981 y 1997, y como resultado de la revisión del catálogo (n=2027 especímenes), identificamos dos especímenes: UF26931 (mandíbula derecha proveniente de Ñuapua, asignado a la familia Ctenomyidae), y UF90846 (húmero proveniente de Tarija, identificado como *Ctenomys* sp.)

METODOLOGÍA

Las medidas fueron tomadas con calibrador mecánico. Se obtuvieron además mediciones para especímenes de *Ctenomys steinbachi*, *C. boliviensis* y *C. conoveri*, pertenecientes a la colección científica de Mastozoología del Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado. Las medidas tomadas fueron: Ancho de incisivos superiores (a nivel de la porción media y de borde a borde); Longitud de m2 (Longitud del segundo molar inferior); Altura M2-Frontales (ante la ausencia de los alvéolos superiores, se midió desde el borde oclusal del segundo molar superior, hasta el margen de los frontales); Longitud condilobasal (desde el margen posterior de los cóndilos occipitales hasta el margen anterior de los incisivos superiores; Longitud p4-m2 (desde el margen anterior del cuarto premolar inferior hasta el margen posterior del segundo molar inferior; Ancho rostral (ancho máximo del rostrum); Diastema del maxilar (longitud entre el borde posterior del alvéolo de los incisivos y el borde anterior del alvéolo de P4). Abreviaciones usadas en el texto son: MHNNKM (Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado), MNK (Colección de Mamíferos, MHNNKM), PAL (Colección de Paleontología, MHNNKM).

SISTEMATICA

Orden RODENTIA Bowdich 1821
Suborden HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899
Infraorden CAVIOMORPHA Patterson y Wood *in* Wood, 1955
Superfamilia OCTODONTOIDEA Simpson, 1945
Familia OCTODONTIDAE Waterhouse, 1839
Subfamilia CTENOMYINAE Tate, 1935

Género *Ctenomys* Blainville, 1826
Ctenomys cotocaensis sp. nov.

Figura 1

Derivatio nominis. Hace mención a la localidad tipo, Cotoca, una población representativa de los Llanos Orientales del departamento de Santa Cruz.

Diagnosis. Cráneo de la envergadura del actual *Ctenomys conoveri*, huesos frontales conspicuamente elevados, incisivos anchos, notoriamente procumbentes y provistos de un dilatado reborde marginal. Longitud del cráneo mayor a 8 cm. Molares y p4 anchos con la forma semilunar (*sensu* Verzi, 2002), característica de *Ctenomys*.

Holotipo. (PAL-5400) Muy silicificado, consiste en un cráneo incompleto con ambas mandíbulas (superior e inferior), incisivo superior derecho trunco, sin arcos zigomáticos, región poscraneal ausente aunque con evidencias de la bulla auditiva y foramen mágnum, ausencia de últimos molares superiores.

Paratipo. (PAL-5401). Consistente en una mandíbula inferior incompleta, con la rama mandibular derecha completa y la rama mandibular izquierda trunca a nivel del margen posterior de m1. Molares, p4 e incisivos truncos.

Localidad tipo. Cuaternario indiferenciado de la localidad de Cotoca, Provincia Andrés Ibáñez del Departamento de Santa Cruz, Bolivia (Fig. 2).

La matriz areniscosa de tonos rojizos por la presencia de partículas arcillosas, está constituida predominantemente por microclastos de cuarzo que raramente llegan al milímetro. Topográficamente el área posee una superficie irregular con pendientes leves, entre las que se desarrollan depresiones de poca potencia. Los sedimentos pertenecen al Cuaternario Indiferenciado de la Llanuras Chaco-benianas (Pareja et al., 1978; Suárez-Soruco, 2000; Aguilera, 2001) son generalmente de origen aluvial fluvio-lacustre y residual, conteniendo en algunos lugares, horizontes alternantes de cineritas. Su espesor es variable y con horizontes de deposición ligeramente estratificada según el estado de maduración sedimentaria.

