ANÁLISIS DE LA EVIDENCIA PALEONTOLÓGICA EN TORNO AL ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DE LOS ROEDORES CRICÉTIDOS AMERICANOS, CON ÉNFASIS EN AQUELLOS DE LA SUBFAMILIA SIGMODONTINAE

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

Tesista:

CHRISTOPHE RONEZ

Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus)

Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET)

Directores:

ULYSES F. J. PARDIÑAS

Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus)

Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET)

Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO, Quito, Ecuador)

LUCIANO J. M. DE SANTIS

Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM)

Universidad Nacional de La Plata (UNLP)

Cátedra de Anatomía Comparada

Tomo 1: Texto principal

2023

Índice

Agradecimientos vi
Resumen ix
Abstract xi
Introducción 1
Problemática abordada 6
Hipótesis y objetivos 8
Sumario del contenido de la tesis 10
Capítulo 1 – Hacia una diagnosis de los cricétidos americanos no arvicolinos vivientes 13
1.1 Introducción 13
1.2 Materiales y métodos 16
1.3 Resultados 17
1.3.1 Consenso filogenético de base molecular 17
1.3.2 Estudio de caracteres 20
1.3.3 Caracterización morfológica de las subfamilias Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae 39
1.4 Discusión 39
1.4.1 Desarrollo de raíces accesorias 39
1.4.2 Factores que influyen en la altura de la corona 40
1.4.3 Desarrollo del procíngulo 42
1.4.4 Relación entre estructuras 43
1.4.5 Estructuras remanentes 45
1.4.6 Vinculando morfología y filogenia 46
1.4.7 Limitaciones y consideraciones finales 48
1.5 Conclusión 51
Capítulo 2 – Sistemática de los cricétidos no arvicolinos del Mioceno y Plioceno de Norte América 54
2.1 Introducción 54
2.2 Materiales y métodos 58
2.2.1 Material estudiado 58
2.2.2 Metodologías empleadas 59
2.3 Resultados 60
2.3.1 Género *Abelmoschomys* 60
2.3.2 Género *Bensonomys* 62
2.3.3 Género *Cimarronomys* 75
2.3.4 Género *Copemys* 77

2.3.5 Género *Honeymys* ... 93
2.3.6 Género *Postcopemys* ... 99
2.3.7 Género *Prosigmodon* ... 107
2.3.8 Género *Sigmodon* ... 114
2.3.9 Género *Symmetrodontomys* ... 119
2.3.10 Género *Tregomys* ... 126
2.3.11 Gen. nov. 1 ... 132
2.3.12 Gen. nov. 2 ... 135
2.3.13 Gen. nov. 3 ... 137
2.3.14 Gen. nov. 4 ... 142
2.3.15 Gen. nov. 5 ... 145
2.3.16 Gen. nov. 6 ... 147
2.3.17 Gen. nov. 7 ... 152
2.3.18 Gen. nov. 8 ... 155
2.3.19 Gen. nov. 9 ... 157
2.4 Discusión ... 164
2.4.1 Sigmodontinae fósiles en América del Norte ... 164
2.4.2 Neotominae ... 169
2.4.3 Tylomyinae ... 173
2.4.5 Taxones *incertae sedis* y *Copemys* ... 175
2.5 Conclusión ... 177
Capítulo 3 – Paleogeografía, migraciones y evolución temprana de Sigmodontinae ... 181
3.1 Introducción ... 181
3.2 Materiales y métodos ... 184
3.3 Resultados ... 185
3.3.1 Mioceno Temprano y Medio ... 185
3.3.2 Mioceno Tardío ... 185
3.3.3 Plioceno ... 186
3.3.4 Pleistoceno ... 187
3.4 Discusión ... 188
3.4.1 Principales eventos geo-bióticos en América del Sur desde el Mioceno ... 188
3.4.2 Evolución de Cricetidae ... 195
3.5 Conclusiones ... 206
Consideraciones finales ... 209
Bibliografía ... 213

AGRADECIMIENTOS

Durante los años pasados en Argentina, pero también a lo largo de mi formación académica en Europa, tuve la oportunidad de interactuar con muchas personas. En este sentido me es importante agradecer a las siguientes como así a instituciones.

A mis directores quienes me acompañaron durante el doctorado. Ulyses Pardiñas me dio su confianza al encargarme este proyecto cuando todavía estudiaba mi maestría. Los intercambios con él siempre han sido constructivos y aportaron mucho en lo que hace a mi formación, tanto desde un punto de vista personal como científico. Luciano de Santis también me alentó con su apoyo académico y su experiencia a lo largo de este proceso y hasta las últimas etapas de este trabajo.

A mis profesores, en particular a Roberto Machiarelli quien me aconsejó en mi formación temprana para estudiar en otras instituciones que no fueran francesas; a Vincent Lazzari quien dirigió mis primeros estudios con roedores, cuya motivación sin límite me dio el aliento para estudiar el grupo; a Raef Minwer-Barakat y Joan Femenias quienes supieron confiar en mí desde mis inicios en Barcelona. Miembros de Palévoprim, del Instituto Catalá de Paleontología, y del Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier supieron guiarme en los momentos críticos de mi formación académica. A Everett Lindsay, quien viajó a Argentina en 2017 y tuvo la enorme generosidad de ceder a nuestro laboratorio una colección de calcos de fósiles de muroideos norteamericanos que han sido el "corazón" de mi objeto de estudio en esta tesis. A "Bob" Robert Martin, por haberme alojado durante varios días en su casa donde la charlas compartidas impactaron buena parte de los procesos asociados.

A las diferentes instituciones cuyo apoyo económico fue necesario para la realización de la presente tesis: la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por apoyar con el financiamiento del doctorado; al Instituto de Diversidad y Evolución Austral y al Centro Nacional Patagónico, por proveerme un lugar y contexto de trabajo.

A los curadores y personales de colecciones quienes me otorgaron acceso a la mayor parte del material estudiado en esta tesis: J Alvarado (IGM), J Arroyo Cabrales (INAH), O Carranza-Castañeda (MPGJ), C Conroy (MVZ), J Decher (ZFMK MAM), N Den Ouden (RGM), J Dines (LACM), A Folie (RBINS), J Galkin (AMNH), P Holroyd (UCMP), R Huterrer (ZFMK MAM), S Lucero (MACN), D Lunde (LACM), S McLeod (LACM), A Milhouse (USNM), P Ortiz (PVL), U Pardiñas (CNP, CNP-E), B Patterson (FMNH), O Pauwels (RBINS), V Rhue (LACM), W Simpson (FMNH), P Teta (MACN), L Van Den Hoeck Ostende (RGM), J Vargas (CNMA), R Voss (AMNH), V. Romero (IGM), X Wang (LACM).

A los investigadores y personas cuyas interacciones me aportaron consejos, dudas y preguntas: J Arroyo, F Barbière, M Boivin, M Botero, J Brito, C Cañón, O Carranza-Castañeda, L de Santis, D Kathlof, T Kelly, G Libardi, E Lindsay, R Martin, C Nivelo, G Oñate-Angulo, P Ortiz, A Pacheco, U Pardiñas, J Torres, C Vieytes.

A los amigos de siempre, Cristina, Damien, Emma, Florian, Jérémie, Laurent, Manu, Océane, Romain, Simon Maggle, Rémi.

A toda la gente que conocí durante el doctorado quienes se convirtieron en amigos cercanos, especialmente a: Alberto, Ale, Carancho, Chicho, el Doc., el Pelado, Facu, Fede, Franck, Franco, Garrido, Gastón, Gustavo, Jero, Juan Martin, Julio, Leila, Lucas, Pigui, Romi, Santi y muchos más.

A la escalada, a todas las personas con quien compartí un momento, una vía, una cumbre. Al Club Andino Puerto Madryn y a los Grimpeurs Argentonais Galtois, a Clément y Nicolas, escaladores que se fueron de este mundo.

A mi familia, mis padres Christian y Marie-Ange, Anthony y Christelle, Angélique y Stéphane. A Emilien, Lucille, Manuela y Maximilien, los mejores sobrinos del mundo quienes tienen al mejor tío del mundo. A la memoria de Mimie y Gilbert. Ellos siempre me alentaron a seguir haciendo lo que me gusta.

Este manuscrito está dedicado a todas aquellas personas e instituciones quienes estuvieron presentes siempre o en algún momento en mi carrera.

RESUMEN

Los roedores de la subfamilia Sigmodontinae representan alrededor de 90 géneros y 500 especies vivientes. Con Neotominae y Tylomyinae, forman la expresión autóctona de Cricetidae en América. La historia fósil tardía (desde el Plioceno de América del Sur) del grupo ha sido revisada en algunas oportunidades, pero no su historia temprana. En el Mioceno y Plioceno de América del Norte existe una fauna de Cricetidae fósil cuyas relaciones con la evolución de Sigmodontinae ha sido propuesta en múltiples oportunidades. Esta tesis tiene por objetivo la revisión de dicho registro fósil y su integración en el marco sistemático actual, cosa que aún no fue realizada. Para lograr este objetivo se exploró la morfología dentaria y cráneo mandibular de los cricétidos americanos no-arvicolinos con la intención de determinar caracteres claves para la identificación de, por lo menos, el nivel subfamiliar. Luego, estos resultados fueron incluidos en un contexto histórico y geográfico teniendo en cuenta los eventos pasados en América del Sur desde el Mioceno. Los caracteres determinados a lo largo de esta tesis doctoral, entre otros la rotación de cúspides, las conexiones entre ellas, la hipsodoncia, la presencia de raíces accesorias, etc., permitieron desarrollar una novedosa revisión del registro fósil de América del Norte. El contenido específico de varios géneros, tales como *Bensonomys*, *Copemys*, *Jacobsomys* y *Prosigmodon* fue reevaluado en uno de los 9 géneros nuevos descriptos o en uno de los 10 géneros conocidos para esa época. Las especies *Abelmoschomys simpsoni*, *Cimarronomys stirtoni*, *Symmetrodontomys beckensis*, *S. daamsi*, *S. simplicidens*, *S. verdensis*, Gen. nov. 6 *holocuspis*, y Gen. nov. 6 *tecolotum* marcan las primeras apariciones de Sigmodontinae en América del Norte. Pero también se reconocieron en este análisis formas fósiles de Neotominae y, por primera vez, Tylomyinae. Al comparar esta diversidad pasada con la actual se discutieron los eventos vinculados a la dispersión y evolución de los clados principales y de sus tiempos de divergencia. En una apretada síntesis se puede sugerir que el poblamiento temprano de Sigmodontinae en América del Sur se produce a partir de 2 ingresos principales. Por un lado, con el registro de *Abelmoschomys* hacia los 9 Ma en Florida (EE.UU.) se puede establecer un punto de partida certero para la diversificación de la subfamilia. Este evento ocurrió en

América del Norte. Esta línea, origen de Oryzomyalia, se habría dispersado (ya fuera por América Central o por la región Caribe) hacia América del Sur y radiado in situ, en un continente complejo dominado por la orogenia Andina y las retracciones de los grandes sistemas acuáticos Pebas y Paranense. Contra esto, la historia de Sigmodontalia parece tener su origen y diversificación temprana en América del Norte, con una dinámica ulterior compleja de intercambios con América Central y del Sur.

ABSTRACT

The rodents belonging to the subfamily Sigmodontinae encompass approximately 90 genera and 500 extant species. Together with Neotominae and Tylomyinae, they constitute the indigenous representatives of Cricetidae in the Americas. While the recent fossil history of this group, dating back to the South American Pliocene, has been subject to periodic review, its early history remains largely unexplored. Within the Miocene and Pliocene epochs of North America, a fossil fauna of Cricetidae has been yelded, and numerous attempts have been made in order to establish its relation with the early evolution of Sigmodontinae. The main purpose of this thesis is, for the first time, to evaluate this fossil record and integrate it into the current systematic framework. In order to achieve this objective, the dental morphology, as well as the cranial and mandibular characteristics of non-arvicoline American cricetids, were meticulously examined to identify characters that could be used in determing, at least, the subfamilial level. Subsequently, these findings were placed into a context taking into account past events in South America since the Miocene. The identified features, including cusp rotation, the conexion between cups, hypsodonty, and the presence of accessory roots, among others, culminate in an innovative reappraisal of the North American fossil record. The species content of several genera, such as *Bensonomys*, *Copemys*, *Jacobsomys*, and *Prosigmodon*, were reassessed either within on of the 9 newly described genera or among the 10 genera known to have existed by this time. Noteworthy, the species *Abelmoschomys simpsoni*, *Cimarronomys stirtoni*, *Symmetrodontomys beckensis*, *S. daamsi*, *S. simplicidens*, *S. verdensis*, Gen. nov. 6 *holocuspis*, and Gen. nov. 6 *tecolotum* mark the earliest occurrences of Sigmodontinae in North America. Additionally, through this analysis, fossil forms of Neotominae were recognized, and for the first time, Tylomyinae were identified. By comparing the past diversity with the present, the events related to the dispersion and evolution of the principal clades and their divergence time were discussed. In brief, it can be pointed that the first appearance of Sigmodontinae in South America took place via two primary entries. First, with the discovery of *Abelmoschomys* around 9 Ma in Florida (USA), a definitive starting point was established for the subfamily's diversification. This occurrence originated in

North America. Subsequently, this lineage, which led to Oryzomyalia, presumably dispersed (either through Central America or the Caribbean region) into South America, where it produced an in-situ radiation in a complex paleogeographical context dominated by the Andean orogeny and the regrerion of major aquatic systems, namely Pebas and Paranense. On the other hand, the history of Sigmodontalia appears to have its origins and early diversification rooted in North America, with subsequent complex dynamics involving interactions with Central and South America.

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los representantes vivientes del orden Rodentia pertenece a la superfamilia Muroidea (Schenk et al. 2013). Esta se divide en 6 familias (vivientes), a saber, en orden de riqueza específica creciente: Platacanthomyidae (5 especies), Calomyscidae (8), Spalacidae (28), Nesomyidae (68), Cricetidae (765) y Muridae (816). Las más especiosas, Cricetidae y Muridae, se distribuyen de forma multicontinental (Denys et al. 2017, Pardiñas et al. 2017a). Mientras Muridae está representada en todo el Viejo Mundo (i. e. África, Asia, Europa, Oceanía), Cricetidae, además de presentar una distribución Euroasiática, habita en las tres Américas (i. e. Central, Norte y Sur; incluyendo al Caribe). Esta última porción geográfica (i. e. América entera) mantiene poblaciones de Arvicolinae, Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae, que son 4 de las 5 subfamilias vivientes reconocidas. Las últimas hipótesis filogenéticas recuperan a 2 clados principales en Cricetidae (e. g. Steppan y Schenk 2017). Por un lado se asocian Arvicolinae y Cricetinae; por el otro, Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae.

Los estudios moleculares que incorporan una muestra relevante de Muroidea llegaron a la hipótesis que Tylomyinae y Sigmodontinae formaban un clado monofilético y que Neotominae era su grupo hermano (e. g. Steppan et al. 2004, Fabre et al. 2012, Schenk et al. 2013, Steppan y Schenk 2017). El contenido tribal de Tylomyinae es modesto, con Nyctomyini y Tylomyini (Musser y Carleton 2005). Neotominae se compone de Baiomyini, Neotomini, Ochrotomyini, Onychomyini (esta de muy reciente reconocimiento) y Peromyscini (Kelly et al. 2023). Ese último nombre fue considerado sinónimo junior de Reithrodontomyini por Cazzaniga et al. (2019, pero véase también Keith [2015] quien propone una distinción entre Peromyscini y Reithrodontomyini). Sigmodontinae presenta la diversidad tribal más grande (incluso de todos los cricétidos), con trece tribus, que en orden alfabético son las siguientes: Abrotrichini, Akodontini, Andinomyini, Euneomyini, Ichthyomyini, Neomicroxini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Rhagomyini, Sigmodontini, Thomasomyini y Wiedomyini, a los cuales se suman escasos géneros que se tratan como Sigmodontinae *incertae sedis* (Patton et al. 2015, Pardiñas et al. 2017a, 2020, 2022).

Globalmente, el clado Neotominae-Sigmodontinae-Tylomyinae se encuentra en tres áreas distintas en lo que hace a su distribución geográfica gruesa. En América del Norte (que comprende, de Norte a Sur, las unidades políticas Canadá, Estados Unidos de América y México) se encuentra la mayor diversidad de Neotominae (110 de 140 especies). Esta subfamilia tiene algunas especies que también están presentes en América Central, mientras que unas pocas ingresan a América del Sur (Patton 2015). La subfamilia Tylomyinae tiene un área de distribución básicamente restringida a América Central (6 de 10 especies), con algunas especies ocupando nichos en el sureste de México y solo una alcanzando al noroeste de América del Sur (Álvarez-Castañeda 2015). Los Sigmodontinae se caracterizan mayormente por concentrarse en América del Sur (407 de 443 especies, excluyendo a las islas Galápagos), si bien algunos géneros están presentes en América Central, Norte América y hasta en el Caribe (Pardiñas et al. 2017a). Una radiación tal como la que presentan estos cricétidos se acompaña de una diversidad a nivel de requisitos ambientales, modos de vida y comportamientos. Es posible encontrar ejemplos de adaptaciones a modos de vida arborícolas, nadadores, escansoriales, cursoriales, fosoriales, etc.; a la par, una diversidad de ámbitos conquistados, ya sea alturas, áreas cerradas o abiertas, o bien de manera ubicua, además de habitar en islas oceánicas (Hershkovitz 1955, 1962, 1966, Tribe 1996, Dowler 2015, Tulli et al. 2015, Storz et al. 2020, Torres et al. 2020, véase también Pardiñas et al. 2017a y referencias ahí citadas). Esta variación se refleja también juzgando al tamaño corporal de los representantes (Pardiñas et al. 2017b).

Si bien la historia evolutiva reciente de los cricétidos americanos no arvicolinos se conoce con restos medianamente abundantes (e. g. Pardiñas et al. 2003, Lindsay 2008, Barbière et al. 2016a), su historia temprana no cuenta con tantos aportes. Fue resumida en varias oportunidades, agregando elementos de conocimiento actualizados según el contexto (e. g. Carleton y Musser 1984, Korth 1994, Pardiñas et al. 2003, Lindsay 2008, Barbière et al. 2016a, Barbière 2019, Martin et al. 2020, Ronez et al. 2021a).

En los yacimientos con fósiles en América del Sur, los Sigmodontinae se registran a partir del Huayqueriense superior (Mioceno Tardío; Prevosti et al. 2023), pero el estado de conservación de dichos restos impide una identificación más allá

de su asignación subfamiliar (Verzi y Montalvo 2008, Prevosti y Pardiñas 2009, Nasif et al. 2009, García-López y Babot 2015, Barbière 2019, Domingo et al. 2020, Ronez et al. 2021a, Sostillo et al. 2021). Un renovado esfuerzo de revisión del registro de cricétidos pliocenos en Argentina (Pardiñas y Barbière 2017, Barbière 2019, Barbière et al. 2016a, 2016b, 2019a, 2021a) permitió un panorama taxonómico más actualizado para esa región, la cual no había sido revisada desde los trabajos originales (Reig 1978, 1980, 1984, 1986, véase Pardiñas et al. 2003 y referencias ahí citas). En este contexto, se conocen representantes de tres tribus actuales a partir del Plioceno Inferior (Montehermosense): Akodontini (Reig 1978, 1987, Massoia y Pardiñas 1993, Pardiñas 2013, Teta et al. 2014), Phyllotini (Reig 1978, Pardiñas 1997, Ortiz et al. 2012a, Barbière 2019, Barbière et al. 2019a) y Reithrodontini (Reig 1978, 1994, Steppan y Pardiñas 1998, Barbière et al. 2016b, 2021, Barbière 2019, pero véase Ronez et al. 2021a). Además, se identifican 6 especies de asignación tribal incierta (Reig 1980, Pardiñas y Barbière 2017, véase también Barbière 2019). Las demás tribus aparecen en el registro paleontológico en épocas más recientes. A partir del Sanandresense (últimos tiempos del Plioceno y principio del Pleistoceno) y para el resto del Pleistoceno y Holoceno, se conocen yacimientos portadores de restos de cricétidos en Argentina (e. g. Pardiñas, 1997, 2008, Steppan y Pardiñas, 1998, Ortiz et al. 2000, 2012b, 2019, Pardiñas et al. 2003), asi como también en Bolivia (e. g. Takai et al. 1984, Steppan 1996, Pardiñas y Galliari 1998, Machado et al. 2014), Brasil (e. g. Carleton y Olson 1999, Hadler y Ferigolo 2004, Hadler et al. 2016, Neves et al. 2017, 2020, Pires et al. 2018, Boroni et al. 2021), Chile (e. g. Rau y Yáñez 1980, Simonetti y Rau 1989), Ecuador (e. g. Fejfar et al. 1993, 1996, Moreno et al. 2017, Ronez et al. 2021b), Paraguay (Torres et al. 2015), Perú (e. g. Czaplewski 1991), Uruguay (e. g. Mones y Castiglioni 1979, Ubilla et al. 1994, 2004), Venezuela (e. g. Carrillo-Briceño et al. 2021, Ronez et al. 2023) y en la región de las Antillas (e. g. Turvey et al. 2010, 2017, Zijlstra et al. 2010, 2014, Brace et al. 2015).

Existe una importante diversidad de roedores muroideos durante el Mioceno y el Plioceno de América del Norte, mayormente distribuidos en los EE. UU., los cuales son considerados como un stock basal en la evolución de los cricétidos en las tres Américas (e. g. Lindsay y Czaplewski 2011, Martin y Zakrzewski 2019, Martin et al. 2020, Ronez et al. 2020a). Trabajos recientes sobre ciertos taxones han puesto de relieve

la necesidad de revisar dicho registro fósil en el contexto de la evolución temprana de los muroideos americanos no arvicolinos (e. g. Kelly 2007, Lindsay y Czaplewski 2011, May et al. 2011, Kelly y Whistler 2014, Rincón et al. 2016, Pacheco-Castro et al. 2019, Martin et Zakrzewski 2019, Kelly et al. 2020, Martin et al. 2020, Ronez et al. 2020a, 2021a). Uno de los taxones que podría ser de relevancia para entender la evolución de estos linajes es *Copemys*, cuya taxonomía alfa no está clara y posiblemente incluye a varios géneros distintos (véase Martin et al. 2020, Ronez et al. 2020a). *Copemys* tiene gran importancia ya que se considera como el inicio de la radiación en América, además de caracterizar biocronológicamente el Barstoviano (Mioceno Medio - Lindsay 1995, 2008; Ronez et al. 2020a). Adicionalmente, existen taxones eurasiáticos, como *Democricetodon*, cuya morfología y cronología resultan similares a la de *Copemys* (véase Falbush 1967, Theocharopoulos 2000, Maridet et al. 2011), lo que llevó a proponer relaciones directas entre ellos (Falbush 1967, Jacobs y Lindsay 1984, véase también Ronez et al. 2020a). A partir del Clarendoniano (Mioceno Medio a Tardío) se encuentran las primeras menciones de taxones ubicados en forma directa en Sigmodontinae. Así, en el contexto de la revisión de *Copemys*, Martin et al. (2020) erigieron a *Honeymys* como potencial Sigmodontinae, mientras que Kelly et al. (2020) sumó una segunda especie para este género. El registro más antiguo descripto como asignable a una tribu viviente de Sigmodontinae es *Abelmoschomys* del Clarendoniano Tardío (Baskin 1986). *Symmetrodontomys*, en niveles mas recientes, ha sido descripto como Akodontini (Blancano; véase Hibbard 1941, Dalquest 1978, Martin et al. 2002a, Lindsay 2008). La tribu Phyllotini fue reconocida como representada por *Bensonomys*, que se encuentra desde la base del Hemphilliano hasta el Blancano (desde el Mioceno superior al Plioceno; Gidley 1922, Baskin 1986, Kelly 2007, Kelly y Whistler 2014). Es un género cuyo contenido específico creció, como el caso de *Copemys*, hasta incluir, aparentemente, varios taxones de rango equivalente, pero la revisión de estos últimos aún está pendiente (Reig 1980, Kelly 2007, Pardiñas et al. 2014). Baskin (1978) sinonimizó *Bensonomys* con el viviente *Calomys*, pero esta propuesta fue descartada por Reig (1980) y Martin (2000, Martin et al. 2002a, 2002b) quienes argumentaron que eran dos géneros distintos de la misma tribu (véase también Pardiñas et al. 2014). Los representantes de Sigmodontini se encuentran entre los más abundantes del registro fósil norteamericano, quizás

debido a que en la actualidad *Sigmodon* (el único taxón viviente de la tribu) se distribuye ampliamente en América del Norte. Así, especies de *Sigmodon* fueron descriptas a partir del Plioceno (i. e. Blancano y parte final del Hemphilliano) y para el Pleistoceno (e. g. Gidley 1922, Strain 1966, Martin 1974, 1979, Martin y Prince 1989). *Prosigmodon* fue descripto para la base del Blancano y fue considerado tanto como ancestro de *Sigmodon* (Jacobs y Lindsay 1981, Lindsay y Jacobs 1985), como así también sinónimo junior de este último (Peláez-Campomanes y Martin 2005). Finalmente, *Jacobsomys* ha sido considerado como un Oryzomyini, e incluido en un linaje evolutivo que desde el Plioceno habría derivado en el viviente *Oryzomys* (Czaplewski 1987a, Lindsay 2008).

PROBLEMÁTICA ABORDADA

Teniendo en cuenta las edades asociadas a los registros neógenos de Muroidea en América, es decir, una primera aparición del grupo en América del Norte y una más tardía en América del Sur, es razonable proponer que hubo por lo menos un evento de dispersión de estos roedores desde América del Norte hacia América del Sur. Eso plantea, consecuentemente, relaciones faunísticas entre ambos continentes. Esto convierte a América Central en una región crítica a la hora de estudiar este proceso, ya que tuvo gran importancia durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI: Woodburne et al. 2006, Woodburne 2010, pero véase Vilela et al. 2014). Sin embargo, por ahora se carece de registro miocénico de Cricetidae para esa región y la única mención para este grupo ocurre en el Pleistoceno Tardío (Laurito Mora 2003). Paradójicamente, ciertos autores la consideran como el lugar de potencial diversificación de los Sigmodontinae, junto con la parte norte de América del Sur (e. g. Parada et al. 2013, Leite et al. 2014, Steppan y Schenk 2017, Gonçalves et al. 2020). Esta hipótesis se contrapone con las propuestas en base al estudio de los fósiles, que plantea un origen norteamericano para Sigmodontinae (e. g. Jacobs y Lindsay 1984, Baskin 1986, Peláez-Campomanes y Martin 2005).

No obstante, cabe destacar que la gran mayoría de los taxones fósiles de América del Norte no han sido aún objeto de una revisión en un contexto sistemático actualizado (Reig 1978, 1980, 1984, 1986, véase también Pardiñas et al. 2003, 2010, 2014, Barbière et al. 2016a, Martin et al. 2020, Ronez et al. 2021a). De hecho, su afiliación tribal o incluso subfamiliar tiene que ser cuidadosamente reevaluada, aspecto que, entre otros, se refleja en forma sumaria en la ubicación taxonómica que tienen en McKenna y Bell (1987). A pesar de una investigación constante sobre roedores sigmodontinos (e. g. Pardiñas et al. 2015, 2017a, 2017b, 2020, 2021, Gonçalves et al. 2020, Parada et al. 2021), los muroideos mio-pliocenos de América del Norte no han sido analizados a la luz de la enorme masa de datos que se ha acumulado en estos últimos años. Si bien existen estudios recientes en los cuales se consideró la evidencia fósil, dos aspectos principales pueden ser criticados. El primero implica el uso de ciertos taxones como puntos de calibración en estudios filogenéticos de base molecular, los cuales pueden llegar a tener mucha relevancia (e. g. Parada et al. 2013),

pero son considerados como datos inamovibles y tomados en forma acrítica (e. g. Schenk et al. 2013, Leite et al. 2014). El otro aspecto es la integración de los fósiles en estudios filogenéticos de base morfológica e incluyendo a representantes de taxones vivientes. Algunas contribuciones lo han intentado, pero las conclusiones asociadas resultaron confusas y existen escasas recuperaciones de aquellos clados que se resuelven mediante filogenias genéticas (Rincón et al. 2016, Pacheco-Castro et al. 2019). En síntesis, está pendiente efectuar una revisión morfológica del registro de muroideos fósiles norteamericanos con un enfoque contemporáneo y así poder discutir los eventos de diversificación del grupo sin desconsiderar esta evidencia paleontológica tan relevante.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Considerando los elementos expuestos y teniendo en cuenta la falta de una revisión integral del registro fósil norteamericano de muroideos en el contexto de la evolución de los Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae, se establecieron las siguientes hipótesis:

1. Parte de la diversidad del Mioceno-Plioceno de roedores muroideos en América del Norte, considerada como la primera expresión de la radiación de Sigmodontinae, no refleja la historia evolutiva de esta subfamilia; antes bien, corresponde a otros grupos del mismo rango.
2. La taxonomía alfa de estos muroideos, ya sea a nivel tribal o genérico, no corresponde a su realidad biológica.
3. El género *Copemys*, su especie tipo (i. e. *Copemys loxodon*) y las especies relacionadas, representan una radiación extinta de Cricetidae en América del Norte, cuyo estatus subfamiliar es incierto.
4. Existieron eventos de radiación temprana de Sigmodontinae en América del Norte durante el Mioceno-Plioceno, sin relaciones directas con los clados contemporáneos.

