

Una nueva especie de *Loxodontomys*, otro mamífero filotino en los Andes de Chile central

A new species of *Loxodontomys*, another phyllotine mammal from the Andes of central Chile

ANGEL E. SPOTORNO^{1,3}, HERNAN COFRE², GERMAN MANRIQUEZ¹,
YERKO VILINA¹, PABLO A. MARQUET² y LAURA I. WALKER¹

¹Instituto de Ciencias Biomédicas, Programa de Genética Humana, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago 7, Chile

²Departamento de Ecología, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

³E-mail: aspotorn@machi.med.uchile.cl

RESUMEN

Se describe una nueva especie de filotino afín a *Loxodontomys micropus* 2n= 34 y NF= 36 (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) de la Cordillera de Chile Central, desde Santiago a Chillán. Tres especímenes de El Morado y Las Melosas, Región Metropolitana, presentaron 2n= 32 y NF= 34, con todos los cromosomas telocéntricos, excepto el pequeño par 15 metacéntrico; sus bandas G fueron idénticas a las de tres especímenes de San Fernando, así como su morfología craneana y corporal con respecto a la de otras tres poblaciones de Chile Central. Las diferencias con *L. micropus* están en una fusión en tandem entre los cromosomas *micropus* 2 y 10 y el brazo corto del Y. Estos dos genomas están citogenética y biogeográficamente separados y el de la nueva especie resulta ser intermedio en 2n y número de NORes entre *L. micropus* del sur de Chile y Argentina y las especies altiplánicas de *Auliscomys* NF= 32. La nueva especie se diferencia por el mayor contraste dorso-ventral del pelaje, cola bicolor, incisivos opistodontos y su corta figura oclusal, aunque comparte la mayoría de los caracteres morfológicos estudiados. Los análisis cladísticos y morfométricos separaron bien a las dos especies de *Loxodontomys* del resto de los géneros filotinos australes y del Altiplano.

Palabras clave: Muridae, Chile, *Loxodontomys*, nueva especie, genoma intermedio.

ABSTRACT

A new phyllotine species, related to *Loxodontomys micropus* 2n= 34 and NF= 36 (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) is described for the high mountains of Central Chile, from Santiago to Chillán. Three specimens from El Morado y Las Melosas, Región Metropolitana, exhibited 2n= 32 and NF= 34, all chromosomes telocentric excepting the small metacentric pair 15; their G bands were identical to those obtained from three San Fernando specimens, as well as their skull and body morphology with respect to that observed in other three populations from Central Chile. These two genomes are cytogenetic and biogeographically separated, and that of the new species results intermediate in 2n and NOR numbers between *L. micropus* from Southern Chile and Argentina and the northern species of NF= 32 *Auliscomys*. The new species differed by the larger dorsal-ventral contrast in the skin, bicoloured tail, opistodont incisors with a short occlusal figure, although they shared most of 70 state characters. The cladistic and morphometric analysis were able to provide a good separation of the two *Loxodontomys* species from the rest of austral and Altiplanic phyllotine species.

Key words: Muridae, Chile, *Loxodontomys*, new species, intermediate genome.

INTRODUCCION

Entre los roedores endémicos recolectados por Charles Darwin en el extremo austral de Sudamérica, la especie *Mus micropus* Waterhouse 1837 destaca por su controver-

tida historia taxonómica y sus enigmáticas relaciones filogenéticas. En una de las primeras revisiones modernas, Osgood (1943:212) establece que: "The generic position of this species is a matter of considerable difficulty since it does not fall readily

into any well-defined group but offers a combination of characters pointing in various directions". La coloca allí como *Phyllotis (Auliscomys) micropus* (Waterhouse 1837), pero cuatro años más tarde propone para ella un nombre subgenérico distinto, *Loxodontomys* (Osgood 1947); esta distinción fue recogida en las clásicas revisiones de Pearson (1958) y Hershkovitz (1962). Por presentar números diploides y NF derivados respecto de *Phyllotis*, y cercanos a los del género *Auliscomys*, Simonetti & Spotorno (1980) propusieron su inclusión en este último género. Revisiones recientes y abundantemente documentadas (Braun 1993, Stepan 1995) establecen un nivel genérico aparte para este clado compuesto hasta ahora por una sola especie, *Loxodontomys micropus* (Waterhouse 1837).

Nuevas recolectas han ido extendiendo sucesivamente hacia el norte la distribución geográfica conocida para este género, clásicamente descrita entre Malleco (37° 30' S) y el Estrecho de Magallanes (Pearson 1958, Pearson 1995); también han ido apareciendo caracteres nuevos que hasta ahora no han sido plenamente evaluados biológicamente. En especímenes de la cordillera de Ñuble (36° 55'), Venegas (1974) observó 32 cromosomas, en contraste con los 34 cromosomas de los especímenes de Arauco y Aysén, y concluye con "la posibilidad de que esté ocurriendo aquí un proceso de especiación". Por su parte, Pine et al. (1979:356) anotan: "The specimen from Talca represents the first record from that province and the northernmost record. It probably represents an undescribed subspecies as well for the coloration dorsally is gray, not brownish, and the belly is quite liberally washed with white instead of being dark as in other specimens examined". Ese mismo año, Simonetti y Yáñez (1979) reportan su presencia en regurgitados de lechuga recolectados en el río Tinguiririca (34° 42' S). Especímenes capturados en la cordillera a esta misma latitud, presentaron 32 cromosomas (Walker & Spotorno 1992), y a los que se denominó Ami 2, para dife-

renciarlos de los especímenes 2n= 34 de Valdivia estudiados anteriormente (Spotorno & Walker 1979).

Recientemente hemos capturado especímenes en tres lugares de la cordillera de la Región Metropolitana, cerca de la ciudad de Santiago (33° 20' S), cuyo análisis y comparación presentamos aquí. Los datos cromosómicos, morfológicos y biogeográficos nos han conducido a la conclusión que existe en Chile Central una segunda especie de este género austral que no ha sido reconocida por la ciencia y para la que no existe nombre específico válido. Por lo tanto, procederemos a describir y caracterizar esta nueva especie de mamífero, que muestra las conexiones entre la fauna de mamíferos del Altiplano y del extremo sur de Sudamérica.

MATERIAL Y METODOS

Especímenes

Todos los animales estudiados fueron recolectados en el campo. Pieles, cráneos y tejidos fueron preparados según las diferentes técnicas estándar para mamíferos, y están depositados en la colección del Laboratorio de Citogenética, Facultad de Medicina, Universidad de Chile (LCM). El holotipo de la nueva especie ha sido depositado en la colección de mamíferos del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile bajo el número 1535 MNHN. También fueron examinados especímenes depositados en las colecciones de mamíferos del Instituto de Ecología y Evolución de la Universidad Austral (UACH), del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (MNHN) y del Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, EEUU (MVZ).

Análisis cromosómico

Los cromosomas metafásicos fueron obtenidos de la médula ósea de huesos largos usando la técnica convencional (Lee & El-

der 1980) de inyección previa de colchicina 0,01 % (1 ml por 100 g de peso del animal), seguida por hipotonía con KCl 0,074 M, fijación con metanol: ácido acético 3:1 y goteo sobre portaobjetos limpios. Las células fueron teñidas con Giemsa 2% y fotografiadas en un fotomicroscopio.

Medidas corporales y análisis morfométrico multivariado

Cuatro medidas corporales (longitud del cuerpo, longitud de la cola, longitud de la oreja y longitud de la pata posterior con uña) fueron tomadas con regla milimetrada en el espécimen fresco, o las indicadas por el recolector en las etiquetas respectivas. Otras 14 medidas del cráneo fueron tomadas con pie de metro de 0,05 mm de precisión, y aparecen ilustradas en Spotorno & Walker (1983). El análisis de componentes principales (PCA) de estas medidas fue realizado a través del programa NTSYS-pc, versión 1.80 (Rohlf 1994). Las variables de la matriz con las mediciones originales fueron transformadas a logaritmos (\log_{10}) y estandarizadas mediante el algoritmo de Darroch y Mosimann para PCA de variables morfométricas. La matriz de similitudes resultante se utilizó para calcular la matriz de correlación entre las variables log; se extrajeron los vectores propios de mayor peso, los que fueron proyectados y graficados como bivariados de ejes ortogonales.

