



UNA INTRODUCCIÓN A LOS MAYORES SIGMODONTINOS VIVIENTES:
REVISIÓN DE *KUNSLIA* HERSHKOVITZ, 1966
Y DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO GÉNERO (RODENTIA: CRICETIDAE) ¹
(Con 63 figuras)

ULYSES F. J. PARDIÑAS ²
GUILLERMO D'ELÍA ³
PABLO TETA ⁴

RESUMEN: Se efectuó una revisión preliminar del género *Kunsia* Hershkovitz, 1966, empleando casi todos los especímenes disponibles e incluyendo el material tipo de las formas nominales (en orden de nominación): *Mus principalis* Lund, *Scapteromys fronto* Winge, *S. gnambiquaræ* M. Ribeiro, *S. chacoensis* Gyldenstolpe y *Kunsia fronto planaltensis* Ávila-Pires. Se propone un nuevo género para ubicar a *K. fronto* y sus subespecies. Adicionalmente, estas últimas son nuevamente descritas y *planaltensis* es considerada como especie plena. El nuevo género se caracteriza por una combinación única de rasgos morfológicos, incluyendo entre otros: tamaño grande, cola corta (ca. 55% de la longitud cabeza-cuerpo combinados), pelaje dorsal hispido, escamas caudales pequeñas cubiertas por tres pelos cada una, orejas redondeadas y pequeñas, manos y pies unicolores, nasales largos posteriormente acuminados y alcanzando el nivel del lagrimal, ensanchamiento del arco cigomático, foramen incisivo largo alcanzando el protocono del primer molar superior, sutura coronal denticulada con forma de U, circulación carotídea de patrón 1, hipsodoncia coronal conspicua, mesolófidos y protolófidos + protoconúlidos desarrollados en los primeros y segundos molares inferiores, primer molar inferior con tres raíces. Las comparaciones morfológicas del nuevo género con *Kunsia stricto sensu* (restringido a *Kunsia tomentosus*) y *Scapteromys* (incluyendo *S. aquaticus* y *S. tumidus*) proveen una base para inferencias preliminares acerca de sus relaciones filogenéticas. El material fósil de Bolivia y Argentina previamente asignado a *Kunsia* es brevemente discutido sobre la base de un nuevo estudio a partir de los restos originales, concluyéndose que no pueden referirse ni al nuevo género aquí propuesto ni a *Kunsia stricto sensu*. El nuevo género está restringido a tres localidades en Brasil (una exclusivamente fósil) y una localidad en Argentina y tiene un único registro (Planaltina, Brasil) en las últimas cinco décadas. Se destaca la necesidad de urgentes trabajos de campo en orden de establecer el estatus de conservación de estos peculiares sigmodontinos.

Palabras clave: Sigmodontinae. *Kunsia fronto*. *Kunsia tomentosus*. *Scapteromys*. Taxonomía.

ABSTRACT: An introduction to the largest living sigmodontines: revision of *Kunsia* Hershkovitz, 1966 and description of a new genus (Rodentia: Cricetidae).

A preliminary revision of *Kunsia* Hershkovitz, 1966 was made considering almost all the available specimens including type material of (in order of nomination) *Mus principalis* Lund, *Scapteromys fronto* Winge, *S. gnambiquaræ* M. Ribeiro, *S. chacoensis* Gyldenstolpe, and *Kunsia fronto planaltensis* Ávila-Pires. A new genus is proposed to allocate *K. fronto* and their subspecies. In addition, the latter are newly described and *planaltensis* is ranked as full species. The new genus is characterized by a unique combination of traits, including among others: large size, short tail (ca. 55% of combined head and body length), hispid dorsal hair, small tail scales covered by 3 hairs each one, rounded small-size ears, pes and manus unicolored, large nasals with acuminate posterior end reaching lacrimal level, distinctive zygomatic arch enlargement, large incisive foramina reaching first upper molar protocone, denticulate coronal suture open U-shaped, carotid circulatory pattern type 1, conspicuous coronal hypsodonty, developed mesolophids and protolophids + protoconulids in both first and second lower molars, first lower molar three rooted. Morphological comparisons of the new genus with *Kunsia stricto sensu* (restricted here to *K. tomentosus*) and *Scapteromys* (including *S. aquaticus* and *S. tumidus*) provide a basis for preliminary inferences about phylogenetic relationships. The fossil material from Bolivia and Argentina previously assigned to *Kunsia* is briefly addressed after a new study of the original remains, allowing us to conclude that they do not belong to the genus *Kunsia*.

¹ Submitido en 05 de junio de 2007. Aceptado en 23 de junio de 2008.

² Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional Patagónico, Casilla de Correo 128, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. E-mail: ulyses@cenpat.edu.ar.

³ Departamento de Zoología, Casilla 160-C, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

⁴ Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Avenida Intendente Cantilo s/n, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4º Piso, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

neither to the new genus here proposed. The new genus is restricted to three recording localities in Brazil (one exclusively fossil) and one in Argentina, and had an unique record (Planaltina, Brasil) in the last five decades. Field work is urgently needed to assess the conservation status of these peculiar sigmodontine rodents.

Key words: Sigmodontinae. *Kunsia fronto*. *Kunsia tomentosus*. *Scapteromys*. Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Estudios efectuados en las últimas décadas han revelado una mayor diversidad para los Sigmodontinae que la previamente inferida (*e.g.*, EMMONS, 1999; LUNA & PATTERSON, 2003; PARDIÑAS *et al.*, 2005; VOSS, 2003; WEKSLER *et al.*, 2006). Un creciente interés y la multiplicidad de enfoques aplicados han dado lugar a numerosos cambios en la nomenclatura y taxonomía de esta subfamilia, no sólo a nivel específico y/o genérico, sino también en cuanto a la ubicación tribal de distintas entidades (*e.g.*, SMITH & PATTON, 1999; D'ELÍA, 2003). Tal es así que nuevos e intensivos trabajos de campo, en concomitancia con la revisión de ejemplares en colecciones, han incrementado la diversidad taxonómica conocida para géneros pauciespecíficos (*e.g.*, *Juscelinomys*, *Rhagomys*) y de otros altamente diversos (*e.g.*, *Akodon*, *Thomasomys*). Paralelamente, la diversidad genérica también se ha incrementado, tanto por la erección de nuevos géneros a partir de ejemplares recientemente colectados (*e.g.*, *Tapecomys*; ANDERSON & YATES, 2000), como por la creación de taxones para albergar a especies previamente descritas (*e.g.*, *Brucepattersonius*; HERSHKOVITZ, 1998). Un ejemplo paradigmático es la reciente descripción de 10 nuevos géneros para contener la diversidad de formas antes referida a *Oryzomys* (véase WEKSLER *et al.*, 2006; D'ELÍA & PARDIÑAS, 2007). En este contexto, el papel jugado por el estudio de restos fósiles ha sido clave para clarificar el estatus taxonómico de varias formas (*e.g.*, *Pseudoryzomys simplex*; VOSS & MYERS, 1991; *Lundomys*; VOSS & CARLETON, 1993).

El género *Kunsia* agrupa los mayores sigmodontinos vivos (peso > 500g en ejemplares adultos). Sus representantes se conocen para unas pocas localidades en tierras bajas tropicales y subtropicales de Argentina, Bolivia y Brasil. En su descripción original y, hasta hoy, la mayor contribución a su conocimiento, HERSHKOVITZ (1966) incluyó en *Kunsia* a dos especies: *K. tomentosus* (Lichtenstein, 1830) y *K. fronto* (Winge, 1887). Adherido claramente a un paradigma "simplificador", que dejó profundas huellas en la taxonomía alfa de numerosos géneros de sigmodontinos (véase CABRERA, 1961), este autor relativizó las diferencias inter-

intraespecíficas en estos taxones. Hasta el presente, este esquema taxonómico ha persistido básicamente sin modificaciones.

En revisiones previas de géneros tradicionalmente considerados Scapteromyini (*Bibimys*, *Kunsia* y *Scapteromys*), se ha revelado la existencia de diferentes escenarios taxonómicos. Una aproximación morfológica-molecular al género *Bibimys* sugiere que la diversidad específica en el mismo podría ser menor que las tres especies tradicionalmente reconocidas (D'ELÍA *et al.*, 2005). En el caso de *Scapteromys*, análisis filogeográficos y morfológicos indican la existencia de, al menos, dos especies bien diferenciadas y quizás otras pendientes de descripción (D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). Por otro lado, a nivel tribal, la evidencia molecular sugiere que Scapteromyini debe ser subsumida en Akodontini (SMITH & PATTON, 1999; D'ELÍA, 2003; D'ELÍA *et al.*, 2005).

En esta contribución se presenta una revisión del género *Kunsia*. Consideramos que la misma es preliminar, ya que no se incluye una filogenia abarcando todos los taxones involucrados y porque básicamente se destina a la propuesta y descripción de un nuevo género para ubicar a *K. fronto*. Sin embargo, más allá de esta restricción en el enfoque, esta es la primera vez que se estudian conjuntamente casi todos los materiales tipo (con la única excepción del holotipo de *Mus tomentosus*), lográndose una visión integral de la diversidad en este género y formas plausiblemente vinculadas. Como resultado, además, se propone elevar a especie plena una de las subespecies previamente incluida en *K. fronto*. También se pasa revista crítica al registro fósil de *Kunsia* y se discuten algunos aspectos de la evolución dentaria en estos sigmodontinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron especímenes actuales y fósiles del género *Kunsia*, incluyendo los materiales tipo de (en orden de nominación) *Mus principalis* Lund, *Scapteromys fronto* Winge, *S. gnambiquaræ* M. Ribeiro, *S. chacoensis* Gyldenstolpe y *Kunsia fronto planaltensis* Ávila-Pires. Los ejemplares estudiados están depositados en las siguientes colecciones

(ordenadas alfabéticamente por sus acrónimos; véase el Apéndice 1 para un detalle de los ejemplares y localidades): Colección de Mamíferos “Félix de Azara”, Buenos Aires, Argentina (CAF); Field Museum of Natural History, Chicago, EE.UU (FMNH); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MN); Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN); Colección de Vertebrados del Museo de Historia Natural “Noel Kempff Mercado”, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (MNK); Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo, Suecia (NRM); Colección de Mamíferos del Departamento de Zoología, Universidade de Brasília, Brasília (UnB) y Universitets Zoologisk Museum, Copenhague, Dinamarca (ZMUC). Un ejemplar adicional de *K. f. planaltensis* conservado en el Departamento de Ecología e Zoología, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil (UFSC), fue estudiado en base a fotografías. La información sobre el holotipo de *Mus tomentosus* Lichtenstein fue obtenida de HERSHKOVITZ (1966). Una descripción morfológica del ejemplar de *K. tomentosus* conservado en el National Museum of Natural History, Washington D.C., EE.UU. (USNM) fue gentilmente provista por Michael Carleton. También se incluyeron en este estudio fósiles previamente referidos a *Kunsia* y *Scapteromys* conservados en las colecciones del Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCN-PV), Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP), Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina (MMP-M) y Musée National d’Histoire Naturelle, París, Francia (MHNP TAR). En las comparaciones se emplearon series regulares de *Scapteromys aquaticus* Thos., *S. tumidus* Waterh. y el holotipo e hipodigma de †*S. hershkovitzi* Reig (véase el Apéndice 1). Todas las localidades mencionadas en este trabajo se detallan, con sus correspondientes coordenadas geográficas, en el Apéndice 2.

La nomenclatura y descripciones de la anatomía cráneo-dentaria empleadas siguen los estudios de REIG (1977), CARLETON (1980), VOSS (1988), CARLETON & MUSSER (1989), HERSHKOVITZ (1993), VOSS & CARLETON (1993) y WEKSLER (2006). Las impresiones de escamas cuticulares fueron obtenidas mediante técnicas usuales (NASON, 1948) y asignadas a patrones siguiendo la nomenclatura empleada por KEOGH (1975) y PERRIN & CAMPBELL (1980). Las medidas externas estándar de los ejemplares fueron obtenidas a partir de las etiquetas originales y catálogos de museo. Descriptores métricos para el cráneo,

mandíbula y molares fueron tomados con calibre digital (con precisión de 0,02mm) y se expresan, tanto en el texto como en las tablas, en milímetros. Estos descriptores son: largo cóndilo incisivo, longitud diastema superior, ancho interorbitario mínimo, ancho bicigomático máximo, ancho caja craneana, ancho rostral, largo palatal, largo máximo nasales, ancho máximo nasales, ancho placa cigomática, altura placa cigomática, longitud foramen incisivo, ancho foramen incisivo, ancho fosa mesopterigoidea, longitud serie molar superior, longitud serie molar inferior, ancho M1, largo M1, longitud mandíbula sin incisivo y altura dentario. La definición de las medidas craneanas y mandibulares empleadas puede encontrarse en HERSHKOVITZ (1962:109), VOSS (1991:fig.3) y D’ELIA & PARDIÑAS (2004:899) a excepción de altura de la placa cigomática (distancia perpendicular desde el margen alveolar del M1 hasta la porción media de la raíz cigomática superior) y de la altura del ramus mandibular (distancia perpendicular desde el margen alveolar labial del m1 hasta el margen ventral del ramus mandibular). M1, M2, M3, m1, m2, m3 es la nomenclatura empleada para molares superiores e inferiores, respectivamente. Los dibujos fueron efectuados mediante cámara clara adosada a lupa binocular o sobre fotografías digitales de los ejemplares estudiados. El contexto histórico con referencias adicionales sobre las colecciones paleontológicas y neontológicas efectuadas por Peter Lund en la región de Lagoa Santa (Brasil), al igual que la problemática cronológica planteada por estos depósitos, pueden ser consultadas en VOSS & MYERS (1991) y VOSS & CARLETON (1993).

Además de las estadísticas univariadas para aquellas series de ejemplares en las que el tamaño muestral permitió su cálculo, se efectuó un análisis de componentes principales sobre las medidas cráneo-dentarias. Dada la disparidad de muestras y rasgos mensurables, se confeccionaron cuatro matrices de datos morfométricos: molares y series molares inferiores (incluyendo longitud m1-m3, largo m1, ancho m1, largo m2 y ancho m2), molares y series molares superiores (longitud M1-M3, largo M1, ancho M1, largo M2, ancho M2, largo M3 y ancho M3), descriptores cráneo-dentarios (longitud diastema superior, ancho interorbitario mínimo, ancho bicigomático máximo, ancho rostral, largo palatal, largo máximo nasales, ancho máximo nasales, ancho placa cigomática, altura placa cigomática, longitud foramen incisivo, ancho foramen incisivo, longitud serie molar superior, longitud serie molar inferior, ancho M1,

largo M1 y longitud mandíbula sin incisivo) y un subconjunto de estos últimos (longitud diastema superior, ancho interorbitario mínimo, ancho rostral, largo palatal, ancho máximo nasales, ancho placa cigomática, altura placa cigomática, longitud foramen incisivo, ancho foramen incisivo, longitud serie molar superior, ancho M1 y largo M1). Esta división tuvo por objeto la incorporación de, según cada caso, los ejemplares típicos para varias de las formas nominales. Las medidas fueron transformadas a sus logaritmos naturales y los componentes principales extractados a partir de la matriz de varianza-covarianza. Estas operaciones fueron efectuadas con el programa Statistica (STATSOFT, INC. 2001).

Como marco sistemático general se emplea aquel propuesto y discutido por D'ELÍA (2003). En este contexto, *Bibimys*, *Kunsia* y *Scapteromys*, tradicionalmente incluidos en Scapteromyini, se consideran integrantes de la tribu Akodontini, al tiempo que *Bibimys* no es hermano del clado *Kunsia-Scapteromys* (véase también SMITH & PATTON, 1999; D'ELÍA *et al.*, 2003, 2005). Intentos para amplificar ADN a partir de muestras de tejidos secos (músculo y piel) obtenidos del holotipo de *S. chacoensis* (NRM 26) y de un ejemplar topotípico de *K. f. planaltensis* (MNHM 2790), resultaron estériles.

Este trabajo se dedica básicamente al estudio de *K. fronto*, relegando a un plano secundario la taxonomía alfa de *K. tomentosus*. Esta elección no es caprichosa y obedece a diversos factores. En las colecciones del ZMUC se conservan >100 restos cráneo-dentarios inéditos de *K. tomentosus*, incluyendo desde juveniles hasta adulto-viejos. Además, varios colegas han obtenido en recientes trabajos de campo o de museo, nuevos ejemplares de esta especie (A. BEZERRA, com.pers.; A. NUNES, com.pers.; L. EMMONS, com.pers.). El estudio de estos materiales está en pleno desarrollo (*e.g.*, BEZERRA *et al.*, 2007) y seguramente arrojará nueva luz sobre *K. tomentosus* y su potencial variabilidad taxonómica.

SISTEMÁTICA

1. Antecedentes

La historia taxonómica de *Kunsia* involucra varias formas nominales, algunas claramente relacionadas pero otras no (aunque todas vinculadas por haber estado en algún momento contenidas en el género *Scapteromys*), descritas en forma aislada y prácticamente sin comparaciones cruzadas,

durante poco más de 160 años. HERSHKOVITZ (1966) detalla buena parte de la misma, que aquí se resume y completa en sus hitos principales sólo a los fines de lograr un adecuado marco de comprensión.

LICHTENSTEIN (1830) estableció *Mus tomentosus* sobre la base de un espécimen obtenido por V. H. SELLOW supuestamente en cercanías del río Uruguay, en el sur de Brasil; dicha especie sería posteriormente incluida en *Scapteromys* Waterh. por PETERS (1861:147-148), autor que destacara su semejanza con *S. tumidus*. Una década después de la descripción de *tomentosus*, el naturalista dinamarqués PETER LUND propuso *Mus principalis* a partir de algunos restos fósiles y recientes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brasil; LUND, 1840). Un nuevo estudio de las magníficas colecciones paleontológicas y, subsidiariamente, neontológicas efectuadas por LUND, permitió a WINGE (1887) una redescritión de *M. principalis* y su posicionamiento en *Scapteromys*. A la par, WINGE (1887) describió otras dos especies de *Scapteromys*: *S. labiosus* – basada en restos fósiles y recientes – y *S. fronto*, exclusivamente a partir de fósiles de Lagoa Santa. Huelga aclarar que el estatus genérico de la primera sería resuelto casi 100 años después por MASSOIA (1980), al transferirla al novel *Bibimys*. MIRANDA RIBEIRO (1914) describió dos nuevas especies de *Scapteromys*, *S. gnambiquaræ* y *S. modestus*, ambos sobre especímenes capturados en Matto Grosso (Brasil). Este autor destacó las marcadas similitudes entre el primero y *S. principalis*. Poco después y en ocasión de escribir su monumental catálogo de los sigmodontinos, GYLDENSTOLPE (1932a) propuso una nueva especie, *S. chacoensis*, para un ejemplar depositado en el Museo Real de Estocolmo que había sido colectado en el Chaco de Argentina hacia finales del siglo XIX. Es elocuente transcribir un párrafo del trabajo de GYLDENSTOLPE (1932a:2) que expresa la visión de conjunto de este autor, pero también los problemas que han signado la historia de estas formas “the present species [*S. chacoensis*] seems... most closely allied to the subfossil form named *Scapteromys fronto* by Winge. This species is, however, only known from some rather incomplete skull fragments found in caves, and external comparison between the two forms is therefore impossible. It is rather unlikely, that they are identical as their respective type-localities are situated far from each other. Furthermore parts of Matto Grosso are inhabited by another form of large size, *Scapteromys gnambiquaræ*...which in its turn appears to be rather closely allied to *Scapteromys principalis* Lund, another form described from skull

fragments found in the caves at Lagoa Santa” (el resaltado es nuestro).

La revisión de todas estas formas, en parte sobre la base de un estudio directo de los ejemplares, en parte sobre bibliografía, llevó a HERSHKOVITZ (1966) a erigir el género *Kunsia*. En éste incluyó dos especies, *K. fronto*, sobre el material fósil descrito por WINGE (1887) para Lagoa Santa y *K. tomentosus*, basado en *M. tomentosus*. HERSHKOVITZ (1966) consideró a *S. chacoensis* como conespecífica de *K. fronto*, si bien la mantuvo como subespecie junto con la forma nominal (i.e., *K. f. fronto*). Del mismo modo, *S. principalis* fue posicionada como subespecie de *K. tomentosus*, mientras que *S. gnambiquaræ* fue relegada a un mero sinónimo de *K. t. tomentosus*. Con respecto a estas últimas, un año antes MASSOIA & FORNES (1965), en un preclaro estudio, habían alcanzado la conclusión de su carácter conespecífico, basándose en un nuevo examen de la serie original de MIRANDA RIBEIRO (1914) y en las figuras de *S. principalis* provistas por WINGE (1887). HERSHKOVITZ (1966) fue más allá de un significativo reordenamiento taxonómico y nomenclatural, al considerar toda la evidencia disponible y proponer un “Scapteromyine group”, conteniendo *Kunsia* y *Scapteromys*, evolutivamente contextualizado en el marco de la radiación de los sigmodontinos. Adicionalmente, discutió el estatus de algunas formas nominales putativamente vinculadas (e.g., *Mus fossorius*, *S. modestus*, *S. labiosus* y *Akodon chacoensis*), descartando su relación con *Kunsia* o *Scapteromys*.

Hasta iniciada la década de 1970 el género *Kunsia* se conocía por unos pocos especímenes, la mayoría de naturaleza fragmentaria. De hecho, HERSHKOVITZ (1966) estudió sólo cuatro ejemplares de *K. tomentosus* y únicamente el holotipo de *S. chacoensis* como fuente de datos para consolidar *K. fronto*. Quizás esta escasez de materiales explique en parte su parsimoniosa propuesta taxonómica, con rangos subespecíficos para dar cuenta de la diversidad observada. Pero con la descripción de *K. fronto planaltensis* por ÁVILA-PIRES (1972), la cantidad de ejemplares disponibles cambiaría radicalmente. Este taxón fue basado en una serie de 30 individuos (cf. ÁVILA-PIRES, 1972:419), cráneos y pieles, constituyendo por primera vez una sólida base para tomar algún control de la variabilidad poblacional. Aún así, los otros factores ya reseñados, especialmente la ambigüedad planteada por los restos fósiles de Lagoa Santa y la falta de comparaciones entre todos estos materiales, llevarían a ÁVILA-PIRES (1972) a mantener una tendencia conservadora que persistió hasta la actualidad.

En resumen, la historia taxonómica de *Kunsia*, como otros varios géneros de sigmodontinos (e.g., *Bibimys*; D’ELIA *et al.*, 2005) estuvo signada por un rompecabezas conformado por escasos y fragmentarios especímenes, muchos descriptos pobremente y con limitadas o nulas comparaciones respecto de las formas nominales precedentes (con la parcial excepción de HERSHKOVITZ, 1966). Desde el último aporte taxonómico efectuado (ÁVILA-PIRES, 1972) un total de seis nombres (en orden alfabético, *chacoensis*, *fronto*, *gnambiquaræ*, *planaltensis*, *principalis* y *tomentosus*) aparecen como disponibles en relación al género *Kunsia*.

2. Análisis de caracteres

En esta sección se comparan *Scapteromys* spp., *Kunsia fronto* y *K. tomentosus*, brindándose los elementos de base para las disquisiciones taxonómicas y nomenclatorias que se proponen ulteriormente. Se ha puesto énfasis en aquellos rasgos contrastantes entre los taxones considerados. Para diversos aspectos (i.e., pelaje, garras, morfología externa y craneana general) la consulta de HERSHKOVITZ (1966) es ineludible y sería ocioso repetir aquí aquello que dicho autor expuso de manera tan detallada en su monografía. Recientemente, se ha generado nueva información para *K. tomentosus*, especialmente sobre la morfología fálica, del estómago y plantar (BEZERRA, 2005; BEZERRA *et al.*, 2007), que también se ha considerado. Es relevante destacar que para la descripción de varios de los rasgos discutidos (e.g., basicráneo), en muchos casos la descripción de *K. fronto* se restringe al estudio de ejemplares de *planaltensis*, la única subespecie para la que se cuenta con individuos completos y con series ontogenéticas. Por una cuestión de economía del espacio, las referencias a nivel genérico se efectúan sobre el epíteto a secas, pero deben entenderse con la notación para las especies incluidas (e.g., *Scapteromys* por *Scapteromys* spp.).

2.1. Métricos (Fig.1; Tabs.1-2): las medidas cráneo-dentarias son consistentes en separar claramente *Scapteromys* y *K. fronto* de *K. tomentosus*. Mientras que el enorme tamaño de este último taxón queda fuera de toda duda, *S. aquaticus*, *S. tumidus*, *K. f. planaltensis*, *K. f. fronto* y *K. f. chacoensis* conforman una serie gradual con parciales superposiciones métricas. En efecto, muestras poblacionales de juveniles y subadultos de *K. f. planaltensis* brindan valores medios menores que aquellos obtenidos en

muestras de adultos de *S. aquaticus* y *S. tumidus* (Tab.1). Los adultos de *K. f. planaltensis* superan levemente a los homólogos de *S. tumidus*, la mayor especie viviente del género (cf. D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). En este contexto, los escasos especímenes disponibles para *K. f. fronto* y *K. f. chacoensis* aparecen, en el espacio multivariado, sin superposición con aquellos de *K. f. planaltensis*, aunque si muy próximos (Fig.1; Tab.2).

En cuanto a las medidas externas, algunas proporciones merecen ser destacadas. Tal como discutieran HERSHKOVITZ (1966:table 4) y SIERRA DE SORIANO (1969:480), la relación largo de la cola/largo cabeza-cuerpo expresada porcentualmente [$C/CC*100$] es $>80\%$ en las poblaciones de *Scapteromys*, planteando un contraste con respecto a *Kunsia*. Si bien HERSHKOVITZ (1966) sólo contaba

para *K. fronto* con las medidas del holotipo de *chacoensis*, en parte extrapoladas y sesgadas por estar el material deteriorado y tomadas sobre la piel preparada, resulta incuestionable que esta relación no supera el 80%. Sin embargo, un análisis más detallado de la evidencia disponible, permite efectuar las siguientes consideraciones: a) sobre 11 individuos de *K. tomentosus*, la relación $C/CC*100$ brinda un valor medio de 67% con un rango entre 54% y 80%; b) sobre 8 individuos de *K. f. planaltensis*, la relación $C/CC*100$ brinda un valor medio de 56% con un rango entre 55% y 62%; c) en *K. f. chacoensis* ($n = 1$) esta relación es de 49%. Es importante destacar que la muestra medida de *K. tomentosus* incluye ejemplares de varias poblaciones, a diferencia de la de *K. f. planaltensis* en la cual todos fueron colectados en Brasilia (Brasil).

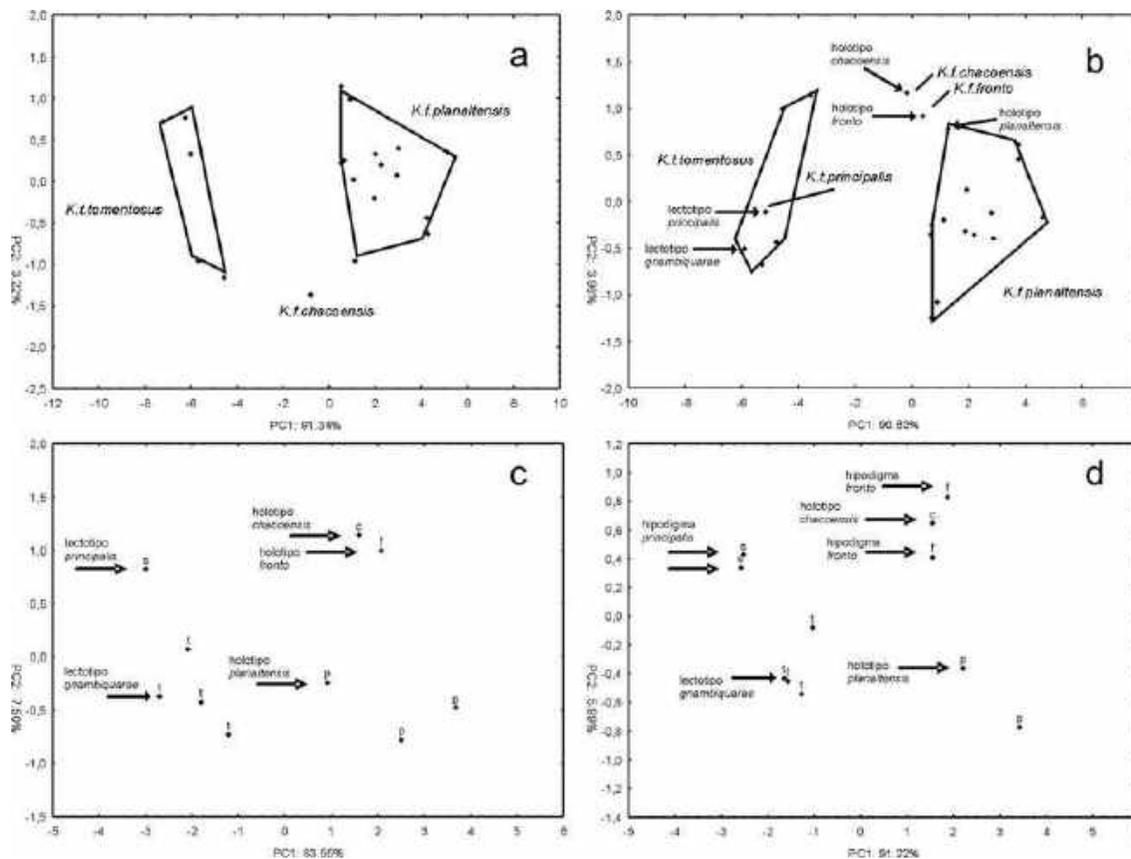


Fig. 1. Ordenamiento mediante análisis de componentes principales (PC1 vs. PC2; Tabla 2) de algunos ejemplares medidos de *Kunsia*: a. Gráfico obtenido sobre una matriz de 20 especímenes y 16 descriptores cráneo-dentarios; b. Gráfico obtenido sobre una matriz de 22 ejemplares y 12 descriptores cráneo-dentarios; c. Gráfico obtenido sobre una matriz de 10 ejemplares y 7 descriptores para molares superiores y, d. Gráfico obtenido sobre una matriz de 11 ejemplares y 5 descriptores para molares inferiores. Referencias: c = *K. f. chacoensis*, f = *K. f. fronto*, p = *K. f. planaltensis*, s = *K. t. principalis*, t = *K. t. tomentosus*; las flechas indican especímenes tipo o de series originales.

TABLA 1. Medidas (en mm) craneanas y mandibulares para muestras poblacionales de *Scapteromys*, *Kunsia fronto planaltensis* y *K. tomentosus tomentosus*. Para cada descriptor se brinda media (x), desvío estándar (sd) y número de ejemplares medidos (n). Ejemplares medidos del género *Kunsia*: *K. f. planaltensis*, juveniles (MN 21832, MN 21833, MN 21838, MN 21842, MN 21844 y MN 21846), subadultos (CFA 2685, MN 21828, MN 21837), adultos (MN 21300 [holotipo], MN 21826, MN 21839, MN 21840, MN 21845, MN 21848, MN 21849, MNHN 2790); *K. t. tomentosus*, adultos (FMNH 122710, FMNH 122711, MNK 2078, LHE 1619, LHE 1620, MN 2054, UnB 1706, VCC 114).

	<i>S. aquaticus</i>			<i>S. tumidus</i>			<i>Kunsia f. planaltensis</i>						<i>K. t. tomentosus</i>					
	ADULTOS			ADULTOS			JUVENILES		SUBADULTOS		ADULTOS		ADULTOS					
	x	sd	n	x	sd	n	x	sd	n	x	sd	n	x	sd	n			
Largo cóndilo incisivo	36.78	1.07	45	38.06	1.16	14	34.41	1.79	5	37.22	1.37	3	40.30	0.99	8	52.65	1.42	8
Longitud diastema superior	9.91	0.53	45	10.12	0.46	14	8.89	0.45	6	9.81	0.36	3	10.96	0.35	8	14.62	0.48	8
Ancho interorbitario mínimo	5.83	0.22	45	5.60	0.17	14	5.69	0.15	6	6.00	0.12	3	6.10	0.18	8	8.58	0.60	8
Ancho bicigomático máximo	18.74	0.56	45	19.82	0.41	14	18.58	0.93	5	19.96	0.36	3	21.09	0.56	8	29.41	1.57	8
Ancho caja craneana	15.93	0.37	45	16.49	0.28	14	15.23	0.46	5	15.78	0.38	3	16.05	0.39	8	20.32	0.82	8
Ancho rostral	6.60	0.34	45	6.79	0.25	14	6.80	0.24	5	7.18	0.37	3	7.55	0.26	8	11.05	0.68	8
Largo palatal	16.66	0.62	45	17.19	0.53	14	15.61	0.63	6	16.88	0.44	3	18.34	0.57	8	25.25	0.75	8
Largo máximo nasales	14.64	0.75	45	15.72	0.60	14	12.21	1.06	5	14.05	0.51	3	14.79	0.58	7	19.67	0.90	7
Ancho máximo nasales	4.25	0.24	45	4.26	0.20	14	3.84	0.07	5	4.09	0.28	3	4.22	0.13	8	6.71	0.53	8
Ancho placa cigomática	-	-	-	-	-	-	4.15	0.29	6	4.48	0.23	2	4.79	0.41	7	6.80	0.57	8
Altura placa cigomática	-	-	-	-	-	-	5.99	0.39	6	7.01	0.18	2	7.36	0.20	7	10.70	0.42	8
Longitud foramen incisivo	8.25	0.44	45	8.64	0.49	14	7.91	0.60	6	8.57	0.31	3	9.17	0.28	8	11.59	0.50	8
Ancho foramen incisivo	2.68	0.17	45	2.49	0.16	14	2.35	0.14	6	2.71	0.03	3	2.82	0.26	8	3.19	0.38	8
Ancho fosa mesopterigoidea	2.12	0.16	45	1.82	0.16	14	2.18	0.12	5	2.31	0.11	3	2.45	0.13	7	3.78	0.28	8
Longitud serie molar superior	6.45	0.18	45	6.78	0.17	14	7.10	0.30	6	7.14	0.17	3	7.27	0.18	8	10.32	0.59	8
Longitud serie molar inferior	6.74	0.25	45	6.95	0.27	14	7.76	0.27	6	7.83	0.06	3	8.06	0.28	8	10.89	0.70	8
Ancho M1	1.85	0.14	45	2.09	0.14	14	2.09	0.12	6	2.31	0.04	3	2.59	0.08	8	3.68	0.32	8
Largo M1	2.83	0.15	45	2.99	0.19	14	3.12	0.19	6	3.16	0.13	3	3.37	0.19	8	4.61	0.23	8
Longitud mandíbula sin incisivo	20.87	0.72	45	21.53	0.66	14	19.92	0.68	6	21.09	0.75	3	23.43	0.66	8	31.48	1.30	8
Altura dentario	8.43	0.46	45	8.88	0.27	14	9.89	0.47	6	10.90	0.49	2	12.06	0.31	8	16.76	0.70	8

Tomando para el primer taxón sólo individuos capturados en Parque Nacional das Emas (Goiás, Brasil, n = 5), se obtiene un valor medio de 73% con un rango 69%-76%. Notablemente, los ejemplares bolivianos muestran un rango entre 54% y 63% (n = 4), con un único caso extremo de 80% (para el espécimen conservado en la colección de la Estación Biológica de Doñana [EBD 8750] según las medidas anotadas por ANDERSON, 1997:table 18). Sintéticamente, la relación C/CC*100 parece separar a *K. fronto* como sigmodontinos de cola corta en relación a *Scapteromys*, más que a *Kunsia lato sensu*.

La relación largo de la oreja/largo cabeza-cuerpo expresada porcentualmente (O/CC*100), también

plantea algún contraste, con un valor medio de 15% en *Scapteromys*, 13% en *K. tomentosus* y 10% en *K. f. planaltensis*. Estos datos sugieren, paralelamente al caso de la longitud de la cola, que es *K. fronto* que presenta orejas cortas en relación a *Scapteromys*, más que *Kunsia lato sensu*.

Las escamas caudales (medidas en la región media dorsal) son absolutamente menores en *K. f. planaltensis* (media = 0.84 de largo por 0.60 de ancho, n = 5) que en *Scapteromys* (media = 1.08 y 0.84, n = 25), mientras que los pelos caudales (en la misma región) presentan largos medios totalmente comparables (3.5 vs. 3.7, respectivamente).

TABLA 2. Pesos de cada descriptor (variable) sobre los tres primeros componentes principales extractados para cada una de las matrices de datos analizadas (Fig.1).

DESCRIPTOR/MATRIZ	PC1	PC2	PC3
	[20 ESPECIMENES Y 16 DESCRIPTORES CRÁNEO-DENTARIOS; FIG. 1A]		
Longitud diastema superior	-0.970	-0.214	-0.001
Ancho interorbitario mínimo	-0.968	0.191	-0.054
Ancho bicigomático máximo	-0.984	-0.024	-0.006
Ancho rostral	-0.988	0.106	0.008
Largo palatal	-0.990	-0.083	-0.014
Largo máximo nasales	-0.961	-0.212	0.065
Ancho máximo nasales	-0.977	0.142	-0.076
Ancho placa cigomática	-0.963	-0.069	0.012
Altura placa cigomática	-0.988	-0.089	0.031
Longitud foramen incisivo	-0.920	-0.338	-0.113
Ancho foramen incisivo	-0.745	0.105	0.654
Longitud serie molar superior	-0.951	0.208	-0.148
Longitud serie molar inferior	-0.950	0.203	-0.134
Ancho M1	-0.973	-0.012	-0.020
Largo M1	-0.947	0.245	0.064
Longitud mandíbula sin incisivo	-0.987	-0.096	-0.023
	[22 ejemplares y 12 descriptores cráneo-dentarios; Fig. 1b]		
Longitud diastema superior	-0.965	0.119	-0.204
Ancho interorbitario mínimo	-0.962	0.002	0.200
Ancho rostral	-0.991	-0.058	0.063
Largo palatal	-0.989	0.070	-0.077
Ancho máximo nasales	-0.981	0.004	0.150
Ancho placa cigomática	-0.966	0.012	-0.078
Altura placa cigomática	-0.986	0.035	-0.084
Longitud foramen incisivo	-0.923	0.241	-0.227
Ancho foramen incisivo	-0.758	-0.592	-0.262
Longitud serie molar superior	-0.951	-0.004	0.209
Ancho M1	-0.972	0.070	-0.009
Largo M1	-0.955	-0.175	0.132
	[10 ejemplares y 7 descriptores molares superiores; Fig. 1c]		
Longitud serie molar superior	-0.947	0.031	0.277
Largo M1	-0.977	0.117	0.040
Ancho M1	-0.931	0.224	-0.102
Largo M2	-0.943	0.070	0.251
Ancho M2	-0.951	0.128	-0.232
Largo M3	-0.773	-0.587	0.104
Ancho M3	-0.854	-0.310	-0.337
	[11 ejemplares y 5 descriptores molares inferiores; Fig. 1d]		
Longitud serie molar inferior	-0.957	0.195	0.149
Largo m1	-0.978	0.173	0.099
Ancho m1	-0.982	-0.136	0.014
Largo m2	-0.928	0.285	-0.238
Ancho m2	-0.926	-0.369	-0.040

2.2. Externos (Figs.2-5): mientras que en *Scapteromys* existe un contraste marcado entre el color del dorso y de la región ventral (conspicuous countershading sensu WEKSLER, 2006:26), en *Kunsia* se verifica una transición gradual (*K. fronto*) o apenas perceptible (*K. tomentosus*). El pelaje dorsal en los tres taxones

es largo, denso y bien compacto; suave al tacto en *Scapteromys*, algo hispido en *K. fronto* y directamente grueso en *K. tomentosus*. La pigmentación de los pelos dorsales presenta diferencias: en *Scapteromys* los hay totalmente eumelánicos intermezclados con otros distalmente feomelánicos, generando un efecto

agutí moderado, que adquiere en *K. tomentosus* una expresión más conspicua por presentar la banda feomelánica blanca y de mayor extensión; en cambio, *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*) muestran un área dorsal totalmente eumelánica y de brillo metálico (oro-verde) a la luz incidida, mientras que el efecto agutí se manifiesta a partir de los flancos y hacia el vientre. Las vibrisas faciales son cortas y muy poco conspicuas en todos los casos. Las vibrisas ungueales cumplen la misma condición y, aunque en algunos ejemplares de *K. tomentosus* (FMNH 122711) pueden alcanzar el extremo distal de la garra, típicamente son más cortas que dicha estructura. Las orejas son redondeadas y poco notables,

cubiertas interna y externamente por pelo abundante, más en *Kunsia* que en *Scapteromys*, si bien en este último taxón existe bastante variabilidad, encontrándose desde individuos con la porción distal de la pinna básicamente desnuda en su cara interna (la condición usual), hasta densamente peluda. El rinario es pequeño y semioculto en *Scapteromys* y *K. fronto*, mientras que en *K. tomentosus* es desnudo y grande, rodeado de un anillo perimetral blanquecino muy notable. Otro contraste radica en la coloración dorsal de manos y pies, que en *Scapteromys* y *K. fronto* aparece uniforme (unicolor), mientras que en *K. tomentosus* los dedos son blancos en sus segmentos medios-distales (bicolor; Fig.2).

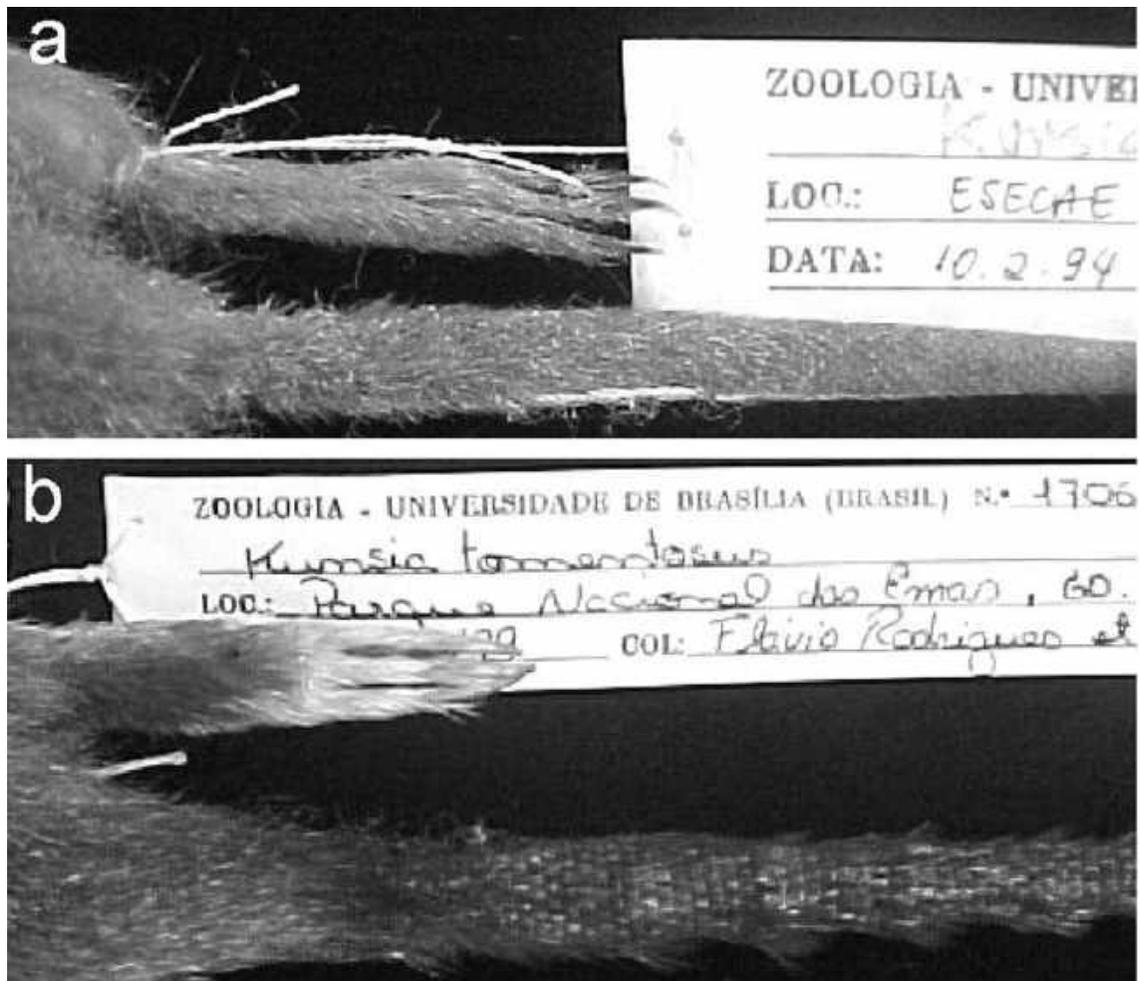


Fig.2- Vista dorsal (foto de gabinete) de pie unicolor en (a) *Kunsia f. planaltensis* [UnB 1515] y bicolor en (b) *K. tomentosus* [UnB 1706].

La cola es unicolor en todos los taxones, algo más pálida ventralmente en *Scapteromys*. Este último, a diferencia de *Kunsia*, la presenta típicamente recubierta de pelos largos y abundantes, tanto dorsal como ventralmente e, incluso, con un leve pincel terminal (véase HERSHKOVITZ, 1966; SIERRA DE SORIANO, 1969). La cola de *Kunsia* presenta pelos más cortos y comparativamente más esparcidos, dejando percibir con mejor definición el escutelado subyacente. Aún así, en la serie de *K. f. planaltensis* existe una importante variabilidad, hallándose ejemplares con las colas bien peludas y hasta con algo de pincel terminal. *Scapteromys* y *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*) comparten el tener 3 pelos de longitud subigual por escama caudal (ÁVILA-PIRES, 1972:421 indica erróneamente que *K. f. chacoensis* tiene de 3 a 6 pelos, dato seguramente basado en una interpretación equivocada de la información brindada por HERSHKOVITZ, 1966) y la morfología surcircular-subromboidal de éstas. *K. tomentosus*, en cambio, ostenta 6 pelos por cada escama y estos decrecen – aunque variablemente – en longitud desde el medio hacia los laterales; además, las escamas son subcuadrangulares y los pelos emergentes particularmente rígidos (queratinizados) en comparación con aquellos de *Scapteromys* y *K. fronto* (Fig.3). HERSHKOVITZ (1966:fig.2) señala la presencia de 6 pelos por escama en *K. tomentosus*; BEZERRA (com. pers.) encuentra, tras revisar varios ejemplares, que el número de pelos por escama caudal varía entre 5 y 7. En muchos casos la preparación de los materiales dificulta la observación de estos rasgos, especialmente en este taxón, donde los pelos salen apiñados y el grosor de los mismos es acentuado. Más allá de esto, es por demás singular la presencia de >3 pelos por escama caudal en *K. tomentosus*. La mayor parte de los sigmodontinos (y otros roedores) para los cuales se cuenta con datos presentan 3 pelos por escama (e.g., HERSHKOVITZ, 1960; SIERRA DE SORIANO, 1969; Tab.3). HERSHKOVITZ (1966:118) discutió este carácter indicando “the double number (2 X 3) of hairs per caudal scale in *tomentosus* is deceptive. Actually, the scale, whether by enlargement or by fusion of two, is double-sized and forms around twice the usual number of hairs. The large scale with 6 stiff hairs probably braces the tail in burrowing or in resisting predators. The worn and clipped hairs of the nearly bare undersurface of the tail point to such use”. La hipótesis de una fusión de dos escamas no deja de ser atractiva y debería ponerse a prueba con estudios embriológicos. Aún así, dos aspectos

parecen debilitar la misma. En primer lugar, los pelos decrecen en longitud desde el centro hacia la periferia (contra lo que cabría esperar – pelos de longitud análoga – como producto de la fusión de dos conjuntos); en segundo lugar, cada pelo en la región dorsal media de la cola cubre, en *K. tomentosus*, un promedio de 4 escamas, lo mismo que en *Scapteromys*, a diferencia de las 5 ó 6 escamas cubiertas en *K. f. planaltensis* (Fig.3).

Los dedos de manos y pies son proporcionalmente cortos, gruesos y callosos, especialmente los de *K. tomentosus*; tanto palmas como plantas – desnudas de pelos – ostentan un fino escutelado en *Scapteromys* y *K. fronto* o una superficie lisa en *K. tomentosus* (véase también BEZERRA *et al.*, 2007). Las almohadillas palmares no presentan mayor variación en los taxones considerados, estando presentes en número de 5 (también en *Scapteromys*, contra HERSHKOVITZ, 1966:fig.4; cf. SIERRA DE SORIANO, 1969:Lám. II). Aún así, no es menos justo reconocer (en concordancia con HERSHKOVITZ, 1966:fig.4; BEZERRA *et al.*, 2007) que aquellas de *K. tomentosus* son comparativamente mucho más conspicuas y bien definidas que en los otros taxones considerados. La morfología de las almohadillas plantares (Fig.4) distingue claramente a *Scapteromys* y *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*) de *K. tomentosus*, tal como lo evidenciara HERSHKOVITZ (1966:fig.5). Nuestras observaciones indican que en todos los taxones considerados se encuentran 6 almohadillas (Fig.4); en el caso de *K. f. chacoensis* el grado de preservación del material hace muy difícil establecer la presencia de una almohadilla hypothenar (hy), que seguramente es muy pequeña. Tanto *Scapteromys* como *K. fronto* presentan una almohadilla thenar (th) elongada, bien evidente aunque con un sector distal claramente más conspicuo y subcircular, mientras que la hy es muy pequeña (en *K. f. planaltensis* es poco menos que puntual); las almohadillas de los dígitos son subcirculares y opuestas de a pares, 1-4 y 2-3, siendo estas últimas las mayores. En parcial contraste, *K. tomentosus* presenta una th reducida, apenas elongada, próxima al dígito 1; la hy, casi opuesta a la th, es pequeña y circular, del mismo tamaño que la 1 y claramente menor que las 2-3, bien circulares y las mayores del conjunto. En síntesis, el pie de *K. tomentosus* aparece comprimido en sentido antero-posterior y ensanchado transversalmente en comparación con el de los otros taxones considerados, con los dedos también acortados y con una disposición de almohadillas acorde a este nuevo morfoespacio.

TABLA 3. Pelos emergentes por escama caudal en diversos roedores (orden alfabético).

TAXÓN	NÚMERO DE PELOS	ESPECIMENES
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	3	1
<i>Abrothrix illuteus</i>	5	1
<i>Abrothrix jelskii</i>	3	2
<i>Akodon oenos</i>	3	1
<i>Andalgalomys olrogi</i>	3	1
<i>Andinomys edax</i>	3	1
<i>Auliscomys sublimis</i>	3	1
<i>Bibimys chacoensis</i>	3	1
<i>Brucepattersonius</i> sp.	3	1
<i>Chinchillula sahamae</i>	3	2
<i>Delomys dorsalis</i>	3	1
<i>Echimys grandis</i>	3	1
<i>Euryoryzomys legatus</i>	3	1
<i>Holochilus brasiliensis</i>	3	1
<i>Holochilus chacarius</i>	3	1
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	3	1
<i>Kunsia fronto chacoensis</i>	3	1
<i>Kunsia fronto planaltensis</i>	3	5
<i>Kunsia tomentosus</i>	6	5
<i>Mus musculus</i>	3	1
<i>Myocastor coypus</i>	3	1
<i>Neacomys spinosus</i>	3	1
<i>Nectomys squamipes</i>	3	1
<i>Neotomys ebriosus</i>	3	1
<i>Nephelomys albigularis</i>	3	1
<i>Notiomys edwardsii</i>	3	1
<i>Octodontomys gliroides</i>	3	1
<i>Ondatra zibethicus</i>	3	1
<i>Proechimys</i> sp.	3	2
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	3	1
<i>Rattus rattus</i>	3	1
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	3	1
<i>Rhiphidomys mastacalis</i>	3	1
<i>Rhiphidomys austrinus</i>	3	1
<i>Scapteromys aquaticus</i>	3	15
<i>Scapteromys tumidus</i>	3	5
<i>Sigmodon hispidus</i>	3	1
<i>Sooretamys angouya</i>	3	1
<i>Thomasomys cinereus</i>	3	1
<i>Thomasomys paramorum</i>	3	1
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	3	1

Para la referencia de los especímenes examinados, véanse los apéndices 1 y 3.

