Estudios Geol., 56: 63-72 (2000)

EL APARATO MASTICADOR DEL GENERO EXTINTO *ACTENOMYS* BURMEISTER, 1888 (RODENTIA, CTENOMYIDAE): INFERENCIAS SOBRE SU MODO DE VIDA

L. J. M. de Santis * y G. J. Moreira *-**

RESUMEN

Se describe la anatomía cráneo-dentaria del género *Actenomys*, registrado en sedimentos del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (República Argentina), con especial énfasis los puntos de origen e inserción de la musculatura masticatoria; se lo compara con el roedor fosorial viviente del género *Ctenomys*, infiriéndose el desarrollo de los músculos masticatorios y su grado de funcionalidad. Se concluye que *Actenomys* presenta un cráneo menos robusto, con una musculatura masticatoria acorde e incisivos procumbentes, lo que podría explicar una posible adaptación para cavar con los mismos, y que estaría adaptado a vivir en ambientes con un porcentaje de humedad mayor que las formas actuales.

Palabras clave: *Rodentia*, Actenomys, *aparato masticador, hábitat.*

ABSTRACT

The genus *Actenomys* is registered from Plioceno sediments of Buenos Aires province, Argentina. Anatomy of skull and dentition of the genus is described, giving special emphasis to the origin and insertion points of the masticatory musculature. *Actenomys* is compared with the exant fossorial rodent of the genus *Ctenomys*, and the development of the masticatory muscles and their degree of functionality are inferred. It is concluded that *Actenomys* presents a less robust skull, with a masticatory musculature in agreement and incisives with great procumbency. This evidence could explain a possible adaptation of *Actenomys* to dig using the incisives and an adaptation to live in habitats of higher humidity than the extant forms.

Key words: *Rodentia*, Actenomys, *masticatory apparatus, hábitat.*

Introducción

En la fauna viviente, la Familia Ctenomyidae está representada sólo por el género politípico *Ctenomys*, endémico de la porción austral de América del Sur, distribuido entre los 15° y 55° de latitud. Esta familia, desde el Plioceno temprano experimentó una moderada cladogénesis (Reig y Quintana, 1992), exhibiendo una mayor diversidad de tipos adaptativos con distinto grado de ajuste al nicho subterráneo (Verzi, 1994); es a fines de este momento y principios del Pleistoceno donde se produce la extinción de los últimos géneros de esta primitiva cladogénesis y la explosiva diferenciación de especies dentro del género *Ctenomys* (Reig y Quintana, 1992; Verzi, 1994).

Los procesos morfológicos que se sucedieron durante la gradual especialización de los Ctenomyidae hacia formas adaptadas a biótopos erémicos o casi erémicos, como es actualmente *Ctenomys*, están parcialmente representados en algunos géneros de Ctenomyidae del Plioceno como *Actenomys* y *Eucelophorus;* éstos presentan rasgos cráneo-dentarios que los señalan como formas menos especia-

* Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Cátedra de Anatomía Comparada. Paseo del Bosque, s/n. 1900. La Plata. Buenos Aires. Argentina. e-mail: desanti@movi.com.ar.
** Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). Calle 526 (10 y 11) 1900. La Plata. Buenos Aires. Argentina.

lizadas y estructuralmente antecesoras de *Ctenomys* (De Santis, 1986), representando distintos tipos adaptativos con una estrategia diferente para la excavación (Reig y Quintana, 1992).

Entre los Ctenomyidae fósiles, las especies del género *Actenomys*, las cuales se hallan en la línea evolutiva que culmina con la diferenciación de *Ctenomys* (Verzi, 1994), se registran en los sedimentos costeros de la provincia de Buenos Aires que representan al Plioceno; éstos corresponden a los Pisos Montehermosense, Chapadmalalense y Marplatense (Cione y Tonni, 1995a; Cione y Tonni, 1995b). Inmediatamente después del último registro de las especies de *Actenomys*, se asiste durante el Pleistoceno temprano-medio, en sedimentos del Ensenadense, al registro del género viviente *Ctenomys* (Verzi y Lezcano, 1996).

Las especies del género *Actenomys* se registran en sedimentos arcillosos (Zárate, 1989), más compactos que los habitados por *Ctenomys* y aparentemente con un tenor de humedad concentrada mayor que los suelos arenosos (De Santis, 1986). Fernández (1997) menciona que el perfil donde se encuentran las cuevas indicaría condiciones húmedas y con alta cobertura vegetal. Por lo tanto, se infiere que los Ctenomyidae, que culminan en *Ctenomys*, debieron pasar por el estado de especialización de los géneros Pliocénicos; es decir que *Ctenomys* es un producto de especialización extrema cuyo proceso aparenta estar vinculado a los cambios climáticos que más ostensiblemente afectaron al continente desde el Mioceno medio (Pascual, 1984).

Los objetivos de este trabajo son: analizar los rasgos osteológicos cráneo-dentarios y mandibulares de *Actenomys* e inferir el desarrollo de los músculos masticatorios, su grado de funcionalidad y modo de vida.

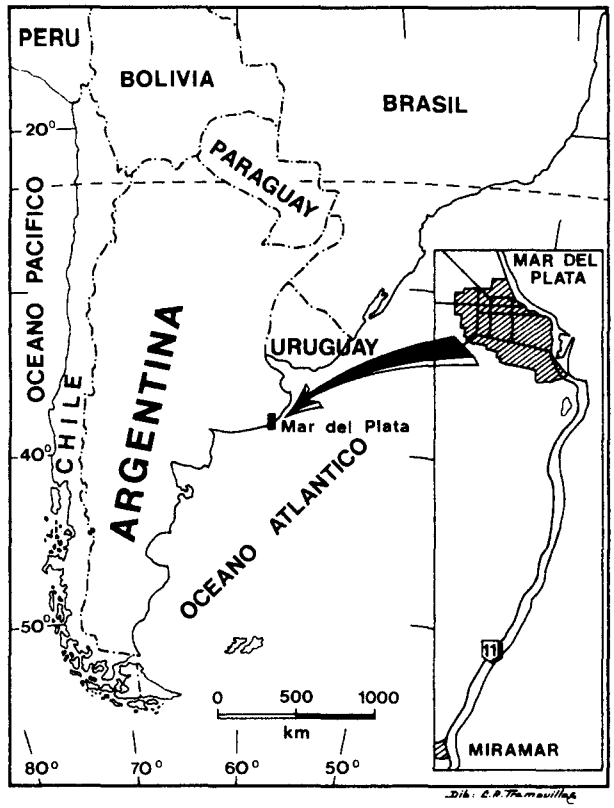

Fig. 1.—Ubicación de las barrancas marinas portadoras de *Actenomys*.