Caracteres morfológicos

Se usaron 89 caracteres (Anexo 1) entre los definidos y estudiados por Steppan (1995): dentales, caracteres 1 al 32; del cráneo, 33 al 78; externos, del 85 al 92; el resto de los caracteres no fue registrado. Cada carácter y sus correspondientes estados fueron identificados en al menos tres individuos, anotando su estado por medio de los mismos números utilizados en ese trabajo. En el caso de los molares, M indica molares superiores (maxilares) y m indica molares inferiores (mandibulares).

Análisis cladístico

Los caracteres morfológicos mencionados fueron ingresados a una matriz del programa MacClade (Maddison & Maddison 1992) y analizados cladísticamente por medio del programa PAUP 3.1 (Swofford 1993). La robustez de los nodos inferidos por parsimonia fue evaluada por el método de remuestreo ("bootstrapp"). Los estados fueron considerados sin polaridad, excepto los caracteres 50 y 78, que fueron estimados como no ordenados. Se excluyó a los caracteres 4 y 5 y a aquellos cuya variación no era filogenéticamente informativa para el presente conjunto de datos. El total de caracteres finalmente incluidos fue de 70. Como grupos externos a *Loxodontomys* se incluyeron tres especies de *Auliscomys* y tres de *Phyllotis*, y una especie de los géneros *Reithrodon* (*auritus*), *Irenomys*, *Eligmodontia* (*morgani*), *Andinomys* y *Calomys* (*sorellus*); este último género ha sido considerado por todos los autores como el más primitivo de la tribu Phyllotini actual.

RESULTADOS

Los genomas de tres individuos de Las Melosas y El Morado fueron consistentemente idénticos tanto a los de tres especímenes de la alta Cordillera de San Fernando (Walker & Spotorno 1992) como a los de seis especímenes de Chillán (Venegas 1974). Presentaron 32 cromosomas (Fig. 1), todos de forma telocéntrica incluyendo los cromosomas sexuales X e Y, y exceptuando el pequeño par 15 metacéntrico; por tanto, tenían un total de 34 brazos cromosómicos. Como los cariotipos de estos *Loxodontomys* de la Cordillera de Chile Central resultaron consistentemente iguales entre sí, y claramente diferentes a los descritos para todos los *Loxodontomys micropus* al sur de Malleco (Fig. 2), que presentaron $2n=34$ y $NF=36$, con dos notables diferencias cromosómicas en un par de autosomas y en el cromosoma Y, y considerando además sus variadas diferencias morfológicas, inferimos la existencia

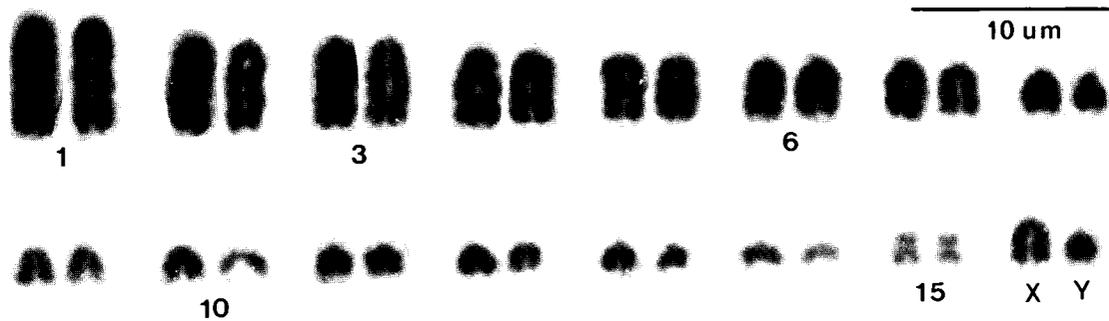


Fig. 1: Cromosomas somáticos de *Loxodontomys pikumche*, holotipo LCM 1759. Médula ósea teñida con Giemsa corriente. Identificación de homólogos aquí aproximada; identificación inequívoca con bandas G en Walker & Spotorno (1992).

Somatic chromosomes from *Loxodontomys pikumche*, holotype LCM 1759. Bone marrow stained with standard Giemsa. Homologue identification tentative here; unequivocal identification with G bands in Walker & Spotorno (1992).

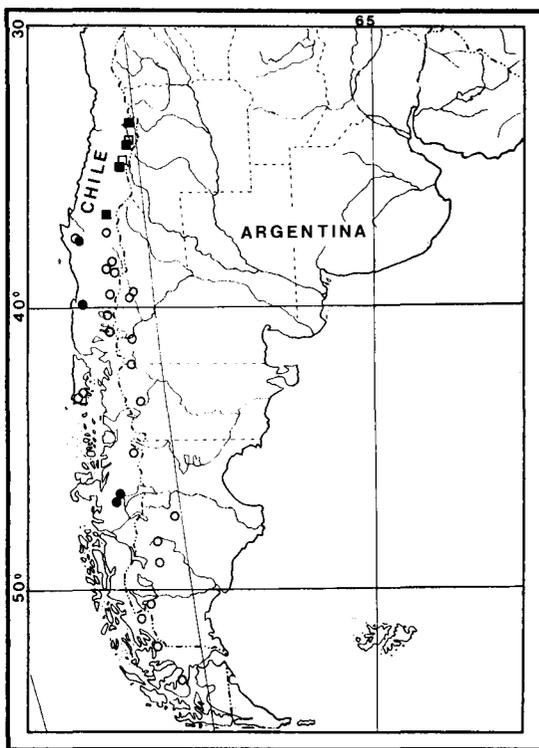


Fig. 2: Mapa de distribución de los especímenes capturados de *Loxodontomys*. Símbolos rellenos con negro indican especímenes examinados cromosómicamente.

Distribution map of *Loxodontomys* collection sites. Black symbols indicate specimen with chromosome analysis.

de una especie no reconocida, que describimos ahora como

Loxodontomys pikumche, nueva especie

Holotipo

Macho adulto joven; 55 g; piel, cráneo, esqueleto, cuerpo y tejidos preservados: LCM 1759; capturado el 26 de junio de 1996 por H. Cofré y Y. Vilina. Especimen ingresado a la colección de Mamíferos del Museo Nacional de Historia Natural, número de acceso MNHN 1535. Medidas corporales se consignan en Tabla 1.

Hipodigma

Región Metropolitana. El Morado y Las Melosas: LCM 1755hC (paratipo), 1759mC, 1760h, 1761m, 1791mC (capturados por HC y PM en junio de 1996). LCM 339m, El Colorado, Farellones 2450 msnm (capturado por AS el 12 de diciembre de 1976, identificación por cráneo). VI Región del Libertador Bernardo O'Higgins, Baños del Flaco, 68 km SE San Fernando (3): LCM 1296mC, 1297hC, 1298mC (capturados por Dr. Luis Contreras en mayo de 1988).

Localidad tipo

En planicies del Cajón del Río Maipo, sector Cruz de Piedra (34° 10' S 69° 58' W, 2.450 msnm), a 55 km S de la Central Hidroeléctrica de Las Melosas (Fig. 3) en la Cordillera de Región Metropolitana.

TABLA I

Medidas morfométricas externas y craneanas (en mm) de individuos de *Loxodontomys pikumche* y de muestras de filotinos relacionados. N = número de ejemplares. \bar{X} = promedio. SD = desviación estándar. Especímenes con cuatro dígitos = LCM. * = especímenes Colección JCT y JY del MNHN. LCU = longitud del cuerpo. LCO = longitud de la cola. LPA = longitud de pata (sin uña). LOR = longitud de oreja. LCR = longitud del cráneo. ACR = ancho del cráneo. DIA = largo diastema. FOR = largo foramen incisivos. LPA = longitud del palatal. BCR = base del cráneo. BUL = largo de ampolla. PPA = ancho postpalatal. IMO = distancia intermolar. AIN = ancho de incisivos. M1 = distancia desde base incisivo hasta M1 posterior. M2 = molar 1 posterior hasta cóndilo. M3 = distancia M1 posterior a base posterior mandíbula. AMA = altura mandíbula.

External and skull morphometric measurements (in mm) of *Loxodontomys pikumche* individuals and related phyllotine samples. N = number of specimens. \bar{X} = mean. SD = standard deviation. Four digits specimens = LCM. * = specimens from JCT y JY collections from MNHN. LCU = body length. LCO = tail length. LPA = feet length (without nail). LOR = ear length. LCR = skull length. ACR = zygomatic breadth. DIA = diastema length. FOR = incisive foramen. LPA = palatal length. BCR = cranium breadth. BUL = bullae length. PPA = postpalatal breath. IMO = intermolar distance. AIN = incisive breadth. M1 = subdiastema. M2 = subcondyle. M3 = subangular. AMA = mandible height.