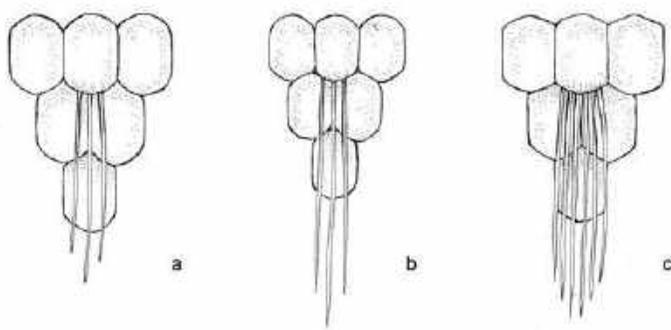


Fig.3- Morfología de las escamas caudales y número de pelos por escama (sector medio dorsal de la cola) (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 710], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MNHN 2790] y (c) *K. tomentosus* [MNK 2078].

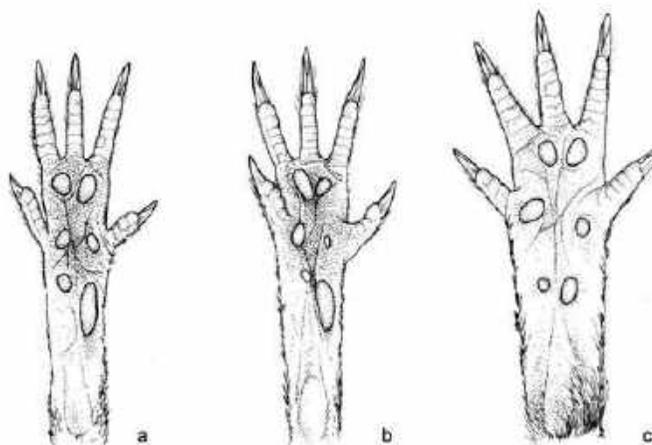


Fig.4- Morfología plantar (pie derecho) en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 710], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [MN 62567].

La fórmula mamaria y la disposición de las mamas no presentan variaciones perceptibles en los taxones considerados. Tal como indicaran autores previos (MIRANDA RIBEIRO, 1914; HERSHKOVITZ, 1966; GONÇALVES *et al.*, 2005), se encuentran 4 pares de mamas: pectoral, postaxial, abdominal e inguinal (cf. VOSS & CARLETON, 1993:fig.8 para la identificación de los mismos). Hemos podido comprobarlo en numerosos ejemplares de *Scapteromys* y en algunas pieles de *K. tomentosus* (*e.g.*, FMNH 122711, USNM 364760). Para *K. fronto*, lamentablemente, en un único ejemplar de todos los estudiados (*K. f. planaltensis*, MN 21830) se han detectado los pares pectoral, postaxial y abdominal; tanto el holotipo como los paratipos restantes, pese a una detallada inspección, han resultado negativos en la identificación mamaria (J.Oliveira & P.Gonçalves, com.pers.). Aún así, resulta una suposición razonable, considerando la similitud morfológica entre todos estos taxones, que el número de pares en *K. fronto* sea 4 (= 8 mamas). El patrón de escamas de los pelos medios dorsales muestra diferencias entre los taxones considerados (Fig.5). Tanto *Scapteromys* como *K. planaltensis*

presentan escamas del tipo mosaico aplanado de borde crenado (en la base del pelo), mosaico de células altas (en la porción media) y lanceoladas (en la región distal). En contraste, las escamas en *K. tomentosus* son del tipo mosaico aplanado de borde entero (base) y petalo irregular (media y distal).

2.3. Craneanos

2.3.1. Aspectos generales del cráneo (Figs.6-7): cráneos, mandíbulas y dientes son estructuras robustas en todos los taxones considerados. *Scapteromys* contrasta con respecto a *Kunsia* en presentar un perfil fronto-parietal más abovedado del cráneo, arcos cigomáticos más finos y dentario alargado, confiriéndole estas características generales una mayor gracilidad.

2.3.2. Región rostral (Figs.6-12): quizás ésta sea la región craneana de mayor contraste entre *Scapteromys* y *Kunsia*, generado por un acortamiento en sentido antero-posterior en este último. En efecto, *Scapteromys* presenta un rostro de longitud moderada, con un perfil lateral chato (Fig.7).

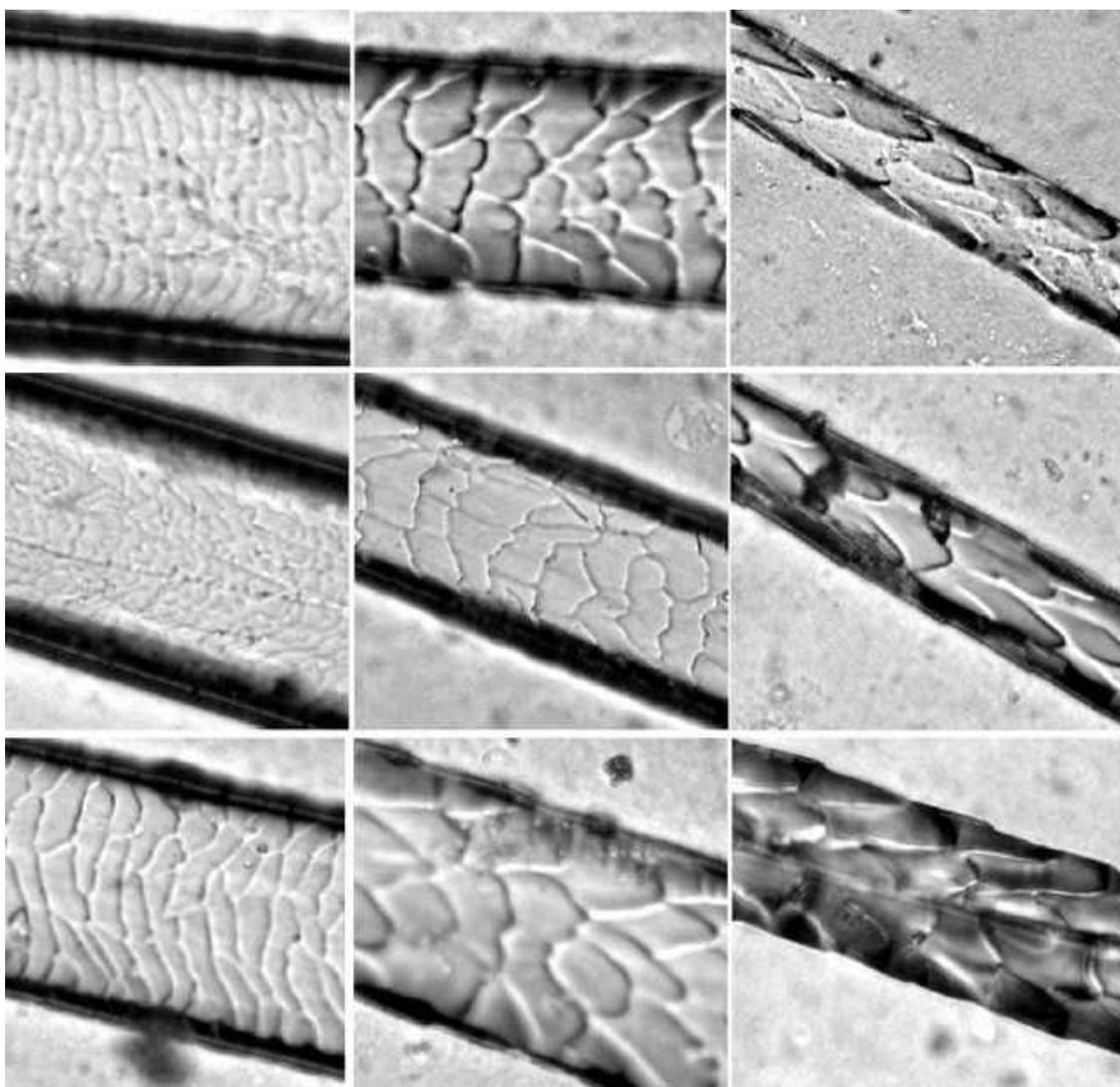


Fig.5- Escamas cuticulares (pelos dorsales sector medio del cuerpo) en *Scapteromys aquaticus* [CNP 710; arriba], *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830; medio] y *K. tomentosus* [VCC 114; abajo]. De izquierda a derecha se muestra la región basal, media y distal del pelo.

En *Kunsia* se verifica una compresión y perfil abovedado que, en continuidad con la expresión dorsal de las placas cigomáticas, confiere al rostro una morfología subtriangular. Los elementos que conforman la región rostral covarian en el contexto reseñado. *Scapteromys* presenta nasales largos, con una amplia cobertura dorsal, sobrepasando – aunque no en forma conspicua – la cara anterior de los incisivos. *Kunsia* muestra nasales más cortos y estrechos, que en algunos ejemplares de *K. f. planaltensis* dejan apenas ver a los incisivos en norma dorsal, no así en los restantes taxones (en *K. f. fronto*

este rasgo no puede cotejarse). En todos, los nasales (Fig.8) son de bordes rectos y subparalelos, suavemente divergentes hacia adelante, sin acusar modificaciones abruptas y encontrándose su ancho máximo como una expansión moderada en el tercio anterior. El extremo anterior de los nasales, nunca formando un “tubo” o “trompeta”, presenta osificación en el cartilago (os nasi) en algunos ejemplares de *Scapteromys* y de *K. tomentosus*, incluso de claro origen par (e.g., LHE 1620). Tanto en *K. f. chacoensis* como en *K. tomentosus*, este extremo es suavemente acuminado.

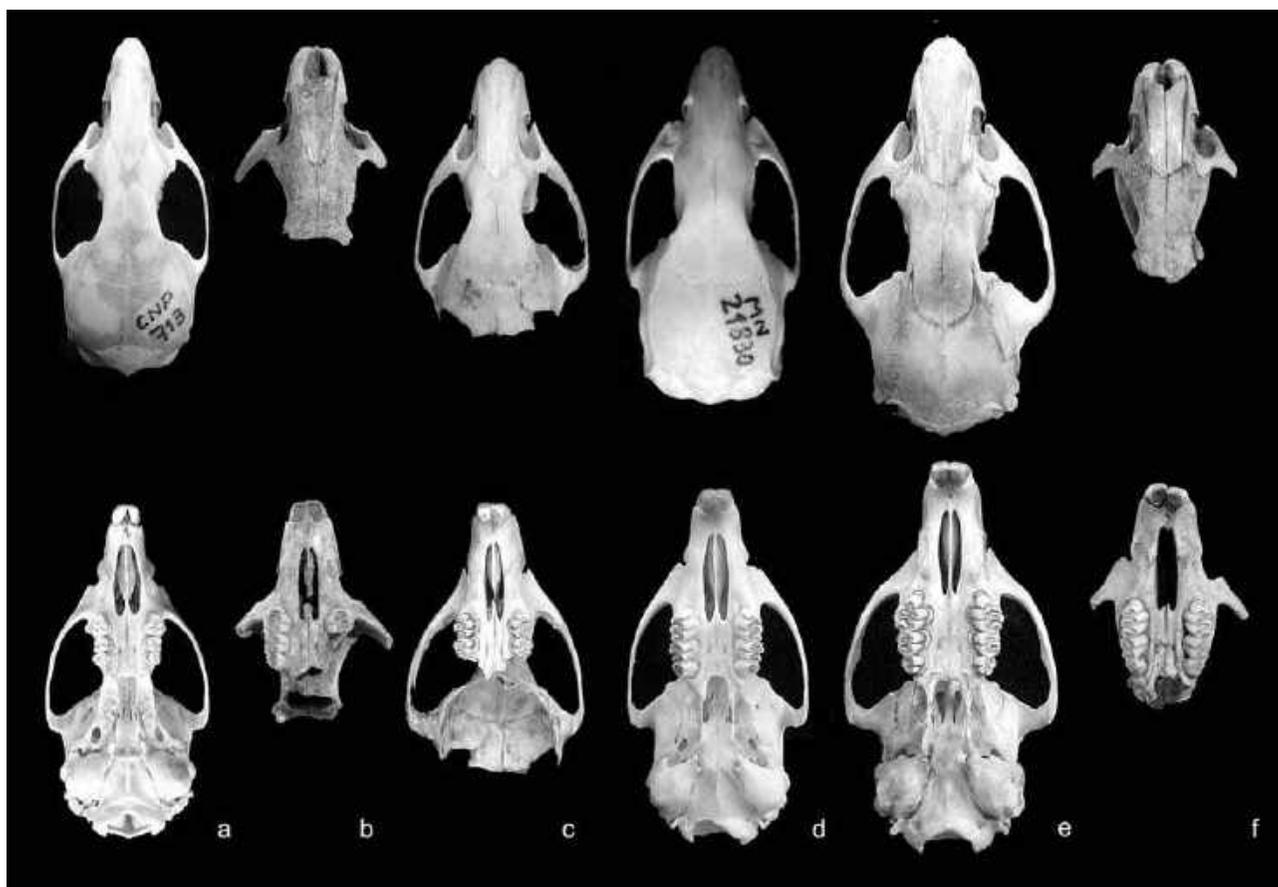


Fig. 6- Cráneos en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (c) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. t. tomentosus* [MNK 2078] y (f) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

El extremo posterior de los nasales (Fig.9) es de forma acuminada (en U o V) en *Scapteromys* y *K. fronto*, mientras que en *K. tomentosus* es típicamente recto; en algunos ejemplares se observa una proyección ósea filiforme en línea media (e.g., FMNH 122711). Si se toma como referencia el triple contacto lagrimal-maxilar-frontal (Fig.10), el punto más posterior de los nasales lo sobrepasa posteriormente en *Scapteromys*, mientras que en *K. fronto* queda al mismo nivel y es anterior en *K. tomentosus*. La sutura internasal en el tercio posterior de los mismos desaparece en *Scapteromys* y *K. fronto*, no así en *K. tomentosus*, donde persiste hasta en ejemplares adulto viejos (e.g., USNM 364760).

Las muescas cigomáticas (zn) son estructuras conspicuas en todos los taxones considerados (Fig.8). Exhiben una morfología parcialmente distinta en *Scapteromys* con respecto a *Kunsia*, aspecto dado por la conformación general del rostro (i. e.,

acortamiento en *Kunsia*) y el grado de proximidad entre la placa cigomática y la cápsula nasolagrimal (nc). En efecto, *Scapteromys* presenta nc infladas y separadas del borde anterior de la placa cigomática, dando zn elongadas y abiertas lateralmente. En *K. fronto* las nc son poco conspicuas y el borde anterior de la placa cigomática se aplica casi directamente sobre las mismas, determinando zn bien enmarcadas y comprimidas. Algo similar ocurre en *K. tomentosus*, aunque en este taxón las nc están bien desarrolladas. En vista lateral (Fig.11), el foramen nasolagrimal aparece típicamente oblicuo y bien visible en *Scapteromys*, mientras que en *Kunsia* muestra una tendencia a ser recto y quedar parcial o totalmente oculto por la placa cigomática, si bien existe un grado de variabilidad evidente en *K. tomentosus*. Los rasgos reseñados determinan la morfología del foramen infraorbitario en norma anterior (Fig.12), más abierto basalmente y redondeado dorsalmente en

Scapteromys que en *Kunsia*, donde en *K. tomentosus* adquiere su mayor compresión. Por su parte, ante el grado de desarrollo de las nc, la sutura premaxilo-

maxilar muestra una suave curvatura y queda adelantada en *Scapteromys*.

2.3.3. Placas y arcos cigomáticos (Figs.11, 13-14): tanto las placas como los arcos cigomáticos son estructuras robustas y conspicuas en los taxones considerados. La altura de la raíz anterior de la placa cigomática en relación a la altura del cráneo (cf. STEPPAN, 1995:12) es claramente mayor en *K. tomentosus*. La apreciación del borde libre superior de la placa cigomática, bien desarrollado en todos, es algo sutil; sin embargo, este borde parece más corto en *K. tomentosus*. Este rasgo está combinado con la morfología del extremo antero-dorsal de la placa cigomática, suavemente acuminada y proyectada en *Scapteromys*, variando desde redondeada (*planaltensis*) a acuminada (*chacoensis*, *fronto*) en *K. fronto* y redondeada a suavemente acuminada en *K. tomentosus*. Adicionalmente, el margen anterior de la placa muestra una suave concavidad en *Scapteromys* y *K. fronto*, siendo típicamente recto en *K. tomentosus*. El origen del masetero superficial, que en *Scapteromys* conforma una cicatriz poco perceptible en la región basal anterior de la placa cigomática, adquiere en *Kunsia* un notable desarrollo (Fig.11). Un conspicuo foramen está presente en *K. tomentosus* sobre el sector posterior medio de la placa cigomática.

Kunsia contrasta con *Scapteromys* en presentar un ensanchamiento de los arcos cigomáticos (Fig.13). Sin embargo, dicho ensanchamiento (en sentido dorso-ventral) involucra diferentes porciones del arco al comparar *K. fronto* y *K. tomentosus* (Fig.14). En el primer taxón, la expansión recae a nivel de la porción descendente del proceso cigomático del maxilar, siendo por lo tanto anterior e involucrando básicamente al maxilar. En *K. tomentosus*, la hipertrofia es de posición media en el arco cigomático, afectando conjuntamente maxilar y jugal. El contacto anterior del jugal es en punta en todos los taxones considerados (en *K. f. fronto* este rasgo no puede observarse), excepto en *K. f. chacoensis*, que presenta esta sutura recta.

Una vista anterior del cráneo, como la brindada por HERSHKOVITZ (1966:plate 3), muestra un cierto contraste entre el desarrollo lateral de los arcos cigomáticos en *Scapteromys*, *K. fronto* y *K. tomentosus*. El efecto morfológico implica en *Scapteromys* y *K. fronto* una proyección de los cigomáticos completamente oblicua en relación al plano basal del cráneo, alcanzando dichas estructuras el plano alveolar; en *K. tomentosus*, en cambio, suprayacen claramente este último (Fig.12).



Fig.7- Cráneos en vista lateral izquierda en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (c) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. t. tomentosus* [MKN 2078] y (f) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

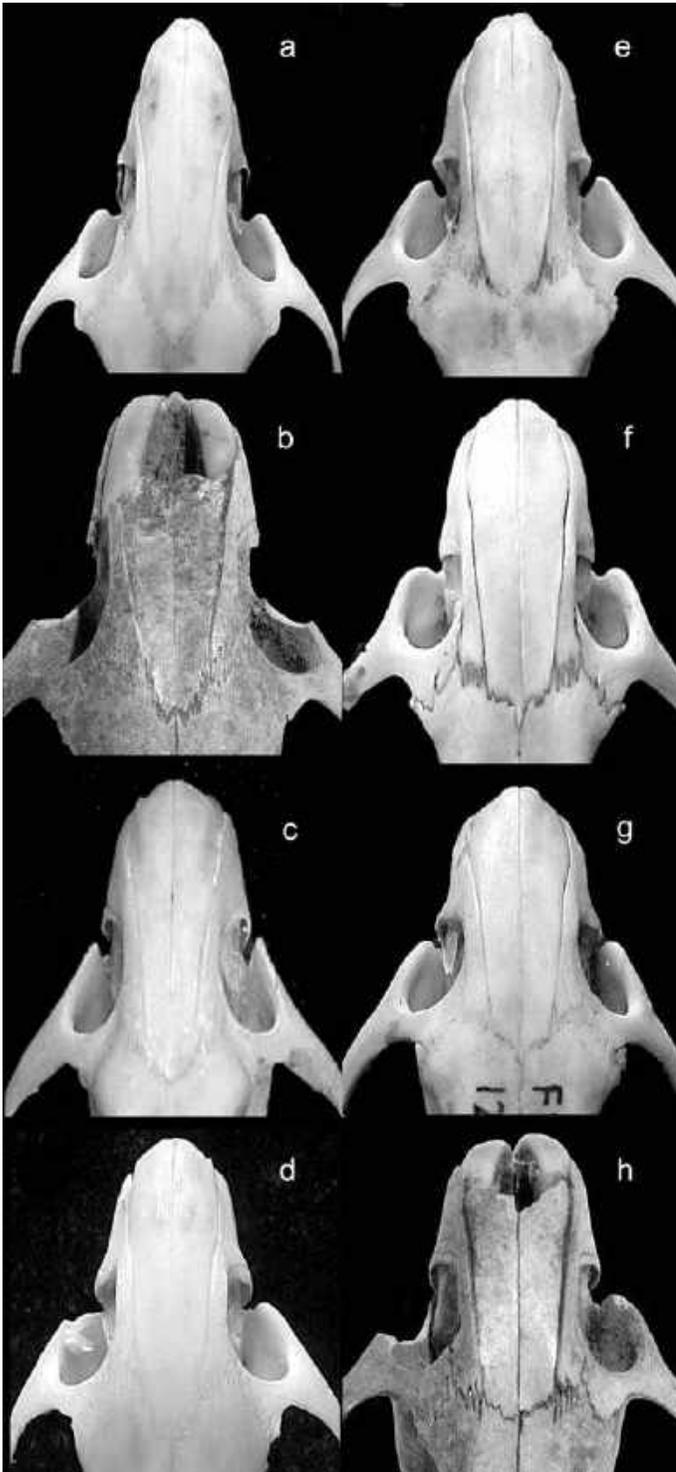


Fig.8- Morfología del rostro en vista dorsal en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (c) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. t. tomentosus* [LHE 1619], (f) *K. t. tomentosus* [FMNH 122710], (g) *K. t. tomentosus* [FMNH 122711] y (h) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

2.3.4. Región orbito-temporal (Figs.15-18): proporcionalmente, los lagrimales –ubicados en el contacto maxilo-frontal (cf. WEKSLER, 2006:fig.12)- están más desarrollados en *Scapteromys* que en *Kunsia*, especialmente reducidos en *K. f. planaltensis* (Fig.15). Los taxones considerados presentan una región orbito-temporal cuya morfología básica es del tipo “ánfora” (cf. WEKSLER, 2006:fig.13) aunque con un desarrollo algo variable en la expresión de los senos frontales y los bordes supraorbitarios (Fig.16). En *Scapteromys* los senos frontales son de amplia superficie pero escaso abultamiento, no se presenta un punto definido de máxima constricción interorbitaria – antes bien, un sector más o menos extenso – y la divergencia posterior de los márgenes de los frontales no está acompañada de crestas o plataformas, si bien los bordes son netos (aunque no filosos). En *K. fronto* encontramos una mayor variabilidad: senos frontales inflados, típicamente ausencia de un punto de constricción definido (no así en *K. f. chacoensis*) y el desarrollo de crestas frontales moderadas y filosas. *K. tomentosus*, por su parte, muestra senos frontales de condición similar a *Scapteromys*, combinados con falta de punto definido de máxima constricción pero un buen desarrollo de crestas a lo largo del margen de los frontales que forman bordes filosos en cercanías del contacto con los parietales (Fig.16). Estas crestas difícilmente conforman dobleces o estructuras en voladizo sobre la órbita y su expresión es netamente dorsal enmarcando el borde externo fronto-parietal hasta el contacto lambdoideo o sus cercanías (generalmente se pierde su carácter conspicuo sobre la escama parietal en la región del escamoso). La sutura coronal (fronto-parietal; fig.17) presenta una morfología variable en *Scapteromys*, típicamente en U abierta en *S. aquaticus* y en W suave en *S. tumidus* (véase D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004 para la variación de este carácter). En *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*) muestra una forma similar a la de *S. aquaticus*, mientras que en *K. tomentosus* adquiere una estrecha semejanza con una U muy cerrada (y, al menos en el USNM 364760, una V cerrada). Este efecto aparece acompañado por la penetración de sendos “cuernos” o espinas parietales, en algunos casos de longitud extrema. En algunos ejemplares de este taxón se observa un desfase en el contacto de los frontales con los parietales (FMNH 122711) o la formación en ese sector de huesecillos supernumerarios (FMNH 122710).

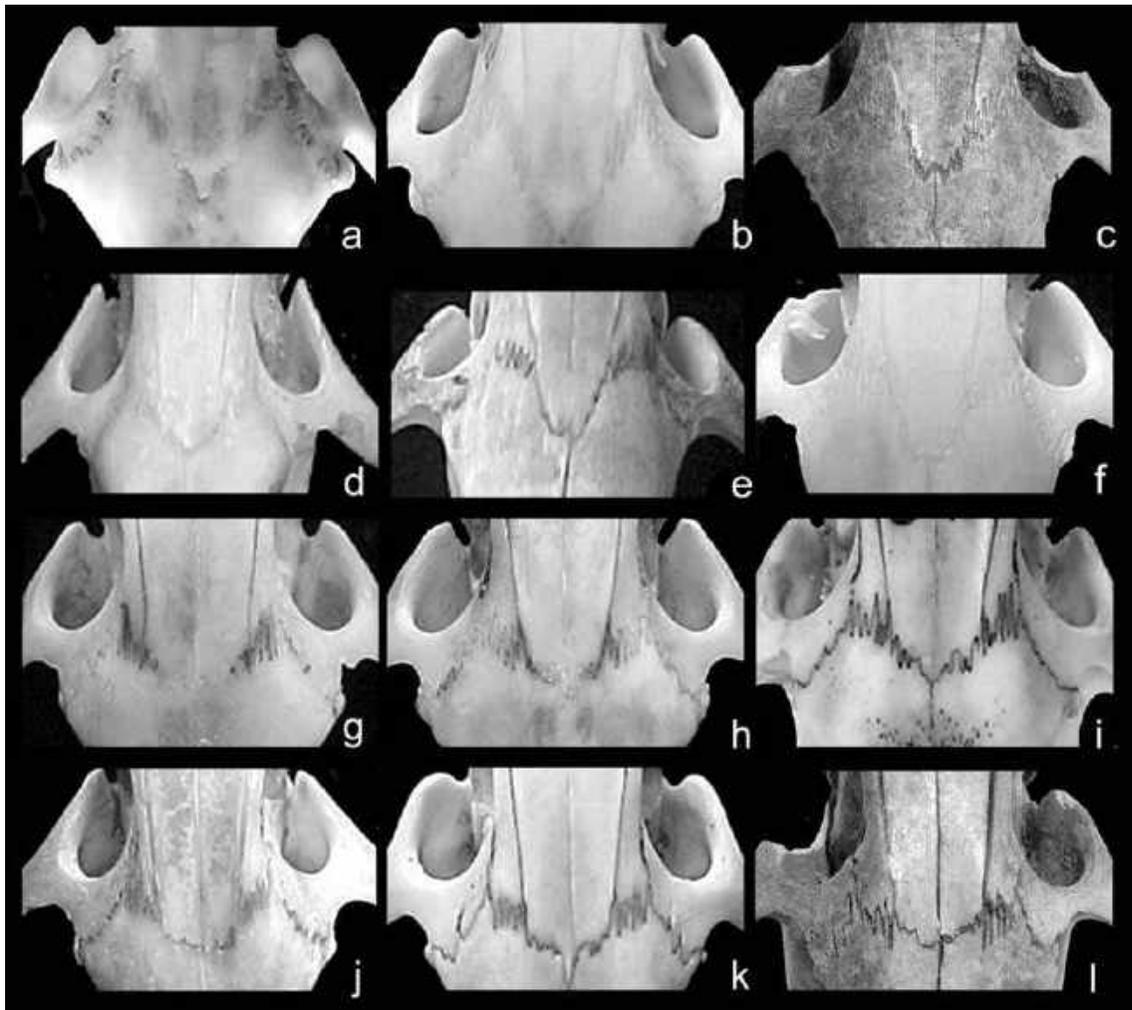


Fig.9- Morfología de la sutura naso-frontal en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *S. aquaticus* [CNP 713], (c) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (d) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (e) *K. f. planaltensis* [UNB 1515], (f) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (g) *K. t. tomentosus* [VCC 114], (h) *K. t. tomentosus* [LHE 1619], (i) *K. t. tomentosus* [USNM 364760], (j) *K. t. tomentosus* [MNK 2078], (k) *K. t. tomentosus* [FMNH 122710], (l) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

Conspicuos procesos postorbitarios (*sensu* VOSS & CARLETON, 1993:fig.9, B) están presentes en *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*), siendo mucho menos desarrollados y variables en *Scapteromys* (Fig.18). Estos presentan una forma de mamelón inmediatamente anterior a la región cotilar del escamoso en el sector de la sutura alisfenoides-maxilar, generalmente sin involucrar el desarrollo de crestas postorbitales. En *K. tomentosus* se observan procesos postorbitarios también mamelonares, pero mucho menos conspicuos. Sin embargo, en este último taxón el cótilo presenta un reborde anterior bien evidente que en algunos ejemplares implica el desarrollo de una cresta (Fig. 18d-18f).

2.3.5. Región palatal (Figs.19-20): los forámenes incisivos (Fig.19) son estrechos y de bordes subparalelos, sin variaciones notables en los taxones considerados. Tanto en *Scapteromys* como en *K. fronto* sus bordes posteriores – típicamente acuminados- alcanzan el procíngulo o el protocono del M1, respectivamente. En los ejemplares adultos de *K. tomentosus*, el borde posterior – típicamente redondeado- no traspasa la línea definida por la cara anterior de los M1. Sólo en algunos ejemplares juveniles (cf. HERSHKOVITZ, 1966:plate 12, A) y en el holotipo de *Mus tomentosus* (cf. HERSHKOVITZ, 1966:plate 12, C) interpenetran dicha línea. Notablemente, ésta es la condición en todos los

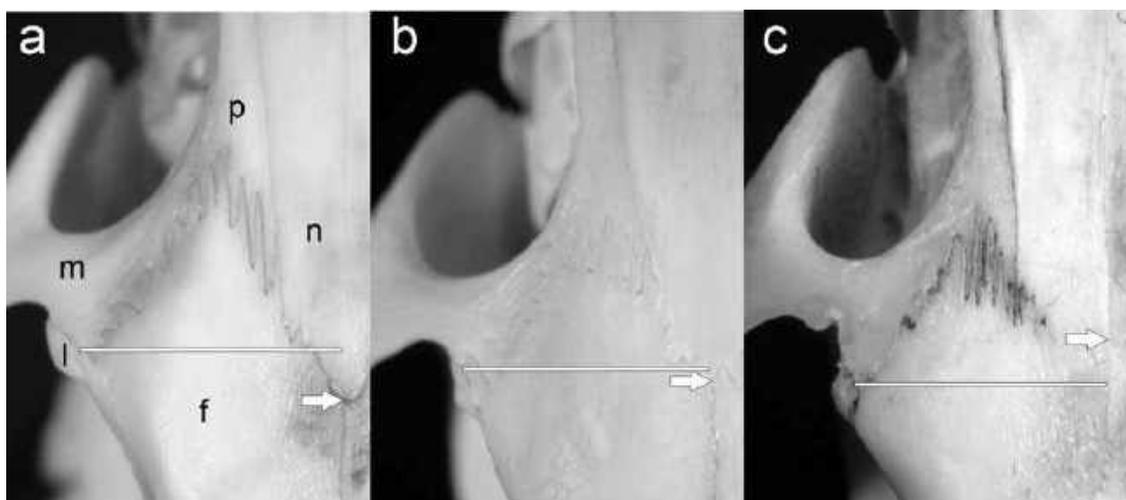


Fig. 10- Detalle de la morfología de la sutura naso-frontal y extensión posterior de los nasales en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. t. tomentosus* [VCC 114]. La línea une el punto de confluencia de la triple sutura lagrimal-maxilar-frontal con la sutura media del nasal; la flecha señala el punto más posterior alcanzado por los nasales. Referencias: f = frontal, l = lagrimal, m = maxilar, n = nasal, p = premaxilar.

materiales examinados de *K. t. principalis*; incluso en su lectotipo, el foramen incisivo alcanza el procíngulo del M1 (aunque no debe desestimarse que muchos de estos ejemplares son juveniles y que este rasgo, al menos en *Scapteromys*, muestra un cierto grado de variabilidad etaria).

El paladar óseo es, en general, simple y liso (Fig. 20). *Scapteromys* y *K. fronto* presentan surcos alveolares más evidentes que en *K. tomentosus*, taxón este último donde se observan individuos con paladares extremadamente suaves (e.g., LHE 1620). Entre las escasas estructuras presentes se encuentran los forámenes palatinos posteriores – internos a los M2 – y agujeros palatales posterolaterales de desarrollo variable, más conspicuos en *Scapteromys*, diminutos en *Kunsia*. En algunos ejemplares de *K. tomentosus* (e.g., LHE 1619, VCC 114, MNK 2078) aparecen unas excrescencias o “verrugas” óseas, transversas al eje mayor del paladar, como las ejemplificadas por MUSSEY *et al.* (1998:fig.28) para *Hylaeamys megacephalus* (= *Oryzomys megacephalus*). Posteriormente a estas “verrugas” se desarrollan sendas depresiones perimetrales a la fosa mesopterigoidea alojando agujeros palatales posterolaterales muy pequeños. Considerando la tipificación del paladar establecida por HERSHKOVITZ (1962:54-55), los paladares de todos estos taxones son cortos, pero mientras *Scapteromys* y *K. fronto* despliegan paladares estrechos, el de *K. tomentosus* es ancho (i.e., el ancho palatal tomado entre los

bordes internos del M1 es mayor que el largo antero-posterior de dicho molar).

El borde anterior de la fosa mesopterigoidea (Fig. 20) típicamente alcanza el plano definido por la cara posterior de los M3 en *K. fronto*, mientras que se ubica algo más posteriormente en *Scapteromys* y *K. t. tomentosus*. Este rasgo muestra cierto grado de variación etaria en *S. aquaticus*, desde coincidente con el plano de los M3 en juveniles y subadultos hasta retrasado posteriormente en adultos y adultos viejos. Su morfología varía en ambas especies de *Scapteromys*, pudiendo estar presente o no un proceso medio del palatino (véase la discusión en D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004), persistentemente ausente en *K. fronto* y suavemente indicado en *K. tomentosus* (especialmente en ejemplares juveniles). El techo de la fosa mesopterigoidea ostenta vacuidades esfenopalatinas como fisuras laterales al basi – y presfenoides en *Scapteromys* y *K. fronto*; por su parte, en *K. tomentosus*, la osificación es mucho menor y estas vacuidades, por lo tanto, muy conspicuas (Fig. 20f). Adicionalmente, la región presfenoidal es proporcionalmente más larga en *Scapteromys* que en *Kunsia*. Las fosas parapterigoideas son subiguales a la mesopterigoidea en *Scapteromys* y *K. fronto*, comparativamente más estrechas en *K. tomentosus*. En ninguno de los taxones considerados presentan particularidades destacables, más allá de estar profundamente excavadas en *K. tomentosus*. Las porciones alares de los pterigoideos son siempre conspicuas.

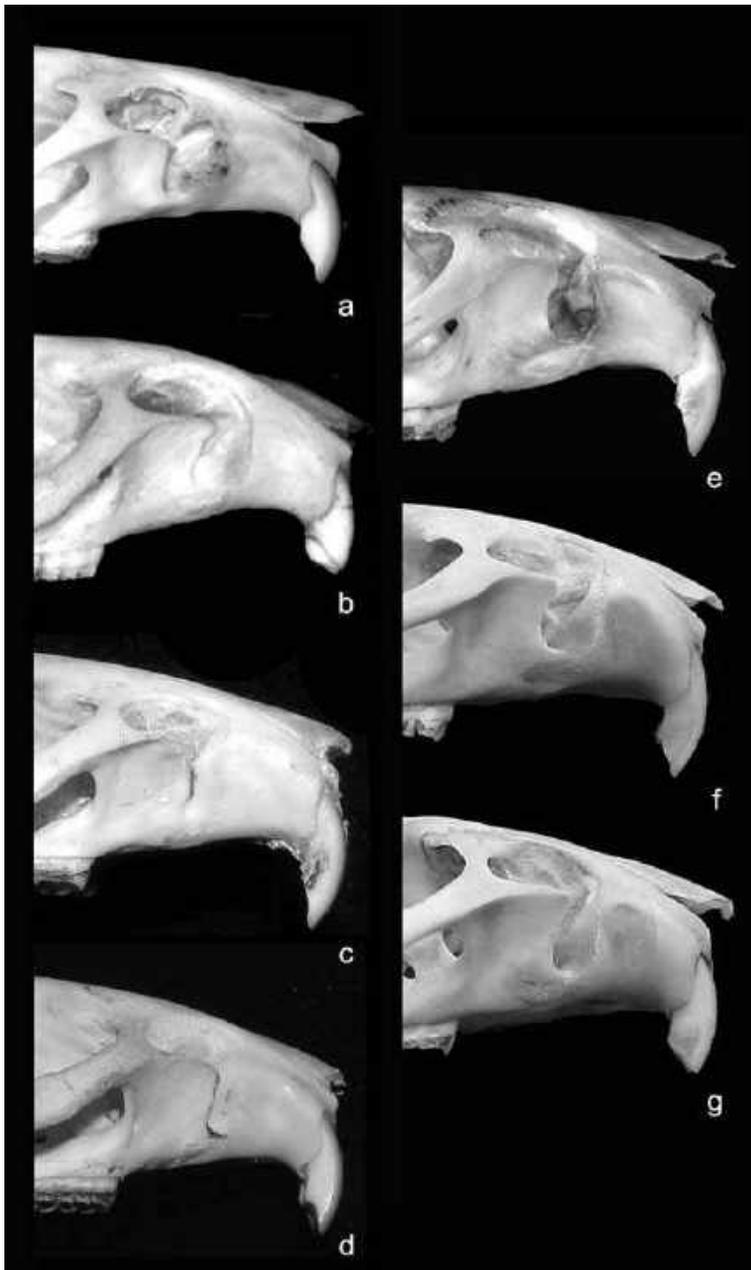


Fig. 11 - Morfología de la región rostral y placa cigomática en vista lateral derecha en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. chacoensis* [NRM 26], (c) *K. f. planaltensis* [MN 21300], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21831], (e) *K. tomentosus* [MNK 2078], (f) *K. tomentosus* [LHE 1620] y (g) *K. tomentosus* [LHE 1619].

La abertura posterior del canal alisfenoidal (palc) sobre la placa parapterigoidea posterior es absolutamente más pequeña en *K. tomentosus* y escasamente visible en norma dorsal, abriendo directamente hacia la fisura prototimpánica. En cambio, *Scapteromys* y *K. fronto*

muestran unas palc grandes, sin ocultamientos y con surcos bien definidos para la rama infraorbital de la arteria estapedial.

2.3.6. Caja craneana (Fig.21): una caja craneana de desarrollo moderado – en el conjunto del cráneo – caracteriza a *Scapteromys* y *K. fronto*, siendo en este último proporcionalmente más larga. Contrariamente, la caja craneana de *K. tomentosus* aparece comprimida en sentido antero-posterior. Mientras que en *Scapteromys* y *K. fronto* es una región moderadamente globosa, en *K. tomentosus* adquiere una morfología subrectangular y de perfil achatado. En todos los taxones los parietales aparecen recorridos por crestas laterales, continuación de los bordes frontales, hasta el margen lambdoideo. Estas crestas son muy suaves en *Scapteromys* (sólo expresadas en los adultos viejos), pero están bien desarrolladas en *K. fronto* (tanto en *planaltensis* como en lo que puede observarse de *chacoensis*) y mucho más en *K. tomentosus* (sin por esto llegar al extremo de conformar un reborde o doblez). La sutura media de los parietales y la parietal-interparietal es denticulada en *Scapteromys*, llegando a meandrosa en *K. fronto*, mientras que tiende a presentar bordes netos en *K. tomentosus*. El interparietal es de morfología muy variable en *Scapteromys*, desde muy estrecho y alargado en sentido transversal hasta romboidal y corto. En *K. fronto*, una forma de rombo corto con un ápice posterior conspicuo es la condición típica, mientras que *K. tomentosus* presenta parietales alargados y subromboidales.

La región occipital muestra diferencias marcadas entre los taxones (Fig.21). En *Scapteromys* se presenta un notable desarrollo posterior a las crestas lambdoideas, participando las cápsulas mastoideas bien expandidas y un occipital inflado, quedando los cóndilos occipitales

en posición algo retraída y adquiriendo el conjunto un perfil posterior abombado. Opuestamente, *K. tomentosus* ostenta una región occipital comprimida y alta, con escaso desarrollo posterior a las crestas lambdoideas y un perfil oblicuo dorso-ventral, con los

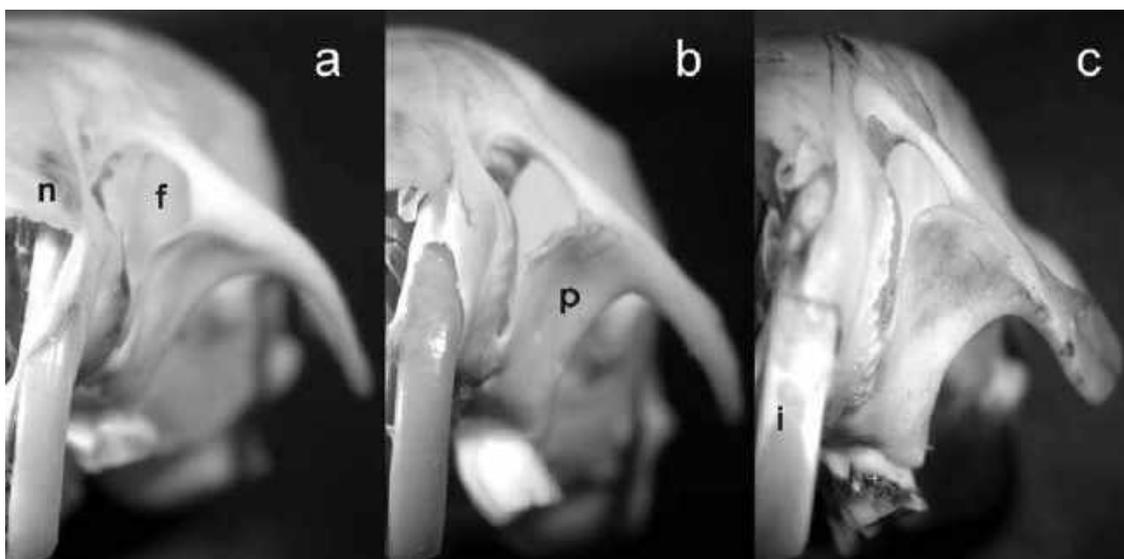


Fig.12- Morfología del foramen infraorbitario en norma anterior en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [MNK 2078]. Referencias: f = foramen infraorbitario, i = incisivo, n = nasal, p = placa cigomática.

cóndilos occipitales como estructuras más salientes. La condición de *K. f. planaltensis* es intermedia y el perfil posterior, recto. En todos los taxones el occipital aparece recorrido por una cresta media conspicua desde el punto medio del interparietal hasta el foramen magnum, que en *K. tomentosus* alcanza un conspicuo desarrollo en su porción súpera. Notables procesos paraoccipitales ostenta *K. tomentosus* en contraste con los otros taxones.

Lateralmente en la región posterior, los parietales presentan un grado de expansión que contrasta entre estos taxones (véase WEKSLER, 2006:30-31). Mientras que en *K. tomentosus* se observa una condición restringida, en *Scapteromys* y *K. fronto* el parietal es lateralmente amplio y excluye parcialmente al escamoso en el contacto posterior con el occipital (Fig.21).

2.3.7. Cápsulas óticas y forámenes asociados (Figs.21-23): un fino, largo y recurvado proceso hamular (h) separa una fenestra subescamosal (s) y un foramen postglenoideo (pg) subiguales y bien desarrollados en *Scapteromys*; este h presenta el extremo distal espatulado y aplicado sobre una cápsula mastoidea (m) bien inflada. En *Kunsia* existe una clara tendencia hacia la desaparición de la s, quedando el h subsumido en la estructura del escamoso y sólo conservándose el pg (Fig.21). Una inspección detallada de esta región revela algunas diferencias entre *K. fronto* y *K.*

tomentosus. En el primer taxón, los individuos juveniles muestran un h discernible – no ya el fino estilete de *Scapteromys* sino una barra aplanada y expandida dorso-ventralmente – gracias a la persistencia de una s a modo de fisura. En muchos casos esta condición se verifica aún en ejemplares adultos (aunque es necesaria una adecuada limpieza del material para su evaluación). En *K. tomentosus*, la gran mayoría de los ejemplares ostenta completamente obliterado el sector de la s. En algunos casos, la s persiste insinuada como una leve escotadura y el h se expresa sólo distalmente, hipertrofiado y aplanado sobre el promontorio mastoideo de la bulla timpánica o directamente sobrepasando la línea conformada por la cresta lambdoidea (Fig.21). Las cápsulas mastoideas son estructuras conspicuas, infladas y bien visibles lateralmente en *Scapteromys* y, algo más reducidas, en *K. fronto*. En *K. tomentosus* aparecen como elementos chatos y prácticamente reducidos, en su expresión, a la región posterior del cráneo. Un tegmen timpánico (tt) modesto, mayormente oculto por la bulla y sólo expresado anteriormente en forma acuminada caracteriza a *Scapteromys*; un desarrollo algo mayor, pero igualmente comparable, adquiere en *K. tomentosus*. Por su parte, en *K. f. planaltensis*, el tt alcanza un tamaño considerable y sobrepasa dorsalmente a la bulla en vista lateral, formando una placa continua que oblitera parcialmente el pg. En todos los taxones el tt está superpuesto al escamoso.

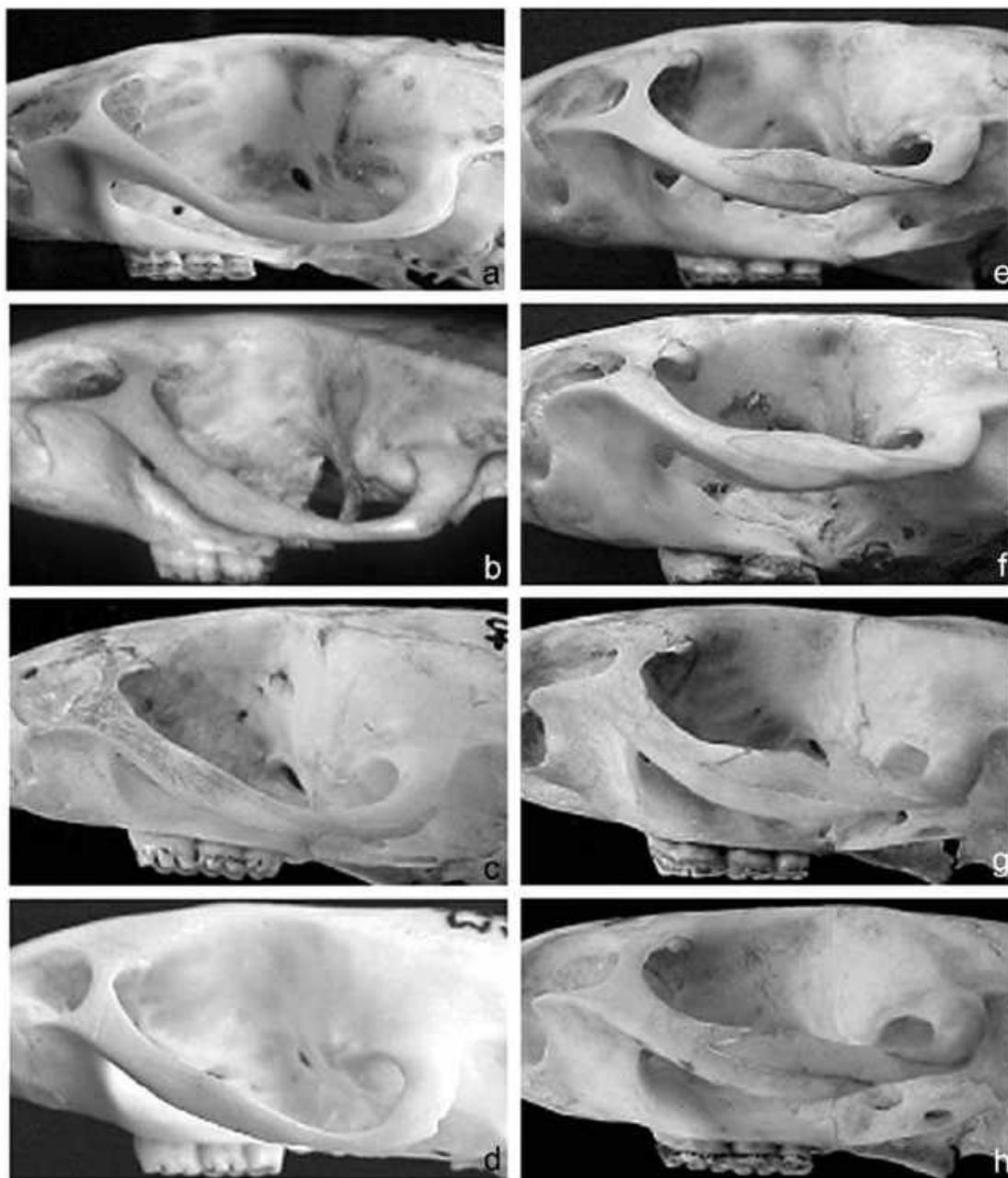


Fig.13- Morfología de la región orbitaria en vista lateral izquierda en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *Kunsia f. chacoensis* [NRM 26], (c) *K. f. planaltensis* [UnB 1515], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. tomentosus* [LHE 1619], (f) *K. tomentosus* [FMNH 122711], (g) *K. tomentosus* [VCC 114] y (h) *K. tomentosus* [LHE 1620].

Tanto *Scapteromys* como *K. tomentosus* presentan bullas timpánicas (ectotimpánico) bien desarrolladas, infladas, contrastando con aquellas de *K. fronto*. Sin dudas es en *K. tomentosus* donde adquieren una expresión destacable, emergiendo lateralmente (Fig.22). En *K. fronto*, las bullas están claramente comprimidas

en sentido antero-posterior y aplastadas dorso-ventralmente, aunque la porción mastoidea está mejor desarrollada que en los otros taxones. Los tubos de eustaquio son cortos y anchos en *Scapteromys* y *K. tomentosus*, mientras que en *K. fronto* se proyectan moderadamente hacia los pterigoideos.

En todos los taxones el canal carotídeo (cc) y el foramen estapedial (fs) aparecen desarrollados, especialmente en *Scapteromys* y *K. fronto*, menos conspicuos en *K. tomentosus*; una condición similar se observa respecto de la fisura petrotimpánica (fp). Pero una diferencia notable es la expresión del petroso (cf. STEPPAN, 1995:fig.16; WEKSLER, 2006:fig.23): tanto en *Scapteromys* como *K. fronto* sobresale lateralmente al ectotimpánico, mientras que en *K. tomentosus* queda totalmente cubierto por la bulla (Fig.23).