Con la finalidad de contrastar estas hipótesis, el objetivo general del presente trabajo es proponer una revisión sistemática del registro Neógeno norteamericano de los muroideos no arvicolinos de acuerdo con el contexto filogenético actual del grupo. Para entrar más en detalle se definieron los siguientes objetivos específicos:

1. Describir los grandes rasgos de la anatomía dentaria de los cricétidos americanos (no arvicolinos) actuales, como referencia para la interpretación del registro fósil.
2. Proponer caracteres diagnósticos relativos a las subfamilias Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae mayoritariamente, aunque no exclusivamente, en base a su morfología molar.
3. Revisar la morfología de los muroideos fósiles norteamericanos propuestos originalmente como relacionados a los sigmodontinos.

4. Establecer una clasificación de los muroideos (no arvicolinos) fósiles de América del Norte en el contexto sistemático actual.
5. Identificar eventos relativos a la historia evolutiva temprana de las subfamilias Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae.

SUMARIO DEL CONTENIDO DE LA TESIS

Esta tesis se estructura en tres capítulos. El primero se dedicó a una exploración del universo morfológico de las subfamilias vivientes americanas no-Arvicolinae, contrastando los principales caracteres en un consenso filogenético construido a partir de bases moleculares, morfológicas y combinadas, con el objetivo de obtener un conjunto de rasgos diagnósticos de cada una. Esta aproximación se hizo mediante la aplicación del sistema nomenclatorial de molares denominado ICAMER (por sus siglas en inglés, Iteration of Cuspal Area with Mirror Effect and Rotation) propuesto por Barbière et al. (2019b) y con metodologías empíricas de anatomía.

En el segundo capítulo, los taxones norteamericanos fósiles fueron reevaluados teniendo en cuenta los rasgos determinados en el primer capítulo. De esa forma, se realizó la revisión de 48 especies y 19 géneros cuya morfología ha sido vinculada -en otros estudios- con Sigmodontinae o como teniendo un papel importante en la evolución de la subfamilia. Como resultado de este proceso, para cada especie y género se propuso una hipótesis sistemática que puede ratificar o rectificar la propuesta original.

Finalmente, el tercer y último capítulo del presente trabajo trata de sumar las informaciones discutidas en los capítulos anteriores en una síntesis sobre la evolución temprana de los roedores sigmodontinos, en base a los elementos bióticos y abióticos contemporáneos.

Algunos aspectos parciales de lo desarrollado en esta tesis fueron publicados en forma de artículos en revistas, a saber:

Barbière, F., Ronez, C., Ortiz, P. E., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J (2019). A new nomenclatural system for the study of sigmodontine rodent molars: first step towards an integrative phylogeny of fossil and living cricetids. Biological Journal of the Linnean Society, 127, 224-244.

Kelly, T. S., Martin, R. A., & Ronez, C. (2020). New records of cricetid rodents from the medial Clarendonian (middle Miocene) Esmeralda Formation, Fish Lake Valley, Nevada. Paludicola, 13, 1–32.

Ronez, C., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2020). Morphological revision of *Copemys loxodon*, type species of the Miocene cricetid *Copemys* (Mammalia, Rodentia): a key to understanding the history of New World cricetids. Journal of Vertebrate Paleontology, 40, e1772273.

Barbière, F., Ronez, C., Ortiz, P. E., & Pardiñas, U. F J. (2021). Morphological similarity and dental homologies in two sigmodontine rodents (Mammalia, Cricetidae) from different tribes: a topological analysis to explore convergence. Journal of Morphology, 282, 563-573.

Ronez, C., Barbière, F., De Santis, L., & Pardiñas, U. F. J. (2020). Third upper molar enlargement in sigmodontine rodents (Cricetidae): morphological disparity and evolutionary convergence. Mammalia, 84, 278-282.

Ronez, C., Martin, R. A., Kelly, T. S., Barbière, F., & Pardiñas, U. F. J. (2021). A brief critical review of sigmodontine rodent origins, with emphasis on paleontological data. En Pardiñas, U. F. J., y Galliari, C. (eds.), Sección Especial El Último Naturalista Tipólogo: Contribuciones en Honor a Elio Massoia. Mastozoología Neotropical 28, 495-495.

Ronez, C., Brito, J., Hutterer, R., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2021). Tribal allocation and biogeographical significance of one of the largest sigmodontine rodent, the extinct Galápagos *Megaoryzomys* (Cricetidae). Historical Biology, 33, 1920-1932.

Ronez, C., & Pardiñas, U. F. J. (2021). Considering challenging insights from a taxonomic misidentification. Zootaxa, 5047, 192-194.

Pardiñas, U. F. J., Tinoco, N., Barbière, F., Ronez, C., Cañón, C., Lessa, G., Koch, C., & Brito, J. (2022). Morphological disparity in a hyperdiverse mammal clade: a new morphotype and tribe of Neotropical cricetids. Zoological Journal of the Linnean Society, 196, 1013-1038.

Kelly, T. S., Martin, R. A., Ronez, C., Cañón, C., & Pardiñas, U. F. J. (2023). Morphology and genetics of grasshopper mice revisited in a paleontological framework: reinstatement of Onychomyini (Rodentia, Cricetidae). Journal of Mammalogy, 104, 3-28.

Ronez, C., Carrillo-Briceño, J. D., Hadler, P., Sánchez-Villagra, M. R., & Pardiñas, U. F. J. (2023). Pliocene sigmodontine rodents (Mammalia: Cricetidae) in northernmost South America: test of biogeographic hypotheses and revised evolutionary scenarios. Royal Society Open Sciences, 10, 221417.

CAPÍTULO 1 – HACIA UNA DIAGNOSIS DE LOS CRICÉTIDOS AMERICANOS NO ARVICOLINOS VIVIENTES

1.1 INTRODUCCIÓN

El complejo de subfamilias americanas (i. e. Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae), excluyendo de aquí en más a Arvicolinae, representa, con cerca de 600 especies vivientes, la expresión más especiosa de Cricetidae (Pardiñas et al. 2017a). Esta notable radiación se acompaña de una importante diversidad a nivel de requisitos ambientales, modos de vida y comportamientos. Es posible encontrar ejemplos de adaptaciones a modos de vida arborícolas (e. g. *Rhipidomys; Tylomys*), nadadores (e. g. *Holochilus*), escansoriales (e. g. *Oligoryzomys*), cursoriales terrestres (e. g. *Akodon; Neotoma*), fosoriales (e. g. *Blarinomys*), etc. Algunos taxones se caracterizan, entre otros aspectos, por una comunicación basada en vocalizaciones complejas (e. g. *Baiomys*, Miller y Engstrom 2007, Okobi et al. 2019). Otros ilustran comportamientos agresivos (*Sigmodon*, Glass y Slade 1980). Además, se observa una diversidad de ámbitos conquistados, ya sea en alturas (e. g. *Phyllotis xanthopygus rupestris*), áreas cerradas (e. g. *Euryoryzomys macconnelli*) o abiertas (e. g. *Cerradomys maracajuensis*), o de manera ubicua (e. g. *Calomys musculinus*; *Peromyscus maniculatus*). A la par estos cricétidos han colonizado también islas muy lejanas al continente (e. g. *Nesoryzomys*) (Tribe 1996, Dowler 2015, Tulli et al. 2015, Storz et al. 2020, Torres et al. 2020, véase también Pardiñas et al. 2017a y referencias ahí citadas). A todas estas adaptaciones se asocia, lógicamente, una diversidad dietaria. De hecho, se encuentran ejemplos de especies carnívoras (e. g. *Onychomys*, *Rheomys*) o herbívoras (e. g. *Holochilus*, *Neotoma*), pero con predominio de la omnivoría (e. g. *Phyllotis*). Dichas dietas pueden ser estrictas (*Brucepattersonius*) o más variables en su composición (*Akodon*, Pardiñas et al. 2020). Esta variación se observa también juzgando al tamaño corporal de los representantes, ya que los más pequeños pesan algo menos de 10 gramos (*Baiomys*), mientras que los mayores (sin considerar formas extintas en época histórica) alcanzan los 500 gramos (*Kunsia*, *Neotoma*) (Pardiñas et al. 2017b). Sin embargo, a pesar de la gran disparidad observada, cabe destacar que no se conoce a ningún representante de las tres subfamilias de aprovechamiento por el hombre como recurso económico, en

contraste a otros cricétidos (e. g. *Ondatra* - véase Pardiñas et al. 2017a). Por otro lado, la resistencia de *Onychomys* a ciertas enfermedades y su robustez frente al veneno, de escorpión, letal para un humano , han sido y siguen siendo objeto de estudio con una finalidad médica (e. g. Rowe y Rowe 2008, Thomson 2018). En un plano de profundo interés, también en biomedicina, se enrolan especies de *Peromyscus* (*P. maniculatus*, *P. polionotus*, véase Havighorst et al. 2019).

Todas estas adaptaciones se traducen, fenotípicamente, en una disparidad importante, tanto a nivel general (e. g. coloración del pelo, largo del cuerpo), como a un nivel de rasgos más precisos. Si bien siempre se trata de trabajar con la información más completa posible, aquí se divide el segundo nivel en dos grandes partes: la anatomía blanda y, como oposición, la anatomía dura o esquelética. Dicha diferencia es importante a la hora de estudiar material fósil, compuesto casi exclusivamente por piezas del esqueleto (apendicular, cráneo, mandíbula, dientes).

En este contexto, existen numerosos estudios cuyo objetivo fue apreciar la morfología y las relaciones entre taxones o grupo de taxones en base a estos caracteres. Se pueden citar, sin objetivo exhaustivo, las contribuciones de Hershkovitz (1944, 1955, 1962, 1967, 1993), Hooper (1952, 1957), Vorontsov (1962, 1979, 1982), Hooper y Musser (1964), Reig (1972, 1977, 1987), Carleton (1980), Voss (1988, 1991, 1992, 1993), Carleton y Musser (1989), Voss y Carleton (1993), Steppan (1995), Musser et al. (1998), Pacheco (2003) o Weksler et al. (2006, véase también Apéndice 1). A lo largo de la segunda mitad del siglo XX se propusieron diversas hipótesis filogenéticas en base al estudio de caracteres morfológicos. Este conjunto de estudios permitió proponer rasgos morfológicos diagnósticos a diferentes escalas, como es el caso de la morfología del aparato reproductor masculino, para la diagnosis de Sigmodontinae (Carleton 1980, Steppan 1995), o la forma del escamoso y su contacto con el petroso, para diagnosticar a Oryzomyini (Voss y Carleton 1993). El final del siglo marcó una renovación en los estudios, con resoluciones de problemáticas de orden tribal (Voss 1988, 1991, 1992, 1993, Voss y Carleton 1993, Steppan 1993, 1995).

La siguiente etapa alcanzada en el estudio sistemático es el conjunto de las filogenias moleculares. A partir de los trabajos pioneros de Engels et al. (1998) y Smith y Patton (1999) se pueden citar las siguientes contribuciones (no exhaustivo):

D'Elía (2003), D'Elía et al. (2006), Steppan et al. (2004), Steppan y Schenk (2017), Fabre et al. (2012), Schenk et al. (2013), Parada et al. (2013, 2015, 2021), Ventura et al. (2013), Salazar-Bravo et al. (2013, 2016, 2023), Vilela et al. (2014), Leite et al. (2014), Carrizo y Catalano (2015), Pardiñas et al. (2015, 2021, 2022), Steppan y Schenk (2017), Upham et al. (2019), Gonçalves et al. (2020), véase también Apéndice 1.

Sin necesidad de polemizar sobre la relevancia de cada tipo de carácter y su aporte a la resolución sistemática, de la contribuciones publicadas sobre roedores sigmodontinos en la últimas décadas resulta evidente que el avance de los estudios genéticos trajo aparejado un estancamiento de aquellos morfológicos. Cabe destacar que, en ciertos casos, morfología y moléculas fueron consideradas en forma integral. En este sentido se destacan los estudios de nivel tribal de Cañón (2021), Pardiñas et al. (2021, 2022), Teta et al. (2017) y Weksler et al. (2006).

A la par, las filogenias generadas sobre base molecular se han convertido en el paradigma dominante. Es decir, las relaciones recuperadas son, sin mayor discusión, un reflejo cabal de la evolución (véase Parada et al. 2021 para una auto ponderación elocuente en ese sentido). De esa forma gran parte de las propuestas "tradicionales" (i. e. aquellas generadas con datos morfológicos) han sido omitidas o descartadas, en buena medida por no ser puestas a prueba explícitamente. Esto es un problema a la hora de caracterizar la historia paleontológica del grupo. Este punto es especialmente crítico para formas antiguas, de las cuales poco puede inferirse sobre relaciones con las vivientes sin estudios filogenéticos explícitos. En contraste, taxones mas recientes cuya afiliación a clados actuales - ya sea subfamilias, tribus o géneros – parece más evidente, se sigue un criterio casi tácito (i. e. afinidad fenotípica = afinidad filogenética). Hasta la fecha no se ha propuesto un estudio actualizado combinando la morfología y las hipótesis filogenéticas moleculares con el objetivo primario de identificar grandes clados de muroideos norteamericanos no arvicolinos. Sin embargo, hay trabajos en los cuales las evidencias morfológicas y moleculares están utilizadas a la par. Estos abordan problemáticas de distinta escala, ya sea sobre un clado específico o taxones aislados (e. g. *Abrawayaomys*: Pardiñas et al. 2014, Onychomyini: Kelly et al. 2023, Oryzomyini: Brito et al. 2020, *Megaoryzomys*: Ronez et al. 2020a, Rhagomyini: Pardiñas et al. 2022).

La propuesta de este capítulo es caracterizar los representantes de Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae vivientes, a través de la identificación de rasgos morfológicos que puedan ser considerados diagnósticos. Primero procura plantear un contexto filogenético, basado en la literatura, para establecer clados concretos. Luego se analizan los caracteres que resultan aplicables al estudio de los fósiles, que por su naturaleza fragmentaria (cráneo, mandíbulas y dientes) hacen a una aproximación más reductiva. Con esto se intenta el establecimiento de características (a priori) diagnósticas. Finalmente, se discuten los caracteres obtenidos en el marco de la evolución de los cricétidos neotropicales.

1.2 Materiales y métodos

Para llevar a cabo este análisis, se estudiaron numerosos especímenes de varias instituciones, cuyo detalle se incluye en el Apéndice 2. Se analizaron representantes de minimocada género de Neotominae y Tylomyinae, más una proporción importante de Sigmodontinae (con cada tribu representada; véase el Apéndice 3 para una lista de ejemplares vivientes estudiados). En la mayoría de los casos, el análisis de los especímenes se hizo mediante una observación directa bajo lupa binocular. De no ser así se estudiaron imágenes obtenidas a partir de artículos originales o gracias a la cooperación entre colegas. Finalmente, una parte del material fue fotografiado con una cámara, a través de una lupa binocular (ya sea con un equipo fotográfico integrado o vía un celular) o de una lupa USB. Las medidas presentadas corresponden a individuos adultos (i. e. con el tercer molar en el mismo plano de oclusión que los 2 primeros molares) y fueron obtenidas con un calibre o, en algunos casos, calculadas con el programa de licencia gratuita ImageJ (disponible en https://imagej.nih.gov/).

El marco taxonómico adoptado es el de Pardiñas et al. (2017a) con algunas adiciones posteriores (e. g. Cazzaniga et al. 2019, Gonçalves et al. 2020, Pardiñas et al. 2021, 2022, Kelly et al. 2023). La nomenclatura anatómica de las partes duras sigue a Hershkovitz (1962, 1990) y Carleton y Musser (1989) para la parte craneana y mandibular, con apoyo de Răduleţ (2007) cuando las primeras no permitieron tipificar ciertos rasgos. La anatomía muscular fue determinada a través de Rinker (1954) y Satoh e Iwaku (2004, 2006, 2009). Existen varias propuestas de nomenclaturas

dentarias con enfoque en cricétidos americanos, incluso publicadas en años recientes (e. g. Pires et al. 2016, Martin et al. 2020). Aquí se siguió la propuesta de Barbière et al. (2019b) con adición de Reig (1977) en algunos casos. La Figura 1.1 ilustra estas propuestas nomenclatoriales.

Los caracteres estudiados fueron seleccionados en base al escaso material que conforman los fósiles disponibles, en su mayoría dientes pero también mandíbulas y fragmentos de cráneos.

Se efectuó una revisión bibliográfica exhaustiva para establecer el contexto filogenético de mayor consenso. Los trabajos estudiados se citan a continuación (véase también Apéndice 1): Engel et al. (1998), Smith y Patton (1999), D'Elía (2003), Reeder y Bradley (2004), Steppan et al. (2004), D'Elía et al. (2006), Reeder et al. (2006), Bradley et al. (2007), Miller y Engstrom (2008), Fabre et al. (2012), Parada et al. (2013, 2021), Salazar-Bravo et al. (2013, 2016), Schenk et al. (2013), Ventura et al. (2013), Leite et al. (2014), Vilela et al. (2014), Carrizo y Catalano (2015), Keith (2015), Platt et al. (2015), Pardiñas et al. (2015, 2021, 2022), Alhajeri et al. (2016), Maestri y Patterson (2016), Maestri et al. (2016a, 2016b, 2017), Steppan y Schenk (2017), Upham et al. (2019), Gonçalves et al. (2020), Kelly et al. (2023).

1.3 Resultados

1.3.1 Consenso filogenético de base molecular

Desde uno de los primeros estudios filogenéticos en base a moléculas efectuado en cricétidos americanos, como aquel de Engels et al. (1998), se han publicado hipótesis filogenéticas cuya resolución, contenido taxonómico y uso de marcadores genéticos (Tabla 1.1) han aumentado paulatinamente. Para elaborar aquí un esquema filogenético en Sigmodontinae se han seleccionado los trabajos que incluyen una muestra taxonómica grande (i. e. buena representación tribal) como enfoque sistemático (i. e. no con objetivos ecológicos, por ejemplo). Las topologías obtenidas en estos estudios están presentadas en el Apéndice 1, mientras que se detallan aquí los grandes agrupamientos dentro de Sigmodontinae a través de un consenso (Figura 1.2A). Una primera dicotomía basal ocurre entre los clados Oryzomyalia, definido por Steppan et al. (2004:547) como "a clade within the subfamily

Sigmodontinae defined as the most recent common ancestor of the Akodontini, Oryzomyini, Phyllotini, Thomasomyini, and Reithrodontini and all of its descendants, excluding the Sigmodontini", y Sigmodontalia, identificado por Leite et al. (2014:5) como "the most recent common ancestor of the tribes Sigmodontini and Ichthyomyini and all of its descendants". Como el segundo clado está compuesto únicamente por 2 tribus, sus relaciones no son complejas (por lo menos a nivel de las formas vivientes). El ordenamiento tribal dentro de Oryzomyalia no está resuelto, ya que en la mayoría de los estudios las relaciones varían. No es el caso de algunos agrupamientos "secundarios", es decir, de menor jerarquía, como entre Abrotrichini y Wiedomyini, Phyllotini y *Delomys*, así como Reithrodontini y *Abrawayaomys*. *Chinchillula* -otro *incertae sedis*- se asocia junto con Andinomyini y Euneomyini en un clado monofilético, pero las relaciones internas no están resueltas. Las recientes propuestas de Neomicroxini y Rhagomyini han mostrado la existencia del clado Neomicroxini-Abrotrichini-Wiedomyini por un lado, y un clado Thomasomyini-Rhagomyini por el otro (Pardiñas et al. 2021, 2022).

Si bien existe un estudio enfocado en determinar las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de muroideos (Jansa y Weksler 2004), no se ha publicado análisis cuyo objetivo específico fuera resolver el grupo hermano de Sigmodontinae. Por el contrario, cada estudio incluye a una muestra de taxones definidos como outgroup. En este contexto hay que tener en cuenta cuales taxones fueron usados como tal, es decir cuál es el grado de libertad otorgado, así como la falta de necesidad de obtener relaciones resueltas. Sin embargo existen varios estudios cuya cobertura taxonómica es más consecuente, ya sea tratando de explorar las relaciones internas de Muroidea (e. g. Fabre et al. 2012, Schenk et al. 2013, Steppan y Schenk 2017) o a una escala más grande (e. g. Upham et al. 2019). Estos trabajos coinciden en que Tylomyinae y Sigmodontinae forman un grupo monofilético, aunque el soporte estadístico de este clado puede ser variable (Tabla 1.2). El ordenamiento tribal de Tylomyinae está aparentemente resuelto, con 2 tribus propuestas (Reig 1984, Carleton y Musser 1989), pero recientes estudios sugieren que la taxonomía más fina (i. e. a nivel genérico y específico) necesita revisión (Gutiérrez-García y Vásquez-Domínguez 2012, Porter et al. 2017).

Las relaciones internas en Neotominae, por lo menos en el esquema tribal aceptado a la fecha (i. e. 6 tribus: Baiomyini, Neotomini, Ochrotomyini, Onychomyini, Peromyscini y Reithrodontomyini; véase Kelly et al. 2023), parecen estar más resueltas que en Sigmodontinae, a pesar de una cantidad menor de estudios enfocados en su sistemática (Engel et al. 1998, D'Elía 2003, Reeder y Bradley 2004, Reeder et al. 2006, Bradley et al. 2007, Miller y Engstrom 2008, Fabre et al. 2012, Keith 2015, Platt et al. 2015, Steppan y Schenk 2017, Kelly et al. 2023, Figura 1.2B). El árbol se compone de dicotomías sucesivas entre cada tribu: Peromyscini y Onychomyini forman un grupo monofilético, al cual se une Reithrodontomyini, constituyendo un clado teniendo por grupo hermano a Baiomyini. A todo este conjunto de taxones se agrega en su base a Ochrotomyini. Además, una dicotomía principal ocurre entre Neotomini y el resto de las tribus. Usando la misma lógica[1] que para la identificación del grupo hermano de Sigmodontinae, Neotominae se considera aquí como el grupo hermano del clado Sigmodontinae-Tylomyinae (Figura 1.2C).

A escala tribal, tanto contenidos como relaciones parecen estar mejor resueltos. En este contexto, se pueden resaltar varios trabajos, además de los citados más arriba, cuya cobertura intratribal es más densa: Abrotrichini (Teta et al. 2017), Akodontini (Pardiñas et al. 2020, Cañón 2021), Ichthyomyini (Salazar-Bravo et al. 2023), Neotomini (León-Tapia y Cervantes 2021), Oryzomyini (Brito et al. 2020, Percequillo et al. 2021), Peromyscini (Keith 2015, Platt et al. 2015), Phyllotini (Salazar-Bravo et al. 2013), Thomasomyini (Pardiñas et al. 2022) y Wiedomyini (Gonçalves et al. 2020).

Resulta necesario finalizar esta sección con un punto acerca de las filogenias basadas en la secuenciación del genoma (mitocondrial o nuclear), las cuales permiten una aproximación con mucho más pares de bases (loci). Recientes estudios han sido elaborados, mostrando soportes robustos en lugares basales del árbol de los sigmodontinos actuales (Parada et al. 2021, Percequillo et al. 2021). Parada et al. (2021) muestran la reconocida dicotomía entre Oryzomyalia y Sigmodontalia y, en

[1] Se trata aquí de una reflexión basada en las topologías obtenidas en estudios moleculares. No se tienen en cuenta a los caracteres morfológicos, los cuales se evaluarán a lo largo del mismo capítulo.

Oryzomyalia, Oryzomyini ocupa una posición basal (coincidiendo, dicha sea de paso, con la clásica propuesta de Hershkovitz 1962).

1.3.2 Estudio de caracteres

1.3.2.1 Análisis dentario

Proporción entre los largos de los molares

Ronez et al. (2020b) han presentado una definición de M3 hipertrofiados, o alargados, para Sigmodontinae. Se aplicó aquí el mismo criterio, es decir, a través de la proporción entre el largo del M3 y el del M2, para los Tylomyinae, Neotominae y otros Sigmodontinae no incluidos en dicho estudio. La importancia de esta relación ha sido evaluada por Ronez et al. (2020b) en donde el valor 0,88 era crítico. Además de la relación M3/M2, se han establecido aquellas proporciones entre M1/M2, M1/M3 y m1/m2, m3/m2, m1/m3.

La Tabla 1.3 resume los resultados obtenidos mientras que la Figura 1.3 ilustra la distribución de los datos. Una primera lectura muestra tendencias específicas de cada una de las subfamilias analizadas. La variación de cada relación es relativa al tamaño del diente comparado. En este sentido, además de fortalecer los resultados obtenidos por Ronez et al. (2020b) a través de más datos (i. e. fueron registrados más taxones con M3 hipertrofiados), los valores obtenidos muestran que Sigmodontinae tiene el rango de variación más importante en el tamaño del primero y del tercer molar, seguido por Neotominae y Tylomyinae (este último clado tiene una variación más importante en la relación m3/m2 que Neotominae).

Estas variaciones se reflejan por los valores obtenidos en la muestra. Los sigmodontinos tienden a mostrar una relación M1/M2 mayor que las demás subfamilias, seguidos por Tylomyinae y Neotominae. Los valores más altos de la relación M3/M2 se encuentran en Tylomyinae y Sigmodontinae, los primeros teniendo casi toda su variación incluida por arriba del valor de 88% establecido por Ronez et al. (2020b) y los segundos, el cuarto más alto de su variación. Los neotominos muestran los valores más bajos.

Se reconocieron los mismos taxones cuyo M3 puede ser considerado como hipertrofiado en su longitud, pero también a otros, a saber: *Andinomys*, *Euneomys*,

Graomys, *Hodomys*, *Holochilus*, *Irenomys*, *Loxodontomys*, *Lundomys*, *Nectomys*, *Nelsonia*, *Neotomys*, *Nyctomys*, *Ototylomys*, *Phaenomys*, *Reithrodon*, *Reithrodontomys*, *Sigmodon*, *Thomasomys*, *Tylomys*, *Wilfredomys* y *Xenomys*. Cabe destacar que la ocurrencia de ciertos taxones en esta lista se debe a la presencia de valores extremos en todas las especies o solamente a la caracterización de una variación intra-genérica (*Euneomys*, *Graomys*, *Nectomys*, *Nelsonia*, *Neotomodon*, *Reithrodontomys* (*Aporodon*) *mexicanus*, *Thomasomys apeco*, *T. aureus*; Figura 1.4).

Al incrementar la muestra de *Andinomys* se observa que la inclusión del taxón en Ronez et al. (2020b) se debió a un sesgo de muestreo, porque aquí solamente algunos valores extremos superan 0,88. Para los casos de *Lundomys* y *Nyctomys*, si bien solamente algunos valores de M3/M2 superan 0,88, los valores promedios (0,85 y 0,84, respectivamente) resultan elevados. De esta manera, estos 2 géneros también se consideran como teniendo un M3 alargado. La relación entre M1 y M3 es similar entre Sigmodontinae y Neotominae. Sin embargo, los valores más altos se encuentran en la primera subfamilia, implicando que el alargamiento del M3 está asociado a un aumento del tamaño del M1. En Tylomyinae, los valores indican que el M3 hipertrofiado no se acompaña de un M1 de largo destacable.

En la dentición inferior, los m1 más largos se encuentran en Sigmodontinae y los más cortos, en Neotominae. Los m3 son más largos en Tylomyinae, con una proporción más importante que el m2, comparativamente a las 2 otras subfamilias. En Neotominae la relación m3/m2 es siempre inferior a 1, resaltando que el m3 es igual o inferior en largo comparado al m2. En Sigmodontinae se encuentran los dos tipos de proporción. Finalmente, y de manera similar a la relación M1/M3, el m1/m3 muestra valores indicando un largo más importante del m1 en Sigmodontinae, así como un m1 más pequeño en Tylomyinae (con relación al m3).