	LCU	LCO	LPA	LOR	LCR	ACR	DIA	FOR	LPA	BCR	BUL	PPA	IMO	AIN	M1	M2	M3	AMA
<i>L. pikumche</i> (N=12)																		
1759	125	100	26	19	27.8	14.2	7.3	6.4	6.8	9.8	5	3.7	2.4	2.3	7	10	9.8	8.4
1760	109	104	26.5	15	27.2	15.4	7.6	6.9	6.3	9.8	4.8	4.2	3	2	6	10.2	10.1	8.7
1761	83	64	22	15	23.4	12	6.1	5	4.8	9.1	4.3	3.9	2.3	1.7	5.5	8.7	8.2	7
1755	125	100	26	19	27.8	15	8	7	6	10.3	4.5	3.7	2.8	1.9	7	10	9.9	8.6
0339	90	70	24	13	29.2	16	7.8	7.7	5.7	11.2	4.8	3.7	2.9	2.2	6.2	10.7	11.1	8.8
1256	124	110	30	19	28.4	16	7.9	6.9	6.5	10.4	4.9	4.6	2.9	1.8	6.5	10.3	10.3	8.9
1296	113	104	27	19.1	27.8	14.9	7.4	7	5.7	10.1	4.9	4.1	2.7	2	6.7	9.9	9.8	7.2
1298	117	115	26	17.6	27.3	14.8	7.6	7	6.8	10.2	5	4.1	2.6	1.9	6.5	10	9.9	7
372*	106	91	28	23	29.5	17	8	7	6.4	11	4.8	4.9	3	1.9	6.4	11.1	11	8.9
303*	103	89	28	18	25.1	16	6.8	6.2	5.5	9	5	5	2	1.4	7	9.5	10	7.9
1253*	118	103	27	18	28.2	15.7	8	7	6.5	11.1	4.7	4.7	2.9	2	6.2	10.3	10	8.2
1254*	129	93	24	18	28.3	16	7.9	6.9	6.2	11.1	4.9	4.9	3	1.9	6.3	10.5	10.3	8.8
\bar{X}	111.8	95.3	26.2	17.8	27.5	15.3	7.5	6.8	6.1	10.3	4.8	4.3	2.7	1.9	6.4	10.1	10.0	8.2
SD	14.4	15.2	2.1	2.6	1.7	1.3	0.6	0.7	0.6	0.8	0.2	0.5	0.3	0.2	0.5	0.6	0.7	0.8
<i>L. micropus</i> (N=16)																		
\bar{X}	125.8	100.9	28.8	19.1	28.3	16.1	7.8	7.1	6.3	10.5	4.9	4.5	2.8	1.9	6.4	10.6	10.5	8.1
SD	16.0	13.8	2.0	1.6	1.8	1.1	0.6	0.6	0.5	0.8	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.9	0.9	0.8
<i>A. pictus</i> (N=9)																		
\bar{X}	115.7	87.9	26	22.1	28.3	16.4	7.8	6.9	5.3	9.7	5.1	4.9	3.1	1.5	6.5	10.2	10.3	8.3
SD	5.4	7.5	0.9	1.2	1.4	0.6	0.6	0.7	0.2	0.6	0.2	0.3	0.1	0.1	0.2	0.6	0.6	0.4
<i>A. sublimis</i> (N=12)																		
\bar{X}	104.5	53.3	22.5	21.6	26.5	14.8	7.7	6.5	5.3	9.0	4.5	4.3	3.0	1.3	6.4	9.6	9.6	7.5
SD	7.7	5.8	1.2	1.2	1.0	0.6	0.4	0.5	0.6	0.6	0.3	0.5	0.3	0.2	0.4	0.5	0.5	0.6
<i>A. boliviensis</i> (N=13)																		
\bar{X}	117.7	85.4	27.9	26.1	29.3	16.7	8.2	6.9	5.9	11.1	5.8	4.5	3.4	1.6	7.1	11.2	10.8	8.2
SD	13.5	13.0	2.2	1.9	2.0	1.1	0.7	0.6	0.8	0.8	0.3	0.8	0.3	0.3	0.6	0.7	0.6	0.5
<i>R. auritus</i> (N=6)																		
\bar{X}	120.5	73.8	31.0	22.8	31.8	18.2	8.1	8.1	6.8	9.5	6.7	6.2	3.0	1.9	7.9	11.2	11.3	8.7
SD	18.9	10.7	2.5	3.3	3.1	2.0	1.2	1.3	0.7	1.0	0.3	0.4	0.7	0.2	0.4	1.4	1.8	1.1



Fig. 3: Hábitat donde se capturó *Loxodontomys pikumche*.

Habitat where *Loxodontomys pikumche* was captured.

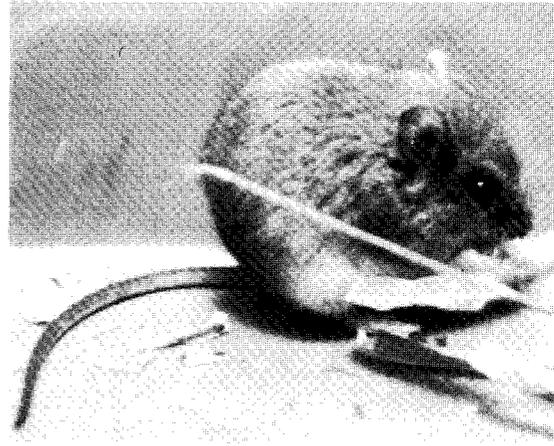


Fig. 4: Fotografía de *Loxodontomys pikumche*, holotipo LCM 1759.

Picture of *Loxodontomys pikumche*, holotype LCM 1759.

Distribución

Cordillera de Chile Central, desde Farellones, Región Metropolitana, hasta Chillán, VIII Región, y posiblemente en zonas vecinas de Chile Central y Argentina.

Etimología

El nombre específico corresponde al de los antiguos habitantes amerindios de la zona, las tribus mapuches del norte, en Chile Central (del mapudungun pikum = norte, che = gente).

Caracteres externos

Un ratón mediano de cuerpo robusto (Fig. 4); longitud de la cola casi igual o más corta que la cabeza y cuerpo combinados (Tabla 1); pelaje casi ralo, no muy suave (menos que el de *Euneomys*), fino y opaco de color plomizo con algo de café en el lomo y costados que cambia a un contrastante gris blancuzco (carácter 91 estado 0 y no estado 1 como en *L. micropus*; ver Anexo I, y Steppan 1995) en el vientre; cola claramente bicolor (carácter 89 estado 0 y no estado 1 como en *L. micropus*) con bastantes pelos cortísimos café gris oscuro arriba, casi sin pincel, con escamas visibles pero indistintas (carácter 90 estado 1 y no estado 0

como en *L. micropus*); plantas de las patas ligeramente escuteladas y desnudas, con tubérculos plantares como en *L. micropus*; orejas mediano-pequeñas con pelos cortísimos; parches post- y subauriculares ausentes o apenas insinuados.

Caracteres craneanos (Fig. 5)

La mayoría de los estados de caracteres (Anexo I) son idénticos a los señalados en el listado de Steppan (1995) para *L. micropus*, con las siguientes excepciones, que resultan diagnósticas junto a las anteriores para diferenciar los individuos de la nueva especie: incisivos opistodontos (carácter 2 estado 1, Anexo I), con figura oclusal de dentina corta, tipo coma (carácter 3 estado 1), con dos raíces labiales laterales en el M1 de un individuo (carácter 5 estado 1), aunque otros cuatro no presentaban raíces labiales laterales; 3 raíces en el M3 (carácter 6 estado 0), así como en el m2 (carácter 8 estado 3), y en el m3 (carácter 9 estado 1). Además, tanto dos especímenes *micropus* de Valdivia como tres *pikumche* presentaron fosas palatales posterolaterales anteriores a la fosa mesopterigoide (carácter 73 estado 0), estados de caracteres no descritos por Steppan (1995) para *Loxodontomys*.