Descripción

Cráneo mayor a 8 cm de longitud. Incisivos fuertes y procumbentes; curvos internamente y semirectos en su margen externo provisto de un notorio reborde tanto medial como distal. El incisivo derecho se conserva trunco aunque más entero que el izquierdo. Los huesos escamosos no se expanden considerablemente en sentido lateral y tienden hacia una posición menos horizontal tal y como se evidencia en *C. conoveri*. Frontales considerablemente elevados en relación al borde alveolar. Nasaes y premaxilares truncos. Yugales removidos. Diastema amplio. M3 removido. Molares inferiores se insertan oblicuamente siendo m1 de mayor proyección oclusal, aunque la línea de desgaste disminuye gradual y oblicuamente hacia el último molar. P4 ancho y no considerablemente curvo. Por la posición de P4 el maxilar evidencia un desplazamiento hacia delante. Premandibulares notoriamente curvos. Incisivo inferior derecho se eleva levemente sobre el izquierdo, probablemente producto de factores

tafonomicos. Rama mandibular derecha más completa que la izquierda. Bulla auditiva (izquierda) parcialmente conservada que deja evidenciar una morfología elongada.

Tabla 1. Medidas craneales de *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. en relación a especies actuales y fósiles (señaladas con una "+").

Table 1. Skull measurements from *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. in relation to extant and fossil (marked with "+") species.

Ctenomys	AIS	m2	M2-F	LCB	p4-m2	AR	DM
<i>C. steinbachi</i> Thomas (1), MNK1747	2.5	2.5	14.5	40.1	8	9.5	10
<i>C. boliviensis</i> Waterhouse (1), MNK1748	2.9	2.7	15.8	44.5	8.7	11.1	10.9
<i>C. conoveri</i> Osgood (1), MNK1737	6.6	5.3	29.2	76.7	14.3	20.8	21.8
<i>C. cotocaensis</i> sp. nov.	8.1	5.8	31.2	84.4	16.6	24.7	23.1
(+) <i>C. subquadratus</i> Ameghino (2)	2.2	-	-	-	-	8.5	-
(+) <i>C. subassentiens</i> Ameghino (2)	2	-	-	-	-	7	-
(+) <i>C. subassentiens</i> Ameghino (3)	-	3.4	-	52	-	-	14.5
(+) <i>C. bonaerensis</i> (4) d'Orbig. y Laur.	-	-	-	41.5	7.7	-	-
(+) <i>C. kraglievichi</i> (5) (Rusconi)(= <i>Megactenomys</i>)	5.1	-	24.1	Aprox. 60	-	17.5	20
(+) <i>C. praderii</i> Mones y Castiglioni (5)	2.7	-	-	-	-	-	15.7
(+) <i>C. torquatus</i> Lichtenstein (5)	2.9	-	-	-	-	-	14.5
(+) <i>C. dasseni</i> Lichtenstein (6)	3.5	-	-	-	-	-	16

(1) Especies actuales / (1) Extant species

(2) Ameghino (1902).

(3) Frailey et al. (1980).

(4) Rusconi (1931).

(5) Verzi y Lezcano (1996). Medidas tomadas de las figuras 1A, 1B y 1C; p. 245. Para la medida Condilobasal (dado lo incompleto del espécimen) se tomó como referencia la relación longitudinal existente entre el margen anterior de M3 y el borde anterior de I1, y de esta, la proporción longitudinal respecto al cóndilo occipital, teniendo como parámetro un espécimen de *C. conoveri* (MNK1737).

(5) Verzi & Lezcano (1996). Measurements were taken from figs.: 1A, 1B Y 1C; p. 245 that belong to a incomplete specimen. The condylobasal length in this case was obtained from the longitudinal relation between the anterior edge of M3 and the anterior face of I1, plus the length proportion with the occipital condyle (having *C. conoveri*, MNK1737 as parameter).

AIS=Ancho de incisivo superior, **m2**=Longitud de m2, **M2-F**=Altura entre borde aclusal de M2 y frontales, **LCB**=Longitud condilobasal, **p4-m2**=Longitud de p4 a m2, **AR**=Ancho rostral, **DM**=Diastema maxilar.

AIS= Width upper incisor, **m2**=Length of m2, **M2-F**=Depth from occlusal surface M2 to frontal, **LCB**=Condylobasal length, **p4-m2**=Length from p4 to m2, **AR**=Rostral width, **DM**=Maxillary gap.