Cúspides

<u>Altura de corona</u>

En los cricétidos americanos no arvicolinos la hipsodoncia sensu stricto (i. e. euhipsodoncia: crecimiento continúo del diente a lo largo de toda la vida) no está representada en molares. Se siguió aquí la definición de hipsodoncia de Van Valen

(1960), a través de mediciones o por observación directa de individuos que presentan un desgaste similar para poder realizar comparaciones. Dicha definición considera un diente como hipsodonte si la altura de la corona supera su largo y/o ancho. Barbière (2019) aportó elementos descriptivos a la determinación del tipo de hipsodoncia, entre los extremos de hipsodoncia tubercular, en la cual el nivel cuspidal del diente se desarrolla más que el resto del mismo, e hipsodoncia de flanco, en la cual el área subyacente al nivel cuspidal es más importante (véase también Hershkovitz 1967). Koenigswald (2011, 2020) ha tratado la hipsodoncia como el desarrollo diferencial de las secciones del diente según heterocronía. En este contexto, la hipsodoncia de flanco se caracteriza por el mayor desarrollo de los laterales contra un desarrollo de la "superficie cuspidal" (= nivel cuspidal) en la hipsodoncia tubercular.

En el grupo estudiado existen numerosos ejemplos de diferencia de altura de la corona. Flancos más desarrollados se encuentran en algunos taxones de Neotominae y Sigmodontinae. En la primera subfamilia la hipsodoncia se concentra en Neotomini y *Scotinomys*, mientras que la situación en la otra subfamilia es más compleja (véase más abajo) pero se pueden destacar, entre otros, *Andinomys*, Sigmodontini y Reithrodontini por el grado extremo adquirido.

También hay varios ejemplos de mayor desarrollo del nivel cuspidal. En Neotominae esto se observa tanto en Onychomyini como en Peromyscini, alcanzando la primera de estas tribus una notable expresión. En Sigmodontinae la diversidad entera de Ichthyomyini está caracterizada por hipsodoncia tubercular. Otros sigmodontinos también comparten este atributo, tales como *Neomicroxus*, *Notiomys* o *Punomys*.

No obstante, existe una situación intermedia entre un desarrollo mayor del nivel cuspidal o de los flancos. En este caso concreto, la identificación del tipo de hipsodoncia se hace más compleja o resulta, al menos con esta aproximación, inviable. Esto aplica para la mayoría de los taxones braquiodontes, tales como Tylomyinae o los Neotominae *Baiomys*, *Ochrotomys* y Reithrodontomyini. En Sigmodontinae esta situación ocurre en Rhagomyini (aunque las cúspides tienen un

desarrollo ostensible, este se diluye comparado con la altura de los flancos), Wiedomyini y muchos Oryzomyini.

Otro obstáculo en la identificación del tipo de hipsodoncia se encuentra en la simplificación del nivel cuspidal. Como fue planteado por Barbière (2019), las estructuras del área cuspidal (i. e. brazos y lófulo-idos) se desarrollan solamente en el nivel cuspidal, lo cual permite su apreciación observando a un diente en una vista lateral (ya sea lingual o labial). Cuando un área cuspidal está simplificada (i. e. sin lófulo-idos) no se puede determinar claramente la altura del nivel cuspidal y de los flancos. Además, existen situaciones donde la fusión de estilos (o estílidos) con alguna estructura del nivel cuspidal impide la observación completa de este último.

Para solucionar aquellos problemas de identificación se podría implementar la hipótesis de afinidad filogenética seguida por Barbière et al. (2021, véase también Rasia y Candela 2019). Bajo este principio, la determinación del tipo de hipsodoncia en un taxón condicionaría la de su taxón hermano de mismo rango. Sin embargo, la observación de Andinomyini resulta contradictoria: *Andinomys* muestra una hipsodoncia de flanco mientras que *Punomys* tiene una clara hipsodoncia tubercular (Figura 1.5). Por ese motivo existen datos faltantes para Sigmodontinae en esta tesis.

Conexiones entre áreas cuspidales

<u>Conexión del procíngulo</u>

Primer molar superior (M1)

Antes de estudiar los tipos de conexiones que existen entre el procíngulo y el protocono, resulta importante establecer que solo se consideran aquí a los taxones cuyo procíngulo es biconulado. Los taxones uniconulados presentan, lógicamente, el mismo tipo de conexión a nivel del área cuspidal, es decir, una conexión directa entre el cónulo labial y el protocono.

Se han observado 3 clases de conexión entre los cónulos del procíngulo y el protocono (Figura 1.6), a saber:

(a) Conexión cónulo anterolingual - cónulo anterolabial – protocono (Figura 1.6A). Es el caso de todos los Tylomyinae, algunos Sigmodontinae

(*Sigmodon* y Phyllotini según Barbière 2019) y Neotominae (algunos *Peromyscus*, *Onychomys*, *Podomys*, y *Reithrodontomys* [*Reithrodontomys*]). Cabe destacar que los taxones uniconulados potencialmente muestran este tipo de conexión;

(b) Conexión cónulo anterolabial – cónulo anterolingual – protocono (Figura 1.6B). Esta conexión es la predominante en los cricétidos americanos no arvicolinos. En Neotominae se observa en *Habromys*, *Isthmomys*, *Neotomodon*, *Osgoodomys b. vinicior* y varias especies de *Peromyscus*. De la misma manera se observa en la mayor parte de Sigmodontinae (*Abrawayaomys*, Abrotrichini, Akodontini, Andinomyini, Euneomyini, Oryzomyini, Rhagomyini);

(c) Conexión cónulo anterolingual – protocono – cónulo anterolabial (Figura 1.6C). En esta se denotaron a los neotominos *Baiomys*, *Megadontomys*, *Reithrodontomys* (*Aporodon*) y *Scotinomys*. También se reconocen en algunos sigmodontinos como *Delomys*, Thomasomyini y Wiedomyini. Del mismo modo que la primera categoría de conexión presentada, los taxones con un único cónulo pueden, potencialmente, entrar en esta última.

Primer molar inferior (m1)

El procíngulo del m1 es una estructura peculiar, ya que su desarrollo implica un mecanismo diferente que el resto de los molares (ya sean inferiores o superiores, véase Barbière et al. 2019b y referencias ahí citadas). Se define al procíngulo como resultante de aquellas estructuras anteriores al par protocónido/metacónido, no necesariamente todas juntas, como los conúlidos anterolingual y anterolabial, el estílido antero mediano, el múrido anterior (pero véase la sección acerca del múrido), el protostílido, metastílido, cíngulos (cabe destacar que todos estos elementos pueden desarrollar sus proyecciones o brazos respectivos). Aquí se propone el estudio de los conúlidos y de sus conexiones con el protocónido.

Es importante comenzar con la cantidad de conúlidos presentes. Dos grandes categorías son obvias: procíngulo uniconulado vs. multiconulado (usualmente, biconulado). Procíngulos con un único conúlido se observan en Neotomini y en los

Sigmodontinae *Abrawayaomys*, *Aepeomys* y *Rhagomys*. La presencia de 2 o más conúlidos es la condición usual y está representada en el resto de la radiación. Cabe destacar que, aunque raras veces, en un mismo género puede haber procíngulos con un único conúlido o más. Es el caso de *Onychomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* (subgénero *Reithrodontomys*) y quizás sugiere que se trata de complejos de géneros.

En lo que hace a la conexión entre el procíngulo y el protocónido, se reconocieron también 2 grandes categorías (Figura 1.7), a saber:

(a) Conexión con el conúlido anterolingual, o directa (Figura 1.7A). Cabe destacar que aquí se categorizan los taxones uniconulados ya que es el primer conúlido en formarse (Gaunt 1961). Presente en algunos neotominos (*Galushamyina*, *Megadontomys*, *Ochrotomys* y *Peromyscus*) y en sigmodontinos como *Aepeomys*, Akodontini (*Akodon*, *Bibimys*, *Necromys*, *Oxymycterus*), *Delomys*, Oryzomyini (*Euryoryzomys*, *Lundomys*, *Mindomys*, *Oecomys*, *Pseudoryzomys*) y *Rhagomys*. Una posible variante es a través del metacónido (conúlido lingual - metacónido - protocónido). Es el caso de los neotominos como Neotomina, *Neotomodon*, *Peromyscus* (pocos), *Reithrodontomys*, *Scotinomys* (algunos) y de los sigmodontinos *Abrawayaomys*, *Brucepattersonius*, *Chilomys*, *Euneomyini*, *Phaenomys*, *Phyllotini* y *Reithrodon*. Otros 2 grupos se pueden identificar al agregar una participación del múrido anterior (Tylomyinae) o del metastílido -con o sin su proyección- (*Juliomys*, *Rhipidomys*, *Thomasomys*, *Wiedomys*). Finalmente, *Wilfredomys* presenta una conexión entre el protocónido y el conúlido lingual, pero a través de una estructura cuya identificación no es posible, aunque no se trata de un metacónido;

(b) conexión a través del conúlido anterolabial (Figura 1.7B). Está presente en Neotominae (*Isthmomys* y la mayoría de las especies de *Peromyscus*) y en muchos Sigmodontinae: *Abrothrix*, Akodontini (*Lenoxus*, *Scapteromys*), Andinomyini, *Chinchillula*, y muchos Oryzomyini (*Cerradomys*, *Hyleamys*, *Microryzomys*, *Neacomys*, *Oligoryzomys*, *Oryzomys*, *Sooretamys*). De la misma manera que en la precedente conexión, el metacónido puede estar involucrado entre el conúlido y el protocónido. Con esta última configuración solamente se reconoce a

Chelemys para Sigmodontinae pero Neotominae muestra más taxones: Baiomyini, *Habromys*, *Onychomys*, *Osgoodomys*, *Reithrodontomys* (subgénero *Aporodon*). *Sigmodon* resulta una variante particular, al mostrar una conexión entre el conúlido labial, el múridoanterior y el protocónido.

Holochilus constituye una incertidumbre ya que no se ha podido establecer cuál de los 2 conúlidos se conecta, a través del metacónido, con el protocónido.

Conexión entre protocono e hipocono

Tres categorías suelen observarse en lo que hace a esta conexión, que en la aproximación topográfica de Reig (1977) hace a la estructura denominada muro mediano, cuyo carácter complejo ("híbrido") ha sido discutido por Barbière et al. (2019b). La Figura 1.8 muestra una selección de ejemplos.

(a) participación completa del área cuspidal del paracono en la unión entre protocono e hipocono, ya sea con para-antero y para-mesolófulo si estos están presentes. De esta forma la conexión protocono-hipocono se considera como indirecta completa. Esta configuración se observa en varios Neotominae (*Hodomys*, *Neotoma*, *Onychomys*, *Osgoodomys* [*banderanus vinicior*], *Peromyscus* [parte], *Reithrodontomys* y *Xenomys*), en algunos sigmodontinos (Phyllotini; véase Barbière 2019) y en tilominos (*Ototylomys*);

(b) rotación anterior del paracono. En este caso, las estructuras del paracono (para-anterolófulo, para-mesolófulo y brazo anterior) se conectan con el área cuspidal del protocono, lo que implica una conexión directa entre protocono e hipocono. Un caso particular es la participación de un para-mesolófulo en la conexión, pero no del para-anterolófulo. En esta última, la conexión protocono-hipocono es indirecta incompleta. Esta segunda morfología caracteriza globalmente a Sigmodontinae (Barbière 2019), así como a los tilominos *Otonyctomys*, *Nyctomys* y *Tylomys*;

(c) configuración opuesta a la previamente descripta, con el paracono en rotación posterior. Del mismo modo, la conexión entre el protocono y el hipocono puede ser directa si las estructuras del paracono

no están involucradas en ella, o indirecta incompleta si el para-mesolófulo está involucrado. Es el caso de la mayoría de Neotominae (excepto los previamente mencionados) y de algunos Wiedomyini.

Cabe destacar un caso único, el del neotomino *Scotinomys*, en el que el área cuspidal del paracono no está en contacto ni con el área cuspidal del protocono ni con la del hipocono. Para este taxón, su particular hipsodoncia deja aislado al paracono de la conexión entre el protocono y el hipocono (la cual es directa).

Conexión entre protocónido e hipocónido

De la misma manera que para la conexión protocono – hipocono con la rotación del paracono en molares superiores, aquí se categoriza la conexión entre el protocónido y el hipocónido en función de la rotación del entocónido (Figura 1.9).

(a) conexión indirecta entre el protocónido y el hipocónido por la participación completa del entocónido, ya sea con o sin sus proyecciones. Caracteriza a *Abrawayaomys*, *Delomys*, Euneomyini (a través de ento-endolofúlido), Neotomina, *Onychomys* (algunos), Oryzomyini (*Holochilus*, *Hyleamys*, *Oecomys*, *Pseudoryzomys*), Peromyscini (m2 de *Osgoodomys* y *Podomys*, algunos *Peromyscus*), Phyllotini, *Reithrodontomys* (subgénero *Reithrodontomys*), *Sigmodon*, Tylomyinae y Wiedomyini (*Juliomys*, m1 de *Wilfredomys*);

(b) rotación hacia la parte anterior del diente del entocónido; cuando la rotación no es completa la conexión sigue siendo indirecta. Es el caso de *Habromys*, *Megadontomys*, *Neotomodon*, *Onychomys* (algunos), *Osgoodomys* (m1), *Peromyscus* (parte), *Podomys* (m1) y *Rhipidomys*. Cuando la rotación del entocónido es más importante, la conexión entre el protocónido y el entocónido se puede hacer de manera directa. Muchos taxones muestran esta configuración, como Baiomyini, *Isthmomys*, *Lenoxus*, *Ochrotomys*, Oryzomyini (*Microryzomys*, *Mindomys*), *Peromyscus* (parte), *Phaenomys*, *Reithrodontomys* (subgénero *Aporodon*), *Rhagomys*, Thomasomyini (*Aepeomys* y *Thomasomys*);

(c) rotación posterior del entocónido. *Cerradomys* muestra una conexión indirecta bajo esta configuración. Una conexión directa se

observa en Abrotrichini, Akodontini (excepto *Lenoxus*), Andinomyini, *Chilomys*, *Chinchillula*, *Nelsonia*, Oryzomyini (*Euryoryzomys*, *Neacomys*, *Oligoryzomys*, *Oryzomys*, *Sooretamys*, y *Tanyuromys*) y en *Reithrodon*.

Complejos

La definición de los complejos de estructuras ha sido propuesta por Barbière (2019, Barbière et al. 2019b, véase Reig [1977] y Pardiñas [2008] para un antecedente sobre dicha propuesta, al destacar la complejidad intrínseca de ciertas estructuras), al comprobar la presencia de fusiones entre varias estructuras en los lofos y lófidos. Se han reconocidos 10 complejos, presentados a continuación con las estructuras del sistema ICAMER asociadas:

Complejo protolofo: protostilo con o sin su proyección, proto-anterolófulo.

Complejo enterolofo: enterostilo con o sin su proyección, hipo-anterolófulo.

Complejo anterolofo: brazo posterior, endolófulo, mesolófulo del cónulo labial; proto-mesolófulo; parastilo con o sin su proyección.

Complejo mesolofo: brazo posterior, endolófulo, mesolófulo del paracono; hipo-mesolófulo; mesostilo con o sin su proyección.

Complejo posterolofo: brazo posterior, endolófulo, mesolófulo del metacono; brazo posterior del hipocono; cíngulo posterior.

Complejo protolófido: protostílido con o sin su proyección, espolón labial del múrido anterior.

Complejo ectolófido: ectostílido con o sin su proyección, espolón labial del múrido mediano.

Complejo anterolófido: parastílido con o sin su proyección; espolón lingual del múrido anterior; brazo anterior, endolofúlido, mesolofúlido del paracónido.

Complejo mesolófido: mesostílido con o sin su proyección; espolón lingual del múrido mediano; brazo anterior, endolofúlido, mesolofúlido del entocónido.

Complejo posterolófido: ento-posterolofúlido; brazo posterior, endolofúlido, mesolofúlido, posterolofúlido del hipocónido; cíngulo posterior.

Aquí se describe una selección de los complejos observados en los taxones estudiados y, cuando corresponde, se agregan estructuras asociadas no reconocidas previamente por Barbière (2019 y Barbière et al. (2019b).

Complejo anterolofo

Se considera aquí solo al M1, ya que la caracterización en el M2 merece discusión en cuanto a su origen (véase Barbière et al. 2019b y referencias ahí citadas). Algunos ejemplos están ilustrados en la Figura 1.10. Este complejo se sitúa del lado labial del diente, entre la cara anterior del paracono y la cara posterior del cónulo labial. En los taxones que presentan un complejo anterolofo es común encontrar a un proto-mesolófulo con un desarrollo más o menos importante, asociado o a otras estructuras, como por ejemplo a un parastilo (con su proyección o no). Es el caso de la mayoría de Neotominae (*Neotomodon*, *Ochrotomys*, *Onychomys*, *Osgoodomys banderanus vinicior*, *Scotinomys*), Tylomyini y varios Sigmodontinae (*Calassomys*, *Chelemys*, *Chilomys*, *Microryzomys*, *Rhagomys*, *Rhipidomys*, *Wilfredomys*). Cabe destacar que la asociación entre el proto-mesolófulo y la proyección del parastilo introduce variación a lo largo del complejo, el cual puede ser categorizado como "anterolofo" corto o "anterolofo" largo. A estas estructuras también se puede sumar una participación del cónulo labial, ya sea simplemente con su brazo posterior (*Abrawayaomys*, *Abrothrix*, *Delomys*, *Habromys*, *Megadontomys* y la mayoría de los akodontinos), o más complicado aún con una participación además de lófulos desarrollados en el brazo anterior (mesolófulo o endolófulo; por ejemplo, *Aepeomys*, *Juliomys*, *Phaenomys*, *Thomasomys*, *Wiedomys*). Un caso particular es el de Nyctomyini, donde el complejo anterolofo está integrado por un proto-mesolófulo, un para-anterolófulo y de estructuras del cónulo labial (sin poder determinarlas).

Si bien en la mayoría de los casos de presencia de un complejo anterolofo se reconoce un proto-mesolófulo, existen ejemplos de complejo sin participación de dicha estructura. El desarrollo exclusivo del brazo posterior del cónulo labial se observa en Ichthyomyini (*Anotomys*, *Neusticomys*) y en *Neotoma*. Su asociación con el para-anterolófulo se observa en Andinomyini, mostrando aquí una extensión a la caracterización de Barbière et al. (2019b). Miembros de Reithrodontomyini (*Aporodon*, *Isthmomys*) muestran un complejo anterolofo compuesto por el mesolófulo del cónulo labial y del parastilo con su proyección.

Complejo mesolofo

El complejo mesolofo tal como fue definido por Barbière et al. (2019b) incluye a todas aquellas estructuras involucradas en la tradicional denominación "mesolofo". Aquí se reconocen 2 grandes morfotipos (Figura 1.11), según la presencia o no de un hipo-mesolófulo (extendido, o no, labialmente por un mesostilo con, o sin, su proyección).

La ausencia de un hipo-mesolófulo está representada en Ichthyomyini, al mostrar un complejo mesolofo debido al desarrollo del brazo posterior del paracono, muy visible en taxones como *Anotomys*, *Neusticomys* o *Rheomys*.

El otro tipo de complejo mesolofo incluye, como mínimo, la presencia de un hipo-mesolófulo de desarrollo labial variable (aunque aquí solo se hace hincapié en la presencia o ausencia de estructuras, no su expresión). Su presencia exclusiva se observa en los 4 géneros de Tylomyinae y en la mayoría de los Neotominae: *Habromys*, *Isthmomys*, *Megadontomys*, *Ochrotomys*, *Osgoodomys*, *Peromyscus* (en parte, pero es la morfología más usual), *Podomys*, *Reithrodontomys* (subgénero *Aporodon*) y *Scotinomys*. También algunos Sigmodontinae muestran un complejo similar (*Lundomys*, *Necromys*, *Pseudoryzomys*, Rhagomyini). Otra configuración bien representada es, además de un hipo-mesolófulo, la participación del brazo posterior del paracono. Es el caso de los demás Neotominae (*Neotomodon*, Onychomyini, *Peromyscus* [parte]), así como algunos Sigmodontinae: Abrotrichini, Akodontini (en parte, como *Akodon* o *Lenoxus*), *Calassomys*, *Punomys*, *Wilfredomys* y varios Oryzomyini (*Cerradomys*, *Euryoryzomys*, *Oligoryzomys*, *Sooretamys*). Las otras configuraciones tienen menos representantes. La coparticipación del hipo-mesolófulo con el para-mesolófulo se observa en algunos *Peromyscus* y en los Wiedomyini *Juliomys* y *Wiedomys*, así como en el Thomasomyini *Chilomys*. El juego entre el hipo-mesolófulo, el brazo anterior del paracono y su endolófulo se observa en algunos Akodontini (*Scapteromys*) y Oryzomyini (*Oryzomys*). Finalmente, la asociación del hipo-mesolófulo, el brazo anterior del paracono y en para-mesolófulo está presente en *Delomys* y los demás Thomasomyini (*Aepeomys*, *Rhipidomys*, *Thomasomys*). A todas estas configuraciones se agrega al *incertae sedis* *Abrawayaomys*, cuyo complejo mesolofo al menos se compone de un hipo-mesolófulo y de alguna estructura del paracono (pero no fue posible determinarla).

Complejo anterolófido

Tres configuraciones se reconocen en la composición de este complejo y se presentan en la siguiente sección (Figura 1.12).

El primer tipo de complejo anterolófido se identifica como una contribución del metacónido, ya sea con su brazo anterior o con las proyecciones asociadas a su brazo posterior. Tanto *Chilomys* como *Ochrotomys* muestran esta configuración. Si además del metacónido se suma una participación del conúlido lingual, más taxones se pueden reconocer, como *Cerradomys*, *Isthmomys*, *Lundomys* y *Phaenomys*.

El segundo caso es la participación del metastílido y de su proyección, que se observa tanto en *Juliomys* como en *Pseudoryzomys*. Al sumarle la participación del conúlido lingual, los Wiedomyini *Wiedomys* y *Wilfredomys* se pueden caracterizar en este patrón.

La tercera configuración observada implica una contribución tanto del metacónido como del metastílido. Es el caso de varios Oryzomyini (*Hyleamys*, *Microryzomys*, *Mindomys*, *Oryzomys* y *Sooretamys*) y Thomasomyini (*Aepeomys*, *Thomasomys* y *Rhipidomys*).

Aquí es importante destacar que la carencia de complejo anterolófido es la morfología usual. Así están representados casi todos los neotominos (con la excepción de *Isthmomys* y *Ochrotomys*) y el resto de los Sigmodontinae estudiados. Además, la subfamilia Tylomyinae se diferencia de los demás taxones por la presencia de una proyección del múrido anterior en la formación del complejo.

Complejo mesolófido

El estudio del complejo mesolófido ha llevado al reconocimiento de muchas configuraciones, de las cuales aquí se destacan 6 principales, que en la mayoría de los casos incluye a un proto-mesolofúlido (Figura. 1.13).

El tipo más usual se compone de un proto-mesolofúlido (a veces asociado a un mesostílido). Está ejemplificado en las 3 subfamilias pero en tilominos alcanza su mejor definición. En Neotominae, algunas especies de *Peromyscus*, *Ochrotomys*, *Onychomys arenicola* y *Scotinomys* lo muestran. El estudio en Sigmodontinae

muestra que el complejo mesolófido está constituido por un proto-mesolofúlido en algunos Akodontini (*Akodon*, *Necromys*), *Delomys*, Oryzomyini (*Lundomys*, *Nesoryzomys*), Reithrodontini, Rhagomyini, Thomasomyini (*Chilomys*) y en la mayoría de los Wiedomyini (*Juliomys*, *Wiedomys*, *Wilfredomys*). En algunos taxones el proto-mesolofúlido está asociado al ento-mesolofúlido. Se observa en los Sigmodontinae *Lenoxus* y *Thomasomys*, así como en los Neotominae *Megadontomys* y *Reithrodontomys* (subgénero *Aporodon*).

La segunda configuración encontrada corresponde a la asociación entre el proto-mesolofúlido y el brazo anterior del entocónido. Es una configuración exclusiva, hasta ahora, de sigmodontinos, tales como en Abrotrichini (*Abrothrix*, *Chelemys*), Akodontini (*Oxymycterus*, *Scapteromys*, *Thaptomys*), y en la mayoría de Oryzomyini (*Cerradomys*, *Mindomys*, *Neacomys*, *Nectomys*, *Nephelomys*, *Oecomys*, *Oligoryzomys*, *Sigmodontomys*) y Thomasomyini (*Aepeomys*, *Rhipidomys*). Cabe destacar aquí que en algunos ejemplares de Tylomyinae, el proto-mesolofúlido está asociado al brazo anterior del entocónido. Algunos otros Oryzomyini (*Euryoryzomys*, *Oryzomys*, *Sooretamys*) muestran, como complemento de las estructuras observadas, un ento-endolofúlido. *Holochilus* muestra una configuración intermedia entre estas, con únicamente un proto-mesolofúlido asociado a un ento-endolofúlido.

Hay casos en los que no se ha podido determinar con exactitud la composición del complejo mesolófido, pero al menos se pudo identificar la presencia de un proto-mesolofúlido, asociado con alguna estructura del entocónido (*Bibimys*, *Brucepattersonius*, *Juscelinomys*, *Kunsia* y *Phaenomys*). Sin embargo, usando el criterio de afinidad taxonómica (Barbière et al. 2021), dicha configuración puede ser inferida mediante las configuraciones presentes en los taxones hermanos, Akodontini y Wiedomyini.

Finalmente, existen configuraciones de complejo que no involucran las estructuras precedentemente descriptas. La presencia de un ento-mesolofúlido, a veces asociado a un mesostílido, caracteriza solamente a algunos neotominos, tales como *Habromys*, *Isthmomys*, *Neotomodon*, *Osgoodomys banderanus vinicior*, y *Peromyscus* (algunas especies). *Punomys* tiene una configuración exclusiva, con un meta-posterolofúlido asociado al brazo anterior del entocónido. Más inusual, en

Baiomys, *Podomys* y algunas especies de *Peromyscus*, el complejo mesolófido no se compone de estructuras asociadas a áreas cuspidales, sino exclusivamente de un mesostílo y de su proyección. En el Sigmodontinae *incertae sedis Abrawayaomys* y en Ichthyomyini hay un complejo mesolófido pero debido a sesgos de observación (material muy gastado) no fue posible establecer su composición.

Este complejo presenta una variedad marcada con muchas configuraciones, que pueden indicar tanto una asociación de estructuras compleja como una muestra compleja en su misma definición.

Complejo ectolófido

De acuerdo con la literatura, las estructuras presentes en el fléxido labial ubicado entre el protocónido y el entocónido (i. e. hipofléxido) fueron denominadas de 2 maneras diferentes.Varios estudios definieron a un ectomesolófido (e. g. Freudenthal et al. 1994, Maridet y Ni 2013, Gomes-Rodrigues et al. 2013, Maridet et al. 2014), también considerado como ectolófido (e. g. Hershkovitz 1962, Lindsay 1972, Reig 1977), además de reconocer el ectostílido como tal. En el primer caso también se consideraba a un ectolófido, pero en realidad corresponde al múrido del otro grupo de nomenclaturas.

El complejo ectolófido ha sido definido por Barbière et al. (2019b) como resultado de la interacción (o no) de las estructuras siguientes: ectostílido, proyección del ectostílido y proto-posterolófido. Aquí se sigue esta definición a la que se agrega la participación del brazo anterior del hipocónido (véase abajo). La observación de representantes vivientes de Sigmodontinae, Tylomyinae y Neotominae permitió reconocer 3 tipos de configuraciones (Figura 1.14):

(a) una integrada por una proyección del brazo posterior del protocónido (= proto-posterolófido) (Figura 1.14A). Taxones de Sigmodontinae y Tylomyinae expresan esta morfología, que no se registra en Neotominae;

(b) otra configuración incluye un brazo anterior del hipocónido que se desarrolla hasta ocupar espacio del fléxido (Figura 1.14E). Hasta ahora, resulta exclusiva de Neotominae;

(c) una última configuración se compone de un ectostílido y su proyección (Figura 1.14I). Taxonómica y filogenéticamente, esta morfología se distribuye en diferentes posiciones del árbol evolutivo. Cabe destacar aquí que se trata solamente de aquellos taxones en los cuales no se observa una de las 2 primeras morfologías reconocidas previamente, ya que es posible encontrar la combinación de complejos entre uno de los 2 primeros (i. e. participación del hipocónido o del protocónido) y el tercero (ectostílido).

No se ha observado, entre el material estudiado, ninguna otra configuración de complejo ectolófido. Sin embargo, existirían alternativas. Por ejemplo, una configuración integrada como parte del entocónido, que implica el desarrollo de un ento-posterolofúlido transverso. Alternativamente, se pueden hipotetizar varios casos donde el complejo ectolófido podría constituirse de la combinación de 2 o más configuraciones, constituyendo un "doble ectolófido" siguiendo las nomenclaturas tradicionales.