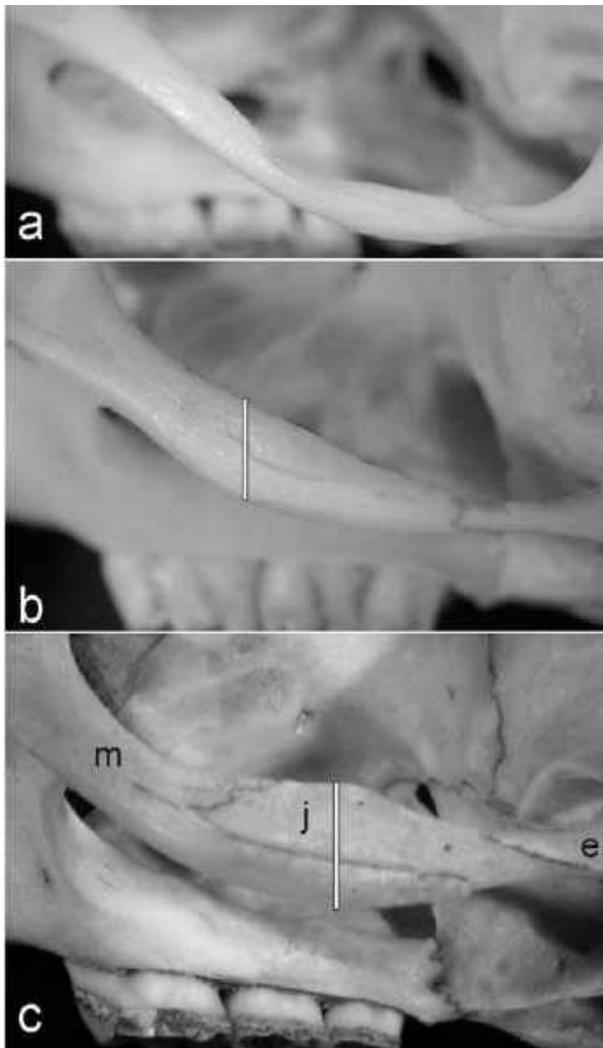


Fig.14- Detalle de la morfología del arco cigomático en vista lateral en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. planaltensis* [CAF 2685] y (c) *K. tomentosus* [VCC 114]. La línea blanca destaca el sector de máxima expansión dorso-ventral. Referencias: e = porción escamosal del arco cigomático, j = jugal, m = porción maxilar del arco cigomático.

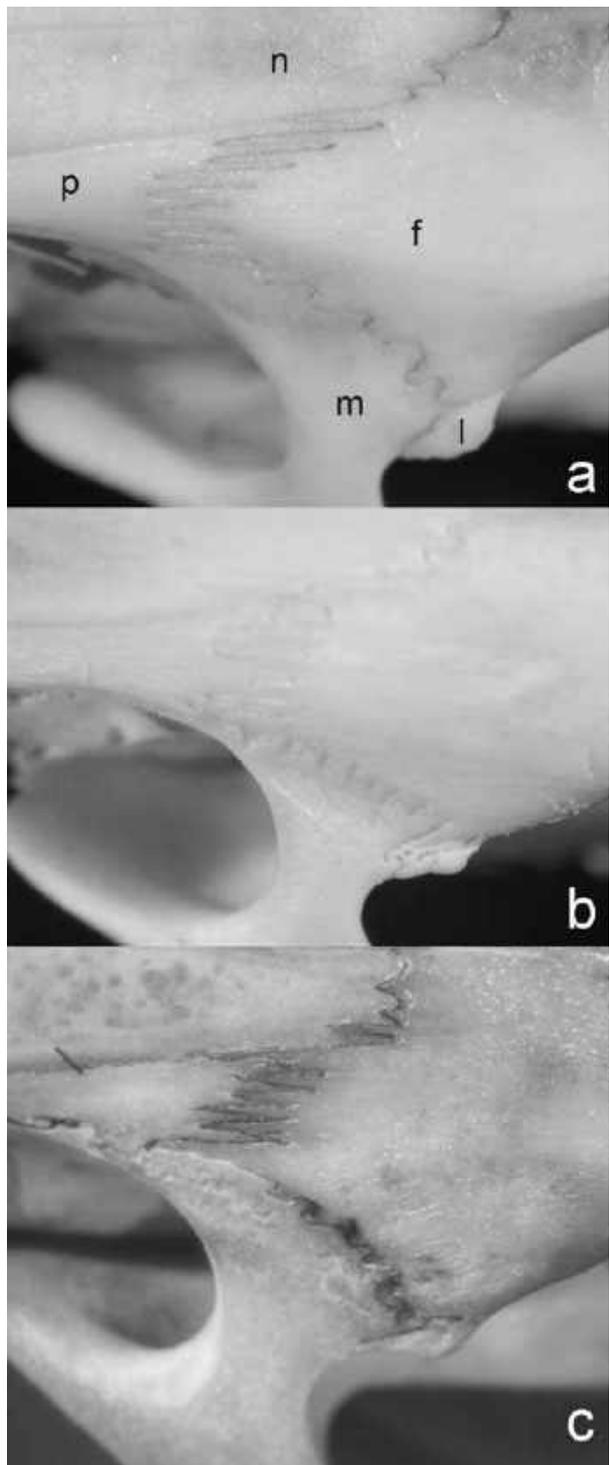


Fig.15- Detalle de la morfología del contacto lagrimal-maxilar-frontral en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [MNK 2078]. Referencias: f = frontal, l = lagrimal, m = maxilar, n = nasal, p = premaxilar.

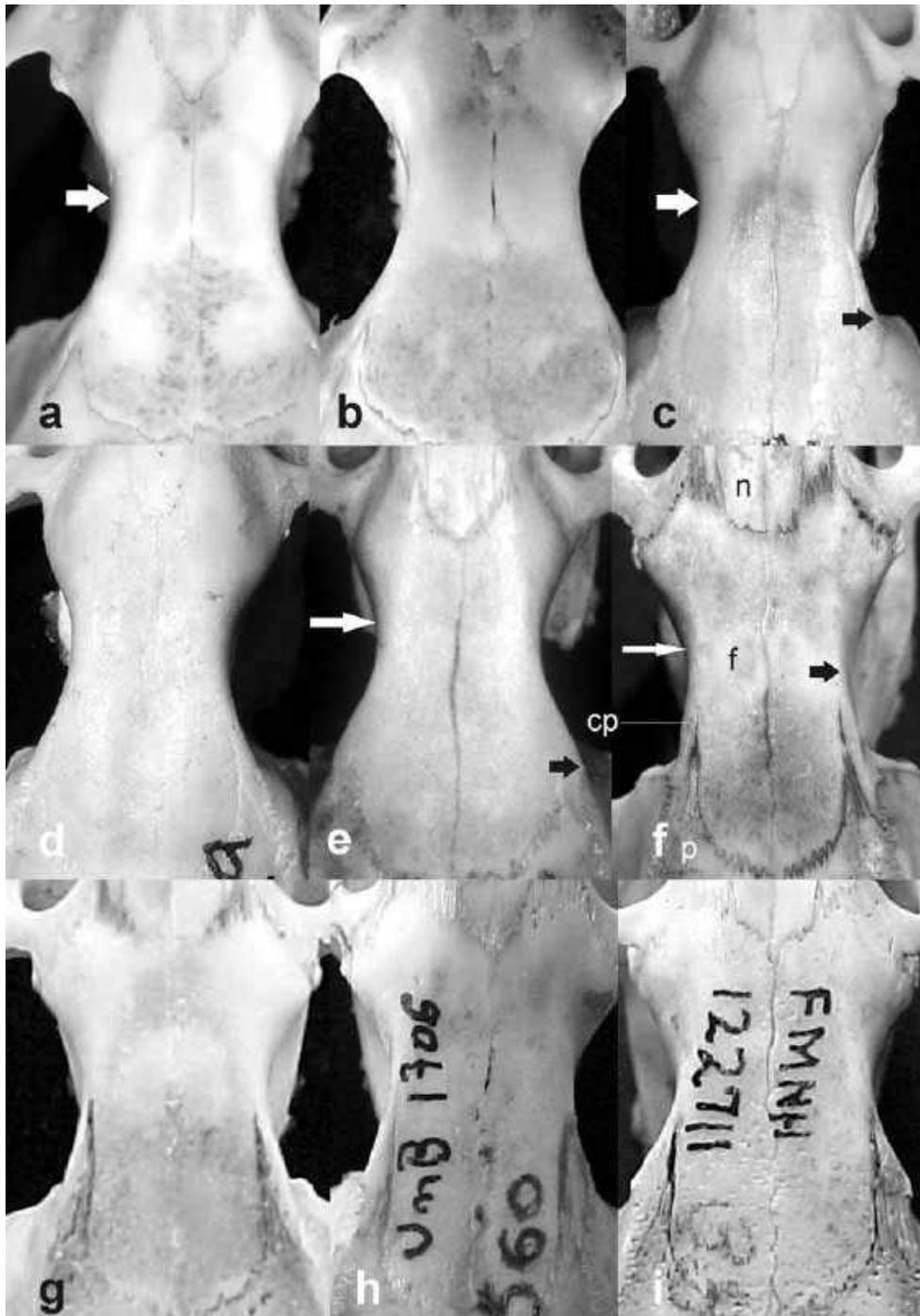


Fig.16- Morfología de la orbito-temporal en vista dorsal en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *S. aquaticus* [ILPLA 249], (c) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21300], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21829], (e) *Kunsia f. chacoensis* [NRM 26], (f) *K. tomentosus* [MNK 2078], (g) *K. tomentosus* [VCC 114], (h) *K. tomentosus* [UnB 1706] e (i) *K. tomentosus* [FMNH 122711]. Las flechas blancas, gruesas y finas, destacan la ausencia o presencia de un punto de constricción definido, respectivamente; las flechas negras indican el origen de rebordes frontales. Referencias: cp = “cuerno” del parietal, f = frontal, n = nasal, p = parietal.

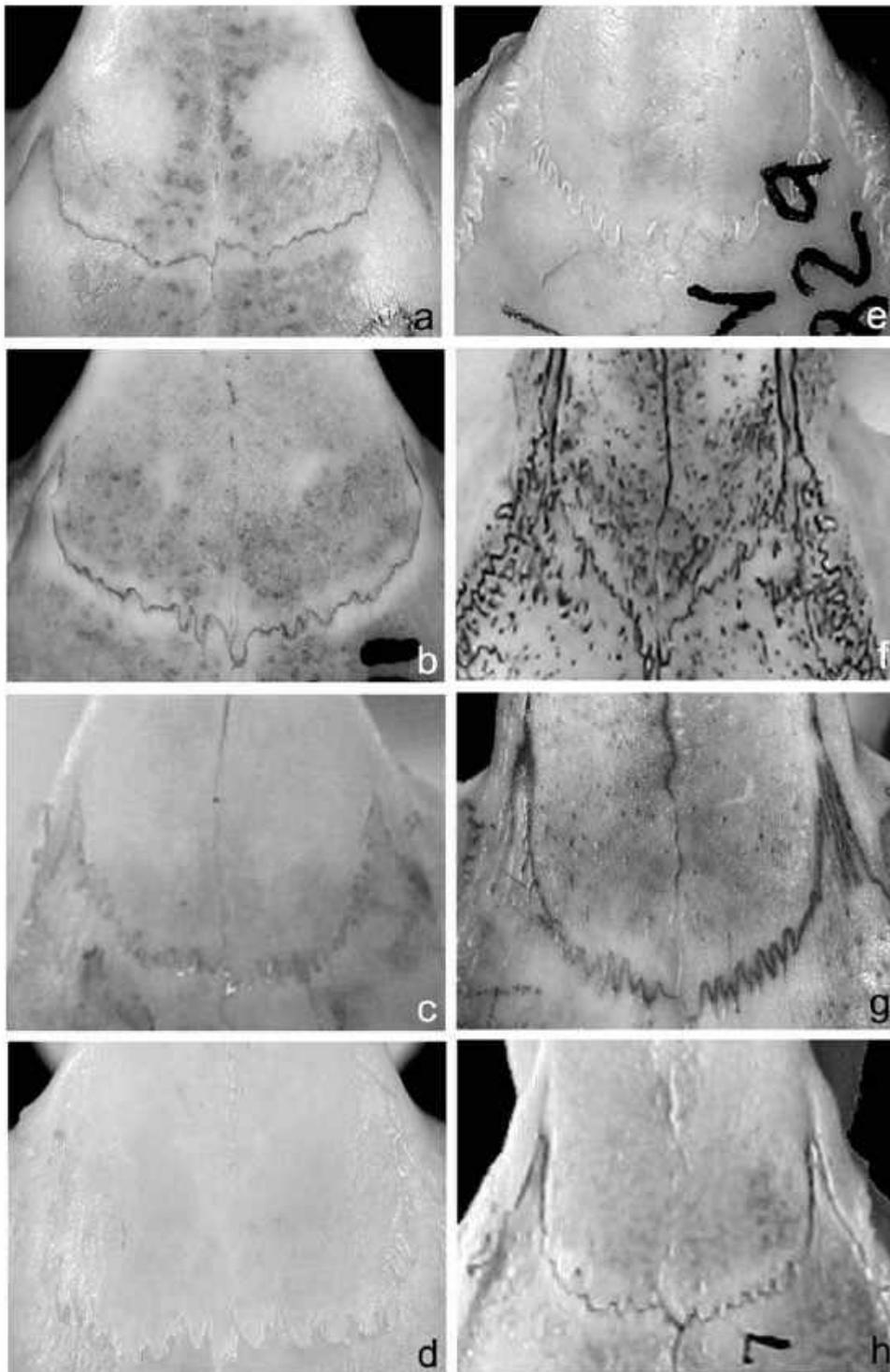


Fig.17- Morfología de la sutura coronal en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *S. aquaticus* [ILPLA 249], (c) *Kunsia f. chacoensis* [NRM 26], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. f. planaltensis* (MN 21829), (f) *K. tomentosus* [USNM 364760], (g) *K. tomentosus* [MNK 2078] y (h) *K. tomentosus* [LHE 1619].

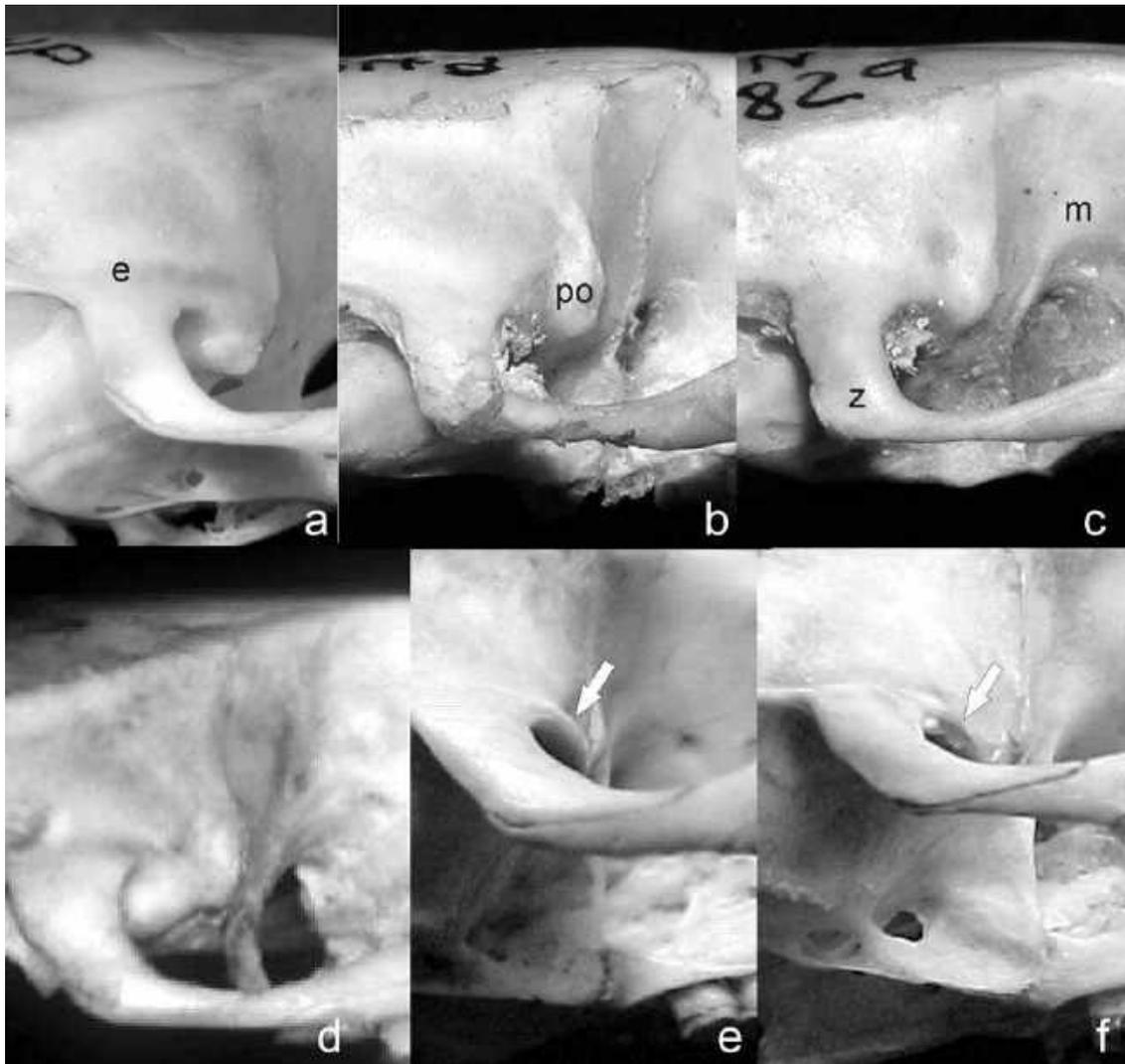


Fig.18- Morfología del proceso postorbitario en vista lateral derecha en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21849], (c) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21829], (d) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (e) *K. tomentosus* [FMNH 122710] y (f) *K. tomentosus* [LHE 1619]. La flecha destaca un reborde sobre la región cotilar de *K. tomentosus*. Referencias: e = escamoso, m = maxilar frontal, po = proceso postorbitario, z = arco cigomático.

Más aún, mientras que en *Scapteromys* el cc aparece limitado antero-internamente por el basioccipital, al igual que en *K. tomentosus*, en *K. fronto* este canal queda enmarcado por el petroso. El martillo no presenta mayores diferencias entre los taxones considerados, con una apófisis orbicular bien desarrollada, un manubrio fino e inconspicuo (en muchos ejemplares quebrado) y una lámina robusta y compleja.

2.3.8. Región alisfenoidea y patrones inferidos de circulación arterial (Fig.24): en los numerosos

especímenes estudiados de ambas especies vivientes de *Scapteromys* el surco escamoso-alisfenoideo (u) es bien evidente a través de la lámina ósea translúcida del alisfenoideo; una condición similar –si bien algo menos perceptible– se presenta en *K. fronto*. En *K. tomentosus* esta estructura es sólo visible con el examen interno de la caja craneana, quedando típicamente oculta en norma lateral debido al grosor de los elementos óseos involucrados. El u desemboca anteriormente en un foramen esfenofrontal, de tamaño moderado tanto en *Scapteromys* como en *K. fronto*, estando dicho

foramen variablemente presente en *K. tomentosus*. La ausencia de strut alisfenoideo (s) es casi una constante en *Scapteromys*; sólo hemos observado alguna presencia ocasional y unilateral – como un fino estilete- entre decenas de cráneos examinados (Fig.24b). Por el contrario, un s conspicuo y siempre presente caracteriza a *K. fronto* y *K. tomentosus*, dividiendo el foramen oval (fo) y enmarcando anteriormente la abertura anterior del canal alisfenoideo (a). A partir del fo se extiende dorsalmente, tanto en *Scapteromys* como en *K. fronto*, un surco para el nervio bucinador-masticatorio (b) bien desarrollado, estructura apenas discernible en *K. tomentosus*. Las perforaciones múltiples en la conjunción del b y el u son condición en *Scapteromys*, menos frecuentes (e incluso unilaterales) en *K. fronto* y directamente ocasionales en *K. tomentosus*. Los elementos descritos, sumados a las expresiones del canal carotídeo y del foramen estapedial sobre la cápsula ótica (vide supra), permiten inferir para los taxones considerados un patrón carotídeo generalizado del tipo 1 (cf. Voss, 1988), en concordancia con autores previos que trataron este aspecto (cf. GONÇALVES *et al.*, 2005:table 1; BEZERRA *et al.*, 2007).

2.3.9. Mandíbula (Figs.25-26): en su morfología general, *Scapteromys* presenta una mandíbula alargada y baja en contraste con la de *Kunsia*, corta y alta. Todos los taxones comparten crestas masetéricas poco desarrolladas (incluso, puede decirse, muy poco desarrolladas en relación al tamaño de estos roedores) y de bordes suaves, procesos coronoides subiguales o más altos que el cóndilo articular y procesos angulares de ubicación posterior al cóndilo articular y formando ventralmente una lámina refleja a modo de plataforma. Un análisis pormenorizado de la mandíbula revela, sin embargo, la existencia de un mosaico de caracteres. La diastema es suave en *Scapteromys* y *K. fronto* y abrupta en *K. tomentosus*; su punto anterior se ubica en un plano subigual al plano alveolar en los primeros, mientras que en el segundo es claramente ínfero. Proporcionalmente, la rama horizontal es apenas más baja en *Scapteromys* que en *K. fronto*, contrastando con un alto mucho mayor en *K. tomentosus* (Fig.25). Sin dudas, las mayores diferencias recaen en la rama ascendente (Fig.26), que es claramente el sector “alargado” en *Scapteromys* vs. “comprimido” en *Kunsia*. *Scapteromys* presenta un coronoides grande y alto, un cóndilo corto y moderadamente ancho y un angular acuminado y posteriormente saliente, determinando una escotadura lunar bien expresada.



Fig.19- Morfología de los forámenes incisivos en (a) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (b) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (c) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (d) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. t. tomentosus* [FMNH 122711], (f) *K. t. tomentosus* [FMNH 122710], (g) *K. t. tomentosus* [LHE 1620] y (h) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

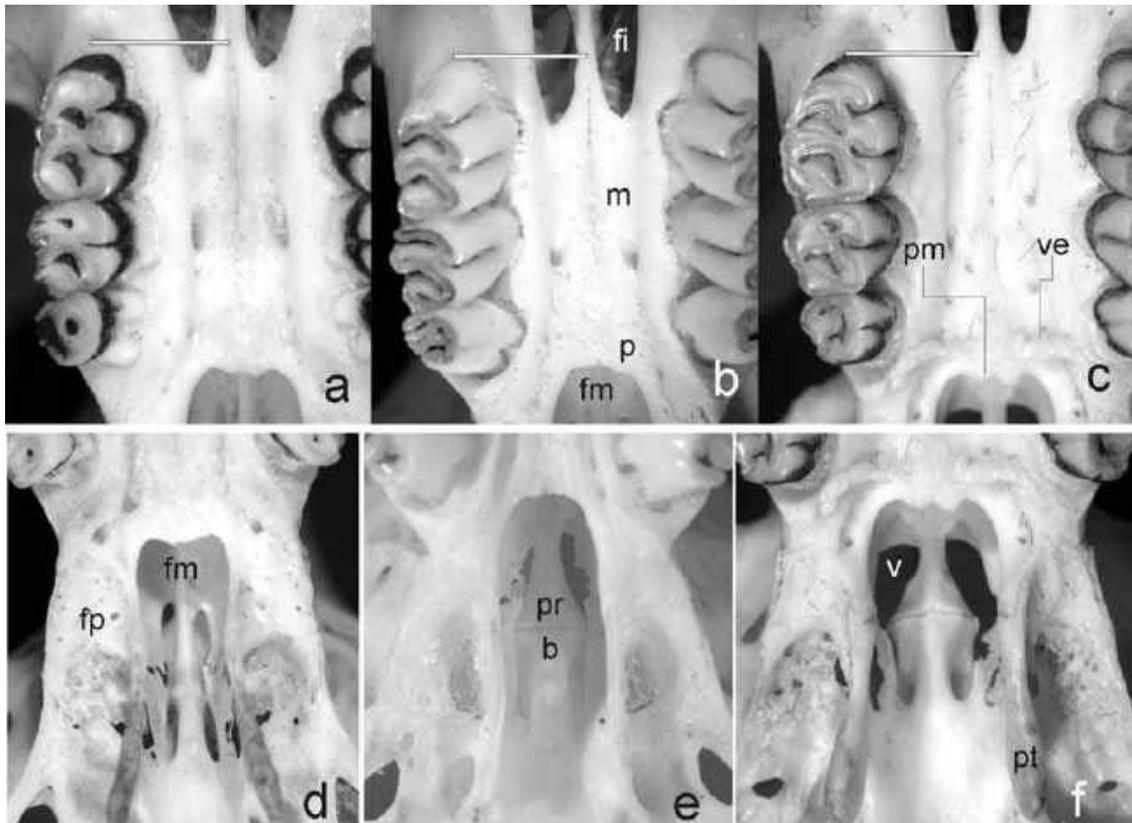


Fig.20- Detalle de la morfología palatal en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 102], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. t. tomentosus* [VCC 114] y detalle de la osificación del techo de la fosa mesopterigoidea en (d) *Scapteromys aquaticus* [CNP 713], (e) *Kunsia f. planaltensis* [CAF 2685] y (f) *K. t. tomentosus* [VCC 114]. Las líneas blancas destacan la penetración posterior de los forámenes incisivos respecto del borde alveolar. Referencias: b = basisfenoides, fi = foramen incisivo, fm = fosa mesopterigoidea, fp = fosa parapterigoidea, m = maxilar, p = palatino, pm = proceso medio del palatino, pr = presfenoides, pt = pterigoideo, v = vacuidad esfenopalatina, ve = "verruca" ósea.

K. fronto presenta un coronoides más corto pero más robusto, un cóndilo con el proceso postcondíleo más desarrollado y un angular proporcionalmente más corto pero más expandido en sentido dorso-ventral, generando una indefinición de la escotadura lunar. Estos rasgos llegan a un extremo en *K. tomentosus*, taxón donde la rama ascendente adquiere un destacable desarrollo. Un proceso coronoides muy robusto y alto acompaña a un cóndilo bien expandido dorso-ventralmente y corto y a un angular peculiarmente romo y ancho. La proyección capsular, un suave abultamiento de posición infra-coronoides en *Scapteromys*, adquiere un mayor desarrollo en *K. fronto*, a la par que se desplaza hacia un punto medio de la escotadura sigmoidea, para convertirse en una estructura conspicua recostada hacia la base del cóndilo en *K. tomentosus*, aunque nunca ocultando el borde

sigmoideo en norma lateral. En cara lingual (Fig.25), la ubicación del foramen dentario -siempre por sobre la línea milohioidea- parece seguir un cierto paralelismo con la variación descrita para la proyección capsular. Mientras que en *Scapteromys* y en *K. fronto* se ubica hacia el punto medio de la escotadura sigmoidea, en *K. tomentosus* se recuesta hacia el margen posterior de la mandíbula, quedando posicionado por debajo del cóndilo.

2.4. Dentarios

2.4.1. Aspectos generales e incisivos (Figs.27-28): la morfología dentaria de estos taxones ha sido descrita por diversos autores (e.g., MASSOIA & FORNES, 1964, 1965; HERSHKOVITZ, 1966; MASSOIA, 1981; REIG, 1994; PARDIÑAS, 1996). Aquí solo se discutirán algunos rasgos diferenciales.

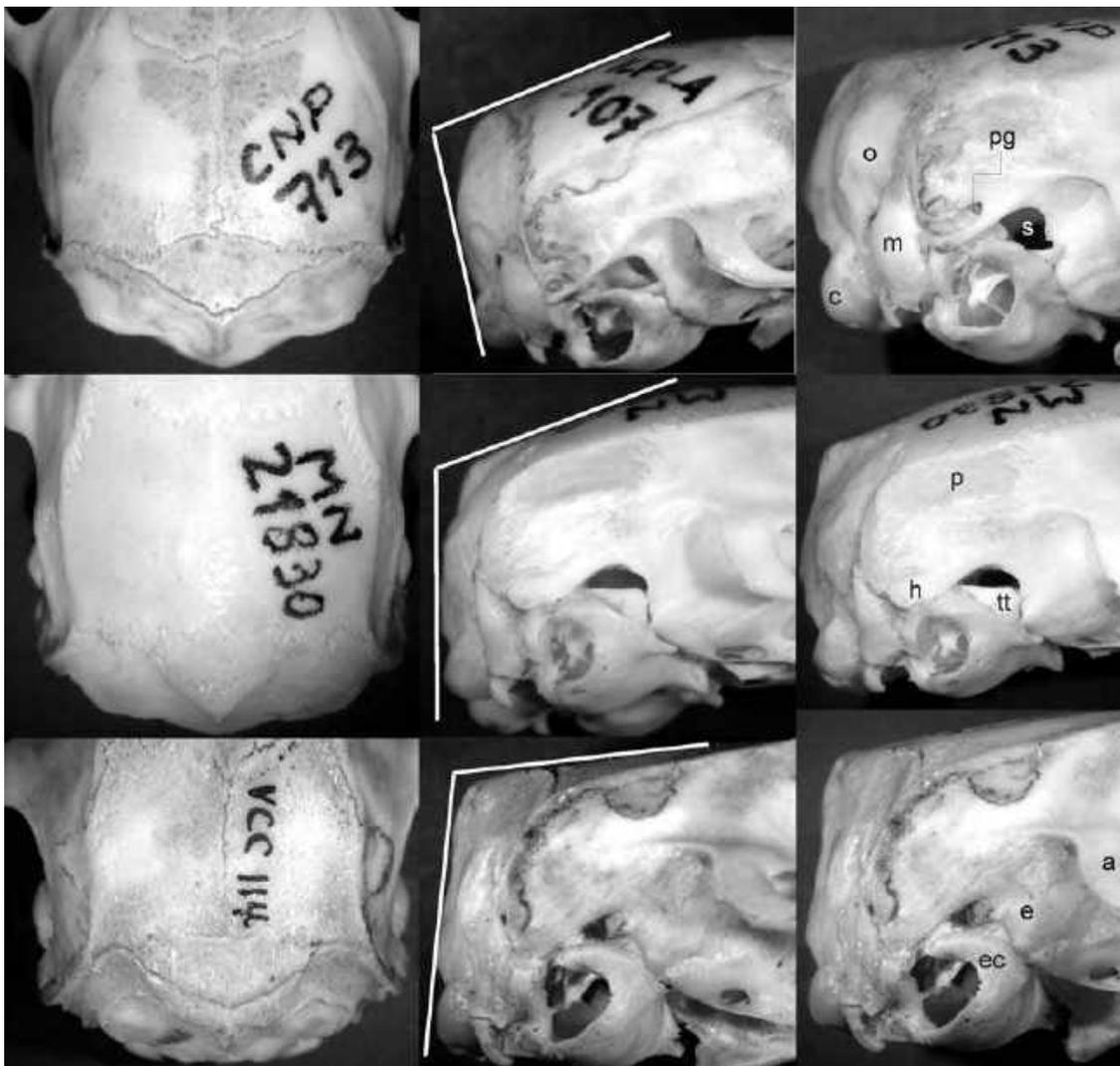


Fig. 21. Detalle de la morfología de la caja craneana en vista dorsal (columna izquierda), perfil posterior del cráneo en vista lateral derecha (columna central) y región temporal derecha (columna derecha) en *Scapteromys aquaticus* [fila superior], *Kunsia f. planaltensis* [fila media] y *K. t. tomentosus* [fila inferior]. Referencias: a = raíz escamosal del arco cigomático, c = cóndilo occipital, e = escamoso, ec = ectotimpánico, h = proceso hamular, m = cápsula mastoidea, o = occipital, p = proyección lateral del parietal, pg = foramen postglenoideo, s = fenestra subescamosal, tt = tegmen timpánico.

Todos los taxones considerados presentan incisivos superiores ortodontes, con bandas frontales de esmalte anaranjado brillante, sin surcos y con estría en la dentina de morfología recta (*Scapteromys* y *K. fronto*) o tripartita (*K. tomentosus*; *sensu* STEPPAN, 1995) (Fig.27). La robustez de los mismos no muestra diferencias más allá de las esperables en relación al tamaño corporal.

Es claro el contraste en la hipsodoncia (coronal

hipsodonty *sensu* HERSHKOVITZ, 1962) que despliegan los molares entre *Scapteromys* y *Kunsia* (Fig.28). Aunque este carácter es de difícil cuantificación (cf. WILLIAMS & KAY, 2001) y su apreciación no exenta de subjetividad, una hipsodoncia unilateral marcada es característica en *Kunsia*, pese a que las estrías de los flexos/idos – en norma lateral – no alcanzan la base de la corona (como si ocurre en otros sigmodontinos hipsodontes, *e.g.*, †*Panchomys*, *Reithrodon*).

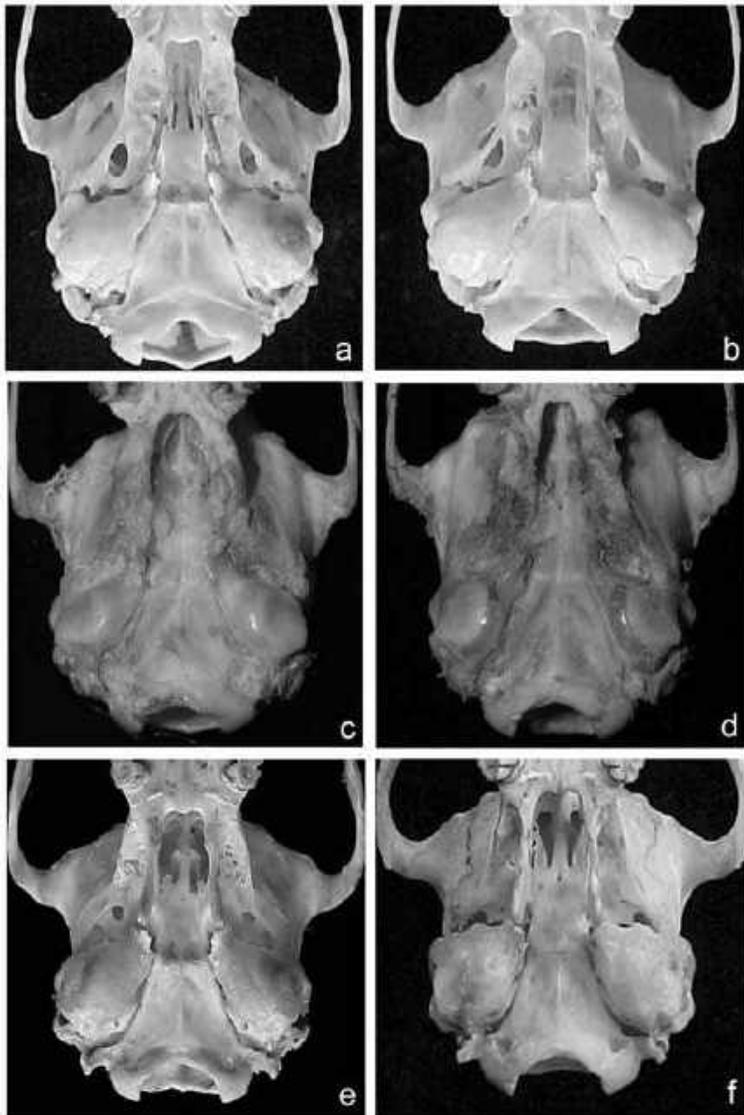


Fig. 22- Morfología general del basicráneo en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *S. tumidus* [AMNH 206208], (c) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21829], (d) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21839], (e) *K. t. tomentosus* [LHE 1619] y (f) *K. t. tomentosus* [MNK 2078].

WILLIAMS & KAY (2001) reportan un valor de 0.47 para la altura relativa del m1 (descriptor obtenido de dividir la altura absoluta del molar desde el punto medio entre las raíces anterior y posterior hasta el tope de la corona por la raíz cuadrada del largo por el ancho) en *K. tomentosus*, calculado sobre el USNM 364760. Nuestro cálculo sobre un m1 aislado de *K. t. principalis* (ZMUC s/n), arroja 0.93. Estas diferencias pueden atribuirse a las muy dispares edades de los individuos medidos; el USNM 364760 es un adulto viejo con los dientes

muy desgastados (M. Carleton, com. pers.), mientras que el ZMUC s/n es un juvenil.

La arquitectura de los molares es muy similar en los taxones considerados cuando adultos, sugiriendo un patrón conservativo de estas estructuras. Básicamente se observa una tendencia a la simplificación oclusal desde *Scapteromys* hacia *Kunsia*, posiblemente asociado a los cambios en la altura de la corona en la transición de una dieta animalívora (*Scapteromys*) a básicamente herbívora (*K. tomentosus*; aunque cf. BEZERRA *et al.*, 2007, para un consumo de insectos en este taxón). Sin embargo, cuando se estudia la morfología molar en series de ejemplares juveniles y subadultos, se tiene una aproximación a un panorama de mayor complejidad que el tradicionalmente aceptado. Esto puede llevar a diferencias en la interpretación nomenclatorial y, subyacentemente, homológica, de ciertas estructuras (cf. PARDIÑAS, 1996; GONCALVES *et al.*, 2005; este trabajo). Un ejemplo ciertamente paradigmático es el del mesolofa/lófidio-mesostilo/tíldio y rasgos oclusales relacionados (i.e., paralófulo, metalofúlido; véase REIG, 1977; HERSHKOVITZ, 1993). Para el estudio de estas estructuras es fundamental su seguimiento en series ontogenéticas. Muchas veces, este requisito es difícil de cumplir. Entre los taxones considerados en este trabajo, este tipo de materiales está disponible para *Scapteromys*, *K. f. planaltensis*, *K. t. principalis* y *K. t. tomentosus*, situación que ha permitido profundizar en determinados aspectos.

Las cúspides principales despliegan un patrón apenas alternado en los molares superiores y alternado en los inferiores, para todos los taxones. Estas mismas cúspides son de carácter más bulboso en *Scapteromys*, mientras que en *Kunsia* tienden a ser laminadas. En cuanto a la tipificación de coronas (sensu HERSHKOVITZ, 1962), *Scapteromys* presenta una condición crestada y lo mismo se aplica a *K. tomentosus* (aunque mucho menos evidente y con clara tendencia planar en adultos viejos), mientras que en *K. fronto* tiende a ser plana (Fig. 28).

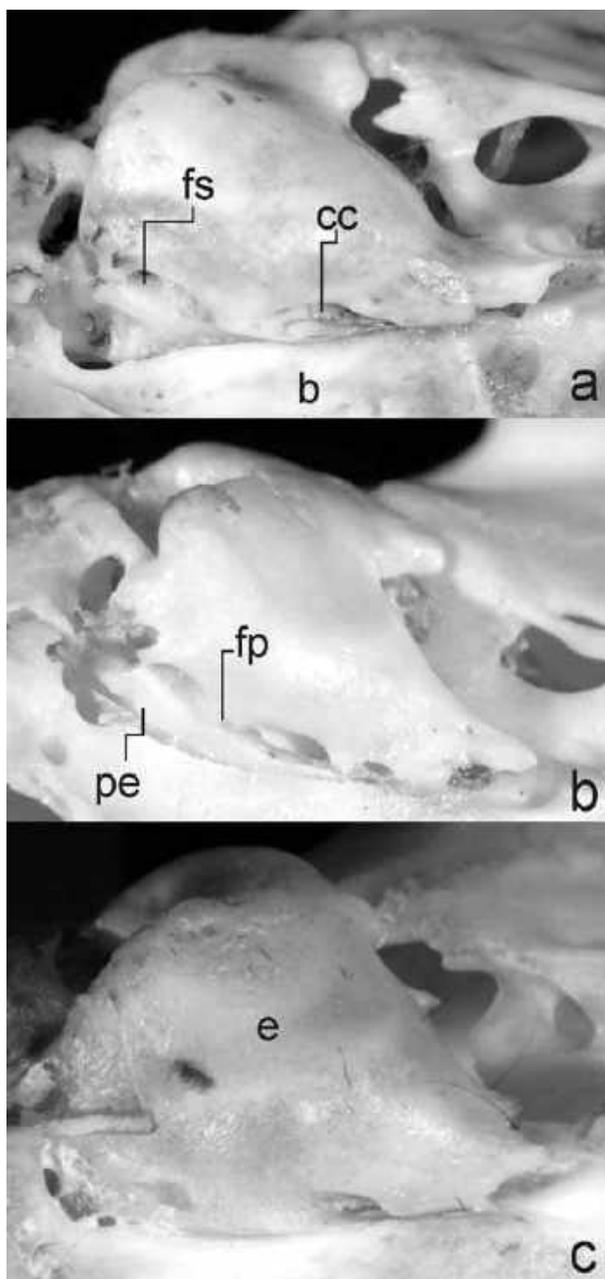


Fig.23- Detalle de la morfología del ectotimpánico (derecho) en vista ventral en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. t. tomentosus* [VCC 114]. Referencias: b = basioccipital, cc = canal carotideo, e = ectotimpánico, fp = fisura petrotimpánica, fs = foramen estapedial, pe = petroso.

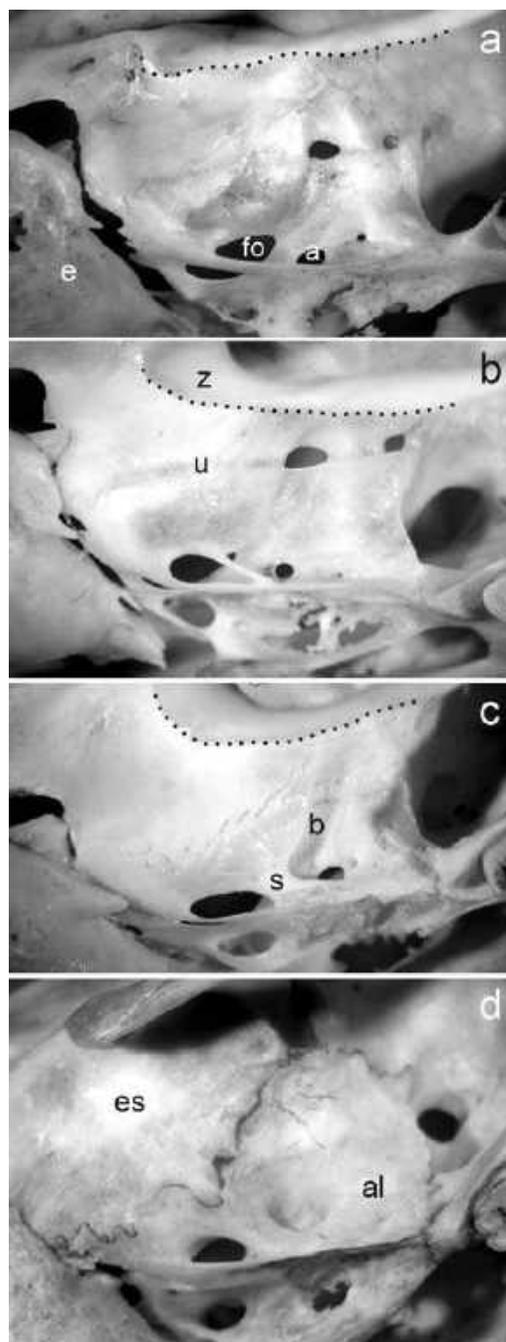


Fig.24- Detalle de la morfología en la región alisfenoidal derecha en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 102], (b) *S. aquaticus* [CNP 713], (c) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (d) *K. tomentosus* [MNK 2078]. Nótese en (b) la presencia de un delicado strut alisfenoidal. Referencias: a = abertura anterior del canal alisfenoidal, al = alisfenoides, b = surco para el nervio masticatorio-bucinator, e = ectotimpánico, es = escamoso, fo = foramen oval, s = strut alisfenoidal, u = surco escamosal-alisfenoidal, z = arco cigomático (borde inferior resaltado con línea punteada).

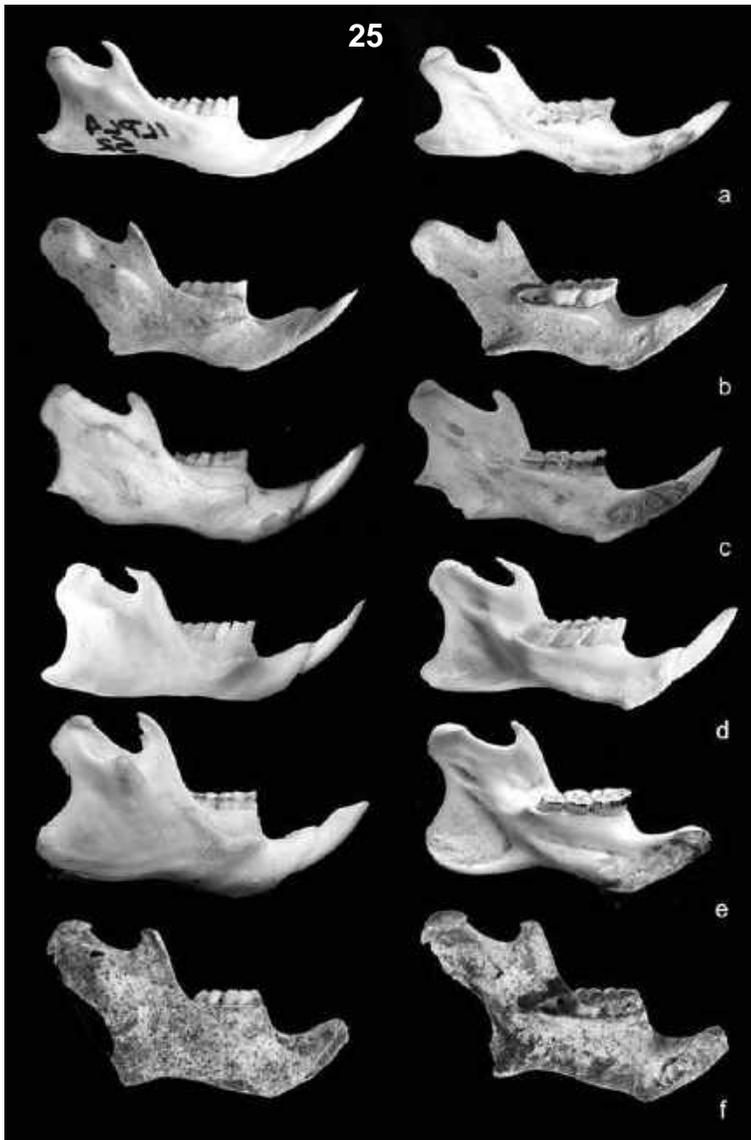


Fig.25- Morfología del dentario en vista labial (columna izquierda) y lingual (derecha) en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 52], (b) *Kunsia f. fronto* [ZMUC s/n], (c) *K. f. chacoensis* [NRM 26], (d) *K. f. planaltensis* [MN 21830], (e) *K. t. tomentosus* [LHE 1620] y (f) *K. t. principalis* [ZMUC s/n].

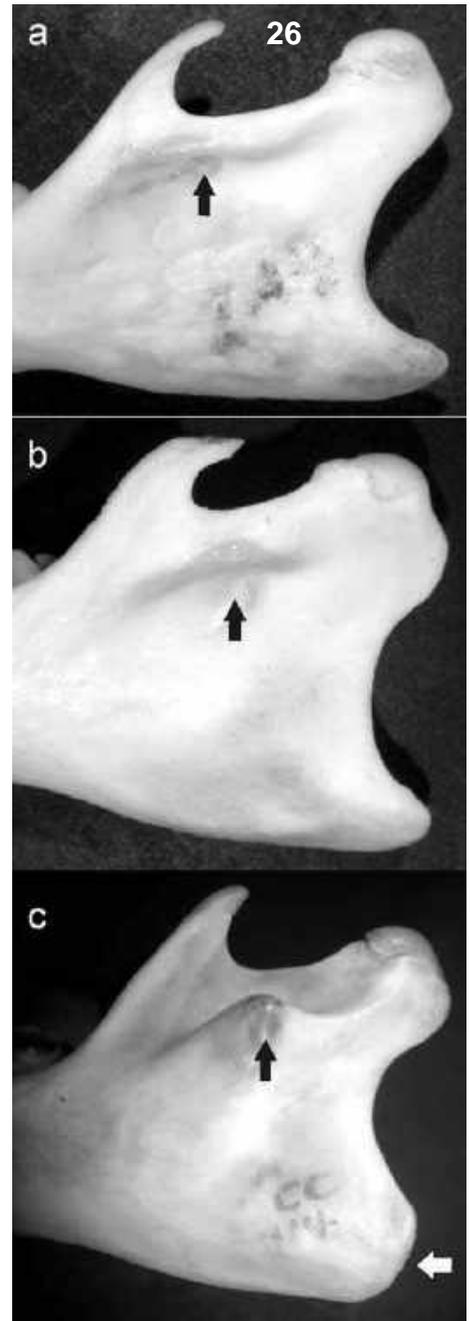


Fig.26- Morfología de la rama ascendente del dentario (vista labial) en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [VCC 114]. Nótese el desarrollo y posición de la proyección capsular (flecha negra) y el contraste del proceso angular como en *K. tomentosus* (flecha blanca).

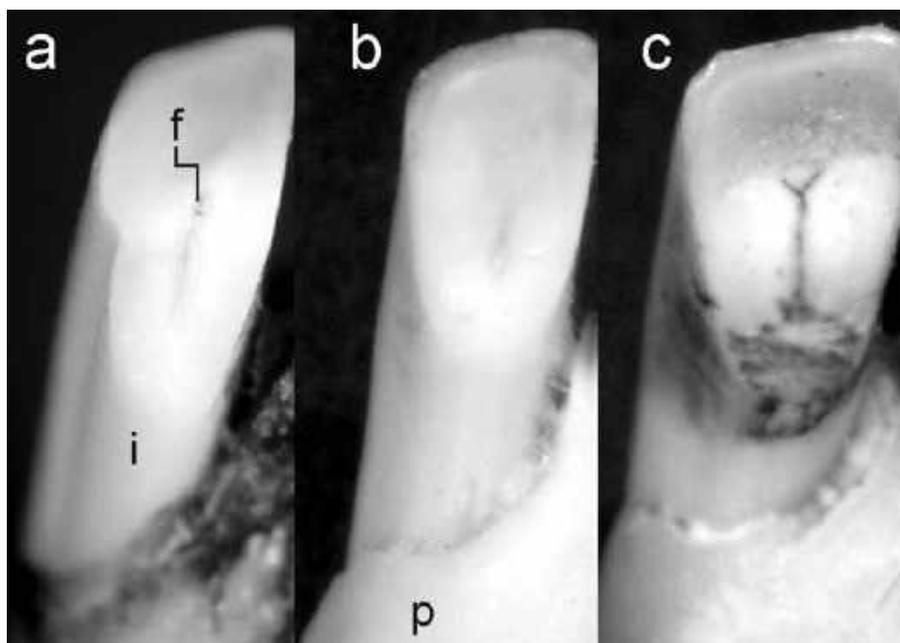


Fig.27- Detalle de la fisura de la dentina en la carilla de desgaste del incisivo superior de (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 249], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [MNK 2078]. Referencias: f = fisura, i = incisivo superior, p = premaxilar.

2.4.2. Molares superiores (Figs.29-31): tanto en *Scapteromys* como en *K. tomentosus*, el flexo anteromediano del M1 – que divide al procingulo en dos cónulos – es una estructura típicamente presente desde juveniles hasta adultos. En ambos taxones los cónulos son subiguales, algo menor el labial en *Scapteromys*, con una morfología que recuerda los lóbulos de un trébol en *K. tomentosus* (Figs.29-30). El flexo anteromediano desaparece por el desgaste en adultos viejos (aunque persiste – como una entalladura – en algunos ejemplares; e.g., MN 316, *K. tomentosus*). En contraste, *K. fronto* muestra una ausencia generalizada de esta estructura; sólo aparece expresado – incluso suavemente – en algunos ejemplares juveniles y subadultos de *K. f. planaltensis* (vide infra).