Tabla 1.—**Músculos masticatorios de los roedores Caviomorpha y sus principales movimientos**

Músculos masticatorios	Movimientos
Masetero superficial	Protracción
Masetero lateral profundo	Aducción y retracción
Masetero medial	Aducción
Temporales	Protracción y diducción
Pterigoideo interno	Protracción
Digástrico	Retracción y depresión

Material y métodos

Entre los Ctenomyinae extintos, hemos tomado a *A. priscus*, única especie reconocida por Reig (1958) dentro del género *Actenomys*, porque sus restos son abundantes en los sedimentos de las barrancas marinas ubicadas entre Mar del Plata y Miramar en la provincia de Buenos Aires (fig. 1); además representa un grado estructural previo a la diferenciación de *Ctenomys*, lo que nos permitió realizar el estudio cráneo-dentario comparado e inferir el desarrollo de su musculatura masticatoria.

Tomando como base el cráneo y la musculatura masticatoria de *C. talarum* y *C. australis* (De Santis, *et al.*, 1998) se realizaron inferencias sobre el cráneo de *A. priscus*, teniendo en cuenta el desarrollo relativo de superficies de origen e inserción muscular. De la anatomía cráneo-dentaria se describen con mayor énfasis aquellos accidentes topográficos que dan origen e inserción a los músculos masticatorios y se realizan inferencias con la finalidad de determinar el modo de vida de este roedor.

Las referencias sobre el origen, inserción y principales movimientos de los músculos masticatorios fueron tomadas de Woods (1972), Woods y Howland (1979) y Pascual *et al.* (1986) (tablas 1 y 2); con respecto al desarrollo de la musculatura se infirió a partir de la descripta para *C. australis* y *C. talarum* (De Santis, *et al.*, 1998). Los dibujo se realizaron de fotografías y a partir del material original.

El ángulo de Thomas, para determinar la procumbencia de los incisivos, fue calculado según la propuesta de Reig *et al.* (1965). El material utilizado para el análisis comparativo cuya procedencia y número de colección se detallan a continuación se encuentra depositado en las siguientes Instituciones: Museo Municipal de Ciencias Naturales «L. Scaglia» de Mar del Plata (MMMP y MMMPFN) y Departamento Científico Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP) y Cátedra de Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (ACMLP).

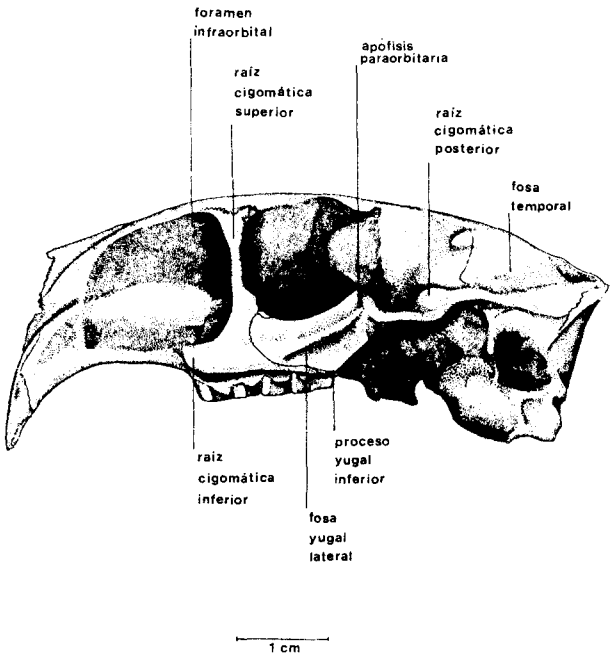

Fig. 2.—Vista lateral del cráneo de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MMMP 1224.

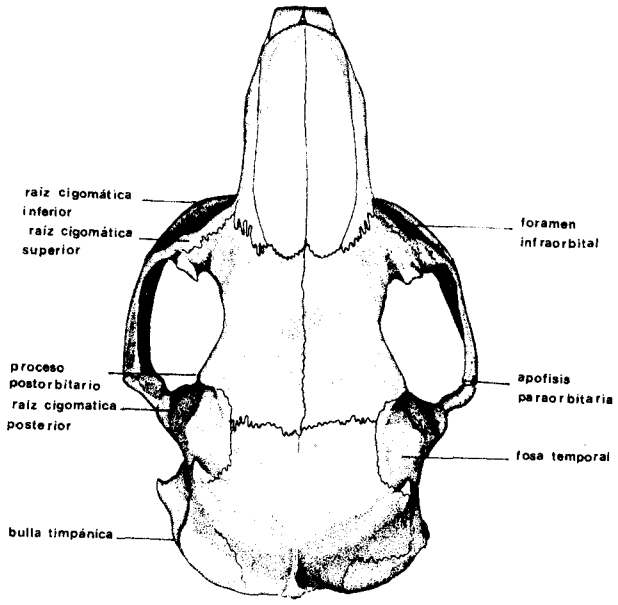

Fig. 3.—Vista dorsal del cráneo de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MMMP 1224.

A. priscus: Fm. Chapadmalal (Mar del Plata), MMMP 1224; MMMP 884 M; MLP BLM 01; MLP 62-VII-27-26; MLP 62-VII-27-48.
C. australis: Necochea (provincia Buenos Aires), MMMP 82.238; 82.239; 82.240; 82.241; 82.242; 82.243; MMMPFN 82.65; 82.66; 82.67; 82.68; 82.70.
C. talarum: Punta Indio (provincia de Buenos Aires), ACLMP 014; 015 y 016.

Sistemática

Orden Rodentia Bowdich, 1921
Suborden Histricognathi, Tullberg, 1899
Infraorden Caviomorpha, Wood y Patterson, 1955
Superfamilia Octodontoidea, Simpson, 1945
Familia Ctenomyidae, Lesson, 1848
Actenomys, Burmeister, 1888
A. priscus (Owen, 1840)

Resultados

Anatomía cráneo-dentaria

El cráneo de *Actenomys* no es cuadrangular como el de *Ctenomys*, ya que la expansión lateral del arco cigomático y la región timpánica no se encuentran a igual nivel. El rostro es estilizado, debido a que el diámetro transverso máximo a nivel de los incisivos es menor que el diámetro a nivel de la raíz anterior del arco cigomático (fig. 3). En la región anterior, el cráneo es algo más alto que en la región ótico-occipital, determinando que el mismo sea alto y alargado. La fosa ubicada por delante del foramen anteorbitario y lateralmente al rostro, es amplia y constituye la superficie de origen del músculo masetero medial (figs. 2 y 14).