Caso del múrido

Barbière et al. (2019b) demostraron que los muros resultan de la fusión de varias estructuras. En molares inferiores, el múrido anterior y el múrido mediano están presentes en taxones primitivos, tales como *Eumys* o *Megacricetodon* (e. g. Korth 2011a, Maridet y Sen 2012). Sin embargo, con contadas excepciones, los neogéneros no muestran múridos sensu stricto, pero si fusión entre varias áreas cuspidales, creando nuevamente una estructura híbrida. En la radiación objeto de esta tesis, los únicos taxones en los cuales se puede identificar un verdadero múrido anterior son Tylomyinae y un Sigmodontinae (Figura 1.15). El múrido mediano, hasta donde ha podido indagar esta investigación, no existe en ninguna de las 3 subfamilias.

En Sigmodontinae solo su género tipo, *Sigmodon*, presenta un verdadero múrido anterior, que solo resulta visible en individuos con muy escaso desgaste. Del mismo modo, el múrido anterior está presente en los 4 géneros de Tylomyinae vivientes. En estos se presenta como una estructura alargada ubicada entre el protocónido y conúlido lingual. El resto de los sigmodontinos como la totalidad de los Neotominae, carecen de verdaderos múridos.

Presencia de raíces accesorias

El término raíz accesoria se emplea para designar a aquellas que superan la fórmula tradicional (superiores/inferiores) 3-3-3/2-2-2 (véase Carleton 1980). Carleton (1980) trató la posición de las raíces (mediante el examen de los alvéolos donde estas se alojan en el hueso) como parte de su estudio (caracteres 8 a 15). Aquí se restringe el tratamiento del tema a la presencia o ausencia de raíz accesoria en el m1, ya que la distribución de las raíces accesorias en los molares superiores aparentemente carece de vínculo filogenético.

En Tylomyinae se han podido estudiar[2] las raíces de *Ototylomys* y *Tylomys*, ambos con una fórmula radicular 3-4-4/2-2-2.

En Neotominae, a pesar de que algunos taxones con una hipsodoncia extrema carecen de raíces (Neotomini), no se detecta raíz accesoria en el m1. Esto hace que la fórmula 2-2-2 sea de marcada constancia en molares inferiores. Contra esto, una o más raíces accesorias pueden estar presentes en el M1 en varios taxones.

En Sigmodontinae, los únicos representantes que no muestran una raíz accesoria en el m1 son los Ichthyomyini. Aunque Pardiñas et al. (2015) propusieron como rasgo diagnóstico de Euneomyini solo 2 raíces en el m1, observaciones efectuadas para esta tesis demuestran que una pequeña raíz accesoria está presente en los 3 géneros de esta tribu (Figura 1.16). Por lo tanto, la fórmula para esta tribu es, respecto de molares inferiores, 3-2-2.

1.3.2.2 OTROS CARACTERES

Cráneo

Altura de la placa cigomática

La altura de la placa cigomática ha sido tipificada mediante la inserción de su raíz anterior relativa a la altura del rostro, de acuerdo a Steppan (1995:28; carácter 6S 41P) en Sigmodontinae y Tylomyinae, donde se destacaron 3 situaciones. La

[2] El examen de raíces ha estado limitado, muchas veces, por la disponibilidad de material edéntulo, que no siempre está presente en colecciones. Esta restricción parece cosa del pasado si se piensa en las aproximaciones contemporáneas mediante el uso de escaneo 3D. Sin embargo, aún la base de ejemplares escaneados en lo que hace a muroideos, no es muy abundante.

primera corresponde a una diferencia de altura entre la mitad y un cuarto de la altura total del rostro. La segunda y la tercera se refieren a una diferencia menor a un cuarto y un octavo de la altura del rostro, respectivamente. Tanto Sigmodontinae como Tylomyinae suelen tener una placa cigomática medianamente alta, es decir entre las 2 primeras configuraciones (Figura 1.17). Sin embargo, algunos taxones (*Auliscomys boliviensis*, *Chinchillula*, *Euneomys*, *Neotomys* y *Reithrodon*; véase Steppan 1995) tienen una placa cigomática más alta. En Neotominae no hay evaluaciones previas, pero las placas cigomáticas muestran una morfligia similar. Cabe destacar que las placas más altas se encuentran en Neotomini (Figura 1.18).

Configuración del borde anterodorsal de la placa cigomática Este rasgo alude al extremo antero-dorsal de la placa cigomática y ha sido tratado en la literatura, ya que permite caracterizar algunos géneros vivientes y extintos. Se pueden reconocer 3 configuraciones principales. Una implica la carencia de espina, dejando el borde anterior de la placa recto o convexo, alineado según el eje dorso-ventral o inclinado. Otra se interpreta como una proyección de la porción antero-dorsal con un borde algo cóncavo. Finalmente, otra configuración conlleva una excavación (o escotadura) importante del borde anterior de la placa cigomática, a manera de concavidad pronunciada (Figura 1.17).

Un mapeo de este carácter en una filogenia de Sigmodontinae actuales fue presentado por Barbière et al. (2016b). Al menos una docena de géneros fueron reconocidos como portadores de espina cigomática, a saber: *Andinomys*, *Andalgalomys*, *Calomys*, *Eligmodontia*, *Graomys*, *Holochilus*, *Kunsia*, *Lundomys*, *Neotomys*, *Pseudoryzomys*, *Reithrodon* y *Sigmodon*. Estos autores también asociaron con sigmodontinos algunas formas fósiles que presentan esta configuración (véase Barbière 2019, Barbière et al. 2022).

La revisión de la forma de la placa cigomática en Tylomyinae y Neotominae no permitió reconocer ninguna de las configuraciones observadas en Sigmodontinae. Contrario sensu, el borde anterior muestra 4 morfologías principales: 1) un borde recto y alineado según el eje dorso-ventral; 2) un borde recto inclinado ventralmente; 3) un borde recto inclinado dorsalmente; y 4) un borde convexo.

De los 4 géneros de Tylomyinae, 3 presentan un borde recto inclinado ventralmente; la excepción es *Otonyctomys* que tiene un borde recto sin inclinación (Figura 1.17). En Neotominae, la diversidad es más grande, ya que Neotomini presenta un borde recto tanto no inclinado como inclinado dorsalmente; *Ochrotomys* tiene un borde recto no inclinado; Baiomyini tiene un borde levemente convexo (*Scotinomys*) o recto e inclinado dorsalmente (*Baiomys*); Reithrodontomyini tiene un borde con una ligera convexidad (en ciertos casos recto y sin inclinación); *Onychomys* tiene un borde recto inclinado posteriormente; y Peromyscini tiene un borde tanto recto (de inclinación posterior o sin inclinación) como convexo (Figura 1.18).

Forma y tamaño de los forámenes palatinos anteriores postdiastémicos

Dentro de la diversidad de los forámenes presentes en el paladar, cabe destacar los 3 principales que se han definido (véase Quay 1954, Wahlert 1985, Hershkovitz 1962, Gudinho 2016). El más anterior es el foramen palatino anterior, también denominado foramen incisivo, ubicado en la diastema entre premaxilar y maxilar. Su extensión posterior, es decir, la ubicación de su extremo posterior en relación con el paladar interdental, muestra valor sistemático (Gudinho 2016). Los forámenes palatinos ubicados en el paladar postdiastémico son anteriores o posteriores (estos últimos también denominados agujeros palatales posterolaterales). Los anteriores se ubican entre M1 y M2 mientras que los posteriores se reconocen por su posición respecto de los M3 (Hershkovitz 1962). Cabe destacar que estos forámenes constituyen aperturas para el sistema arterial y nervioso palatino (Quay 1954, Wahlert 1985). Aquí se concentró el interés sobre los forámenes palatinos anteriores postdiastémicos. Si bien la ubicación de estos puede cambiar, la forma y posición relativa a los molares podrían ser claves. Se han caracterizado 3 configuraciones: forámenes grandes, forámenes pequeños y redondeados y forámenes pequeños ligeramente alargados (Figuras 1.19, 1.20, 1.21).

Forámenes grandes, en general ovalados, son recurrentes en Neotominae. Su posición varía entre la altura del protocono del M2 (*Habromys*, *Isthmomys*, *Megadontomys*, *Onychomys*, *Podomys*, *Reithrodontomys* [subgénero *Aporodon*]), ocupando el nivel del protocono y hipoflexo (*Osgoodomys*, Galushamyina, *Neotomodon*, *Peromyscus*), o directamente frente al hipocono (Neotomina, *Ochrotomys*, *Reithrodontomys* [subgénero *Reithrodontomys*]).

Forámenes pequeños y redondeados caracterizan a Sigmodontinae y Tylomyinae. Puede ubicarse a nivel del procíngulo (*Juliomys*), del protocono (*Abrawayaomys*, *Aepeomys*, *Delomys*) o del hipocono del M1 (*Chinchillula*, *Oligoryzomys*, *Wiedomys*). En *Mindomys* se ubican entre los 2 primeros molares. Muchos taxones muestran forámenes ubicados a nivel del protocono del M2 (Abrotrichini, *Euryoryzomys*, *Hyleamys*, *Lundomys*, *Necromys*, *Nectomys*, *Oryzomys*, *Phaenomys*, *Scolomys*). Lo mismo ocurre en *Reithrodon* y *Rhagomys*, pero con forámenes un poco más grandes. Una variación de posición -entre la altura del protocono y del hipoflexo del M2- se aprecia en Tylomyinae (aunque puede llegar a ser ligeramente alargado en *Nyctomys*). Los forámenes pueden ubicarse también a nivel del hipoflexo (*Bibimys*, *Cerradomys*, *Kunsia*, *Oxymycterus*, *Thalpomys*, Thomasomyini) o del hipocono (*Akodon*, *Scapteromys*, *Pseudoryzomys*, *Sigmodon*) del M2. En algunos taxones como *Holochilus* y *Zygodontomys*, pueden posicionarse entre el hipocono del M2 y el protocono del M3.

Finalmente, forámenes pequeños y alargados se observan en ciertos taxones como Ichthyomyini y *Wilfredomys* (a la altura del hipoflexo y hipocono del M1); *Brucepattersonius* y *Sooretamys* (protocono del M2); *Andinomys* y *Sigmodontomys* (protocono y hipoflexo del M2); Baiomyini (hipoflexo y hipocono del M2); *Euneomys*, *Irenomys*, *Nesoryzomys*, *Oecomys* (hipocono del M2); y *Punomys* (del hipocono del M2 hasta casi el protocono del M3). Esta última morfología es similar a *Neotomys*, pero este taxón tiene forámenes muchos más abiertos.

Mandíbula

<u>Región retro-molar</u>

En esta región los Tylomyinae presentan una "línea", o "cordón", que no alcanza a constituir una cresta, más evidente en Tylomyini que en Nyctomyini (Figura 1.22). Esta morfología parece ser exclusiva de dicha subfamilia. Al menos no está presente en la muestra evaluada de Neotominae, mientras que en Sigmodontinae, solo Wiedomyini parecen tener un rasgo similar.

Otro rasgo relevante de esta región es la ocurrencia de una verdadera fosa. Aquí los ejemplos son más dispersos en la filogenia. Aunque una excavación profunda

es recurrente en Arvicolinae (Ellerman 1941), existen menos ejemplos en otros cricétidos, apenas unos pocos sigmodontinos (Pacheco 2003, Luna y Patterson 2003, Pardiñas y Barbière 2017).

1.3.3 Caracterización morfológica de las subfamilias Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae

La búsqueda de identificación de rasgos diagnósticos para cada una de las 3 subfamilias estudiadas, en base a los restos encontrados en el registro fósil, es el objetivo principal de este capítulo. Sin embargo, existen muchos casos particulares en cada clado, impidiendo una generalización clara de caracteres. Aun así, parece evidente que es posible caracterizar grupos, en particular por omisión. Por ejemplo, la presencia de espina cigomática resulta, hasta ahora, exclusiva de Sigmodontinae, pero solamente se expresa en algunos géneros. Dicho de otra manera, ningún neotomino ni tylomino actual presenta este atributo morfológico. Siguiendo un razonamiento similar y en base a los caracteres estudiados en el punto 1.3.2, se ha listado una serie de rasgos que se consideran característicos de cada una de las subfamilias (Tablas 1.4 y 1.5).

1.4 Discusión

1.4.1 Desarrollo de raíces accesorias

Parece razonable establecer una relación mecánica estrecha entre la ocurrencia de raíces accesorias y el crecimiento de la hipsodoncia: a una corona más alta, mayor masticación, mayor impacto mecánico sobre el diente y mayor necesidad de anclajes en el hueso. *Reithrodon* ejemplifica bien este planteo, al mostrar tanto la hipsodoncia más notable como el número de raíces más grande en Sigmodontinae. Martin (1979) ha postulado esta tendencia como característica en la evolución de *Sigmodon* a lo largo de millones de años. Sin embargo, existen varios contraejemplos en Cricetidae hipsodontes. Toda la diversidad de Arvicolinae (incluyendo gran parte del registro fósil) muestra la hipsodoncia más marcada de la familia, pero carecen de raíces accesorias cuando se evalúan individuos muy viejos con raíces cerradas (Chaline et al. 1999). Más cercano a los sigmodontinos, los neotominos también contienen taxones hipsodontes sin ocurrencia de raíz accesoria asociada. Es el caso

de Neotomini y de *Scotinomys*. Estas "contradicciones" sugieren que el vínculo entre hipsodoncia y aumento de cantidad de raíces no sería tan simple en Cricetidae. Es importante recordar aquí una de las definiciones de la hipsodoncia, que se puede caracterizar por un crecimiento continuo del diente con sus raíces abiertas (Koenigswald 2011). El mejor ejemplo es el de los incisivos en roedores cuyo crecimiento permanente está asociado a la falta de raíz. Cuatro tipos de tejidos están presentes en la relación entre un diente y la parte ósea en la cual se inserta. Las raíces mismas, compuestas por dentina, dejan pasar las ramas nerviosas y vasos sanguinos (pulpa). Están rodeadas de cemento que, como su nombre lo indica, contribuye al anclaje del diente en los alvéolos. Aunque el cemento tiene una resistencia menor al esfuerzo que la dentina y el esmalte, por ser menos mineralizado, su función de fijación está bien reconocida (Ungar 2014).

Cabe destacar que contrariamente a las raíces principales, las raíces accesorias carecen de pulpa, lo cual podría implicar una funcionalidad diferente. Este planteo lleva a proponer otra solución mecánica. Cualquier estructura solida tiene más probabilidad deromperse si se le aplica una fuerza cuando solamente tiene sus extremidades anterior y posterior como puntos de soporte. Si se le agrega un tercer punto de soporte, bajo el mismo estrés, dicho sólido no tendrá la misma probabilidad de quiebre (Figura 1.23). Esta hipótesis necesita mayor indagación biomecánica, pero se debe entender al sólido como la corona, al soporte como las raíces y al estrés como el esfuerzo mecánico (aquí, masticación). En ese contexto, la raíz accesoria trabajaría mecánicamente como pivot central contribuyendo a evitar el quiebre del molar en su punto medio. Un alargamiento del m1 es evidente en Sigmodontinae. Se puede asociar a la presencia de un procíngulo complejo (i. e. desarrollado), en contraste, por ejemplo, con los neotominos.

1.4.2 Factores que influyen en la altura de la corona

El estudio de los taxones con corona alta reveló una importante varianza composicional, con un juego entre un desarrollo de nivel cuspidal versus los flancos de la corona (Koenigswald 2011, 2020). Vinculando la hipsodoncia con la dieta se puede inferir una relación causal (e. g. Hershkovitz 1962, 1967, Verde Arregoitia y D'Elía 2021), aunque no automática. Es el caso por ejemplo de Ichthyomyini u Onychomyini, cuyos

molares muestran un nivel cuspidal muy alto (= hipsodoncia tubercular) que ha sido relacionado a una carnivoría estricta (Voss 1988, Bradley 2017, Brito y Pardiñas 2017a-h, Pardiñas y Brito 2017a-c, Kelly et al. 2023). Por otro lado, Neotomini y Reithrodontini se caracterizan en parte por su grado muy alto de hipsodoncia y su dieta netamente herbívora (Hershkovitz 1955, Pearson 1988, Bradley 2017, Pardiñas 2017, Patton 2017). Una explicación para el desarrollo de la hipsodoncia en mamíferos se vincula con variables ambientales (e. g. Peters y Vogel 2005, Osborne y Beerling 2006). Esto implica una dieta más abrasiva con mayor proporción en plantas C4 (también asociado a áreas abiertas), cuya composición incluye sílice, a diferencia de las plantas C3 (también característico de áreas más cerradas, Niklas 1997) y tiene como consecuencia el desarrollo de hipsodoncia. En Sigmodontinae estas variables fueron propuestas por Marshall (1979) como directivas de la diversificación de la subfamilia en América del Sur, al considerar que las áreas abiertas habrían sido clave para la dispersión del grupo. Pero el desarrollo de hipsodoncia en área abierta no necesariamente se restringe a una mayor ingesta de plantas C4. La mayoría de los sigmodontinos hipsodontes muestra esta característica, pero otros tienen una dieta más basada C3 cuyo componente abrasivo se debe al depósito de materias terrígenas. Como fue ejemplificado por Pardiñas et al. (2021) existen otros modos de adquisición de hipsodoncia, sobre todo en áreas geográficamente influidas por cenizas volcánicas (Madden 2015, véase también Schmidt-Kittler 2006). También existen sigmodontinos con una hipsodoncia perceptible y una dieta más generalista. Puede ser el caso de algunos akodontinos como *Necromys* (Oliveira et al. 1998, Pardiñas et al. 2020). Esto lleva a pensar por lo menos en 2 hipótesis. Por un lado, la morfología molar resulta insuficiente para inferir la dieta en sigmodontinos. En este sentido, un análisis del sistema digestivo en su globalidad no parece descabellado. Esto fue propuesto por Vorontsov (1959, 1962, 1967, 1979, 1982), entre otros (aunque véase Langer 2017). La otra hipótesis hace referencia a la historia evolutiva del taxón, el cual podría haber retenido los molares hipsodontes de un ancestro cuya dieta si necesitaba tal adaptación.

1.4.3 Desarrollo del procíngulo

Ha sido demostrado que tanto el procíngulo del M1 como el del m1 tienen un origen distinto[3] (Barbière et al. 2019b y referencias ahí citadas). El procíngulo del M1 se puede entender como una adición de una (o más) cúspide(s) en el desarrollo embriológico (Gomes-Rodrigues et al. 2011), mientras que el procíngulo del m1 corresponde a la absorción del germen dentario inmediatamente anterior (definido como R2; Viriot et al. 2002, Peterkova et al. 2006, Prochazka et al. 2010). El agregado de cúspide(s) en el M1 se hace mediante la repetición de la misma área cuspidal, haciendo posible la interpretación de su nivel cuspidal con el sistema ICAMER. Respeto al procíngulo del m1, la evidencia disponible permite una reflexión sobre por lo menos 2 temas.

Por un lado, permite proponer una alternativa a la excepción planteada en la aplicación del sistema ICAMER, es decir el desarrollo del procíngulo del m1. Barbière (2019:18) destacó que esta estructura no puede ser interpretada. ¿Será que en realidad respeta la lógica de repetición de un premolar y que esta es diferente de la de un molar? Luckett (1993) sintetizó que los molares corresponderían a un estado deciduo, ya que no es posible tener una dentición definitiva sin pasar por este (véase también Luckett 1985, Viriot et al. 2002). Se puede hacer un paralelismo con grupos que tienen premolares deciduos con tendencia molariforme (e. g. Theridomyidae, véase Vianey-Liaud y Marivaux 2017). También es importante notar que, con la absorción de R2 por el m1 y con su excepción al sistema ICAMER, la discusión acerca del diente original representado por R2 (Dp4 o p4) se puede precisar. Así mismo, si los molares corresponden a su etapa decidua y si el procíngulo del m1 no respeta la lógica de los otros molares, entonces R2 correspondería, como ha sido propuesto, al germen de un p4 (Viriot et al. 2002, Peterkova et al. 2006, Prochazka et al. 2010, Labonne et al. 2012).

La otra interpretación del origen del procíngulo del m1 se puede hacer mediante la presencia de raíces accesorias. Su ocurrencia en el M1 es recurrente en Cricetidae norteamericanos no Arvicolinae. Sin embargo, la presencia de al menos

[3] El uso de la palabra "procingúlido" ha sido propuesto por Gonçalves et al. (2020) para distinguir al procíngulo del m1, pero aquí se sigue las propuestas clásicas (i. e. Reig 1977) ya que "designate 'procingulid' to this part in the m1 seems an unnecessary complication" (Barbière et al. 2019b:230).

una raíz accesoria en el m1 tendría un control filogenético, ya que resulta exclusivo de Sigmodontinae (excepto Ichthyomyini). Ese mismo clado tiene un procíngulo en el m1 más desarrollado y complejo que sus grupos hermanos, lo cual se podría interpretar como resultado de algún tipo de relación (sinérgica?) entre el desarrollo de estas estructuras. Estas hipótesis requieren de mayor elaboración y puesta a prueba tanto en un contexto biomecánico como embriológico.

1.4.4 Relación entre estructuras

Martin et al. (2020) han definido el ángulo de alternancia entre las cúspides labiales y linguales principales de los molares como de valor en la diferenciación subfamiliar de cricétidos (véase también Kelly et al. 2020). En dicho estudio propusieron ángulos menores a 15° como representativos de Sigmodontinae (i. e. pares de cúspides más opuestos entre sí), mientras que aquellos mayores serían característicos de Neotominae (i. e. cúspides más alternas). Cabe destacar que, si bien se ha tratado de generalizar, existen sigmodontinos con valores de ángulo mayores, así como Neotominae con valores más pequeños (Martin et al. 2020: Tabla 1). En esta tesis doctoral se demuestra que, de manera general, una segregación de las subfamilias puede establecerse mediante diferencias en la rotación del paracono/entocónido (Figuras 1.8 y 1.9). Así, los taxones que presentan una alternancia importante de las cúspides suelen tener un paracono con una rotación hacia la parte posterior. Contra esto, taxones cuyo ángulo de alternancia es bajo muestran una rotación anterior del paracono. Si bien se puede identificar una relación, queda pendiente la definición de causalidad. Renvoisé et al. (2017) estudiaron la forma general del molar en mamíferos en un contexto embriológico, en base a *Microtus* y *Mus*. Propusieron que la alternancia de las cúspides se relacionaría a la presión celular de la estructura ósea (mandíbula en el caso del estudio de Renvoisé et al. 2017) en la formación de los molares. Expresado de otra manera, la alternancia se debería más a un factor epigenético - aunque la formación de la mandíbula (o maxilar) está codificada genéticamente (Schilling 2003, véase también Harfe et al. 2004, Frazer et al. 2009, Alfaqeeh et al. 2013) - que a una información genética directamente expresada en los brotes dentarios (Kavanagh et al. 2007).

Al igual que la alternancia de las cúspides y la rotación de estas, es importante juzgar la relación entre la rotación y las conexiones entre áreas cuspidales. Como fue expuesto previamente, las conexiones entre protocono e hipocono, por un lado y entre protocónido e hipocónido, por el otro, varían según la rotación del paracono y del entocónido, respectivamente. Al tener una rotación hacia la parte anterior del diente, el paracono "libera" el espacio entre protocono e hipocono, teniendo como consecuencia una conexión directa. La conexión entre el protocono y el hipocono y entre el protocónido y el hipocónido, entonces, no debería ser tomada como directa o indirecta, sino como la resultante de la rotación tanto del paracono como del entocónido. De ese modo se pueden caracterizar grandes clados.

Tampoco se debe descartar la influencia del procíngulo del primer molar, ya sea superior o inferior. Un ejemplo elocuente es el de *Onychomys*. *Onychomys arenicola* muestra 2 conúlidos y una conexión indirecta entre el protocónido y el hipocónido que opera a través del ento-posterolofúlido. En cambio, *O. leucogaster*, con un único conúlido, tiene una conexión indirecta completa (i. e. a través de ento-posterolofúlido y ento-mesolofúlido). Se observa en el género una rotación del entocónido (Figuras 1.24A y B; Kelly et al. 2023). Lo mismo muestra *Rhagomys.* Mientras que *R. longiligua*, con un solo cónulo desarrollado, tiene una rotación importante del paracono en *R. longiligua*, *R. rufescens*, con 2 cónulos desarrollados, muestra una rotación menor del paracono (Figuras 1.24C y D; Pardiñas et al. 2022).

Tanto la alternancia de las cúspides, su rotación, como las conexiones asociadas están relacionadas. Pero no es tan evidente cuál efecto es el más importante o cuál tiene mayor influencia sobre los otros, o incluso si estos 3 rasgos tienen una evolución en común. Dos posibles experimentos podrían aportar elementos de discusión. Uno consiste en determinar el desarrollo embriológico de cada una de dichas estructuras y ver cuál influye sobre el otro (Kavanagh et al. 2007). Otro es la exploración del registro paleontológico en búsqueda de morfologías indicando relaciones distintas entre estructuras. Se puede aportar algunos elementos, ya que se ha establecido que la condición primitiva en Cricetidae es tener un único cónulo y conúlido en los primeros molares y una conexión indirecta completa en la relación protocono/hipocono y protocónido/entocónido (e. g. Maridet y Ni 2013).

1.4.5 Estructuras remanentes

En muchos casos se pueden observar remanentes de estructuras (lófulos o lofúlidos) en animales cuya morfología "funcional", es decir, cuando alcanzan a una edad adulta, no parecen necesarios. Se puede inferir que se trata de vestigios o relictos de una morfología de un antecesor antes que una adaptación en desarrollo. Los para-mesolófulo y para-anterolófulo de *Akodon* son muy pequeños y desaparecen apenas se realiza la conexión con el protocono (Figura 1.25A). Esto se puede interpretar como estructuras remanentes de una conexión entre el protocono y el hipocono a través de los lófulos del paracono. Sin embargo, no siempre es el caso. En *Wilfredomys* los lófulos persisten extensamente (Figura 1.25D).

Otra hipótesis relativa a ese tema es la posibilidad de una dieta diferente según la edad del animal, entre el período de lactancia y la etapa adulta. Pero no se ha encontrado un soporte científico al respecto, aunque el tema tampoco se ha explorado con profundidad. En las formas juveniles, el gradiente de desgaste entre el primer y el tercer molar, por la erupción tardía de ese último diente, permite defender la hipótesis según la cual pequeñas estructuras presentes en el M1 sirven para procesar el alimento mientras el M3 no está desarrollado por completo (Figura 1.26). Estas estructuras se desgastan rápidamente, a medida que emerge el M3 con nuevas estructuras para la hilera dental. Otra posibilidad es que la morfología oclusal sea un remanente de una morfología ancestral, mientras que el modo de vida actual difiere del ancestro (Schmidt-Kittler 1984). Aquí *Neotoma* podría representar un buen ejemplo, al mostrar una configuración con lófulos y lofúlidos en molares sin desgaste, mientras que dichas estructuras desaparecen rápidamente en la vida del animal. Al observar Neotomini extintos, cuya dentición no muestra una hipsodoncia tan extrema, se puede observar la organización de los lófulos y lofúlidos. *Lindsaymys*, primer Neotomini conocido para el Mioceno de Norte América (Martin y Zakrzewski 2019), todavía tiene áreas cuspidales bien definidas, al igual que el más reciente *Paraneotoma* (Figura 1.27). Una implicancia directa es la probabilidad de determinar homologías. *Reithrodon*, el Sigmodontinae viviente más hipsodonte, muestra en sus estadios juveniles lófulos y lofúlidos cuya desaparición muy temprana, merced al desgaste, no parece implicar cambios en cuanto a su dieta (Barbière 2019). Al agregar este elemento a otros caracteres (e. g. craneanos), es posible construir hipótesis de

homologías en cuanto a la morfología ancestral (véase Barbière 2019, Barbière et al. 2022). Pero estudiar la morfología oclusal puede ser engañoso al momento de relacionar la misma con la dieta de un taxón. Aquí también, sin importar el procesamiento del alimento en la boca, las siguientes etapas de la digestión (i. e. a lo largo del tracto digestivo) pueden mostrar adaptaciones propias a una dieta determinada (véase Pardiñas et al. 2020).