El desarrollo del mesolofio en el M1 también varía entre estos taxones (Fig.29). En *Scapteromys* es una estructura conspicua en juveniles, que merced al desgaste se fusiona al paracono y paralófulo (HERSHKOVITZ, 1966; REIG, 1977; MASSOIA, 1981). REIG (1977:237 y fig.4), advirtiendo claramente esta circunstancia, indicó que “such loss of individuality of the mesoloph or mesolophid by coalescence with the paraloph of [sic] hypolophid... [is] also exemplified in the akodontine and scapteromyine... the resulting median transverse loph or lophid is therefore complex

in origin and in some cases, noticeably in the scapteromyines, is very strong and has a more or less bifurcated distal border... it was found convenient to refer to it as the median loph or the median lophid”. Un mesolofio expresado como un “spur” de esmalte, independiente del paralófulo, es condición en *K. fronto* (*K. chacoensis* y *K. planaltensis*); en *K. tomentosus* el mesolofio está ausente o es apenas un vestigio en ejemplares muy juveniles (como algunos de los conservados en la ZMUC). Las variaciones en la expresión del paralófulo (incluyendo seguramente al mesostilo) siguen un patrón similar. En *Scapteromys* es una estructura presente desde juveniles y, a medida que avanza el desgaste, se hace cada vez más conspicua y termina proyectándose labialmente hasta contactar el metacono, convirtiendo el metaflexo en una foseta alargada. En *K. fronto* también es evidente desde las etapas más tempranas, pero tiende a mantenerse como una estructura independiente hasta los adultos viejos. Por su parte, en *K. tomentosus* no presenta típicamente expresión oclusal ni en juveniles ni en adultos, pero cuando el desgaste alcanza casi el cuello del molar, aparece en forma conspicua y genera el mismo efecto que en *Scapteromys*; esta expresión tardía plantea dudas sobre su correcta homología y más parece, por posición, un mesostilo basal (Fig.30).

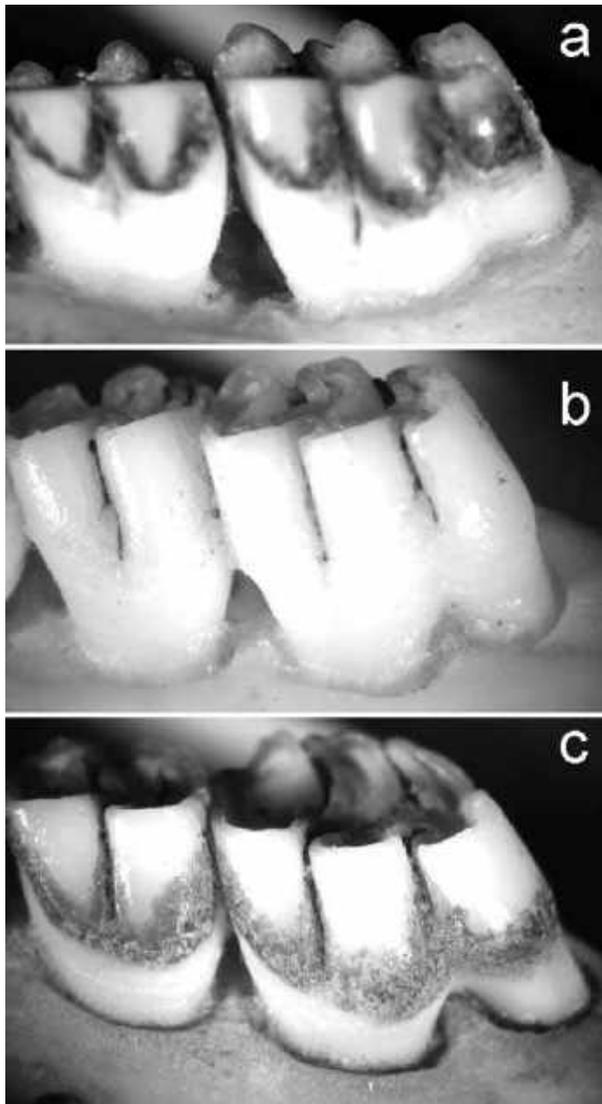


Fig.28- Detalle de la hipsodoncia coronal y morfología de la corona en los M1-2 derechos (vista lingual) en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 107], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [MNK 2078].

La expresión del mesolofio en los M2-M3 resulta algo compleja de discernir, al menos en *Scapteromys*. El estudio de ejemplares con muy escaso desgaste – como los obtenidos ocasionalmente a partir de egagrópilas de lechuzas – revela un mesolofio reducido, aunque no vestigial, asociado a un paralófulo ramificado. Estas estructuras se asocian muy tempranamente en un lofo medio. Tanto en *K. fronto* como en *K. tomentosus* se mantienen condiciones homólogas a las descriptas para el M1 (Fig.31).

En todos los taxones considerados el M3 tiende tempranamente a una simplificación extrema, que asociada a un hipoflexo casi inexistente, termina en una condición cilindrodonte. Comparativamente, *K. tomentosus* muestra M3 más reducidos – en tamaño absoluto- que aquellos de *Scapteromys* y *K. fronto*. El desgaste avanzado en los M1-M3 involucra, en todos los taxones, el margen labial del diente, provocando una suerte de “expansión” de la superficie oclusal, con el cierre de todos los flexos y generando una morfología “deformada” característica.

Muy poca información se ha podido obtener sobre la forma y número de raíces de los molares superiores en *Kunsia*, debido a los escasos ejemplares disponibles y a la imposibilidad de remover los elementos dentarios sin riesgo de daño sobre los materiales. Sobre el patrón general descrito para *Scapteromys* (véase PARDIÑAS, 1996), en *K. f. chacoensis* parece estar ausente – o su expresión marginal es nula – la raíz accesoria externa del M1, no así en *K. tomentosus* (al menos en un resto del ZMUC se observa un ejemplo conspicuo). Por su parte, para el M3, *K. tomentosus* ostenta tres raíces subiguales (UnB 1706), a diferencia de las dos desplegadas por *S. aquaticus* y *S. tumidus* (cf. PARDIÑAS, 1996:fig.5).

2.4.3. Molares inferiores (Figs.32-41): el estudio detallado de la morfología de los molares inferiores revela la existencia de dos sectores en el m1 que podríamos denominar “areas complejas”. Una involucra al procíngulo y al múrido anterior y la otra, al “lófido medio” (Fig.32). Sus descripciones pormenorizadas resultan fundamentales para demostrar que el patrón desplegado por estos molares en los especímenes adultos es parcialmente convergente.

El m1 en *Scapteromys* presenta un procíngulo con el fléxido anteromediano volcado lingualmente asociado a una fosétida anterointerna de orientación transversa; de los conúlidos determinados por el fléxido, el lingual es claramente más pequeño. Mientras que el múrido anterior tiene una ubicación labial, muy tempranamente se genera un “neo-múrido anterior” por el margen lingual (Figs.32-33). Esta estructura es producto de un punto de coalescencia entre un anterolófido de existencia poco menos que fugaz y el conúlido lingual. Queda así en evidencia una amplia fosétida – que aquí denominamos informalmente “laguna” – que, con un desgaste algo más avanzado, termina desapareciendo y todo el sector oclusalmente continuo con el metacónido.

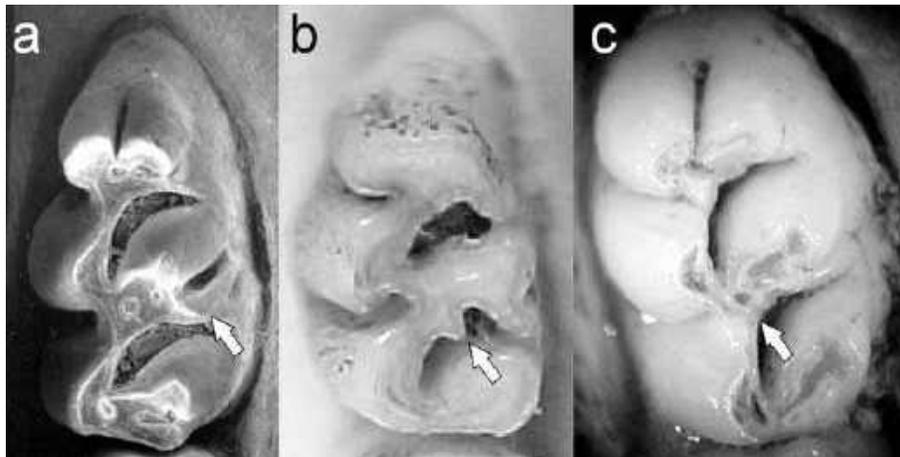


Fig.29- Morfología oclusal comparada del M1 izquierdo en (a) *Scapteromys aquaticus* [GD 309], (b) *Kunsia f. planaltensis* [CAF 2685] y (c) *Kunsia t. principalis* [ZMUC s/n]. La flecha indica la posición del mesolofa.

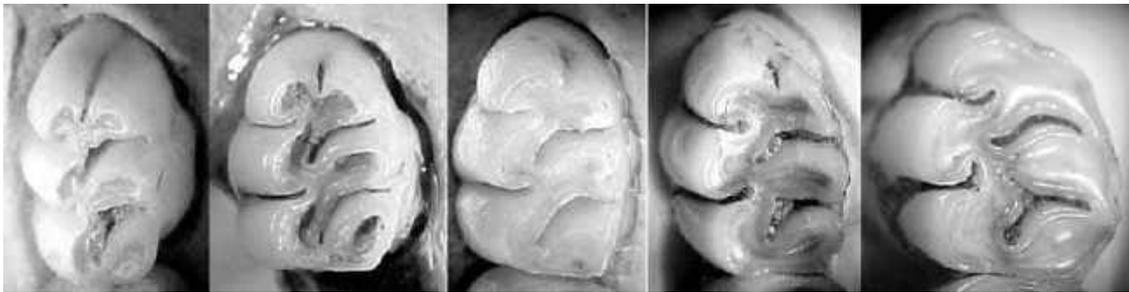


Fig.30- Variación etaria de la morfología oclusal del M1 izquierdo en *Kunsia t. principalis* (varios ejemplares ZMUC s/n). Nótese la persistencia del flexo anteromediano, la condición vestigial del mesolofa y la expresión tardía del paralófolo.

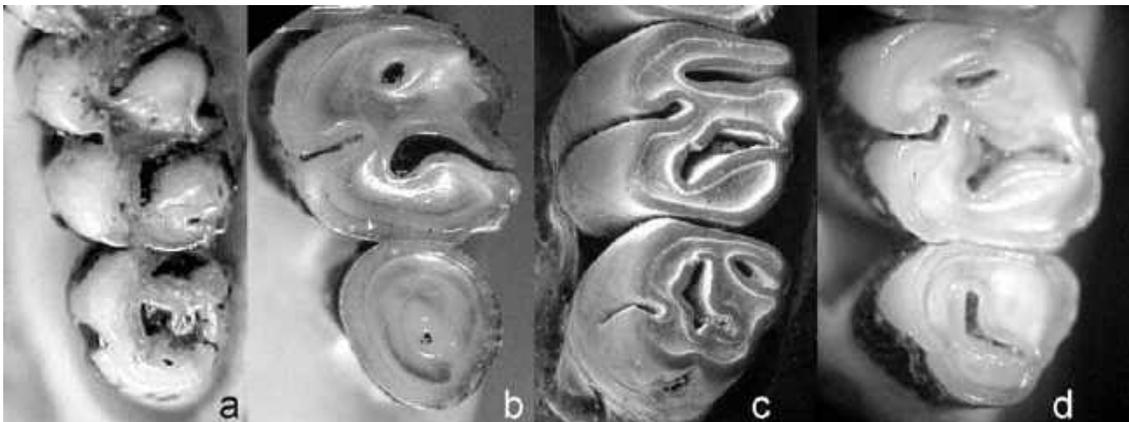


Fig.31- Variación en la morfología oclusal de los M2-3 izquierdos en (a) *Scapteromys aquaticus* [MLP s/n], (b) *S. tumidus* [AMNH 206252], (c) *Kunsia f. planaltensis* [MNHN 2790] y (d) *K. t. tomentosus* [FMNH 122710].

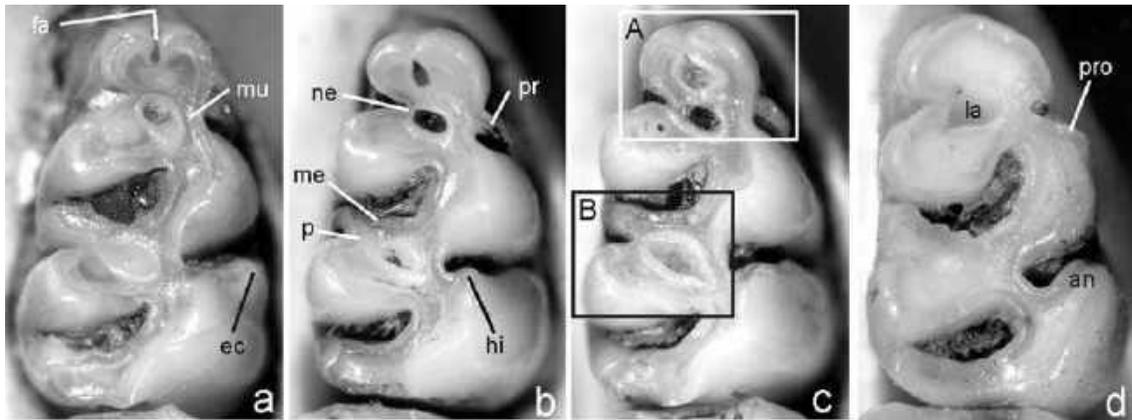


Fig.32- Morfología oclusal del m1 derecho en *Scapteromys*, diferentes estados de desgaste (a-c) y *Kunsia f. planaltensis* (d). Nótese la homología de las estructuras involucradas. Referencias: an = "ángulo del hipocónido", ec = ectostílido, fa = fléxido anteromediano, hi = hipoconúlido, la = "laguna", me = mesolófido, mu = múrido anterior, ne = "neo-múrido anterior", p = entolofúlido, pr = protolófido, pro = protoconúlido. Las "áreas complejas" discutidas en el texto se indican esquemáticamente A = sector procíngulo y múrido anterior y B = sector "lófido medio".

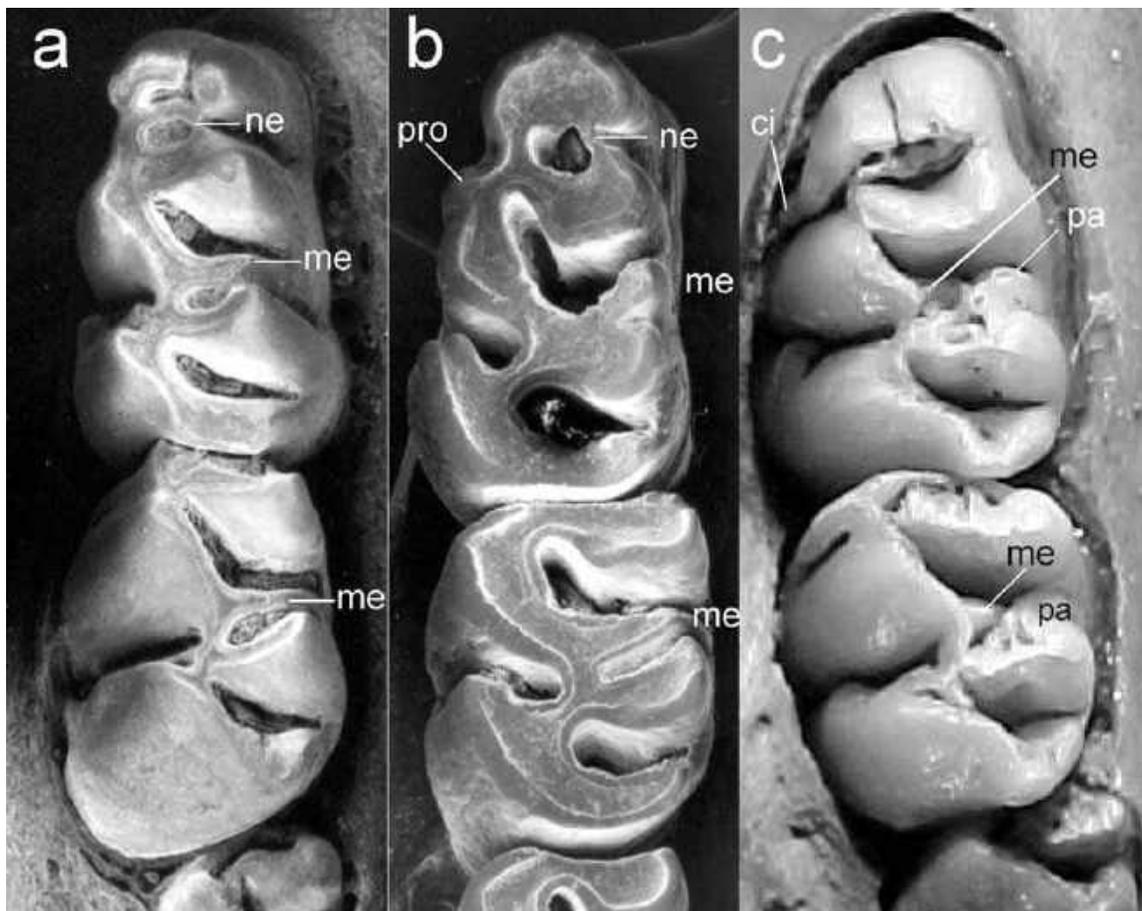


Fig.33- Morfología oclusal comparada de los m1-2 izquierdos en individuos juveniles de (a) *Scapteromys aquaticus* [GD 309], (b) *Kunsia f. planaltensis* [CAF 2685] y (c) *Kunsia t. principalis* [ZMUC s/n]. Referencias: ci = cingulo anterolabial, la = labiolofúlido, me = mesolófido, ne = "neo-múrido anterior", pa = entolofúlido complejo, pro = protoconúlido.

Sumando complejidad, aparece en los ejemplares más juveniles una estructura por el margen labial del múrido anterior que, por su ubicación y forma, podría homologarse a un labiolfúlido (*sensu* HERSHKOVITZ, 1993). La inspección lateral de dicha estructura revela que basalmente se asocia a la pared del protocónido y, efectivamente, cuando avanza el desgaste se observa su “migración” y coalescencia sobre el ángulo antero-externo de esta cúspide mayor, en la posición de un protoconúlido. En *K. fronto* (Figs.32-33) encontramos un procíngulo típicamente indiviso, subelíptico y comprimido en sentido antero-posterior; en algunos ejemplares juveniles (*e.g.*, el hipodigma de *K. f. fronto*) se presenta un fléxido anteromediano incipiente y fugaz. La aparición de un “neo-múrido anterior” se verifica en algunos especímenes, incluso con participación de un anterolofúlido como punto de contacto con el conúlido lingual. Por su parte y desde un primer momento, el protoconúlido se presenta como tal, adosado al protocónido. La situación en *K. tomentosus* es parcialmente distinta a estas previamente descritas (Fig.33). El procíngulo ostenta un fléxido anteromediano persistente, pero en forma de estría, que deja rápidamente incomunicada una fosétida anterior (*sensu* HERSHKOVITZ, 1993). Un cíngulo anterolabial establece una conexión entre el conúlido respectivo y el protocónido. No hemos podido discernir con claridad la existencia de un anterolofúlido que, de ocurrir, debe ser extremadamente lábil; el “neo-múrido anterior” genera tempranamente una pérdida de todo detalle oclusal en este sector.

La otra “área compleja” en el m1 de estos taxones es el “lófido medio” (Fig.32). Recientemente, GONÇALVES *et al.* (2005:table 3) indican la ausencia de mesolofido en *Kunsia f. planaltensis*, contrariamente a su presencia en *Scapteromys tumidus*. Como se demostrará seguidamente, lo primero es inexacto, seguramente derivado de la observación exclusiva de ejemplares adultos. En *Scapteromys*, un indudable mesolofido (*sensu* HERSHKOVITZ, 1993), transverso y originado en el múrido medio, alcanza el margen lingual (Figs.32-33). No hemos encontrado evidencia perceptible de mesostílido; rápidamente, el mesolofido se asocia al entocónido mediante un punto de coalescencia generado por el entolofúlido y, con alguna fosétida fugaz en el contacto de estas estructuras, se conforma el “median lophid” de REIG (1977), que con el desgaste desarrolla un extremo lingual bifurcado. La condición desplegada por el m1 de *K. fronto* es equivalente (Figs.32-33), más allá que el mesolofido adquiere una orientación levemente oblicua en algunos ejemplares. En contraste, el estudio de numerosos ejemplares juveniles de *K. t.*

principalis revela la presencia de un mesolofido vestigial (Fig.33), en una condición similar a la descrita para *Bibimys* por PARDIÑAS (1996). Justamente, se verifica la presencia de un corto mesolofido transverso (emergiendo del múrido medio) y de un complejo oclusal dado por la tempranísima fusión de un entolofúlido y de una cresta que ocupa la posición del mesostílido. Rápidamente, el desgaste genera la coalescencia de todas estas estructuras generando un “lófido medio” indistinguible de aquel presente en *Scapteromys* y *K. fronto* cuando adultos (Fig.34). Labialmente, *Scapteromys* presenta un hipoconúlido y ectostílido hacia la base del hipofléxido. Estos conforman, al ser alcanzados por el desgaste, una suerte de “ángulo” prolongado en el hipocónido; lo mismo ocurre en *K. fronto*. Hipoconúlido + ectostílido están presentes en *K. tomentosus*, pero extremadamente basales.

Al igual que en el m1, *Scapteromys* y *K. fronto* ostentan mesolofidos bien desarrollados en los m2-m3 (Fig.35). Estos se presentan como lófidos estrechos de orientación claramente transversal, que a partir del múrido medio alcanzan el margen lingual. La inspección de ejemplares muy juveniles releva que, a diferencia de lo observado en el m1, en el m2 es clara la asimilación del mesostílido generando un mesolofostílido (*sensu* HERSHKOVITZ, 1993). Durante el desgaste –al menos en *Scapteromys*– se verifica una asociación primaria entre el entolofúlido y el mesostílido (Fig.35) y, posteriormente, este último se fusiona al mesolofido. Aún así, claramente el entolofúlido es poco menos que puntual; por lo tanto, en la conformación del “lófido medio” de la estructura oclusal de los adultos, puede decirse que básicamente participa un entolofúlido fusionado a un mesolofostílido. El origen mixto del “lófido medio” queda evidenciado, además de por su amplitud en sentido antero-posterior, por el margen lingual bifurcado. Paralelamente a lo indicado para el M3, el m3 en *K. tomentosus* ostenta una reducción mucho más acentuada – en particular de su lóbulo posterior – que en *Scapteromys* y en *K. fronto* (Fig.36).

Radicularmente, el m1 presenta 3 raíces en *Scapteromys* y *K. fronto* (*chacoensis* y *planaltensis*) y 4 en *K. tomentosus* (Fig.37). Si bien la observación de estos elementos queda generalmente limitada (con la metodología convencional), una raíz anterior, una posterior, ambas bien desarrolladas y una accesoria labial, visible lateralmente en una inspección detallada del margen alveolar, es la condición en los primeros taxones. En contraste, *K. tomentosus* muestra 2 raíces accesorias, lingual y labial, de desarrollo equivalente.

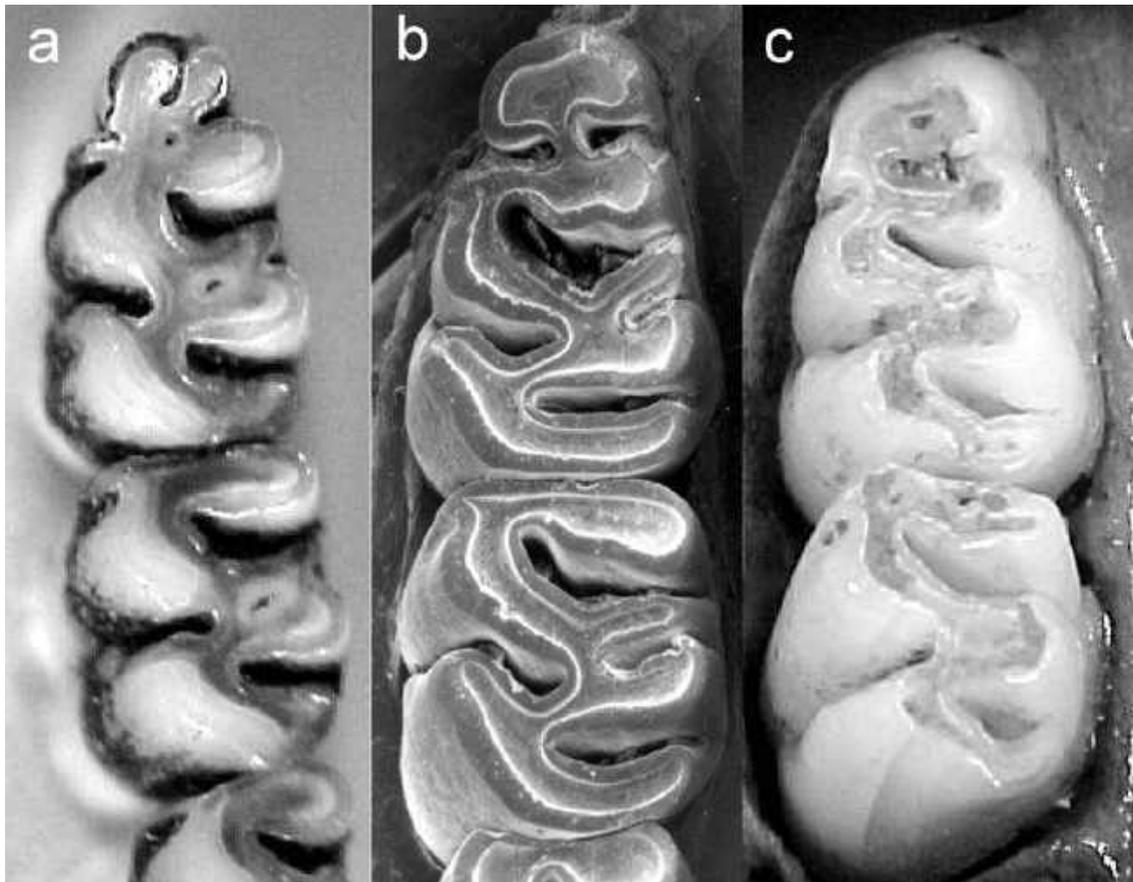


Fig.34- Morfología oclusal comparada de los m1-2 izquierdos en individuos subadultos de (a) *Scapteromys aquaticus* [MLP s/n], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MNHN 2790] y (c) *Kunsia t. principalis* [ZMUC s/n]. Nótese la similitud del "lóbulo medio".

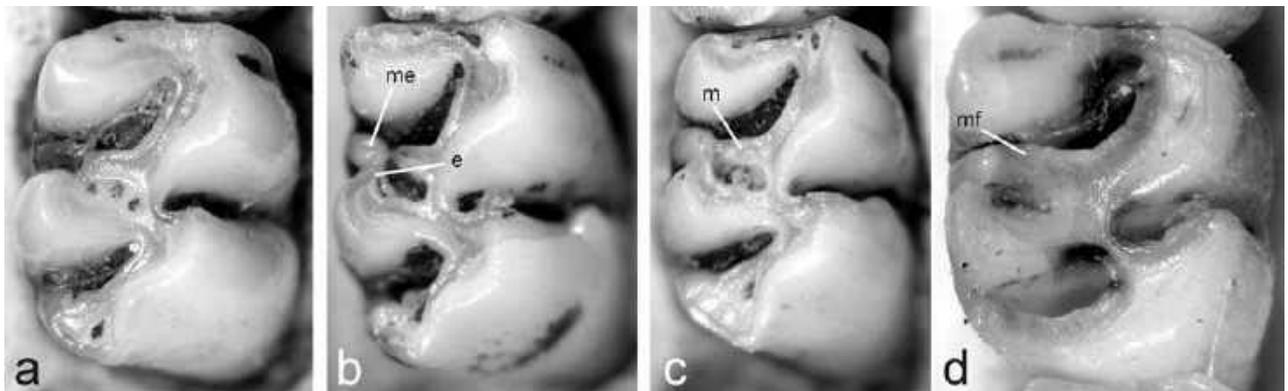


Fig.35- Morfología oclusal del m2 derecho en *Scapteromys*, diferentes estados de desgaste (a-c) y *Kunsia f. planaltensis* (d). Nótese la homología de las estructuras involucradas. Referencias: e = entolofúrido, m = mesolofido, me = mesostilido, mf = mesolofostilido.

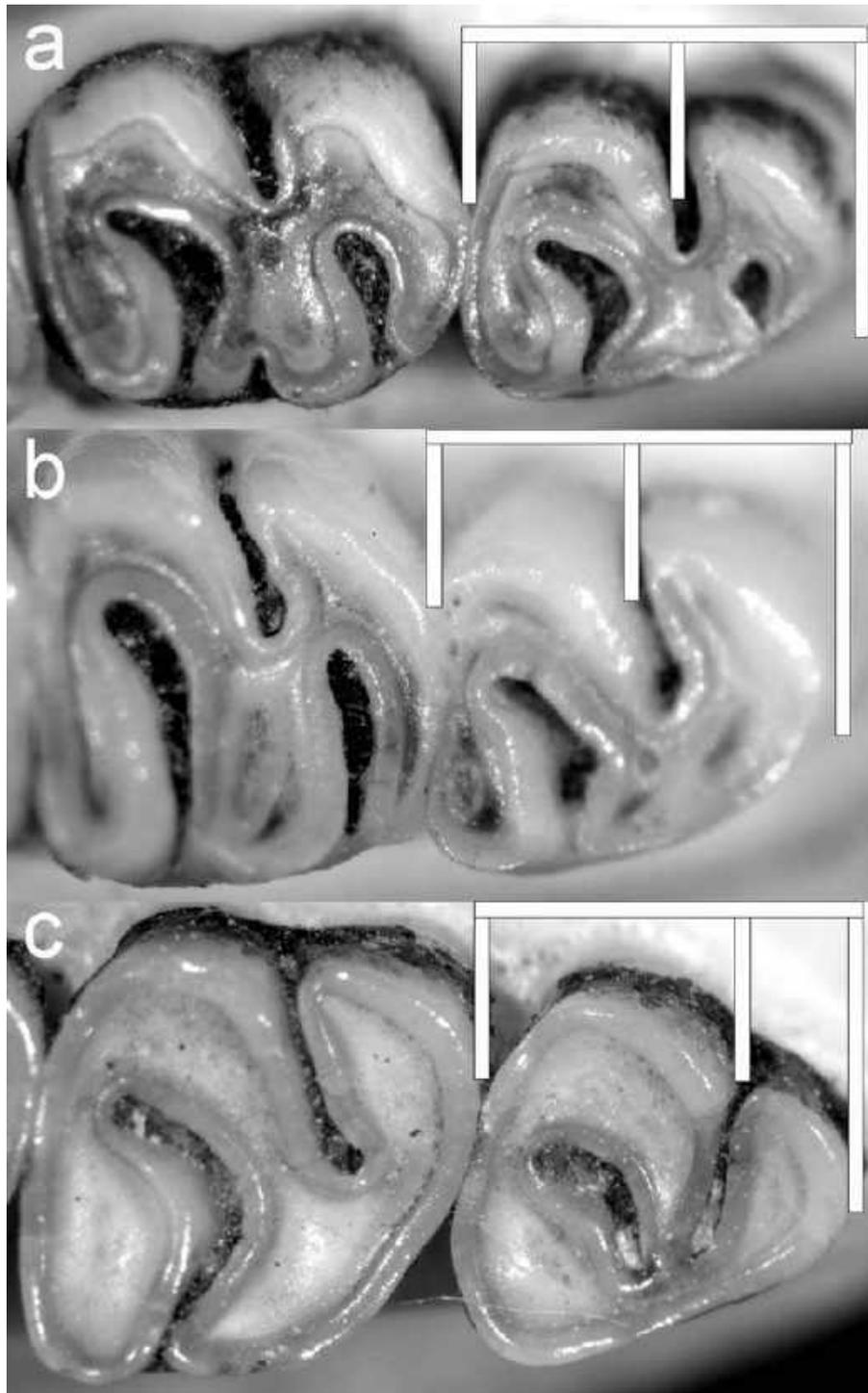


Fig.36- Proporciones comparadas del m3 en (a) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 102], (b) *Kunsia f. planaltensis* [MN 21830] y (c) *K. tomentosus* [VCC 114].

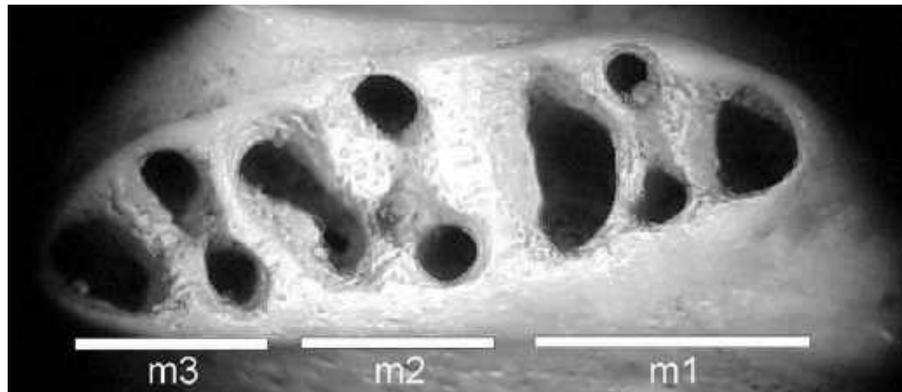


Fig. 37- Hemimandíbula izquierda edéntula de *Kunsia t. principalis* [ZMUC s/n] mostrando el patrón radicular.

Estos datos contrastan parcialmente con los reseñados por HERSHKOVITZ (1966:97) quien englobara en la condición “ m_1 four rooted” a todo el género *Kunsia*.

Sintética y comparativamente, las evidencias dentarias descritas pueden reseñarse como sigue, en un contexto evolutivo:

a) *Scapteromys* y *K. fronto* presentan estructuras equivalentes, con aspectos diferenciales derivados del aumento de altura de la corona. En efecto, mientras que en el primero el protoconúlido se manifiesta en juveniles como un “labiolofúlido”, la hipsodoncia de *K. fronto* determina su aparición temprana como un “verdadero” protoconúlido. Un caso paralelo es aquel que involucra la expresión oclusal del hipoconúlido + ectostílido. La persistencia en ambos taxones de un mesolófido completo – con participación de entolofúlido vestigial – es seguramente una plesiomorfia.

b) En *K. tomentosus*, el cíngulo anterolabial es una estructura autapomórfica, seguramente una neoformación seleccionada en el contexto de una dieta abrasiva. Lo mismo puede decirse de la pérdida del mesolófido y del desarrollo de un entolofúlido complejo.

c) Estructuralmente, aún cuando los adultos de los taxones considerados presentan una estrecha similitud en la morfología dentaria, puede postularse que la misma – para el caso del “lófido medio” – es parcialmente convergente.

2.5. Otros: en general, los rasgos de la anatomía interna y otros aspectos, como información cromosómica o molecular, son desconocidos para *K. fronto*, situación que imposibilita, por el momento, comparaciones entre los tres taxones.

2.5.1. Morfología del estómago: el estómago de *Scapteromys* es unilocular y discoglandular; las paredes del antro son conspicuamente musculares, particularmente en las cercanías del orificio pilórico (CARLETON, 1973). Tanto el antro como el cuerpo del estómago están cubiertos por epitelio cornificado. El epitelio glandular se restringe a una zona discoidal que se ubica sobre la curvatura mayor y a un área pequeña adyacente al orificio pilórico. No existen datos sobre la morfología estomacal para *K. fronto*. En *K. tomentosus*, es igualmente unilocular y discoglandular, muy similar al registrado por CARLETON (1973) para *Oxymycterus rufus* (véase BEZERRA *et al.*, 2007). Tanto el antro como el cuerpo del estómago están cubiertos por epitelio cornificado, mientras que el epitelio glandular está confinado a un divertículo en forma de saco que se ubica sobre curvatura mayor del estómago y que se conecta con el lumen a través de una pequeña abertura.

2.5.2. Morfología fálica: la morfología del baculum y del pene en *Scapteromys* fue descrita en detalle por HOOPER & MUSSEY (1964), MASSOIA & FORNES (1964) y HERSHKOVITZ (1966); en el caso de *Kunsia* existe información fálica para un individuo de *K. fronto planaltensis* y otro de *K. tomentosus* (GONÇALVES *et al.*, 2005; BEZERRA, 2005). *Scapteromys* y *K. fronto* comparten un baculum en forma de cuchara y de base ensanchada, mientras que el de *K. tomentosus* presenta forma de corazón invertido y una incisura basal. Las proyecciones cartilaginosas son reducidas – en comparación con otros sigmodontinos – y en número de tres en todos los taxones considerados; del mismo modo, el glande presenta la pared externa cubierta de pequeñas espinas (rasgo que, aunque no detectado en el escaso material disponible para *K. fronto*, muy factiblemente sea así), el promontorio

bacular suavemente trifurcado y la papila dorsal simple. *Scapteromys* difiere de *K. tomentosus* en presentar el borde del cráter áfilo. Además, *Scapteromys* y *K. fronto* comparten una morfología cuatri-lobular de los rebordes (= flaps) uretrales, mientras que en *K. tomentosus* es bilobular.

2.5.3. Cromosomas: *Scapteromys* ha sido relativamente bien caracterizado citogenéticamente a lo largo de su distribución (FREITAS *et al.*, 1984; MIRANDA *et al.*, 1999; FRONZA *et al.*, 1976; BRUM ZORRILLA *et al.*, 1986). El complemento diploide de *Kunsia tomentosus* fue estudiado a partir del análisis de un individuo (MIRANDA *et al.*, 1999). La información citogenética para *K. fronto* es inexistente. *Scapteromys* muestra gran variación cromosómica con cinco citotipos principales: dos de $2n = 24$ que difieren en la disposición de la heterocromatina, uno de $2n = 32$, otro de $2n = 34$ y el restante de $2n = 36$. Estos citotipos están estructurados geográficamente. La correspondencia entre la distribución geográfica de los cariomorfos, evidencia filogeográfica y patrones de variación morfológica ha sido recientemente discutida por D'ELÍA & PARDIÑAS (2004). El complemento diploide de *K. tomentosus* es de $2n = 44$. Tanto *K. tomentosus* como *Scapteromys* presentan heterocromatina en el par de cromosomas sexuales. Mientras *K. tomentosus* presenta bloques heterocromáticos en todos los autosomas, en *Scapteromys* el patrón varía según el citotipo, yendo desde ninguno a la mayoría y pasando por un único par. Llamativamente, MIRANDA *et al.* (1999) indican que en base a bandeos G fue imposible identificar elementos homólogos entre los cariotipos de *Scapteromys* y *K. tomentosus*. Esta misma falta de identidad también se verificó en los análisis de bandeos producidos por diferentes enzimas de restricción y de localización de las regiones organizadoras nucleolares (MIRANDA *et al.*, 1999).

2.5.4. Variación molecular: tanto para *Scapteromys* como para *Kunsia tomentosus* la información molecular disponible versa sobre dos loci, el gen mitocondrial que codifica para el citocromo b y el gen nuclear que codifica para la proteína de unión al retinodo intersticial (IRBP). El primero de estos genes es el que ha sido analizado para un número mayor de individuos y poblaciones. No existe información molecular para *K. fronto*. Secuencias del gen del citocromo b de *Scapteromys* fueron analizadas en un estudio filogeográfico que incluyó poblaciones argentinas, paraguayas y uruguayas (D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). Dicho estudio muestra que esta variación se estructura geográficamente correspondiéndose

básicamente con la distribución geográfica de las especies del género. Los valores de divergencia observados entre haplotipos de *S. aquaticus* varían entre 0 y 1.0 % y en *S. tumidus*, entre 0 y 0.9%. La variación interespecífica observada tiene un rango de 3.6 a 4.8% (D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). El gen del citocromo b ha sido secuenciado en cuatro ejemplares de *K. tomentosus* provenientes de dos poblaciones de Bolivia ("Huanchaca II" y Mangabalito) y una de Brasil (Parque Nacional das Emas; SMITH & PATTON, 1999; D'ELÍA, 2003; D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). Análisis de estas secuencias indican que la divergencia intraespecífica observada varía entre 0.2 y 2.1%, correspondiendo los valores mayores a las comparaciones que involucran al espécimen de Brasil. A nivel de citocromo b, los valores de variación intergenéricos oscilan alrededor del 15%. Todos estos valores caen drásticamente cuando se considera el gen IRBP. La variación observada es prácticamente inexistente en *Scapteromys* ($n = 4$: 0 a 0.1%) y nula en *K. tomentosus* ($n = 2$). Cuando se comparan los géneros, los valores observados se sitúan alrededor de 2.1%.

2.6. Otros aspectos

2.6.1. Distribución geográfica y hábitats (Figs.38-39): se ha destacado que *Scapteromys* y *Kunsia* son largamente alopátricos en tierras bajas tropicales y subtropicales sudamericanas (ÁVILA-PIRES, 1972). Sin embargo, no menos cierto es que *Scapteromys*, *K. fronto* y *K. tomentosus* son prácticamente alopátricos, al menos en sus distribuciones actuales (Fig.38).

La distribución de *Scapteromys* incluye centro-este de Paraguay, Uruguay, nordeste de Argentina y sudeste de Brasil (MASSOIA & FORNES, 1964; HERSHKOVITZ, 1966; FREITAS *et al.*, 1984; D'ELÍA & PARDIÑAS, 2004). Es un taxón ligado a cuerpos de agua, leníticos y lóticos y formaciones vegetales ribereñas, palustres o higrófilas (MASSOIA & FORNES, 1964; SIERRA DE SORIANO, 1969; Fig.39). A través de estas vías de penetración ocupa los biomas de Chaco Oriental, los grandes humedales del Ñembucú-Iberá, el Espinal y sectores ribereños del sistema Paraguay sur-Uruguay-Paraná-Plata hasta los ca. 37°S en la provincia de Buenos Aires, más las praderas y campos paraguayos, uruguayos y riograndenses.

Generalizar la distribución y hábitat de *K. fronto* a partir de los datos disponibles es poco menos que aventurado. *Kunsia f. fronto* se conoce exclusivamente por restos fósiles de Lagoa Santa (Brasil); *K. f. chacoensis* tiene un único registro en el Chaco húmedo de Argentina. Finalmente, sólo para *K. f. planaltensis* contamos con alguna información más precisa.

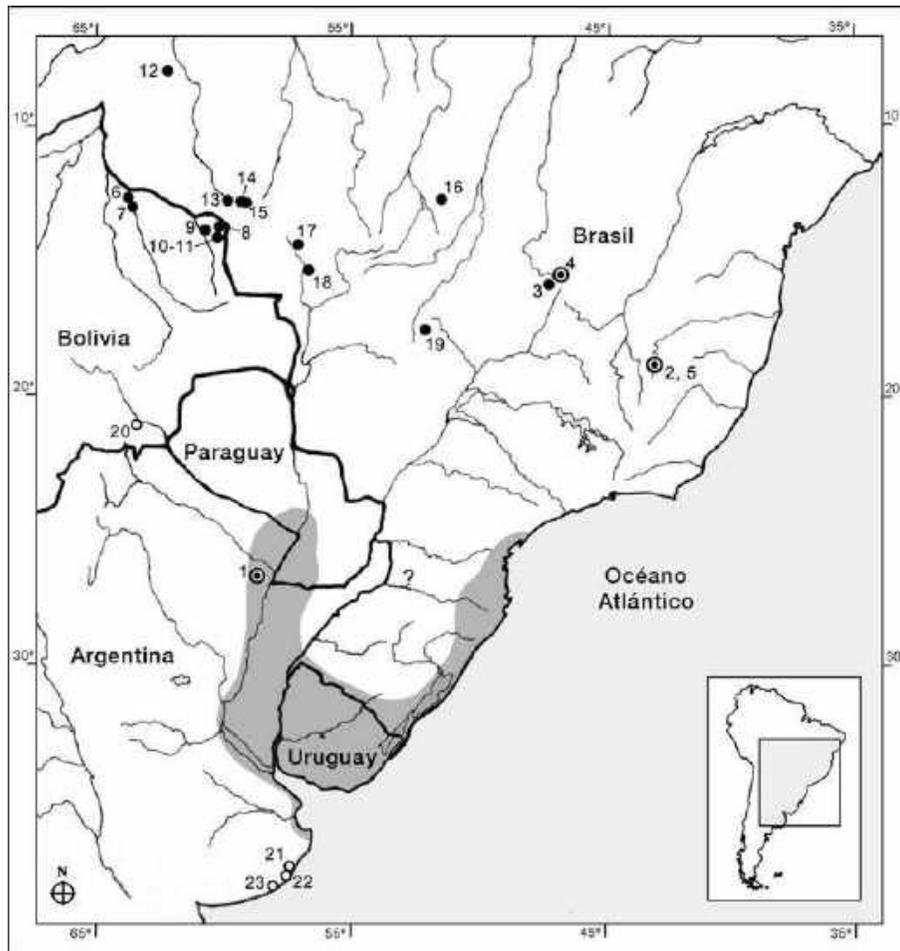


Fig.38- Ubicación geográfica de las localidades de registro de *Kunsia lato sensu* (círculos negros; círculo doble destaca localidad típica). Para la referencia de taxones y números, véase el Apéndice 2. Se indica (en mancha gris) la distribución actual aproximada del género *Scapteromys* basada en los datos compilados por D'Elia y Pardiñas (2004) y las localidades fosilíferas (círculos blancos) mencionadas en el texto: 20. Tarija, 21. Constitución, 22. Punta San Andrés y 23. Costa Bonita. El signo ? señala ambiguamente el área típica de *K. tomentosus tomentosus*. El reciente registro de *K. t. tomentosus* para Pampas del Haeth (La Paz, Bolivia; TERÁN *et al.*, 2008) no aparece mapeado.

Claramente este taxón se asocia a ambientes abiertos e inundables de la Provincia Fitogeográfica del Cerrado, conocidos como “campo umido”, en la porción central del planalto brasileiro (Brasília, Brasil). El “campo umido” es una asociación caracterizada por un paisaje abierto y una vegetación de gramíneas (“capim”) sobre un suelo saturado de agua (Fig.39), estando en algunos casos contiguos a líneas de vegetación arbustiva-arbórea (“veredas”; RIBEIRO & WALTER, 1998).

La distribución y datos descriptivos del hábitat de *K. tomentosus* han sido recientemente compilados en forma exhaustiva por BEZERRA *et al.* (2007). Estos autores, luego de registrar 16 ocurrencias

confirmadas para este taxón, encuentran una vinculación del mismo con áreas abiertas del Cerrado y sabanas transicionales desde el norte de Bolivia hasta el centro-este de Brasil (Fig.38). Notablemente, las localidades de registro se disponen densamente en la porción occidental del Cerrado entre ca. 10°-15°S y 55°-65°O. Pero para el sector central y oriental de esta unidad, casi no existe un sólo registro, con la excepción de aquel de Lagoa Santa (WINGE, 1887). Podría argumentarse que esta falta de ocurrencias deriva de su natural dificultad de captura con los métodos usuales (*e.g.*, trampas de golpe o tipo Sherman). Pero aún así resulta sutilmente elocuente la ausencia de *K. tomentosus* en sectores

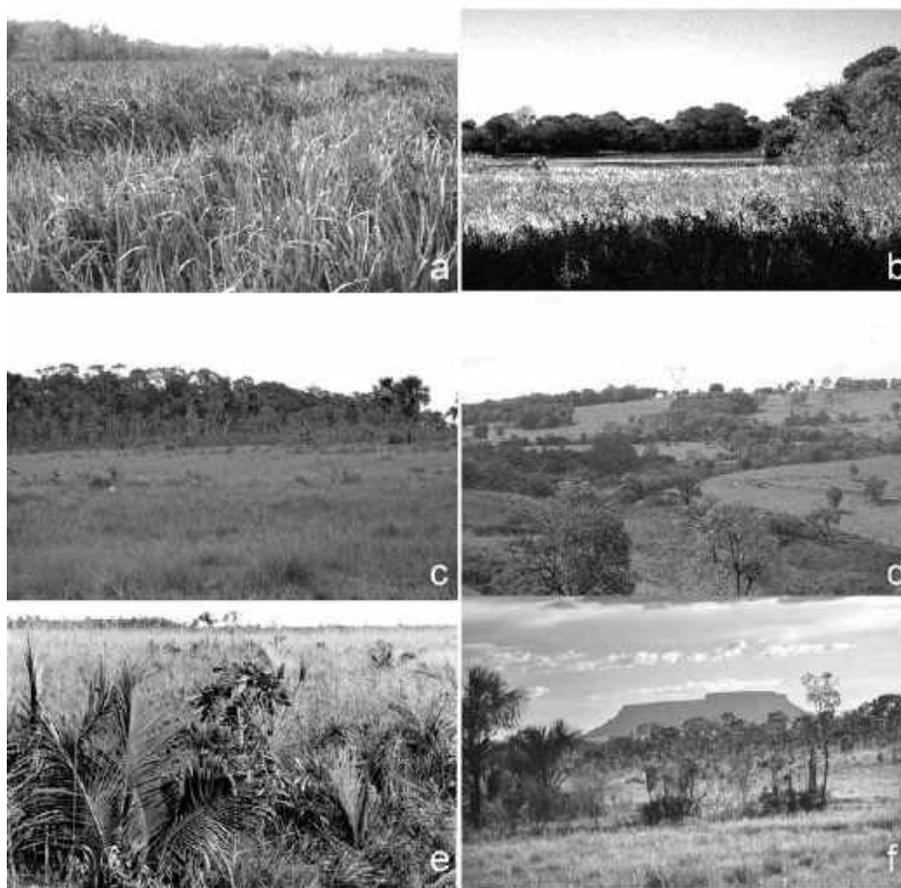


Fig.39- Hábitat de los taxones discutidos en el texto (a) ambiente ribereño anegadizo dominado por juncos y lirios donde se registra *Scapteromys aquaticus* [Punta Lara, Buenos Aires, Argentina], (b) laguna con pirizal y monte donde se registra *S. aquaticus* y, potencialmente, *Kunsia f. chacoensis* [Selvas del Río de Oro, Chaco, Argentina], (c) “campo umido” y “vereda”, ambiente de *K. f. planaltensis* [Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Brasil], (d) transformación antrópica profunda sobre Cerrado [Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil], (e) “campo sujo” en Cerrado, hábitat de *K. t. tomentosus* [Parque Nacional das Emas, Goiás, Brasil], (f) Cerrado típico [Jalapão, Tocantins, Brasil].

intensamente muestreados, como el Parque Nacional de Brasília (cf. HERSHKOVITZ, 1998) o el Parque Nacional da Serra do Cipó (Minas Gerais; T. CAMARA, com. pers.) o los mismos alrededores de Belo Horizonte (G. LESSA, com.pers.).