La región orbitaria está delimitada hacia afuera por la apófisis paraorbitaria del yugal y el proceso postorbitario del frontal; hacia adentro por una suave cresta que se extiende desde la apófisis postorbitaria hasta la parte interna de la raíz cigomática posterior. De tal manera presenta una amplia cuenca orbitaria abierta lateralmente y una fosa temporal reducida, esta última representa la superficie del origen del músculo temporal (figs. 2 y 14).

En la región ventral anterior del arco cigomático se encuentra una reducida muesca circular o «tuberosidad masetérica», que representa la superficie de origen del masetero superficial, la que hacia atrás se prolonga en una superficie cóncava, alargada y limitada por dos crestas subparalelas, sin que alcance el límite con el yugal (fig. 4). En posición ventrolateral el yugal presenta una estrecha superficie a modo de fosa alargada (fosa yugal lateral), limitada hacia arriba por una cresta y hacia abajo por un filoso borde que remata en una apófisis o proceso yugal inferior, esta área corresponde a la superficie de origen del músculo masetero lateral profundo (figs. 2

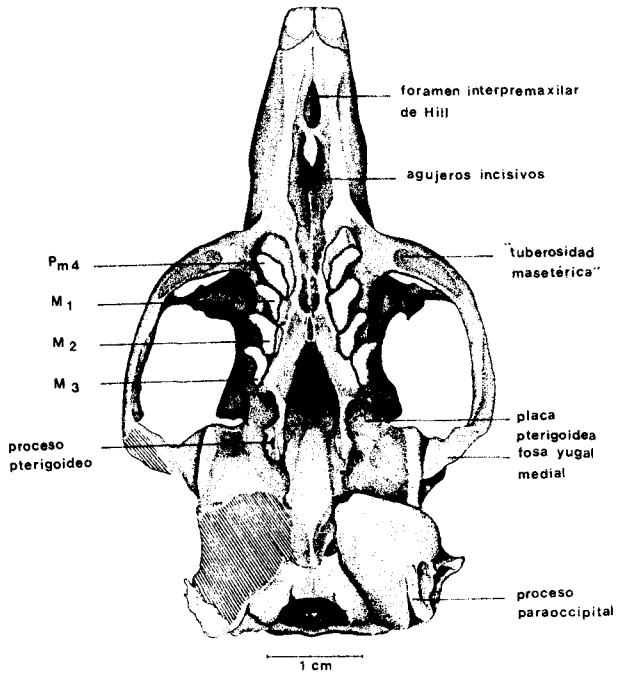

Fig. 4.—Vista palatal del cráneo de *Actenomys*. PM4 (cuarto premolar); M1, M2 y M3 (primero, segundo y tercer molar). Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MMMP 1224.

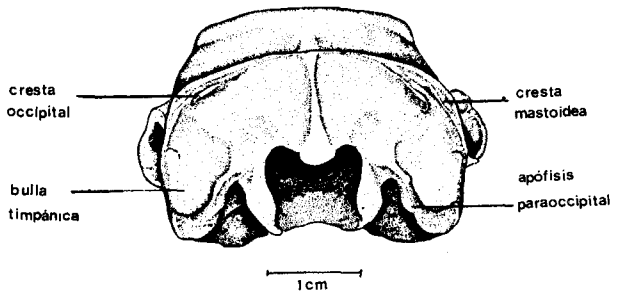

Fig. 5.—Vista posterior del cráneo de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MLP BLM 01.

y 14). Por detrás de la raíz cigomática posterior se encuentra una pequeña muesca, limitada hacia atrás por el meato auditivo externo (el cual se extiende a menor altura que la mayor expansión del arco cigomático) y dorsalmente por una suave cresta del escamoso (fig. 2). Los procesos paraoccipitales, donde se origina el vientre posterior del digástrico (figs. 5 y 15), son estrechos y se aplican debajo y detrás de las bullas timpánicas, las cuales son oblicuas al eje del cráneo y están moderadamente desarrolladas (fig. 4).

El llano occipital es muy vertical y plano, limitado por una cresta occipital, la cual converge con la cresta mastoidea y ambas se continúan con la sutura parieto-occipital. Una cresta media, y como extensión de la cresta sagital, se extiende entre el borde superior del foramen magnum y la cresta occipital (fig. 5).

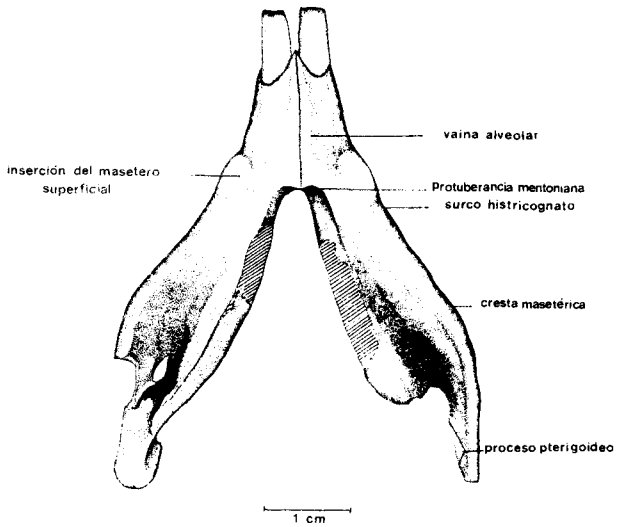

Fig. 6.—Vista ventral de la mandíbula de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MLP 62-VII-27-26.

La superficie palatal es relativamente angosta a nivel de las series molariformes; los procesos pterigoideos están bien desarrollados y la placa pterigoidea presenta una estrecha superficie de origen para el músculo pterigoideo externo. La diastema superior es más larga que la serie molariforme, y presenta una superficie relativamente estrecha y muy fenestrada. La cavidad glenoidea es alargada anteroposteriormente, profunda y estrecha lateralmente (fig. 4).