1.4.6 Vinculando morfología y filogenia

Al integrar todos los resultados presentados a lo largo de este capítulo, es decir un consenso filogenético global y los caracteres morfológicos seleccionados, se pueden discutir algunos aspectos taxonómicos. Ciertas generalidades se pueden proponer con el fin de considerar elementos relativos al registro fósil. Los caracteres dentarios parecen ser los más informativos. En un repaso sucinto tenemos las proporciones entre los dientes, donde Sigmodontinae tiende a tener un M1/m1 y M3/m3 más grandes que Neotominae, relativo al tamaño del M2/m2. La presencia de una raíz accesoria en el m1 de Sigmodontinae versus su ausencia tanto en Neotominae como en Tylomyinae resulta un rasgo destacable. Con respecto a la organización oclusal de los molares, Tylomyinae muestra un múrido anterior en el m1 mientras que no es el caso de Neotominae y Sigmodontinae (con la única excepción de *Sigmodon*, representante de uno de los 3 grandes grupos en que se puede dividir la subfamilia, esto es, Ichthyomyini, Oryzomyalia y Sigmodontini). Las conexiones y organizaciones de las cúspides también resultan importantes. El complejo mesolofo más simple, es decir, aquel en el que solo participa el hipo-mesolófulo, es prevalente en Neotominae (tanto Ochrotomyini, Peromyscini como Reithrodontomyini) y caracteriza a todos los Tylomyinae. Usualmente, el complejo anterolófido no está presente en Neotominae excepto en 2 géneros donde se origina desde el metacónido. En Sigmodontinae suele ser recurrente. En lo referente a la rotación del entocónido, una rotación hacia la parte anterior del diente caracteriza más a neotominos que sigmodontinos; en estos últimos la rotación se hace hacia la parte posterior del molar. Para el paracono, aquí también hay una segregación entre una rotación hacia adelante en Sigmodontinae y Tylomyinae y hacia atrás, en Neotominae. Quizás uno de los caracteres más importantes es la presencia de endolófulo(s) exclusivos de Sigmodontinae. Los demás caracteres estudiados en cráneo (maxilar) y mandíbulas

no proveen información relevante para este tipo de análisis, aunque la forma y tamaño de los forámenes palatinos posteriores parece singular de neotominos. Sin embargo, pueden ayudar en la caracterización de clados menos inclusivos (tribus) o géneros, al igual que otros caracteres dentarios.

También los caracteres analizados permiten resaltar o comprobar hipótesis de relación entre varios clados, ya sea entre tribus, grupo de géneros o entre géneros. Por ejemplo, en Sigmodontinae la similitud de las conexiones entre cúspides de Andinomyini y *Chinchillula* podría reflejar su cercanía filogenética (Figuras 1.28A, B, C, F, G, H). También, destaca su distancia frente a Euneomyini, tribu que presenta conexiones diferentes (Figuras 1.28D, E, I, J). Quizás un caso más impactante es la variación encontrada en *Reithrodontomys*. Este género ha sido objeto de numerosos estudios, los cuales concuerdan que existe una divergencia entre 2 clados mayores, tanto desde un punto de vista morfológico (Howell 1914, Hooper 1952, Carleton 1973, 1980, Vorontsov 1979) como molecular (Arellano et al 2003, 2005, Martínez-Borrego et al. 2022). Estas diferencias son conocidas desde hace tiempo, a tal punto que Howell (1914) las consideró indicadoras de 2 subgéneros: *Aporodon* y *Reithrodontomys*. Las diferencias observadas en este capítulo refuerzan dicha segregación, ya que la mayoría de los caracteres dentarios estudiados contrastan en ambos taxones. Un estudio integral y actualizado (e. g. sistema digestivo, morfología cráneo-mandibular) resulta necesario para discutir la casi indispensable separación de *Reithrodontomys* en 2 taxones de rango genérico.

La similitud morfológica puede indicar un agrupamiento filogenético y da una información "reciente" sobre la evolución de un clado. Sin embargo las agrupaciones filogenéticas que no están relacionadas morfológicamente también pueden ser informativas. En el caso de Neotomini, 2 universos morfológicos se enfrentan a nivel subfamiliar, implicando 2 hipótesis entre esta tribu y sus hermanas. Una propone, con el objetivo de mantener la estabilidad de Neotominae, que Neotomini ha tenido una historia evolutiva independiente desde una etapa remota. Esto podría quedar reflejado en una clasificación futura con su inclusión en una división de rango más alto (incluso subfamiliar; véase Pardiñas et al. 2022, Kelly et al. 2023). Otra posibilidad implica que Neotomini sea un linaje antiguo, con una divergencia temprana del resto de Neotominae. Dicha hipótesis fue defendida por Martin y Zakrzewski (2019) al

reconocer un extenso registro norteamericano como asignable a la tribu, desde la transición Clarendoniano - Hemfiliano (ca. 9 Ma; véase también Kelly y Martin 2022). Pero esta historia evolutiva implica una divergencia temprana con el resto de los clados, cuyas historias también deberían ser extensas. El problema aquí es que no se han reconocidos fósiles de Baiomyini, Ochrotomyini, Peromyscini y Reithrodontomyini antes del Plioceno (Ronez et al. 2021a). Sin embargo, Onychomyini ha sido descrito con un registro desde alrededor de 9 Ma (Kelly y Whistler 2014, Kelly et al. 2023). Lo mismo puede ser discutido en lo que hace a la diferencia entre Sigmodontalia y Oryzomyalia, cada clado incluyendo grupos morfológicos muy dispares (incluso adentro de Sigmodontalia, conformado por Ichthyomyini y Sigmodontini; véase Pardiñas et al. 2022). Un estudio riguroso del registro fósil norteamericano y su comparación con las formas actuales (capítulo 2) es clave para tratar de esclarecer estas relaciones.

1.4.7 Limitaciones y consideraciones finales

Acceso a materiales

Una primera limitación para entender las relaciones entre las diferentes cúspides es el acceso a individuos con molares con poco desgaste, es decir, nonatos, neonatos y juveniles. Esto se debe a 2 causas principales. Una implica la colecta sesgada hacia animales subadultos y adultos, que a los fines taxonómicos han sido el objetivo principal en los trabajos de campo, mientras que los juveniles son, generalmente, liberados. La otra es el modo mismo de vida del animal cuya dieta implica el desarrollo de los dientes y su desgaste asociado en etapas tempranas de su vida (i. e. periodo de lactancia). Sin embargo, la carencia de individuos juveniles en colecciones basadas en la captura de animales puede ser superada con el estudio de materiales de egagrópilas de aves rapaces, las cuales tienen una selección hacia animales juveniles.

Afinidad taxonómica

Un elemento que puede resultar engañoso, según la escala taxonómica de trabajo, es la afinidad taxonómica. Se entiende como la presencia de una morfología similar entre 2 taxones filogenéticamente cercanos (Rasia y Candela 2019). Aplicado

al estudio de los molares de Cricetidae, 2 taxones hermanos tendrían que mostrar -por ejemplo- las mismas conexiones entre sus cúspides (Barbière et al. 2021). Cabe destacar que se trata de una aplicación del principio mismo de la anatomía comparada, por lo cual es importante lograr entender lo mejor posible una estructura o morfología para poder llegar a emitir hipótesis (homologías primarias). De esa forma se puede determinar si la afinidad taxonómica es una herramienta que funciona más con algunos taxones o caracteres que otros. Potencialmente eso puede indicar la presencia de divergencias tempranas versus tardías. La tribu Andinomyini es un buen ejemplo. *Andinomys* y *Punomys*, sus miembros vivientes, presentan una interpretación del nivel oclusal similar, a pesar de mostrar una hipsodoncia de flancos para *Andinomys* y tubercular para *Punomys* (Figuras 1.5, 1.28). Si se considerara la afinidad taxonómica en base a la hipsodoncia, estarían más relacionados *Andinomys* y el *incertae sedis Chinchillula* que *Punomys*, y los 3 muestran una interpretación similar del nivel cuspidal (Figura 1.28). En este caso, la cercanía entre estos 3 taxones merece ser cuestionada, con la ayuda de otros elementos, tales como sus respectivos rangos de distribución, etc. Pero tampoco hay que descartar las posibles convergencias entre formas hipsodontes, que parecen ser más una regla que una excepción (véase la construcción y deconstrucción del "grupo *Reithrodon*", por citar un ejemplo; Olds y Anderson 1989, Steppan 1993, 1995, Pardiñas 1997, Steppan y Pardiñas 1998, Engel et al. 1998, Smith y Patton, 1999, Ortiz et al. 2000, D'Elía, 2003, Pardiñas et al. 2015).

Efectos de la micro y macrodoncia

Schmidt-Kittler (2006) definió los conceptos de macrodoncia y microdoncia para mamíferos, ejemplificados fundamentalmente en Rodentia. La macrodoncia corresponde a un aumento del tamaño de los dientes, usualmente acompañado de hipsodoncia, debido a la necesidad de procesar materiales fibrosos durante la masticación. Eso se hace mediante el incremento del número de lofos para aumentar la cantidad de material procesado a través de los diferentes movimientos masticatorios (Schmidt-Kittler 2002, 2006, Lazzari et al. 2008, Ronez et al. 2020b). La definición de microdoncia es más ambigua, ya que abarca diversas especializaciones de dieta. Según Schmidt-Kittler (2006) se relaciona con la incorporación de elementos duros durante la masticación, propuesta similar a Madden (2015) en torno

a la hipsodoncia. La justificación de la disminución del tamaño de los dientes se debe aquí a una estrategia para reducir los efectos del elemento duro en el esmalte, al reducir la superficie dentaria en contacto con el alimento. Además, la hipsodoncia puede tener su importancia, ya que la estructura oclusal del diente puede no tener consecuencias sobre la masticación o el procesamiento del alimento y los dientes pueden ser de tamaño pequeño (e. g. superficie oclusal de Ichthyomyini). Cabe destacar que un sesgo alométrico puede aparecer, al estudiar animales herbívoros de tamaño grande que necesitan una cantidad importante de alimentos y, en consecuencia, dientes grandes (Schmidt-Kittler 2006).

Del mismo modo que para la caracterización de la hipsodoncia, son más evidentes los extremos tanto con dientes grandes como pequeños que las morfologías intermedias. Una solución sería a través de medidas o proporciones, como fue propuesto por Cañón (2021). Así, si el carnívoro *Onychomys* tiene molares pequeños y el herbívoro *Reithrodon* grandes, en relación a sus cráneos, hay animales con dieta omnívora que presentan desde molares grandes hasta pequeños.

Aplicado de manera concreta al estudio de neotominos, sigmodontinos y tilominos, la microdoncia y macrodoncia pueden generar problemas a la hora de estudiar las conexiones entre áreas cuspidales. La hipsodoncia asociada a la macrodoncia puede implicar una disminución de la altura del área cuspidal y, entonces, determinar que los lófulos y lofúlidos no sean observables. En el caso de la microdoncia, la disminución del tamaño del diente genera la misma consecuencia, ya que al ser más pequeño el molar necesita menos tiempo para desarrollarse y no se generan estructuras tales como lófulos o los lofúlidos. Además, la organización del paladar y de sus estructuras (forámenes, surcos) puede ser modificada por el aumento de tamaño de los dientes. Este parece ser el caso de *Neotomys*, con una macrodoncia extrema y un paladar estrecho con forámenes muy grandes, notablemente divergente del resto de Euneomyini y de Sigmodontinae. Por eso, se debe tener en cuenta estos elementos al momento de identificar caracteres generales para cada subfamilia, excluyendo casos particulares y orientando la búsqueda hacia una morfología ancestral.

Proporción dentaria

Tal como ha sido definida aquí, un mismo valor entre el largo del M1 y el del M2, puede indicar tanto un alargamiento (o acortamiento) del M1 como un acortamiento (o alargamiento) del M2. Sin embargo, la posición del M2 -en el espacio definido por la parte posterior del M1 y la parte anterior del M3- restringe las potenciales variaciones tanto de tamaño como de morfología. Además, el alargamiento de la hilera dental se puede realizar por un aumento de la complejidad y de tamaño del M1 en su parte anterior y del M3 en su parte posterior (véase la discusión de este capítulo; Barbière et al. 2019b, Ronez et al. 2020b).

Análisis filogenético

Esta tesis no propone realizar un análisis filogenético en base a los caracteres aquí propuestos. Dichos elementos son válidos para determinar relaciones de grado subfamiliar, y, en ciertos casos, tribus. Sin embargo, aunque se basa en el estudio de las homologías primarias, la convergencia está bien presente. Ademas, los estudios filogenéticos propuestos en la bibliografía recuperean distintas relaciones entre algunos clados. Al entender las relaciones más generales a través de un consenso como el realizado aquí, los caracteres ganan en robustez, ya que indentifican ciertos clados con certeza. De toda manera, la inclusión de los caracteres mencionados a lo largo de este capitulo en nuevos estudios filogenéticos permitirán poner a prueba las convergencias morfológicas.

1.5 Conclusión

De manera más global, en este capítulo se ha logrado establecer caracteres, o series de caracteres, cuya aplicación al registro fósil puede ser directa. Si bien los molares presentan buena parte de estos rasgos, es importante recordar también la información otorgada por la mandíbula y el cráneo (paladar y placa cigomática). Los datos obtenidos sugieren que los rasgos dentarios guardan estrechas relaciones entre ellos. De esta forma, ya sea una rotación de cúspides y conexiones entre áreas cuspidales, una complejización del procíngulo y raíces accesorias en el m1, la hipsodoncia, etc. pueden responder en forma idiosincrática a presiones ambientales diversas. Una apertura del ambiente, una modificación del sustrato (i. e. cenizas volcánicas), una ocupación de nichos libres, todos estos eventos pueden haber

ocurrido a la vez y a diferentes escalas taxonómicas, ya sea de rango tribal o menor (véase Madden 2015, Pardiñas et al. 2021).

Pero también se han rescatado algunos sesgos, como por ejemplo la hipsodoncia o el "duelo" macrodoncia/microdoncia. Para tratar de superarlos, un estudio integral del sistema digestivo, desde la boca hasta el ano y pasando por la musculatura masticatoria, los órganos digestivos, etc., parece ser la mejor forma para entender la dieta y las adaptaciones que presentas los animales. Este tipo de enfoque integral del sistema alimentario fue desarrollado mayoritariamente en una etapa pre-cladista (Vorontsov 1959, 1962, 1967, 1979, 1982, Carleton 1973, 1980, 1981). Aunque se están llevando adelante nuevos esfuerzos, es mucho lo que falta integrar en un esquema sistemático moderno (Pardiñas et al. 2021, Kelly et al. 2023). Por otro lado, se ha visto que algunos taxones tienen características en común desde un punto de vista tanto morfológico como filogenético mientras que otros muestran una cercanía filogenética pero disparidad morfológica.

Ahora que se ha establecido un marco morfológico en esta tesis, su objetivo principal, es decir, la caracterización del registro paleontológico atribuido a Sigmodontinae y su evolución temprana, puede ser enfrentada con mayores elementos de respaldo.

CAPÍTULO 2 – SISTEMÁTICA DE LOS CRICÉTIDOS NO ARVICOLINOS DEL MIOCENO Y PLIOCENO DE NORTE AMÉRICA

2.1 INTRODUCCIÓN

Desde los primeros restos de cricétidos encontrados descriptos por Cope (1874) hasta el último estado del conocimiento de Ronez et al. (2021a), muchas contribuciones sobre la taxonomía de los cricétidos no arvicolinos de América del Norte han sido publicadas. En la primera mitad del siglo XX se publicaron los primeros trabajos (Gidley 1922, Hall 1930, Hibbard 1937, 1941, 1952, 1956, Hoffmeister 1945, 1959). El período 1960-2000 fue el más productivo en cuanto a descripciones de nuevas formas, géneros o especies, como así también los primeros trabajos de síntesis en la evolución de estos roedores (James 1963, Clark et al 1964, Strain 1966, Shotwell 1967, Wilson 1968, Lindsay 1972, 1995, Martin 1974, 1979, Jacobs 1977, Baskin 1978, 1986, Dalquest 1978, 1983, May 1981, Jacobs y Lindsay 1981, Lindsay y Jacobs 1985, Czaplewski 1987a, Martin y Prince 1989, Carranza-Castañeda y Walton 1992, Korth 1994, 1998, Sutton y Korth 1995, Baskin y Korth 1996). A comienzos del presente siglo se describieron algunas nuevas especies y re-ubicaron otras ya conocidas (Martin 2000, Farlow et al. 2001, Martin et al. 2002a, 2002b, 2003, Peláez-Campomanes y Martin 2005, Kelly 2007). Esta década finalizó con la síntesis de conocimiento de Lindsay (2008) en la cual se discutieron numerosos taxones. El final de la década del 2010 y el inicio de la del 2020 se caracterizan por la aparición de autores tanto nuevos como experimentados en el tema, describiendo material inédito (Czaplewski 2011, Korth 2011b, Lindsay y Czaplewski 2011, May et al. 2011, Kelly 2013, Kelly y Whistler 2014, Pacheco-Castro et al. 2014, 2019, Rincón et al. 2016, Martin y Hulbert 2018, Ronez et al. 2020a) o proponiendo actualizaciones de conocimiento (Barbière et al. 2016a, Martin y Zakrzewski 2019, Kelly et al. 2020, Martin et al. 2020, Ronez et al. 2021a).

Teniendo en cuenta estas contribuciones, es posible establecer los grandes eventos relativos a la diversificación de los Cricetidae no-Arvicolinae en América del Norte. Se pueden reconocer 3 a lo largo del Mio-Plioceno. El primero se observa en el Barstoviano y hasta la mitad del Clarendoniano, con numerosas especies

descriptas para *Copemys* Wood, 1936. Su especie tipo, *Copemys loxodon* (Cope, 1874) fue revisada y se notó una distancia morfológica sustancial con respecto a otras consideradas congenéricas (Ronez et al. 2020a). En este contexto Martin et al. (2020) erigieron a *Honeymys* para ubicar a *Copemys mariae* Baskin y Korth, 1996. Kelly et al. (2020) sumaron a *Copemys esmeraldensis* Clark et al., 1964 en este mismo género.

La segunda mitad del Clarendoniano y buena parte del Hemfiliano corresponden a otra etapa de importante diversificación, con la aparición de géneros nuevos, tales como *Abelmoschomys* Baskin, 1986; *Acrolophomys* Kelly y Whistler, 2014; *Antecalomys* Korth, 1996; *Basirepomys* Korth y De Blieux, 2010; *Bensonomys* Gazin, 1942; *Honeymys*; *Lindsaymys* Kelly y Whistler, 2014; *Paronychomys* Jacobs, 1977; *Postcopemys* Lindsay y Czaplewski, 2011; *Protorepomys* Martin y Zakrzewski, 2019; *Pseudomyscus* Korth, 1987; *Tregomys* Wilson, 1968; y *Tsaphanomys* Martin y Zakrzewski, 2019.

La cúspide del Hemfiliano y el Blanquense corresponden a la primera ocurrencia de estos cricétidos en México. Así, *Baiomys* True, 1894; *Bensonomys*; *Galushamys* Jacobs, 1977; *Jacobsomys* Czaplewski, 1987; *Miotomodon* Korth, 2011; *Neotoma* Say y Ord, 1825; *Onychomys* Baird, 1858; *Pliotomodon* Hoffmeister, 1945; *Postcopemys*; *Prosigmodon* Jacobs y Lindsay, 1981; *Reithrodontomys*; *Repomys* May, 1981; *Sigmodon minor/minor* Gidley, 1922; y *Symmetrodontomys* Hibbard, 1941 caracterizan este episodio de radiación. Finalmente, *Sigmodon* y *Onychomys* se encuentran en el Irvingtonianiense, además de otros neogéneros (e. g. *Reithrodontomys*, *Peromyscus* Gloger, 1841).

Esta diversidad fue varias veces asociada al origen de Neotominae y Sigmodontinae. Si bien los taxones más recientes pueden ser identificados certeramente como Neotominae (e. g. *Neotoma*, *Onychomys*; *Peromyscus*, *Reithrodontomys*) o Sigmodontinae (*Oryzomys* Baird, 1858, *Sigmodon*), no existe consenso respeto a la mayor parte del registro fósil. Martin y Zakrzewski (2019) revisaron parte de este, e identificaron linajes evolutivos pertenecientes a Neotomini. De esta forma, los géneros *Basirepomys*, *Galushamys*, *Lindsaymys*, *Miotomodon*, *Protorepomys*, *Repomys*, *Tsaphanomys* pueden ser considerados como Neotominae (Martin y Zakrzewski 2019). Más recientemente, Kelly y Martin (2022) contextualizaron

a algunos de aquellos Neotomini extintos en una filogenia. Para otros generos con representantes vivientes como *Baiomys*, *Onychomys* y *Reithrodontomys* fueron descriptas especies fósiles (e. g. Hibbard 1952, Carleton y Eshelman 1979, Lindsay y Jacobs 1985, Kelly y Whistler 2014, Martin 2021).

En cuanto a los registros relacionados a Sigmodontinae, *Abelmoschomys*, *Bensonomys*, *Honeymys*, *Jacobsomys*, *Prosigmodon*, *Sigmodon* y *Symmetrodontomys* han sido propuestos como integrantes de una radiación temprana de la subfamilia en América del Norte. *Abelmoschomys* fue descripto como Sigmodontinae, mientras que otros fueron incluidos directamente en tribus vivientes (e. g. *Symmetrodontomys* en Akodontini, Baskin 1986). *Honeymys* está considerado por Martin et al. (2020) y Kelly et al. (2020) como ?Sigmodontinae. Se han propuesto "líneas evolutivas" que, a partir de *Copemys*, derivan en géneros vivientes de sigmodontinos pasando por formas intermediarias. Tal es el caso de los linajes *Jacobsomys-Oryzomys*, *Bensonomys-Calomys* o *Prosigmodon-Sigmodon* (Jacobs y Lindsay 1981, Baskin 1986), sugiriendo representantes fósiles tanto de Oryzomyini, como Phyllotini y Sigmodontini. Además, ciertos autores propusieron sinonimias entre formas fósiles y actuales, como por ejemplo entre *Bensonomys* y *Calomys* Waterhouse, 1837 (Baskin 1978), o entre *Prosigmodon* y *Sigmodon* (Peláez-Campomanes y Martin 2005). Sin embargo, existen opiniones contrapuestas. Por ejemplo, Martin (2000) y Martin et al. (2002a, 2002b) revalidaron al género *Bensonomys* (véase también Kelly 2007, Lindsay y Czaplewski 2011, Pardiñas et al. 2014). Esta misma conclusión había sido adelantada por Reig (1978, 1980, 1984, 1986), al considerar que parte de las características de los muroideos norteamericanos supuestamente vinculados al origen de los sigmodontinos se debía a convergencias (véase también Baskin 1978, 1986). A su vez, estos roedores muroideos norteamericanos se han considerado descendientes de inmigrantes asiáticos más antiguos como *Democricetodon* Falbush, 1964 y *Copemys*, ambos puestos en sinonimia por Falbush (1967), pero también como *Megacricetodon* Falbush, 1964 (Jacobs y Lindsay 1984). *Copemys* ha tenido un papel fundamental en la diversificación de los cricétidos del Nuevo Mundo, pero recientes aportes muestran su debilidad sistemática y necesidad de revisión completa (Martin et al. 2020, Ronez et al. 2020a, véase también Carleton y Musser 1984, Korth, 1994, Lindsay 2008).

Muchas de las hipótesis propuestas acerca de las relaciones entre los taxones derivaron en esquemas evolutivos. Gidley (1922) fue el primero en reconocer a *Eligmodontia arizonae* (= *Bensonomys arizonae*) para EE. UU., implicando una filiación directa con Phyllotini, una tribu de amplia distribución y representación en América del Sur. Baskin (1978) dio un paso más adelante al proponer, directamente, la sinonimia entre *Bensonomys* y *Calomys* implicando un origen norteamericano para el género y, consecuentemente, para Phyllotini. Esta misma hipótesis también fue sostenida por Jacobs y Lindsay (1981) quienes, al describir *Prosigmodon oroscoi*, introdujeron un linaje evolutivo jalonado por *Bensonomys*, *Prosigmodon* y *Sigmodon*. Pero teniendo en cuenta que *Bensonomys* había sido considerado como Phyllotini y que *Sigmodon* representa a Sigmodontini, se produce aquí *de facto* una parafilia. Esta contradicción fue inadvertida en su momento, debido a la carencia de análisis filogenéticos explícitos.

Ensayos más completos sobre la historia evolutiva del origen de los sigmodontinos también han sido publicados. Tanto Jacobs y Lindsay (1984) como Baskin (1986), al observar similitudes con *Megacricetodon*, propusieron un origen Eurasiático para *Bensonomys* y consecuentemente, para Sigmodontinae, violando la hipótesis de una diversificación de Cricetidae no Arvicolinae en América del Norte a partir de *Copemys* (véase Falbush 1967 y Ronez et al. 2020a para la discusión sobre *Democricetodon*). Lindsay (2008) sintetizó los datos conocidos y propuso un esquema filogenético que muestra poca o ninguna congruencia con otras hipótesis genealógicas basadas en datos genéticos. Finalmente, el esquema de Martin et al. (2020) se puede considerar como el último ensayo de contexto evolutivo para el origen de Sigmodontinae. En este trabajo, se replantearon las hipótesis más tradicionales proponiendo un origen en América del Norte a partir de *Honeymys*, cambiando paradigmas clásicos aunque basado en un solo carácter, a saber la medición de ángulos de alternancia entre cúspides principales de los molares (e. g. algunas especies de *Bensonomys* serían Neotominae, independencia entre *Bensonomys* y *Prosigmodon*) o no (e. g. otras especies de *Bensonomys* serían ancestros de *Calomys*, *Prosigmodon* ancestro de *Sigmodon*). También se discutieron las tendencias evolutivas en Sigmodontinae (Martin et al. 2020).

Este segundo capítulo tiene por objetivo una descripción de los taxones fósiles de muroideos norteamericanos que han sido asociados a Sigmodontinae en estudios previos, e integrarlos en el marco de los datos obtenidos a partir del capítulo 1.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Material estudiado

De los taxones reconocidos como Muroidea no Arvicolinae para el Mioceno y Plioceno de América del Norte, se discuten en este capítulo aquellas formas descriptas o consideradas como afines a Sigmodontinae. Estas son, listadas en orden alfabético, a saber: *Abelmoschomys*, *Bensonomys*, *Honeymys*, *Jacobsomys*, *Prosigmodon*, *Sigmodon* y *Symmetrodontomys*. Además, como fue clarificado por Rincón et al. (2016) y Ronez et al. (2021a), se agregó al estudio a *Postcopemys* por su grado de complejidad taxonómica. La afinidad taxonómica de *Tregomys* fue cuestionada por Kelly et al. (2020) y Ronez et al. (2021a), por lo cual también se estudió aquí. Se incluyó, además, la revisión del género *Copemys*, ya que es considerado como taxón mas ancestral de la diversificación de los cricétidos no arvicolinos en América (Lindsay 2008, Ronez et al. 2020a). Todas estas descripciones se realizaron en orden alfabético. Con la intensión de comparar con otros Muroidea, se agregaron puntualmente tanto taxones actuales como fósiles. Estas comparaciones están detalladas en el Apéndice 4.

Se estudiaron representantes de todos los taxones citados. La mayoría fue abordada en forma directa con observación bajo lupa de material original y de calcos plásticos. En ciertos casos esta observación fue complementada con microtomógrafo (e. g. *Honeymys*, *Tregomys*), fotografías o dibujos. Cuando la observación directa no fue posible, se han estudiado fotografías compartidas entre investigadores (gentilmente cedidas por A. Pacheco-Castro, R. A. Martin, T. S. Kelly, A. Rincón) o a partir de la bibliografía. Para una lista exhaustiva del material estudiado, véanse los Apéndices 3 y 5. Las instituciones a las cuales pertenecen los materiales aquí analizados están presentadas en el Apéndice 2.

2.2.2 Metodologías empleadas

La taxonomía de los cricétidos vivientes sigue a Pardiñas et al. (2017a). El estudio de los Muroidea fósiles posee grandes sesgos en cuanto a su organización. De hecho, desde los primeros restos descritos como tal y hasta la actualidad se reconocen más de 10 propuestas nomenclatoriales para el análisis de los dientes (de los grupos afines a Cricetidae, exceptuando aquí a Arvicolinae), dependiendo a la vez del momento del hallazgo científico, de la procedencia geográfica del material y de la época geológica asociada (e. g. Lindsay 1972, Reig 1977, Wang y Dawson 1994, Freudenthal et al. 1994, Maridet et al. 2009, Gomes-Rodrigues et al. 2010, Maridet y Ni 2013, Kelly et al. 2020, Martin et al. 2020). Cualquier comparación entre dichos materiales se hace tortuosa a menos que se utilice un sistema universal. En este contexto y del mismo modo que en el precedente capítulo, se estudiaron los restos dentarios según la aproximación topológica ICAMER (Barbière et al. 2019b). Cuando el nivel cuspidal no estaba accesible, se recurrió al sistema de Reig (1977). La descripción de taxones con procíngulo con un solo cónulo o conúlido implica que se trata del cónulo o conúlido lingual, respectivamente (véase Barbière et al. 2019b y referencias ahí citadas). Para el estudio de la morfología craneana y mandibular, se siguió a Hershkovitz (1962, 1990) y Carleton y Musser (1989). La nomenclatura de Răduleţ (2007) fue utilizada en caso de no poder describir estructuras con los trabajos antes mencionados. Para la discriminación a nivel supra-genérico, se aplicó la propuesta de caracteres discutidos en el capítulo 1.

