

Un nuevo sigmodontino (Mammalia: Rodentia) del Plioceno de Argentina y consideraciones sobre el registro fósil de los Phyllotini

A new sigmodontine (Mammalia: Rodentia) from the Pliocene of Argentina
and considerations about the fossil record of the Phyllotini

ULYSES F. J. PARDIÑAS

Departamento Científico Paleontología Vertebrados,
Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/Nº,
1900 La Plata y CONICET, Argentina

RESUMEN

Se describe un nuevo género y especie de sigmodontino Phyllotini cuyos restos fueron exhumados en sedimentos de la Formación Vorohué (Plioceno superior, Piso Marplatense, Subpiso Vorohuense) del sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Sobre la base del análisis morfológico se concluye que el nuevo taxón puede referirse al grupo *Reithrodon*, caracterizado por la presencia de sutura premaxilo-maxilar en ángulo y molares sigmodontes. Los resultados del análisis filogenético preliminar sugieren su condición de grupo hermano plesiomorfo con respecto al clado *Reithrodon auritus* + *Neotomys ebriosus*. Adicionalmente, se realiza una sinopsis sobre el registro fósil de la tribu Phyllotini en la región pampeana y sus principales tendencias evolutivas.

Palabras clave: Sigmodontinae, grupo *Reithrodon*, Taxonomía, Paleoecología.

ABSTRACT

A new genus of the sigmodontine tribe Phyllotini from the Late Pliocene of southeastern Buenos Aires Province (Vorohué Formation, Marplatense Stage) is described. The new taxon is referred to the *Reithrodon* group, characterized by the premaxillo-maxillary suture with acutely angled bend and sigmoidal molars. The phylogenetic analysis shows that the new genus is the sister plesiomorphic taxon of the clade *Reithrodon auritus* + *Neotomys ebriosus*. Additionally, a short review of the fossil record of the tribe Phyllotini and their main evolutionary trends in the pampean region is provided.

Key words: Sigmodontinae, *Reithrodon* group, Taxonomy, Paleoecology.

INTRODUCCION

Los Phyllotini han sido uno de los grupos de sigmodontinos más estudiados en los últimos años (e. g., Braun 1993, Braun & Mares 1995, Olds & Anderson 1989, Step-pan 1993, 1995). Sin embargo y en claro contraste con otros agrupamientos tribales numerosos (Akodontini, Oryzomyini), poco es lo que se ha aportado sobre tres aspectos, básicos a cualquier análisis filogenético: a) clarificación taxonómica de numerosos géneros politípicos -*Eligmodontia*, *Calomys*, *Phyllotis*,

Graomys- especialmente desde una óptica morfológica cráneo-dentaria y externa, b) distribución detallada y relación con parámetros ambientales, y c) registro paleontológico y su integración al contexto filogenético y evolutivo. Justamente este trabajo intenta aportar al conocimiento del registro fósil de la tribu, mediante la descripción de un nuevo género y especie del Plioceno superior del sur de la provincia de Buenos Aires. Además, se comenta brevemente la historia evolutiva de los filotinos, con énfasis en su devenir en latitudes medias de la Argentina.

METODOS

La comparación y discusión se efectuó sobre la base de ejemplares de filotinos actuales y fósiles (Apéndice I) conservados en las colecciones del Departamento Científico Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP), de la División Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) y del Instituto Argentino de Investigación de Zonas Áridas (IADIZA CM). La nomenclatura dentaria corresponde a Reig (1977) y el criterio taxonómico adoptado a Galliari et al. (1996). El criterio cronoestratigráfico empleado es el de Cione & Tonni (1995a, 1995b). Las medidas (expresadas en milímetros [mm]) fueron tomadas con ocular micrométrico adosado a lupa binocular Wild M-5 (en los molares sólo se indican diámetros máximos). Con dicha lupa se confeccionaron las ilustraciones. Las fotografías fueron procesadas en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del MLP.

Otras abreviaturas utilizadas en el texto y en las tablas: m1, m2, m3, M1, M2, M3: notación para los molares inferiores y superiores. L: diámetro anteroposterior. A: diámetro transversal.

RESULTADOS

Paleontología sistemática

Orden Rodentia Bowdich, 1821
 Suborden Myomorpha Brandt, 1877
 Superfamilia Muroidea Miller et Gidley, 1918
 Familia Muridae Illiger, 1815
 Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843
 Tribu Phyllotini Vorontzov, 1959
Panchomys gen. nov.

Especie tipo: *Panchomys steppani* sp. nov.

Diagnosis: un Phyllotini (Rodentia, Sigmodontinae) perteneciente al grupo *Reithrodon* (sensu Olds & Anderson 1989) de tamaño similar a *Reithrodon auritus*. Se diferencia de los integrantes de este grupo y de *Loxodontomys micropus* por: procíngulo del m1 de forma romboidal, sin evidencias de fléxico anteromediano ni cíngulo anterolabial y desplazado externamente con respecto al eje dentario; posterofléxico del m1 bien desarrollado y claramente

transversal en los molares con grado de desgaste moderado; ausencia de protofléxico en el m2; longitud del m3 subigual a la del m2; M2 con hipoflexo orientado oblicuamente con su fondo opuesto a un corto paraflexo.

Distribución geográfica y cronológica: región de Mar del Plata-Miramar (sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina); Subpiso Vorohuense, Piso Marplatense (Plioceno superior).

Derivatium nominis: dedicado al Dr. Francisco "Pancho" Goin, por su contribución al conocimiento de los marsupiales fósiles del cono sur de Sudamérica.

Holotipo: MLP 88-XI-20-1, fragmento de hemimandíbula izquierda con los m1-m3, fragmento de hemimaxilar derecho con los M1-M2, extremo proximal de fémur, extremo proximal de tibia, atlas, fragmento de axis, vértebra torácica, dos vértebras caudales, metapodo, calcáneo, astrágalo, fragmento de interparietal, fragmento de escamoso derecho e izquierdo, premaxilar izquierdo incompleto y cápsula mastoidea izquierda, todos los restos pertenecientes a un mismo individuo. Coleccionado por M. Lezcano en Playa "Terrazas del Marquesado", 10 kilómetros al nor-noreste de la localidad de Miramar, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina (38° 14' S 57° 44' O). Exhumado en limos loessoides referibles a la Formación Vorohué (sensu Kraglievich 1952), Subpiso Vorohuense, Piso Marplatense (Plioceno superior).

Hipodigma: el holotipo es el único resto conocido.

Derivatium nominis: dedicada al Dr. Scott Steppan, por su contribución al conocimiento de los filotinos vivientes.

Diagnosis: la misma del género por monotipia.

Medidas: Tablas 1 y 2.

Descripción: todos los molares de *Panchomys steppani* son de coronas planas, con una hipsodoncia algo menor que la de *Reithrodon auritus*.

m1 (Fig. 1b): es un diente alargado en sentido anteroposterior con desgaste acuenado en los sectores de dentina. La región del procíngulo está claramente desviada hacia el exterior con respecto al eje dentario.