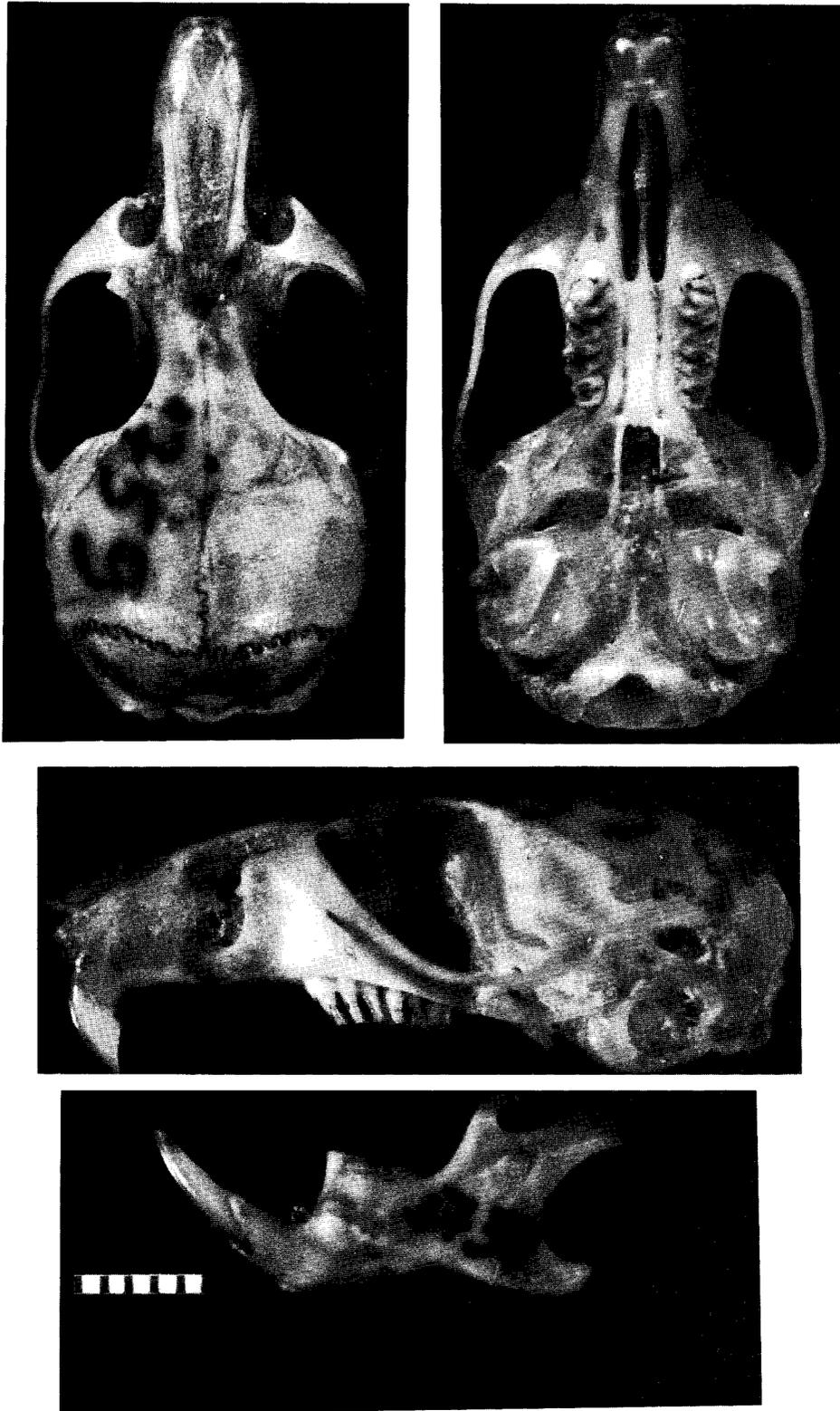


Fig. 5: Cráneo de *Loxodontomys pikumche*, holotipo LCM 1759. Vistas superior, basal y lateral.

Skull of *Loxodontomys pikumche*, holotype LCM 1759. Upper, basal and lateral views.

Comparaciones

Un miembro de la tribu Phyllotini Vorontsov, 1959 por sus largos bigotes (> 0.15 de cabeza y cuerpo combinados), con fosa parapterigoide más ancha que la fosa mesopterigoide, vacuidades esfenopalatinas muy abiertas, pérdida completa del mesolofo, y extensiones posteriores de premaxilares y nasales subiguales. Miembro del género *Loxodontomys* por su tamaño mediano, cola ligeramente más corta que el cuerpo, orejas pequeñas, incisivos sin estrías y muy especialmente por su fila de molares que convergen anteriormente (ver Fig. 5, y diagnóstico del género en Stepan 1995).

Las características morfométricas de *L. pikumche* aparecieron claramente más similares a las de *L. micropus* que a las de cualquier otra especie de *Auliscomys* en el análisis de componentes principales de 18 mediciones corporales (Fig. 6). También las muestras de ambas especies se separaron netamente de las correspondientes a los individuos de *Auliscomys* y *Reithrodon* por

medio del eje II, que estuvo determinado a partir del grosor de incisivos (correlación con este eje de 0,72), longitud de oreja (-0,71) y longitud de cola (0,56). Este eje recoge el 13% de la varianza total en estos datos. Más de la mitad de la varianza (55%) residió en el eje I, compuesto principalmente a partir de los valores de longitudes de cráneo (0,96), m3 (0,94), m2 (0,94) y del ancho del cráneo (0,93); este eje estima probablemente tamaño corporal en general. Por otra parte, una muestra de 12 especímenes de *Phyllotis darwini* de Chile Central que no se presenta en la Fig. 6, se separó claramente de todos los individuos anteriores. Estos resultados indicaron, entonces, una evidente separación morfológica entre *Loxodontomys* y el resto de las especies de los géneros nombrados.

Además de las similitudes morfológicas que comparten ambas especies de *Loxodontomys*, sus genomas están claramente emparentados filogenéticamente por su casi total homología en bandas G y C (Walker & Spotorno 1992). Se diferencian por una fu-

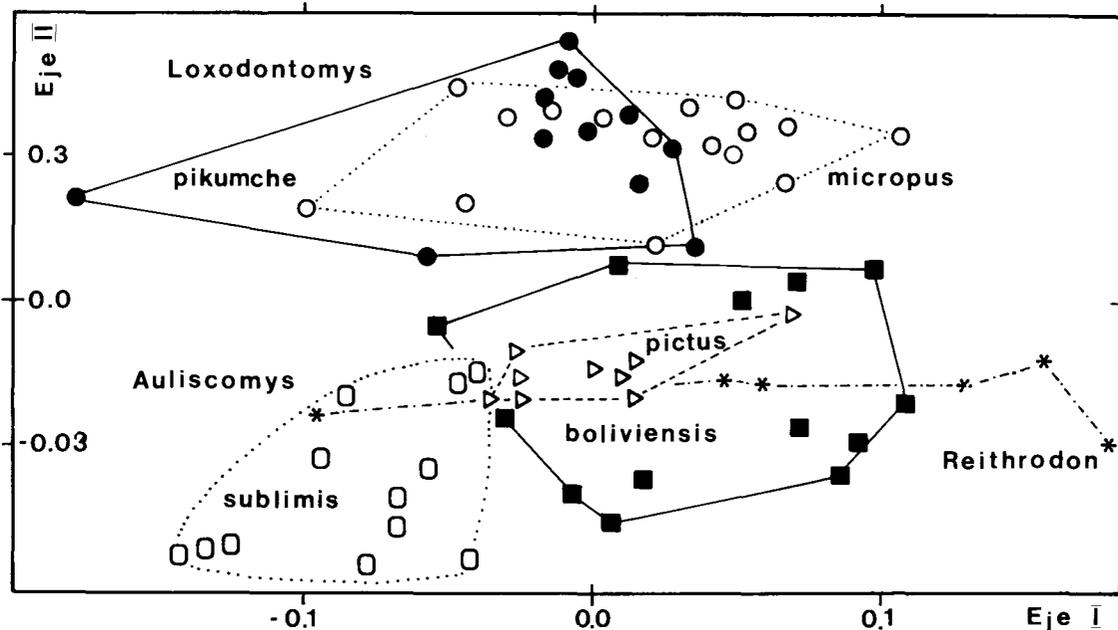


Fig. 6: Distribución de especímenes en ejes I y II del análisis de componentes principales de dieciocho medidas corporales y craneanas.