Se siguió la cronología establecida para América del Norte (i. e. Canadá, Estados Unidos de América y México) y actualizada por sucesivos autores (Lindsay et al. 2002, Tedfort et al. 2004, Woodburne 2004, Flynn et al. 2005). Este esquema cronológico, basado en el reconocimiento de NALMAs (=North America Land Mammal Ages) se presenta en la Figura 2.1 con su correspondencia suramericana. Se compone, en antigüedad decreciente, de diferentes edades cuya abreviaturas son las siguientes: Hemingfordiano 1 y 2, He 1 y 2; Barstoviano 1 y 2, Ba 1 y 2; Clarendoniano, Cl 1, 2 y 3; Hemfiliano 1, 2, 3 y 4, Hh 1, 2, 3 y 4; Blanquense temprano y tardío, Bl temprano y tardío.

2.3 Resultados

2.3.1 Género *Abelmoschomys*

Aunque existe una mención de un "Cricetidae n. gen." en la fauna de Love Bone Bed por Webb et al. (1981:521), relacionado a Oryzomyini, *Abelmoschomys simpsoni* fue descripto formalmente como Sigmodontinae por Baskin (1986) para el sitio mioceno de Florida (Cl 3). Lindsay (2008) lo integró en Sigmodontini. Escasos son los estudios que han propuesto hipótesis alternativas. En Rincón et al. (2016) el género fue considerado directamente como Tylomyinae. En cambio, Martin et al. (2020) basado en las medidas de ángulos de alternancia de las cúspides principales de los molares, indicaron que este se asemeja más a Neotominae.

***Abelmoschomys* Baskin, 1986**

Especie tipo: *Abelmoschomys simpsoni* Baskin, 1986.

Especies incluidas: Solo la típica.

Distribución: Igual a la de la especie tipo por monotipia.

Diagnosis: Igual a la de la especie tipo por monotipia.

***Abelmoschomys simpsoni* Baskin, 1986**

Figura 2.2

Cricetidae n. gen. en Webb, Macfadden y Baskin 1981:521.

Holotipo: UF 61326, M1 derecho.

Distribución: Mioceno Superior (Cl 3, c. a. 8,5-9,5 Ma) de Florida (Love Bone Bed, Formación Alachua).

Diagnosis (Baskin 1986:288): "Small, brachydont sigmodontines with weakly to moderately bifurcated anterocone of M^1 and unicusped to incipiently bifurcated anteroconid on M_1. Accessory rootlet usually present on M^1, occasionally on M_1. Non-alignment of protolophule II with anterior arm of hypocone and of entolophid with posterior arm of protoconid; labial and lingual cusps are only slightly alternate."

Medidas: Véase Tabla 2.1.

Descripción: Solo se conocen m1 y M1, los cuales son braquiodontes.

m1: Las cúspides se encuentran levemente alternadas. No se han podido observar las raíces en todos los especímenes (Figura 2.2I y J), pero siguiendo a Baskin (1986:289) "An accessory rootlet is present on three specimens" lo cual sugiere que se expresa una raíz accesoria en más de un tercio, casi la mitad, de su variación (3 de 8 ejemplares). Además, son raíces muy profundas (Figura 2.2I y J). El ancho más importante de la corona en vista oclusal se encuentra en el par de cúspides posterior. Disminuye hacia la porción anterior, sobre todo pasando el par protocónido-metacónido. Esta forma se asocia con la presencia de un solo conúlido, el cual se conecta con el protocónido directamente vía el brazo anterior de este y su proyección. Esta conexión se hace levemente labial respeto al eje anteroposterior del molar. El metacónido se conecta con esta estructura híbrida directamente con su brazo posterior (no se pueden identificar sus lofúlidos correspondientes). El protocónido y el hipocónido se conectan a través del entocónido (brazo posterior del protocónido, proto-posterolofúlido, ento-mesolofúlido, ento-posterolofúlido, brazo anterior del hipocónido). Este conjunto de estructuras es levemente labial al eje anteroposterior, en algunos casos sobre el mismo eje. Un pequeño proto-mesolofúlido está presente y es el único componente del complejo mesolófido. El complejo posterolófido es levemente curvado. No se puede distinguir la disposición de las estructuras presentes en este complejo.

M1: Las cúspides son moderadamente alternas. Existe una raíz accesoria a las raíces principales. Los dientes son comprimidos labiolingualmente a nivel del procíngulo, el cual es uniconulado en la mayoría de la muestra. Los brazos anteriores de las cúspides linguales son oblicuos, mientras que los mismos en las cúspides labiales son perpendiculares al eje anteroposterior del diente. El procíngulo se conecta directamente al resto del diente a través de su brazo anterior y su mesolófulo y del brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono tiene cierta variación: 9 especímenes muestran una conexión directa (donde el paracono se conecta con el brazo posterior del protocono; Figura 2.2A y B) y 5 una conexión indirecta (i. e. con participación del paracono; Figura 2.2C). Un mesolofo corto está presente, correspondiendo a la leve expresión del hipo-mesolófulo. Un complejo posterolofo es visible posteriormente. Se compone del brazo posterior del hipocono, de un cíngulo posterior y de un meta-mesolófulo, este último conectándose sobre el

cíngulo posterior. Esta estructura delimita un posteroflexo reducido en tamaño. El protoflexo tampoco es muy profundo. Los flexos no se cruzan según el eje anteroposterior.

Las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentadas en la Tabla 2.2 y en el Apéndice 4.

2.3.2 Género *Bensonomys*

La definición de este género fue propuesta por Gazin (1942) en base a restos mandibulares con dientes ya conocidos desde los trabajos de Gidley (1922). Gidley (1922) describió a *Eligmodontia arizonae* para una fauna Blanquense de la Formación Saint David en Arizona (EEUU). Hibbard (1956) fue el primero en agregar contenido al género, con una nueva especie, *B. meadensis* a la par que *B. eliasi*, originalmente propuesta como *Peromyscus eliasi* (Hibbard 1942) para Kansas. Este mismo autor había descripto a *Cimarronomys stirtoni*, re-ubicada en *Bensonomys* por Baskin (1978), quien también sinonimizó *Bensonomys* con el actual *Calomys*. En esta misma contribución (Baskin 1978), fueron descriptos *B. yazhi* y *B. gidleyi*, 2 formas del Hemfiliano de Arizona. A partir de este momento, se han adicionado muchas especies. Dalquest (1983) describió a *B. coffeyi*, Lindsay y Jacobs (1985) describieron a *B. elachys* y *B. baskini* para las localidades mexicanas de Concha y Yepómera, primeras especies del género en ser reconocidas fuera de EE.UU. Carranza-Castañeda y Walton (1992) agregaron otra especie mexicana, *B. winklerorum*. Finalmente, Martin et al. (2002b) y Kelly (2007) propusieron a *B. hershkovitzi*, y *B. lindsayi*, respectivamente para Indiana y Arizona. Existen también varias menciones de *Bensonomys* sp. en otros ensambles fósiles norteamericanos.

Cabe destacar que a pesar del tratamiento de *Bensonomys* en un subgénero de *Calomys* por Baskin (1978), Reig (1980) argumentó a favor de convergencias evolutivas. Resulta evidente la falta de revisión del género en este contexto. Una primera etapa de ordenamiento fue iniciada por Martin et al. (2002a, 2002b), al reestablecer *Bensonomys* como género, aunque incluido en Phyllotini. Sin embargo, Lindsay (2008) mantuvo la hipótesis de Baskin (1978). Pardiñas et al. (2014) defendieron la posición de Reig (1980), al descartar *Bensonomys* de una relación ancestro-descendiente con Phyllotini. Más recientemente, Martin et al. (2020)

aportaron un rasgo morfológico concreto (i. e. medida de los ángulos de alternancia entre cúspides) según el cual la mayoría de las especies de *Bensonomys* representan potenciales Neotominae.

***Bensonomys* Gazin, 1942**

Eligmodontia: Gidley, 1922:124, no *Eligmodontia* F. Cuvier, 1837
Eligmodontia ?: Hibbard, 1941a:88
Eligmodontia ?: Hibbard, 1941b:283
Peromyscus: Hibbard, 1937:246, no *Peromyscus* Gloger, 1841
Bensonomys: Gazin, 1942:489
Bensonomys: Hibbard y Riggs, 1949:859
Bensonomys: Hibbard 1950:148
Bensonomys: Hibbard, 1956:185
Bensonomys: Hibbard, 1956:186
Calomys (*Bensonomys*): Baskin, 1978:126, no *Calomys* Waterhouse, 1837
Calomys (*Bensonomys*): Baskin, 1978:128
Calomys (*Bensonomys*): Dalquest, 1983:16
Bensonomys: Kelly, 2007:136
Calomys: Lindsay, 2008:471

Especie tipo: *Eligmodontia arizonae* Gidley, 1922:124
Especies incluidas: Además de la especie tipo, *Bensonomys eliasi* (Hibbard, 1937); *Bensonomys meadensis* Hibbard, 1956; *Bensonomys coffeyi* (Dalquest, 1983); *Bensonomys lindsayi* Kelly, 2007.
Distribución: Mioceno Superior a Plioceno (Hh 2 a Bl temprano) de Arizona, California, Kansas, Nebraska, Nevada y Texas.
Diagnosis emendada: Un cricétido de pequeño tamaño (largo del m1 entre 1,3 y 1,7 mm) diferenciable por la siguiente asociación de caracteres: molares simples, braquiodontes, con cúspides alternas; molares inferiores con 2 raíces, molares superiores con 4 raíces; m1 con 2 conúlidos separados por un pequeño fléxido anteromediano, cíngulo anterolabial largo que estrecha o encierra al protofléxido, conexión indirecta entre protocónido y procíngulo y entre protocónido e hipocónido, hipofléxido y entofléxido interpenetrados según el eje medio del diente, hipofléxido

cerrado labialmente por cíngulo, cíngulo posterior bien desarrollado incluso individualizado, con desgaste se produce una división del diente en 2 porciones, posterofléxido e hipofléxido persistentes; m2 con cíngulo anterior grande; m3 reducido pero repitiendo el esquema del m2 en su parte anterior.

***Bensonomys arizonae* (Gidley, 1922)**

Figura 2.3

Eligmodontia arizonae Gidley, 1922:124
Bensonomys arizonae (Gidley, 1922): Gazin, 1942:489
Calomys (*Bensonomys*) *arizonae* (Gidley, 1922): Baskin, 1978:126
Bensonomys arizonae (Gidley, 1922): Kelly, 2007:136
Calomys (*Bensonomys*) *arizonae* (Gidley, 1922): Lindsay, 2008:471

Holotipo: USNM 10503, rama horizontal de hemimandíbula izquierda con dentición completa.

Distribución: Plioceno (Bl temprano, ca. 4 a 3 Ma) de Arizona (Benson, San Pedro Valley; Formación Verde)

Diagnosis emendada: Un pequeño roedor Cricetidae (largo del m1: 1,59±0,17 mm) con molares con cúspides principales alternas, reconocible por la asociación de los siguientes caracteres: procíngulo del m1 comprimido con 2 conúlidos, conexión directa entre metacónido y conúlido lingual, conexión entre protocónido e hipocónido a través del entocónido, hipofléxido ancho, cíngulo posterior bien individualizado; m2 con conexión entre protocónido e hipocónido a través del entocónido, cíngulo posterior bien individualizado, campo de dentina presente en todo el diente con desgaste, hipofléxido superpuesto con el entofléxido; procíngulo del M1 dividido por un flexo antero-mediano en 2 cónulos, conexión protocono-hipocono a través del paracono, metacono unido con la parte distal del hipocono y el cíngulo posterior; cíngulo anterior del M2 con desarrollo notable, conexión protocono hipocono a través del paracono (paracono mas anterior que en el M1); cresta masetérica a nivel del procíngulo del m1 y se proyectada en reborde, foramen mentoniano bien dorsal, región retromolar foraminada.

Medidas: Véase Tabla 2.3.

Descripción: Solo se conocen restos dentarios (braquiodonte y simplificados) y mandíbulas. Los molares inferiores son mas abundantes que los superiores.

m1: Tiene una compresión (labiolingual) a nivel del procíngulo y muestra una alternancia bien marcada entre las cúspides principales. Dos conúlidos componen al procíngulo, separados por un pequeño fléxido antero-mediano, pero no se puede apreciar con certeza la conexión con el metacónido, si bien un ejemplar sugiere una conexión directa entre metacónido y conúlido lingual (Figura 2.3B). Un cíngulo labial reduce la luz del protofléxido y llega hasta el nivel del metacónido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido se hace mediante el entocónido. Posteriormente, se desarrolla un cíngulo posterior bien individualizado. Un cíngulo cierra a un ancho hipofléxido. El metafléxido es corto y desaparece con el desgaste. Tanto el entofléxido como el posterofléxido se superponen con el hipofléxido hasta un nivel de desgaste a partir del cual la superficie oclusal del molar aparece como compuesta por 2 regiones: una formada por el procíngulo y el par protocónido-metacónido y otra por el par hipocónido-entocónido. Se registran 2 raíces, pero Czaplewski (1987b) mencionó un ejemplar con una pequeña raíz accesoria.

m2: Las cúspides presentan una alternancia similar al m1. El entocónido hace la conexión entre el protocónido y el hipocónido. El cíngulo posterior está bien individualizado con poco desgaste, pero se une a un campo de dentina presente en todo el diente con más desgaste. Contrariamente al m1, el hipofléxido se superpone solamente con el entofléxido, hasta un nivel de desgaste avanzado. El posterofléxido se reduce pero persiste.

m3: Este diente muestra una diferencia importante de tamaño respecto del m1 y del m2, tanto en ancho como en largo. La alternancia de las cúspides principales sigue siendo similar a los otros dientes. El protocónido, metacónido e hipocónido tienen una proporción similar a los del m1 y m2, pero el entocónido es muy pequeño (pero pertenece a la conexión protocónido-hipocónido). No se puede definir si el cíngulo posterior está ausente o si se une con poco desgaste al hipocónido. La relación entre hipofléxido y entofléxido es similar al resto de la dentición inferior.

M1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo está dividido por un flexo antero-mediano en 2 cónulos, los cuales se conectan (no se ha podido determinar

cuál) con el protocono. El paracono está involucrado en la conexión protocono-hipocono. Un ejemplar en Czaplewski (1987b: fig. 9) muestra un brazo posterior del paracono desarrollado en un paralófulo. Posteriormente, se encuentra un metacono unido con la parte distal del hipocono y un cíngulo posterior, los 3 fusionados entre ellos. Los flexos no se cruzan, aunque lleguen a nivel del eje mediano. El paraflexo y el metaflexo, más grande, se curvan hacia atrás, mientras que el protoflexo y el hipoflexo no muestran inclinación.

M2: La alternancia de cúspides es un poco menor a la del M1. Un cíngulo anterior se alarga hasta tener un desarrollo notable (anterolofo largo). El paracono es más anterior que en el M1, pero pertenece a la conexión entre el protocono y el hipocono. La parte posterior al paracono no difiere del M1. El material presentado por Czaplewski (1987b), al igual que en el M1 presenta un bazo posterior del paracono desarrollado en un paralófulo. Los flexos se encuentran a nivel del eje mediano del diente pero no se superponen.

M3: De forma sub-triangular, el M3 muestra un cíngulo anterior bien individualizado con una alternancia de las cúspides poco evidente. El paracono tiene una orientación hacia la parte anterior del diente con el protocono, implicando una conexión directa entre protocono y hipocono. Esta última es más pequeña que las demás cúspides y se une con un metacono aún más reducido. El metaflexo es el flexo de mayor tamaño, luego el paraflexo y un pequeño hipoflexo.

Mandíbula: En vista labial, la mandíbula de *B. arizonae* muestra una rama ascendente cuyo desarrollo vertical comienza detrás del m2, a veces dejando visible más de la mitad del m3 (Figura 2.3R). Las ramas de la cresta masetérica se unen a nivel del procíngulo del m1 y se proyecta anteriormente en un reborde único hasta el borde dorsal del foramen mentoniano (Figura 2.3M a O). El estuche del incisivo y el incisivo se encuentran proyectados hacia adelante. En vista dorsal, el reborde común de la cresta masetérica se aprecia pero termina antes de contactarse con el foramen mentoniano que ocupa una posición bien dorsal. La región retromolar muestra 2 o 3 forámenes, además de presentar un gradiente: de estrecha a más ancha posteriormente (Figura 2.3Q a S).

***Bensonomys eliasi* (Hibbard, 1937)**

Figura 2.4

Peromyscus eliasi Hibbard, 1937:246

Eligmodontia ? *arizonae* (Gidley): Hibbard, 1941a:88

Eligmodontia ? *arizonae* (Gidley): Hibbard, 1941b:283

Bensonomys arizonae (Gidley, 1922): Hibbard y Riggs, 1949:859

Bensonomys arizonae (Gidley, 1922): Hibbard 1950:148

Bensonomys eliasi (Hibbard, 1937): Hibbard, 1956:185

Calomys (*Bensonomys*) *eliasi* (Hibbard, 1937): Baskin, 1978:128 nueva combinación

Calomys (*Bensonomys*) *eliasi* (Hibbard, 1937): Lindsay, 2008:471

Holotipo: KUMVP 3941, porción de hemimandíbula izquierda de un individuo viejo con m1-m3 (Fig. 20.4B).

Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Kansas (localidad 2 de la fauna de Rexroad, Formación Ogallala) y Texas (Beck Ranch, Formación Ogallala)

Diagnosis (Hibbard 1937:246): "*Peromyscus* the size of *Peromyscus m. osgoodi*, with a slightly heavier mandible, which is deeper below M_2 and M_3. The diastemal region of the lower jaw is heavier with the mental foramen more nearly on the dorsal surface. Cusps not as nearly closed as in the modern forms with broader lophids connecting the cusps."

Medidas: véase Tabla 2.3.

Descripción: Molares braquiodontes con alternancia de las cúspides principales.

m1: El procíngulo posee 2 conúlidos y 1 cíngulo antero-labial que delimita al protofléxido. La conexión protocónido-hipocónido se hace indirectamente mediante el entocónido. El cíngulo posterior presenta un buen desarrollo. El hipofléxido, el posterofléxido y el entofléxido se superponen según el eje antero-posterior. Con desgaste avanzado, solo persisten el hipofléxido y posterofléxido (reducidos) con desarrollo importante. Los otros fléxidos desaparecen con un desgaste menor.

m2: Similar al m1, excepto un desarrollo menor del cíngulo posterior y la persistencia de los fléxidos labiales y del entofléxido con mucho desgaste.

m3: El m3 es más estrecho que los demás dientes. El entocónido está reducido y el cíngulo posterior está o fusionado con el hipocónido o es inexistente. Con desgaste quedan persistentes, aunque reducidos, los mismos fléxidos que en el m2.

***Bensonomys meadensis* Hibbard, 1956**

Figura 2.5

Bensonomys meadensis Hibbard, 1956:186
Calomys (*Bensonomys*) *meadensis* (Hibbard, 1956): Lindsay, 2008:471

Holotipo: UMMP 31981, hemimandíbula derecha casi completa, sin el incisivo.
Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Kansas (Fauna de Sanders, Fauna de Rexroad; Formación Ballard), Nebraska (fauna de Sand Draw, Formación Kiem), y California (Formación San Diego).
Diagnosis (Hibbard 1956:186): "A mouse smaller than *Bensonomys eliasi* and distinguished from *B. arizonae* by the position of the masseteric crest. The anterior end of the masseteric crest in *B. meadensis* is more dorsal and more posterior from the mental foramen."
Medidas: Véase Tabla 2.3.

Descripción: Los molares son braquiodontes y presentan una alternancia entre sus cúspides principales.

m1: El procíngulo es biconulado, con el conúlido labial levemente más grande que el lingual. Un cíngulo antero-labial encierra completamente al protofléxido. Anteriormente, el procíngulo tiene una forma cónica. Se une al protocónido a través del metacónido. Hay una conexión protocónido-entocónido-hipocónido oblicua al eje antero-posterior. Detrás de hipocónido se individualiza un gran cíngulo posterior, alcanzando el tamaño de una cúspide principal. Un cíngulo labial encierra al hipofléxido, el cual es muy profundo. El hipofléxido y el entofléxido se superponen según el eje mayor del m1.

m2: Muestra características similares al m1, en la conexión entre el protocónido y el hipocónido y su orientación, así como, la presencia de un cíngulo labial. Sin embargo el cíngulo anterior está poco desarrollado, dejando más apertura labial para el protofléxido, el hipofléxido no penetra tanto hacia el borde lingual (aunque se

superpone con el entofléxido) y el cíngulo posterior está menos expresado que en el m1.

M1: Muestra un procíngulo con 2 cónulos de igual desarrollo y una plataforma de esmalte anterior a estos. Se conecta al protocono a través del cónulo labial. El protocono y el hipocono no se unen directamente, el paracono contribuye a esa conexión. Posteriormente no se puede identificar un cíngulo posterior, ya que solo se puede ver el metacono. Los flexos labiales y linguales se superponen levemente según el eje antero-posterior.

M2: Presenta una alternancia de cúspides menor a la del M1. Tiene un cíngulo anterior bien individualizado. El paracono está incluido en la conexión protocono-hipocono, además de mostrar una estructura interpretada aquí como un pequeño brazo posterior. En este diente hay un conspicuo cíngulo posterior, delimitando a un pequeño posteroflexo. El hipoflexo se superpone únicamente con el paraflexo, ya que el metaflexo se curva hacia la parte posterior.

Mandíbula (Figura 2.5I): El holotipo de *B. meadensis* muestra una cresta masetérica uniéndose anteriormente por debajo del procíngulo del m1 y dorsalmente al foramen mentoniano, el cual no se encuentra lateralizado. La porción posterior del dentario asciende detrás del m2. Aunque no se puede apreciar la forma de un diminuto coronoides y del proceso angular, el cóndilo es grande. La proyección capsular es conspicua y ocupa una posición intermedia entre coronoides y cóndilo.

***Bensonomys coffeyi* (Dalquest, 1983)**

Figura 2.6

Calomys (*Bensonomys*) *coffeyi* Dalquest, 1983:16
Bensonomys coffeyi Dalquest, 1983: Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: TMM 41261-46, fragmento de hemimandíbula derecha con m1-m3.
Distribución: Mioceno Superior (Hh 2) de Texas (Coffee Ranch Quary, Formación Hemphill Beds).
Diagnosis (Dalquest 1983:17): "A mouse approximately the size of the living *Peromyscus maniculatus* but with brachydont teeth; five principal cusps (anteroconid, protoconid, metaconid, entoconid, hypoconid) simple and prominent, without

accessory styles or lophs; posterior cingulum moderately developed; anterocone and anteroconid of upper and lower M1s notched anteriorly, so that cusp is divided in light to moderate stages of wear, and notching of upper M1 slightly deeper than that of a lower M1, so that the divided cusp persists into slightly later stages of wear; mental foramen located high upon jaw ramus."

Medidas: véase Tabla 2.3.

Descripción: Además del holotipo, mostrando dientes braquiodontes con una alternancia de las cúspides, existe una muestra de dientes aislados con fragmentos de mandíbulas y de maxilar (Dalquest 1986:16) pero que no se ha podido revisar para esta tesis doctoral.

m1: El procíngulo es pequeño comparado al resto del diente. Tiene 2 conúlidos separados por un incipiente fléxido antero-mediano. Se desarrolla un bajo cíngulo anterolabial que encierra al protofléxido. Del mismo modo, un cíngulo labial delimita al hipofléxido, lo cual se superpone con el posterofléxido y el entofléxido (ambos teniendo una proporción parecida). El metacónido está incluido en la conexión entre el procíngulo y el protocónido, de la misma manera que el entocónido se encuentra entre en protocónido y el hipocónido. Un cíngulo posterior se desarrolla con una expresión similar a las cúspides linguales.

m2: Un cíngulo antero labial rodea al protocónido. El entocónido también pertenece a la conexión entre protocónido y hipocónido. Posteriormente, hay un cíngulo posterior de desarrollo importante, aunque menor que en el m1. Tanto el hipofléxido como el entofléxido se superponen según el eje mediano del diente. El posterofléxido es más pequeño que en el m1.

m3: Es el menor de la hilera dentaria. La mitad anterior posee las mismas características que el m2, sin embargo, la mitad posterior está comprimida, haciendo imposible la distinción entre entocónido, hipocónido y cíngulo posterior. El hipofléxido ocupa una porción importante del diente, siendo más grande que el entofléxido.

Mandíbula: La cresta masetérica alcanza el nivel del procíngulo del m1 pero no produce un abultamiento. El foramen mentoniano es levemente visible en norma lateral. La rama ascendente se encuentra detrás del m2.

***Bensonomys lindsayi* Kelly, 2007**

Figuras 2.7, 2.8, 2.9, 2.10

Holotipo: LACM 153284, hemimandíbula izquierda con dentición completa, faltando la porción posterior.

Distribución: Mioceno Superior (Hh 2; ca. 7,0 Ma) de Nevada (Upper Petrified Tree Canyon, Formación Call Valley).

Diagnosis (Kelly 2007:126): "A small species of *Bensonomys*: similar in size to *B. winklerorum* (Carranza-Castañeda and Walton, 1992); slightly smaller than *B. gidleyi* (Baskin, 1978); smaller than *B. arizonae* (Gidley, 1922), *B. coffeyi* (Dalquest, 1983), *B. hershkovitzi* Martin et al., 2002a, and *B. meadensis* Hibbard, 1956; much smaller than *B. baskini* (Lindsay and Jacobs, 1985), *B. eliasi* (Hibbard, 1937), and *B. stirtoni* (Hibbard, 1953); and larger than *B. yazhi* (Baskin, 1978) and *B. elachys* (Lindsay and Jacobs, 1985). Differs from *B. arizonae*, *B. baskini*, B*. coffeyi*, *B. elachys*, *B. gidleyi*, and *B. yazhi* by having distinct parastyle on M1 anterolabial cingulum that forms an occlusal wear surface with opposing well-developed m1 anterolabial cingulid and differs from *B. arizonae*, *B. eliasi*, *B. meadensis*, and *B. stirtoni* by having less anteroposterior expansion of m1 anteroconid and less alignment of lower molar primary cusps (protoconid-metaconid and hypoconid-entoconid more offset). Further differs from *B. arizonae* by having m1 relatively wider transversely and m2 width usually exceeds that of m1. Further differs from *B. baskini* by having M2 anterior cingulum lacking midline cuspule, M2 cingular shelf between paracone and metacone lacking cuspules, M2 and m1-2 lacking any development of mesolophs/mesolophids, and m3 posterior labial valley not quite as deep. Further differs from *B. coffeyi* by having m1 anteroconid cuspids (lobes) more distinct (better separated) and m3 anterolabial cingulid less developed. Further differs from *B. elachys* by having m1 anteroconid cuspids better developed (more completely bilobed), m1 posteroconulid (small cuspid on posterior cingulid) lacking, m2 anterior cingulid less developed, and m2 width usually exceeds that of m1. Further differs from *B. gidleyi* by having M1-2 lacking mesolophs and mesostyles, M1 posterior cingulum slightly less developed, m1 anteroconid cusps less offset, m1 posterior cingulid lacking median posteroconulid, and m3 with distinct small entoconid present during early wear. Further differs from *B. hershkovitzi* by having lower molar mesolophids lacking, m1 anteroconid cuspids better developed,

m1 anterolabial cingulid slightly less developed, and bulbous termination of masseteric crest does not extend quite as far anteriorly (in *B. hershkovitzi* it is almost fused with mental foramen). Further differs from *B. meadensis* by having M1 posterior cingulum and M2 anterior cingulum better developed, and m1 posterior cingulid lacking any labial extension. Further differs from *B. stirtoni* by having m1-2 labial cingulids between protoconids and hypoconids and m3 anterolabial cingulid less developed. Further differs from *B. yazhi* by having M1 anterolabial cingulum present and well developed, M1 mesoloph lacking, m1 anteroconid more transversely expanded (relatively wider), m1 lingual valley between anteroconid and metaconid deeper, m1-2 posterior cingulids lacking a median posteroconulid, m3 entoconid present, and m3 less reduced relative to m1- 2. Further differs from *B. winklerorum* by having M1 anterocone more strongly bilobed and relatively more bulbous, M2 posterior cingulum less developed and lacking distinct basin between cingulum and metaconid, M2-3 smaller (anteroposteriorly and transversely), m1 anteroconid distinctly bilobed, and m1 wider transversely relative to A-P length. *B. lindsayi* can also be distinguished from all species of the closely related genus *Symmetrodontomys* by having: 1) slightly more brachydont cheek teeth; 2) slightly more alternation of the m1-2 molar cusps, especially on m2; 3) lack of the X-shaped occlusal pattern of the anteroconid, protoconid, and metaconid due to greater separation of the m1 anteroconid from the protoconid and metaconid with the protoconid positioned relatively further posteriorly; 4) m3 more reduced relative to m1-2; and 5) smaller size."