La mandíbula es estilizada y poco robusta, presentando una moderada histricognatía. El proceso angular es acuminado, muy agudo y representa la porción terminal de la cresta masetérica, constituyendo la superficie de inserción del masetero superficial (figs. 8 y 14). La apófisis coronoides es muy corta, y su cresta es oblicua, extendiéndose su raíz detrás del último molar, siendo la superficie de inserción de la porción principal del músculo temporal (figs. 8, 9 y 16). Entre el borde alveolar molariforme, la cresta coronoides y la raíz del incisivo está delimitada una fosa retromolar (fig. 9), relativamente poco profunda donde se inserta la porción orbital del músculo temporal (fig. 16). El proceso postcondíleo, superficie de inserción del pterigoideo externo y parte del masetero lateral profundo (figs. 8 y 16), es muy reducido y levemente curvado hacia afuera. La cresta masetérica es marcada, limitando ventralmente a la expansión lateral de la rama ascendente y su origen se

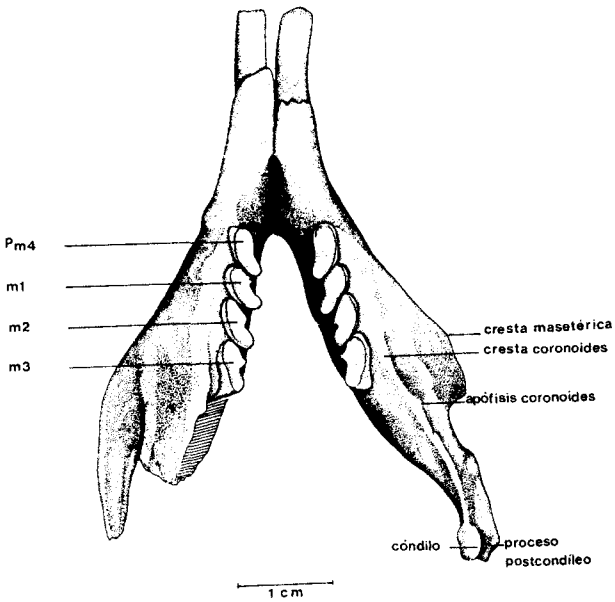

Fig. 7.—Vista oclusal de la mandíbula de *Actenomys* pm4 (cuarto premolar); m1-m2 y m3 (primero, segundo y tercer molar). Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MLP 62-VII-27-26.

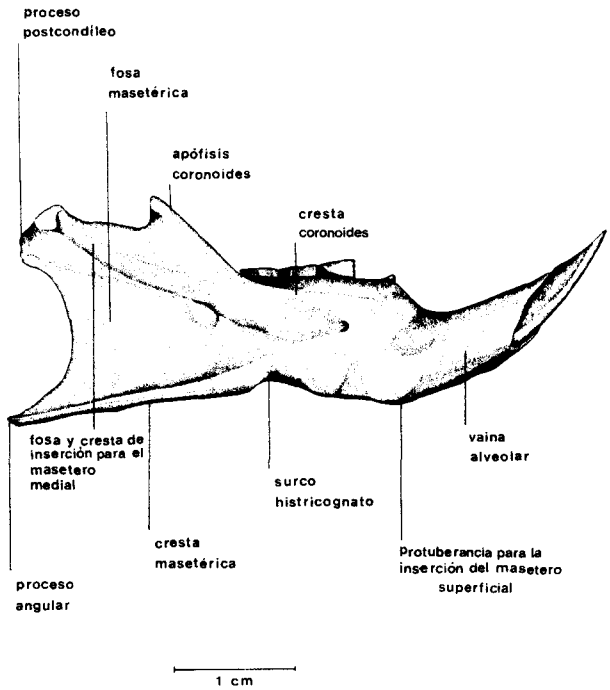

Fig. 8.—Vista lateral externa de la mandíbula de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MLP 62-VII-27-48.

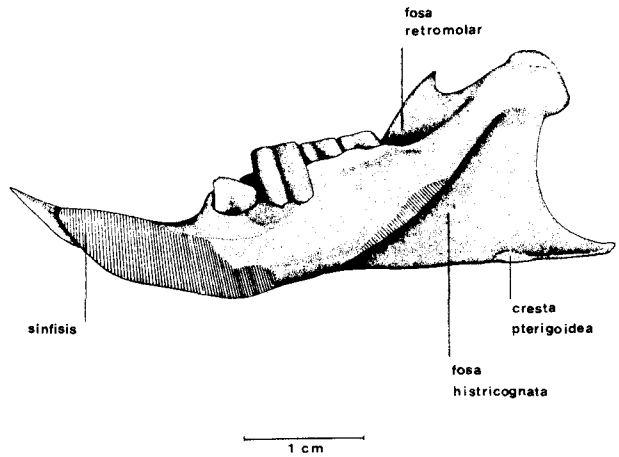

Fig. 9.—Vista lateral interna de la mandíbula de *Actenomys*. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MLP 62-VII-27-48.

encuentra muy por debajo de la raíz de la cresta coronoides (fig. 8). Poco por debajo de esta última, se encuentra el inicio de una alargada fosa de inserción muscular, que finaliza entre el cóndilo mandibular y el proceso postcondíleo, y representa la superficie de inserción del masetero medial (figs. 8 y 17). La expansión lateral de la rama ascendente define un marcado zócalo, sobre éste se desarrolla una fosa masetérica poco profunda, superficie de inserción del masetero lateral profundo y por debajo de la fosa se inserta desde la porción medio ventral de la vaina alveolar y el proceso angular, el masetero superficial (figs. 8 y 14). En el borde inferior de la región sinfisaria de cada rama mandibular se desarrolla una apófisis y la unión de ambas forma una protuberancia «mentoniana», inserción del vientre anterior del digástrico (figs. 6, 8 y 15). El proceso angular, internamente, presenta una expansión que corresponde a la cresta pterigoidea, superficie de inserción del pterigoideo interno (figs. 9 y 16), ésta se prolonga hacia adelante hasta poco antes de la mitad de la cresta masetérica y finaliza en una pequeña apófisis. Por encima y adelante de esta cresta pterigoidea, se desarrolla una amplia fosa histricognata, limitada hacia arriba por la raíz del incisivo y hacia atrás por la arcada delimitada por el extremo goníaco y el proceso postcondíleo (fig. 9), donde se inserta la porción refleja del masetero superficial (fig. 16). La diastema es amplia, extendiéndose poco por debajo de la superficie oclusal molariforme y el cóndilo mandibular es redondeado y alargado posteriormente (fig. 9).