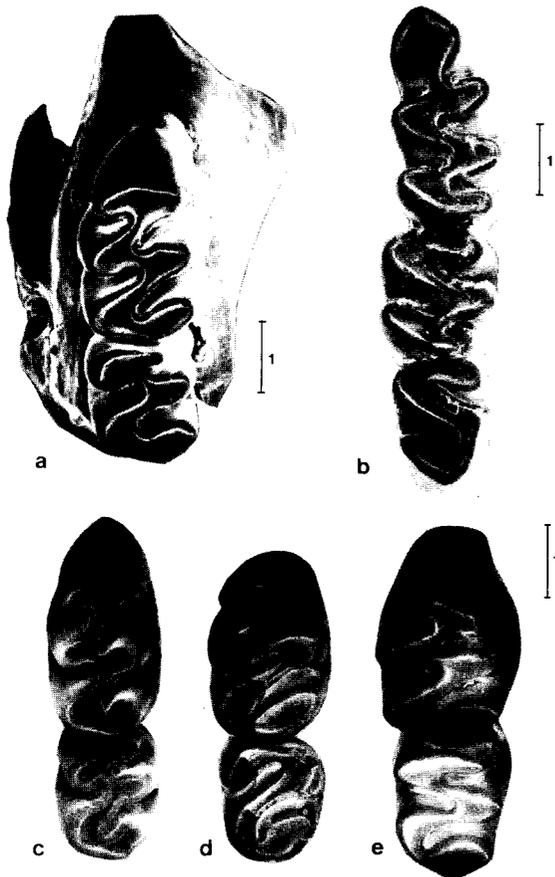


Fig. 1: *Panchomys steppani* gen. et sp. nov. (MLP 88-XI-20-1, holotipo): a. hemimaxilar derecho con M1-2 (vista oclusal), b. m1-3 (vista oclusal). Compárese con los M1-2 derechos (vista oclusal) de: c. *Loxodontomys micropus*, d. *Euneomys chinchilloides* y e. *Reithrodon auritus*. Obsérvese la orientación del hipoflexo (carácter 7) y grado de desarrollo del paraflexo (carácter 6) en el M2. Escala gráfica en mm.

Panchomys steppani gen. et sp. nov. (MLP 88-XI-20-1, holotipo): a. Right hemimaxilla with M1-2 (occlusal view); b. m1-3 (occlusal view). To compare with the right M1-2 (occlusal view) of: c. *Loxodontomys micropus*, d. *Euneomys chinchilloides*, and e. *Reithrodon auritus*. Note the orientation of the hipoflexus (character 7) and the paraflexus development (character 6) in the M2. Graphic scale in mm.

En algunos ejemplares de *R. auritus* y *Loxodontomys micropus* se observa una suave desviación de la parte anterior del diente, pero no en el grado alcanzado por *P. steppani*. El procíngulo es romboidal, con su extremo anterior acuminado y sin evidencias de fléxido anteromediano ni cín-gulo anterolabial. La cara posterior está limitada por los proto- y metafléxido, ambos

de buen desarrollo y subiguales, determinando un múrido anterior estrecho y de ubicación medial. La torsión de la parte anterior del diente otorga a las restantes estructuras una configuración especial. De esta manera el metacónido se conecta en forma oblicua con el protocónido, formando un metalófidio continuo. El mesofléxido es transverso y penetra un poco más que hasta la mitad de la superficie oclusal, con su fondo apenas dirigido hacia adelante. Junto al hipofléxido, algo menos penetrante, pero igualmente transverso, determinan un múrido posterior suavemente transverso. Las áreas de los proto- e hipocónido son subiguales y alternan marcadamente con los lófidio linguales. El posterofléxido es penetrante y bien desarrollado, de dimensiones menores que el mesofléxido. Se observan raíces accesorias únicas labial y lingual con una expresión similar a la de *R. auritus*.

m2 (Fig. 1b): sin evidencias de protofléxido. Los hipo- y posterofléxido son de posición transversa; este último, aunque es el primero en la secuencia de obliteración, presenta un buen desarrollo. Al igual que en *L. micropus* y *R. auritus*, el entolófidio es el lófidio más largo y sobresale lingualmente.

m3 (Fig. 1b): alargado anteroposteriormente y claramente sigmoide. Tanto el hipo- como el mesofléxido son penetrantes y subiguales.

M1 (Fig. 1a): este diente, de forma subrectangular, presenta un patrón trilofodonte con las cúspides opuestas. Los flexos muestran una marcada laminaridad, oblicuos y de fondos alternantes, mientras que los lofos son algo más transversos. El procíngulo está comprimido en sentido antero-posterior. Las áreas de los proto- e hipocónido son subtriangulares; los para- y metalofo, subiguales, alcanzando en su penetración oclusal la línea media del diente. El posterolofa no está diferenciado. Existe una raíz accesoria labial, bien visible y de ubicación medial; *R. auritus* generalmente muestra una doble raíz labial y de ubicación más central.

M2 (Fig. 1a): de forma cuadrangular, igualmente trilofodonte y con una leve alternancia de cúspides. Los flexos son oblicuos aunque en menor grado que los del M1. La región del hipocono es algo mayor que la

TABLA I

Medidas de los molares y serie dentaria superior en el holotipo de *Panchomys steppani* y en otras especies discutidas en el texto.

Measurements of the upper molars and toothrow of the holotype of *Panchomys steppani* and the other species discussed in the text.