Existen dos únicos registros de simpatria entre pares de taxones: *S. aquaticus*-*K. f. chacoensis* (río de Oro, Chaco, Argentina; HERSHKOVITZ, 1966) y *K. f. fronto*-*K. t. principalis* (Lagoa Santa, Minas Gerais; WINGE, 1887). La simpatria de estos últimos debe tomarse cautelosamente, ya que se trata de una asociación en el registro fósil y su grado de contemporaneidad es, ciertamente, cuestionable. En efecto, no existen datos estratigráficos concretos para la tanatocenosis de Lagoa Santa y, lo que es más, se puede presumir una extensa promediación

en el tiempo en este tipo de ambientes kársticos con incorporación quasi-continua de material. De hecho, la colección de “Lapa da Escrivania Nr.5”, que es aquella que contiene la casi totalidad de los restos de *K. f. fronto*-*K. t. principalis*, muestra una importante variabilidad en el estado de conservación de los restos. Se encuentran desde huesos con la superficie concrecionada que impide prácticamente su observación (e.g., el tipo de *Oxymycterus talpinus* Winge), otros con abundantes dendritas de manganeso (e.g., muchos de los referibles a *Kunsia*), finalmente cientos con aspecto actual, difícilmente separables de aquellos provenientes de egagrópilas desagregadas recientemente. En este contexto, intentar una evaluación de la significación paleoambiental del agregado puede parecer

superfluo. Sin embargo, resulta destacable que algunos sigmodontinos (*e.g.*, *Lundomys molitor*) no presentan registros actuales en Lagoa Santa (WINGE, 1887; VOSS & CARLETON, 1993), sugiriendo la ocurrencia de extinciones, al menos locales o regionales (véase también SILVA *et al.*, 2003:150). La ausencia de registros recientes de *K. tomentosus* en el área de Lagoa Santa podría vincularse con la profunda transformación antrópica del paisaje (Fig.39d). Sin embargo, GRANZINOLLI & MOTTA JUNIOR (2006) destacan el hallazgo de varias especies raras – incluyendo *Blarinomys breviceps* pero también *Bibimys labiosus* o *Rhagomys rufescens* – en un trapeo intenso anual en Juiz de Fora (Minas Gerais), un área transformada a agroecosistemas.

2.6.2. Hábitos y dieta: MIRANDA RIBEIRO (1914), MASSOIA & FORNES (1964) y HERSHKOVITZ (1966) discutieron la evidencia disponible sobre hábitos y dieta en *Scapteromys* y *K. tomentosus* (véase además BARLOW, 1969; SIERRA DE SORIANO, 1969; CUETO *et al.*, 1995). Mientras que el primero aparece como un cricétido adaptado a la vida en ambientes inundables (aunque no estrictamente anfíbio; véase MASSOIA, 1976) y a una estrategia de búsqueda superficial o subsuperficial de alimento animal (SIERRA DE SORIANO, 1969), el segundo es considerado fosorial. Si bien la información sobre historia natural de *K. tomentosus* es muy limitada, tempranamente MIRANDA RIBEIRO (1914:38) había mencionado su vida en madrigueras subterráneas y dieta herbívora enfocada hacia gramíneas. HERSHKOVITZ (1966:117-119) expuso con detalle diversos rasgos – pelaje dorsal, garras manales, longitud y morfología de orejas y cola, escamas y pelos caudales – que convalidarían su fosorialidad, considerando que “the pocket gopher-like adaptations for fossorial life in cricetines attain the highest degree of specialization in the present species [*K. tomentosus*]”. BEZERRA *et al.* (2007) han resumido y discutido los datos sobre historia natural en este taxón, indicando adicionalmente el consumo de insectos. Más aún, recientes fotografías obtenidas con trampas-cámara (A. Bezerra, com.pers.) sugieren que *K. tomentosus* efectúa importantes desplazamientos nocturnos fuera de madrigueras.

En el caso de *K. fronto*, prácticamente no existen datos ecológicos que permitan indagar sobre sus preferencias de hábitat, menos aún dieta, si bien diversos autores la incluyen libremente como frugívoro-granívoro-insectívoro (cf. MARINHO FILHO *et al.*, 2002:tab.14.1). Con certeza, sólo puede establecerse una vinculación entre este taxón y ambientes palustres y abiertos. GYLDENSTOLPE (1932a:2)

destacó que el holotipo de *K. f. chacoensis* fue obtenido en “Lagunas de agua [sic] dulce”. Este dato – si bien mínimo – es relevante ya que su referencia en español, en el original, sugiere que se trata de una información de primera mano del colector del ejemplar y que, pese a la procedencia geográfica general referida para el mismo (río de Oro), el individuo fue capturado cerca de una laguna y no en el curso fluvial propiamente dicho. Del mismo modo, los datos de colecta de la serie original de *K. f. planaltensis* (véase ÁVILA-PIRES, 1972:421; LANGGUTH *et al.*, 1997:14-15) indican la obtención de la misma en pastizales abiertos, inundables, en la margen de un pequeño arroyo (Guará). La información de hábitat de los ejemplares (UnB) capturados más recientemente para este taxón en la Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE, Planaltina, Brasil) es, aunque muy pobre, congruente con lo expresado. En efecto, MARINHO FILHO *et al.* (1998:42) indican que *K. fronto* (citada como *K. tomentosus*) “Se assemelha bastante a *Oxymycterus roberti*. Esta espécie... também habita o campo úmido, porém difere de *O. roberti* por ser maior e mais escuro. *K. tomentosus* [*K. fronto*] é preto e pesa 117±10g (n=2) na ESECAE. Também possui a cauda curta, sendo aparentemente semifossorial, como *O. roberti*. Pode alimentar-se de material vegetal ou de invertebrados”.

HERSHKOVITZ (1966:87-95) describió un potencial escenario evolutivo para *Kunsia* y *Scapteromys* a partir de un “hypothetical palustrine and subfossorial ancestor”. En la opinión de este autor, ambos representantes de su “scapteromyine group” estarían evidenciando estrategias adaptativas divergentes, una hacia la ocupación del nicho fosorial estricto (*K. tomentosus*) y otra, el nicho palustrino (*Scapteromys*). Particularmente para *K. fronto*, HERSHKOVITZ (1966:115-116) indicó que “nothing is known of the habits of *fronto* and not much can be surmised of its habitat. In general, *Kunsia fronto* appears to be less fossorial and more palustrine or aquatic than *K. tomentosus*”.

2.6.3. Parásitos: no existen datos parasitológicos para *K. fronto*. Una variada fauna de endo- y ectoparásitos ha sido descrita para *Scapteromys*, básicamente a partir de ejemplares de poblaciones en el área rioplatense de Argentina y Uruguay (*e.g.*, LILJESTHRÖM & LARESCHI, 1998; NAVA *et al.*, 2003; SUTTON, 1994; LARESCHI & SÁNCHEZ LÓPEZ, 2000; LARESCHI, 1996). Se destacan varias formas específicas, incluyendo géneros (*e.g.*, *Malvinema*, Heligmonellidae, Nematoda; DIGIANI *et al.*, 2003) y diversas especies (*e.g.*, *Stilestrongylus talaverensis*, Heligmonellidae, Nematoda; DIGIANI & DURETTE-DESSET, 2003;

Hoplopleura scapteromyidis, Hoplopleuridae, Phthiraptera; RONDEROS, 1965). Una síntesis de los ácaros y pulgas registrados en *Scapteromys* se brinda en LARESCHI & MAURI (1998) y AUTINO & LARESCHI (1998), respectivamente. Únicamente un malófago ha sido mencionado para *K. tomentosus*, *Gyropus riberoi*, aislado a partir de la serie tipo de *Scapteromys gnambiquaræ* (WERNECK, 1935, 1936). Notablemente, este es el único caso reportado de malófagos parasitando sigmodontinos (D. Castro, com.pers.; M. Lareschi, com.pers.). El género *Gyropus* incluye una treintena de especies y es típico de roedores caviomorfos neotropicales (e.g., CASTRO & CICHINO, 1978). Si la asociación parásito-hospedador *G. riberoi*-*K. tomentosus* fuera correcta, cabría preguntarse sobre la posibilidad de una infección accidental o un caso de colonización. Ambas hipótesis son plausibles considerando los hábitos fosoriales de este sigmodontino y la potencial cohabitación con octodóntidos y equímidos, si bien la primera queda debilitada ante la inexistencia de registros adicionales de *G. riberoi* en caviomorfos (P. Linardi, com.epist. a M. Lareschi). Bezerra (com.pers.) colectó ejemplares de *K. tomentosus* y *Clyomys* en las mismas líneas de trampas.

3. Filogenia (Fig.40): propuestas sobre la cercanía filogenética entre *Kunsia* y *Scapteromys* datan de casi 150 años atrás, cuando PETERS (1861) colocó a *Mus tomentosus* junto con *Hesperomys (Scapteromys) tumidus* en *Scapteromys*. Desde entonces, el parentesco estrecho de estos taxones no ha sido cuestionado; es más, recientes estudios filogenéticos basados en secuencias de ADN nuclear y mitocondrial no han hecho sino corroborarlo, al indicar que *Kunsia* y *Scapteromys* son géneros hermanos (SMITH & PATTON, 1999; D'ELÍA, 2003). Pero si ha variado desde 1861 hasta la fecha el nivel taxonómico de estos taxones (i.e., número de géneros involucrados) y del taxón que los comprende (i. e., identidad de la tribu que contiene a este grupo) y el número e identidad de los taxones relacionados al clado *Kunsia-Scapteromys* (i. e., número de especies involucradas; cercanía o no de *Bibimys* a este grupo). En un comienzo, FITZINGER (1867) elevó *Scapteromys* a género aunque algunos autores posteriores continuaron refiriéndolo como un subgénero de *Hesperomys* (e.g., THOMAS, 1884). En los años siguientes, el número de taxones contenidos en *Scapteromys* fue incrementándose con la descripción de formas tanto fósiles como vivientes (GYLDENSTOLPE, 1932a; MIRANDA RIBEIRO, 1914; WINGE, 1887). Durante tres décadas el panorama permaneció estable, hasta que HERSHKOVITZ (1966) removió ciertos taxones (e.g., *S. tomentosus*) para

crear *Kunsia*; al mismo tiempo, reafirmó la cercanía filogenética de ambos al ubicarlos en un grupo informal ("Scapteromyine group"). Adicionalmente, HERSHKOVITZ (1966) sugirió que los escapterominos forman parte de la radiación akodontina. MASSOIA (1979) fue el primer autor en usar el nombre Scapteromyini, expandiendo el grupo al describir e incluir en éste un nuevo género, *Bibimys*. La validez de la tribu Scapteromyini fue aceptada por diversos autores (e.g., REIG, 1980; GALLIARI *et al.*, 1996; MCKENNA & BELL, 1997). Hacia finales del siglo pasado, SMITH & PATTON (1999) en un análisis filogenético basado en secuencias de ADN mitocondrial, al tiempo de corroborar la estrecha relación de *Kunsia* y *Scapteromys*, proveyeron evidencia sobre la inclusión de los mismos en Akodontini. Posteriormente, D'ELÍA (2003; véase también D'ELÍA *et al.*, 2005) en un análisis filogenético que también incluyó secuencias de ADN nuclear, corroboró los resultados de SMITH & PATTON (1999) en cuanto a *Kunsia* y *Scapteromys*, al tiempo que sugirió que *Bibimys*, si bien es un akodontino, no se relaciona a la división *Scapteromys* de la tribu Akodontini. Este último esquema, que es el que se acepta en estos momentos, debe de ser puesto a prueba con el análisis de más caracteres. Nótese que hasta la fecha ningún análisis filogenético ha incluido a *K. fronto*. Desde un punto de vista estrictamente fenético, la discusión y comparación de rasgos morfológicos efectuada (que se sintetiza en tabla 4) sugiere una mayor afinidad entre *Scapteromys* y *K. fronto* que con respecto a *K. tomentosus*.

4. Resumen taxonómico

Nuestra revisión de las series típicas y materiales adicionales para las tres formas nominales de *Kunsia fronto*, en comparación con series regulares de *Scapteromys* y *Kunsia* (incluyendo *tomentosus*, *gnambiquaræ* y *principalis*), sugiere la necesidad de erigir un nuevo género para contener a *K. fronto* (véase la tabla 4) a la par que modificaciones en el estatus de las subespecies tradicionalmente consideradas (véase la tabla 5).

Familia Cricetidae Fischer, 1817
Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843
Tribu Akodontini Vorontsov, 1959
(sensu D'ELÍA, 2003)

Gyldenstolpia nuevo género

Scapteromys sensu WINGE, 1887:44 (partim).
Scapteromys sensu GYLDENSTOLPE, 1932a:1.

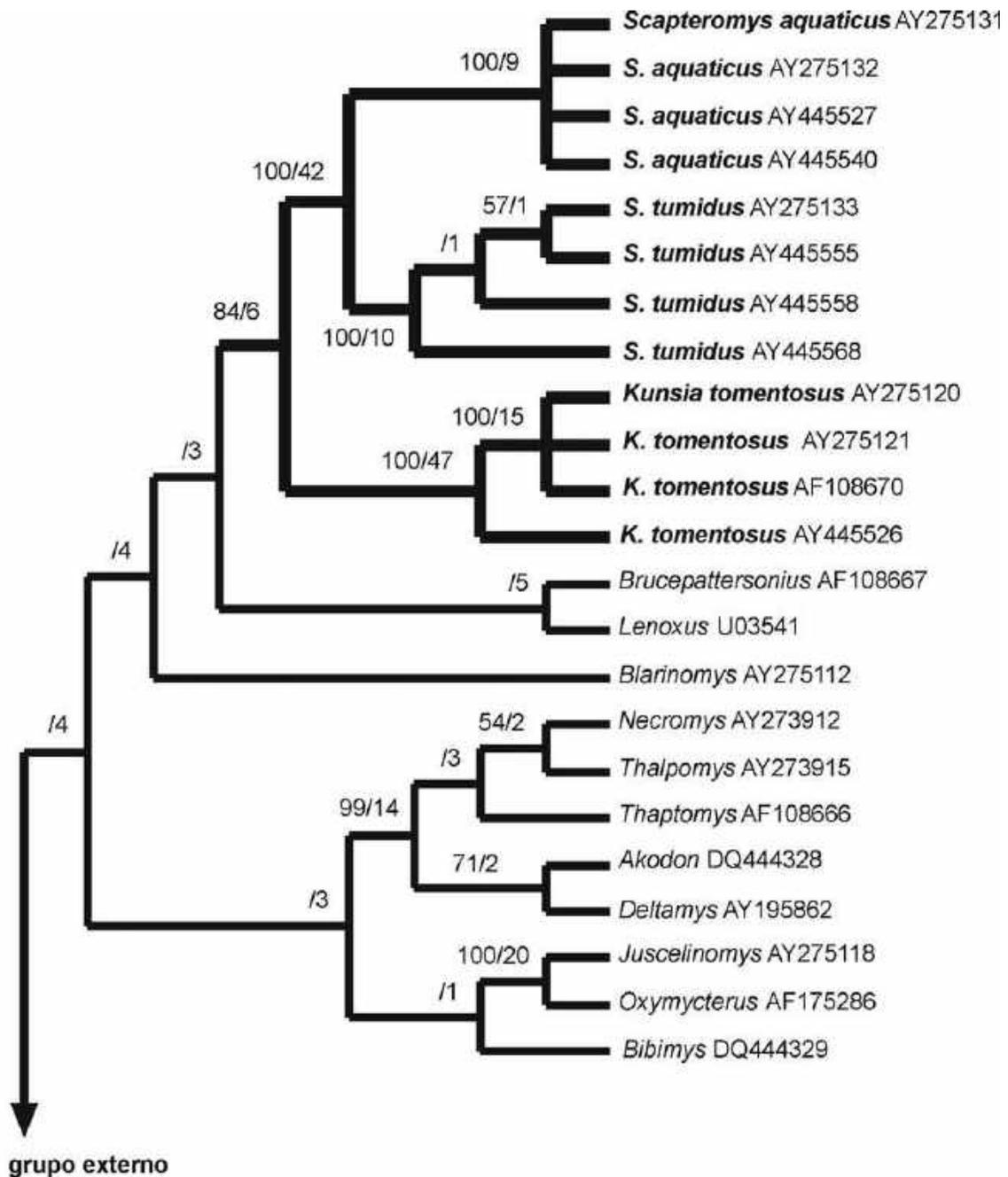


Fig.40- Filogenia de los Akodontini basada en secuencias completas del gen que codifica para el citocromo *b* (consenso estricto de 10 árboles de 2316 pasos; IC = 0.357; IR = 0.508). La misma se obtuvo mediante máxima parsimonia (200 réplicas de búsqueda heurística con adición de secuencias al azar) empleando a un representante de las restantes tribus de Sigmodontinae como grupo externo (*Abrothrix*: U03530; *Oryzomys*: DQ370033; *Phyllotis*: AY275128; *Reithrodon*: AY275129; *Sigmodon*: AF155418; *Thomasomys*: U03540; *Wiedomys*: AY275134). Los números indican los valores de apoyo de los nodos a su derecha. Índice de Bremer a la derecha de la diagonal y valores de jackknife (mil réplicas con tres adiciones de secuencias al azar cada una y 33% de caracteres excluidos) a la izquierda de la diagonal (sólo se muestran valores de jackknife mayores de 50%).

Kunsia sensu HERSHKOVITZ, 1966:112 (partim).

Kunsia sensu ÁVILA-PIRES, 1972:421.

Especie tipo – †*Scapteromys fronto* Winge, 1887:44.

Especies y subespecies incluidas (en orden cronológico de nominación) – †*G. fronto fronto* (Winge, 1887), *G. fronto chacoensis* (Gyldenstolpe, 1932) y *G. planaltensis* (Ávila-Pires, 1972).

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38) – Registros actuales restringidos a Brasilia y sus cercanías, en el planalto de Brasil central y a la cuenca del río de Oro, en el nordeste de Argentina. Registros fósiles en los depósitos Pleistoceno superior-Holoceno de la región de Lagoa Santa, Minas Gerais (Brasil). Otras menciones paleontológicas consignadas para Tarija, Bolivia (cf. REIG, 1972, 1994:fig.8, F) y Buenos Aires, Argentina (cf. PARDIÑAS *et al.*, 2004) deben ser excluidas de este género (véase más abajo).

Etimología – En homenaje al destacado naturalista sueco NILS GYLDENSTOLPE (1886-1961), uno de los primeros autores en trabajar con este grupo de muroideos, cuyo seminal catálogo de sigmodontinos (GYLDENSTOLPE, 1932b) es aún hoy en día una fuente

de obligada consulta.

Diagnosis – Roedores Sigmodontinae de tamaño corporal grande, algo mayor que los representantes vivientes del género *Scapteromys* y caracterizados por una combinación única de rasgos: pelaje dorsal largo y algo hispido, dorsalmente negro a marrón oscuro con brillo metálico (oro-verde) a la luz incidida; orejas de pabellón redondeado, poco destacadas y pequeñas (ca. 10% del largo cabeza-cuerpo), cubiertas interna y externamente por pelaje denso y corto; rinario pequeño y peludo; cola unicolor proporcionalmente corta (ca. 55% del largo cabeza-cuerpo) cubierta por escamas subromboidales pequeñas; tres pelos largos por cada escama caudal; superficie de palmas y plantas desnuda con fino escutelado dérmico; garras anteriores bien desarrolladas; manos y pies unicolores; 6 almohadillas plantares, la thenar bien desarrollada y la hypothenar vestigial; 8 mamas; cráneo robusto con el rostro moderadamente largo y de contorno subtriangular en vista dorsal; nasales largos con extremo posterior en forma de U sobrepasando el nivel de la sutura entre premaxilar y frontal; sutura naso-frontal dentada; región orbito-

TABLA 4. Rasgos seleccionados diferenciales entre *Gyldenstolpia* gen.nov., *Kunsia* stricto sensu y *Scapteromys*.

RASGO	<i>Gyldenstolpia</i> gen.nov.	<i>Kunsia</i> s.s.	<i>Scapteromys</i>
Largo cola/Largo cabeza-cuerpo * 100	ca.55%	ca.60%	>80%
Manos y pies	unicolores	bicolores	unicolores
Almohadilla thenar	desarrollada, elongada	reducida, subcircular	desarrollada, elongada
Pelos por escama caudal	3	6	3
strut alisfenoideo	presente	presente	ausente
foramen postglenoideo	reducido	vestigial	bien desarrollado
expansión arco cigomático	anterior	media	ausente
Altura corona molares	hipsodoncia unilateral conspicua	hipsodoncia unilateral conspicua	mesodoncia
forámenes incisivos	alcanzan protocono M1	alcanzan cara anterior M1	alcanzan protocono M1
“Cuernos” parietales	cortos	largos	cortos
Vacuidades esfenopalatinas	reducidas	enormes	reducidas
Sutura internasal en tercio posterior	ausente	presente	ausente
Bullas	medias, aplastadas	grandes, globosas	medias, globosas
Rama ascendente mandibula	comprimida y alta	comprimida y alta	alargada y baja
Mesolofo M1	vestigial	vestigial/ausente	presente
Mesolófidio m1-m2	presente	vestigial	presente
m1, cíngulo anterolabial	ausente	presente	ausente
Raíces m1	3	4	3
Rebordes uretrales	cuatrilobulados	bilobulados	cuatrilobulados

temporal en forma de “ánfora” con senos frontales inflados; sutura coronal dentada con forma de U abierta; borde libre superior de la placa cigomática bien desarrollado; arcos cigomáticos robustos y expandidos dorso-ventralmente en su tercio anterior descendente; procesos postorbitarios conspicuos; forámenes incisivos estrechos y largos alcanzando posteriormente el nivel del protocono del M1; paladar corto y estrecho; borde anterior de la fosa mesopterigoidea al nivel de la cara posterior de los M3, en forma de U y sin proceso palatino medio; vacuidades esfenopalatinas en forma de fisuras; bullas auditivas comprimidas en sentido antero-posterior y achatadas; petroso lateralmente visible; patrón de circulación carotídea tipo 1 con surco escamosal-alisfenoideo y surco para el nervio bucinador-masticatorio bien desarrollados; strut alisfenoideo conspicuo; fenestra subescamosa típicamente obliterada en adultos por el proceso hamular del escamoso; foramen postglenoideo parcialmente obliterado por un tegmen timpánico en forma de lámina; perfil posterior del cráneo recto; expansión lateral del parietal amplia; incisivos superiores

ortodontes, lisos y con estría en la dentina de morfología recta; molares con hipsodoncia coronal unilateral conspicua, coronas típicamente planas en adultos y cúspides principales levemente alternas; procíngulo del M1 sin evidencias de flexo anteromediano en adultos; M1-2 con mesolofio vestigial reducido a un “spur” de esmalte (ausente en †*G. fronto*); M3 con tendencia a la cilindrodoncia y pérdida temprana del hipoflexo; procíngulo del m1 comprimido en sentido antero-posterior y sin evidencias de flexo anteromediano en adultos; mesolofio persistente y bien desarrollado en los m1-m3, que merced al desgaste coalesce con el entolofio generando un “lófido medio” complejo; protoconúlido bien desarrollado asociado al protocónido en el m1; m1 triradiculado; dentario corto y robusto con la rama ascendente alta, diastema suave con punto anterior apenas por debajo del plano alveolar, proyección capsular del incisivo poco conspicua y ubicada en un punto medio entre los procesos coronoides y angular; pene complejo con proyecciones cartilaginosas tridigitadas reducidas, papila dorsal simple y procesos uretrales de 4 lóbulos.

TABLA 5. Rasgos seleccionados diferenciales entre las especies y subespecies reconocidas de *Gyldenstolpia* gen.nov.

RASGO	<i>G. fronto fronto</i>	<i>G. fronto chacoensis</i>	<i>G. planaltensis</i>
sutura naso-frontal	en V abierta	en U abierta	en V o U abierta
posición sutura naso-frontal	bien posterior a la sutura premaxilo-frontal	posterior a la sutura premaxilo-frontal	bien posterior a la sutura premaxilo-frontal
morfología borde anterior nasales	¿?	leve acuminado central	recta
divergencia y robustez arcos cigomáticos	robustos, divergentes?	bien divergentes y robustos	poco divergentes, poco robustos
raíz superior arco cigomático	inclinada, corta y muy robusta	inclinada, corta y muy robusta	más grácil y larga
sutura porción cigomática del maxilar-jugal	¿?	recta	típicamente en punta
cresta postorbital en sutura fronto-escamosal	¿?	bien desarrollada	moderada
morfología placa cigomática	sector anterodorsal acuminado	sector anterodorsal acuminado	sector anterodorsal recto a apenas redondeado
morfología y posición borde anterior fosa mesopterigoidea	¿?	en U? posterior a la cara posterior de los M3	en U, inserto o a nivel de la cara posterior de los M3
Constricción interorbitaria	algo indefinida	marcada	algo indefinida
Bordes frontales	cuadrangulares sin crestas	crestas bien marcadas y agudas	crestas suaves
Proceso coronoides	robusto, base ancha	robusto, base ancha pero corto, muesca sigmoide poco definida	robusto, base ancha, fuerte inflexión, muesca sigmoide bien definida
Diastema inferior	abrupta	suave	abrupta

†*Gyldenstolpia fronto fronto* (Winge, 1887),
nueva combinación
(Figs.41-46)

Scapteromys fronto WINGE, 1887:44.

Kunsia fronto fronto sensu HERSHKOVITZ, 1966:116.

Holotipo (por monotipia, de acuerdo al Art. 73.1.2. del ICZN, 1999) – ZMUC s/n, fragmento anterior de cráneo (quebrado poco antes de la sutura coronal) algo deformado dorsalmente (seguramente por procesos diagenéticos), con el extremo del rostro deteriorado (nasales e incisivos distalmente quebrados), conservando los M1-M3 derechos y el M1 izquierdo y parte de las placas cigomáticas (excepto los sectores anterodorsales) y las porciones maxilares basales de los arcos cigomáticos (Fig.41). La identidad entre el ejemplar examinado conservado en el ZMUC y la figura provista por WINGE (1887:fig.III, 3) es indubitable (más allá que la etiqueta original manuscrita por Winge indica qué se trata del material figurado con la palabra “tegnnet”). Sin embargo, en la figura de WINGE la placa cigomática derecha aparece completa, no así en el material en mano. Tal como argumentaran VOSS & MYERS (1991:418) en referencia al lectotipo de *Pseudoryzomys simplex*, estas diferencias pueden deberse a una reconstrucción no indicada por el dibujante responsable de la lámina o a un deterioro del material con posterioridad a su dibujo. En el caso que nos ocupa nos inclinamos por esta segunda explicación, robustecida por la presencia de fracturas “frescas” sobre los bordes antero dorsales de las placas cigomáticas. Adicionalmente, la hemimandíbula figurada por WINGE (1887:fig.III, 2) para *Scapteromys principalis* muestra claramente un sector reconstruido, sugiriendo que el mismo criterio se hubiera aplicado a otros dibujos de haber sido necesario.

Hipodigma – El holotipo y el ZMUC s/n (“*Scapteromys fronto*?”, Winge, in schedis), hemimandíbula izquierda incompleta (proceso angular y parte de la escotadura lunar faltantes) conservando los m1-m2 (individuo adulto; fig.42a).

Material referido – ZMUC s/n, hemimandíbula izquierda muy incompleta conservando los m1-m2 (individuo juvenil; Fig.42b). ZMUC s/n (“*Hesperomys molitor* Tegnet, ?Lapa da Serra das Abelhas” Winge, in schedis), hemimandíbula derecha prácticamente completa – careciendo únicamente del proceso angular – con los m1-m3 e incisivo, correspondiente a un individuo subadulto (Fig.43); este ejemplar fue figurado y referido por WINGE (1887:fig.II, 2) como *H. molitor*, asignación descartada por VOSS y CARLETON (1993:6).

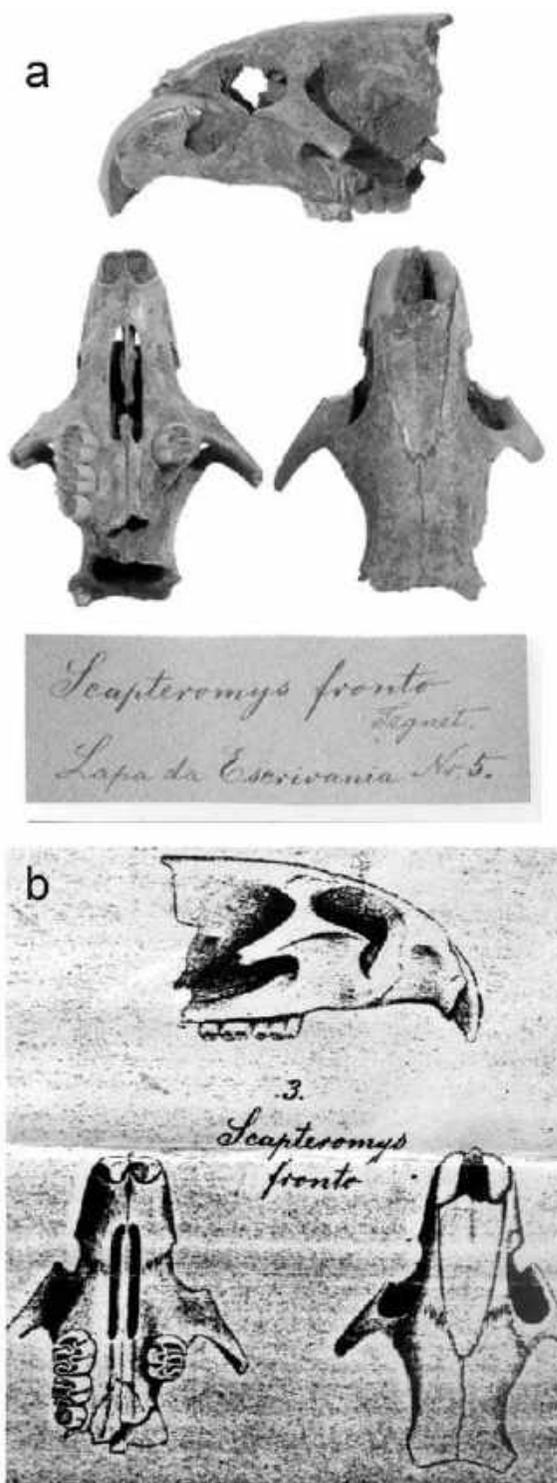


Fig.41- Holotipo de †*Gyldenstolpia f. fronto*, nov. comb.: (a) fragmento anterior de cráneo en vista lateral izquierda, ventral y dorsal [ZMUC s/n] y etiqueta manuscrita por H.Winge, (b) ilustración de este material por Winge (1887:III).



Fig.42- Hipodigma y material referido de †*Gyldenstolpia f. fronto* nov. comb.: (a) hemimandíbula izquierda incompleta en vista labial (arriba) y lingual (abajo) con etiqueta manuscrita por H.Winge [ZMUC s/n], (b) hemimandíbula izquierda incompleta en vista labial [ZMUC s/n].

Un estudio preliminar que hemos podido efectuar, sobre la base de fotografías, sugieren su pertenencia a †*Gyldenstolpia f. fronto*, aunque se destaca la necesidad de un análisis directo del material para confirmar su estatus taxonómico. MCN-PV 3572, fragmento de cráneo muy deteriorado conservando los M1-2 izquierdos y M1 derecho, sin datos de colección y procedencia geográfica/estratigráfica. Este material se asigna tentativamente a †*Gyldenstolpia f. fronto* (vide infra). Su estado de preservación, totalmente recubierto de material carbonático muy duro impregnado por óxido de hierro, recuerda

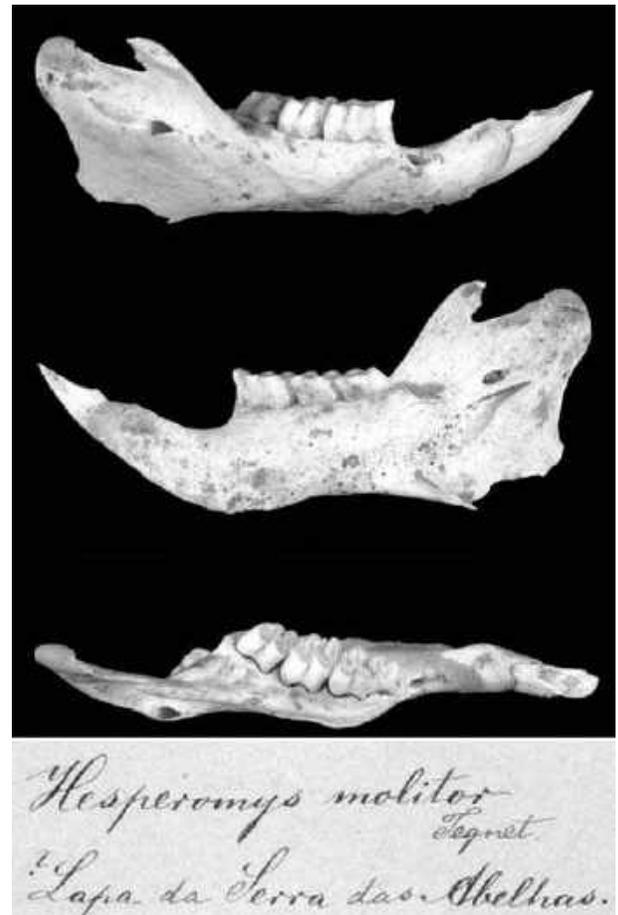


Fig.43- Material referido de †*Gyldenstolpia f. fronto*, nov. comb.: hemimandíbula derecha originalmente asignada a *Hesperomys molitor* (etiqueta manuscrita por H.Winge [ZMUC s/n]), en vistas labial (arriba), lingual (centro) y dorsal (abajo).

muchos de los restos procedentes de las cavernas de Lagoa Santa (Brasil), particularmente aquellos recuperados y vendidos por PETER CLAUSSEN al Museo de Historia Natural de Londres.

Localidad típica – “Lapa da Escrivania Nr. 5”, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. No se conoce con certeza la ubicación de esta gruta (= “lapa”), al igual que otras varias mencionadas por WINGE (1887:5-8), formadas por disolución en ambientes kársticos típicos del centro de Minas Gerais. Muy probablemente todas han sido destruidas para la extracción de rocas de construcción o, alternativamente, subsumidas en los ejidos urbanos tan densos que caracterizan la región. “Lapa da Escrivania Nr. 5” se encontraría próxima a la actual localidad de Lagoa Santa (19°39’S, 43°54’O), unos 20km al N de Belo Horizonte (Minas Gerais, Brasil; Fig.38).

Distribución geográfica y cronológica – Restringida a la localidad típica. Depósitos de edad indeterminada, presumiblemente Pleistoceno tardío-Holoceno.

Diagnosis enmendada – Una subespecie de tamaño apenas menor que *G. f. chacoensis*, caracterizada por una sutura naso-frontal en forma de V abierta, constricción interorbitaria sin punto mínimo definido, bordes de los frontales suaves, extremo anterodorsal de las placas cigomáticas acuminado, molares robustos y simplificados sin evidencia de mesofofo y diastema inferior abrupta.

Descripción – El holotipo corresponde a un ejemplar adulto, a juzgar por el estado de desgaste de los molares. Cráneo robusto y de perfil lateral plano (Fig.44). Región rostral elongada. Nasales subparalelos; sutura naso-frontal dentada y con forma de U, sobrepasando claramente la sutura premaxilo-frontal y alcanzando en su extremo posterior el plano del lagrimal. Muecas cigomáticas bien desarrolladas en vista dorsal. Constricción interorbitaria difusa. Frontales de perfil plano sin evidencias de crestas, con los bordes levemente cuadrangulares. Placas cigomáticas proporcionalmente altas y robustas, ambas quebradas en sus porciones anterodorsales. Según WINGE (1887:III, 3) presentan un borde anterior levemente cóncavo y una proyección acuminada, similar a la de *G. f. chacoensis*. Cicatriz de la inserción del masetero superficial muy bien expresada, al igual que el excavado de la placa cigomática, sugiriendo un complejo masetérico muy fuerte. Arcos cigomáticos muy robustos y gruesos, bien divergentes, sin mostrar expansiones en las porciones conservadas (pero nótese que las mismas son muy basales). Forámenes incisivos estrechos, de bordes subparalelos, alcanzando posteriormente el protocono del M1. Paladar levemente acuencado y algo ancho, sin foraminado ni estructuras destacables. Borde anterior de la fosa mesoptergoidea presumiblemente a nivel de la cara posterior del M3. Mandíbula robusta (Fig.44), aunque más grácil que en *G. f. chacoensis*. Diastema moderadamente abrupto, con su punto anterior apenas por debajo del nivel del plano alveolar. Región sinfisaria amplia, rugosa y sin proceso mentoniano. Foramen mentoniano grande, ubicado en la cara descendente de la diastema y apenas visible en norma labial. Cresta masetérica de expresión suave: la rama inferior asciende desde la región angular en forma oblicua para unirse a la superior a la altura del foramen mentoniano. La rama superior conforma un reborde leve y con suave arco se dirige hacia la base del proceso coronoides. Proceso coronoides de base ancha, con el extremo distal fragmentado. Cóndilo bien expandido dorso-ventralmente; escotadura

sigmoidea poco definida. Proyección capsular como suave abultamiento, recostada hacia la base del proceso coronoides y dejando un importante sector hasta el borde de la escotadura sigmoidea.

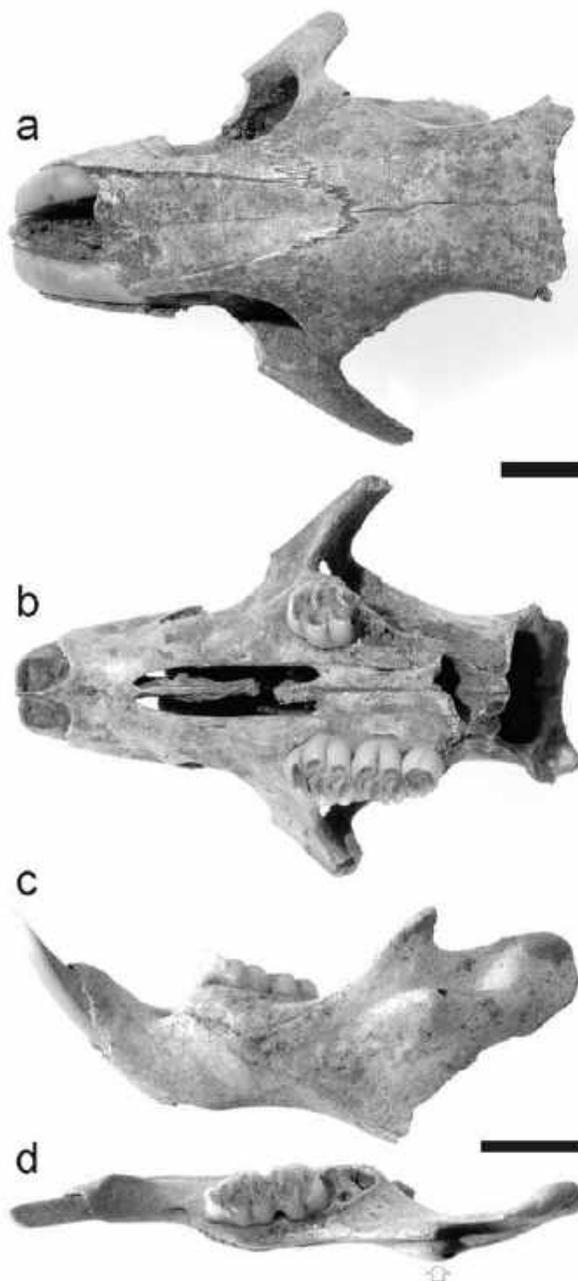


Fig.44- Porción anterior de cráneo [ZMUC s/n, holotipo] y hemimandíbula izquierda [ZMUC s/n, hipodigma] de †*Gyldenstolpia f. fronto*, nov. comb.: cráneo en vista dorsal (a) y ventral (b) y hemimandíbula en vista labial (c) y dorsal (d). La flecha señala la posición de la proyección capsular en relación al proceso coronoides. Escala = 5 mm.

Escotadura lunar poco expresada. Cara interna del cóndilo suavemente excavada. Canal dentario grande, sobre la línea milohioidea. Incisivos superiores robustos, ortodontes, con esmalte anaranjado y estría en la dentina de tipo recto. Molares superiores (Fig.45a) robustos de coronas planas, con hipsodoncia coronal conspicua y cúspides principales levemente alternas. Procíngulo del M1 comprimido en sentido antero-posterior, sin evidencias de flexo anteromediano, protoflexo corto y muro anterior oblicuo. Hipoflexo muy corto y de fondo “engolfado”. Paraloflo largo con evidencias de paralófulo; mesoloflo ausente, al menos en esta etapa del desgaste. M2 subcuadrangular, con hipoflexo corto y paraloflo amplio. M3 reducido, subcilíndrico, con hipoflexo transformado a hipofoseta. Molares inferiores hipsodontes (Figs.45b-45c), de coronas levemente crestadas (juvenil) a planas (adulto) y cúspides principales alternas. Procíngulo del m1 con fléxido anteromediano incipiente y fosétida antero-interna, ambas estructuras fugaces. Protoconúlido bien evidente asociado al protocónido. Mesolófidio

transverso, bien desarrollado, que rápidamente se fusiona al entolófidio formando un “lófidio medio” complejo, sin presencia de entolofúlido. Patrón oclusal del m2 similar al del m1, con mesolófidio conspicuo, aunque algo más corto. Morfología del m3 desconocida.

El MCN-PV 3572, un espécimen juvenil (Fig.46) se refiere tentativamente a †*G. f. fronto* sobre la base de sus frontales de bordes suaves y la total ausencia de mesoloflo en los M1-M2. Medidas: largo M1 = 3.33, ancho M1 = 2.62; largo M2 = 2.40, ancho M2 = 2.35; altura de la placa cigomática = 7.52; ancho interorbitario mínimo = 8.14 (medida aproximada).

Observaciones – Esta subespecie se ha basado exclusivamente sobre material fósil y no existe indicio alguno de la existencia de poblaciones vivientes, tanto en el área tipo como en otras regiones de América del Sur. Teniendo en cuenta el estado actual de su conocimiento, su consideración como extinta resulta la más adecuada.

Medidas – Tablas 6-8.

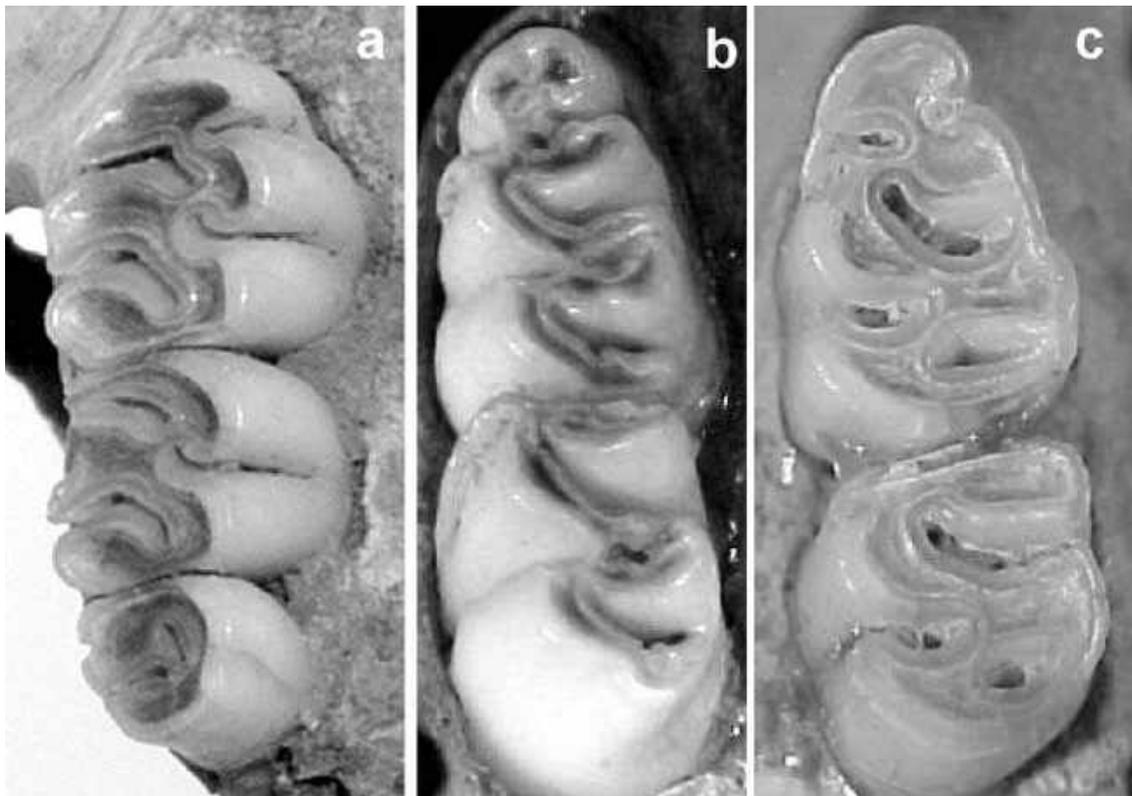


Fig.45- Morfología oclusal de los molares superiores derechos en el holotipo [(a); ZMUC s/n] y molares inferiores (m1-2) izquierdos en un material referido (b) y en el hipodigma (c) de †*Gyldenstolpia f. fronto*, nov. comb.

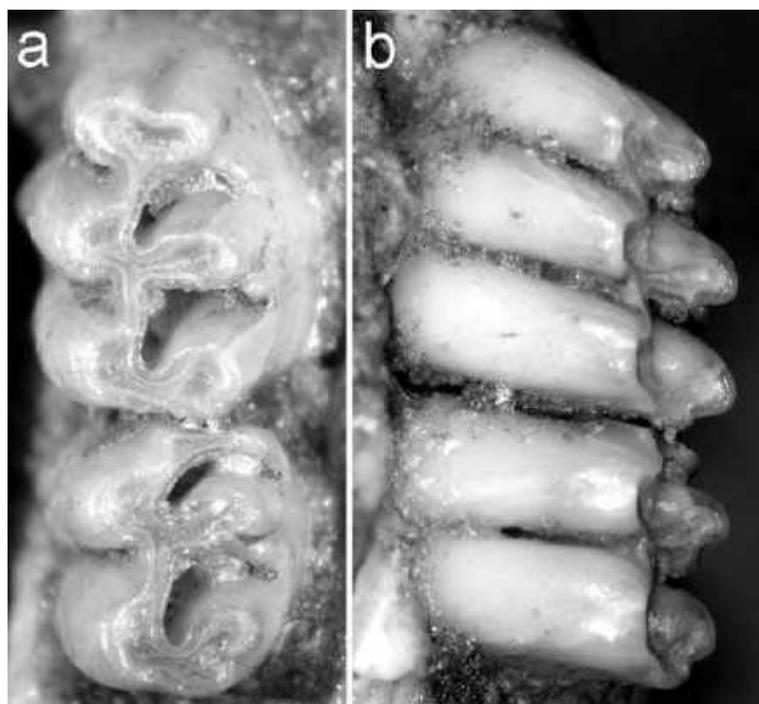


Fig.46- MCN-PV 3572, cf. †*Gyldenstolpia f. fronto*, nov. comb.: vista oclusal (a) y latero-lingual (b) de los M1-M2 izquierdos.

Gyldenstolpia fronto chacoensis
(Gyldenstolpe, 1932), nueva
combinación
(Figs.47-48)

Scapteromys chacoensis GYLDENSTOLPE,
1932a:1.

Kunsia fronto chacoensis sensu
HERSHKOVITZ, 1966:116.

Holotipo – NRM 26, macho adulto conservado como piel y cráneo, ambos en pobres condiciones, incluyendo los dos tercios anteriores del cráneo con las series dentarias sin los M3, ambas hemimandíbulas parcialmente incompletas y la piel con el extremo de la cola y el miembro anterior derecho ausentes. A juzgar por las figuras provista por HERSHKOVITZ (1966:plates 6, 10 y 12), el cráneo ha sufrido algunos deterioros en los últimos 40 años, particularmente la pérdida del M3 derecho y la parte posterior de la región palatina (Fig.47).

Hipodigma – El holotipo es el único ejemplar conocido.

TABLA 6. Medidas (en mm) de los molares e incisivo superiores para algunos ejemplares de *Gyldenstolpia* gen.nov. y *Kunsia stricto sensu*.

EJEMPLAR	M1-M3	M1, largo	M1, ancho	M2, largo	M2, ancho	M3, largo	M3, ancho	I, largo	I, ancho
<i>G. f. fronto</i> (holotipo)	7.83	3.37	2.92	2.23	2.41	1.37	1.91	-	1.71
<i>G. f. chacoensis</i> (holotipo)	8.20*	3.64	2.96	2.37	2.51	-	-	-	-
<i>G. planaltensis</i> (holotipo)	7.44	2.94	2.60	2.04	2.27	1.72	2.00	2.19	1.64
<i>G. planaltensis</i> (MN 21831)	6.85	2.73	2.14	2.08	2.19	1.53	1.86	1.97	1.36
<i>G. planaltensis</i> (MN 21839)	7.46	3.73	2.75	2.26	2.71	1.61	2.38	-	-
<i>K. t. principalis</i> (lectotipo)	11.22	4.81	3.69	3.17	3.40	1.77	2.60	3.26	2.61
<i>K. t. principalis</i> cráneo juvenil	11.18	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>K. t. principalis</i> paladar juvenil	11.17	4.89	3.36	2.95	2.68	-	-	-	-
<i>K. t. principalis</i> paladar juvenil	-	-	-	3.07	2.39	-	-	-	-
<i>K. t. tomentosus</i> LHE 1619	9.68	4.31	3.44	2.75	3.04	2.06	2.46	3.27	2.46
<i>K. t. tomentosus</i> LHE 1620	10.11	4.25	3.02	2.84	2.58	2.13	2.29	3.00	2.24
<i>K. t. tomentosus</i> FMNH 122710	9.35	4.37	4.06	2.79	3.15	2.01	2.39	3.26	2.37
<i>K. t. tomentosus</i> FMNH 122711	10.14	4.61	3.90	2.71	3.32	2.13	2.62	3.32	2.38

*Esta medida según HERSHKOVITZ (1966:table 5).

TABLA 7. Medidas (en mm) de los molares e incisivo inferiores para algunos ejemplares de *Gyldenstolpia* gen.nov. y *Kunsia stricto sensu*.

EJEMPLAR	m1-m3	m1, largo	m1, ancho	m2, largo	m2, ancho	m3, largo	m3, ancho	i, largo	i, ancho	LDI	LM	HM
<i>G. f. fronto</i> (adulto)	8.89	3.38	2.36	2.45	2.30	-	-	-	1.44	6.18	24.85*	-
<i>G. f. fronto</i> (juvenil)	9.10	3.36	2.22	2.42	2.13	-	-	2.22	1.75	-	-	-
<i>G. f. chacoensis</i> (holotipo)	8.60	3.39	2.34	2.60	2.24	2.64	2.03	2.22	1.75	6.44	25.99	7.33
<i>G. planaltensis</i> (holotipo)	8.15	3.02	2.30	2.29	2.47	2.60	2.08	2.01	1.66	-	24.07	-
<i>G. planaltensis</i> (MN 21831)	7.53	2.77	2.20	1.96	2.30	2.20	2.06	1.90	1.46	-	-	-
<i>G. planaltensis</i> (MN 21839)	8.75	3.33	2.38	-	2.53	-	2.12	-	-	-	22.36	-
<i>K. t. principalis</i> (paralectotipo)	11.44	4.60*	-	3.18	3.45	-	-	-	-	9.32*	34.03*	12.10
<i>K. t. principalis</i> (adulto)	11.50	-	3.09	3.10	3.24	3.19	2.71	-	-	-	-	-
<i>K. t. principalis</i> (adulto)	11.66	-	-	3.40	3.19	-	-	2.99	2.07	-	-	-
<i>K. t. principalis</i> (adulto)	11.37	4.83	3.30	3.20	3.11	-	-	-	-	-	-	-
<i>K. t. principalis</i> (juvenil)	11.69	4.73	3.23	3.20	3.24	-	-	2.24	1.59	-	24.86	13.00
<i>K. t. tomentosus</i> LHE 1619	10.39	4.15	3.11	2.95	3.38	3.06	2.84	3.02	2.30	7.61	31.08	9.08
<i>K. t. tomentosus</i> LHE 1620	10.22	3.86	2.85	2.98	3.14	3.05	2.83	2.71	1.98	6.98	29.28	8.25
<i>K. t. tomentosus</i> FMNH 122710	10.73	4.22	3.04	2.60	3.25	2.69	2.47	-	-	7.42	30.95	9.13
<i>K. t. tomentosus</i> FMNH 122711	9.87	4.27	3.28	2.93	3.23	3.02	2.67	2.88	2.17	7.20	30.53	8.92

(HM) altura dentario, (LDI) longitud diastema inferior, (LM) longitud mandíbula sin incisivo; (*) medida aproximada por estar el material deteriorado.