Los incisivos superiores son estilizados y proodontes, su extremo radicular finaliza por detrás de la raíz anterior del proceso cigomático y sobre el fondo del alvéolo del M2, siendo el valor del ángulo de Thomas de 110 grados (fig. 10). Todos los elementos de la serie molariforme, tanto inferior como superior, presentan un desarrollo semejante, sus ejes

Tabla 2.—**Músculos masticatorios inferidos en *Actenomys*, respecto de aquellos observados en *Ctenomys* (véase figs. 14 a 17)**

Músculo masticatorio	*Ctenomys:* origen e inserción	*Actenomys:* origen e inserción	Razón de su inferencia en *Actenomys*
Masetero superficial	Concentrado	Amplio	«Tuberosidad masetérica» reducida, vaina alveolar y proceso angular poco extendidos lateralmente
Masetero lateral profundo	Concentrado	Amplio	Arcada cigomática poco robusta y fosa masetérica poco profunda
Masetero medial	Concentrado	Expandido hacia delante y laminar	Amplia superficie sobre el rostro y fosa sobre la mandíbula muy alargada
Temporal principal	Amplio y espeso	Angosto	Fosa temporal reducida y apófisis coronoides corta
Temporal orbital	Concentrado	?	Fosa retromolar poco profunda
Pterigoideo interno	Concentrado y formando un ángulo mayor a 30°	Expandido	Cresta pterigoidea muy reducida
Digástrico	Amplio, laminar y convergente con su simétrico	Angosto, estilizado y paralelo con su simétrico	Proceso paraoccipital y protuberancia mentoniana reducidos

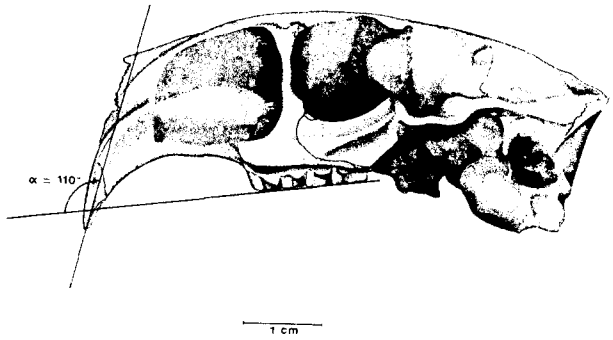

Fig. 10.—Vista lateral del cráneo de *Actenomys* donde se observa el ángulo de Thomas. Procedencia estratigráfica: Chapadmalalense. Repositorio: MMMP 1224.

mayores son oblicuos con respecto al plano sagital y ambas series convergen levemente hacia adelante, siendo la superficie oclusal plana y horizontal (figs. 4 y 7). Los incisivos inferiores son estilizados y proodontes y el arco formado por la raíz de los mismos es muy amplio, finalizando cerca de la base del cóndilo y por detrás del m3 (fig. 9).

Desarrollo inferido de los músculos masticatorios en A. priscus *teniendo en cuenta las superficies de origen e inserción*

El estudio de las superficies de origen e inserción de los músculos permite inferir que poseyó un patrón semejante al de *Ctenomys* (figs. 11 a 13, según De Santis *et al.*, 1998), aunque su desarrollo fue menor y disposición relativa diferente. Sobre esta base, se muestra el desarrollo y disposición

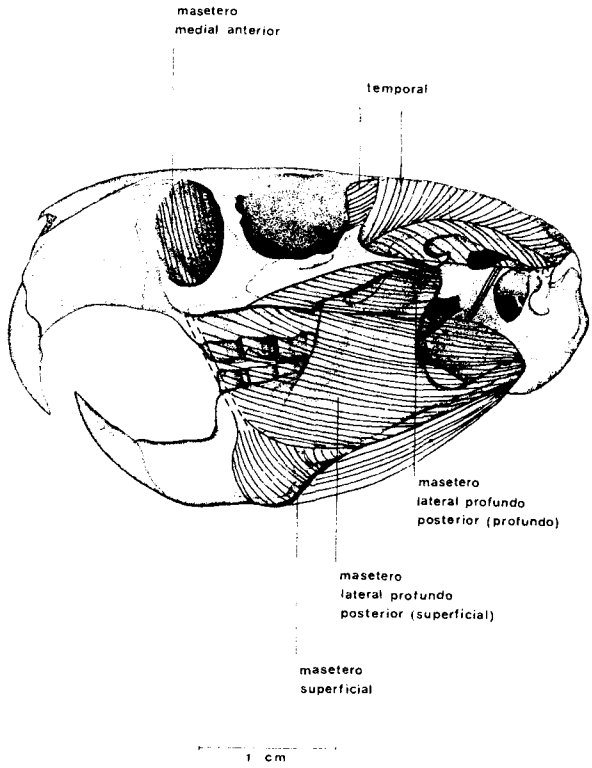

Fig. 11.—Vista lateral superficial del cráneo de *C. australis* donde se observan los músculos masetero superficial, masetero lateral profundo y el origen de los músculos masetero medial y temporal.

inferidos de los músculos masticatorios de *Actenomys,* homólogos de aquellos reconocidos en *Ctenomys;* masetero superficial, masetero lateral profundo, masetero medial, temporal, pterigoideos y digástrico (tabla 2).

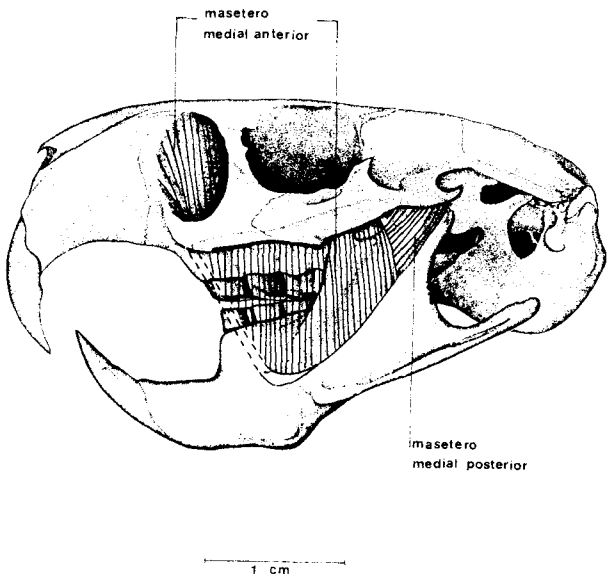

Fig. 12.—Vista lateral del cráneo de *C. australis* donde se observa el origen e inserción del músculo masetero medial.