ESPECIE	EJEMPLAR	LM1	AM1	LM2	AM2	LM3	AM3	M1-3	LM3/LM2	M1-3/LM3
<i>Panchomys steppani</i>	MLP 88-XI-20-1	2,72	1,80	1,60	1,56	–	–	–	–	–
<i>Loxodontomys micropus</i>	MLP s/n	2,56	1,76	1,60	1,48	1,32	1,20	5,94	0,83	4,50
	MLP s/n	2,36	1,68	1,60	1,44	1,48	1,32	6,02	0,93	4,07
	MLP s/n	2,36	1,68	1,52	1,52	1,56	1,16	5,94	1,03	3,81
	MLP s/n	2,64	1,76	1,60	1,68	1,68	1,56	6,36	1,05	3,79
	MLP s/n	2,44	1,60	1,60	1,48	1,36	1,32	5,94	0,85	4,37
	MLP s/n	2,52	1,60	1,60	1,48	1,36	1,28	5,94	0,85	4,37
	MLP s/n	2,40	1,72	1,60	1,56	1,52	1,40	5,86	0,95	3,86
	MLP s/n	2,44	1,64	1,60	1,60	1,60	1,36	5,94	1,00	3,71
	MLP s/n	2,48	1,64	1,64	1,52	1,52	1,44	6,03	0,93	3,97
	MEDIA	2,47	1,68	1,60	1,53	1,49	1,34	6,00	0,93	4,03
	DESVIO	0,09	0,06	0,03	0,07	0,11	0,11	0,14	0,08	0,28
	MINIMO	2,36	1,60	1,52	1,44	1,32	1,16	5,86	0,83	3,71
	MAXIMO	2,64	1,76	1,64	1,68	1,68	1,56	6,36	1,05	4,50
<i>Reithrodon auritus</i>	MLP s/n	3,20	2,08	1,88	2,00	1,80	1,64	7,84	0,96	4,36
	MLP s/n	3,24	2,04	1,84	1,80	1,76	1,52	7,26	0,96	4,13
	MLP s/n	3,28	2,12	2,04	2,08	1,80	1,60	7,35	0,88	4,08
	MLP s/n	3,04	2,00	2,00	1,88	2,00	1,40	7,43	1,00	3,72
	MLP s/n	3,20	1,92	1,92	1,68	1,72	1,40	7,51	0,90	4,37
	MLP s/n	3,20	2,00	1,92	1,88	2,00	1,52	7,43	1,04	3,72
	MEDIA	3,19	2,03	1,93	1,89	1,85	1,51	7,47	0,96	4,05
	DESVIO	0,07	0,06	0,07	0,13	0,11	0,09	0,18	0,06	0,27
	MINIMO	3,04	1,92	1,84	1,68	1,72	1,40	7,26	0,88	3,72
	MAXIMO	3,28	2,12	2,04	2,08	2,00	1,64	7,84	1,04	4,37
<i>Euneomys chinchilloides</i>	MLP s/n	2,68	1,92	1,64	1,76	1,36	1,40	5,94	0,83	4,37
	MLP s/n	2,40	1,80	1,64	1,64	1,20	1,32	5,61	0,73	4,68
	MLP s/n	2,64	1,80	1,68	1,76	1,40	1,36	5,86	0,83	4,19
	MEDIA	2,57	1,84	1,65	1,72	1,32	1,36	5,80	0,80	4,40
	DESVIO	0,12	0,06	0,02	0,06	0,09	0,03	0,14	0,05	0,20
	MINIMO	2,40	1,80	1,64	1,64	1,20	1,32	5,61	0,73	4,19
	MAXIMO	2,68	1,92	1,68	1,76	1,40	1,40	5,94	0,83	4,68
<i>Neotomys ebriosus</i>	MACN 27.81	2,64	1,80	1,40	1,76	1,60	1,60	6,02	1,14	3,76
	MACN 31.123	2,40	1,92	1,44	1,92	1,60	1,68	5,69	1,11	3,56
	MACN 31.112	2,60	1,84	1,44	1,80	1,60	1,48	5,78	1,11	3,61
	MEDIA	2,55	1,85	1,43	1,83	1,60	1,59	5,83	1,12	3,64
	DESVIO	0,10	0,05	0,02	0,07	0,00	0,08	0,14	0,01	0,09
	MINIMO	2,40	1,80	1,40	1,76	1,60	1,48	5,69	1,11	3,56
	MAXIMO	2,64	1,92	1,44	1,92	1,60	1,68	6,02	1,14	3,76

TABLA 2

Medidas de los molares y serie dentaria inferior en el holotipo de *Panchomys steppani* y en otras especies discutidas en el texto.

Measurements of the lower molars and toothrow of the holotype of *Panchomys steppani* and the other species discussed in the text.

ESPECIE	EJEMPLAR	LM1	AM1	LM2	AM2	LM3	AM3	M1-3	LM3/LM2	M1-3/LM3
<i>Panchomys steppani</i>	MLP 88-XI-20-1	2,80	1,60	1,68	1,72	2,00	1,40	6,69	1,19	3,35
<i>Loxodontomys micropus</i>	MLP s/n	2,52	1,52	1,60	1,60	1,96	1,40	6,02	1,23	3,07
	MLP s/n	2,20	1,48	1,60	1,56	1,96	1,32	5,94	1,23	3,03
	MLP s/n	2,52	1,56	1,76	1,60	1,88	1,44	6,02	1,07	3,20
	MLP s/n	2,32	1,52	1,60	1,52	1,80	1,36	6,02	1,13	3,34
	MLP s/n	2,40	1,52	1,60	1,52	1,92	1,44	6,02	1,20	3,14
	MLP s/n	2,32	1,52	1,60	1,60	1,80	1,40	5,94	1,13	3,30
	MLP s/n	2,40	1,60	1,68	1,68	1,92	1,44	5,61	1,14	2,92
	MEDIA	2,38	1,53	1,63	1,58	1,89	1,40	5,94	1,16	3,14
	DESVIO	0,11	0,04	0,06	0,05	0,06	0,04	0,14	0,06	0,14
	MINIMO	2,20	1,48	1,60	1,52	1,80	1,32	5,61	1,07	2,92
	MAXIMO	2,52	1,60	1,76	1,68	1,96	1,44	6,02	1,23	3,34
<i>Reithrodon auritus</i>	MLP s/n	3,08	1,68	1,72	1,88	1,64	1,60	7,10	0,95	4,33
	MLP s/n	3,32	1,80	1,80	1,88	1,80	1,64	7,43	1,00	4,13
	MLP s/n	3,08	1,72	1,72	1,80	1,68	1,44	7,02	0,98	4,18
	MLP s/n	2,80	1,68	1,64	1,72	1,80	1,32	7,02	1,10	3,90
	MLP s/n	2,88	1,76	1,64	1,80	2,00	1,32	7,02	1,22	3,51
	MLP s/n	3,20	1,88	1,64	1,96	1,60	1,60	7,18	0,98	4,49
	MLP s/n	3,00	1,76	1,80	1,84	1,88	1,52	7,10	1,04	3,78
	MLP s/n	3,32	1,80	1,80	1,88	1,80	1,64	7,43	1,00	4,13
	MLP s/n	3,00	1,72	1,76	1,84	1,68	1,56	6,85	0,95	4,08
	MLP s/n	3,20	1,72	1,76	1,80	1,68	1,44	6,69	0,95	3,98
	MLP s/n	3,12	1,72	1,80	1,84	1,88	1,48	7,02	1,04	3,73
	MLP s/n	2,84	1,72	1,68	1,72	1,80	1,40	7,18	1,07	3,99
	MEDIA	3,07	1,75	1,73	1,83	1,77	1,50	7,09	1,02	4,02
	DESVIO	0,17	0,05	0,06	0,07	0,11	0,11	0,20	0,07	0,26
	MINIMO	2,80	1,68	1,64	1,72	1,60	1,32	6,69	0,95	3,51
	MAXIMO	3,32	1,88	1,80	1,96	2,00	1,64	7,43	1,22	4,49
<i>Euneomys chinchilloides</i>	MLP s/n	2,60	1,72	1,68	1,72	1,80	1,44	6,52	1,07	3,62
	MLP s/n	2,28	1,60	1,56	1,56	1,60	1,40	6,19	1,03	3,87
	MLP s/n	2,40	1,64	1,64	1,72	1,76	1,48	6,44	1,07	3,66
	MEDIA	2,43	1,65	1,63	1,67	1,72	1,44	6,38	1,06	3,71
	DESVIO	0,13	0,05	0,05	0,08	0,09	0,03	0,14	0,02	0,11
	MINIMO	2,28	1,60	1,56	1,56	1,60	1,40	6,19	1,03	3,62
	MAXIMO	2,60	1,72	1,68	1,72	1,80	1,48	6,52	1,07	3,87
<i>Neotomys ebriosus</i>	MACN 27.81	2,16	1,60	1,72	1,84	1,80	1,64	5,95	1,05	3,31
	MACN 31.123	2,20	1,72	1,76	1,84	1,92	1,64	6,13	1,09	3,19
	MACN 31.112	2,40	1,68	1,72	1,84	1,72	1,60	5,70	1,00	3,31
	MEDIA	2,25	1,67	1,73	1,84	1,81	1,63	5,93	1,05	3,27
	DESVIO	0,10	0,05	0,02	0,00	0,08	0,02	0,18	0,04	0,06
	MINIMO	2,16	1,60	1,72	1,84	1,72	1,60	5,70	1,00	3,19
	MAXIMO	2,40	1,72	1,76	1,84	1,92	1,64	6,13	1,09	3,31

del protocono. El paralofo muestra un buen desarrollo y sobresale labialmente; no hay evidencias de posterolofo. El paraflexo es corto, aunque claramente expresado y su fondo se enfrenta oblicuamente al hipoflexo.