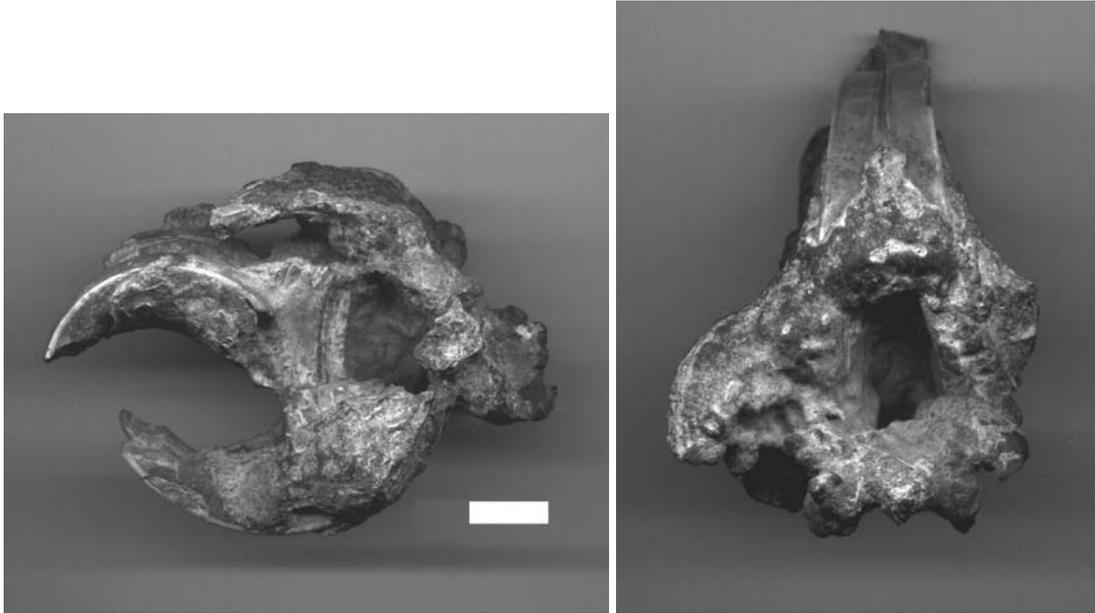


Figura 1. Vista lateral (izq.) y ventral (der.) del Holotipo de *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. (PAL5400). La barra en blanco equivale a 10 mm.

Figure 1. Lateral view (left) and ventral side (right) from the Holotype of *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. (PAL5400). The white bar is equal to 10 mm.