Localidad típica – “Argentine, Rio de Oro, Chaco Austral. (Caught in ‘Lagunas de agua [sic] dulce’”) (GYLDENSTOLPE, 1932a:2). La problemática planteada por esta localidad típica ha sido recientemente discutida in extenso por PARDIÑAS *et al.* (2007). El río de Oro es un curso permanente que disecciona el sector nordeste de la provincia del Chaco, con nacimiento hacia los 26°18’S, 59°30’O y desembocadura en el río Paraguay hacia los 27°03’S, 58°33’O. No se ha podido obtener información adicional que permita precisar el sector de colecta en la cuenca de este río.

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38) – Restringida a la localidad típica; no se conocen registros fósiles.

Diagnosis enmendada – La subespecie de mayor tamaño del género *Gyldenstolpia* n. gen., caracterizada por una sutura naso-frontal en forma de U, extremo anterior de los nasales suavemente acuminado, borde anterodorsal de la placa cigomática acuminado, arcos cigomáticos bien divergentes hacia atrás, sutura jugal-maxilar recta, frontales de bordes filosos con constricción

interorbitaria definida, cresta postorbital bien desarrollada, M1 con mesolofos vestigiales formando un “spur” de esmalte y diastema inferior suave.

Descripción – Cráneo robusto de perfil chato, con la región rostral levemente arqueada hacia abajo. Rostro comprimido en sentido antero-posterior, de contorno subtriangular en vista dorsal. Nasales estrechos y de bordes subparalelos, con expansión en su tercio anterior y morfología anterior suavemente acuminada. Sutura naso-frontal en forma de U, sobrepasando posteriormente la sutura premaxilo-frontal y alcanzando el plano definido por el lagrimal. Premaxilar con muy escasa proyección libre anterior sobre el borde de los nasales. Cápsulas naso-lagrimalas bien desarrolladas. Placas cigomáticas robustas, de altura media, con el borde libre superior muy extenso, desarrollo parcial de “espina” cigomática y borde anterior recto y casi en contacto con las cápsulas naso-lagrimalas. La raíz anterior del arco cigomático es muy robusta y ancha, enmarcando grandes muescas cigomáticas. Frontales de bordes agudos bien divergentes hacia atrás, con desarrollo de suaves crestas laterales.

TABLA 8. Medidas (en mm) craneanas para algunos ejemplares típicos de *Gyldenstolpia* gen.nov. y *Kunsia stricto sensu*.

	<i>G. f. fronto</i> (holotipo)	<i>G. f. chacoensis</i> (holotipo)	<i>K. t. principalis</i> (lectotipo)	<i>K. t. principalis</i> (cráneo juvenil)	<i>K. t. principalis</i> (paladar juvenil)	<i>K. t. principalis</i> (paladar juvenil)	<i>K. t. gnambiquaræ</i> (lectotipo)
Largo nasales	-	17.00	-	-	-	-	19.22
Largo sutura nasal	-	14.03	-	-	-	-	-
Ancho máximo nasales	4.73	4.96	6.44	-	-	-	7.66
Largo foramen incisivo	9.25	10.46	12.37	9.96	10.46	9.40	10.74
Ancho foramen incisivo	2.39	2.44	3.31	-	-	-	3.47
Largo diastema superior	10.82	11.71	13.68	11.86	12.17	10.51	14.08
Puente palatino	6.90*	7.12*	9.87	9.86	8.48	8.11	-
Ancho paladar	3.9	5.35	5.17	-	4.30	-	-
Largo palatilar	19.28*	-	24.76	-	-	-	25.69
Altura placa cigomática	7.77	8.59	10.32	9.24	-	-	10.57
Ancho placa cigomática	4.77	5.23	7.11	5.84	-	-	6.97
Largo rostral	16.67*	17.27	21.30*	-	-	-	-
Ancho rostral	7.87*	8.13	11.05	-	-	-	11.59
Ancho mínimo interorbitario	7.2	6.61	7.98	8.11	-	-	9.56
Ancho bicigomático máximo	-	23.91	-	-	-	-	29.68
Ancho fosa mesopterigoidea	-	-	3.23	-	-	-	3.38
Largo órbita	-	15.02	-	-	-	-	-

*Medida aproximada por estar el material deteriorado.

Sutura fronto-parietal en forma de U cerrada, muy denticulada, con "cuernos" del parietal bien desarrollados. Foramen interpremaxilar diminuto. Forámenes incisivos estrechos, de bordes paralelos y con su extremo posterior de forma acuminada alcanzando el protocono del M1. Paladar proporcionalmente estrecho, plano, no foraminado. Arcos cigomáticos bien divergentes hacia atrás, robustos y con expansión dorso-ventral característica ubicada sobre la porción maxilar y jugal anterior. Sutura entre maxilar y jugal recta. Raíz escamosal del arco cigomático fuerte y plana. Procesos postorbitarios conspicuos. Mandíbula moderadamente corta, robusta y alta. Diastema inferior poco profunda, con su punto anterior a nivel del plano alveolar. Foramen mentoniano

ubicado hacia el seno de la diastema, visible en norma labial. Cresta masetérica expresada como abultamiento de bordes no agudos, ramas inferior y superior independientes, terminando anteriormente a nivel del foramen mentoniano y a la altura de la cara anterior del m1. Proceso coronoides de base robusta, presumiblemente bien inflexionado hacia atrás. Cóndilo bien proyectado posteriormente, expandido en sentido dorso-ventral, enmarcando una escotadura sigmoidea algo abierta. Escotadura lunar moderadamente excavada. Proyección capsular conspicua, recostada hacia la base del proceso coronoides. Incisivos superiores robustos, de orientación no discernible con esmalte frontal anaranjado y grueso, estría en dentina de tipo recto.



26. NAT. HIST. RIKSMUSEUM ♂
 Typ. *Scapteromys chacoensis* *Gyldenst.*
 Argentina, Rio de Oro, Chaco
 Austral. IX. 1896. A. Ros.

Fig.47- Holotipo de *Gyldenstolpia f. chacoensis*, nov. comb.: cráneo incompleto en vista lateral derecha, ventral y dorsal y etiqueta [NRM 26].

Molares de corona plana a apenas crestada, con esmalte perimetral grueso, áreas de dentina de desgaste acucado e hipsodoncia unilateral bien marcada (Fig.48). M1 de contorno subcuadrangular. Procíngulo comprimido en sentido antero-posterior, expandido labialmente, sin evidencias de flexo anteromediano. Protoflexo poco penetrante, transverso. Antero- y posteroflexo re-entrantes, amplios en sentido antero-posterior, traspasando la línea media del diente y con sus fondos bien dirigidos hacia atrás. Hipoflexo proporcionalmente corto con su fondo enfrentado al anteroflexo. Área del paracono bulbosa. Posterolofa bien desarrollado. Mesolofa corto tipo "spur" de esmalte. Tres raíces principales más una posible raíz accesoria labial casi invisible externamente. M2 de contorno cuadrangular, con tendencia a la bilofodoncia. Paraflexo cerrado

formando una parafoseta alargada. Hipoflexo corto con su fondo enfrentado al paraflexo. Paralófulo poco evidente. M3 (descripción basada en la fotografía del mismo brindada por HERSHKOVITZ, 1966:plate 16, A) reducido con respecto al M2, con tendencia a la cilindroncia. Hipoflexo apenas perceptible. Flexos labiales cerrados a excepción del mesoflexo. Incisivo inferior muy robusto, con carilla de dentina extensa y estría recta. El m1 de contorno subtriangular. Procíngulo comprimido en sentido antero-posterior, subelíptico, con fléxido anteromediano vestigial. Proto- y anterofléxido subiguales, enmarcando un múrido anterior corto y de posición central. Metacónido globoso y corto. Área del protocónido estrecha con protoconúlido coalescente que forma una columnilla en su ángulo labial. Hipofléxido corto. Mesofléxido bien penetrante, sobrepasando la línea media del diente, con su fondo dirigido anteriormente. Metalófulo ancho en sentido antero-posterior, seguramente por asimilación del mesolófulo, aspecto evidenciado por su borde lingual "bífido". Hipocónido comprimido en sentido antero-posterior. Posterofléxido transverso casi cerrado. Posterolófulo largo y transverso. Presencia de raíz accesoria labial moderadamente desarrollada, de posición media. El m2 de contorno cuadrangular, simplificado. Fléxidos linguales casi cerrados, persistiendo como tal un mesofléxido penetrante; posterofléxido reducido a posterofoseta alargada, con su fondo enfrentado a un hipofléxido corto. El m3 de contorno subtriangular, con hipofléxido persistente y oblicuo y mesofléxido reducido a una mesofoseta alargada.

Comentarios taxonómicos – Desde un punto de vista estrictamente morfológico, las diferencias entre *fronto* y *chacoensis* son sutiles y muchas de éstas podrían corresponder a variación individual o etaria. En este contexto, la consideración de *G. f. chacoensis* como subespecie obedece a un criterio de parsimonia. Para contrastar adecuadamente el estatus de estas formas es necesaria la obtención y estudio de nuevos ejemplares.

Observaciones – El holotipo y único ejemplar conocido de este taxón fue obtenido por W. A. Ros en septiembre de 1896. La inexistencia de nuevos registros en los casi 110 años transcurridos sugiere fuertemente que debe considerarse extinto. Sin embargo, no menos cierto es que la región ha sido limitadamente prospectada (PARDIÑAS & TETA, 2005). JULIO CONTRERAS y YOLANDA DAVIES efectuaron numerosos trapeos en el sector nordeste del Chaco, con resultados negativos para *G. f. chacoensis* (C. GALLIARI, com. pers.).

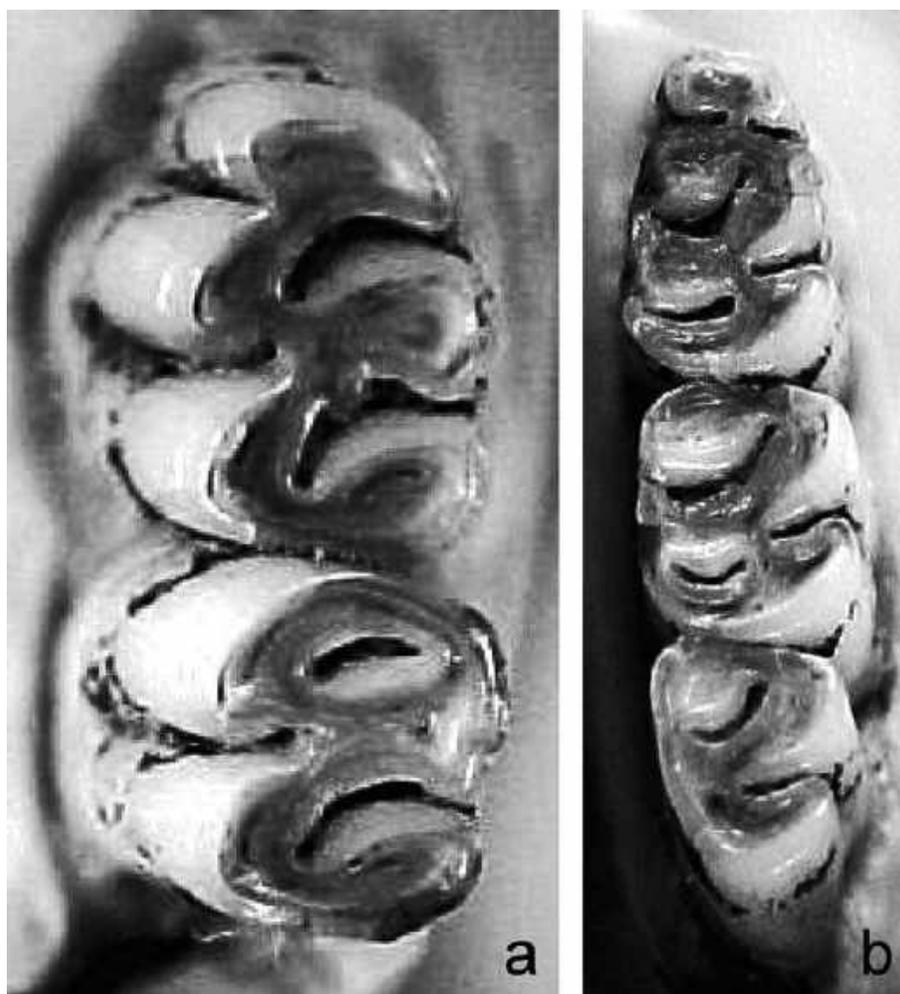


Fig.48- Morfología oclusal de los M1-2 izquierdos (a) y de los molares inferiores derechos (b) de *Gyldenstolpia f. chacoensis*, nov. comb. [NRM 26].

Del mismo modo, uno de los autores de este trabajo (UFJP) y colaboradores realizaron trampeos y análisis de egagrópilas en varios puntos de la cuenca del río de Oro. Particularmente estos últimos, abarcando 12 localidades entre el nacimiento y la desembocadura del río de Oro y >10000 restos cráneo-mandibulares estudiados, fueron negativos para el registro de la subespecie. Podría argumentarse que el tamaño corporal de este taxón sería un obstáculo para su depredación por aves rapaces. Sin embargo, en la región mencionada, *Tyto alba* (Aves, Tytonidae), que es la lechuza más comúnmente muestreada, consume enormes cantidades de *Holochilus* spp. y *Scapteromys aquaticus* (cf. MASSOIA *et al.*, 1999), sigmodontinos que en su porte son comparables con *G. f. chacoensis*.

Medidas - Tablas 6-8.

Gyldenstolpia planaltensis (Ávila-Pires, 1972),
nueva combinación
(Figs.49-53)

Kunsia fronto planaltensis ÁVILA-PIRES, 1972:421.

Holotipo – MN 21300, hembra adulta, piel y cráneo en buen estado de conservación, aunque este último pobremente preparado, colectado por personal de la Fundação Zoobotânica de Brasília el 3 de marzo de 1960 (número original 182; Fig.49).

Hipodigma – El holotipo y otros 24 ejemplares adicionales (pieles y cráneos) catalogados en las colecciones del MN como paratipos (véase el detalle

en LANGGUTH *et al.*, 1997:14-15). Hemos detectado al menos tres ejemplares adicionales, que corresponden a la serie original, dispersos en otras tantas colecciones mastozoológicas (Apéndice 1). Sus datos – según las etiquetas – son: CAF 2685, sexo indeterminado, ejemplar subadulto del que sólo se conserva el cráneo, colectado en Brasilia (19/01/1960); MNHN 2790, macho adulto, piel y cráneo parcialmente deteriorado en el basicráneo, coleccionado por O.P.Britto (número original 404)

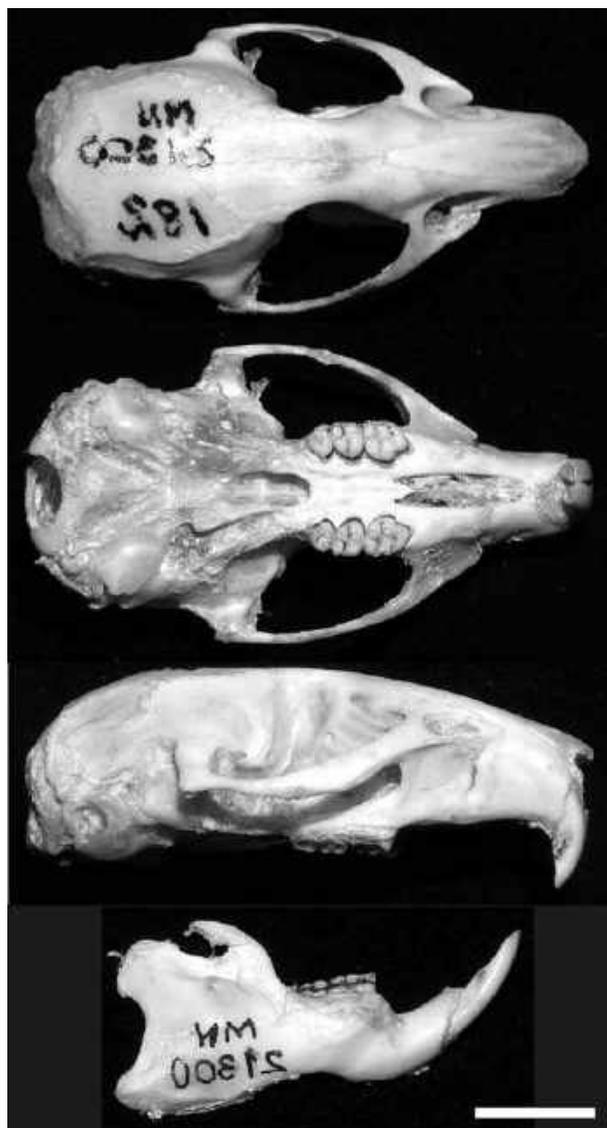


Fig.49- Holotipo de *Gyldenstolpia planaltensis*, nov. comb. [MN 21300]: cráneo en vista dorsal, ventral, lateral derecha y hemimandíbula izquierda en vista labial (invertida). Escala = 10 mm.

el 25/II/1962 en un “alagado” (terreno inundable) en “J. Zoológico, nos brejos, Brasília”; UFSC 2613, macho adulto, piel y cráneo con el arco cigomático derecho incompleto, colectado en Brasilia (03/03/1960) y con número original MN 21827; este ejemplar fue enviado por el Dr. Ávila-Pires a la UFSC y recatalogado allí, pero está en trámite de ser devuelto al MN (J. CHEREM, com.pers.). La existencia de estos materiales permite salvar parcialmente la diferencia indicada por LANGGUTH *et al.* (1997:14) “da série de 30 exemplares estudados na descrição original, somente foram encontrados no Museu Nacional o holótipo e 24 parátipos”.

Otros materiales referidos – UnB 1515, hembra adulta, piel y cráneo, coleccionado por M. Anciães (10/02/1994) en la Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, Brasil; UnB 1516, sexo indeterminado, piel, coleccionado por M. Anciães y M. Guimarães (18/12/1993), misma localidad que UnB 1515; UnB 1549, hembra adulta, piel y cráneo, coleccionado por M. Anciães y M. Guimarães (21/06/1995), misma localidad que UnB 1515.

Localidad típica – ÁVILA-PIRES (1972:421) indica que todos los especímenes de la serie típica fueron colectados “...in a marsh, on the grounds of the Parque Zoobotânico de Brasília, Distrito Federal”. LANGGUTH *et al.* (1997:14) anotan la localidad típica de este taxón como “Parque Zoobotânico, Brasília, Distrito Federal”. Según indica ÁVILA-PIRES (2005:9) “Em 1959, [João] Moojen foi convidado por Israel Pinheiro para planejar e instalar o Parque Zoobotânico de Brasília”. Adicionalmente, “Em 1959... João Moojen de Oliveira apresentou ao próprio Lúcio Costa uma nova proposta. Considerando que fauna e flora não poderiam ser separados, propunha a criação de um ‘Parque Zoobotânico’, localizado no extremo da Asa Sul, ocupando as margens direita e esquerda do Riacho Fundo. Foi aprovada em termos. O parque não foi criado, todavia, no dia 7 de janeiro de 1961 nasceu a Fundação Zoobotânica, órgão da Secretaria da Agricultura do Governo do Distrito Federal” (<http://www.jardimbotanico.df.gov.br/>). De acuerdo a las etiquetas de la serie típica, todos los ejemplares fueron colectados entre enero de 1959 y marzo de 1960 (cf. LANGGUTH *et al.*, 1997:14-15), época en la cual la ciudad de Brasilia estaba en plena etapa de construcción. Hasta donde hemos podido indagar, el Parque Zoobotânico o Fundação Zoobotânica de Brasília se ubicaba en el terreno del Jardim Zoológico de Brasília (J. Alves de Oliveira, com.pers.). Dicho zoológico ocupa actualmente un sector de

92 hectáreas muy próximo al trazado urbano original de Brasília y fue inaugurado en 1957, tres años antes que la propia ciudad. Teniendo en cuenta estos datos, la localidad típica de *G. planaltensis* debe referirse como Jardim Zoológico de Brasília Sgt. Sílvio Delmar Hollembach (15°51'S, 47°56'O), Brasília, Distrito Federal, Brasil. LANGGUTH *et al.* (1997:14-15) indican que algunos ejemplares (cf. MN 21833, MN 21838) fueron obtenidos en "...na margem do córrego Guará (capinzal)", esto es (libremente traducido), "en la margen del arroyo Guará (campo de gramíneas o pastizal)". El arroyo Guará es un pequeño curso de agua que disecta parte del zoológico. Es interesante señalar que conjuntamente con la colecta de la serie típica de este taxón, se obtuvieron aquellos que fueron la base (y único registro conocido) de *Juscelinomys candango* Moojen, 1965. Justamente, MOOJEN (1965:283) anota en referencia a la localidad típica que "todos os exemplares da espécie foram colecionados nos terrenos da Fundação Zoobotânica de Brasília (alt. 1 030 m), Distrito Federal...". HERSHKOVITZ (1998:196) ubica erróneamente la localidad típica de este taxón - y, por carácter transitivo, la de *G. planaltensis* - al establecer que la misma corresponde al actual Parque Nacional de Brasília, área protegida emplazada unos 10km al NNW de Brasília.

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38) - Restringido a la localidad típica - sin registros adicionales desde su descripción original - y a una localidad cercana a la misma, Estação Ecológica de Águas Emendadas, 45km al NE de Brasília. No se conoce registro fósil.

Diagnóstico enmendado - La menor especie de *Gyldenstolpia* n.gen., caracterizada por una sutura naso-frontal en forma de V y ubicada bien posteriormente a la sutura premaxilo-frontal, extremo anterior de los nasales recto, borde anterodorsal de la placa cigomática recto o suavemente redondeado, arcos cigomáticos robustos gráciles, sutura jugal-maxilar en punta, frontales de bordes suaves con constricción interorbitaria indefinida, procesos postorbitales mamelonares, M1 con mesolofio vestigial formando un "spur" de esmalte y diastema inferior abrupto.

Descripción - Roedor de cuerpo masivo, hocico algo aguzado y cola proporcionalmente gruesa, cónica y corta en relación al largo cabeza-cuerpo (aproximadamente 56%). Las orejas son de pinna redondeada, pequeñas (10% del largo cabeza-cuerpo), densamente peludas en ambas caras y quedan parcialmente ocultas. Ojo pequeño. Vibrisas faciales

poco conspicuas y cortas, no superando en su largo posterior el nivel del pabellón auditivo. Hocico marrón rojizo puro con rinario pequeño, peludo. Región gular blanco puro. Pelaje dorsal largo y espeso (longitud media del pelo 17mm, n=5) marrón oscuro a negro, con algunos pelos distalmente blancos o gris-blanquecinos intermezclados, que se incrementan en abundancia hacia los flancos y tienden a dominar en la región ventral, con sus bases marrón grisáceo. Brillo dorsal oro-verde a la luz incidida. Miembros cortos, manos y pies dorsalmente cubiertos por pelo denso marrón oscuro a negro. Garras bien desarrolladas, tanto anteriores (longitud media garra del dígito III = 4.4mm, n = 9) como posteriores (longitud media garra del dígito III = 3.7mm, n = 9). Palmas y plantas desnudas finamente escuteladas. Pie con 6 almohadillas plantares, la thenar bien desarrollada y elongada, la hypothenar puntual, las demás reducidas. Cráneo robusto de perfil chato, suavemente arqueado en la región rostral (Fig.50). Rostro proporcionalmente más corto y ancho que en *G. f. chacoensis*, de contorno subtriangular en vista dorsal. Muesca cigomática invaginada, bien desarrollada dorsalmente, contribuyendo a la forma triangular del rostro. Nasales cortos, de bordes subparalelos y sin variaciones notables en su ancho, sin proyección anterior a los premaxilares y con muy escaso borde libre anterior. Sutura naso-frontal acuminada, sobrepasando el nivel de la sutura premaxilo-frontal. Constricción interorbitaria a nivel del foramen óptico. Crestas frontales de desarrollo moderado posteriormente a la constricción, que corren por la sutura escamoso-parietal hasta contactar con las crestas lambdoideas. Suturas del techo craneano bien denticuladas, meandrosas (especialmente la interparietal y la línea media de los parietales). Interparietal mediano y romboidal, corto en sentido transverso. Cresta media occipital bien desarrollada hasta contacto con foramen magnum. Placa cigomática robusta, de borde libre superior bien desarrollado, borde anterior recto o suavemente arqueado casi en contacto con las cápsulas nasolacrimales típicamente sin desarrollo de "espina" en su ángulo antero-dorsal, enmarcando un foramen infraorbitario basalmente estrecho. Sector correspondiente al tubérculo masetérico desarrollado como una conspicua cicatriz hacia la base de la placa cigomática, indicando un fuerte anclaje del masetero superficial. Arcos cigomáticos robustos, raíz anterior gruesa y algo corta, región maxilo-jugal expandida dorso-ventralmente en su porción descendente. En vista lateral los arcos cigomáticos no ocultan el borde alveolar. Procesos postorbitarios conspicuos de

morfología mamelonar. Caja craneana de contorno cuadrangular, proporcionalmente alargada en sentido longitudinal al eje del cráneo. Forámenes incisivos proporcionalmente cortos y anchos, con el borde posterior acuminado y alcanzando el protocono del M1. Paladar estrecho, corto y plano, con diminutos forámenes laterales al borde anterior de la fosa mesopterigoidea. Borde anterior de la fosa mesopterigoidea a la altura de la cara posterior de los M3; región anterior de la fosa mesopterigoidea en forma de U y sin proceso palatino medio, de tamaño subigual a las parapterigoideas. Techo de la fosa mesopterigoidea bien osificado, quedando las vacuidades esfenopalatinas reducidas a fisuras laterales. Región alisfenoidea con foramen oval accesorio bien desarrollado, separado de la entrada anterior del canal alisfenoideo por un strut alisfenoideo conspicuo; surco para el nervio bucinador-masticatorio suavemente indicado con presencia ocasional de perforaciones en su contacto con el surco escamosal-alisfenoideo. Patrón de circulación carotídea generalizado tipo 1. Proceso hamular distalmente espatulado que progresivamente con la edad tiende a quedar subsumido en la masa del escamoso, obliterando la fenestra subescamosal. Tegmen timpánico muy bien desarrollado, en forma de lámina, parcialmente obliterando el foramen postglenoideo. Bullas auditivas proporcionalmente pequeñas, chatas y comprimidas en

sentido anteroposterior, con tubos de eustaquio medianos y anchos, bien en contacto con las fosas parapterigoideas. Petroso visible en norma dorsal.



Fig.50- Variación morfológica del cráneo en *Gyldenstolpia planaltensis*, nov. comb. (serie típica): vistas dorsales (izquierda) y ventrales (derecha) y vista lateral derecha (abajo); [a] MN 21849, [b] MN 21831, [c] MN 21829 y [d] MN 21848).

Procesos mastoideos cortos. Mandíbula corta y robusta, especialmente comprimido el ramus ascendente en sentido antero-posterior. Diastema corta y poco profunda. Foramen mentoniano visible en norma lateral ubicado hacia la base de la cara posterior descendente de la diastema. Punto anterior de la diastema ubicado por debajo del plano alveolar. Cresta masetérica moderadamente desarrollada, de bordes filosos. Rama superior de la cresta masetérica de recorrido subparalelo al borde dentario hasta alcanzar las proximidades del foramen mentoniano donde coalesce con la rama inferior. Proceso coronoides alto y robusto, ocultando al m3 en vista lateral, con su extremo bien inflexionado hacia atrás y largo, definiendo una escotadura sigmoidea bien expresada. Cóndilo corto y ancho dorso-ventralmente. Angular expandido dorso-ventralmente, más proyectado posteriormente que el cóndilo. Escotadura lunar poco excavada anteriormente. Proyección capsular bien definida y abultada, posicionada hacia la base de la escotadura sigmoidea. Superficie lingual del cóndilo con una suave depresión. Canal dentario de tamaño mediano recostado hacia el cóndilo. Incisivos robustos, con esmalte anaranjado liso y estría en la dentina de morfología recta. Molares

robustos, con hipsodoncia coronal unilateral evidente y cúspides principales alternas (Fig.51). Coronas suavemente crestadas en juveniles y subadultos, planas en adultos. Procíngulo del M1 comprimido en sentido antero-posterior -con flexo anteromediano vestigial en juveniles y subadultos- expandido labialmente en adultos hasta contactar el paralófo. Proto- e hipoflexo cortos y transversos. Mesolofos en M1-M2 reducidos a un "spur" de esmalte. Paralófo con paralófulo bien desarrollado, que en adultos contacta labialmente con metalófo. Posterolofos cortos, rápidamente coalescente con metalófo. M2 subrectangular, con paralófo transverso y proyectado labialmente. M3 con tendencia a la cilindrodontia por pérdida temprana del hipoflexo. Procíngulo del m1 comprimido en sentido antero-posterior, típicamente sin flexo anteromediano y con desarrollo de "neomúrido anterior" (Fig.52). Mesolofidos bien desarrollados en m1-3 que con temprano desgaste terminan coalesciendo con el entolofido -sin presencia de entolofúlido- determinando un "lófido medio" complejo. Protoconúlido bien desarrollado asociado al protocónido. Largo antero-posterior del m3 apenas menor que el del m2. Presumiblemente, 4 pares de mamas.

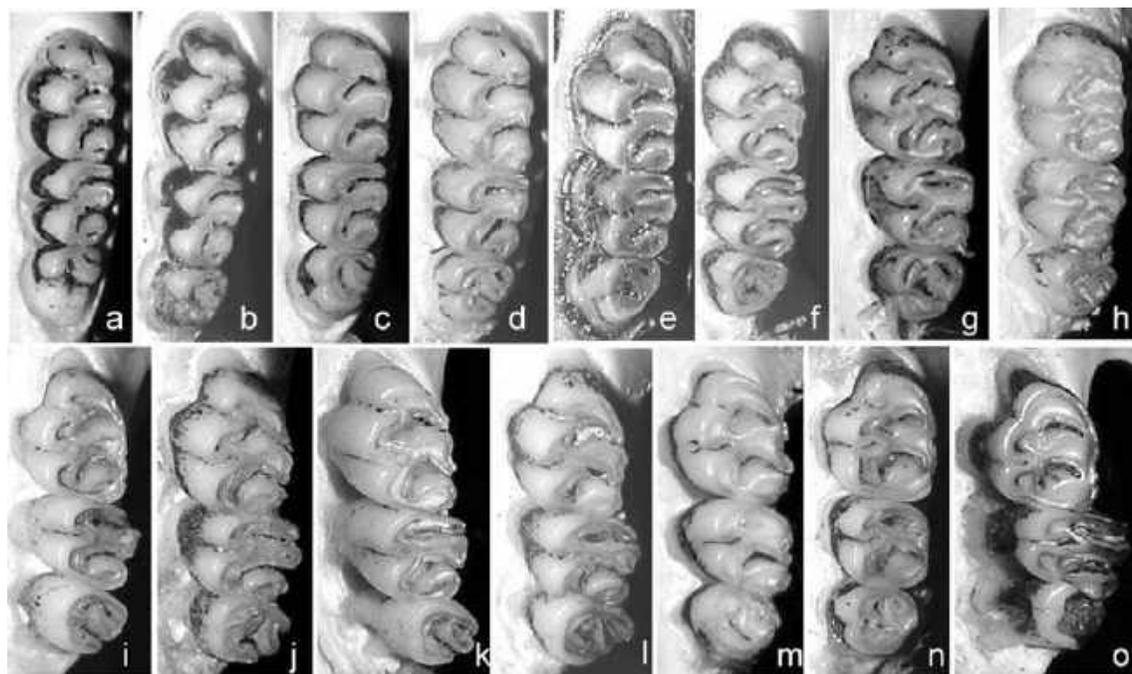


Fig.51- Variación de la morfología oclusal de los molares superiores izquierdos (ordenados por desgaste creciente) en *Gyldenstolpia planaltensis*, nov. comb. (serie típica): (a) MN 21842, (b) MN 21844, (c) MN 21833, (d) MN 21834, (e) MN 21838, (f) MN 21830, (g) MN 21831, (h) MN 21826, (i) MN 21847, (j) MN 21839, (k) MN 21849, (l) MN 21848, (m) MN 21300 [holotipo], (n) MN 21843, (o) MN 21829.

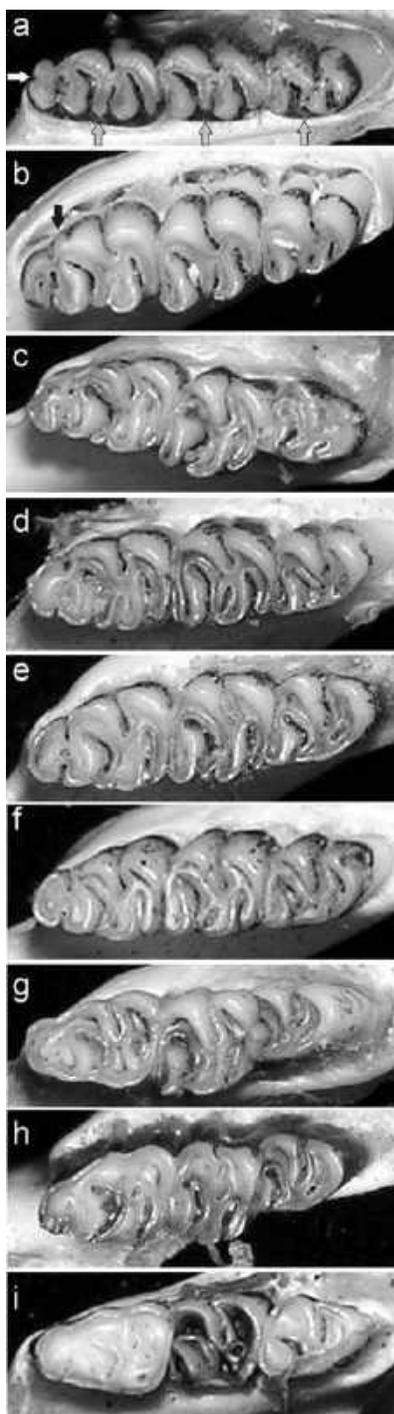


Fig.52- Variación de la morfología oclusal de los molares superiores izquierdos (ordenados por desgaste creciente) en *Gyldenstolpia planaltensis*, nov. comb. (serie típica): (a) MN 21844, (b) MN 21833, (c) MN 21839, (d) MN 21830, (e) MN 21848, (f) MN 21834, (g) MN 21847, (h) MN 21829, (i) MN 21842. Flecha blanca: fléxido anteromediano; flechas grises: mesolófidios; flecha negra: protoconúlido.

Comentarios taxonómicos – El estado de preparación de la serie típica estudiada por ÁVILA-PIRES (1972) es pobre, particularmente la remoción de tejidos blandos en cráneos y mandíbulas (Fig.53). Seguramente este aspecto limitó el estudio anatómico y quizás propició, en conjugación con una falta de comparación directa con los holotipos de *fronto* y *chacoensis*, la consideración de *G. planaltensis* como subespecie de *fronto*. En el contexto de *Gyldenstolpia*, *G. planaltensis* se presenta como una especie claramente diferenciable, tanto métricamente como por una sumatoria de rasgos cráneo-dentarios. Es destacable que en un examen superficial de la morfología craneana, presenta una semejanza evidente con *Scapteromys*.

Observaciones – *G. planaltensis* es la única especie del género con registros documentados en las últimas décadas, situación que podría sindicarla como el único representante viviente a nivel genérico. En efecto, al menos tres ejemplares fueron colectados durante 1993-1995 en la Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, Brasil.

Medidas – Tablas 1, 6-8.

Kunsia Hershkovitz, 1966

Mus sensu LICHTENSTEIN, 1830:pl.33 (partim).

Mus sensu LUND, 1840:276 (partim) [véase MUSSEY *et al.*, 1998:330-331 para una discusión sobre el año de publicación de esta obra].

Scapteromys sensu WINGE, 1887:42 (partim).

Scapteromys sensu MIRANDA RIBEIRO, 1914:37 (partim, no *S. modestus*).

Especie tipo – *Mus tomentosus* Lichtenstein, 1830:pl.33.

Especie y subespecies incluidas (en orden cronológico de nominación) – *Kunsia tomentosus tomentosus* (Lichtenstein, 1830) y *K. tomentosus principalis* (Lund, 1840).

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38) – Registros actuales en localidades aisladas del Cerrado y biomas abiertos asociados de Brasil y Bolivia. Registros fósiles sólo conocidos para los depósitos Pleistoceno superior-Holoceno de Lagoa Santa, Minas Gerais (Brasil).

Diagnosis enmendada – Roedores Sigmodontinae de gran tamaño corporal, los mayores vivientes conocidos, superando los 500g de peso en

ejemplares adultos. Se caracterizan por la siguiente combinación única de rasgos: pelaje áspero y denso dorsalmente negro con efecto agutí marcado; orejas semiocultas y proporcionalmente pequeñas (13% del largo cabeza-cuerpo) cubiertas interna y externamente por pelo denso; vibrisas faciales y ungueales cortas; rinario desnudo y grande con conspicuo anillo perimetral blanquecino; cola unicolor gruesa, poco peluda y moderadamente corta (ca. 67% de la longitud combinada cabeza-cuerpo) cubierta por escamas grandes subrectangulares; 6 pelos por cada escama caudal; superficie de palmas y plantas desnuda y lisa; garras conspicuas, especialmente en las manos; manos y pies bicolors con dedos blancos en su porción medio-distal; pie proporcionalmente corto y ancho con 6 almohadillas, la thenar reducida y próxima a la base del dígito 1; 8 mamas; cráneo y mandíbula robustos y altos; región rostral comprimida en sentido antero-posterior, nasales estrechos de bordes subparalelos apenas proyectados anteriormente a los incisivos; sutura naso-frontal de morfología recta ubicada a la altura de la sutura premaxilo-frontal; frontales suavemente divergentes hacia atrás con desarrollo de crestas fronto-parietales moderadas; placas cigomáticas altas y anchas, con borde anterior recto y próximo a las cápsulas naso-lagrimales; arco cigomático robusto expandido dorso-ventralmente en su porción media, involucrando jugal y maxilar; procesos postorbitarios inconspicuos y reborde en la porción anterior del cótilo del escamoso; sutura fronto-parietal en U cerrada enmarcada por "cuernos" parietales penetrantes; expresión lateral del parietal restringida; interparietal reducido; forámenes incisivos estrechos, paralelos y cortos, apenas alcanzando (*K. t. tomentosus*) o interpenetrando (*K. t. principalis*) el plano definido por la cara anterior de los M1; paladar liso, corto y ancho; fosa mesopterigoidea estrecha con grandes vacuidades esfenopalatinas; bullas grandes, globosas, que ocultan dorsalmente al petroso, con tubos de eustaquio muy cortos; patrón de circulación carotídea tipo 1, con foramen esfenofrontal variablemente presente y surco escamosal-

alisfenoideo raramente visible externamente; abertura posterior del canal alisfenoideo reducida; proceso hamular subsumido en la masa del escamoso; fenestra subescamosal ausente; tegmen timpánico reducido; strut alisfenoideo conspicuo; mandíbula robusta y corta, con rama ascendente muy elevada, proyección capsular bien desarrollada recostada sobre el cóndilo y proceso angular romo y expandido dorso-ventralmente; incisivos superiores robustos, frontalmente lisos y ortodontes, con estría en la dentina de tipo tripartito; molares con hipsodoncia unilateral marcada, corona crestada y cúspides principales suavemente alternas; flexo/xido anteromediano del M1/m1 persistentes; mesolofos/mesolófidos ausentes o vestigiales; "lofo/lófido medio" complejos derivados de la coalescencia del paralofo+paralófulo / entolófido+entolofúlido; procíngulo M1 comprimido en sentido antero-posterior; cíngulo anterolabial del m1 presente; M3/m3 reducidos, con tendencia a cilindrodancia; m1 con 4 raíces; vesícula biliar presente; estómago hemiglandular-discoglandular; pene complejo externamente cubierto de espinas (incluyendo el borde del cráter) con rebordes uretrales de dos lóbulos y papila dorsal simple; 2n = 44.



Fig.53- Estado de conservación de la serie original de especímenes de *Gyldenstolpia planaltensis*, nov. comb.: MN 21830, cráneo en vista lateral derecha antes (arriba) y después (abajo) de su limpieza para este estudio.

Kunsia tomentosus tomentosus
(Lichtenstein, 1830)
(Figs.54-57)

Mus tomentosus LICHTENSTEIN, 1830:pl.33.

Scapteromys gnambiquaræ MIRANDA RIBEIRO, 1914:37.

Kunsia tomentosus tomentosus sensu HERSHKOVITZ, 1966:119.

Holotipo – Piel montada y cráneo removido, muy deteriorado (cf. HERSHKOVITZ, 1966:120), correspondiente a una hembra adulta, Zoological Museum, Humboldt University, Berlin, no. 1699, colectado por H.Sellow en 1827.

Localidad típica – La problemática existente en torno a la localidad típica de este taxón fue discutida por HERSHKOVITZ (1966:120), autor que concluyó “there is no good reason for believing that the type of *Mus tomentosus* was collected in any place other than the one given by Lichtenstein and I hereby restrict it to the Rio Uruguay in southeastern Brasil”. Sin embargo, todas las colectas efectuadas en los últimos 40 años indican la inexistencia de *K. t. tomentosus* en la región restringida como típica. Adicionalmente, todas las localidades conocidas corresponden al Cerrado y ambientes abiertos transicionales, tanto en Brasil como en Bolivia (cf. BEZERRA *et al.*, 2007; Fig.38; Apéndice 2). La información disponible, si bien no puede ser considerada concluyente, sugiere fuertemente que el material tipo de *K. t. tomentosus* no proviene del sudeste de Brasil.

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38; Apéndice 2) – Localidades aisladas en los estados de Goiás, Mato Grosso y Rondônia (Brasil; MIRANDA RIBEIRO, 1914; HERSHKOVITZ, 1966; MIRANDA *et al.*, 1999; SANTOS-FILHO *et al.*, 2001; RODRIGUES *et al.*, 2002; BEZERRA *et al.*, 2007) y departamentos de Beni, La Paz y Santa Cruz (Bolivia; HERSHKOVITZ, 1966; IBÁÑEZ *et al.*, 1994; ANDERSON, 1997; EMMONS, 1998; TERÁN *et al.*, 2008). No se conocen registros fósiles.

Diagnosis enmendada – Una subespecie de *Kunsia* algo menor, a juzgar por algunas medidas cráneo-dentarias (e.g., longitud de la serie molar superior), que *K. t. principalis*. Además, se distingue de ésta por sus forámenes incisivos más cortos, típicamente no sobrepasando el plano definido por la cara anterior de los M1, el borde anterior de la fosa mesopterigoidea no interpenetrando el plano definido por la cara posterior de los M3, el proceso coronoides comparativamente más bajo y grácil, la rama horizontal más baja y el canal dentario pequeño.

Descripción – Aquí se ofrece una descripción básicamente cráneo-dentaria, a partir de los ejemplares consultados (Apéndice 1), a los fines comparativos con respecto a *Gyldenstolpia* n.gen. Otros aspectos morfológicos pueden ser consultados en MIRANDA RIBEIRO (1914; pelaje y esqueleto postcraneano), HERSHKOVITZ (1966; general), BEZERRA (2005; morfología fálica) y BEZERRA *et al.* (2007; morfometría, morfología del estómago y craneana y dentaria general).

Cráneo robusto (Fig.54), sin llegar a ser barroco pese a su gran tamaño, con perfil dorsal achatado en adultos, levemente abovedado en juveniles y subadultos. Nasales proporcionalmente cortos y divergentes hacia adelante, con expansión suave en el tercio anterior. Extremo anterior de los nasales en voladizo independiente de premaxilares –ambos apenas sobrepasando la cara anterior de los incisivos-suavemente acuminado en su punto medio, en algunos casos con os nasi incluido en cartílago rostral. Extremo posterior de los nasales recto; sutura nasofrontal dentada ubicada a nivel de la sutura premaxilo-frontal y típicamente anterior al plano definido por los lagrimales. Senos frontales apenas inflados. Lagrimales reducidos. Bordes del frontal a nivel orbital definidos pero no agudos, desarrollando crestas incipientes poco antes de la sutura coronal sólo en adultos viejos; crestas fronto-parietales planas que discurren sobre la sutura parieto-escamosal, disectan el ala lateral del escamoso hasta contactar las lambdoideas. Sutura coronal típicamente en forma de U cerrada (ocasionalmente en forma de V). “Cuernos” del parietal muy penetrantes. Caja craneana cuadrangular, comprimida en sentido antero-posterior y achatada dorso-ventralmente. Interparietal generalmente alargado en sentido transverso. Occipital muy robusto con cresta media muy conspicua y crestas laterales bien desarrolladas. Foramen magnum proporcionalmente pequeño y desplazado posteriormente. Procesos paraoccipitales muy desarrollados. Cápsulas mastoideas reducidas y comprimidas sobre las bullas. Foramen interpremaxilar reducido; forámenes incisivos estrechos y de bordes externos paralelos, con sus fondos subredondeados no interpenetrando típicamente el plano definido por la cara anterior del M1 (en juveniles pueden alcanzar el procingulo del M1). Paladar corto y ancho en adultos, apenas excavado, liso; agujeros posteropalatales diminutos; “verrugas” óseas transversas ocasionales a la altura de la cara posterior del M3. Borde anterior de la fosa mesopterigoidea subcuadrangular, con presencia variable (según la edad) de un proceso medio del

palatino poco conspicuo; borde anterior de la fosa mesopterigoidea típicamente sin traspasar el plano definido por la cara posterior de los M3. Fosas parapterigoideas más estrechas que mesopterigoidea, bien excavadas y algo foraminadas. Techo de la fosa mesopterigoidea con enormes vacuidades esfenopalatinas;

presfenoides estrecho. Pterigoides rectos, moderadamente largos. Muecas cigomáticas profundas enmarcadas por una placa cigomática alta y robusta, de borde libre extenso que deja un espacio reducido en el contacto con la fisura nasolagrimal y define un foramen anteorbital básicamente de expresión súpera (Fig.55).

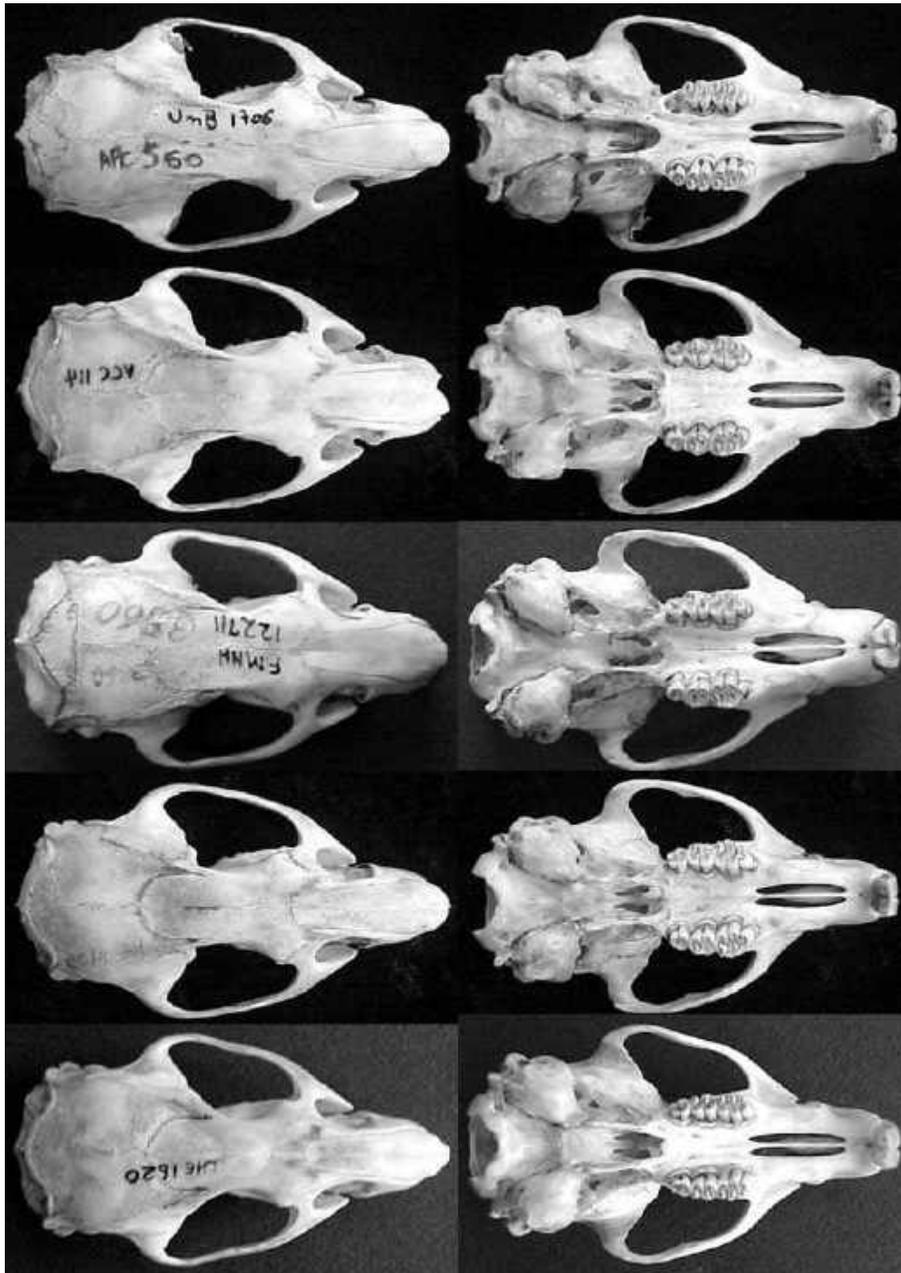


Fig.54- Variación morfológica del cráneo en *Kunsia tomentosus tomentosus* en vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha).