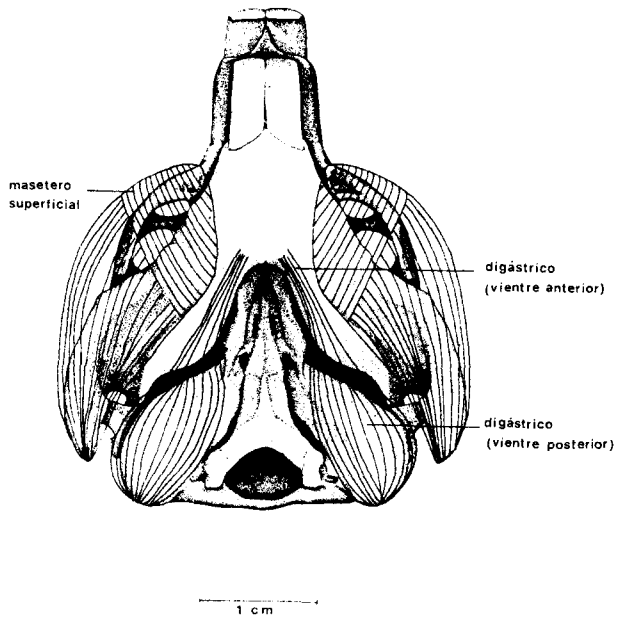

Fig. 13.—Vista ventral del cráneo de *C. australis* donde se observan los músculos masetero superficial y digástrico.

Discusión y conclusiones

Según Woods y Howland (1979), en los roedores donde predominan los movimientos masticatorios oblicuos, el músculo pterigoideo interno forma un ángulo mayor a 30° con respecto al plano sagital y el digástrico es convergente con su simétrico, mientras que en aquéllos donde el ángulo es menor que 30° y el digástrico es paralelo, predominan los movimientos masticatorios anteroposteriores.

Pascual *et al.* (1986), al inferir el desarrollo de la musculatura masticatoria en un marsupial fosorial de Edad Colhuehuapense, comparado con *Ctenomys*, concluye que este último combina el movimiento masticatorio principal de tipo propalinal con movimientos secundarios laterales y verticales. Según Verzi (1994), la disposición de los músculos pterigoideos y digástrico, más las estrías de desgaste (formando un ángulo de 50° a 70° respecto al eje del cráneo) presentes sobre la superficie oclusal, indican que los movimientos masticatorios se encuentran alineados siendo la masticación unilateral u oblicua; según este mismo autor, el sentido de las estrías de desgaste en *Actenomys* es semejante a las de *Ctenomys*.

De acuerdo con Woods y Howland (1979), hemos inferido que en *Actenomys*, donde su histricognatía es moderada con respecto a *Ctenomys* y que las apófisis paraoccipitales son más estilizadas, el músculo digástrico presenta una disposición casi paralela con su simétrico y asociado al menor desarrollo del músculo temporal provocarían un movimiento propalinal importante y preponderante respecto de los otros dos.

Además teniendo en cuenta el desarrollo de superficies de origen e inserción muscular, inferimos que *Actenomys* poseyó una musculatura masticatoria menos robusta que la de *Ctenomys* y debió ser una forma menos especializada, donde la fuerza de su actividad masticatoria habría sido proporcionalmente más débil. También hipotetizamos que *Actenomys*, cuyos incisivos son proodontes, estilizados y poco curvos, estaría adaptado a vivir en un ambiente subterráneo, pero que sus galerías las construiría en suelos arcilloso o de arena fina; seguramente más capacitado para desarrollar una vida epígea que *Ctenomys* y su alimento lo obtendría básicamente del exterior. A iguales conclusiones arriban De Santis (1986) y Verzi (1994) teniendo en cuenta el desarrollo relativo de la cavidad orbitaria y la amplia superficie de origen del masetero medial. Según Fernández (1997), la fina sección de los incisivos podría ser útil en la excavación de suelos muy duros, al ejercer una mayor presión por unidad de superficie, sin embargo Korenblum (1991) considera que *Actenomys* sólo podría haber sido un braquioexcavador, descartando la utilización de los incisivos para este fin.

La superficie de oclusión de las series molariformes en *Ctenomys* y *Actenomys* es semejante, aunque en el primero esta superficie está representada por un espacio más reducido anteroposteriormente, lo cual se manifiesta en la mayor imbricación de los molariformes y en la reducción extrema de los M3/m3; este

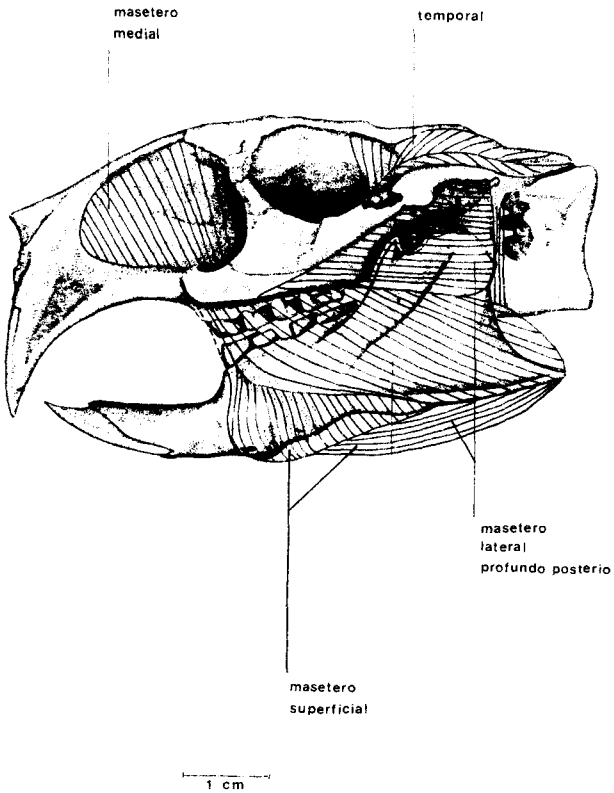

Fig. 14.—Vista lateral del cráneo de *Actenomys* donde se observan los músculos masticatorios masetero superficial, masetero lateral profundo, masetero medial y temporal; inferidos a partir de sus superficies de origen e inserción.