Distribution of specimens in a bivariate of First and Second axis in the principal component analysis of eighteen body and skull measurements.

sión en tándem entre los cromosomas *micropus* 2 y 10, cuyo centrómero permanece activo (ver Fig. 1) y originando al mayor cromosoma telocéntrico, *pikumche* 1, por la presencia de un brazo corto extra en el cromosoma Y de *L. micropus*, y de sólo tres NORes en *L. pikumche* (en los cromosomas 3, 6 y 10) en vez de cuatro en *micropus* (Walker & Spotorno, 1992).

Analisis cladístico

La mayoría de los estados de los 70 caracteres discretos resultaron iguales entre ambas especies. De hecho, las dos especies de *Loxodontomys* formaron el clado más estable de todos los árboles obtenidos por análisis parsimonioso, apareciendo en el 98% de las réplicas (Fig. 7). *L. pikumche* mostró un número de caracteres divergentes autopomórficos ligeramente menor que *L. micropus*, lo que sugiere levemente una morfología más generalizada con respecto al

ancestro común. *Loxodontomys* apareció claramente relacionado con *Auliscomys* y un poco menos frecuentemente al clado (*Andinomys*, *Irenomys*) (*Euneomys*, *Reithrodon*) en el árbol de consenso obtenido a partir de los ocho árboles más parsimoniosos.

Hábitat

La localidad típica se caracteriza por ser una planicie con vegetación arbustiva espinosa de 0,5 a 1 m de altura dominada por *Adesmia obovata*, *Adesmia imbricata* y *Chuquiraga oppositifolia* en medio de estepas gramíneas dominadas por *Poa holciformis*. El otro sitio de colecta en el Cajón del Río Maipo, la localidad conocida como Pampa del Avión, 34° 05' S 70° 04' W, a 2.080 msnm presentó una vegetación similar.

Otros individuos fueron recolectados en el Cajón del Río El Morado, en un hábitat caracterizado por ser una planicie con vegetación arbustiva de hasta 0,7 m de altura dominada por *Adesmia gracilis*, *Berberis empetrifolia* y *Phacelia secunda*. De tres grillas con 48 trampas tipo Sherman separadas 15 m (cubriendo 1.4 ha), y montadas durante tres noches sucesivas, dos registraron *L. pikumche*. En la grilla 1 (exposición NO, pendiente 0°) se capturaron tres individuos. La cobertura arbustiva fue de 31%, roca 13,3%, altura promedio de arbustos 0,49 m, y perímetro promedio 3,95 m. Otras especies capturadas en esta grilla fueron *Abrothrix andinus* (16 individuos), *Abrothrix longipilis* (siete individuos) y *Phyllotis xanthopygus vaccarum* (cinco individuos). En la grilla 2 (exposición SO, pendiente 8°) se capturaron ocho individuos *L. pikumche*. La cobertura de arbustos aquí fue de 55, 5%, roca 8%, hierbas 0,92%, altura promedio de arbustos 0,48 m, perímetro promedio de 4,87 m. Otras especies capturadas en esta grilla fueron *Chelemys macronyx* (siete individuos), *Abrothrix andinus* (cuatro individuos), y *Abrothrix longipilis* (15 individuos). Por último, en la tercera grilla (exposición NE, pendiente 18°) no fue capturado *L. pikumche*. Aquí la cobertura de arbustos fue

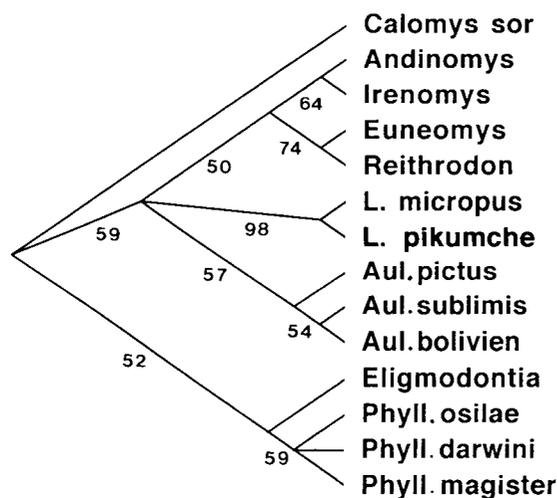


Fig. 7: Arbol de consenso estricto más parsimónico, obtenido a partir de 70 caracteres morfológicos craneanos y corporales (modificados de Steppan 1995). Números indican porcentaje de veces que aparece el nodo en 1000 remuestreos.

Most parsimonious tree by strict consensus, obtained from 70 skull and body morphologic characters (modified from Steppan 1995). Numbers indicate percentages of times where the node appears in 1000 re-samplings by bootstrapping.

menor que en las anteriores, alcanzando 20,6%, en tanto que la cobertura de rocas fue mayor: 18,4%. Las especies capturadas en esta grilla fueron *Abrothrix andinus* (ocho individuos), *Abrothrix longipilis* (cinco individuos), y *Phyllotis xanthopygus vaccarum* (cuatro individuos).

Lo anterior sugiere que *L. pikumche* prefiere hábitats con baja cobertura de rocas y alta cobertura de arbustos en terrenos relativamente planos, en los que coexistiría con las cuatro especies señaladas arriba, y tal vez con *Euneomys* sp. A diferencia de *L. micropus*, que se encuentra en gran cantidad de hábitats desde estepas andinas a bosques, *L. pikumche* estaría restringido a la zona de matorrales bajos altoandinos.

Comentarios

Loxodontomys pikumche, obviamente la especie hermana nortina de *L. micropus*, ocupa un territorio alopátrido con un claro significado biogeográfico, ya que varias especies de Chile Central tienen como límite sur a la Región de Malleco (i.e. *Thylamys elegans*), y varias especies del sur llegan en su distribución norte a esta misma región (i.e. *Irenomys tarsalis*; ver Greer 1968). Otras recolectas realizadas al norte de Farellones, actual límite conocido para esta especie nueva, fueron infructuosas, aunque es probable que trampeos más intensos logren detectarla más al norte.

La reproducción de estas dos especies parece ser estacional. Dos individuos machos de 202 y 204 mm de longitud de cuerpo y cola tenían testículos de 9x5 mm, y muchos *micropus* de la Patagonia en condición reproductiva tenían testículos de 8 mm y glándulas vesiculares de 10 mm o más de largo (Pearson 1983). Sin embargo, varios individuos de mayor tamaño, incluyendo dos *pikumche* capturados en junio, tenían testículos pequeños de 3x2 mm, incluso un *micropus* de 245 mm, muy cercano al tamaño máximo detectado de 257 mm (Fig. 8). Esto sugiere que la maduración de los machos es estacional.

Otros dos nombres taxonómicos parecen no tener ninguna relación directa con esta nueva especie. *Euneomys micropus alsus*, propuesto por Thomas en 1919 sobre la base de material de El Maitén, Chubut, Argentina (42° S), aunque se describe con un color más claro que *micropus*, como *pikumche*, está perfectamente dentro de la distribución de *micropus*. Su color más claro posiblemente se relaciona con un hábitat más seco, y Heshkovitz (1962:399) afirma que "material at hand shows no basis for subdivision of the species into races". Este mismo autor menciona *Phyllotis micropus fumipes* Osgood, una subespecie de pies más oscuros habitante de la Isla de Chiloé y describe tanto el carácter juvenil de los especímenes utilizados en la descripción original como la afirmación de que sus caracteres son "practically as in *micropus* except that the hands and feet are darker" (Osgood 1943: 214). Dada la variación cromosómica aquí descrita para la nueva especie, sería interesante el estudio cromosómico de especímenes de Chiloé.

Especímenes examinados

Las regiones y localidades originales, así como el número de especímenes examinados (entre paréntesis) con sus correspondientes números de catálogo, seguidos de m= macho, h= hembra o C= examinados cromosómicamente, son los siguientes:

Loxodontomys micropus.- CHILE. IX Región de la Araucanía: Villarrica, Quetropillán (2) UACH 2151m, 137h; Malleco Parque Nacional Tolhuaca (3) UACH 31m, 32h, 110h. X Región de Los Lagos: Hacienda Rucapangui, Valdivia (2), LCM 414 mC, 425 hC; Fundo San Martín, Valdivia (3) UACH 108m, 109h, 204h; Osorno, La Picada UACH 1077h; Osorno, Puyehue 2531h. XI Región de Aisén, Reserva Forestal Coihaique, UACH 1193h.