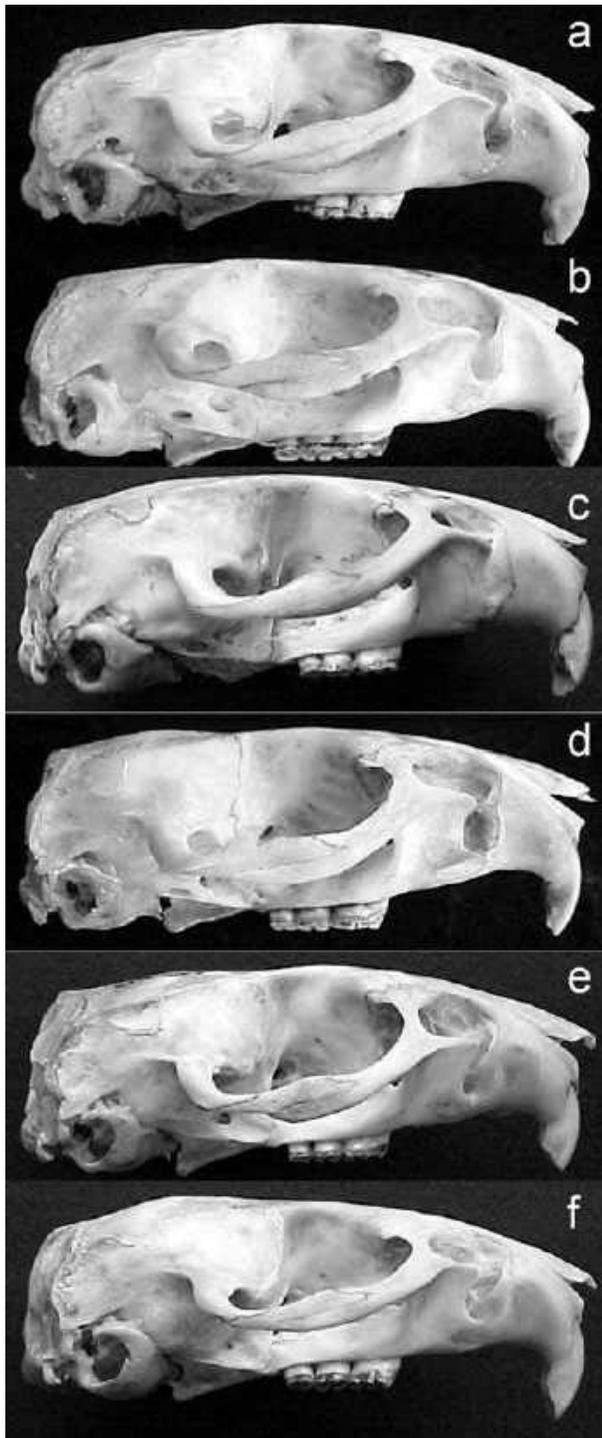


Fig.55- Variación morfológica del cráneo en vista lateral en *Kunsia tomentosus tomentosus*: (a) UnB 1706, (b) VCC 114, (c) FMNH 122710, (d) MNK 2078, (e) LHE 1619, (f) LHE 1620.

Extremo antero-dorsal de la placa cigmática suavemente acuminado; borde anterior de la placa cigmática algo oblicuo; borde posterior de la placa cigmática ubicado por adelante del nivel del M1. Arco cigmático robusto, divergente y descendente, con expansión dorso-ventral en su porción central involucrando hipertrofia del jugal + maxilar; sutura jugal-maxilar en punta. Foramen esfenopalatino variablemente presente; surco alisfenoideo-escamosal típicamente sin expresión en vista externa; foramen oval mediano, estapedial y canal carotídeo de tamaños moderados a reducidos; surco para el nervio bucinador-masticatorio ausente o apenas discernible; strut alisfenoideo bien desarrollado. Patrón de circulación carotídea de tipo 1. Bullas auditivas grandes, infladas, que ocluyen totalmente la visual del petroso, con tubos de eustaquio cortos. Tegmen timpánico reducido pero bien en contacto con el escamoso. Proceso hamular típicamente embebido en la masa del escamoso, cuando discernible muy ancho y corto; fenestra subescamosal ausente o vestigial; foramen postglenoideo reducido. Mandíbula muy robusta y corta (Fig.56). Diastema corta y abrupta, con su punto anterior bien por debajo del plano alveolar, foramen mentoniano pequeño y bien expuesto lateralmente. Cresta masetérica poco conspicua, con una rama inferior corta que coalesce con la superior en un segmento reducido formando un resalto suave. Rama ascendente abrupta, ocultando lateralmente desde la parte media del m3; proceso coronoides fuerte y ancho, con inflexión posteriormente dirigida de carácter moderado, apenas más alto que cóndilo; cóndilo poco proyectado, ancho en sentido antero-posterior, escotadura sigmoidea profunda. Proyección capsular conspicua, recostada hacia el cóndilo, sin ocultar en vista lateral la base de la escotadura sigmoidea. Escotadura lunar poco excavada. Proceso angular espeso y romo, apenas más saliente posteriormente que el cóndilo. Canal dentario grande ubicado sobre la línea milohioidea, desplazado hacia el borde de la escotadura lunar. Incisivos superiores típicamente ortodontes, ocasionalmente con leve opistodoncia, de sección elíptica aunque con un suave facetado en el ángulo antero-externo, esmalte frontal anaranjado pálido, fisura en dentina de morfología tripartita. Molares robustos de coronas levemente crestadas y cúspides principales levemente alternas, con hipsodoncia coronal unilateral conspicua (Fig.57). Procíngulo del M1 comprimido en sentido antero-posterior, con flexo anteromediano bien definido – aunque estrecho

– que determina un cónulo anterolingual algo mayor que el anterolabial; proto- e hipoflexo cortos y transversos; proto- e hipocono globosos y subiguales; para- y metalofo transversos; mesolofo vestigial o ausente; paralofos prolongados labialmente por paralófulo. M2 de patrón trilofodonte con tendencia a la bilofodonte por cierre temprano del paraflexo; protoflexo y mesolofo vestigiales o ausentes. M3 con patrón oclusal similar al M2, pero reducido; hipoflexo muy corto; paralofos con paralófulo conspicuo que tiende a encerrar un mesoflexo en forma de “T”, dejando al muro totalmente desplazado hacia el borde lingual. Incisivos inferiores robustos, con esmalte algo más pálido que los superiores, fisura de dentina recta. Procíngulo del m1 complejo, comprimido en sentido antero-posterior, con fléxido anteromediano presente en juveniles y subadultos como una estria y fosétida antero-interna vestigial; cíngulo anterolabial conspicuo que con desgaste termina coalesciendo con el protocónido y obliterando el protofléxido, sin participación de protoconúlido; anterolófido corto y proyectado posteriormente que se une tempranamente a una proyección anterior del metacónido conformando un “neo-múrido anterior” que encierra una metafosétida amplia, quedando el múrido anterior totalmente desplazado hacia el margen labial; mesofléxido penetrante, sobrepasando la línea media del molar, con su fondo dirigido hacia adelante; “lófido medio” conformado por mesolófido vestigial y un entolofúlido bien desarrollado, ambos fusionados al entolofido; protocónido globoso, hipocónido con tendencia subtriangular a prismática, seguramente por asimilación de ectostílido. Segundo molar inferior de patrón trilofodonte (juveniles) a bilofodonte (adultos); protofléxido vestigial o ausente, hipofléxido en forma de estria; mesofléxido muy penetrante, prácticamente alcanzando el ángulo anterolabial del molar en juveniles; patrón de “lófido medio” igual al del m1. Tercer molar inferior de patrón sigmoide en juveniles, con fuerte reducción del lóbulo posterior en adultos; hipofléxido transverso; mesofléxido bien penetrante; posterofléxido fugaz. Hioides con proceso entogloso bien definido y de base amplia, basihial arqueado y tirohioideos apenas más cortos que este último.

Observaciones – No se han detectado, en la muestra estudiada, variaciones morfológicas que permitan sustentar la validez de *Scapteromys gnambiquaræ* Miranda Ribeiro, 1914, tempranamente sinonimizada con *K. t. tomentosus* por HERSHKOVITZ (1966). Juzgando las medidas cráneo-dentarias, la serie de ejemplares de *gnambiquaræ* resulta inseparable de otros de procedencia brasileña y boliviana (Fig. 1).

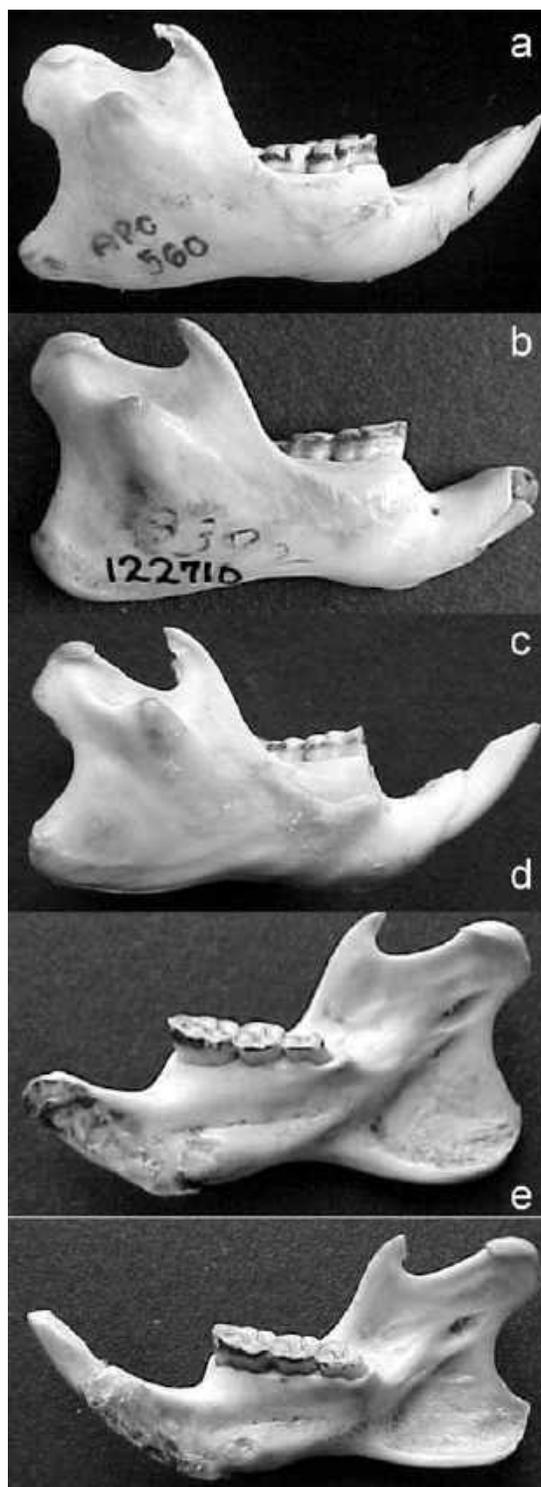


Fig. 56- Variación morfológica de la hemimandíbula derecha en *Kunsia tomentosus tomentosus*: (a) UnB 1706 [labial], (b) FMNH 122710 [labial], (c) LHE 1620 [labial], (d) FMNH 122710 [lingual], (e) FMNH 122711 [lingual].

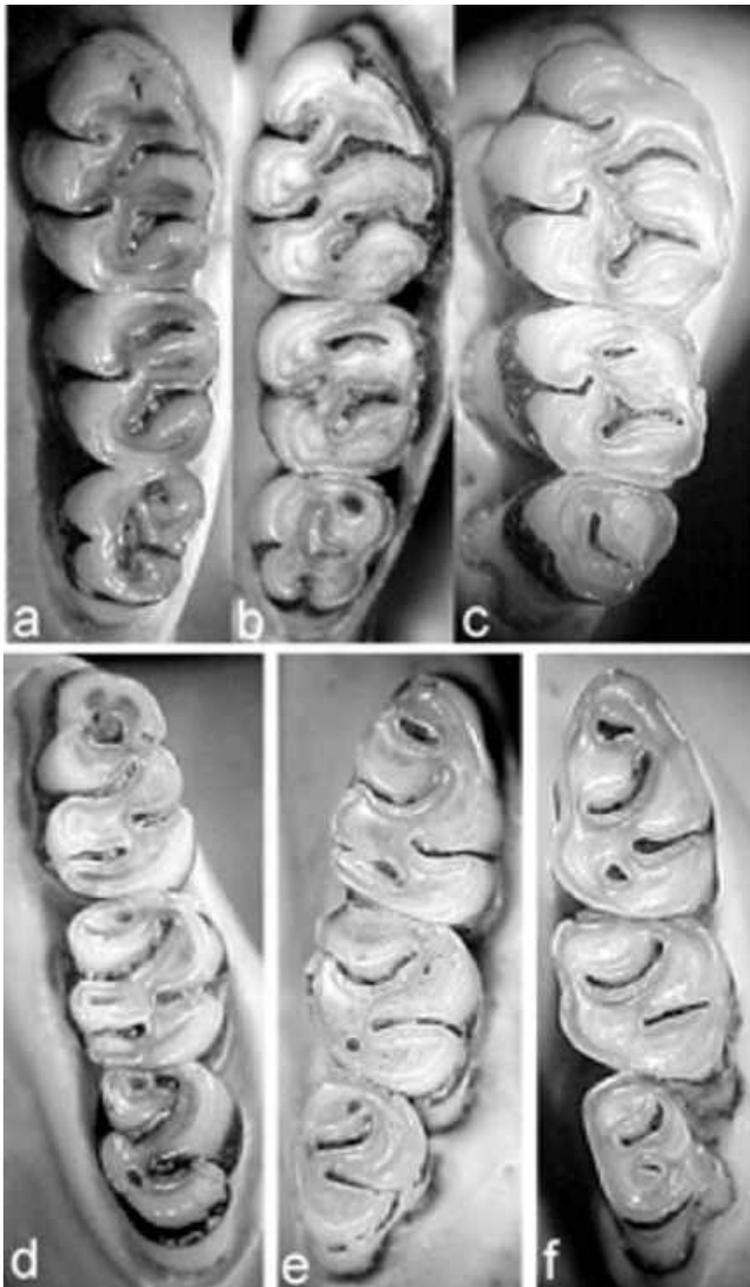


Fig.57- Variación de la morfología oclusal de los molares superiores izquierdos (arriba) e inferiores derechos (abajo), ordenados por desgaste creciente, en *Kunsia tomentosus tomentosus*: (a) LHE 1620, (b) MNK 2078, (c) FMNH 122710, (d) LHE 1620, (e) FMNH 122711, (f) FMNH 122710.

Como se ha hecho notar previamente (punto 2.1.), la muestra de ejemplares bolivianos estudiados presenta en general colas más cortas que aquellos brasileños. Los análisis genéticos (véase el punto 2.5.4.) coinciden en revelar cierta estructura geográfica (Fig.40). Estos

datos, más el muy reciente hallazgo de *K. tomentosus* en Pampas del Heath (Bolivia; TERÁN *et al.*, 2008) podrían estar indicando la existencia de un grado mayor de diferenciación dentro de lo aquí tratado como *K. t. tomentosus*.

Kunsia t. tomentosus es considerado uno de los elementos típicos de la Provincia Biogeográfica del Cerrado. Si bien en Bolivia presenta ocurrencias en regiones que técnicamente son consideradas Provincia Biogeográfica del Beni (*e.g.*, San Joaquín), la profunda interrelación de ambas, incluso la consideración de esta última como parte de la primera, permiten mantener como certera esta fidelidad ambiental (véase NAVARRO, 2004 para una caracterización del Cerrado en Bolivia). Además, debe tenerse en cuenta la movilidad que aparentemente ha tenido este bioma en el pasado (WHITMORE & PRANCE, 1987).

Medidas – Tablas 1, 6-8.

Kunsia tomentosus principalis
(Lund, 1840)
(Figs.58-60)

Mus principalis LUND, 1840:276.

Scapteromys principalis sensu WINGE, 1887:42.

Scapteromys tomentosus principalis sensu HERSHKOVITZ, 1966:122 [la notación como *Scapteromys* es, sin dudas, un *lapsus calami* y debe leerse *Kunsia*].

Lectotipo – HERSHKOVITZ (1966:123), primer revisor de este taxón, anotó “lectotypes are skull of one individual and mandibles of another figured by Winge (1888: pl.3, fig.2)”. Considerando que buena parte de la descripción que efectúa WINGE (1887:42-43) se basa sobre el fragmento anterior de cráneo figurado (WINGE, 1887:fig.III, 2), podemos restringirlo como lectotipo, destacando que de acuerdo al Art. 73.1.2. del ICZN (1999) sería holotipo por monotipia. El ZMUC s/n es un fragmento anterior de cráneo (quebrado poco antes de la sutura coronal) con el extremo del rostro apenas deteriorado (extremo anterior de los nasales fragmentado), conservando ambas series dentarias completas, placas cigomáticas (la izquierda quebrada

en el sector anterodorsal) y porciones anteriores de los arcos cigomáticos. La identidad entre este ejemplar y la figura provista por WINGE (1887:fig.III, 2) es indubitable por su extrema semejanza y ratificada por etiqueta manuscrita original (Fig.58).

Paralectotipo – ZMUC s/n, hemimandíbula derecha prácticamente completa, conservando los m1-m2, si bien del m1 sólo la mitad labial y careciendo del incisivo y del sector de la escotadura lunar y proceso angular (Figs.59d-59f). La identidad entre el ejemplar examinado y la figura provista por WINGE (1887:fig.III, 2) es indubitable por su extrema semejanza y ratificada por etiqueta manuscrita original. Sutiles deterioros, a nivel del ápice del proceso coronoides, ápice de la proyección capsular y pérdida del m3 parecen haber ocurrido entre figurado el resto y examinado por los autores. Tanto lectotipo como paralectotipo presentan estados de desgaste dentario y conservación (tachonados de dendritas de manganeso) comparables, más allá de que ésto pudiera indicar algún tipo de potencial pertenencia a un mismo individuo.

Hipodigma – Además del lectotipo y paralectotipo, en la ZMUC se han contabilizado 64 hemimandíbulas

izquierdas, 65 hemimandíbulas derechas, 2 fragmentos anteriores de cráneo, 3 paladares incompletos, 6 hemimaxilares izquierdos, 9 hemimaxilares derechos, 2 m1 izquierdos aislados, 1 m2 derecho aislado, 1 M1 derecho aislado, 1 M1 izquierdo aislado y 1 incisivo inferior aislado, además de algunos restos postcraneanos que por su tamaño podrían ser referibles a este taxón. Estos especímenes corresponden a individuos desde juveniles y subadultos (en una gran proporción) hasta adultos y adultos viejos y muestran diferentes grados de preservación y completitud.

Otros materiales referidos – En la ZMUC también se conservan un M1 y m1 aislados correspondientes a un mismo individuo juvenil (a juzgar por el estado de desgaste) y otro lote conteniendo dos hemimandíbulas derechas y un hemimaxilar izquierdo. Estos restos están etiquetados como “Uglegylp fra nyere Tid, vist tilfaldig indblandet” (H. WINGE, in schedis), esto es, recuperados en egagrópilas de lechuzas recientes por P. Lund en Lagoa Santa. WINGE (1887:42) ofrece medidas de materiales actuales, que presumiblemente serían éstos. Los restos presentan una leve carbonatación superficial, rasgo que los distingue claramente de los restantes materiales examinados.

Localidad típica – “Lapa da Escrivania Nr. 5”, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil.

Distribución geográfica y cronológica (Fig.38) – Restringida a la localidad típica. Depósitos de edad Pleistoceno tardío-Holoceno y, al menos, un registro presumiblemente actual.

Diagnosis enmendada – Una subespecie de *Kunsia* algo mayor, a juzgar por algunas medidas cráneo-dentarias (e.g., longitud de la serie molar superior), que la típica. Además, presenta con respecto a ésta el borde posterior de los forámenes incisivos alcanzando el procingulo del M1, el borde

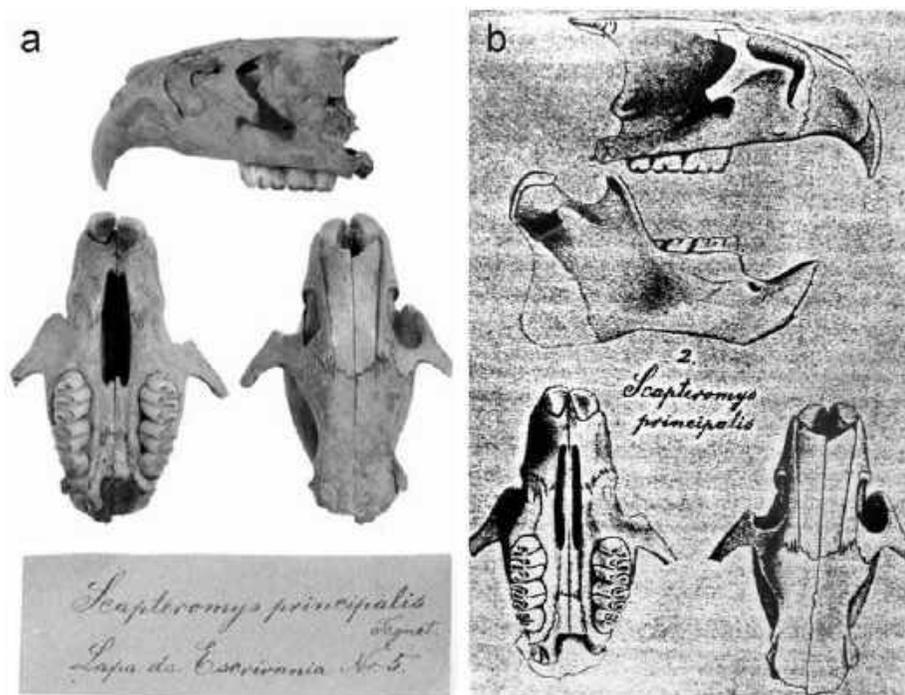


Fig.58- Lectotipo de *Kunsia tomentosus principalis*: (a) fragmento anterior de cráneo en vista lateral izquierda, ventral y dorsal [ZMUC s/n] y etiqueta manuscrita por H. Winge, (b) ilustración de este material por Winge (1887:fig. III, 2).

anterior de la fosa mesopterigoidea interpenetrando levemente el plano definido por la cara posterior de los M3, el proceso coronoides comparativamente más alto y robusto, el canal dentario de la mandíbula de morfología particular y muy grande.

Descripción – La descripción que sigue se ha basado fundamentalmente en el lectotipo y paralectotipo, pero también se han tenido en cuenta variaciones observadas en el resto de los materiales conservados en la ZMUC.

Cráneo (en su mitad anterior; individuo subadulto - lectotipo) muy robusto y de perfil plano (Fig.59). Región rostral proporcionalmente comprimida en sentido anteroposterior. Nasaes de bordes paralelos; sutura naso-frontal recta, suavemente dentada, ubicada al mismo nivel de la sutura premaxilo-frontal y de la raíz anterior del arco cigomático. Muecas sigmoideas bien expresadas, de contorno subcircular. Sector de los senos frontales aplastado y apenas oblicuo determinados por el fuerte desarrollo de las raíces anteriores del cigomático. Bordes de los frontales con crestas divergentes, de contorno no agudo, que contactan con los “cuernos” del parietal. Sutura coronal en U cerrada, enmarcada por “cuernos” parietales extendidos. Placa cigomática alta y robusta, con su borde anterodorsal suavemente acuminado (aunque esta porción está algo deteriorada en el lectotipo). Cicatriz para la inserción del masetero superficial bien evidente y extendida. Forámenes incisivos medianos, subparalelos, con su borde posterior alcanzando el procingulo del M1. Paladar con rebordes maxilares en su porción media y forámenes palatinos posteriores internos a los M2 bien evidentes. Borde anterior de la fosa mesopterigoidea – de morfología cuadrangular,

muy ancha – apenas interpenetrando el plano definido por la cara posterior de los M3. Otros fragmentos anteriores de cráneo pertenecientes a individuos juveniles o subadultos muestran la misma condición en la sutura naso-frontal que aquella desplegada por el lectotipo. En juveniles, las crestas frontales están apenas expresadas, la constricción interorbitaria es bien ancha y los nasaes mantienen un perfil inclinado, mientras que los “cuernos” del parietal son conspicuos. La placa cigomática es igualmente robusta, algo más baja que en el lectotipo y con su ángulo anterodorsal suavemente redondeado. Los forámenes incisivos alcanzan la cara anterior de los M1. Incisivos muy robustos, ortodontes, con esmalte anaranjado en una banda frontal. Molares de coronas levemente crestadas, hipsodontes y de esmalte grueso. En el M1, el flexo anteromediano está muy bien expresado, levemente volcado hacia el lado labial;

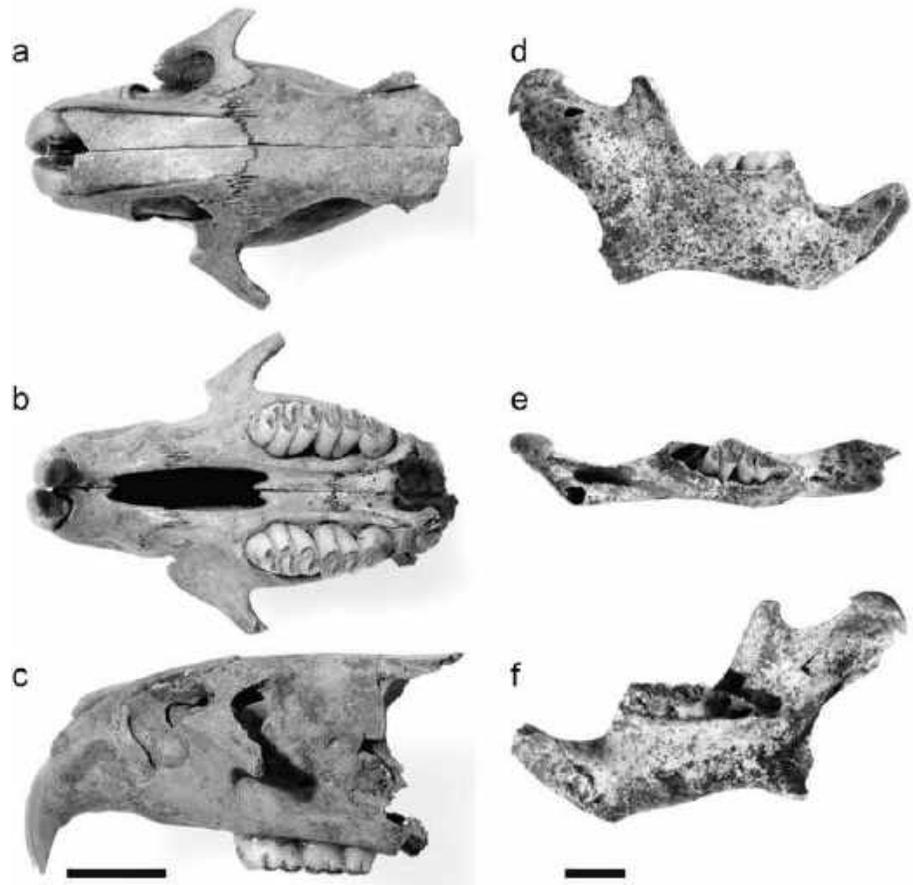


Fig.59- Porción anterior de cráneo [ZMUC s/n, lectotipo] y hemimandíbula derecha incompleta [ZMUC s/n, paralectotipo] de *Kunsia tomentosus principalis*: cráneo en vista dorsal (a), ventral (b) y lateral izquierda (c) y hemimandíbula en vista labial (d), dorsal (e) y lingual (f). Escalas = 8 mm (cráneo) y 5 mm (hemimandíbula).

divide el procíngulo en dos cónulos subiguales, de los cuales el lingual está menos comprimido en sentido anteroposterior que su homólogo labial. El metalofo es transversal y el posterolofo "abultado", mientras que el hipoflexo es poco penetrante pero ancho en sentido anteroposterior. En el M2 el cierre del anteroflexo ocurre tempranamente con el desgaste. Mandíbula (individuo adulto - paralectotipo) muy robusta, alta y comprimida en sentido anteroposterior (Fig.59). Punto anterior de la diastema claramente por debajo del plano alveolar. Región sinfisaria corta, con rugosidades notables; proceso mentoniano conspicuo. Foramen mentoniano grande y bien visible en norma labial. Cresta masetérica pobremente expresada, sólo evidente en la parte media del ramus horizontal; la rama inferior de la cresta masetérica presenta un resalto apenas notable, uniéndose a la rama superior y formando un cordón único apenas agudo en el término del m1 al nivel del foramen mentoniano. Proceso coronoides de surgimiento muy abrupto, alto y de base ancha. Cóndilo poco proyectado posteriormente, moderadamente inflexionado y con superficie articular extensa; lingualmente bien excavado. Proyección capsular conspicua, recostada hacia el cóndilo. El espacio remanente entre la proyección y la escotadura sigmoidea es pequeño. Tanto la escotadura lunar como el proceso angular están ausentes. El canal dentario presenta una morfología particular, una hendidura en voladizo, sobre la barra milohioidea; es de gran tamaño y se recuesta hacia el cóndilo. Otras hemimandíbulas de juveniles y subadultos son más bajas que el paralectotipo, pero comparativamente iguales de robustas. El coronoides, en algunos ejemplares conservado íntegro, muestra una inflexión posterior muy marcada con una suerte de "gancho" distal grueso, definiendo una escotadura sigmoide bien enmarcada. La proyección capsular es muy poco conspicua, pero persiste recostada sobre el cóndilo. Las ramas superior e inferior de la cresta masetérica están apenas desarrolladas. El paralectotipo conserva un m1 quebrado con limitada información anatómica. El m2, en este estado de desgaste, es típicamente sigmoide de contorno cuadrangular.

En cuanto a la morfología dentaria, la muestra de *K. t. principalis* del ZMUC permite una adecuada aproximación a la variabilidad etaria desplegada por este taxón (Figs.30 y 60). Las coronas en ejemplares juveniles y subadultos son ligeramente crestadas, pero tienden a ser planas en adultos. M1 y M2 muestran patrones trilofodontes constantes, siendo el flexo anteromediano persistente y el mesolofo

vestigial o directamente ausente. El "lofo medio" acrece con la expresión oclusal de un paralóculo complejo que en algunos ejemplares es coalescente con un mesostilo basal en forma de cíngulo. En el m1, el fléxico anteromediano es conspicuo en juveniles y subadultos; el cónculo labial se proyecta mediante un cíngulo anterolabial. No existen evidencias de protolofido en ninguno de los ejemplares estudiados. Por su parte, los mesolofidos son vestigiales y el "lóculo medio" queda conformado por una fusión temprana de su remanente con un entolofúlido hipertrofiado. Radicularmente, el alvéolo del m1 ostenta un locus anterior bien circular, uno posterior expandido y sendos accesorios subiguales lingual y labial. Aquellos de los m2 y m3 despliegan el mismo patrón locular; como excepción, existe una raíz satélite reducida (sensu CARLETON & MUSSER, 1989:46) de tendencia lingual en el m2 (Fig.37).

Comentarios taxonómicos – Desde un punto de vista estrictamente morfológico, las diferencias entre *K. t. tomentosus* y *K. t. principalis* son sutiles y muchas de éstas podrían corresponder a variación individual o etaria. En este contexto, la consideración de *K. t. principalis* como subespecie obedece a un criterio de parsimonia.

Observaciones – Cabe destacar que con posterioridad a las colectas de Lund, no se han efectuado nuevos hallazgos de este taxón en el área tipo, pese a trampeos moderadamente intensivos (cf. ÁVILA-PIRES, 1960; T. CAMARA y G. LESSA, com.pers.; colecciones de la Universidad de Belo Horizonte). Sin embargo, tampoco se han realizado análisis de egagrópilas de aves rapaces en esta región. La extinción reciente de *K. t. principalis* es un hecho plausible, máxime considerando las profundas modificaciones antrópicas en Lagoa Santa.

Medidas – Tablas 6-8.

5. Estatus de formas fósiles referidas a *Kunsia* de Bolivia y Argentina y comentarios sobre †*Scapteromys hershkovitzi*

Excluyendo los fósiles de Lagoa Santa (vide supra), existen unas pocas menciones para el género *Kunsia* en el registro paleontológico (Fig.38). Son dos y en depósitos pleistocénicos, una para Tarija (Bolivia; REIG, 1972, 1994) y otra para Constitución (Argentina; PARDIÑAS *et al.*, 2004). También puede destacarse un ejemplar referido como "Scapteromyini" indeterminado para el Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires (*e.g.*, PARDIÑAS, 1996; TONNI *et al.*, 1996).

Finalmente, existen unos pocos hallazgos que documentan al género *Scapteromys* (PARDIÑAS, 1996), para el que se ha descrito una especie extinta, *S. herskovitzi* (véase REIG, 1994).

La representación de *Scapteromys* o taxones relacionados (e.g., *Bibimys*, *Kunsia*, *Oxymycterus*) en los depósitos fosilíferos de latitudes medias de

Argentina es – según la evidencia disponible – minoritaria y temporalmente tardía (véase PARDIÑAS, 1996). Esta situación, paralela a la de otros grupos de sigmodontinos de distribución actual típicamente en regiones tropicales o subtropicales (e.g., *Oryzomyini*, *Thomasomyini*) parece vincularse con la persistencia – desde el Neógeno temprano – de



Fig.60- Morfología oclusal de los molares superiores e inferiores de *Kunsia tomentosus principalis* (varios ejemplares de la ZMUC): (a) M1-3 [M3 aún no erupcionado totalmente], (b) M1-3 [M3 sin desgaste], (c) M1-3 [lectotipo], (d) M1-2, (e) M1-2, (f) m1-3 [m3 erupcionado parcialmente], (g) m1-3, (h) m1-3, (i) m1-2, (j) m1-2, (k) m1-2 [paralectotipo], (l) m2, (m) m2.

ambientes erémicos en la región (cf. PARDIÑAS, 1999; TONNI *et al.*, 1999; PARDIÑAS *et al.*, 2002) y no con su real ausencia en el registro fósil. En esta sección se revisa preliminarmente el estatus de las formas fósiles referidas o vinculadas a *Kunsia* en el contexto del nuevo esquema taxonómico propuesto.

5.1. *Kunsia* cf. *K. fronto* en el Pleistoceno de Tarija - en su revisión de los cricétidos fósiles sudamericanos, REIG (1972, 1994:fig.8F) refirió a *Kunsia* cf. *K. fronto* un resto exhumado en la rica secuencia fosilífera aflorante en la cuenca de Tarija (ca. 21°31'S, 64°45'O, Tarija, Bolivia; Fig.38). Este material, una hemimandíbula derecha incompleta con los m1-m3 y la porción intra-alveolar del incisivo (MHNP TAR-1), procedía de las antiguas colecciones efectuadas en dicha localidad, reseñadas oportunamente por HOFFSTETTER (1963). Un nuevo estudio de este resto (Figs.61a, 61c, 62a) permite descartar su asignación tanto a *Gyldenstolpia* n.gen. como a *Kunsia stricto sensu*. El MHNP TAR-1 sugiere un sigmodontino robusto y de tamaño similar al de *G. f. chacoensis*, con la rama horizontal baja, la diastema superficial y los molares hipsodontes. En el m1 (Fig.62a), un procíngulo subelíptico muestra un bien desarrollado fléxido anteromediano y un cíngulo anterolabial conspicuo. El metacónido es bulboso, sólo se observa un entolofúlido y el posterolofido es corto. La rama horizontal baja y la diastema somera alejan

claramente al MHNP TAR-1 de *Gyldenstolpia* n.gen. y, más aún, de *Kunsia* stricto sensu. La morfología oclusal recuerda en muchos aspectos a *Scapteromys*, no así la hipsodoncia. Estos elementos sugieren que el taxón representado en Tarija corresponde a una nueva entidad, aunque morfológicamente relacionada con los géneros mencionados. Es interesante señalar que este registro es extralimital a la geonemia actual de *Gyldenstolpia* n. gen., *Kunsia* o *Scapteromys* (cf. Fig.38), aspecto que desde un punto de vista paleoambiental seguramente amerite significación. Cronológicamente, no hay información estratigráfica precisa asociada con el MHNP TAR-1. La secuencia fosilífera de Tarija incluye unidades referibles al Pleistoceno medio y superior (cf. MACFADDEN, 2000 y las referencias allí citadas).

5.2. *Kunsia* sp. en el Pleistoceno de Constitución - A partir del lavado y concentrado de sedimento en un yacimiento paleontológico emplazado poco al norte de Mar del Plata (Constitución, 37°59'S, 57°33'O, Buenos Aires, Argentina; Fig.38), se obtuvo una importante muestra de restos de vertebrados. Entre estos fueron determinados varios cricétidos, incluyendo elementos dentarios referibles a *Bibimys*, *Scapteromys* y *Kunsia* (PARDIÑAS *et al.*, 2002, 2004). La revisión de estos últimos indica su clara exclusión de *Kunsia stricto sensu*. Estos molares (Figs.62b-62c) tienen un tamaño comparable al de los homólogos

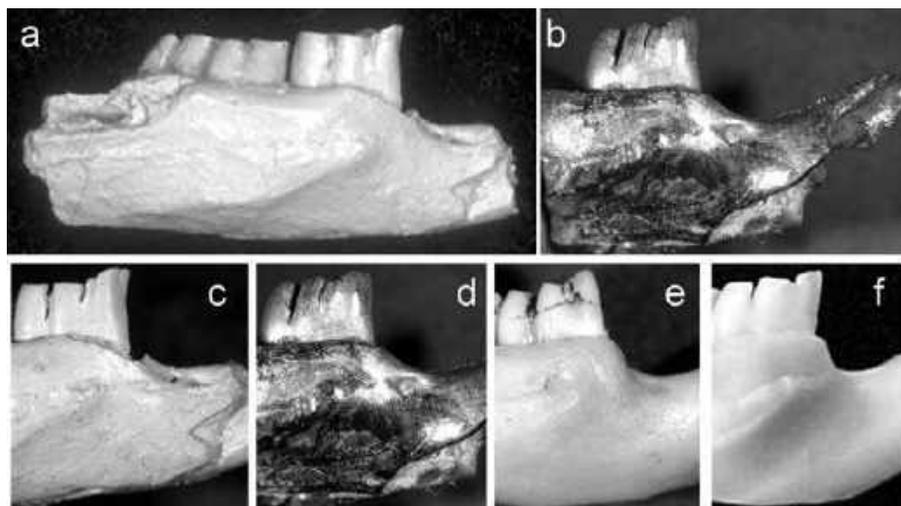


Fig. 61. Algunos restos de sigmodontinos fósiles referidos originalmente a *Kunsia* o a formas relacionadas: (a) *Kunsia* cf. *K. fronto* del Pleistoceno de Tarija, Bolivia, hemimandíbula derecha con m1-3 en vista labial [MHNP TAR-1, fotografía de una réplica epoxi], (b) "Scapteromyini" gen. et sp. indet. del Pleistoceno de Necochea, Argentina, hemimandíbula derecha con m1 en vista labial [MLP 91.IV.25.168]. Detalles para el contraste de altura de la rama horizontal por debajo del m1 e hipsodoncia en (c) MHNP TAR-1, (d) MLP 91.IV.25.168, (e) *Scapteromys aquaticus* [ILPLA 52] y (f) *Gyldenstolpia planaltensis* [MN 21830].

de *Gyldenstolpia planaltensis* y comparten con este género varios rasgos morfológicos (e.g., hipsodoncia, protoconúlido en el m1). Sin embargo, se diferencian por un procingulo del M1 menos comprimido en sentido antero-posterior y un mesolófido en el m1 desplazado hacia el entocónido que recuerda la condición del MLP 91.IV.25.168 (vide infra). Es necesaria la obtención de nuevos restos y un estudio más profundo para alcanzar una hipótesis taxonómica sólida para el taxón representado en el Pleistoceno superior de Constitución.

5.3. “Scapteromyini” gen. et sp. indet. en el Pleistoceno de Costa Bonita – TONNI *et al.* (1996:71) mencionaron la presencia de un “Scapteromyini” indeterminado exhumado en depósitos pleistocénicos cercanos a Necochea. Este mismo material fue figurado por PARDIÑAS (1999:232) y citado sucintamente como Sigmodontinae gen. et sp. indet. por PARDIÑAS *et al.* (2002:222). Se trata de una hemimandíbula izquierda incompleta con el m1 y parte del incisivo (MLP 91.IV.25.168), coleccionada por D. Berman y U. Pardiñas en 1992, en cercanías de Costa Bonita (38° 34' S, 58° 40' O, Buenos Aires, Argentina; Fig.38). La morfología del MLP 91.IV.25.168 (Figs.61b, 61d, 62d) sugiere un sigmodontino robusto, de tamaño similar al de *Gyldenstolpia f. chacoensis*. La rama horizontal es proporcionalmente baja, la cresta masetérica poco marcada y la diastema poco profunda, con un foramen mentoniano grande y de posición algo interna. El m1, claramente hipsodonte, presenta un procingulo comprimido en sentido antero-posterior

con ausencia de fléxido anteromediano y un cíngulo anterolabial conspicuo; el metacónido es especialmente bulboso, no hay evidencias de mesolófido pero si un entolofúlido bien desarrollado y el posterolófido es corto y transverso. Sintéticamente, el MLP 91.IV.25.168 presenta un mosaico de rasgos compartidos con *Gyldenstolpia* (e.g., tamaño, hipsodoncia) y *Scapteromys* (e.g., rasgos mandibulares, morfología dentaria en general) pero no puede ser asignado con certeza a ninguno de ambos y seguramente representa un taxón genérico innominado. Estratigráficamente, este fósil proviene de la porción cuspidal del nivel B de la secuencia sedimentaria expuesta en Costa Bonita. TONNI *et al.* (1996) asignaron estos depósitos al Ensenadense; más recientemente, VERZI *et al.* (2004) postularon una antigüedad de 0.5-0.4 MA para los mismos (Bonaerense, Pleistoceno medio).

5.4. El estatus de †*Scapteromys hershkovitzi* y el registro fósil de *Scapteromys* – En 1994 REIG erigió la especie extinta *S. hershkovitzi*, considerada el registro más antiguo para el género *Scapteromys* (PARDIÑAS *et al.*, 2002). La diagnosis y descripción de este taxón fue basada en un cráneo incompleto, el holotipo (MMP 853-M, cercanías de Punta San Andrés, Formación San Andrés, Pleistoceno inferior) y en un material adicional, ambas hemimandíbulas y hemimaxilares de un mismo individuo (MMP 1079-M, 500m al S del Arroyo Lobería, Formación Vorohué, Plioceno superior). Si bien REIG (1994:108) destacó que “the concept of *Scapteromys hershkovitzi* is based on the holotype [MMP 853-M].

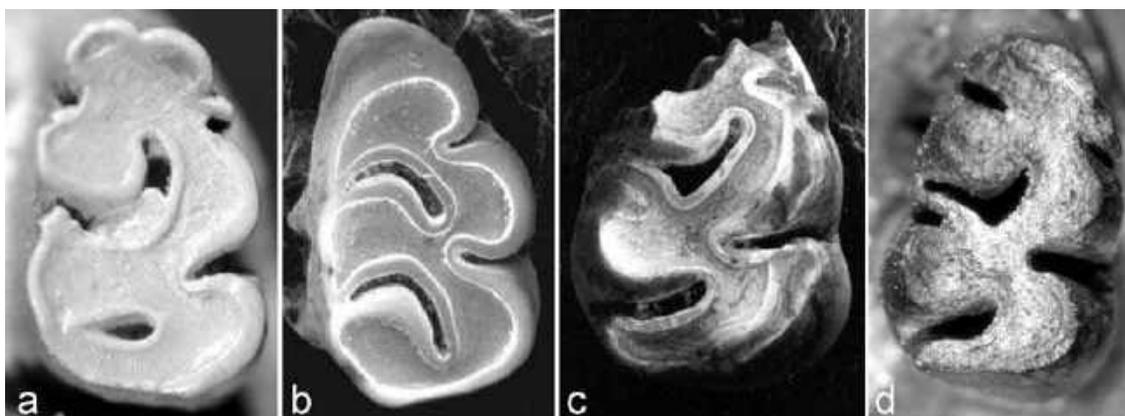


Fig.62- Algunos restos de sigmodontinos fósiles referidos originalmente a *Kunsia* o a formas relacionadas: (a) *Kunsia* cf. *K. fronto* del Pleistoceno de Tarija, Bolivia, m1 en vista oclusal [MHNP TAR-1, fotografía de una réplica epoxi], (b) y (c) *Kunsia* sp. del Pleistoceno de Constitución, Argentina, M1 y m1 en vistas oclusales, respectivamente, (d) “Scapteromyini” gen. et sp. indet. del Pleistoceno de Necochea, Argentina, m1 en vista oclusal [MLP 91.IV.25.168].

The other specimen [MMP 1079-M] is tentatively referred to the same species but it shows differences in morphology which could be an indication that we are dealing with another form", incurrió al menos en parcial contradicción ya que empleó rasgos de ambos en la confección de la diagnosis. La asignación genérica de †*S. hershkovitzi* fue sustentada sobre la base de comparaciones con *Scapteromys* spp. y *K. tomentosus*. Al menos explícitamente, no fue empleado material comparativo de *K. fronto*, quizás con la excepción de un resto fragmentario (MHNP TAR-1, vide supra) del Pleistoceno de Bolivia, que el mismo REIG (1994:110) figuró sin comentarios. Para no caer en un anacronismo, debe considerarse que †*S. hershkovitzi* fue publicada en un trabajo póstumo (siendo quizás los errores reseñados involuntariamente cometidos por los compiladores del trabajo); originalmente, este taxón fue estudiado durante la confección de la tesis doctoral del citado autor (REIG, 1972). Así, al momento de su análisis, la existencia de ejemplares de *K. fronto* en colecciones se hallaba restringida a los tipos de *K. fronto* y *K. chacoensis*. Un nuevo estudio de los ejemplares MMP 853-M y MMP 1079-M indica claramente que pertenecen a taxones distintos. Ambos presentan diferencias sustanciales – como reconoció repetidamente el mismo REIG (1994:108, 110, 112). Sintéticamente, el MMP 1079-M muestra una placa cigomática baja y molares simplificados sin mesolofos, rasgos que lo alejan definitivamente de †*S. hershkovitzi* y obligan a removerlo del hipodigma de esta especie. Adicionalmente, el MMP

853-M (Fig.63) despliega una serie de caracteres que contrastan con *Scapteromys* spp. Entre estos se destaca una placa cigomática alta y comparativamente estrecha, una sutura naso-frontal poco acuminada posteriormente y apenas alcanzando el punto de la triple unión lagrimal-frontal-maxilar, muescas cigomáticas muy bien desarrolladas, constricción interorbitaria ancha, raíz cigomática anterior muy robusta, forámenes incisivos que alcanzan el protocono del M1 y molares moderadamente hipsodontes. En todos estos rasgos †*S. hershkovitzi* es coincidente con aquellos

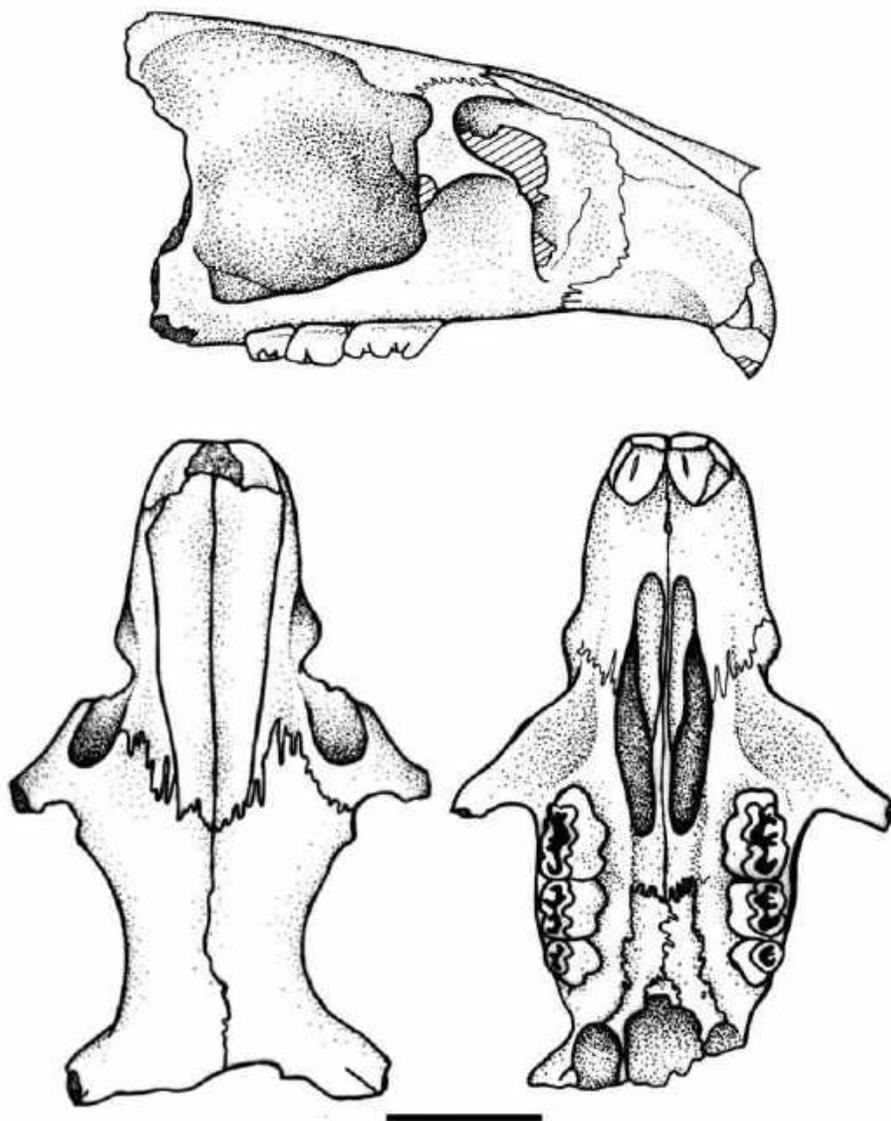


Fig.63- Holotipo de †*Scapteromys hershkovitzi*: dibujo esquemático – basado en fotografías – del fragmento anterior de cráneo en vista lateral, dorsal y ventral [MMP 853-M]. Escala = 10 mm.

verificados para *Gyldenstolpia* n.gen. Consideramos que el estatus genérico de †*S. hershkovitzi* debe ser revisado a la luz de un más detallado estudio y, de ser posible, materiales adicionales. En abono de esto último, un resto conservado en las colecciones paleontológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN 10033), aparece como inseparable de †*S. hershkovitzi*. Este material es muy importante ya que combina un fragmento de hemimaxilar – confrontable, por lo tanto, con el holotipo de †*S. hershkovitzi* – con una hemimandíbula, ambos correspondientes a un mismo individuo. El análisis integral de toda esta evidencia está en desarrollo.

PARDIÑAS (1996:33) reseñó el registro fósil de *Scapteromys* cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus*, indicando su ocurrencia en unos pocos yacimientos arqueológicos y paleontológicos de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Posteriormente, otros hallazgos permitieron documentar su presencia en depósitos del Pleistoceno medio (VOGLINO & PARDIÑAS, 2005) y Pleistoceno superior (PARDIÑAS *et al.*, 2004) y en nuevos yacimientos para el Holoceno tardío (TETA *et al.*, 2004). El biocrón de *Scapteromys*, con la exclusión preliminar de †*S. hershkovitzi*, quedaría restringido al Pleistoceno medio-Reciente.

COMENTARIOS FINALES

La propuesta taxonómica desarrollada en este trabajo implica un incremento en la riqueza conocida para la radiación de los sigmodontinos, con la adición de un nuevo género (*Gyldenstolpia*) y la consideración como especie plena de un taxón subespecífico (*G. planaltensis*; Tab.9). En ausencia de un marco filogenético explícito, esta nueva hipótesis

taxonómica debe considerarse pendiente de contrastación. Sin embargo, en el paradigma actualmente imperante en el estudio de este grupo de roedores, se verifica un creciente énfasis en la revaloración de distancias morfológicas. En este contexto, no puede desestimarse que *Kunsia* fue nominado y su contenido establecido en la década de 1960 bajo una concepción fuertemente agrupadora, lapso en el cual diferencias fenotípicas entre taxones nominales eran relegadas como variación intra- o, en el mejor de los casos, interespecíficas. Esto llevó a una fuerte reducción de lo que hoy día se considera la real diversidad de los roedores sigmodontinos. Este panorama quedó plasmado en el arreglo taxonómico empleado por CABRERA (1961), autor que reconoció únicamente 39 géneros. Más aún, el propio HERSHKOVITZ (1966:82) al momento de describir *Kunsia* puntualizó “the non-technical term scapteromyine is employed here in the sense of a supergenus or generic group coordinate with oryzomyine, phyllotine... With fuller knowledge of cricetine origin, dispersal and radiation one or another of these natural aggrupations of closely related and nominal genera may be consolidated into a single well defined genus” (el destacado es nuestro). Gracias al esfuerzo de revisión desarrollado en las últimas décadas, varios géneros nuevos han “emergido” del seno de géneros establecidos. Así, en paralelo con la situación de *Gyldenstolpia* n. gen., casos como *Lundomys* – separado del contexto de *Holochilus* por VOSS & CARLETON (1993) – o *Brucepattersonius*, son ejemplificadores. Este último conlleva el valor agregado de que el mismo revisor paso de considerarlo – en referencia a *B. iheringi* – una mera forma local de *Oxymycterus rufus* (cf. HERSHKOVITZ, 1966:86) a un género pleno (HERSHKOVITZ, 1998).