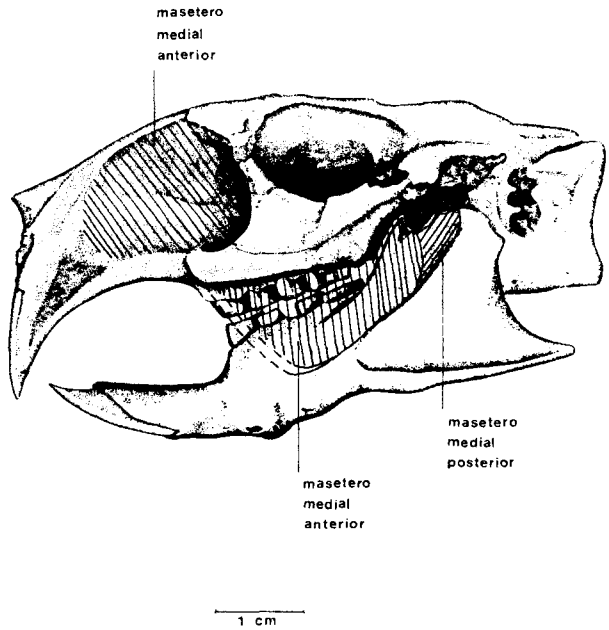

Fig. 15.—Vista lateral del cráneo de *Actenomys* donde se observa el músculo masetero medial inferido a partir de su origen e inserción.

carácter estaría relacionado con un gran refuerzo de su aparato masticador (De Santis *et al.*, 1998). Las series molariformes son subparalelas en *Ctenomys* (De Santis *et al.*, 1998) y ligeramente convergentes hacia delante en *Actenomys* (De Santis, 1986); según Landry (1957) esta característica estaría relacionada con el movimiento alternado de ambas ramas mandibulares en la masticación propalinal.

Actenomys presenta caracteres en sus músculos masticatorios que indican una fuerza relativamente más débil que en *Ctenomys*, lo que permite suponer que el tipo de alimento fue más tierno. Además la importante procumbencia de los incisivos podría indicar una posible adaptación a la excavación con los dientes (De Santis, 1986; Reig y Quintana, 1992; Justo *et al.*, 1995). Según Lessa (1990) la procumbencia se logra incrementando el largo del incisivo y/o el rostro; en *Actenomys* la misma podría estar vinculada con el desarrollo del rostro y según Fernández (1997), no estaría relacionada con el crecimiento alométrico del mismo, sino que conformaría un componente de su aparato excavador. Además en este género, donde la superficie de origen del masetero medial anterior está extendida hacia los incisivos, supuestamente con fibras horizontales como en *Lagostomus* (Verzi, 1994), la procumbencia de los mismos sugiere que los habría utilizado para el cavado (De Santis, 1986; Reig y Quintana, 1992; Verzi, 1994; Justo *et al.*, 1995).

Actenomys presenta un cráneo menos robusto con respecto a *Ctenomys* y cercano en sus caracteres a algunos géneros más generalizados de la Familia Octodontidae (De Santis, 1986), sin embargo habría sido un cavador activo, ya que se observan adaptaciones en el cráneo y miembros anteriores; a su vez habría habitado ambientes húmedos y con alta cobertura vegetal (Fernández, 1997). Por otro lado, si bien fue un cavador activo, los caracteres morfológicos cráneo-dentarios, así como la musculatura asociada, lo acercan a formas vivientes (i.e. algunos Lagostominae) adaptadas a ambientes similares donde la adaptación cavícola no alcanza a ser extrema. Genise (1989) señala que *Actenomys* construye un tipo de cueva como un modelo de transición previo al de *Ctenomys* que excava un típico túnel horizontal con funciones alimentarias; por lo tanto *Actenomys* representaría un grado estructural y adaptativo previo que condujo a la especialización progresiva que culminó con la diferenciación de *Ctenomys*, el cual está adaptado a vivir en suelos donde las condiciones de supervivencia fueron vedadas a sus predecesores más generalizados.

Teniendo en cuenta el desarrollo del aparato masticador de *Actenomys* inferimos que presentó un

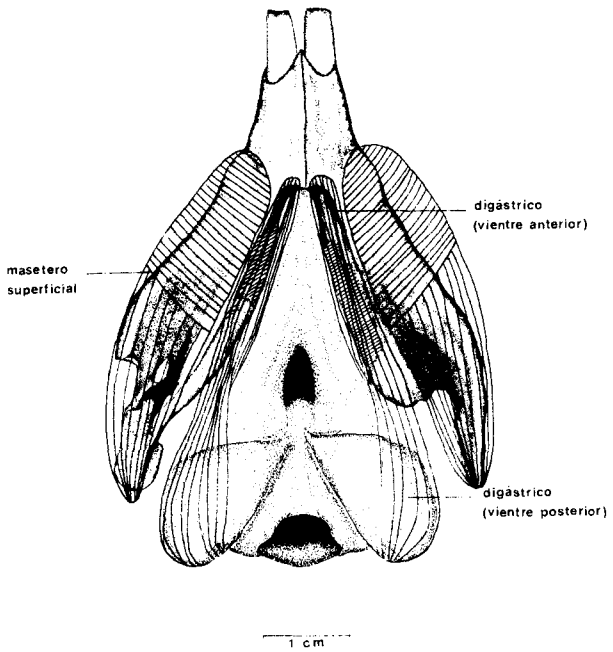

Fig. 16.—Vista ventral del cráneo de *Actenomys* donde se observan los músculos masetero superficial y digástrico, inferidos a partir de sus inserciones.