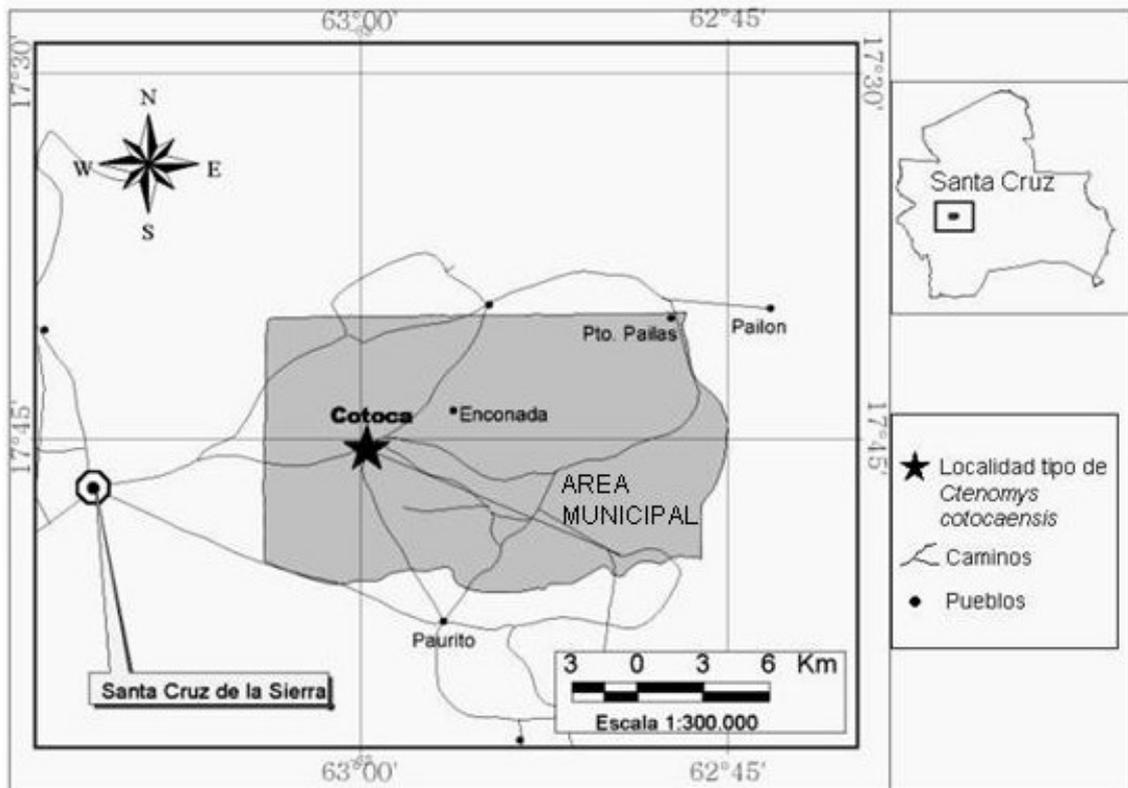


Figura 2. Localidad tipo de *Ctenomys cotocaensis* sp. nov.

Figure 2. Type locality of *Ctenomys cotocaensis* sp. nov.

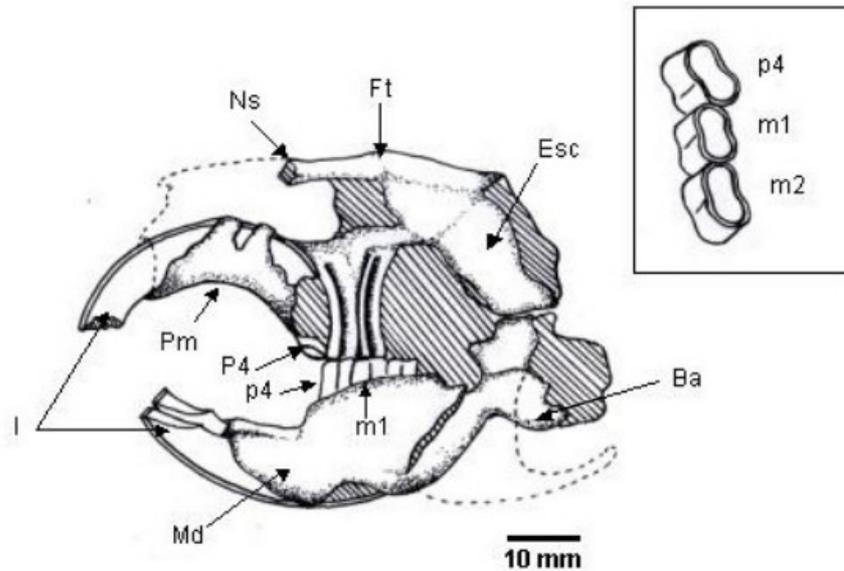


Figura 3. Estructura anatómica del cráneo de *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. (Holotipo, PAL-5400). **Ns** (nasales), **Ft** (frontales), **Esc** (hueso escamoso), **I** (incisivos), **Ba** (bulla auditiva), **Md** (mandíbula), **Pm** (premandibular). El recuadro muestra la disposición de la serie dentaria parcial (sin escala) en la rama mandibular izquierda.

Figure 3. Anatomic structure of *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. (Holotype, PAL-5400). **Ns** (nasal), **Ft** (frontal), **Esc** (squamosal), **I** (incisors), **Ba** (auditory bulla), **Md** (maxillary), **Pm** (premaxillary). The inset figure show the pattern of the dentary serie from the left maxillary bone.

DISCUSIÓN

Los Ttenomyinae bolivianos descritos por Ameghino (1902) son considerablemente de menor envergadura que *Ctenomys cotocaensis*, cuyas dimensiones craneales son uno de los rasgos más distintivos respecto a otras especies fósiles (ver Tabla 1 y Fig. 4). Uno de los parámetros biométricos distintivos para *C. cotocaensis* es el considerable desarrollo de los incisivos (8.1 mm) frente a especies fósiles como *C. subassentiens* (2 mm), *C. kraglievichi* (5,1 mm), *C. praderii* (2,7 mm), *C. torquatus* (2,9 mm), *C. dasseni* (3,5 mm), o especies actuales como *C. steinbachi* (2,5 mm), *C. boliviensis* (2,9 mm), *C. conoveri* (6,6 mm).