TABLA 9. Principales propuestas clasificatorias a lo largo del tiempo para el género *Kunsia*.

GYLDENSTOLPE (1932b)	ELLERMAN (1941)	CABRERA (1961)	HERSHKOVITZ (1966)	ESTE TRABAJO
<i>Scapteromys tomentosus</i>	(<i>tumidus</i> Group) <i>Scapteromys tomentosus</i>	<i>Scapteromys tomentosus</i>	<i>Kunsia tomentosus tomentosus</i>	<i>Kunsia tomentosus tomentosus</i>
<i>Scapteromys gnambiquaræ</i>	(<i>gnambiquaræ</i> Group)	<i>Scapteromys gnambiquaræ</i>	<i>Kunsia t. principalis</i>	<i>Kunsia t. principalis</i>
<i>Scapteromys chacoensis</i>	<i>Scapteromys gnambiquaræ</i>	<i>Scapteromys chacoensis</i>	<i>Kunsia f. chacoensis</i>	<i>Gyldenstolpia fronto fronto</i> <i>Gyldenstolpia f. chacoensis</i>
	<i>Scapteromys chacoensis</i>			<i>Gyldenstolpia planaltensis</i>

Quizás el caso más paradigmático de esta “diversidad oculta” por concepciones clasificatorias imperantes es el de *Oryzomys*. El cúmulo de evidencias registradas durante los últimos diez años (WEKSLER, 2003, 2006; PERCEQUILLO, 2003) ha resultado en la reciente descripción de 10 nuevos taxones genéricos para dar cuenta de la multiplicidad de formas contenidas (WEKSLER *et al.*, 2006).

Desde un punto de vista morfológico, *Kunsia*, *Gyldenstolpia* gen.nov. y *Scapteromys* son géneros estrechamente relacionados y seguramente conforman un clado monofilético en la radiación de los Akodontini (sensu D'ELÍA, 2003). Suponer que esta similitud es convergencia aparece como poco parsimonioso, aspecto además negativamente contrastado por las filogenias moleculares que recuperan a *Kunsia stricto sensu* y *Scapteromys* como taxones hermanos. Cabe preguntarse el papel jugado en la expresión morfológica de estos taxones por las presiones selectivas de los ambientes ocupados. La tendencia hacia la ocupación de un nicho subterráneo o semi-subterráneo en *Kunsia stricto sensu* parece innegable, ponderando la información disponible, si bien escasa, sobre historia natural (MIRANDA RIBEIRO, 1914; HERSHKOVITZ, 1966; véase el punto 2.6.2). Claramente, su fosorialidad no es estricta, como indican las capturas con trampas tipo tomahawk y sherman dispuestas a campo (cf. HERSHKOVITZ, 1966; SANTOS-FILHO *et al.*, 2001). El cálculo de un índice de fosorialidad como el propuesto por PEARSON (1984:226) – con base en la longitud de la cola, de la oreja, de la garra más larga de la mano y el diámetro del globo ocular – arroja para este taxón 5.47 (n = 5). Este valor lo ubica en el rango de otros sigmodontinos considerados con especializaciones moderadas para la excavación y vida subterránea (e.g., *Geoxus valdivianus* [índice = 5.97], *Notiomys edwardsii* [5.83]; PEARSON, 1984: table 1).

HERSHKOVITZ (1966:117) consideró que en *Kunsia tomentosus* “the pocket gopher-like adaptations for fossorial life in cricetines attain the highest degree of specialization”. Según este autor, el bauplan fosorial de *K. tomentosus* incluiría, sintéticamente, la longitud, pilosidad y tipo de escamas de la cola, la reducción de las orejas, la coloración y tipo de pelaje dorsal y la fuerte construcción y el desarrollo de crestas a nivel craneano. Justamente, en cuanto a la morfología cráneo-dentaria, es destacable la convergencia entre *Kunsia stricto sensu* y *Holochilus*. Ambos taxones comparten una serie de rasgos, desde las proporciones generales del cráneo (acortamiento de las regiones rostral y occipital), pasando por la hipertrofia del arco

cigomático y la forma de la placa cigomática, el desarrollo de crestas supraoccipitales, lambdaideas y procesos paraoccipitales, hasta la morfología de la mandíbula y la fuerte hipsodoncia. Estas similitudes sugieren que parte de la especialización observada en *Kunsia* podría estar vinculada con una dieta herbívora. Evidentemente, es necesario recabar nuevos datos sobre este taxón y evaluar integral y funcionalmente la evidencia morfológica disponible. La morfología y condición del rinario, la reducción de las almohadillas plantares (cf. HAFFNER, 1998), el incremento relativo del tamaño de bullas auditivas (cf. LAY, 1993; VASALLO, 1998), la escasamente conspicua cresta masetérica y la morfología funcional de la articulación mandibular y el juego oclusal (cf. VERZI & OLIVARES, 2006) seguramente encierran información relevante para comprender el nicho ocupado por *Kunsia stricto sensu*.

Gyldenstolpia n.gen. y *Scapteromys*, si bien con morfologías diferentes, ocupan ambientes higrófilos y palustrinos similares. Para representantes de estos géneros, el índice de fosorialidad de PEARSON (1984) brinda 5.41 (n = 2; *G. planaltensis*) y 6.1 (n = 2; *S. aquaticus*). El gran desarrollo de las garras anteriores, la reducción en el tamaño de las orejas y en la longitud de la cola nuevamente plantean la atribución de un bauplan fosorial para *Gyldenstolpia* n.gen. Sin embargo, la fosorialidad parece ser una estrategia ciertamente comprometida en ambientes inundables. Adicionalmente, este conjunto de rasgos externos también es desplegado por otros akodontinos que comparten dicho hábitat, tanto fosoriales (*Juscelinomys*) como no fosoriales (*Oxymycterus*).

Un aspecto central que ha oscurecido permanentemente la evaluación del estatus taxonómico de estas formas es la carencia de materiales en colecciones. De hecho, nuestra propuesta de manutención de subespecies es buenamente parsimoniosa y no escapa a principios tipológicos. Sólo en los últimos años la muestra disponible para *K. t. tomentosus* ha crecido a números razonables para controlar algunos aspectos de la variabilidad intraespecífica (cf. BEZERRA *et al.*, 2007). Con respecto a *Gyldenstolpia* n. gen., únicamente en el caso de *G. planaltensis* se cuenta con una serie regular de ejemplares. Obtener nuevos especímenes de *G. f. chacoensis*, †*G. f. fronto* y *K. t. principalis* sería un objetivo prioritario.

Las especies de *Kunsia* son tradicionalmente consideradas como en peligro (e.g., MACHADO *et al.*, 1998; AMORI & GIPPOLITI, 2003:5; FONSECA *et al.*, 1996) y se cuentan entre los escasos géneros de sigmodontinos

incluidos en análisis globales de procesos y tasas de extinción (cf. PURVIS *et al.*, 2000). Aunque sería necio desestimar que el estatus de conservación otorgado a estos roedores responde claramente a un deseo de preservación, estrictamente aplicados los criterios de la UICN y ponderando la información disponible, deberían ser categorizados como datos insuficientes. Ciertos elementos de juicio en el caso de *K. t. tomentosus*, como el aumento reciente en el número de localidades conocidas (cf. BEZERRA *et al.*, 2007), su registro mediante trampas cámara (A. BEZERRA, com.pers.), su amplia distribución, en combinación con su estrategia fosorial y su baja detectabilidad con trapeos usuales (cf. HERSHKOVITZ, 1966), sugieren una “salud” de la especie (y, por ende, del género según queda aquí restringido), mejor que la tradicionalmente aceptada. En contraste, el caso de *Gyldenstolpia* n.gen. es por lejos más preocupante. De las dos especies reconocidas, una es exclusivamente fósil (*G. f. fronto*) o se conoce por un ejemplar trapeado en 1896 (*G. f. chacoensis*). Para *G. planaltensis*, las poblaciones de la localidad típica (Brasília, DF), parecen estar extintas y sólo existe un registro documentado (Planaltina) en los últimos 50 años. Huelga comentar la necesidad de intensificar los esfuerzos de muestreo en pro de establecer la real situación de estos particulares roedores, cuyo potencial informativo a nivel taxonómico, evolutivo y ecológico recién comenzamos a vislumbrar.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación comenzó hace casi una década y, en todo este tiempo, han participado numerosas personas que son destinatarias de nuestro mayor agradecimiento. A riesgo de omitir alguna, se detallan aquí indicando cada aspecto involucrado: Adriana Candela (bibliografía y consejo), Alessandra Higa (fotografías), Alexandra Bezerra (datos, fotografías digitales y préstamo de ejemplares conservados en UnB, información sobre localidad típica de *K. f. planaltensis*, datos inéditos sobre *K. tomentosus* de Parque das Emas, bibliografía, traducción y clarificación de aspectos ecológicos, discusión de aspectos morfológicos, traducción resumen), Alfredo Langguth (datos sobre *Kunslia* en Brasil), Alvaro Mones (ayuda en aspectos nomenclatoriales), A. Mones y Enrique González (acceso y préstamo ejemplares MNHM), Andy Carrant (facilidades durante visita al BMNH), Bruce Patterson (hospitalidad durante visita al FMNH y consulta de colecciones), Carlos Galliari, Darío Podestá, Florencia Cremonete, Hugo Merlo

Alvarez, Juliana Notarnicola, Sebastián Cirignoli (trabajos de campo en Chaco y Formosa, análisis de egagrópilas), Castor Cartelle y Gisele Lessa (hospitalidad durante visita a Belo Horizonte), Cristián de Muizón (molde del ejemplar fósil de *Kunslia* de Tarija conservado en París), Damián Voglino (ilustraciones numerosas y magníficas de los materiales), Daniel Udrizar (ayuda general), Darío Podestá (innumerables sesiones de fotografía), Dolores Castro, Marcela Lareschi y Pedro Linardi (discusión datos parasitológicos *Kunslia*), †Elio Massoia (discusión sobre el estatus de *Kunslia*), Emiliano Muschetto y Martín Zamero (patrón cuticular de pelos), Erika Cuellar y Norca Rocha (hospitalidad durante visita al NMK, acceso a colecciones), Erika Hingst y Hussam Zaher (permanente ayuda en visitas a Brasil, copia xerográfica de la obra de Miranda Ribeiro, fotografías digitales de ejemplares de *K. f. planaltensis* del MN), Francisco Prevosti (préstamo de equipo, ayuda en general), Geert Brovad y Kim Aaris-Sørensen (fotografías digitales lectotipos conservados en la ZMUC), Gisele Lessa y Tuddy Camara (introducción a las cuevas de Lagoa Santa y a la región del cerrado y planaltina), Gisele Lessa y Valquiria Porfirio (hospitalidad en Rio de Janeiro, fotografías de ejemplares de *K. f. planaltensis*), Jim Patton (soporte económico para visita al MVZ, préstamo de ejemplares), João Alves de Oliveira y Pablo Gonçalves (datos sobre ejemplares de *K. f. planaltensis* conservados en el MN, información sobre la localidad típica de *K. f. planaltensis*, préstamo de ejemplares), Jorge Cherem (datos y fotografías digitales del ejemplar de *K. f. planaltensis* conservado en UFSC), Julián Petrulėvicius y Celina Digiani (hospitalidad durante visita a París), Julio Contreras y Yolanda Davies (préstamo ejemplares CAF), Kim Aaris-Sørensen y Knud Rosenlund (hospitalidad y facilidades durante visita al ZMUC, acceso a colecciones, traducción de etiquetas manuscritas de Winge), Louise Emmons (préstamo ejemplares de *K. tomentosus*), Lucía Luna (fotografías de *K. tomentosus*, discusión aspectos morfológicos), Luis Borrero y Fabiana Martín (benefactores en visita al BMNH y al ZMUC), Luiz Flamarion de Oliveira y Stella Franco (hospitalidad e información durante visita al MN, acceso a colecciones), Marcelo Reguero (aval institucional para el préstamo del holotipo de *K. f. chacoensis*), Margarete Mattevi, Cibele Bonvicino, Andrea Nunes (datos inéditos sobre *K. tomentosus*), Mike Carleton (descripción detallada del USNM 364760, discusión aspectos morfológicos), Olavi Grönwall (préstamo holotipo de *K. f. chacoensis*), Pablo Ortiz (discusión de morfología dentaria), Phil Myers

(facilidades durante visita a UMMZ, acceso a colecciones), Robert Voss (datos sobre colección Lund, préstamo de ejemplares de *Scapteromys* del AMNH), Rosario Robles (fotos del patrón cuticular de pelos), Scott Steppan (copia xerográfica de la obra de Winge), Servicio de Microscopía Electrónica del MLP (fotografías), Teresa Dozo (facilidades), Tito Scaglia y Damián Romero (acceso colecciones del MMP, fotografías digitales de †*S. hershkovitz*).

Económicamente, la realización de este trabajo fue beneficiada con fondos para viajes facilitados por la Universidad Nacional de La Plata, el Museum of Vertebrate Zoology, proyectos de Luis Borrero y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Finalmente, deseamos destacar que la concreción de esta investigación fue posible gracias a la ayuda permanente y desinteresada de Alexandra Bezerra, Erika Cuellar y Gisele Lessa. Las lecturas críticas de tres revisores, Carlos Galliari, Pablo Ortiz y uno anónimo, contribuyeron a clarificar numerosos puntos. Potenciales errores e involuntarias omisiones son exclusiva responsabilidad de los autores.

REFERENCIAS

- AMORI, G. & GIPPOLITI, S., 2003. A higher taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. **Animal Biodiversity and Conservation**, **26**:1-18.
- ANDERSON, S., 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **231**:1-652.
- ANDERSON, S. & YATES, T.L., 2000. A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia. **Journal of Mammalogy**, **81**:18-36.
- AUTINO, A. & LARESCHI, M., 1998. Orden Siphonaptera. In: MORRONE, J. & COSCARÓN, S. (Eds.) **Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica**. La Plata: Ediciones Científicas Americanas. p.279-290.
- ÁVILA-PIRES, F.D., 1960. Roedores coleccionados na região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, **50**:25-45.
- ÁVILA-PIRES, F.D., 1972. A new subspecies of *Kunsia fronto* (Winge, 1888) from Brazil (Rodentia, Cricetidae). **Revista Brasileira de Biologia**, **32**:419-422.
- ÁVILA-PIRES, F.D., 2005. João Moojen (1904-1985). **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, **63**:7-12.
- BARLOW, J.C., 1969. Observations on the biology of rodents in Uruguay. **Royal Ontario Museum, Life Science Contributions**, **75**:1-59.
- BEZERRA, A.M.R., 2005. Phallic morphology of *Kunsia tomentosus* (Rodentia: Sigmodontinae). **Mastozoología Neotropical**, **12**:227-232.
- BEZERRA, A.M.R.; CARMIGNOTTO, A.P.; NUNES, A.P. & RODRIGUES, F.H.G., 2007. New data on the distribution, natural history and morphology of *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). **Zootaxa**, **1505**:1-8.
- BRUM-ZORRILLA, N.; OLIVER, G.; FRONZA, T.G. & WAINBERG, R., 1986. Karyological studies of South American rodents (Rodentia, Cricetidae). I. Comparative analysis in *Scapteromys* rodents. **Caryologia**, **39**:131-142.
- CABRERA, A., 1961. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas**, **4**:309-732.
- CARLETON, M.D., 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**, **146**:1-43.
- CARLETON, M.D., 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**, **157**:1-146.
- CARLETON, M.D. & MUSSER, G.G., 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microroryzomys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **191**:1-83.
- CASTRO, D. & CICCHINO, A.C., 1978. Contribución al conocimiento de los malófagos argentinos III. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, **37**:77-83.
- CUETO, V.R.; CAGNONI, M. & PIAN TANIDA, M.J., 1995. Habitat use of *Scapteromys tumidus* (Rodentia: Cricetidae) in the delta of the Paraná River, Argentina. **Mammalia**, **59**:25-34.
- D'ELÍA, G., 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. **Cladistics**, **19**:307-323.
- D'ELÍA, G. & PARDIÑAS, U.F.J., 2004. Systematics of Argentinean, Paraguayan, and Uruguayan swamp rats of the genus *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). **Journal of Mammalogy**, **85**:897-910.
- D'ELÍA, G. & PARDIÑAS, U.F.J., 2007. Putting names to

- the phylogenetic diversity of Neotropical sigmodontine rodents: new genera for known species. **Mammalia**, **2007**:143-145.
- D'ELÍA, G.; GONZÁLEZ, E.M. & PARDIÑAS, U.F.J., 2003. Phylogenetic analysis of sigmodontinae rodents (Muroidea), with special reference to the akodont genus *Deltamys*. **Mammalian Biology**, **68**:351-364.
- D'ELÍA, G.; PARDIÑAS, U.F.J. & MYERS, P., 2005. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position and alpha taxonomy. In: LACEY, E.A. & MYERS, P. (Eds.) **Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography. A celebration of the career of James Patton**. Berkeley: University of California Press. p.211-246.
- DIGIANI, M.C. & DURETTE-DESSET, M.C., 2003. Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda, Heligmosomoidea, Heligmonellidae) from a sigmodontine rodent in Argentina. **Acta Parasitologica**, **48**:12-18.
- DIGIANI, M.C.; SUTTON C. & DURETTE-DESSET, M.C., 2003. A new genus of Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmonellidae) from the water rat *Scapteromys aquaticus* (Sigmodontinae) in Argentina. **Journal of Parasitology**, **89**:124-132.
- ELLERMAN, J.R., 1941. **The families and genera of living rodents**. London: British Museum of Natural History, v.2, 690p.
- EMMONS, L.H., 1998. Mammal fauna of Parque Nacional Noel Kempff Mercado. **Conservation International, Rap Working Papers**, **10**:129-135.
- EMMONS, L.H., 1999. Two new species of *Juscelinomys* (Rodentia: Muridae) from Bolivia. **American Museum Novitates**, **3280**:1-15.
- FITZINGER, L.J., 1867. Versuch einer natürlichen Anordnung der Nagethiere (Rodentia). **Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien**, **16**:57-168.
- FONSECA, G.A.B.; HERRMANN, G.; LEITE, Y.L.R.; MITTERMEIER, R.A.; RYLANDS, A.B. & PATTON, J.L., 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. **Occasional Papers in Conservation Biology, Conservation International**, **4**:1-38.
- FREITAS, T.R.O.; MATTEVI, M.S. & OLIVEIRA, L.F.B., 1984. Unusual C-band in three karyotypically rearranged forms of *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. **Cytogenetics and Cell Genetics**, **38**:39-44.
- FRONZA, T.G.; WAINBERG, R.L. & LLORENTE, B.E., 1976. Polimorfismo del cromosoma X y significación filogenética del cariotipo de la "Rata acuática" *Scapteromys aquaticus* (Rodentia, Cricetidae) de la ribera de Punta Lara (Argentina). **Mendeliana**, **1**:41-48.
- GALLIARI, C.A.; PARDIÑAS, U.F.J. & GOIN, F., 1996. Lista comentada de los mamíferos argentinos. **Mastozoología Neotropical**, **3**:39-67.
- GONÇALVES, P.R.; OLIVEIRA, J.A.; OLIVEIRA, M.C. & PESSÓA, L.M., 2005. Morphological and cytogenetic of *Bibimys labiosus* (Winge, 1887) (Rodentia, Sigmodontinae): implications for its affinities with the Scapteromyine group. In: LACEY, E.A. & MYERS, P. (Eds.) **Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography. A celebration of the career of James Patton**. Berkeley: University of California Press. p.111-145.
- GRANZINOLLI, M.A. & MOTTA JUNIOR, J.C., 2006. Small mammal selection by the white-tailed hawk in southeastern Brazil. **The Wilson Journal of Ornithology**, **118**:91-98.
- GYLDENSTOLPE, N., 1932a. A new *Scapteromys* from Chaco Austral, Argentine. **Arkiv för Zoologi**, **24B**(1):1-2.
- GYLDENSTOLPE, N., 1932b. A manual of Neotropical sigmodont rodents. **Kunglia Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**, Serie 3, **11**(3):1-164.
- HAFFNER, M., 1998. A comparison of the gross morphology and micro-anatomy of the foot pads in two fossorial and two climbing rodents (Mammalia). **Journal of Zoology (London)**, **244**:287-294.
- HERSHKOVITZ, P., 1960. Mammals of northern Colombia, preliminary report No. 8: Arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. **Proceedings of the United States National Museum**, **110**:513-568.
- HERSHKOVITZ, P., 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. **Fieldiana, Zoology**, **46**:1-524.
- HERSHKOVITZ, P., 1966. South American swamp and fossorial rats of the Scapteromyine Group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. **Zeitschrift für Säugetierkunde**, **31**:81-149.
- HERSHKOVITZ, P., 1993. A new central Brazilian genus and species of sigmodontine rodent (Sigmodontinae) transitional between akodonts and oryzomyines, with a discussion of muroid molar morphology and evolution. **Fieldiana, Zoology, N. S.**, **75**:1-18.
- HERSHKOVITZ, P., 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. **Bonner zoologische Beiträge**, **47**:193-256.
- HOFFSTETTER, R., 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. **Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle**, 2 Série, **35**:194-203.

- HOOPER, E.T. & MUSSER, G.G., 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (family Muridae), with comments on classification of muroid rodents. **Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan**, **123**:1-57.
- IBAÑEZ, C.; CABOT, J. & ANDERSON, S., 1994. New records of Bolivian mammals in the collection of the Estacion Biologica de Doñana. **Doñana, Acta Vertebrata**, **21**:79-83.
- ICZN, 1999. **International Code of Zoological Nomenclature, Fourth edition**. London: International Trust for Zoological Nomenclature, 117p.
- KEOGH, H., 1975. **A study of hair characteristics of 42 species of South African Muridae and the taxonomic application of these characteristics as definitive criteria**. M. Sc. Thesis, University of Cape Town, Rondebosch. R. S. A. (microfilm).
- LANGGUTH, A.; ALVES LIMEIRA, V.L. & FRANCO, S., 1997. Novo catálogo do material-tipo da coleção de mamíferos do Museu Nacional. **Publicações Avulsas do Museu Nacional**, **70**:1-29.
- LARESCHI, M., 1996. Estudio preliminar de la comunidad de roedores (Rodentia: Muridae) y sus ectoparásitos (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) en Punta Lara (Buenos Aires). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, **55**:113-120.
- LARESCHI, M. & MAURI, R., 1998. Acari: Dermansoidea (ácaros ectoparásitos de vertebrados). In: MORRONE, J. & COSCARÓN, S. (Eds.) **Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica**. La Plata: Ediciones Científicas Americanas. p.581-590.
- LARESCHI, M. & SÁNCHEZ LÓPEZ, M.I., 2000. Ectoparásitos (Phthiraptera y Acari) de roedores (Rodentia. Muridae: Sigmodontinae) en el delta bonaerense del río Paraná, Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, **59**:17-19.
- LAY, D.M., 1993. Anatomy of the heteromyid ear. In: GENOWAYS, H.H. & BROWN, J.H. (Eds.) **Biology of the Heteromyidae**. American Society of Mammalogists, Special Publications 10. p.270-290.
- LICHTENSTEIN, H., 1830. **Darstellung neuer order wenig bekannter Säugethiere in Abbildungen und Beschreibungen von Fünf und Sechzig Arten auf funfzig colorirten steindrucktafeln nach den Originalen des Zoologischen Museums der Universität zu Berlin**. Berlin: C. G. Lüderitz.
- LILJESTHRÖM, G. & LARESCHI, M., 1998. Aspectos de la ecología de *Hoplopleura scapteromydis* (Phthiraptera: Hoplopleuridae), ectoparásito de *Scapteromys tumidus* (Rodentia: Muridae) en Punta Lara, Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, **57**:115-120.
- LUNA, L. & PATTERSON, B.D., 2003. A remarkable new mouse (Muridae: Sigmodontinae) from southeastern Peru: with comments on the affinities of *Rhagomys rufescens* (Thomas, 1886). **Fieldiana, Zoology, New Series**, **101**:1-24.
- LUND, P.W., 1840. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Tillaeg til de to sidste afhandlinger over Brasiliens Dyreverden För sidste Jordomvaeltning. [Anden Afhandling and Tredie Afhandl.] **Kongelige Dansk Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandling**, Kjöbenhavn 8:273-296, pls. 25-27.
- MACFADDEN, B., 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. **Quaternary Research**, **54**:121-131.
- MACHADO, A.B.M.; FONSECA, G.A.B.; MACHADO, R.B.; AGUIAR, L.M.S. & LINS, L.V., 1998. **Livro Vermelho das espécies ameaçadas de extinção da fauna de Minas Gerais**. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas.
- MARINHO FILHO, J.; RODRIGUES, F.H.G. & JUAREZ, K.M., 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In: OLIVEIRA, P.S. & MARQUIS, R.J. (Eds.) **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna**. New York: Columbia University Press. p.266-284.
- MARINHO FILHO, J.; RODRIGUES, F.H.G.; GUIMARÃES, M.M. & REIS, M.L., 1998. Os mamíferos da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. In: MARINHO FILHO, J.; RODRIGUES, F.H.G. & GUIMARÃES, M.M. (Eds.) **Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas. História natural e ecologia de um fragmento de cerrado do Brasil Central**. Distrito Federal: GDF, SMACT, IBAMA. p.34-63.
- MASSOIA, E., 1976. Mammalia. In: RINGUELET, R. (Dir.) **Fauna de agua dulce de la República Argentina**. Buenos Aires: FECIC, 44:1-128.
- MASSOIA, E., 1979. Descripción de un genero y especie nuevos: *Bibimys torresi* (Mammalia - Rodentia - Cricetidae - Sigmodontinae - Scapteromyini). **Physis, Sección C**, **38**:1-7.
- MASSOIA, E., 1980. El estado sistemático de cuatro especies de cricétidos sudamericanos y comentarios sobre otras especies congénéricas (Mammalia-Rodentia). **Ameghiniana**, **17**:280-287.
- MASSOIA, E., 1981. La variabilidad morfológica de los molares de *Scapteromys* del Delta del Paraná (Mammalia, Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). **Historia Natural**, **2**:57-63.
- MASSOIA, E. & FORNES, A., 1964. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia -Cricetidae). I. Sistemática,

- distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). **Physis, Sección C**, **24**:279-297.
- MASSOIA, E & FORNES, A., 1965. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). II. Fundamentos de la identidad específica de *S. principalis* (Lund) y *S. gnambiquarae* (M. Ribeiro). **Neotropica**, **11**(34):1-7.
- MASSOIA, E.; PASTORE, H. & HEINONEN FORTABAT, S., 1999. Análisis de regurgitados de *Tyto alba* de Escuela Pcial. N° 17 "J. Sabiaur", Dto. Bermejo, Pcia. de Chaco. **Boletín Científico Asociación para la Protección de la Naturaleza**, **36**:2-4.
- MCKENNA, M.C. & BELL, S.K., 1997. **Classification of mammals above the species level**. New York: Columbia University Press, 631p.
- MIRANDA, J.A.; NUNES, A.P.; OLIVEIRA, L.F.B. & MATTEVI, M.S., 1999. The karyotype of the South American rodent *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830). **Cytobios**, **98**:137-147.
- MIRANDA RIBEIRO, A., 1914. Historia Natural. Zoologia. Cebidae, Hapalidae; Vespertilionidae, Emballonuridae, Phyllostomatidae; Felidae, Mustelidae, Canidae, Procyonidae; Tapyridae; Suidae, Cervidae; Sciuridae, Muridae, Octodontidae, Coenduidae, Dasypodidae, Caviidae e Leporidae; Platanistidae; Bradynodidae, Myrmecophagidae, Dasypodidae; Didelphyidae. **Comissão de Linhas Telegráficas Estrategicas de Matto-Grosso ao Amazonas**, Anexo 5:3-49+3p, 25 láminas.
- MOOJEN, J., 1965. Novo gênero de Cricetidae do Brasil central (Glires, Mammalia). **Revista Brasileira de Biologia**, **25**:281-285.
- MUSSER, G.G.; CARLETON, M.D.; BROTHERS, E.M. & GARDNER, A.L., 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* "capito". **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **236**:1-376.
- NASON, E.S., 1948. Morphology of hair of Eastern North American bats. **American Midland Naturalist**, **39**:345-361.
- NAVARRO, G., 2004. Capítulo III. Provincia Biogeográfica del Cerrado. In: NAVARRO, G. & MALDONADO, M. (Eds.) **Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos**. Santa Cruz: Centro de Ecología Simón I. Patiño. p.99-155.
- NAVAS, S.; LARESCHI, M. & VOGLINO, D., 2003. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from Northeastern Buenos Aires Province, Argentina. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, **98**:45-49.
- PARDIÑAS, U.F.J., 1996. El registro fósil de *Bibimys* Massoia, 1979 (Rodentia). Consideraciones sobre los Scapteromyini (Cricetidae, Sigmodontinae) y su distribución durante el Plioceno-Holoceno en la región pampeana. **Mastozoología Neotropical**, **3**:15-38.
- PARDIÑAS, U.F.J., 1999. Fossil murids: taxonomy, paleoecology, and paleoenvironments. In: TONNI, E.P. & CIONE, A.L. (Eds.) **Quaternary vertebrate paleontology in South America**. Balkema: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, **12**. p.225-254.
- PARDIÑAS, U.F.J. & TETA, P., 2005. Roedores sigmodontinos del Chaco Húmedo de Formosa: aspectos taxonómicos y distribución geográfica. In: DI GIACOMO, A.G. & KRAPOVICKAS, S.F. (Eds.) **Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo**. Buenos Aires: Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Temas de Naturaleza y Conservación, 4. p.501-517.
- PARDIÑAS, U.F.J.; CIONE, A.L.; SAN CRISTOBAL, J.; VERZI, D.H. & TONNI, E.P., 2004. A new last Interglacial continental vertebrate assemblage in Central-Eastern Argentina. **Current Research in the Pleistocene**, **21**:111-112.
- PARDIÑAS, U.F.J.; D'ELÍA, G. & ORTIZ, P., 2002. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. **Mastozoología Neotropical**, **9**:209-252.
- PARDIÑAS, U.F.J.; D'ELIA, G.; CIRIGNOLI, S. & SUAREZ, P., 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos grasslands of Argentina. **Journal of Mammalogy**, **86**:462-474.
- PARDIÑAS, U.F.J.; TETA, P.; D'ELÍA, G.; CIRIGNOLI, S. & ORTIZ, P., 2007. Resolution of some problematic type localities for sigmodontine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). In: KELT, D.A.; LESSA, E.; SALAZAR-BRAVO, J.A. & PATTON, J.L. (Eds.) **The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson**. Berkeley: University of California Publications in Zoology, 134. p.391-416.
- PEARSON, O.P., 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. **Journal of Zoology (London)**, **202**:225-237.
- PERCEQUILLO, A., 2003. **Sistemática de *Oryzomys* Baird, 1858: definição dos grupos de espécies e revisão taxonômica do grupo *albigularis* (Rodentia, Sigmodontinae)**. Tesis doctoral inédita, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- PERRIN, M.R. & CAMPBELL, B.S., 1980. Key to mammals of the Andries Vosloo Kudu Reserve (Eastern Cape), based on their hair morphology, for use in predator scat analysis. **South African Journal of Wildlife Research**, **10**:1-14.

- PETERS, W., 1861. Über einige merkwürdige Nagethiere (*Spalacomys indicus*, *Mus tomentosus* und *Mus squamipes*) des Königl. zoologischen Museums. **Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1860**:139-156 + 2 láms.
- PURVIS, A.; AGAPOW, P.M.; GITTLEMAN, J.L. & MACE, G.M., 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. **Science**, **288**:328-330.
- REIG, O.A., 1972. **The evolutionary history of the South American cricetid rodents**. Tesis doctoral inédita, College University, Londres.
- REIG, O.A., 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). **Journal of Zoology (London)**, **181**:227-241.
- REIG, O.A., 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. **Journal of Zoology (London)**, **192**:257-281.
- REIG, O.A., 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.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T., 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. (Eds.) **Cerrado: Ambiente e Flora**. Planaltina: EMBRAPA-CPAC. p.89-168.
- RODRIGUES, F.H.G.; SILVEIRA, L.; JÁCOMO, A.T.A.; CARMIGNOTTO, A.P.; BEZERRA, A.M.R.; COELHO, D.; GARBOGINI, H.; PAGNOZZI, J. & HASS A., 2002. Composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás. **Revista Brasileira de Zoologia**, **19**:589-600.
- RONDEROS, R., 1965. Notas sobre Anoplura argentinos (Insecta). **Neotropica**, **11** (35):46-49.
- SANTOS FILHO, M.; SILVA, M.N.F. & SILVA, D.J., 2001. Ocorrência da espécie *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830) (Mammalia, Rodentia) em Unidade de Conservação. Corumbá, Mato Grosso do Sul: 3 Simpósio Sobre Recursos Sócios Econômicos do Pantanal Um Desafio do Novo Milênio.
- SIERRA DE SORIANO, B., 1969. Algunos caracteres externos de cricetinos y su relación con el grado de adaptación a la vida acuática (Rodentia). **Physis, Sección C**, **28**:471-486.
- SILVA, C.R.; PERCEQUILLO, A.R.; IACK XIMENES, G.E. & DE VIVO, M., 2003. New distributional records of *Blarinomys breviceps* (Winge, 1888) (Sigmodontinae, Rodentia). **Mammalia**, **67**:147-152.
- SMITH, M.F. & PATTON, J.L., 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: Evidence from cytochrome *b*. **Journal Mammalian Evolution**, **6**:89-128.
- STATSOFT, INC., 2001. **Statistica (data analysis software system)**. Version 6. Statsoft, Inc., Tulsa, Oklahoma.
- STEPAN, S.J., 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. **Fieldiana, Zoology, New Series**, **80**:1-112.
- SUTTON, C.A., 1994. Studies on the nematodes parasites of Argentine cricetid rodents. **Gayana, Zoología**, **58**:71-77.
- TERÁN, M.F.; AYALA, J. & HURTADO, J.C., 2008. Primer registro de *Kunsia tomentosus* (Rodentia: Cricetidae) en el norte del departamento de La Paz, Bolivia. **Mastozoología Neotropical**, **15**:129-133.
- TETA, P.; LOPONTE, D. & ACOSTA, A., 2004. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) del Holoceno tardío del nordeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). **Mastozoología Neotropical**, **11**:69-80.
- THOMAS, O., 1884. On a collection of Muridae from central Peru. **Proceedings of the Zoological Society of London 1884**:447-458.
- TONNI, E.P.; CIONE, A.L. & FIGINI, A., 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the Pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **147**:257-281.
- TONNI, E.P.; VERZI, D.H.; BARGO, M.S.; SCILLATOYANE, G.J. & PARDIÑAS, U.F.J., 1996. Bioestratigrafía del Cenozoico Superior continental en las barrancas costeras de Necochea y Miramar, provincia de Buenos Aires, República Argentina. **4 Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, Actas**, **1**:63-71.
- VASALLO, A.I., 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). **Journal of Zoology (London)**, **244**:415-427.
- VERZI, D.H. & OLIVARES, A.I., 2006. Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): adaptations and constraints related to a specialized mandibular position in digging. **Journal of Zoology (London)**, **270**:488-501.
- VERZI, D.H.; DESCHAMPS, C.M. & TONNI, E.P., 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **212**:315-329.

- VOGLINO, D. & PARDIÑAS, U.F.J., 2005. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos pleistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal. **Ameghiniana**, **42**:143-158.
- VOSS, R.S., 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **188**:259-493.
- VOSS, R.S., 1991 An introduction to the neotropical murid rodent genus *Zygodontomys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **210**:1-113.
- VOSS, R.S. 2003. A new Ecuadorean species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. **American Museum Novitates**, **3421**:1-47.
- VOSS, R.S. & CARLETON, M.D., 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz, with comments on phylogenetic relationships and oryzomyine monophyly. **American Museum Novitates**, **3085**:1-39.
- VOSS, R.S. & MYERS, P., 1991. *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Muridae) and the significance of Lund's Collections from the Caves of Lagoa Santa, Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **206**:414-432.
- WEKSLER, M., 2003. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **29**:331-349.
- WEKSLER, M., 2006. Phylogenetic relationships of oryzomyine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **296**:1-149.
- WEKSLER, M.; PERCEQUILLO, A.R. & VOSS, R.S., 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). **American Museum Novitates**, **3537**:1-29.
- WERNECK, F.L., 1935. Oito espécies novas de Mallophaga encontradas em mamíferos (Nota previa). **Brasil-Médico**, **49**(27):597-599.
- WERNECK, F.L., 1936. Contribuição ao conhecimento dos mallophagos encontrados nos mamíferos sul-americanos. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, **31**:391-589.
- WHITMORE, T.C. & PRANCE, G.T. (Eds.), 1987. **Biogeography and Quaternary history in Tropical America**. Oxford: Clarendon Press.
- WILLIAMS, S.H. & KAY, R.F., 2001. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. **Journal of Mammalian Evolution**, **8**:207-229.
- WINGE, H., 1887. Jordfundne og nulevende Gnavere (*Rodentia*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. **E Museo Lundii**, **1**(3):1-178 + 18 láminas.

APÉNDICE 1

Listado de ejemplares estudiados en este trabajo correspondientes a los géneros *Gyldenstolpia* gen.nov., *Kunsia*, *Scapteromys* y sigmodontinos relacionados. El detalle de los acrónimos empleados es como sigue: American Museum of Natural History, New York, EE.UU. (AMNH); Coleção de Mamíferos, Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil (UFSC); Coleção de Mamíferos, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil (UnB); Colección de Mamíferos “Félix de Azara”, Buenos Aires, Argentina (CAF); Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina (CNP); Colección de Mamíferos del Instituto de Limnología “Raúl Ringuelet”, Buenos Aires, Argentina (ILPLA); Colección de Vertebrados del Museo de Historia Natural “Noel Kempff Mercado”, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (MNK); Colección Lund, Zoologisk Museum, Universidad de Copenhague, Dinamarca (ZMUC); Field Museum of Natural History, Chicago, EE.UU. (FMNH); Catálogo de campo de Guillermo D’Elia (GD); Musée National d’Histoire Naturelle, París, Francia (MHNP TAR); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP); Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina (MMP-M); Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MN); Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCN-PV); National Museum of Natural History, Washington D.C., EE.UU. (USNM) y Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo, Suecia (NRM).

Gyldenstolpia fronto chacoensis.— ARGENTINA, CHACO: río de Oro (NRM 26, holotipo de *Scapteromys chacoensis*).

† *Gyldenstolpia fronto fronto*.— BRASIL, MINAS GERAIS: “Lapa da Escrivania Nr. 5” (ZMUC s/n, holotipo e hipodigma de *Scapteromys fronto*), “? Lapa da Serra das Abelhas” (ZMUC s/n); BRASIL, sin datos (MCN-PV 3572).

Gyldenstolpia planaltensis.— BRASIL, DISTRITO FEDERAL, Brasília: Jardim Zoológico de Brasília (CAF 2685, MN 21300 [holotipo de *Kunsia fronto planaltensis*], MN 21826, MN 21828, MN 21829, MN 21830, MN 21831, MN 21832, MN 21833, MN 21834, MN 21835, MN 21836, MN 21837, MN 21838, MN 21839, MN 21840, MN 21841, MN 21842, MN 21843, MN 21844, MN 21845, MN 21846, MN 21847, MN 21848, MN 21849, MN 21850, MNHN 2790, UFSC 2613 [=MN 21827]); Planaltina: Estação Ecológica de Águas Emendadas (UnB 1515, UnB 1516, UnB 1549).

Kunsia tomentosus principalis.— BRASIL, MINAS GERAIS, “Lapa da Escrivania Nr. 5” (ZMUC s/n, lectotipo, paralectotipo, hipodigma y materiales referidos de *Mus principalis*).

Kunsia tomentosus tomentosus.— BOLIVIA, SANTA CRUZ: Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Campamento “Huanchaca II” (MNK 2078, VCC 114), Mangabalito (LHE 1619, LHE 1620); BENI: San Joaquín (FMNH 122710, USNM 364760), 15 km N de San Joaquín (FMNH 122711). BRASIL, MATO GROSSO: Campos Novos (MN 2054 [lectotipo de *Scapteromys gnambiquaræ*], MN 316), Campos do Riacho Lambary (MN 2053), Último Acampamento (MN 2055); GOIÁS, Mineiros: Parque Nacional das Emas (UnB 1705, UnB 1706).

Scapteromys aquaticus.— ARGENTINA, BUENOS AIRES: La Balandra, 34° 56' S, 57° 43' O (CNP 718, CNP 719, CNP 720, CNP 721, CNP 724, CNP 725, CNP 726, CNP 727, CNP 728, CNP 729, ILPLA 45, ILPLA 52, ILPLA 97, ILPLA 98, ILPLA 99, ILPLA 100, ILPLA 101, ILPLA 102, ILPLA 103, ILPLA 104, ILPLA 105, ILPLA 106, ILPLA 108, ILPLA 109, ILPLA 172, ILPLA 188, ILPLA 189, ILPLA 233, ILPLA 234, ILPLA 235, ILPLA 236, ILPLA 237, ILPLA 238, ILPLA 239, ILPLA 240, ILPLA 241, ILPLA 242, ILPLA 243, ILPLA 245, ILPLA 246, ILPLA 247, ILPLA 248, ILPLA 249, ILPLA 250, ILPLA 252, ILPLA 253, MLP 08.IV.97.5, MLP 1.VIII.00.17, MLP 1.VIII.00.19, MLP 1.VIII.00.20, MLP 15.X.01.1, MLP 15.X.01.2, MLP 15.X.01.3, MLP 15.X.01.4, MLP 15.X.01.5, MLP 15.X.01.6, MLP 25.IV.01.8, MLP 25.IV.01.9, MLP 25.IV.01.10, MLP 25.IV.01.11, MLP 26.V.99.9, MLP 27.XI.01.5, MLP 27.XI.01.6, MLP 27.XII.01.1, MLP 27.XII.01.2, MLP 27.XII.01.3, MLP 27.XII.01.4, MLP 29.XII.00.10, MLP 29.XII.00.11, MLP 29.XII.00.4, MLP 29.XII.00.5, MLP 29.XII.00.6, MLP 29.XII.00.7, MLP 29.XII.00.8, MLP 29.XII.00.9, MLP 5.VIII.98.5, MLP 5.VIII.98.6). PARAGUAY, PARAGUARI: costa del Río Tebicuary, 26°24'S, 57°02'O (GD 309).

†*Scapteromys hershkovitzi*.— ARGENTINA, BUENOS AIRES: Punta San Andrés (MMP-M 853, holotipo; MMP-M 1079, hipodigma).

Scapteromys tumidus.— URUGUAY, MONTEVIDEO: Parque Lecoq, 34° 49' S, 56° 21' O (AMNH 206208, AMNH 206209, AMNH 206210, AMNH 206216, AMNH 206217, AMNH 206218, AMNH 206219, AMNH 206220, AMNH 206221, AMNH 206222, AMNH 206223, AMNH 206224, AMNH 206225, MNHN 649, MNHN 968, MNHN 1433, MNHN 1434, MNHN 1438, MNHN 1439, MNHN 1440, MNHN 1866, MNHN 1926, MNHN 2459).

Sigmodontinae género y especie indeterminados.— ARGENTINA, BUENOS AIRES: Constitución (MMP-M s/n, varios molares aislados). BOLIVIA, TARIJA: Tarija (MHNP TAR-1, citado como *K. fronto* por REIG, 1972, 1994).

APÉNDICE 2

Localidades de registro para los géneros *Gyldenstolpia* gen.nov. y *Kunsia stricto sensu* (para este último se sigue básicamente la reciente compilación de BEZERRA *et al.*, 2007). Se indica, según corresponda, número del ejemplar voucher (sólo uno si existieran varios con igual localidad) y/o fuente bibliográfica que documenta la procedencia. La numeración consecutiva corresponde a la empleada en la figura 38. Para los acrónimos, véase el Apéndice 1; otros empleados: Natural History Museum, London, Inglaterra (BMNH), Estación Biológica Doñana, Sevilla, España (EBD), Catálogo de campo de Louise H. Emmons (LHE), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP).

Gyldenstolpia fronto chacoensis.— 1. ARGENTINA, CHACO: río de Oro, localidad exacta no disponible (NRM 26; GYLDENSTOLPE, 1932a).

†*Gyldenstolpia fronto fronto*.— 2. BRASIL, MINAS GERAIS: Lagoa Santa, “Lapa da Escrivania Nro. 5”, ca. 19°39'S, 43°54'O (ZMUC s/n; WINGE, 1887).

Gyldenstolpia planaltensis.— 3. BRASIL, DISTRITO FEDERAL: Brasília, Jardim Zoológico de Brasília, 15°47'S, 47°55'O (MN 21300; ÁVILA-PIRES, 1972); 4. BRASIL, DISTRITO FEDERAL: Planaltina: Estação Ecológica de Águas Emendadas, 15°32' – 15°38'S, 47°33' – 47°37'O (UnB 1515).

Kunsia tomentosus principalis.— 5. BRASIL, MINAS GERAIS: Lagoa Santa, “Lapa da Escrivania Nro. 5” (ZMUC s/n; WINGE, 1887).

Kunsia tomentosus tomentosus.— 6. BOLIVIA, BENI: 15 km N San Joaquín, Isla Redonda de Caravana, ca. 12°55'S, 64°49'O (FMNH 122711; HERSHKOVITZ, 1966); 7. BOLIVIA, BENI: San Joaquín, monte del río Machupo, 13°04'S, 64°49'O (USNM 364760; ANDERSON, 1997); 8. BOLIVIA, SANTA CRUZ: Mangabalito, 13°46'S, 60°33'O (LHE 1619); 9. BOLIVIA, SANTA CRUZ: Serranía de Huanchaca, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Los Fierros, 14°16'S, 61°02'O (LHE 1594; BEZERRA *et al.*, 2007); 10. BOLIVIA, SANTA CRUZ: Serranía de Huanchaca, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Campamento “Huanchaca II”, 14°31'25"S, 60°44'22"O, 700m (MNK 2078; EMMONS, 1999); 11. BOLIVIA, SANTA CRUZ: 45km E de Aserradero Moira, 14°37'S, 60°48'O (EBD 8750; IBÁÑEZ *et al.*, 1994); 12. BRASIL, AMAZONAS: Humaitá, Escola Agrotécnica de Humaitá, 7°33'S, 63°04'O (MPEG 33965; BEZERRA *et al.*, 2007); 13. BRASIL, RONDÔNIA: Vilhena, Fazenda Planalto, 12°32'S, 60°22'O (MN 53969; MIRANDA *et al.*, 1999); 14. BRASIL, MATO GROSSO: Chapada dos Parecis, Último Acampamento, 12°47'S, 59°59'O (BMNH 21.6.3.1; GYLDENSTOLPE, 1932a); 15. BRASIL, MATO GROSSO: Chapada dos Parecis, Serra do Norte, Campos Novos, 12°50'S, 59°45'O (MN 2054; MIRANDA RIBEIRO, 1914); 16. BRASIL, MATO GROSSO: Serra do Roncador, 260 km N Xavantina, ca. 12°51'S, 51°46'O (BMNH 1979.325; VOSS, 1991; BEZERRA *et al.*, 2007); 17. BRASIL, MATO GROSSO: Chapada dos Parecis, Serra do Norte, Campos do Riacho Lambary, 14°48'S, 57°41'O (MN 2053; MIRANDA RIBEIRO, 1914); 18. BRASIL, MATO GROSSO: Porto Estrela, Estação Ecológica Serra das Araras, 15°39'S, 57°13'O (MZUSP 32463; SANTOS-FILHO *et al.*, 2001; BEZERRA *et al.*, 2007); 19. BRASIL, GOIÁS: Mineiros, Parque Nacional das Emas, 18°15'S, 52°53'O (MN 62567; RODRIGUES *et al.*, 2002).

APÉNDICE 3

Especímenes examinados (en orden alfabético, mayormente pertenecientes a las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina [MACN]) para cuantificar el número de pelos por escama caudal (sector medio dorsal): *Abrawayaomys ruschii* (MACN 20253; Puerto Península, Misiones); *Abrothrix illuteus* (MACN 50434; Andalgalá, Catamarca); *Abrothrix jelskii* (MACN 27.75, MACN 27.76; Sierra de Zenta, Jujuy); *Andalgalomys olrogi* (MACN 20652; La Botija, San Luis); *Andinomys edax* (MACN 17565; Campo Quijano, Salta); *Auliscomys sublimis* (MACN 27.72; La Laguna, Sierra de Zenta, Jujuy); *Brucepattersonius* sp. (MACN 12.24, Dos de Mayo, Misiones); *Chinchillula sahamae* (MACN 3359, MACN 3355; La Paz, Bolivia); *Delomys dorsalis* (MACN 17766; Misiones); *Echimys grandis* (MACN 31158; Río Amazonas, Ecuador); *Euryoryzomys legatus* (MACN 30286; Aguaray, Salta); *Holochilus brasiliensis* (MACN 13899; Parque Pereyra, Buenos Aires); *Holochilus chacarius* (MACN 14341; Río de Oro, Chaco); *Kannabateomys amblyonyx* (MACN 52.42; Tobuna, Misiones); *Mus musculus* (MACN 39601; Concepción, Tucumán); *Myocastor coypus* (MACN 17670; Paso de los Libres, Corrientes); *Neacomys spinosus* (MACN 50381; Ichilo, Santa Cruz, Bolivia); *Nectomys squamipes* (MACN 51.59, Río Iguazú, 60 km Pto. Iguazú, Misiones); *Neotomys ebriosus* (MACN 27.80; Sierra de Zenta, Jujuy); *Nephelomys albigularis* (MACN 50345; Chapare, Cochabamba, Bolivia); *Notiomys edwardsii* (MACN 19334; Bariloche, Río Negro); *Octodontomys gliroides* (MACN 34272; Chilecito, La Rioja); *Ondatra zibethicus* (MACN 17567, EE.UU); *Proechimys* sp. (MACN 50342; Cochabamba, Bolivia; MACN 14222; Santa Cruz, Bolivia); *Pseudoryzomys simplex* (MACN 20764; P.N. Río Pilcomayo, Formosa); *Rattus rattus* (MACN 3093; Concepción, Tucumán); *Reithrodontomys megalotis* (MACN 17731; Lawrence, Douglas Co., Kansas); *Rhiphidomys austrinus* (MACN 51158; Río Santa María, Orán, Salta); *Rhiphidomys mastacalis* (MACN 17740; Posos de Caldas, Minas Gerais); *Sigmodon hispidus* (MACN 17762; EE.UU); *Sooretamys angouya* (MACN 20781; Paso Pomelo, P.N. Río Pilcomayo, Formosa); *Thomasomys cinereus* (MACN 31154; Pichincha, Ecuador); *Thomasomys paramorum* (MACN 31147; Pichincha, Ecuador); *Wiedomys pyrrhorhinos* (MACN 17764; Alagoas, Ipanema, Brasil).