Loxodontomys pikumche.- CHILE. Región Metropolitana, Santiago, El Colorado,

Farellones (1) LCM 339m; El Morado, Las Melosas (5) LCM 1755hC (paratipo), 1759mC, 1760h, 1761m, 1791mC. VI Región del Libertador Bernardo O'Higgins, Baños del Flaco, 68 Km SE San Fernando (3): LCM 1296mC, 1297hC, 1298mC. VII Región del Maule: Curicó (1) MNHN 303m. VIII Región del Bío-Bío, Laguna del Laja, río Petronquines (5) UACH 2222h, 2223h, 2231m, 2232m, 2234h.

DISCUSION

La existencia de una nueva especie de mamífero filotino en Chile Central, incluso a la vista de la capital, no sorprende demasiado al considerar los intensos trabajos de laboratorio y de terreno que ha realizado una nueva generación de mastozoólogos sudamericanos durante las últimas cuatro décadas. Las características cromosómicas y biogeográficas de esta nueva especie constituyen además un avance en el escaso conocimiento de la mastofauna austral de Sudamérica, y también de sus relaciones con los roedores del Altiplano.

La más significativa diferencia entre *L. pikumche* y *micropus* es la fusión en tándem de los cromosomas *micropus* 2 y 10, que debería haber ocurrido en *L. pikumche* o en alguno de sus ancestros más inmediatos. Este tipo de cambio cromosómico, inferido a partir de los patrones de bandas G de ambas especies (Walker & Spotorno 1992, véase su Fig. 3) es muy poco frecuente en mamíferos (Elder 1980, Shi et al. 1980), aunque se conocen sus drásticas consecuencias reproductivas. En efecto, la teoría predice que la mitad de los gametos del heterocigoto para una sola fusión en tándem telómero-centrómero resultarán cromosómicamente desbalanceados si un quiasma ocurre regularmente entre los centrómeros apareados y el punto de fusión del bivalente meiótico (John 1981). Como es una fusión de este tipo la que se infiere a partir de las diferencias observadas entre las dos especies (Walker & Spotorno

1992), podemos deducir razonablemente que ambos genomas están aislados reproductivamente. Si tales heterocigotos eventualmente se producen en la hipotética zona de contacto cerca del río Bío-Bío (Fig. 2), podemos predecir que los híbridos *pikumchelmicropus* serán probablemente estériles o subfértiles.

En segundo lugar, esta nueva especie está claramente emparentada con *L. micropus* por sus características cromosómicas, corporales externas y docenas de detalles morfológicos en el cráneo (Fig. 6 y 7). A pesar de que las diferencias en el largo corporal parecen existir alrededor del límite geográfico de las dos especies (flecha en Fig. 8), las diferencias en las pendientes de regresión de ambas muestras no resultó estadísticamente significativa; además puede observarse (Fig. 8) que la mayoría de los individuos *L. pikumche* con datos reproductivos resultan juveniles o reproductivamente inactivos. Por otra parte, las dos especies de *Loxodontomys* aparecen diferenciadas de las de *Auliscomys*, *Reithrodon* y *Phyllotis* en los análisis morfométricos y cladísticos, lo que es concordante con la separación genérica propuesta por Braun (1993) y Steppan (1995).

Respecto de las características de la fauna austral y sus relaciones con la del Altiplano, recientemente se ha propuesto (Steppan 1995) que *Loxodontomys* está probablemente emparentado con el grupo *Reithrodon*, compuesto por este género austral junto a *Neotomys* del Altiplano y al austral *Euneomys*. Las similitudes de *Loxodontomys* con *Reithrodon auritus* $2n=34$, $NF=34$ son evidentes en la morfología telocéntrica de sus cromosomas, y en particular los tres autosomas más grandes y las bandas G iguales compartidas por sus cromosomas X (Ortells et al. 1988). Estos caracteres son obviamente ancestrales con respecto a los de *Reithrodon typicus* $2n=28$ de Brasil, pero claramente derivados con respecto a los de *Andinomys* $2n=52$, $NF=52$, otro género emparentado del sur del Altiplano (Spotorno et al. 1994). En

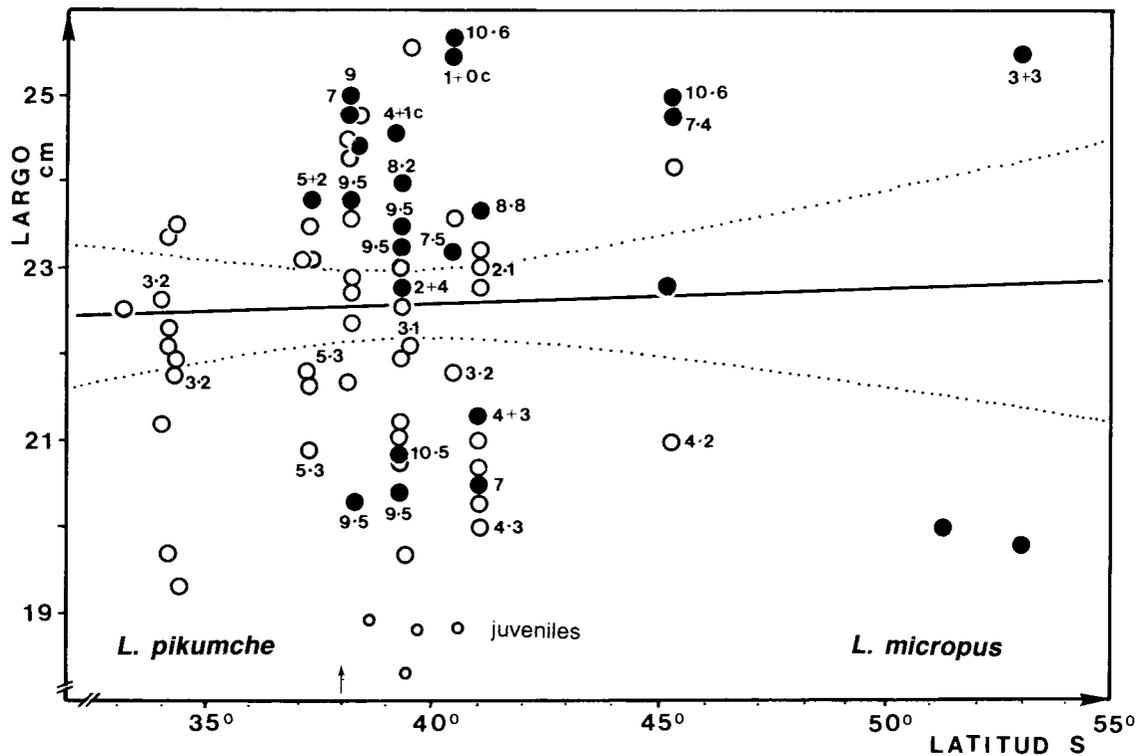


Fig. 8: Largo total del cuerpo y cola de especímenes de *Loxodontomys* a través de una gradiente latitudinal norte-sur, con algunos datos reproductivos. Círculos blancos son especímenes examinados; negros están tomados de la literatura. Números separados por punto indican diámetros mayor y menor del testículo (en mm) en los machos; números separados por signo + indican embriones o cicatrices uterinas (c) en las hembras. Recta de regresión (línea gruesa) con intervalo del 95% (línea punteada).

Total body and tail length in *Loxodontomys* specimens through a north-south latitudinal gradient, with some reproductive data. White circles are examined specimens; black ones are taken from the literature. Numbers separated by point indicate major and minor diameters of male testes (in mm); numbers separated by + sign indicate embryos or uterine scars (c) of females. Regression line (heavy line) with 95% interval (point line).

este contexto, adquiere más sentido el hallazgo sorprendente (Steppan 1995) de que el género más relacionado morfológicamente a este último es *Irenomys*, un filotino endémico de los bosques templados del sur de Chile.

Por su genoma $2n=32$, $NF=34$ y por su distribución geográfica en Chile Central, *L. pikumche* es una especie citogenética y biogeográficamente intermedia entre el austral *L. micropus* $2n=34$, $NF=36$ de carácter ancestral y los genomas mucho más derivados de *Auliscomys sublimis* $2n=28$, $NF=32$ y *Auliscomys boliviensis* $2n=22$, $NF=32$ en el Altiplano (Walker & Spotorno 1992). Es posible establecer una gradiente sur-norte con

las características citogenéticas de estas cuatro especies, con los números diploides 34-32-28-22, que implican disminución en el número de centrómeros; ella se superpone con una disminución del número de NORes visibles funcionales: 4-3-2-2 (Walker & Spotorno 1992, véase allí su Fig. 5 y Tabla I). Es probable que esta gradiente citogenética corresponda al orden de evolución de estos genomas, ya que, en el estado actual del conocimiento, es mucho más difícil aceptar un aumento simultáneo en el número de estructuras cromosómicas reales, como centrómeros y NORes, que su pérdida progresiva.