Rusconi (1931) consideró a *Ctenomys robustus* Philippi (= *C. magellanicus* Bennet) como la especie de mayor tamaño para el género, con una longitud craneana de 65 mm, sin embargo, el espectro de datos conocidos nos sugieren que la especie fósil de mayor tamaño era "*Megactenomys*" *kraglievichi* (= *Ctenomys kraglievichi*) (Verzi y Lezcano, 1996).

Comparando *Ctenomys cotocaensis* con *C. kraglievichi*, al margen de una mayor envergadura craneal (Fig. 4); *C. cotocaensis* posee un rostro más ancho, robusto y proporcionalmente más corto en relación a la longitud condilobasal; la diastema maxilar es más cóncava; frontales más elevados; P4 de mayor longitud y sin escotadura en el borde oclusal lingual, siendo los incisivos de mayor procumbencia.

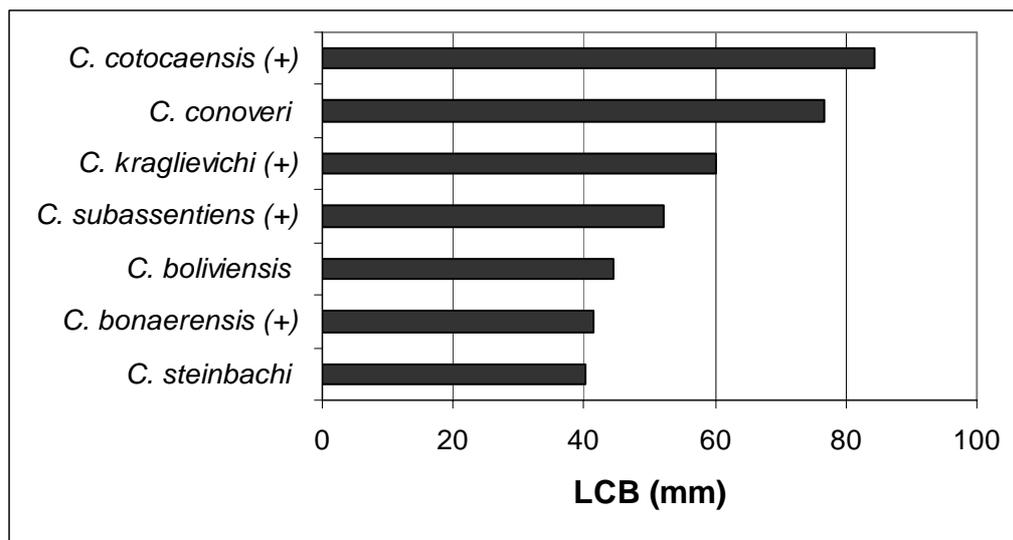


Figura 4. Relación aproximada de tamaño tomando en cuenta la longitud condilobasal (LCB) (ver Tabla 2). (+) = especies fósiles. Note las diferencias de tamaño entre *C. cotocaensis*, *C. conoveri* y *C. kraglievichi*.

Figure 4. Size relationship based on the condylobasal length (LCB) (see Table 2). (+)=Fossil species. See the differences between *C. cotocaensis*, *C. conoveri*, and *C. kraglievichi*.

Bioestratigrafía y biogeografía

Especímenes de *Ctenomys* fósiles en Bolivia fueron reportados previamente de los afloramientos clásicos de Tarija y Ñuapua (Marshall & Sempere, 1991). La localidad tipo de *Ctenomys cotocaensis* sp. nov. dista a más de 400 Km del área de Tarija y poco menos de dicha distancia, respecto a Ñuapua; definiéndose de este modo un tercer sitio paleontológico para el género en Bolivia cuyo rango latitudinal (para los tres sitios) comprende aproximadamente los 17°45' y 21°30'.

El registro fósil más antiguo de *Ctenomys* proviene de sedimentos Sanandrasenses (Plioceno Tardío-Pleistoceno temprano) que afloran en costas bonaerenses en Argentina. Los dos especímenes hasta ahora conocidos de *C. kraglievichi* provienen de localidades de la provincia de Buenos Aires, Argentina y de sedimentos de edad Ensenadense (Pleistoceno temprano) (Verzi & Lezcano, 1996); *C. cotocaensis* por su lado proviene de un sitio mucho más al norte en el que afloran sedimentos lujanenses o ensenadenses no muy antiguos y que forman parte del Cuaternario indiferenciado de Tierras Bajas (Suárez M. com. pers.), así, *C. cotocaensis* se constituiría en una de las formas más evolucionadas de todo el registro fósil hasta ahora descrito, sugiriendo una tendencia alométrica de rasgos anagenéticos para el género, aspecto que en líneas generales condice con los argumentos y fundamentos expuestos por Verzi (2002) para Ctenomyinae, aunque con ciertas variantes nacidas de planteamientos biogeográficos no abordadas en el presente trabajo.