Del maxilar lo único que puede observarse es que la base de los forámenes palatinos sobrepasa parcialmente la raíz anterior del M1. El fragmento de escamoso derecho conserva la raíz del arco cigomático. Es tan robusto como el observado en los representantes vivientes del grupo *Reithrodon* y en *L. micropus*, aunque su base es más ancha en sentido anteroposterior. Anteriormente presenta un reborde similar al de *R. auritus*. En la parte basal existe una proyección aplanada bien notable, mucho más que la condición de *R. auritus* y *L. micropus*. La morfología de la cápsula mastoidea es similar a la de *R. auritus*. El foramen mastoideo se ubica sobre el margen y es pequeño y circular (Fig. 2), a diferencia de *L. micropus* donde es una fisura alargada y de *Euneomys chinchilloides*, que lo presenta con una posición más central sobre la cápsula. El fragmento de interparietal conserva una pequeña porción articulada de parietal, que indica un contacto entre ambos huesos



Fig. 2: *Panchomys steppani* gen. et sp. nov. (MLP 88-XI-20-1, holotipo): cápsula mastoidea (cm) en vista externa; fe: foramen mastoideo. Altura = 3,8 mm.

Panchomys steppani gen. et sp. nov. (MLP 88-XI-20-1, holotipo): mastoidal capsule (cm) in external view; fe: mastoidal foramen. Height = 3.8 mm.

(véase Steppan 1995: fig. 15). El fragmento de premaxilar conserva parte de la sutura premaxilo-maxilar (Fig. 3), la cual es arqueada representando la condición sinapomórfica del grupo *Reithrodon* (véase Steppan 1995: 30). El borde inferior del premaxilar es moderadamente agudo –en vista oclusal– y muestra un engrosamiento a nivel de la sutura premaxilo-maxilar, similar al presente en *R. auritus* y claramente distinto al de *L. micropus* con una definida “pestaña” ósea (Fig. 4). Sobre la región conservada del maxilar no hay evidencias de la inserción del maseter lateralis pars superficialis, claramente visible en *R. auritus*. El foramen intermaxilar está ausente, siendo esta condición frecuente en *E. chinchilloides*.

Comparaciones: el procíngulo romboide y sin ninguna evidencia de fléxido anteromediano ni cíngulo anterolabial, sumado a la torsión labial que experimenta la porción anterior del m1 (Fig. 1b) confieren a *Panchomys steppani* una morfología inconfundible con los restantes integrantes de la tribu Phyllotini. Los tres géneros incluidos en el grupo *Reithrodon* presentan, en mayor o menor grado y en alguna etapa del desgaste, un desarrollo del fléxido anteromediano en el procíngulo del m1 a veces asociado a una fosétida anterior más o menos persistente. Así, en *Reithrodon auritus* el fléxido anteromediano se presenta en los individuos juveniles, desplazado hacia el borde lingual y con un moderado ensanchamiento de su fondo. En *Euneomys chinchilloides* el fléxido anteromediano, de posición central, suele persistir hasta en los ejemplares subadultos. *Neotomys ebriosus* presenta una morfología variable, aunque similar a la de *R. auritus*, con un fléxido anteromediano lingual asociado a una conspicua fosétida anterior (Fig. 5). La tendencia hacia la pérdida del fléxido anteromediano y del cíngulo anterolabial posiblemente sea una consecuencia del incremento de la altura de la corona con la consiguiente simplificación de estructuras (véase Schmidt-Kittler 1984). Otro aspecto destacable en *P. steppani* es el largo del m3 en relación al del m2. Este carácter lo acerca más estrechamente a *Loxodontomys micropus* y *E. chinchilloides*, donde el largo del m3 es subigual o algo mayor al del m2, mientras

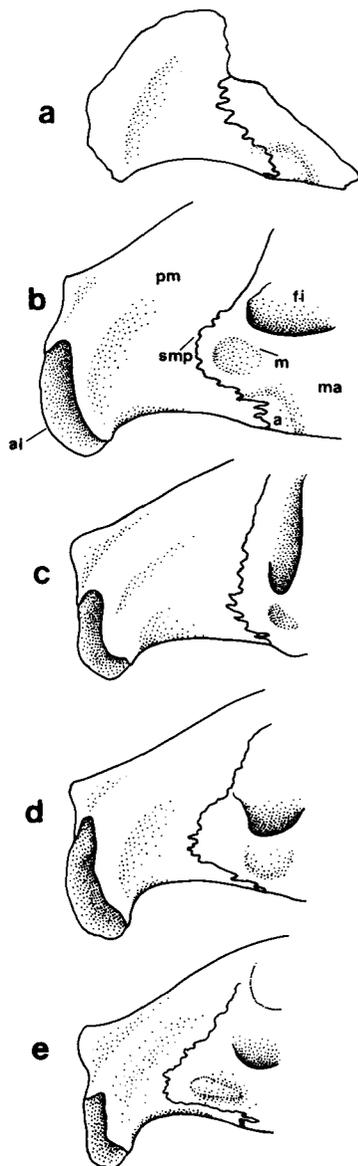


Fig. 3: Región premaxilo-maxilar izquierda (esquemática): a. *Panchomys steppani*, b. *Reithrodon auritus*, c. *Loxodontomys micropus*, d. *Euneomys chinchilloides* y e. *Neotomys ebriosus*. Referencias: a: abultamiento en el contacto premaxilo-maxilar (carácter 15), ai: alvéolo del incisivo, fi: foramen infraorbitario, m: área de inserción del maseter lateralis pars superficialis, ma: maxilar, pm: premaxilar y smp: sutura premaxilo-maxilar.

Left premaxillo-maxillary region (schematic): a. *Panchomys steppani*, b. *Reithrodon auritus*, c. *Loxodontomys micropus*, d. *Euneomys chinchilloides* y e. *Neotomys ebriosus*. References: a: knob close to premaxillo-maxillary suture (character 15), ai: incisive alveoli, fi: infraorbital foramen, m: insertion area of maseter lateralis pars superficialis, ma: maxillary, pm: premaxillary, and smp: premaxillo-maxillary suture.

que en *R. auritus* y *N. ebriosus* hay una marcada reducción del m3 en sentido anteroposterior (véanse la Tabla 2 y la Fig. 6).