Desde el estudio clásico de Reig (1986), se acepta al Altiplano como el centro de

diversificación de la tribu Phyllotini; por ejemplo, este patrón se aprecia claramente en la evolución del genoma de las especies del género *Eligmodontia* (Spotorno et al. 1994). El gradiente citogenético sur-norte mencionado anteriormente, junto a la presencia de los géneros endémicos emparentados al austral *Loxodontomys*, es decir, *Reithrodon*, *Irenomys* y *Euneomys*, sugieren al extremo austral de Sudamérica como un centro secundario de diversificación de los roedores filotinos.

Esta nueva especie es rara desde el punto de vista de conservación. Por las escasas y esporádicas capturas que proveyeron numerosas capturas de otras especies, es probable que sus densidades sean efectivamente bajas en la naturaleza, con poblaciones pequeñas y fragmentadas, debido a su probable selección de hábitat. La rareza de la asociación vegetal característica del hábitat al cual parece asociarse exclusivamente también lo indican. Las actividades observadas en turismo (centros de esquí, como en Farellones), minería (calizas y cobre) y ganadería (Las Melosas), secularmente destructoras del hábitat nativo de esta zona, la más densamente poblada del país, permiten predecir la probable disminución y eventual extinción de esta nueva especie, si persisten los actuales factores de intervención humana en Chile Central.

AGRADECIMIENTOS

Los trabajos de terreno y laboratorio fueron financiados por el Proyecto 195 0628 del Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología, FONDECYT, Chile (a A.S.), y el Proyecto FONDECYT 195 1036 (a P.M.). Agradecemos al SAG por otorgarnos los permisos correspondientes de captura, al Museum of Vertebrate Zoology, U. of California, Berkeley, USA, a los Drs. Milton Gallardo N. (Universidad Austral de Chile) y Luis Contreras por su generosa ayuda con algunos especímenes y a los Sres. José Yáñez y Juan C. Torres-Mura (MNHN) por permitirnos

examinar material de colecciones a su cargo; igualmente, agradecemos las observaciones al manuscrito de dos árbitros anónimos, y al Sr. Juan Oyarce, por su ayuda en la recolección y mantención de los animales.

LITERATURA CITADA

- BRAUN JK (1993) Systematic relationships of the Tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America. Special Publication Oklahoma Museum of Natural History, Norman. 50 p.
- ELDER FFB (1980) Tandem fusion, centric fusion, and chromosomal evolution in the cotton rats, genus *Sigmodon*. *Cytogenetics and Cell Genetics* 26: 199-210.
- GREER JK (1968) Mamíferos de la provincia de Malleco. Publicación del Museo Dillman S. Bullock, El Vergel. Angol, Chile, 114 pp.
- HERSHKOVITZ P (1962) Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zoological Series* 46: 1-524.
- JOHN B (1981) Chromosome change and evolutionary change. En: Atchley WR & Woodruff D (eds) *Evolution and speciation*: pp 23-51. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEE MR & FFB Elder (1980) Yeast stimulation of bone marrow mitoses for cytogenetic investigations. *Cytogenetics and Cell Genetics* 26: 36-40.
- MADDISON WP & DR MADDISON (1992). MacClade: analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ORTELLS MO, OA REIG, N BRUM-ZORRILLA & GA SCAGLIA (1988) Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). I. Chromosome multiformity and gonosomal-autosomal translocation in *Reithrodon*. *Genetica* 77:53-63.
- OSGOOD W (1943) The mammals of Chile. *Fieldiana Zoological Series* 80: 1-268.
- OSGOOD W (1947) Cricetine rodents allied to *Phyllotis*. *Journal of Mammalogy* 28:165-174.
- PEARSON OP (1958) A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. University of California Publications in Zoology 56:391-496 .
- PEARSON OP (1983) Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, Southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64:476-492.
- PEARSON OP (1995) Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2:99-148.
- PINE RH, SD MILLER & ML SCHAMBERGER (1979) Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43: 339-376.
- REIG OA (1986) Diversity pattern and differentiation of High Andean rodents. In Vuilleumier F & M Monasterio (eds), *High Altitude Tropical Biogeography*: 404-439. Oxford University Press, New York.
- ROHLF FJ (1994) NTSYS-pc, Numerical taxonomy and multivariate analysis system for the IBM PC (and compatibles). Applied Biostatistics Inc., New York, 128 pp.
- SHI L, YYE & X DUAX (1980). Comparative cytogenetic studies on the red muntjac, Chinese muntjac and

- their F1 hybrids. *Cytogenetics and Cell Genetics* 26: 22-27.
- SIMONETTI J (1982) Nuevo registro de *Auliscomys micropus* en Chile Central. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 308:3-4.
- SIMONETTI J & J YÁÑEZ (1979) Distribución de *Auliscomys micropus* (Waterhouse 1837) en Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 276: 6-7.
- SIMONETTI J & AE SPOTORNO (1980) Posición taxonómica de *Phyllotis micropus* (Rodentia: Cricetidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 285-297.
- SPOTORNO AE & LI WALKER (1979) Analysis of chromosomal similarity according G banding patterns in four Chilean species of *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 12: 83-90.
- SPOTORNO AE, J SUFAN-CATALAN & LI WALKER (1994) Cytogenetic diversity and evolution of Andean *Eligmodontia* species (Rodentia, Muridae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59: 299-308.
- STEPHAN SJ (1995) Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoological Series* 80: 1-112.
- SWOFFORD DL (1993) PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 3.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History survey, Champaign, Illinois.
- VENEGAS W (1974) Variación cariotípica en *Phyllotis micropus micropus* Waterhouse (Rodentia, Cricetidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 48: 69-76.
- WALKER LI & AE SPOTORNO (1992) Tandem and centric fusions in the chromosomal evolution of the South American phyllotines of the genus *Auliscomys* (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenetics and Cell Genetics* 61:135-140.
- WATERHOUSE GR (1837) Characters of new species of the genus *Mus* from the collection of Mr Darwin. *Proceedings of the Zoological Society, London, 1837*:15-21.

ANEXO I

Lista de caracteres morfológicos y sus estados utilizados en el análisis cladístico (basado en Stepan 1995). *estado compartido con *L. micropus*; #distinto de *L. micropus*.

List of morphological characters and its states used in the cladistic analysis (basado en Stepan 1995). *state shared with *L. micropus*; # different from *L. micropus*.