Medidas: Véase Tabla 2.3.

Descripción: A este taxón se han referido numerosos restos, desde molares braquiodontes (Figura 2.7) a un cráneo fragmentado y varias mandíbulas (Figuras 2.8, 2.9 y 2.10). Los molares superiores muestran una alternancia de cúspides menor a los inferiores.

m1: El m1 muestra un procíngulo relativamente ancho, con 2 conúlidos separados, y un cíngulo antero-labial encerrando al protofléxido. El conúlido lingual se encuentra ligeramente adelantado respecto del otro. El conúlido labial se une al protocónido a través del metacónido. El entocónido contribuye plenamente a la conexión entre el protocónido y el hipocónido. A esa cúspide se le suma posteriormente un cíngulo

posterior bien individualizado. Un cíngulo labial encierra a un ancho hipofléxido. Dicho fléxido se superpone en el eje medio del m1 con entofléxido. El posterofléxido es bastante ancho, mientras que el metafléxido es más pequeño.

m2: El cíngulo anterolabial está bien desarrollado, al igual que el metacónido, lo que otorga una forma cuadrada al diente. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, se hace a través del entocónido. Hay un cíngulo posterior corto comparado al m1, delimitando a un posterofléxido más pequeño. Al igual que el m1, los fléxidos labiales están cerrados labialmente por un cíngulo antero-labial (protofléxido) y un cíngulo labial (hipofléxido). Del mismo modo, el hipofléxido tiene un desarrollo más importante que el m1, y se superpone según el eje medio con el entofléxido.

m3: El m3 es el diente más pequeño de la hilera dentaria inferior. Como en los demás molares inferiores, tiene un desarrollo de cíngulos anterolabial y labial que encierran al protofléxido y al hipofléxido, respectivamente. El entocónido, si bien pertenece a la conexión protocónido-hipocónido, se encuentra reducido.

M1: El procíngulo muestra una plataforma anterior y 2 cónulos bien delimitados y de tamaño similar. No se ha podido determinar cuál de los 2 se une al protocono ya que en los dibujos de Kelly (2007) estas estructuras aparecen desconectadas y el material observado no permitió alcanzar tal detalle (Figura 2.7I a K). El protocono se conecta con el hipocono a través del paracono (conexión indirecta), el cual muestra una inflexión aquí interpretada como un brazo posterior corto. Un cíngulo posterior se puede identificar en la parte posterior del M1, pero su conexión con el metacono o hipocono no se pudo apreciar, ya que el metacono tiene una inclinación posterior. Los cíngulos linguales tienen un desarrollo notable, bordeando al diente. Los flexos no se superponen entre ellos.

M2: Un pequeño cíngulo anterolabial (anterolofo) está presente y se une con el protocono. El protocono y el paracono están enfrentados, teniendo por consecuencia una conexión directa entre el protocono y el hipocono. El metacono también muestra un cambio en su orientación (más anterior), sugiriendo una conexión directa entre un cíngulo posterior y el hipocono. Como en el M1, los cíngulos linguales encierran a los flexos linguales, y no hay interpenetración de los flexos.

M3: Aquí el paracono tiene una orientación aún más anterior. La conexión protocono-hipocono es directa, aunque el hipocono es pequeño (Figura 2.7I).

Mandíbula (Figura 2.8): La relativa abundancia de los restos mandibulares permite establecer casi todas sus características, con la excepción de la porción posterior de la rama ascendente y el coronoides. La rama ascendente se inicia detrás del m2, a veces dejando visible parte del m3. En vista lateral, la cresta masetérica termina justo después del protocónido del m1, sin desarrollar un abultamiento destacado, pero si un reborde grueso en lo que hace a la rama inferior. Se ubica dorsalmente al foramen mentoniano, el cual se encuentra dorsalizado al inicio posterior del diastema. El estuche del incisivo tiene una gran proporción en el dentario y muestra una ligera curvatura. En vista oclusal, la región retro-molar no representa una zona importante de la mandíbula. La proyección capsular aparece conspicua. El coronoides es conspicuo y el filo anterior sigue la misma inclinación que la rama ascendente (Figura 2.8J).

Cráneo (Figuras 2.9 y 2.10): LACM 153293 permite apreciar algunas características del cráneo, aunque el material está dañado. Se constituye de los siguientes elementos anatómicos: premaxilares (ambos con incisivo), maxilares (ambos con los 3 molares), nasales (derecho), frontal (derecho), palatino y occipital. La parte derecha presenta el menor daño, el premaxilar y el maxilar se presentan en posición anatómica. Los nasales alcanzan anteriormente a cubrir los incisivos. Posteriormente llegan por lo menos al nivel del arco cigomático, cubriendo una parte ancha del rostro. El frontal derecho está conservado pero no muestra detalles. En vista lateral, se puede inferir el carácter ortodonte de los incisivos. La sutura entre el premaxilar y el maxilar está levemente inclinada hacia adelante (figura 2.10C). El borde anterior de la placa cigomática es recto y carece de espina en su parte dorsal. El borde posterior se encuentra anterior al M1. La placa y el arco cigomático son bastante altos (entre un cuarto y la mitad de la altura del rostro, siguiendo a Steppan 1995). La parte dorsal del arco cigomático es robusta. En vista ventral, el foramen incisivo es largo, ya que llega anteriormente a aproximadamente un cuarto del largo de la diastema y termina a nivel del procíngulo del primer molar (figura 2.10A). Siguiendo a Hershkovitz (1962) el paladar es ancho y carece de surcos. La sutura entre maxilar y palatino está marcada en la figura 2.10B. Su parte posterior se encuentra bien detrás del M3. Se

puede seguir hasta el foramen palatino anterior (posdiastémico) que muestra una forma ligeramente ovalada (no redonda). El foramen infraorbital es estrecho. Finalmente, la porción visible del occipital no permite observar características del cóndilo o del foramen magnum.

Las comparaciones entre las especies de *Bensonomys* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.4 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4

2.3.3 GÉNERO *CIMARRONOMYS*

Cimarronomys Hibbard, 1953

Calomys (*Bensonomys*) Baskin, 1978:128, no *Calomys* Waterhouse, 1837
Bensonomys Kelly, 2007:136, no *Bensonomys* Gazin, 1942
Calomys (*Bensonomys*) Lindsay, 2008:471

Especie tipo: *Cimarronomys stirtoni* Hibbard, 1953
Especies incluidas: Solo la típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Cimarronomys stirtoni Hibbard, 1953

Figura 2.11

Cimarronomys stirtoni Hibbard, 1953:404
Calomys (*Bensonomys*) *stirtoni* (Hibbard, 1953): Baskin, 1978:128
Bensonomys stirtoni (Hibbard, 1953): Kelly, 2007:136 nueva combinación
Calomys (*Bensonomys*) *stirtoni* (Hibbard, 1953): Lindsay, 2008:471

Holotipo: UMMP 28173, hemimandíbula derecha con dentición completa, sin rama ascendente.
Distribución: Plioceno Inferior (Bl temprano) de Kansas (Saw Rock Canyon, Miembro XI, Formación Rexroad).
Diagnosis (Hibbard 1953:403): "*Cimarronomys* is a cricetine rodent with a large mental foramen located near the dorsal surface of the diastema region anterior to M_1. The teeth are short-crowned. The anteroconid of M_1 has a deep anteromedian groove, and the anterolingual valley is broad, widely separating the anterolingual conulid (Hooper,

1952) of the anteroconid from the metaconid. M_3 is not reduced. It has two reentrants valleys. The posterointernal valley of M_3 is shallow; with wear it forms an isolated enamel pit witch later disappears. The external cingulum is well developed on all molars, closing off the reentrant valleys between the cusps and forming basins".

Medidas: Véase Tabla 2.1.

Descripción:

M1: las cúspides principales son opuestas, incluyendo al procíngulo. El cónulo lingual es ligeramente más pequeño que el labial, ambos están separados por un flexo antero-mediano. Una plataforma de esmalte, a modo de entalladura, se puede ver en la parte anterior del diente. El cónulo lingual conecta al proto-anterolófulo, aquellas estructuras delimitando una foseta también delimitada por un proto-mesolófulo corto y el cónulo labial. El protocono tiene su brazo posterior conectado con el paracono y con el hipo-anterolófulo (conexión directa). Un pequeño hipo-mesolófulo está presente, completa la expresión del brazo anterior del hipocono. El hipocono y el metacono se unen frente al ápice de la primera cúspide, posteriormente se forma un complejo posterolofo, delimitando un pequeño posteroflexo rápidamente gastado. A la imagen de la plataforma de esmalte presente en la parte anterior del procíngulo, los flexos están cerrados lateralmente por cíngulos. Son flexos anchos que no se superponen según el eje mediano. Los flexos labiales se inclinan posteriormente, excepto el mesoflexo que es recto. Los flexos linguales son rectos.

M2: El M2 tiene las mismas características que el M1, considerando las relaciones entre protocono-paracono-hipocono-metacono y complejo posterolofo. Además, se desarrolla un brazo posterior en el paracono (paralófulo) así como un cíngulo anterolabial y anterolingual.

m1: Las cúspides principales son alternas, mientras que los 2 conúlidos de procíngulo se presentan opuestos, el lingual ligeramente más pequeño comparado al labial. Aquel conúlido se conecta directamente con el brazo anterior del protocónido, tal como lo hace el metacónido que desarrolla un pequeño brazo anterior. El protocónido tiene un brazo posterior bien desarrollado, del cual crecen tanto un proto-posterolofúlido y proto-mesolofúlido (que desaparece con más desgaste) en el entofléxido y hipofléxido, respectivamente. Esta conformación de estructuras hace

que el protocónido se conecte a su vez directamente al hipocónido y al entocónido. El brazo posterior del hipocónido se une a un cíngulo posterior bien individualizado. A excepción del metafléxido que tiene una orientación posterior, los otros fléxidos están orientados hacia adelante. No se superponen entre ellos.

m2: Las relaciones descriptas para el m1 se ven reflejadas en la morfología del m2. Un cíngulo anterior está bien desarrollado y se une a un cíngulo que bordea labialmente todo el diente. El cíngulo posterior sigue bien individualizado pero es más pequeño que en el m1.

Mandíbula: La cresta masetérica alcanza anteriormente el borde anterior del m1, pero permanece detrás del foramen mentoniano que se encuentra dorsalizado. La rama ascendente cubre la parte posterior del m3 (a partir del hipofléxido).

Maxilar: La porción palatina del maxilar permite definir un paladar angosto, mientras que el borde posterior del foramen incisivo llega a nivel de procíngulo del M1. La placa cigomática parece ancha anteriormente, con su borde anterior al M1.

Las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentadas en la Tabla 2.2 y en el Apéndice 4.

2.3.4 Género *Copemys*

Los primeros restos de *Copemys* fueron dados a conocer por Cope (1874) e identificados como la nueva especie *Hesperomys loxodon*. Ese material fue seleccionado luego por Wood (1936) para definir a la especie tipo del género *Copemys*, una hemimandíbula derecha con m1 y m2 (USNM 1024). Clark et al. (1964) describieron a *C. esmeraldensis* en base a material nuevo y atribuyeron a *Copemys* materiales estudiados por otros autores y reconocidos previamente como *Peromyscus*. En este sentido, tanto *Peromyscus dentalis* y *P. longidens* de Hall (1930), como *P. kellogae* de Hoffmeister (1959) fueron asignados a *Copemys*. Wilson (1968) describió a *C. pisinnus* para Kansas. Lindsay (1972) aportó una extensa revisión del género. En esta se describieron las especies nuevas *C. barstowensis* y *C. tenuis*, para los estratos barstovianos de California, y varias especies ya conocidas fueron asignadas a *Copemys*. Así, *P. russeli* de James (1963) fue asignado a *Copemys* (Clark et al. [1964] también habían propuesto tal asignación, pero de manera no formal), lo mismo

ocurrió con el *P. pagei* de Shotwell (1967) y *Tregomys shotwelli* descripto por Wilson (1968). Lindsay (1972) también sinonimizó a *C. kellogae* y *Miochomys niobrarensis* de Hoffmeister (1959) e incluyó a las dos especies en *C. niobrarensis*. Jacobs (1977) identificó a?*Copemys vasquezi* como una nueva forma para el valle de San Pedro (Arizona). En base a material de Chihuahua (México), Lindsay y Jacobs (1985) erigieron *C. valensis* pero no había sido reevaluada la especie *Peromyscus valensis* de Shotwell (1964). Lo mismo ocurrió con Korth (1994) quien incluyó a *C. valensis* y *C. vasquezi* como *Copemys*. En el mismo trabajo fue excluido *C. shotwelli* y entonces revalidado *Tregomys*, opinión seguida por Lindsay (2008) al incluir también a *C. pisinnus* en el mismo género. La última especie en ser descripta a partir de material inédito es *C. lindsayi*, del Barstoviano de Montana por Sutton y Korth (1995), cuyo nombre fue homónimo junior del *C. lindsayi* de Dalquest et al. (1996) finalmente renominado *C. mariae* por Baskin y Korth (1996). Estudios recientes han permitido un conocimiento actualizado de *Copemys*. Se observó la variación morfológica de su especie tipo y se hizo hincapié en la necesidad de revisar el género (Ronez et al. 2020a). Martin et al. (2020) erigieron a *Honeymys mariae* para ubicar a *C. mariae* y Kelly et al. (2020) atribuyeron *C. esmeraldensis* a este mismo género.

Finalmente, existen otros taxones cuya identificación como nuevas especies de *Copemys* no han sido nunca formalizadas.. Tal es el caso de *C. harpeni* y *C. tyleri* de Smith (2002) para la Formación Monarch Mill. La misma situación fue introducida por Czaplewski (1987c) al describir en una tesis la especie *C. twenteri*, la cual fue asignada directamente a *Postcopemys repenningi* por Lindsay y Czaplewski (2011). Los mismos autores, al describir este género nuevo, reasignaron a *C. valensis* y *C. vasquezi*.

***Copemys* Wood, 1936**

Hesperomys: Cope 1874:150, no *Hesperomys* Waterhouse, 1839
Eumys: White y Cope, 1877:300, no *Eumys* Leidy, 1856
Peromyscus: Trouessart, 1897:512, no *Peromyscus* Gloger, 1841
Peromyscus: Hall, 1930:315.
Peromyscus: Hall, 1930:316.
Copemys: Wood, 1936:5.

Miochomys: Hoffmeister, 1959:697.

Peromyscus: Hoffmeister, 1959:698.

Peromyscus: James, 1963:113.

Copemys: Clark, Dawson y wood, 1964:49.

Copemys: Clark, Dawson y Wood, 1964:50.

Peromyscus: Shotwell, 1967:19.

Copemys: Lindsay, 1972:74.

Copemys: Lindsay, 1972:81.

Especie tipo: *Hesperomys loxodon* Cope, 1874:150.

Especies incluidas: Además de la especie tipo, en orden cronológico de descripción, *Copemys longidens* (Hall, 1930); *Copemys niobrarensis* (Hoffmeister, 1959); *Copemys russelli* (James, 1963); *Copemys barstowensis* Lindsay, 1972; *Copemys tenuis* Lindsay, 1972; *Copemys lindsayi* Sutton y Korth, 1995.

Distribución: Mioceno Inferior a Superior (He 1 a Cl 3) de California, Dakota, Montana, Nebraska, New Mexico, Oregon y Wyoming.

Diagnosis emendada: Un roedor Muroidea definido por la asociación de los siguientes caracteres: molares braquiodontes con las cúspides principales alternas y sin raíces accesorias; procíngulos del M1 y m1 uniconulados; M1 con conexión indirecta entre el protocono y el hipocono con participación completa del paracono, complejo mesolofo mediado a largo y compuesto del hipo-mesolófulo, cíngulo posterior rápidamente fusionado con el metacono con desgaste; m1 con conexión indirecta entre el protocónido y el hipocónido con participación del entocónido, complejo mesolófido largo integrado por el proto-mesolofúlido; cuerpo de la mandíbula robusto con estuche del incisivo poderoso, foramen mentoniano bien lateral, redondo y anterior al m1, cresta masetérica alcanzando el nivel del foramen mentoneano y siempre posterior a la altura del protocónido del m1.

***Copemys loxodon* (Cope, 1874)**

Figuras 2.12, 2.13, 2.14, 2.15, 2.16

Hesperomys loxodon Cope, 1874:150.

Eumys loxodon (Cope, 1874): White y Cope, 1877:300.

Peromyscus loxodon (Cope, 1874): Trouessart, 1897:512.

Copemys loxodon (Cope, 1874): Wood, 1936:5.

Holotipo: USNM 1024, hemimandíbula derecha parcial con m1 y m2 asociado a su incisivo (quebrado).

Distribución: Mioceno Inferior (Ba 2) de New Mexico (Jacona Micro Quarry, Formación Tesuque; Round Mountain Quarry and Battleship Mountain, Formación Chamita).

Diagnosis emendada (modificada de Ronez et al. 2020a:5): Pequeño cricétido (largo del m1: 1,51±0,08mm) braquiodonte con la siguiente combinación de caracteres: Cresta masetérica alcanzando entre el protocónido y hipocónido del m1; foramen mentoniano ancho y lateralizado; fosa retro-molar notablemente alargada con un foramen alveolar cercano al m3; foramen infra-orbital ancho; arco cigomático robusto; placa cigomática baja; paladar ancho; cúspides principales en molares superiores e inferiores bien alternadas; mesolofo/ido típicamente alargado; atolón de esmalte en el M2, ocasionalmente en M1; procíngulo del M1 uniconulado; anterolofo a veces presente en M1; procíngulo del m1 con un único conúlido lingual, ancho y comprimido según el eje antero-posterior.

Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo está comprimido anteroposteriormente y tranversalmente. Tiene un solo conúlido que se ubica ligeramente desplazado hacia la parte lingual, lo que reduce el tamaño del metafléxido, y un cíngulo labial bien desarrollado. El conúlido se conecta con el brazo anterior del protocónido a través de los lofúlidos del metacónido. El protocónido y el hipocónido se unen de manera indirecta, ya que el entocónido está involucrado. Hay un largo proto-mesolofúlido que, junto a un mesostílido constituye el complejo mesolófido. Un complejo ectolófido está presente integrado por un ectostílido con su proyección, reduciendo el tamaño del hipofléxido. El hipocónido se conecta con un largo cíngulo posterior. Los fléxidos no muestran superposición. No tiene raíces accesorias.

m2: El cíngulo anterolabial es un poco más pequeño que en el m1, el cíngulo anterolingual es muy pequeño y delimita a un conspicuo metafléxido que desaparece rápidamente con desgaste. Carece de complejo ectolófido. El resto de las características son similares al m1.

m3: Las cúspides son reducidas comparadas con el m1 y m2, el par posterior aún más que el par anterior. Los cíngulos anterolabial y lingual se conectan -con poco desgaste- al protocónido y al metacónido, respectivamente. La conexión protocónido-hipocónido es indirecta. Hay un largo proto-mesolofúlido en conexión con el brazo anterior del entocónido, encerrando a una fosétida en el entofléxido. Otra fosétida está formada entre el hipocónido, el entocónido y el cíngulo posterior. Ambas fosétidas no son profundas y se pierden rápidamente con desgaste. El hipofléxido es más ancho que en los otros molares inferiores. Se superpone con el mesofléxido. No tiene raíces accesorias.

M1: Las cúspides principales son alternas, rasgo que se atenúa con desgaste. La parte lingual del diente está rodeada de un cíngulo basal. El procíngulo está concentrado en la parte labial del diente y tiene un único cónulo (el labial). Se conecta directamente con el proto-anterolófulo. Un pequeño proto-mesolófulo está presente en 42 de 76 ejemplares y conforma el complejo anterolofo (puede asociarse con un parastilo con su proyección). El protocono y el hipocono no se conectan directamente, ya que el paracono está integrado por completo en la conexión. Un largo complejo mesolofo está presente, compuesto de un largo hipo-mesolófulo y de un mesostilo. El metacono está incluido en la conexión entre el brazo posterior del hipocono y el cíngulo posterior, el cual no alcanza al margen labial y encierra al posteroflexo. Los flexos se superponen y el hipoflexo es profundo. No tiene raíces accesorias.

M2: Las cúspides son menos alternas que en el M1. Los cíngulos antero labial y lingual tienen un desarrollo similar y ambos se conectan con el brazo anterior del paracono. El paracono no está incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono, se une a ambas cúspides a través del para-anterolófulo (en el brazo anterior del protocono) y del para-mesolófulo (en el hipo-anterolófulo), aislando una foseta en el paraflexo. El hipo-mesolófulo es largo y está asociado a un mesostilo conformando el complejo mesolofo. El metacono tiene una morfología similar al paracono, ya que no está incluido en la conexión entre el hipocono y el cíngulo posterior. Se une o bien directamente con su brazo anterior en la cara principal del hipocono, o bien en el brazo anterior del hipocono (a través del meta-anterolófulo) y el cíngulo posterior (a través del meta-mesolófulo). En esta segunda configuración se forma una foseta considerada como atolón. Los flexos no se superponen. No tiene raíces accesorias.

M3: El M3 muestra cúspides opuestas. Las cúspides son más pequeñas que en los otros molares superiores, el par metacono-hipocono es más reducido que el par paracono-protocono. Los cíngulos labial y lingual tienen un desarrollo similar entre sí, se unen tanto al brazo anterior del protocono como el para-anterolófulo. El paracono tiene aún más rotación que en el M2 (como el metacono), se une con el protocono aún más anteriormente y el para-mesolófulo se conecta con el hipo-mesolófulo. Una foseta central está delimitada por aquellas estructuras. Otra foseta se delimita por el cíngulo posterior en contacto con el hipocono y el metacono, sus brazos anteriores respectivos. Los flexos no se superponen. Carece de raíces accesorias.

Mandíbula (Figura 2.15): Es robusta, alongada anteroposteriormente (sobre todo la diastema) y baja. El estuche del incisivo es alto y robusto y aloja a un poderoso incisivo. El borde inferior de la rama horizontal es cóncavo hasta el borde posterior del m2 y convexo hasta el proceso angular. El borde superior desciende de manera brusca y luego asciende hasta la sínfisis. En vista lateral, la cresta masetérica es muy marcada, tiene la misma orientación que el diastema, y termina entre el protocónido y el hipocónido del m1. La parte superior de la cresta masetérica se une debajo de la mitad dorsoventralde la rama, a nivel de la mitad del m1. La zona entre los bordes superior e inferior de la cresta masetérica está ligeramente excavada. El foramen mentoniano es lateral, anterior al m1, a la mitad de la altura dosroventral del cuerpo mandibular. El coronoides es pequeño, recto, y acuminado pero tiene una base ancha. La muesca sigmoida es recta. El cóndilo es una estructura robusta y ancha a juzgar por su cuello (el ápice se desconoce). La muesca lunar es poco excavada. La proyección capsular está bien desarrollada, por detrás del proceso coronoides y más alto que el plano del proceso alveolar. En vista anterior la sínfisis es bastante angosta. El proceso alveolar termina por detrás del m3, anterior al coronoides y tiene una forma triangular. Un foramen alveolar está presente en el medio de una región ancha retromolar. La cresta mandibular es una estructura robusta. El foramen mandibular está ausente en los restos estudiados, pero de existir, su ubicación se infiere cerca de la base del cóndilo.

Cráneo (Figura 2.16): El cráneo de *C. loxodon* muestra un rostro robusto, moderadamente ancho y más largo que la hilera dental. La sutura entre el premaxilar

y el maxilar es arqueada y perpendicular al eje anteroposterior. El tubérculo masetérico es una pequeña protuberancia ubicada debajo de la unión entre el proceso malar y el puente anteorbital del maxilar. La placa cigomática es ancha, con bordes paralelos, baja respeto a la altura inferida del cráneo y poco excavada. Su margen posterior está ubicado muy anteriormente a la cara anterior del M1, mientras que carece casi de borde libre. El origen del musculo masetérico superficial está marcado por una cicatriz profunda a la base de la porción anterior de la placa cigomática. La porción maxilar del puente anteorbital es muy fuerte. El foramen infraorbital es ancho en su parte dorsal y más estrecho en su parte ventral pero aparece ancho debido a la inclinación de la placa cigomática – elementos que describen a una típica condición miomorfa. El foramen palatino anterior (=foramen incisivo) está ubicado al mismo nivel que la placa cigomática, anterior a la raíz anterior del M1. El proceso alveolar es relativamente alargado, sin surco. El paladar es ancho y plano.

Comentarios: En la descripción de la variación morfológica asociada a *C. loxodon*, Ronez et al. (2020a:6) describieron el procíngulo del M1 con 2 cónulos: "The procingulum is composed of a large anterolabial conule coupled with a well-developed anterolabial cingulum and a much smaller anterolingual conule". Sin embargo, aquí este rasgo se reinterpreta como el desarrollo menor de un cíngulo (estado previo al desarrollo de un cónulo según Jernvall 2000 y referencias ahí citadas).

***Copemys longidens* (Hall, 1930)**

Figuras 2.17, 2.18, 2.19

Peromyscus longidens Hall, 1930:315.
Peromyscus sp. Hall, 1930:316.
Peromyscus sp. Hall, 1930:316.
Copemys longidens (Hall, 1930): Clark, Dawson y Wood, 1964:49.

Holotipo: UCMP 28502, hemimandíbula derecha fragmentaria con dentición completa.
Distribución: Mioceno Medio (Ba 1 y 2) de California (Miembro Superior y Medio, Formación Barstow), Mioceno Superior (Cl 2) de California (Iron Canyon, Formación Dove Spring)

Diagnosis emendada (Lindsay 1972:86): "M^1 with a wide, relatively symmetrical anterocone; M_1, with an asymmetrical single-shaped anteroconid which may close the narrow, shallow lingual valley between the anteroconid and metaconid."
Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción: Los molares presentan una alternancia marcada de las cúspides.

m1: El procíngulo es uniconulado y se une al metacónido que permite conectar con el protocónido. El complejo mesolófido (proto-posterolofúlido) llega casi hasta el borde lingual. La conexión entre el protocónido y el hipocónido se hace a través del entocónido. El hipocónido se une posteriormente con un cíngulo posterior individualizado. El protofléxido está bordeado anteriormente por un fuerte cíngulo, el metafléxido está más reducido. El hipofléxido se superpone con el mesofléxido que es largo y curvado alrededor del metacónido, mientras que el entofléxido es corto y recto. El posterofléxido es bastante ancho.

m2: Sus rasgos principales son muy similares al m1, con la excepción de un cíngulo anterolabial más corto con protofléxido comprimido y un complejo mesolófido corto.

m3: El cíngulo anterolabial no está pronunciado. El metacónido se une directamente con el protocónido a partir del cual se desarrolla un proto-posterolofúlido conspicuo. Este diente muestra una compresión posterior, por lo cual el entocónido está reducido y no es posible apreciar sus conexiones con el protocónido y/o hipocónido. El hipocónido se conecta a un cíngulo posterior. El mesofléxido presenta una curvatura menor a la de m1-m2 y se superpone en el eje antero-posterior con un ancho hipofléxido. El entofléxido está muy reducido. El posterofléxido es más recto que en los otros molares inferiores y se superpone también con el hipofléxido.

M1: El procíngulo tiene un único cónulo (labial). Su posición es central y se une al brazo anterior del protocono. El paracono pertenece completamente a la conexión entre el protocono y el hipocono. Posteriormente a esta conexión, se aprecia un pequeño complejo mesolofo (hipo-mesolófulo). El brazo posterior del hipocono se conecta con el metacono, el cual lo separa de un cíngulo posterior largo.

M2: Cuspides menos alternas que en el M1. El cíngulo anterior es corto y delgado. La conexión entre el protocono y el hipocono se realiza con la participación del paracono,

el cual se encuentra con rotación. El cíngulo posterior es muy pequeño pero individualizado. Los flexos no se superponen.