Análisis filogenético

Siguiendo la postura de Steppan (1996) de incorporar los sigmodontinos extintos, pese al escaso conocimiento que de estos se tiene, en un análisis filogenético integral, se elaboró una matriz de caracteres para *Panchomys steppani*, *Loxodontomys micropus* y los representantes previamente conocidos del grupo *Reithrodon* (Tabla 3). Los 17 caracteres utilizados –previa experimentación y eliminación de caracteres no informativos– corresponden, en parte, a aquellos dentarios y craneanos detallados por Steppan (1995) en su análisis cladístico de la tribu Phyllotini. En el criterio de polaridad se siguió a Steppan

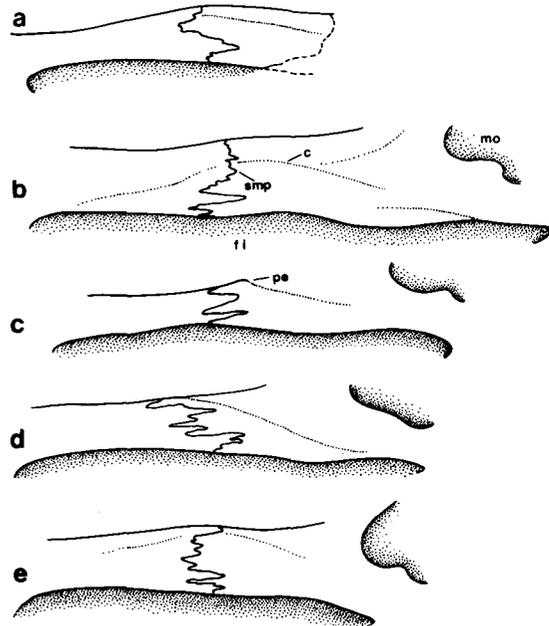


Fig. 4: Borde inferior de la región premaxilo-maxilar izquierda (esquemática). Especies en el mismo orden de la Figura 3. Referencias: c: "cresta" sobre el borde inferior del maxilar, fi: foramen incisivo, mo: alvéolo del M1 y pe: "pestaña" ósea en la sutura premaxilo-maxilar (únicamente en *Loxodontomys micropus*).

Lower border of the left premaxillo-maxillary region (schematic). Species in the same order of the Figure 3. References: c: swelling on the lower border of the maxillary, fi: incisive foramen, mo: alveoli of M1, and pe: bony "edge" in the premaxillo-maxillary suture (only for *Loxodontomys micropus*).

(1995), a excepción de los caracteres nuevos o discutidos (Apéndice II). El análisis fue llevado a cabo con el programa Hennig86 versión 1.5 (Farris 1988) y graficado mediante Clados versión 1.1 (Nixon 1992).

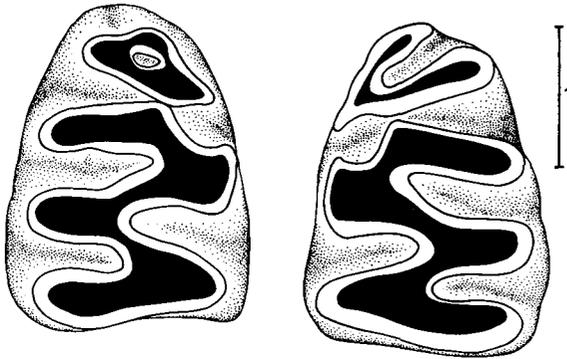


Fig. 5: a. *Neotomys ebriosus* (IADIZA CM-1155), m1 derecho (vista oclusal); b. *Neotomys ebriosus* (IADIZA CM-1155), m1 izquierdo (vista oclusal). Obsérvese la ausencia de múrido anterior. Escala gráfica en mm.

a. *Neotomys ebriosus* (IADIZA CM-1155), right m1 (occlusal view); b. *Neotomys ebriosus* (IADIZA CM-1155), left m1 (occlusal view). Note the absence of anterior murid. Graphic scale in mm.

Se obtuvo un cladograma (Fig. 7) con una longitud de 34 pasos, un CI = 0,73 y un RI = 0,43. La topología del mismo justifica el monofiletismo del grupo *Reithrodon* y la condición de *Panchomys steppani* como grupo hermano plesiomorfo del clado *Reithrodon auritus* + *Neotomys ebriosus*. Un análisis filogenético con amplia discusión de estos y otros representantes de la tribu Phyllotini se brinda en otro trabajo (Steppan & Pardiñas, en prensa).

DISCUSION

Panchomys steppani presenta una serie de rasgos que permiten incluirlo en el grupo *Reithrodon*: molares sigmoides claramente hipsodontes (Fig. 1a), cíngulo anterolabial del m1 indistinto (Fig. 1b) y sutura premaxilo-maxilar en ángulo (Fig. 3a). Lamentablemente, no puede confirmarse la presencia de surco/s en los incisivos superiores —ante la inexistencia de estos elementos— pero es altamente probable, dada la aparición de este carácter en *Reithrodon auritus*, *Euneomys chinchilloides* y *Neotomys ebriosus*. Esta

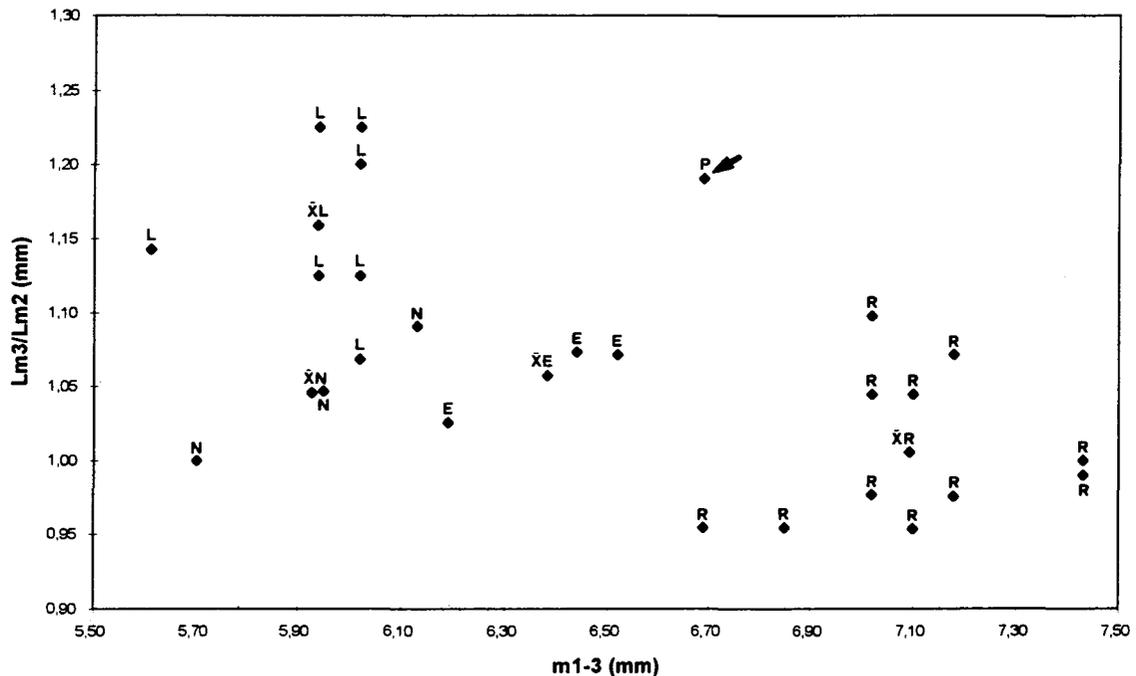


Fig. 6: Relación entre la longitud de la serie dentaria inferior y un índice calculado entre la longitud de los m3 y m2 para las especies consideradas en este trabajo. Referencias: L *Loxodontomys micropus*, N = *Neotomys ebriosus*, E = *Euneomys chinchilloides*, R = *Reithrodon auritus*, P = *Panchomys steppani*, \bar{x} = media

Relationship between length of lower toothrow and an index calculated between the length of m2 and m3 of the species discussed in the present paper.

nueva especie constituye un taxón especializado dentro del grupo: su marcada hiposodoncia y simplificación dentaria podrían relacionarse con la adaptación específica a la microherbivoría en ambientes abiertos.