- Carácter 1. Surcos en incisivos superiores: estado 0* = ausente, estado 1 = estría fina.
- Carácter 2. Procumbencia de incisivos: 0 = hiperopistodontos, 1# = opistodontos.
- Carácter 3. Fisura de la dentina en incisivo superior: 0 = línea estrecha y larga, 1# = coma corta.
- Carácter 6. Raíces molar de M3: 0# = 3 raíces, 1 = 2 raíces, 2 = 1 raíz.
- Carácter 7. Raíz labial de m1: 0 = ausente, 1* = presente.
- Carácter 8. Raíces de m2: 0 = 2 raíces, 1# = 3 raíces.
- Carácter 9. Raíces molares de m3: 0 = 2 raíces, 1# = 3 raíces.
- Carácter 10. Flexo antero mediano de M1: 0* = ausente, 1 = definido.
- Carácter 12. Parastilo/anteroflexo de M1: 0 = ausente, 1* = presente, no muy definido, 2 = presente, definido.
- Carácter 13. Penetración del flexo de M1: 0 = flexos opuestos no se alcanzan uno al otro; 1 = sobreposición del esmalte, o los flexos se juntan en línea central, 2* = flexos se cruzan unos con otros.
- Carácter 14. Cíngulo anterolabial de m1: 1 = débilmente desarrollado, 2* = definido.
- Carácter 15. Protofléxico de m1: 0* = cíngulo anterolabial corto, protofléxico simple, 1 = cíngulo anterolabial largo, dejando al protofléxico como lago.
- Carácter 16. Arreglo de cúspides de m1: 0* = cúspides primarias opuestas en posición, 1 = intermedias, 2 = alternadas.
- Carácter 17. Fléxico anteromediano m1: 0* = ausente, 1 = prominente.
- Carácter 19. Posteroalófidio/estilido de m1: 1 = intermedio, 2* = definido en todas las edades.
- Carácter 21. Procíngulo M2: 0 = ausente, 1 = anteroflexo como estría, 2 = protoflexo puede aparecer también, 3* = procíngulo definido, bien desarrollado.
- Carácter 22. Procíngulo de m2: 0 = ausente, 1* = protofléxico aparece como estría; si es pronunciado en juveniles, entonces desaparece con edad, 2 = procíngulo bien desarrollado.
- Carácter 23. Reducción del hipoflexus de M3. 0 = sin reducción respecto a M2, 1* = reducido respecto a M2.
- Carácter 24. Reducción del mesoflexus de M3. 0 = sin reducción respecto a M2, 1* = reducido respecto a M2.
- Carácter 25. Torsión posterior del mesoflexo M3: 0 = sin torsión relativa a M2, 1* = torsión posterior relativa a M2.
- Carácter 26. Lago del hipoflexo de M3: 0* = hipoflexo presente, sin lago, 1 = hipoflexo estrechado para formar lago.
- Carácter 27. Rotación del eje del flexo en M3: 0 = sin rotación de los ejes del hipoflexo y mesoflexo relativos al M2, 1* = ejes rotados relativos al M2.
- Carácter 28. Reducción del mesofléxico del m3 : 1* = reducido relativo al m2, 2 = altamente reducido o ausente.
- Carácter 29. Torsión anterior del mesofléxico del m3: 0 = sin torsión relativa a m2, 1* = torsión anterior relativa a m2.
- Carácter 30. Torsión posterior del hipofléxico del m3: 0* = sin torsión relativa al m2, 1 = torsión posterior.
- Carácter 32. Proporción de longitud M3 sobre longitud alveolar de fila de molares: 0 = < 0.205, 1* = 0.205-0.25.
- Carácter 33. Proyección capsular de la mandíbula: 0* = definido, 1 = indefinido.
- Carácter 34. Altura del proceso coronóide: 0* = por encima del alto máximo del cóndilo mandibular, 1 = subigual.
- Carácter 35. Posición del surco masetérico anterior: 0 = borde anterior no formando bulto, bien ventral a depresión del diastema, 1* = bulto ligeramente debajo del borde dorsal de la mandíbula.
- Carácter 36. Proceso medioventral del ramus mandibular: 0 = ausente, ramus redondeado en vista ventral o no angulado agudamente, 1* = débilmente presente, o ramus cerca de 90°.

- Carácter 37. Protusión premaxilar: 0 = terminando detrás del plano anterior de incisivos, 1* = terminando en o levemente anterior al plano incisivo, 2 = premaxilares bien anteriores al plano incisivo.
- Carácter 38. Extensión posterior de forámenes incisivos: 0 = no alcanzando el margen anterior de cónulos anterolabiales y anterolinguales del M1, 1 = igualados, 2* = extendiéndose a nivel de paracono y protocono.
- Carácter 40. Orientación de foramen incisivos: 0* = separación de ápices anteriores < 80% separación ápices posteriores, 1 = 80-100%.
- Carácter 41. Posición dorsoventral de raíz anterior del zigoma: 0 = puente anteorbital yace bien por debajo de superficie dorsal del rostro, 1* = puente anteorbital bajo rostro.
- Carácter 42. Margen posterior de placa zigomática: 0 = anterior al alvéolo M1, 1* = subigual o anterior al alvéolo.
- Carácter 43. Desarrollo de espina zigomática: 1* = ausente, borde anterior casi plano, vertical, 2 = borde anterior ligeramente curvado.
- Carácter 44. Inclinación de placa zigomática: 0 = < 20° (vista frontal), 1* = > 20°.
- Carácter 45. Orientación de sutura maxilar-premaxilar: 0* = ángulo formado 90-135° relativo al plano palatino por la sutura en la superficie lateral del rostro y bajo foramen anteorbital, 1 = sutura casi horizontal en extremo ventral, agudamente angulado en medio del rostro.
- Carácter 47. Extensión posterior de los premaxilares: 0* = término posterior de premaxilares se extiende posterior al término de los nasales, 1 = término subigual al término de los nasales, 2 = término yace anterior al término de los nasales.
- Carácter 48. Ancho de nasales: 0# = menos que distancia interorbital mínima de superficie dorsal del rostro, 1 = mayor o igual que distancia interorbital mínima.
- Carácter 49. Forma del interorbital: 0 = borde interorbital divergente anteriormente, región más estrecha en mitad posterior, 1* = punto más estrecho situado centralmente.
- Carácter 50. Borde supraorbital: 0 = región supraorbital suavemente redondeada vista en sección cruzada, 1* = débilmente angulada en borde dorsal.
- Carácter 51. Lomo supraorbital: 0* = ausente o dirigido lateralmente, 1 = presente y dirigido dorsalmente.
- Carácter 52. Protuberancias supraorbitales: 0* = ausentes, 1 = pequeñas, posteriores a lagrimal.
- Carácter 54. Forma de sutura frontoparietal: 0* = redondeada, borde del frontal convexo, 1 = derecha o levemente sigmoidal a cóncava.
- Carácter 55. Angulo de sutura frontoparietal. 0* = obtuso, 1 = agudo o recto.
- Carácter 56. Largo medial de interparietal: 0 = < 0.33, 1 = 0.34-0.45, 2* = > 0.46.
- Carácter 57. Orientación del borde anterior de ampolla auditiva: 0 = oblicua (vista ventralmente), 1* = transversa.
- Carácter 60. Grosor del proceso hamular del escamoso: 0 = proceso totalmente ausente, 1 = ancho a lo largo de toda su longitud, 2* = puente reducido en grosor, término posterior aparece liso, 3 = extremo posterior también reducido, no más engrosado que puente.
- Carácter 61. Posición de huecos temporales: 0* = forámenes subescamosos y postglenoides colocados dorso-ventralmente, 1 = foramen postglenoide claramente anterior al foramen subescamoso.
- Carácter 62. Canal carotídeo interno: 0* = unido por basioccipal y porción ectotimpánica de ampolla auditiva, 1 = unido enteramente por petroso y porción ectotimpánica.
- Carácter 63. Extensión de trompa de Eustaquio: 0 = no alcanza lóbulo posterior del proceso pterigoide, 1* = subigual al lóbulo posterior del proceso pterigoide, no se extiende anterior a la base del proceso.
- Carácter 64. Ancho relativo de fosa mesopterigoide: 0 = claramente más ensanchada que fosa parapterigoide, 1 = subigual, 2* = claramente más estrecha.
- Carácter 65. Forma del parapterigoide: 0* = ancho posterior < 1.5 veces ancho anterior, 1 = 1.5-2.4 veces ancho anterior.
- Carácter 67. Hondura de fosa parapterigoide: 0* = plana, 1 = ligera a moderadamente excavada por sobre paladar óseo.
- Carácter 70. Posición del borde anterior de la fosa mesopterigoide: 0 = yace a más de un largo del diente M3 posterior a M3, 1* = yace entre 1/3 y un largo del diente M3 posterior a M3, 3 = alcanzando el plano posterior de los M3 pareados.
- Carácter 71. Proceso medial del palatal posterior: 0 = ausente, 1* = presente.
- Carácter 74. Fosa palatal posterolateral : 0* = anterior a fosa mesopterigoidea, 1 = posterior al borde anterior.
- Carácter 75. Foramen esfenopalatino: 0* = ausente o casi osificado, 1 = presente, pequeño.
- Carácter 77. Fenestra escamosa: 0* = presente, 1 = ausente.
- Carácter 78. Columna del aliesfenoides: 0* = ausente o filamentosos, 2 = presente y osificada.
- Carácter 85. Superficie ventral de garras (manos): 0 = abiertas basalmente, 1* = cerradas basalmente.
- Carácter 87. Posición del cojinete hipotenar: 0* = hipotenar extendiéndose distalmente más allá de base proximal del primer cojinete interdigital, 1 = intermedio.
- Carácter 88. Pelaje de plantas del pie: 0 = pelo escaso sólo en talón, 1* = talón peludo, cojines distales desnudos.
- Carácter 89. Contraste de pelos de la cola: 0# = claramente bicolor, 1 = poco bicolor.
- Carácter 90. Pelaje del dorso de cola: 0 = poco peludo, 1# = peludo, escamas visibles pero poco definidas.
- Carácter 91. Patrón del pelaje corporal: 0# = claramente contrastante, 1 = indistinto o sin contraste.