En Bolivia, el Ensenadense o Lujanense bolivianos no han proporcionado sino hasta hoy, Ctenomyinae de mayor envergadura a los descritos por Ameghino, quedando por indagar en un contexto macrobiogeográfico si la ausencia de ctenomyinos fósiles con un ancho de incisivos > 7 mm desde los 18° hacia el sur es producto de la deficiencia

del registro fósil o responde realmente a un patrón paleobiogeográfico, que en el caso de Bolivia tendríamos que interpretar en función de mayores prospecciones en el Cuaternario de los Llanos Orientales cuya potencialidad como un centro paleofaunístico de rasgos particulares, es una posibilidad que recién comenzamos a indagar (Azurduy, 2003a; Azurduy, 2003b).

La localidad tipo de *Ctenomys cotocaensis* es hoy ocupada por *C. boliviensis* (ver Tabla 1 para medidas). La especie actual que más cercana en envergadura a *C. cotocaensis* es *C. conoveri* cuya distribución se circunscribe al Chaco de Bolivia, Argentina y Paraguay. Si bien inicialmente la distribución de esta especie fue establecida para una pequeña porción del sur de Bolivia (Anderson, 1997), indagaciones en la región del Izozog (Chaco boliviano) mostraron una distribución más allá de los 20° hacia el norte (obs. pers.), aspecto complementado con el hallazgo de un cráneo de *C. conoveri* (MNK2941, loc. Las Petas, Pailón) a 34 km aproximadamente al Este de Cotoca (cerca de los 17°).

Hoy, es evidente influencia chaqueña respecto a la composición florística del área donde se establece la localidad tipo, lo que nos sugiere que si *C. cotocaensis* fue una especie eminentemente chaqueña, durante el Ensenadense-Lujanense la extensión del Chaco fue mayor, reduciéndose paulatinamente hacia el Holoceno, razonamiento que apoyaría el modelo de reducción histórica del Chaco, luego del último evento glacial (Marshall & Sempere, 1991).

Pese a ello, el hallazgo de *C. cotocaensis* plantea preguntas que se suman a otros casos biogeográficos respecto a la interpretación del desarrollo hidrogeotectónico regional relativo a los "Megafans" de la Cuenca Chaco (Horton & DeCelles, 2001; Iriondo, 1993), y su incidencia en la biogeografía histórica de especies fósiles y actuales, consideradas clave para un mayor entendimiento de los eventos de declinación poblacional y extinción Pleisto-holocénica desarrolladas en las tierras bajas de Santa Cruz.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a la memoria del argentino Osvaldo Reig. Agradezco a Diego Verzi y Guiomar Vucetich por los datos proporcionados. Al Dr. Mario Suárez Siglos, Damián Rumiz y Alvaro Mones quienes contribuyeron con comentarios al manuscrito original. A Bernardino Mamani de la Colección Boliviana de Paleontología (La Paz), por haberme permitido revisar material de ctenomyinos bajo su tutela.

LITERATURA CITADA

- AGUILERA, E. 2001. Geología y recursos naturales del Departamento de Santa Cruz. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Cochabamba, 175 pp.
- AMEGHINO, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos ó poco conocidos del Valle de Tarija. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Tercera serie, 1:242–244.
- ANDERSON, S. A. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History, 231: 1–652.
- AZURDUY, H. F. 2003a. Reporte de *Megatherium* en el Departamento de Santa Cruz y sinopsis taxonómica e histórica del género en Bolivia. Pp. 21: 285–290, en: Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (Suárez, R. ed.). Segunda