En la actualidad, los representantes del grupo *Reithrodon* presentan una particular distribución geográfica. Tanto *Reithrodon* como *Euneomys* aparecen restringidos a ambientes abiertos de Patagonia, aunque el primero abarca la región pampeana llegando hasta el sur de Brasil (Ortells et al. 1988). Por su parte, *Neotomys ebriosus* muestra una distribución circumscripita a pastizales de altura en el noroeste argentino (Bárquez 1983), Chile (Pine et al. 1979), Bolivia y Perú (Steppan, 1995). En este patrón distribucional para el grupo seguramente existen causales históricas aún no estudiadas. En el caso de *Reithrodon* se ha postulado, como hipótesis de trabajo, un probable origen sureño y su posterior dispersión por tierras bajas hacia el norte y este¹. En buena medida, los pulsos climáticos de carácter árido-semiárido acaecidos durante el Plio-Pleistoceno, como la formación de un extenso "mar de arena" en parte de la Pampasia (Iriondo & García 1993), deben haber favorecido la extensión de *Reithrodon* hacia la región mesopotámica y otras áreas donde actualmente se registra en forma aislada. De hecho, *R. auritus*, el sig-

modontino más abundante en el registro fósil de la pampasia (véase más abajo), presenta actualmente escasa frecuencia en la mayor parte de la provincia de Buenos Aires, región cuyas condiciones ambientales han tendido en líneas generales hacia el aumento de la humedad y temperatura en los últimos 1,5 ka (véase Tonni 1990).

Una aproximación al registro fósil de los filotinos en la región pampeana

Trazar una breve síntesis sobre el devenir histórico de la tribu Phyllotini en la región pampeana no es una tarea compleja, especialmente con los aportes generados en las

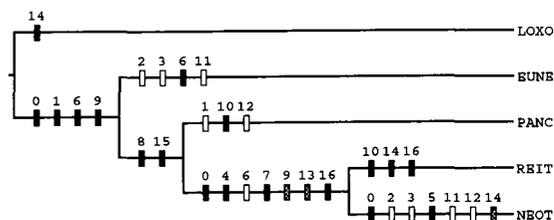


Fig. 7: Cladograma de las especies del grupo *Reithrodon*. Cuadrados negros: sinapomorfías; cuadrados blancos o punteados: cambios homoplásicos. Abreviaturas como en la Tabla 3.

Cladogram of the species of *Reithrodon* group. Black squares: synapomorphies; white and dotted squares: homoplastic changes. Abbreviations as the same as Table 3.

TABLA 3

Matriz básica de datos con los estados para cada carácter considerado en el análisis filogenético.

Abreviaturas: LOXO: *Loxodontomys micropus*, REIT: *Reithrodon auritus*, NEOT: *Neotomys ebriosus*, EUNE: *Euneomys chinchilloides* y PANC: *Panchomys steppani*.

Data matrix for phylogenetic analysis. Abbreviations: LOXO: *Loxodontomys micropus*, REIT: *Reithrodon auritus*, NEOT: *Neotomys ebriosus*, EUNE: *Euneomys chinchilloides*, and PANC: *Panchomys steppani*.

CARACTER	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
LOXO	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
REIT	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	1	2
NEOT	3	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1
EUNE	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0
PANC	?	0	1	1	?	?	1	0	1	2	2	0	1	1	1	1	?

1 PARDIÑAS UFJ & CA GALLIARI (1995) *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814) (Rodentia, Sigmodontinae): pasado y presente. X Jornadas Argentinas de Mastozoología (La Plata, 1995) Resúmenes: 50.

últimas décadas (Reig 1978, 1986, Pardiñas 1995). Sí, en cambio, es difícil precisar en detalle los acontecimientos y, más aun, su relación con la evolución de las comunidades de muroideos en áreas extrapampeanas. Cabe recordar que el conocimiento paleontológico del grupo fuera de la provincia de Buenos Aires es prácticamente nulo y mayormente limitado al Pleistoceno tardío-Holoceno (Fejfar et al. 1993).

En el Subpiso Chapadmalalense inferior (Plioceno superior, 4-3,5 MA) se registran los primeros Sigmodontinae de Sudamérica (Reig 1978), en el denominado "Miembro de las Limolitas Claras" (véase Cione & Tonni 1995b). Al Akodontini *Necomys bonapartei* (Reig, 1978) se asocian dos filotinos: *Auliscomys formosus* Reig, 1978 y *Reithrodon auritus* (véase Pardiñas 1995). El estudio de dos nuevos restos permite citar un nuevo filotino extinto afín a *L. micropus* (Bond et al., en prensa). Asimismo, la revisión del holotipo de *A. formosus* indica que posiblemente esta especie sea referible a un nuevo género, con lo cual, en realidad, quizás no exista más que un único filotino relacionado con *L. micropus* (lamentablemente, los nuevos restos no son directamente confrontables con el estudiado por Reig, ya que se trata de series molares superiores e inferiores, respectivamente).

Durante el Chapadmalalense superior (Plioceno superior, 3,5-3 MA) se verifica, en el sudeste bonaerense, una suerte de monotonía en cuanto a la diversidad de filotinos. Sólo se registran *R. auritus* (*Proreithrodon chapadmalensis* Ameghino, 1908 y *P. incipiens* Ameghino, 1908 pueden considerarse sinónimos del mismo) y *Graomys doriae* Reig, 1978. Esta situación puede estar obedeciendo, parcialmente, a defectos en el muestreo de la Formación Chapadmalal.

El panorama que ofrece el Marplatense (Plioceno superior-Pleistoceno inferior, 3-2 MA) no es muy distinto. No hay filotinos mencionados para el Subpiso Barrancalobense. En el Subpiso Vorohuense se registran *R. auritus*, *Pancomys steppani* y *Dankomys vorohuensis* Reig, 1994. Este último, considerado por Reig (1994) como un Akodontini, pertenece en nuestra opinión a un nuevo género de los Phyllotini, sobre la

base de la arquitectura de sus molares y de la placa cigomática con una marcada proyección en su extremo superior. Hacia el Subpiso Sanandresense más superior, dos nuevos géneros relacionados al grupo *Reithrodon* están presentes en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires (Steppan & Pardiñas, en prensa).

Durante el Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio, 2-0,7 MA) se verifica en la región pampeana uno de los eventos más importantes en la conformación de la actual teriocenosis: los primeros registros para numerosos géneros y especies aún vivientes, que imprimen a las asociaciones un sello moderno. Así, entre los filotinos se encuentran representados *Phyllotis*, *Calomys* y *Eligmodontia* (Pardiñas 1995, Pardiñas & Deschamps 1996).