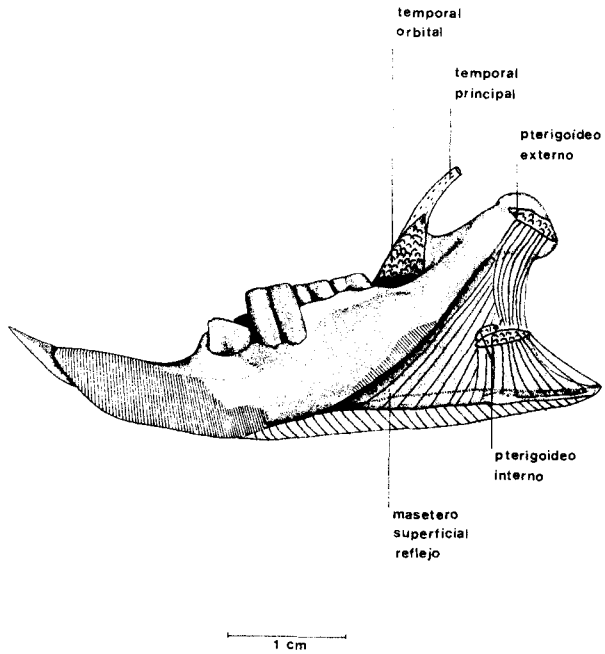

Fig. 17.—Vista interna de la mandíbula de *Actenomys* donde se observan los músculos masetero superficial reflejo, pterigoideo interno y externo, temporal orbital y principal, inferidos a partir de sus inserciones.

plan semejante al del género viviente *Ctenomys,* no obstante, a través del análisis de sus inserciones se puede observar que la disposición de sus músculos fue ligeramente distinta y que el desarrollo relativo de los mismos debió ser menor. Por lo tanto, sus caracteres indican que poseyó movimientos propalinales preponderantes y oblicuos semejantes a los de *Ctenomys,* siendo menos especializado y con una fuerza de masticación proporcionalmente más débil.

Teniendo en cuenta estos rasgos morfológicos y las características de los depósitos sedimentarios donde los restos de *Actenomys* fueron exhumados, inferimos que éste habría vivido en ambientes con un porcentaje de humedad mayor que el de las formas actuales, situación reinante hacia fines del Plioceno y principios del Pleistoceno en la región pampeana, y que la gradual desertización condujo hacia la adaptación progresiva de algunos Ctenomyidae y a la extinción de otros.

Referencias

Cione, A. L., y Tonni, E. P. (1995a). Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana,* 32, 369-374.

Cione, A. L., y Tonni, E. P. (1995b). Chronostratigraphy and «Land-Mammal Ages» in the Cenozoic of Southern South America: principles, practices, and the «Uquian» problem. *J. Paleont.,* 69, 135-159.

De Santis, L. J. M. (1986). *Estudio comparado del aparato masticatorio de los Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae) fósiles y vivientes.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 64 págs.

De Santis, L. J. M., Moreira, G. J., y Justo, E. R. (1998). Anatomía de la musculatura branquiomérica de algunas especies de *Ctenomys* Blainville, 1826 (Rodentia, Ctenomyidae): caracteres adaptativos. *Bol. Soc. Biol. Concepción,* 69, 89-107.

Fernández, M. A. (1997). *Especialización morfológica y hábitat del género fósil* Actenomys *(Rodentia: Octodontidae) del Plioceno tardío, Barranca de Los Lobos, Pdo. de General Pueyrredón.* Tesis de grado. Universidad Nacional de Mar del Plata, 33 págs.

Genise, J. F. (1989). Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana,* 26, 33-42.

Justo, E. R., Bozzolo, L. E., y De Santis, L. J. M. (1995). Microstructure of the enamel of the incisors of some Ctenomyid and Octodontid rodents (Rodentia, Caviomorpha). *Mastozoología Neotropical,* 2, 43-51.

Korenblum, H. M. (1991). *Descripción y análisis funcional comparativo del esqueleto craneano y poscraneano del género fósil* Actenomys *(Rodentia: Octodontidae) de la Fm. Chapadmalal (Plioceno Superior).* Tesis de grado. Universidad Nacional de Buenos Aires, 35 págs.

Landry, S. O. (1957). The interelationships of the new and old world hystricomorph rodents. *Univ. California Publ. Zool.,* 56, 1-105.

Lessa, E. P. (1990). Morphological evolution of subterranean mammals: integrating structural, functional and ecological perspectives. En: (E. Nevo y O. A. Reig, eds.). *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels* A. R. Liss, New York, págs. 211-230.

Pascual, R. (1984). La sucesión de las Edades-Mamíferos, de los climas y del diastrofismo Sudamericano durante el Cenozoico: Fenómenos concurrentes. *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. Nat. Bs. As.*, 36, 15-37.

Pascual, R., Carlini, A. A., y De Santis, L. J. M. (1986). Dentition and Ways of Life in Cenozoic South American Rodent-Like Marsupials. Oustanding Examples of Convergence. En: (D. E. Russel, J. P. Santoro y D. Sigogneau-Russel, eds.). *Teeth Revisited: Proccedings of the VII International Symposium on Dental Morphology,* París, Mém. Mus. natn. (Serie C), 53, 217-226.

Reig, O. A. (1958). Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geol. Lilloana,* 2, 241-253.

Reig, O. A., Contreras, J. R. y Piantanida, M. J. (1965). Contribución a la elucidación de la sistemática del género *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). I. Relaciones de parentesco entre muestras de ocho poblaciones de tuco-tucos inferidas del estudio estadístico de variables del fenotipo y su correlación con las características del cariotipo. *Fac. Cien. Exac. y Nat., Contrib. Cien. (ser. Zool.),* Univ. Bs. As., 2, 301-352.

Reig, O. A., y Quintana, C. A. (1992). Fossil Ctenomyinae rodents of the genus *Eucelophorus* (Caviomorpha: Octodontidae) from the Pliocene and early Pleistocene of Argentina, *Ameghiniana,* 29, 363-380.

Verzi, D. H. (1994). *Origen y evolución de los Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía craneo-dentaria.* Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, 227 págs.

Verzi, D. H., y Lezcano, M. (1996). *Status* sistemático y antigüedad de *«Megactenomys» kraglievichi* Rusconi, 1930 (Rodentia, Octodontidae). *Rev. Mus. La Plata,* 9 (59-60), 239-246.

Woods, Ch. A. (1972). Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.,* 147, 115-198.

Woods, Ch. A., y Howland, E. (1979). Adaptative radiation of Capromyid Rodents anatomy of the masticatory apparatus. *J. Mammal.,* 60, 95-116.

Zárate, M. A. (1989). *Estratigrafía y geología del Cenozoico Tardío en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y Arroyo Chapadmalal. Pdo. Gral. Pueyrredón, Prov. de Bs. As.* Tesis Doctoral. Fac. Cs. Nat. y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 221 págs.

Recibido el 14 de diciembre de 1999.
Aceptado el 21 de febrero de 2000.