- parte. Trabajos presentados al V Congreso Latinoamericano de Paleontología, Agosto 2002, Santa Cruz de la Sierra.
- AZURDUY, H. F. 2003b. Un nuevo género y especie de Toxodontidae (Notoungulata) proveniente de afloramientos cuaternarios de la localidad de "El Torno" Dpto. de Santa Cruz, Bolivia. Pp. 21:291-297, *en*: Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (Suárez, R. ed.). Segunda parte. Trabajos presentados al V Congreso Latinoamericano de Paleontología, Agosto 2002, Santa Cruz de la Sierra.
- BOULE, M. & THEVENIN. 1920. Mammifères fossiles de Tarija. Mission Scientifique, Crequi Montfort et E. Senechal de la Grange. Paris (Soudier), Tomo VII, 256 pp.
- FRAILEY, D., K. E. CAMPBELL & R. G. WOLFF. 1980. Addition to the knowledge of *Hippocamelus*, *Ctenomys* and *Myocastor* from the middle Pleistocene of the Tarija basin, Bolivia. Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas, 85: 1-14.
- HOFFSTETTER, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2e série, 40(4):823-836.
- HORTON, B. K. & P. G. DE CELLES. 2001. Modern and ancient fluvial megafans in the foreland basin system of the central Andes, southern Bolivia: Implications for drainage network evolution in fold-thrust belts. Basin Research, 13:43-63.
- IRIONDO, M. 1993. Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America). Geomorphology, 7:289-303.
- LESSA, E. P. & J. A. COOK. 1998. The molecular phylogenetics of tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) suggests an early burst of speciation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 9:88-99.
- MARSHALL, L. & R. HOFFSTETTER. 1991. History of vertebrate Paleontology in Bolivia. Pp. 359-364, *en*: Fósiles y facies de Bolivia - Vol. I Vertebrados (Suárez, R. ed.). Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 12 (3-4).
- MARSHALL, L. & P. SALINAS. 1991. The Lorenzo Sundt collection of Pleistocene mammals from Ulloma, Bolivia in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. Pp. 685-692, *en*: Fósiles y facies de Bolivia - Vol. I Vertebrados (Suárez, R. ed.). Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 12 (3-4).
- MARSHALL, L. & T. SEMPERE. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. Pp. 631-652, *en*: Fósiles y Facies de Bolivia - Vol. I Vertebrados (Suárez, R. ed.). Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 12 (3-4).
- MONES, A. & L. R. CASTIGLIONI. 1979. Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). Paläontologische Zeitschrift, 53:77-87.
- PAREJA, J., F. C. VARGAS, S. R. SUÁREZ, A. R. BALLÓN, C. R. CARRASCO & A. C. VILLARROEL. 1978. Mapa geológico de Bolivia, Memoria Explicativa. YPFB-Servicio Geológico de Bolivia, La Paz, 27 pp.
- REIG, O. A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. Pp. 246-289, *en*: Evolutionary biology of transient unstable populations (A. Fontdevila, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- REIG, O. A., C. Busch, M. O. ORTELLS & J. R. Contreras. 1990. An overview of evolution, systematics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. Pp. 71-96, *en*: Evolution of Subterranean Mammals at the organismal and molecular levels (E. Nevo y O. A. Reig, eds.). Wiley-Liss, New York.
- RUSCONI, C. 1931. Las especies fósiles del género *Ctenomys*. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 112:129-163.
- SUÁREZ, R. (ed.) 2000. Compendio de la Geología de Bolivia/Altiplano. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 18(1-2):214 pp.
- TAKAI, F., B. AROZQUETA, T. MIZUNO, A. YOSHIDA & H. KONDO. 1984. On fossil mammals from the Tarija Department, southern Bolivia. The Research Institute of Evolutionary Biology, 4:3-53.

- VERZI, D. H. & M. LEZCANO. 1996. Status sistemático de y antigüedad de "*Megactenomys*" *kraglievichi* Rusconi, 1930 (Rodentia, Octodontidae). *Revista Museo La Plata, Paleontológico*, 9(60):239–246.
- VERZI, D. H. 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical, Journal of Neotropical Mammalogy*, 9(2): 309–328.
- VILLARROEL, C. A. 1975. Dos nuevos Ctenomyinae (Caviomorpha, Rodentia) en los estratos de la Formación Umala (Plioceno Superior) de Vizcachani (Prov. Aroma, Dpto. La Paz, Bolivia). *Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:495–503.
- WERDELIN, L. 1991. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. Pp. 673–684, *en*: Fósiles y facies de Bolivia – Vol. I Vertebrados (Suárez, R. ed.). *Revista Técnica de Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12 (3–4).
- WILSON, D. E. & D. A. M. REEDER. 1993. *Mammal species of the world. a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press, 1207 pp.