La historia durante el Bonaerense-Platense (Pleistoceno superior-Holoceno, 0,7-MA) está signada por variaciones corológicas y de frecuencia en neoespecies, en buena medida ligadas a cambios climático-ambientales, ya sea naturales o antrópicos. En este sentido, la transformación ocasionada por los "agroecosistemas" durante los últimos 100 años podría ser uno de los factores sobresalientes en la riqueza específica de las comunidades de filotinos actuales (Pardiñas 1995).

Sobre la base de esta reseña se puede realizar una serie de consideraciones que destacan las principales tendencias dominantes en el registro fósil de la tribu:

- a) en general no hay evidencias en la región sobre taxones cuya morfología indique una ancestría con respecto a los neogénos registrados. Esto sugiere que el poblamiento de filotinos, al igual que el de los restantes sigmodontinos, se ha producido por sucesivos ingresos de formas diferenciadas en áreas extrapampeanas (Reig 1986, Simonetti & Spotorno 1980). Pueden reconocerse, por lo menos, dos "oleadas" acaecidas en el Chapadmalalense—incluyendo los primeros filotinos y akodontinos de la pampasia— y Ensenadense. Esta última involucra un "reemplazo" en las comunidades de sigmodontinos (y de caviomorfos como *Ctenomys* y otros mamíferos en general, véase Tonni et al.

- 1992, Verzi & Lezcano 1996) con el advenimiento de géneros y especies presentes hoy día en la región pampeana.
- b) Ciertas formas, como *Panchomys steppani* o *Dankomys vorohuensis*, podrían estar representando elementos diferenciados en el seno de las comunidades de muroideos pampeanos, principalmente adaptados a ambientes abiertos y con marcada tendencia a la microherbivoría.
- c) Los filotinos presentes durante el lapso Chapadmalalense-Marplatense son de tamaño mediano a grande (peso > 80 g y largo cabeza-cuerpo > 100 mm; las especies extintas consideradas en función del tamaño de sus elementos dentarios). A partir del Ensenadense y en forma creciente hacia la actualidad, las especies dominantes son de tamaño pequeño (e. g., *Calomys laucha*, *C. musculinus*). Este fenómeno puede estar relacionado con una continua tendencia para la pampasia hacia los ambientes abiertos y erémicos, bajo condiciones climáticas más severas que en la actualidad, por lo menos para buena parte del Plio-Pleistoceno (véase Tonni & Cione 1995).
- d) La cronología de los registros en los depósitos sedimentarios de la pampasia es inversa a la propuesto por las hipótesis filogenéticas para la tribu (véase Steppan 1993, 1995). Los taxones más derivados, como *Reithrodon auritus* y especies relacionadas al grupo *Reithrodon*, son los primeros en registrarse (Plioceno superior). Géneros filogenéticamente basales, como *Calomys* y *Eligmodontia*, hacen su aparición hacia el Pleistoceno inferior-medio. Este hecho sería congruente con áreas de diferenciación extrapampeanas, desde donde se habrían dispersado sucesivamente taxones derivados y ancestrales.
- e) Los representantes del grupo *Reithrodon* han jugado un papel fundamental en la diversidad de filotinos durante el Plio-Pleistoceno. El mismo recién ahora comienza a ser conocido con mejor detalle (Steppan & Pardiñas en prensa; Bond et al., en prensa) y permite plantear interesantes perspectivas en cuanto a la importancia de un centro austral-cordillerano como área de diferenciación de muchos de sus integrantes.

AGRADECIMIENTOS

El Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas posibilitó, mediante una beca dirigida por Eduardo Tonni y Mariano Bond (MLP), la concreción de este trabajo. M. Piantanida y O. Vaccaro (MACN) facilitaron el acceso a dicho repositorio. S. Steppan (Smithsonian Institution) realizó numerosas sugerencias sobre una primera versión de este trabajo. A. Candela y A. Carlini (MLP) no escatimaron sus conocimientos sobre cladismo. Un revisor anónimo contribuyó a mejorar la claridad del texto y figuras. A las instituciones y personas citadas el especial reconocimiento del autor, único responsable de posibles errores u omisiones.

LITERATURA CITADA

- BARQUEZ RM (1983) La distribución de *Neotomys ebriosus* Thomas en la Argentina y su presencia en la provincia de San Juan (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Historia Natural (Argentina)* 3: 189-191.
- BOND M, UFJ PARDIÑAS & SJ STEPPAN (en prensa) Los cricétidos (Rodentia: Cricetidae) más antiguos de la Argentina. *Acta Geológica Lilloana*.
- BRAUN JK (1993) Systematic relationships of the tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America. *Oklahoma Museum of Natural History, Special Publication* 1-50.
- BRAUN JK & MA MARES (1995) A new genus and species of phyllotine rodent (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae: Phyllotini) from South America. *Journal of Mammalogy* 76: 504-521.
- CIONE AL & EP TONNI (1995a) Chronostratigraphy and "land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- CIONE AL & EP TONNI (1995b) Los estratotipos de los Pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- FARRIS JS (1988) Hennig86 reference. Version 1.5. Publicación del autor, Port Jefferson, New York. 168 pp.
- FEJFAR O, A BLASETTI, G CALDERONI, M COLTORTI, G FICCARELLI, F MASINI, L ROOK & D TORRE (1993) New finds of cricetids (Mammalia, Rodentia) from the Late Pleistocene-Holocene of Northern Ecuador. *Documents Laboratoire Géologique Lyon* 125: 151-167.
- GALLIARI C, UFJ PARDIÑAS & FJ GOIN (1996) Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical* 3: 39-61.
- IRIONDO MH & NO GARCIA (1993) Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101: 209-220.
- KRAGLIEVICH JL (1952) El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. *Resumen Preliminar. Re-*

- vista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata 1: 8-37.
- NIXON KC (1992) CLADOS ver. 1.1. IBM PC-compatible character analysis program. Publicación del autor, Ithaca, New York. 51 pp.
- OLDS N & S ANDERSON (1989) A diagnosis of the tribe Phyllotini (Rodentia, Muridae). En: Redford KH & JF Eisenberg (eds) *Advances in Neotropical mammalogy*: 55-74. Sandhill Crane Press, Gainesville.
- ORTELLS MO, OA REIG, N BRUM-ZORRILLA & OA SCAGLIA (1988) Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). I. Chromosomal multiformity and gonosomal-autosomal translocation in *Reithrodon*. *Genetica* 77: 53-63.
- PARDIÑAS UFJ (1995) Capítulo 11. Los roedores cricétidos. En: Alberdi MT, G Leone & EP Tonni (eds) *Evolución climática y biológica de los últimos cinco millones de años en la región pampeana*. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental: 229-256. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- PARDIÑAS UFJ & C DESCHAMPS (1996) Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) pleistocénicos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): aspectos sistemáticos, paleozoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos* 52: 367-379.
- PINE RH, SD MILLER & ML SCHAMBERGER (1979) Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43: 339-376.
- REIG OA (1977) A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology* 181: 227-241.
- REIG OA (1978) Roedores cricétidos del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2: 164-190.
- REIG OA (1986) Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. En: Vuilleumier F & M Monasterio (eds) *High altitude tropical biogeography*: 404-439. Oxford University Press, New York y Oxford.
- REIG OA (1994) New species of Akodontine and Scapteromyine rodents (Cricetidae) and new records of *Bolomys* (Akodontini) from the Upper Pliocene and Middle Pleistocene of Buenos Aires province, Argentina. *Ameghiniana* 31: 99-113.
- SCHMIDT-KITTLER N (1984) Pattern analysis of occlusal surfaces in hypsodont herbivores and bearing on morphofunctional studies. *Proceedings of the Koninklijke Nedeslandse Akadmie van Wetenschappen B* 8: 453-480.
- SIMONETTI JA & AO SPOTORNO (1980) Posición taxonómica de *Phyllotis micropus* (Rodentia: Cricetidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso* (Chile) 13: 285-297.
- STEPPAN SJ (1993) Phylogenetic relationships among the Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) using morphological characters. *Journal of Mammalian Evolution* 1: 187-213.
- STEPPAN SJ (1995) Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoology (new series)* 80: 1-112.
- STEPPAN SJ (1996) A new species of *Holochilus* (Rodentia: Sigmodontinae) from the middle Pleistocene of Bolivia and its phylogenetic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 522-530.
- STEPPAN SJ & UFJ PARDIÑAS (en prensa) Two new fossil murids from the Pleistocene of Argentina: phylogeny and paleoecology. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- TONNI EP (1990) Mamíferos del Holoceno en la provincia de Buenos Aires. *Paula-Coutiana* 4: 3-21.
- TONNI EP & AL CIONE (1995) Los mamíferos como indicadores de cambios climáticos en el Cuaternario de la región pampeana de la Argentina. En: Argollo J & P Mourguiart (eds) *Climas cuaternarios en América del Sur*: 319-326. ORSTOM, La Paz.
- TONNI EP, MT ALBERDI, JL PRADO, MS BARGO & AL CIONE (1992) Changes of mammal assemblages in the Pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179-194.
- VERZI DH & MJ LEZCANO (1996) Status sistemático y antigüedad de "*Megactenomys*" *kraglievichi* Rusconi, 1930 (Rodentia, Octodontidae). *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Paleontología* 9: 239-246.

APENDICE I

Ejemplares utilizados como material comparativo (se indica taxón, localidad, recolector y repositorio):

Loxodontomys micropus: Lago Burmeister, Santa Cruz, Argentina, U. Pardiñas (MLP s/n, 20 ejemplares provenientes de egagrópilas).

Euneomys chinchilloides: San Carlos de Bariloche, Río Negro, INTA (MACN 19378); Meseta Somuncura, Río Negro, INTA (MACN 19139); Lago Burmeister, Santa Cruz, Argentina, U. Pardiñas (MLP s/n, 12 ejemplares provenientes de egagrópilas).

Reithrodon auritus: Coronel Suárez, Buenos Aires, J. Crespo (MACN 14933); Parque Nacional Nahuel Huapi, Neuquén, O. Pearson (MACN 19306); Cañadón del Tordillo, Collón Cura, Neuquén, U. Pardiñas (MLP s/n, 20 ejemplares provenientes de egagrópilas).

Neotomys ebriosus: La Laguna, Jujuy, O. Budin (MACN 27.80, 27.81 y 27.82); Sierra de Zenta, Jujuy, O. Budin (MACN 31.112, 31.122 y 31.123); Reserva San Javier, San Juan, J. Cajal (IADIZA CM 1155).

APENDICE II

Caracteres y sus estados utilizados en el análisis filogenético. A excepción de aquellos comentados, los restantes caracteres y sus polaridades han sido tomados de Steppan (1995: 14-28).

0. Surco en los incisivos superiores: 0 = ausente; 1 = un surco; 2 = dos surcos; 3 = surco "invaginado".
1. Carácter sigmoide de los molares (Fig. 1): 0 = moderado; 1 = acentuado.

- Comentarios: es una adaptación del carácter 13P de Steppan (1995: 22).
2. Raíz labial del M1: 0 = ausente; 1 = presente.
 3. Raíz labial del m1: 0 = ausente; 1 = presente.
 4. Número de raíces del m2: 0 = dos; 1 = tres.
 5. Número de raíces del m3: 0 = dos; 1 = tres.
 6. Paraflexo del M2 (Fig. 1): 0 = bien desarrollado; 1 = reducido; 2 = ausente.
Comentarios: el desarrollo del paraflexo en el M2 es un carácter variable en los filotinos; en general se presenta bien desarrollado (e. g., *Calomys*, *Eligmodontia*). La reducción total del mismo es, dentro del grupo considerado, una autapomorfía de *E. chinchilloides* (Fig. 1d). La polaridad se establece sobre la base de su expresión en *L. micropus* (Fig. 1c).
 7. Orientación del hipoflexo en el M2 (Fig. 1): 0 = oblicuo, con su fondo enfrentado al paraflexo; 1 = transverso.
Comentarios: ambos estados del carácter se observan entre los filotinos; la polaridad se establece en función del carácter oblicuo del hipoflexo de *L. micropus* (Fig. 1c).
 8. Disposición de las cúspides principales del m1: 0 = opuestas o apenas alternantes; 1 = alternantes.
 9. Cíngulo anterolabial del m1: 0 = bien desarrollado; 1 = reducido y coalescente; 2 = ausente.
 10. Grado de desplazamiento del procíngulo del m1 con respecto al eje dentario: 0 = no desplazado; 1 = moderadamente desplazado; 2 = muy desplazado.
Comentarios: los estados 1 y 2 de este carácter sólo se han observado entre los representantes del grupo *Reithrodon*. La polaridad se establece en función de su ausencia en *L. micropus*.
 11. Relación del procíngulo del m1 con el resto de las estructuras superficiales del molar: 0 = unido al resto del molar; 1 = separado del resto del molar.
Comentarios: Steppan (1995: 24) considera al estado 1 como una autapomorfía de *Euneomys*. En efecto, las especies de este género muestran una ausencia de múrido anterior aun en los ejemplares adultos. Sin embargo, incluimos a *N. ebriosus* en la misma condición ya que dos de los cuatro ejemplares estudiados presentan desconexión del procíngulo con el resto del molar (Fig. 5).
 12. Protofléxico del m2: 0 = presente; 1 = ausente.
 13. Largo del m3 respecto del largo del m2: 0 = menor; 1 = mayor o subigual.
Comentarios: es una adaptación del carácter 2S de Steppan (1995: 26).
 14. Extensión posterior de los forámenes incisivos: 0 = no alcanza los cónulos del M1; 1 = alcanza los cónulos; 2 = alcanza el protocono; 3 = alcanza el hipocono.
 15. Abultamiento en la región de la sutura premaxilo-maxilar (Fig. 3): 0 = ausente; 1 = presente.
Comentarios: este carácter hace referencia a un abultamiento lateral, ubicado levemente por detrás de la sutura premaxilar-maxilar, bien notable en *R. auritus* y en *P. steppani* y moderado en *N. ebriosus* (Fig. 3). La polaridad se establece en función de su ausencia en *L. micropus*.
 16. Circulación carotídea: 0 = forámenes presentes; 1 = esfenofrontal ausente; 2 = ambos forámenes ausentes