M3: Protocono y paracono están opuestos y son más grandes que el par hipocono-metacono. El paracono tiene una rotación más elevada que el M2, induciendo una conexión directa entre el protocono y el hipocono.

Mandíbula (Figura 2.18): En vista labial se puede observar un robusto estuche del incisivo. El foramen mentoniano se encuentra por delante del m1, bien lateralizado y a la altura de la cresta masetérica. Tiene forma circular. La cresta masetérica llega a la altura del hipocónido del m1, en el medio de la altura del cuerpo de la mandíbula. La rama ascendente inicia bien detrás del m2, dejando visible al protocónido del m3. No se han podido observar más características mandibulares, pero Lindsay (1972) aportó mucho material, en el cual se ve a una proyección capsular casi no existente como tal. También se aprecia un coronoides llegando a la altura de un cóndilo pequeño. El proceso angular es ligeramente más anterior al cóndilo, se encuentra en forma de punta por la excavación de la muesca lunar. En vista oclusal, la región retromolar es medianamente estrecha.

Maxilar (Figura 2.19): El estado fragmentario del cráneo y la ilustración de Hall (1930) no permiten alcanzar más a detalles que los que pertenecen al maxilar. El foramen palatal anterior (=foramen incisivo) presenta su limite anterior al procíngulo del M1 y el paladar es ancho. La placa cigomática es anterior al M1. Lindsay (1972) describió una placa poca ancha en vista lateral.

***Copemys russelli* (James, 1963)**

Figuras 2.20, 2.21

Peromyscus russeli James, 1963:113.
Copemys russeli (James, 1963): Lindsay, 1972:81.

Holotipo: UCMP 54580, fragmento de cráneo con ambos M1-M2-M3, sin rostro y parte posterior del basicráneo.
Distribución: Mioceno Inferior (He 1) de California (sitios "A", Formación Vaqueros), Mioceno Medio (Ba 2) de California (Miembro superior, Formación Barstow), Mioceno Medio (Ba 2) de California (fauna de Cache Peak, Formación Bopesta), Mioceno

Superior (Cl 2) de California (Iron Canyon, Formación Dove Spring), Mioceno Superior (Cl 2 y 3) de California (fauna de Mathews Ranch y Nettle Spring; Formación Caliente).

Diagnosis (James 1963:113): "Skull and dentition most like those in extant species, *Peromyscus nuttalli*; cranium less inflated, flatter and narrower; interorbital region narrower relative to preorbital; masticatory foramen and lateral aspect of foramen ovale confluent; masticatory foramen and posterior opening of alisphenoid canal widely separated; no posterior section of alisphenoid canal; foramen ovale on posteroventral surface of pterygoid wing only; sphenopalatine foramen large with posterior palatine foramen outside its posterior edge; mesoloph and mesolophid proeminent, trenchant, arising from mure, and connected to mesostyle and mesostylid; parastyle on M^1 as in P*. thomasi*; M_3 relatively longer, lower incisor more erect than the other species."

Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción: Los incisivos tienen una orientación levemente opistodonte

m1: Las cúspides son alternas, el procíngulo es uniconulado (conúlido lingual). Se une al protocónido a través del metacónido. El protocónido desarrolla un complejo mesolófido con un pequeño proto-posterolofúlido y ocasionalmente un mesostílido con su proyección. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta con participación del entocónido. Un complejo ectolófido está visible en un espécimen, teniendo por origen el brazo anterior del hipocónido. Hay un largo cíngulo posterior en la parte más distal del diente.

m2: Tiene cúspides alternas. El metacónido se une a un cíngulo anterior, el cual se une al protocónido. Un cíngulo antero-labial está desarrollo. Las otras características repiten el patrón del m1.

m3: Su patrón oclusal es una versión pequeña del m2.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo está integrado por un único cónulo, el cual se une con el brazo anterior del protocono. En algunos especímenes un complejo anterolofo se desarrolla entre un proto-mesolófulo y un para-anterolófulo, encerrando al paraflexo. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta, ya que el paracono está involucrado con por lo menos su mesolófulo. Un

largo hipo-mesolófulo y en ciertos casos un mesostilo integran a un largo complejo mesolofo. El metacono interviene en la conexión entre el hipocono y el cíngulo posterior (complejo posterolofo) lo cual delimita y encierra a un posterofléxo. El hipoflexo se interpenetra con el paraflexo y el mesoflexo.

M2: Las cúspides son más opuestas que en el M1, con una rotación marcada de las cúspides labiales. El paraflexo siempre se encuentra cerrado por un para-anterolofo que se conecta con el brazo anterior del protocono (induciendo un atolón). Como en el M1, hay un complejo mesolofo constituido de un mesostilo y un hipo-mesolófulo. El metacono tiene una rotación, lo que implica una conexión directa entre el hipocono y el cíngulo posterior, así como un posteroflexo más grande que en el M1.

M3: Tanto el hipocono como el metacono son pequeños, en relación al paracono y al protocono. El paracono y el metacono muestran una rotación más marcada que el M2, implicando un cierre del mesoflexo. El complejo mesolofo tiene las mismas estructuras que las cúspides anteriores pero además tiene una contribución del meta-anterolófulo.

Mandíbula (Figura 2.21D): El cuerpo de la mandíbula de *C. russeli* es robusto. La cresta masetérica alcanza la altura del hipofléxido del m1 y el nivel del foramen mentoniano, el cual está bien lateral.

Cráneo (Figuras 2.21A-B): El paladar es ancho y largo (según Hershkovitz 1962). El foramen palatal posterior es posterior a la sutura entre el maxilar y el palatino, a nivel del hipoflexo y del hipocono del M2. Es alargado y tiene una forma ligeramente ovalada. En vista lateral la placa cigomática es baja, alcanzando un poco más de la mitad de la altura del rostro y tiene un desarrollo posterior a la altura del paracono del M1 (Figura 2.21C).

***Copemys niobrarensis* (Hoffmeister, 1959)**

Figura 2.22

Miochomys niobrarensis Hoffmeister, 1959:697.
Peromyscus kellogae Hoffmeister, 1959:698.
Copemys kellogae (Hoffmeister, 1959): Clark, Dawson y Wood, 1964:50.
Copemys niobrarensis (Hoffmeister, 1959): Lindsay, 1972:74.

Holotipo: UCMP 36103, fragmento de maxilar izquierdo con M1.

Distribución: Mioceno Medio (Ba 2) de Wyoming (Fauna de Cunningham Hill, Formación Colter), Mioceno Medio (Ba 2) de Dakota (Fauna de Bijou Hills, Formación Fort Randall), Mioceno Medio (Ba 2) de Nebraska (Miembros Cornell Dam y Crookston Bridge; Formación Valentine).

Diagnosis emendada (Hoffmeister 1959:697): "A cricetid rodent in which the cheek teeth have both the lingual and labial cusps elevated and of nearly the same height; cingular portion of the cusps wear least; reentrant angles of two sides of tooth nearly opposite and nearly continuous as transverse valleys across low central axis; the two transverse valleys across tooth give M^1 the appearance of three separate segments, namely (1) anterocone, (2) protocone-paracone, (3) hypocone-metacone (for terminology, see Hoffmeister, 1951:11); anterocone tends to be isolated from other cusps; mesoloph very weakly developed, but extending almost to cingulum; posteroloph apparently present, but, if so, weakly developed and fusing with posterior border of metacone."

Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción

m1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo presenta un único conúlido comprimido de manera antero-posterior. Se conecta con el protocónido a través del metacónido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta. Un proto-posterolofúlido largo constituye el complejo mesolófido. El complejo posterolófido está comprimido. Los flexos labiales y linguales se superponen.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo es uniconulado con un cíngulo anterolingual bien desarrollado que se une directamente con el brazo anterior del protocono. El paracono muestra una leve rotación anterior y está implicado en la conexión protocono-hipocono. Hay un complejo mesolofo formado por un largo hipo-mesolófulo. El metacono se une de manera directa en la porción posterior del hipocono, pero no pertenece al complejo posterolofo, el cual se compone de un cíngulo posterior que encierra al posteroflexo. El hipoflexo se superpone según la línea media con el paraflexo y el metaflexo.

Mandíbula: Solo se ha podido estudiar un fragmento (parte anterior de la rama horizontal) de hemimandíbula izquierda. Es robusta, la cresta masetérica alcanza el nivel del procíngulo del m1 y se sitúa ligeramente por debajo del foramen mentoniano. Este último se encuentra lateralizado, es grande, circular y anterior al m1.

Maxilar: La inserción ventral de la placa cigomática es bien anterior al M1 y los alvéolos correspondiendo a la inserción del M2 muestran que aquel diente tiene 3 raíces.

***Copemys tenuis* Lindsay, 1972**

Figura 2.23

Holotipo: UCMP 75365, hemimandíbula izquierda con m1 y m2.

Distribución: Mioceno Medio (Ba 1 y 2) de California (Miembros mediano y superior, Formación Barstow).

Diagnosis (Lindsay 1972:77): "M^1 with wide, asymmetrical anterocone; protolophule I weak or absent; metalophule II weak, usually joining posterior arm of hypocone; paralophule usually absent. M^2 with protolophule I weakly developed; metalophule arising from posterior or median metacone, joining hypocone anteriorly or posteriorly. M_1 with narrow symmetrical anteroconid, valley between anteroconid and metaconid relatively deep and narrow."

Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción:

m1: Tiene cúspides alternas. Su procíngulo tiene una forma de cono y muestra un único conúlido que se une con el metacónido (=conexión procíngulo-protocónido indirecta). La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta con una participación completa del entocónido. Hay un complejo mesolófido largo constituido por el proto-mesolofúlido. Un cíngulo posterior une al brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos se superponen, levemente, según el eje medio.

m2: Las cúspides son alternas, la conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta. Carece de complejo mesolófido. Las demás características son similares al m1.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo muestra 2 cónulos (con variación) más un tercer cónulo antero mediano en su parte más anterior. Tanto la parte labial como lingual muestran el desarrollo de un cíngulo que cierra al paraflexo y al protoflexo, respectivamente. Su conexión con el protocono se da mediante el cónulo labial. Hay un complejo anterolofo constituido tanto por el mesolófulo del cónulo labial como el proto-mesolófulo, aunque ambas estructuras estén conectadas. La conexión entre el protocono y el hipocono se realiza mediante la participación del paracono, el cual presenta una morfología cubica. Un complejo mesolofo está presente por el desarrollo de un pequeño hipo-mesolófulo y de un mesostilo asociado a su proyección. El metacono se une al hipocono pero no al cíngulo posterior, que es pequeño y persistente con desgaste. Los flexos no se superponen.

M2: El M2 muestra cúspides más opuestas que el M1. Eso se relaciona con una rotación del paracono hacia adelante que se conecta tanto con el brazo anterior como con el brazo posterior del protocono (implicando una conexión indirecta entre protocono e hipocono). Dicha configuración separa el paraflexo y aísla a una foseta separada por el para-anterolófulo (anterior) y el para-mesolófulo (posterior). El hipocono desarrolla un pequeño hipo-mesolófulo que se une con un mesostilo proyectado para formar un largo complejo mesolofo. El metacono se une con el complejo posterolofo en su base. Los flexos tampoco se superponen según el eje anteroposterior.

M3: El par de cúspides protocono-paracono es muy pequeño. La configuración de ese último par es similar al M2.

Copemys lindsayi **Sutton y Korth, 1995**

Figura 2.24

(no *Copemys lindsayi* Dalquest, Baskin y Schultz, 1996:129)

Holotipo: CM 27711, fragmento de hemimandíbula derecha con m1 y m2.

Distribución: Mioceno Medio (Ba 1) de Montana (fauna de Anceney, Formación Madison Valley).

Diagnosis (Sutton y Korth 1995:306): "Smallest species of the genus; similar to *C. pagei* in morphology, differing only in its smaller size and lacking a long anterior arm of the protoconid. Differs from the other species in lacking a paralophule on M^1; and having mesolophs of differing lengths on the upper molar (intermediate on M^1, long on M^2); mesoloph in long on M_1 as in *C. pagei*."
Medidas: Véase Tabla 2.5.

Descripción:

m1: Las cúspides de este diente son alternas. El procíngulo está comprimido y se desarrolla un largo cíngulo anterolabial, sin encerrar al protofléxido. El metacónido está incluido completamente en la conexión entre el conúlido lingual y el protocónido; lo mismo ocurre con el entocónido y la unión protocónido-hipocónido. Hay un proto-mesolofúlido largo que compone al complejo mesolófido. El complejo posterolófido es largo. Los fléxidos no se superponen entre ellos. Tiene 2 raíces.

m2: Excepto en su parte anterior donde el metacónido se une a un cíngulo anterolingual, el m2 muestra las mismas características que el m1.

M1: El primer molar tiene cúspides levemente alternas, con un procíngulo uniconulado que se une directamente con el brazo anterior del protocono. Esta última cúspide se conecta con el hipocono a través del paracono. Un complejo mesolofo de tamaño medio está presente y se compone de un hipo-mesolófulo, a veces más largo cuando se le agrega un mesostilo y su proyección. El metacono se une con el hipocono y deja visible un complejo posterolofo que desaparece con desgaste. Los flexos se superponen levemente cuando el desgaste no es avanzado.

M2: Muestra las cúspides opuestas, con una rotación hacia adelante tanto del paracono como del metacono. Esto implica una conexión directa entre protocono e hipocono y entre hipocono y cíngulo posterior. Un pequeño hipo-mesolófulo constituye al complejo mesolofo. Los flexos no se superponen.

Mandíbula: En vista lateral la mandíbula aparece alargada, con una rama ascendente que deja visible el m2. El foramen mentoniano es redondo y lateralizado, a la altura del procíngulo del m1 y a la mitad de la altura del cuerpo de la mandíbula. La cresta masetérica está al mismo nivel en cuanto a la altura de la mandíbula, pero solamente

alcanza hacia adelante el protocónido del m1. El estuche de incisivo esta más proyectado (aplanado) hacia adelante.

***Copemys barstowensis* Lindsay, 1972**

Figura 2.25

Peromyscus sp. Shotwell, 1967:19.

Holotipo: UCMP 74330, m1 derecho.

Distribución: Mioceno Inferior y Medio (He 2, Ba 2) de California (Miembro Medio y Superior, Formación Barstow), Mioceno Medio (Ba 1 y 2) de Oregon (Formación Sucker Creek).

Diagnosis (Lindsay 1972:93): "Relatively large size (see table 12); M_1, with symmetrical single-lobed anteroconid; valley between anteroconid and metaconid narrow and deep, open lingually until late wear; ectolophid commonly present."

Medidas: véase Tabla 2.5.

Descripción:

m1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo tiene un único conúlido no comprimido con un cíngulo anterolabial importante (pero sin encerrar al protofléxido). El metacónido está incluido entre el conúlido lingual y el protocónido. Hay un complejo mesolófido extendido hasta el margen lingual, se identifica como un largo proto-posterolofúlido. El protocónido y el hipocónido se unen a través del entocónido. Un ectostílido, con su proyección, constituyen a un complejo ectolófido. Un cíngulo posterior se observa en discontinuidad con el brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos están superpuestos.

m2: El m2 tiene una forma rectangular y muestra cúspides alternas. Las características oclusales son similares al m1, pero con la presencia de un cíngulo labial más marcado y la ausencia de un complejo ectolófido.

m3: El tercer molar inferior se destaca por su tamaño grande comparado al m2, ya que solamente el entocónido tiene un tamaño menor a las demás cúspides, las cuales son alternas. Está rodeado por un cíngulo. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es la misma que en el m1 y m2, pero las otras características difieren. El complejo mesolófido se interpreta como un mesostílido con su proyección asociado

al proto-posterolofúlido. El hipocónido muestra una rotación y se conecta con un cíngulo posterior que encierra labialmente al posterofléxido.

M1: Las cúspides son casi opuestas, con un procíngulo bien ancho. Ese último se compone de 2 cónulos, el labial que se conecta con el proto-mesolófulo y el lingual con el proto-anterolófulo, sin poder determinarse las estructuras involucradas. Un complejo anterolofo se compone de un proto-mesolófulo con alguna estructura del cónulo labial. El paracono muestra una rotación hacia adelante pero está incluido por su para-mesolófulo en la conexión protocono-hipocono. Un complejo mesolofo grande está presente y constituido por un hipo-mesolófulo y un mesostilo. El metacono está incluido en la conexión entre el hipocono y el cíngulo posterior el cual es bastante fino. El paraflexo está dividido en 2 por la presencia de la conexión entre el para-anterolófulo y el complejo anterolofo. Los flexos se superponen entre ellos.

M2: El protocono se une desde su brazo anterior con un cíngulo y con un para-anterolófulo que, como en el M1, separa el paraflexo en 2. El para-mesolófulo está incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono. Hay un complejo mesolofo compuesto por un hipo-mesolófulo grande. La relación entre metacono, hipocono y cíngulo posterior es similar al M1, con la diferencia aquí que el cíngulo posterior encierra al posteroflexo. Los flexos también se superponen.

Las comparaciones entre las especies de *Copemys* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.6 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

2.3.5 Género *Honeymys*

Honeymys fue erigido por Martin et al. (2020) para ubicar a la especie *Copemys mariae*. Kelly et al. (2020) también refirieron a *Honeymys* otro *Copemys*, *Copemys esmeraldensis*, en base a una nueva muestra de fósiles de Fish Lake Valley (Arizona, EE. UU.). Sin embargo, dicha muestra es reinterpretada aquí como compuesta por 2 morfotipos distintos, uno mostrando características típicas de *Copemys esmeraldensis*, y otro indicando una cercanía al género *Honeymys* (Figuras 2.28, 2.29 y 2.54). La proporción entre los dientes indica para *C. esmeraldensis* de Clark et al. (1964) que tanto el m1 como el m3 son más grandes que aquello que se observa en

las series completas presentadas en Kelly et al. (2020). La conexión entre el procíngulo y el protocónido, así como el ectolófido, también sugieren fuertemente 2 morfologías. Además, el proceso mentoniano mencionado en Kelly et al. (2020) y usado como rasgo, entre otros, para transferir *C. esmeraldensis* a *Honeymys*, está basado en Clark et al. (1964) donde un único individuo muestra dicha estructura en una mandíbula edéntula (MCZ7646; Clark et al. 1964:50), pero no en el holotipo, como fue precisado en Clark et al. (1964:55).

Honeymys Martin, Peláez-Campomanes, Ronez, Barbière, Kelly, Lindsay, Baskin, Czaplewski y Pardiñas, 2020

Copemys: Lindsay, 1972:94, no *Copemys* Cope, 1936
Copemys: Dalquest, Baskin y Schultz, 1996:129
Copemys: Baskin y Korth, 1996:32

Especie tipo: *Copemys mariae* Baskin y Korth, 1996.
Especies incluidas: Además de la típica, *Honeymys* sp. nov.
Distribución: Mioceno Superior de Oklahoma y Nevada.
Diagnosis emendada: Un roedor Cricetidae definido por la siguiente combinación de caracteres: molares braquiodontes con las cúspides principales más alternas en los inferiores que en los superiores; procíngulo del M1 y m1 biconulados; M1 con conexión directa entre conúlo lingual y protocono, conexión indirecta entre el protocono y el hipocono con participación del paracono sin rotación, complejo anterolofo largo compuesto por el proto-mesolófulo y el parastilo, complejo mesolofo mediano a largo compuesto del hipo-mesolófulo, cíngulo posterior pequeño y encerrando el posteroflexo; m1 con conexión indirecta entre el protocónido y procingulo con participación del metacónido sin rotación, conexión indirecta entre protocónido e hipocónido con participación del entocónido sin rotación, cíngulo posterior largo; M3 y m3 relativamente grandes; mandíbula alta y robusta con una proyección capsular conspicua y baja, una rama ascendente dejando visible una porción importante del m3, foramen mentoniano lateral y redondo, adelante del m1, cresta masetérica alcanzando el nivel entre el protocónido y el procíngulo del m1 y la altura del foramen mentoniano, proceso mentoniano a nivel de la sínfisis.

Honeymys mariae (Baskin y Korth, 1996)

Figuras 2.26, 2.27

Copemys lindsayi Dalquest, Baskin y Schultz, 1996:129
no *C. lindsayi* Sutton y Korth, 1995:304
Copemys mariae Baskin y Korth, 1996:32

Holotipo: TMM4364512866, m1 derecho.
Distribución: Mioceno Superior (Cl 3) de Oklahoma (Whisenhunt quarry, Formación Barstow) y Nebraska (Pratt quarry, Formación Ash Hollow).
Diagnosis (Martin et al. 2020:303): "Small cricetid with the following characters: 1) upper molar cusps opposite or slightly alternate, lower molars with distinctly more alternate cusps; 2) large, wide, bilobed procingulum on M1; 3) well-developed anteroloph and mesoloph on M1; 4) wide procingulum on m1 with distinct interolabial and anterolingual conules; 5) well-developed mesolophid on m1; 6) M1 with 3 or 4 roots; 7) m1 with 2 roots and two anterolophulids; 8) ectostylid or low ectolophid usually present; 9) m3 unreduced, length m3/m2 > 80%; 10) anterior and posterior atolls developed in the mesoflexid and posteroflexid on m3; 11) posterior paralophule on M1 modestly developed."
Medidas: Véase Tabla 2.7.

Descripción:

m1: El m1 tiene cúspides alternas y un procíngulo ancho con 2 conúlidos separados por un fléxido antero mediano profundo sin desgaste. Ambos conúlidos se conectan con el meta-mesolofúlido, el protostílido se une con la extremidad anterior del brazo anterior del protocónido a través de su proyección y el meta-posterolofúlido se une sobre el brazo anterior. Hay un complejo mesolófido compuesto por el mesostílido con su proyección y el proto-mesolofúlido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido incluye por completo al entocónido. Hay un ectostílido con una proyección que se une a la base anterior del hipocónido, formado un ectolófido. Un cíngulo posterior corto está desarrollado y levemente individualizado, en contacto con un largo brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos se superponen.

m2: Adquiere un perímetro subrectangular y cúspides alternas. El cíngulo anterolabial se une con el brazo anterior del protocónido, el cíngulo anterolingual

(más pequeño) se conecta con el brazo posterior del metacónido con el cual se fusiona por completo al incrementar desgaste. El complejo mesolófido es largo y se compone del proto-mesolofúlido y típicamente incluye un mesostílido y su proyección. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, e incluye al entocónido. Hay un ectostílido en todos los especímenes, y en algunos se puede observar una proyección en la extremidad anterior del hipocónido, interpretada aquí como el brazo anterior del mismo. Como en el m1 el cíngulo posterior es corto y se individualiza poco por detrás del brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos se superponen pero este rasgo desaparece con el desgaste.

m3: El par de cúspides anteriores tiene un tamaño similar al m2, pero las 2 cúspides posteriores son reducidas, el entocónido más que el hipocónido. La relación entre los cíngulos anteriores y el par protocónido-metacónido es la misma que en el m2. El entocónido está incluido por completo en la conexión protocónido-metacónido y el cíngulo posterior está menos individualizado que en los demás molares inferiores. Hay un complejo mesolófido constituido por un conspicuo proto-mesolofúlido y por un mesostílido con su proyección. Los fléxidos se superponen entre ellos.

M1: Las cúspides son opuestas. El procíngulo tiene 2 cónulos opuestos muy levemente separados por un conspicuo flexo antero-mediano. La conexión entre el protocono y el procíngulo se hace a través del cónulo lingual. Hay un complejo anterolofo compuesto por el proto-mesolófulo y el parastilo con su proyección asociada. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta ya que el paracono está involucrado con para-mesolófulo y para-anterolófulo. El hipo-mesolófulo y el mesostilo con su proyección forman a un largo complejo mesolofo. El metacono está incluido en la conexión entre el hipocono y el cíngulo posterior el cual encierra al posteroflexo. En ciertos casos se resulta evidente la presencia de un conspicuo brazo posterior del paracono. Los flexos se superponen.

M2: Las cúspides son más opuestas que en el M1. El cíngulo anterolabial está más desarrollado que el cíngulo anterolingual. Ambos cíngulos se unen al brazo anterior del protocono. El protocono está conectado con el paracono (a través del para-anterolófulo) el cual se conecta con el hipo-anterolófulo y con el para-mesolófulo. El complejo mesolofo no alcanza el borde labial y está constituido solo por el hipo-

mesolófulo. Como en el M1 el posteroflexo está encerrado por el cíngulo posterior y el metacono, y en algunos ejemplares está desarrollado un pequeño brazo posterior en el paracono. Los flexos se entrecruzan.

M3: Es comparativamente grande y tiene las cúspides opuestas. El cíngulo anterior es muy grande. La conexión entre el protocono y el hipocono es directa ya que el paracono se conecta con el cíngulo anterolabial a través del para-anterolófulo y con el complejo mesolofo a través del para-mesolófulo. El complejo mesolofo está constituido por el hipo-mesolófulo, el brazo anterior del metacono y el mesostilo con su proyección. El posteroflexo está reducido a una foseta rodada del hipocono, cíngulo posterior y metacono. Los flexos no se superponen.

***Honeymys* sp. nov.**

Figuras 2.28, 2.29

Honeymys esmeraldensis (Clark, Dawson y Wood, 1964): Kelly, Martin y Ronez, 2020:6 (parte)

Holotipo: UCMP 310055, fragmento de hemimandíbula derecha con m1-m3.

Paratipos: UCMP 310036, 310038, 310041, 310042, 310053, 310055, 310063, 310063, 310082, 310083, 310085, 310087, 310088, 310089, 310092, 310093, 310099, 310100, 310105, 310108, 310111, 310117, 310118, 310119, 310120, 310147, 310151, 310152, 310296, 314655, 314658, 314659, 314659, 314661, 366173 (todos de la misma localidad tipo véase el artículo 72.4.5 de Anónimos y el Apéndice 5).

Distribución: Mioceno Superior (Cl 2) de Nevada (Fish Lake Valley, Formación Esmeralda).

Diagnosis (modificado desde Kelly et al. 2020:6): un roedor cricétido grande (tamaño del m1 = 2,003 mm) caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: 1) mandíbula robusta con proceso mentoniano anteroventral a nivel de la sínfisis; 2) foramen mentoniano ancho, ligeramente abierto anteriormente y lateralizado, anterior al procingulo del m1; 3) la cresta masetérica alcanza el nivel del protocónido del m1 y la altura del foramen mentoniano; 4) molares superiores con cúspides ligeramente alternas; 5) molares inferiores con cúspides alternas; 6) complejo mesolofo medianamente desarrollado; 7) procingulo del M1 ancho y biconulado; 8)

complejo anterolofo del M1 robusto y largo; 9) procingulo del m1 ancho y biconulado; 10) m1 y m2 con complejo mesolófido largo.

Medidas: véase Tabla 2.7.

Descripción:

m1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo tiene 2 conúlidos separados por un fléxido antero mediano profundo. Ambos conúlidos se conectan con el meta-mesolofúlido. El protostílido se conecta sobre la proyección del conúlido labial a través de su propia proyección. El brazo anterior del protocónido se une con el meta-posterolofúlido. El complejo mesolófido es largo y se compone del proto-mesolofúlido y del mesostílido con su proyección. El ectolófido está constituido solo por el ectostílido y la proyección asociada. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, con los lofúlidos del entocónido incluidos en esta. El cíngulo posterior esta poco individualizado y corto. Los fléxidos se superponen.

m2: Comparativamente elongado, con cúspides alternas. Los 2 cíngulos anteriores son subiguales en tamaño, el labial se conecta en su extremidad labial con el metacónido, cerrando el metafléxido, y se fusionan con desgaste. El brazo anterior del protocono conecta con los cíngulos a través del metacónido. El entocónido está incluido en la conexión entre protocónido e hipocónido. El complejo mesolófido es largo y constituido mayormente del proto-mesolofúlido con un pequeño mesostílido. El cíngulo posterior se presenta como en el m1 y los fléxidos también se superponen.

m3: Sus principales rasgos son compartidos por *H. mariae*.

M1: Las cúspides son apenas alternas. El procíngulo es ancho, con 2 cónulos unidos en un mismo campo de esmalte. El cónulo labial se une con el cónulo lingual a través de los brazos anteriores respectivos. El cónulo lingual se une con el proto-anterolófulo. Un complejo enterolofo está presente y se compone de un largo proto-mesolófulo con un parastilo. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta. Hay un complejo mesolofo de medio desarrollo y está constituido del hipo-mesolófulo. El posteroflexo está abierto, a pesar del desarrollo del cíngulo posterior en contacto con el hipocono a través del metacono. Los flexos se superponen.

M2: El M2 tiene un perímetro cuadrangular y cúspides opuestas. El cíngulo anterior está bien individualizado en un lofo, y se conecta con el brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta, ya que el paracono está incluido. Hay un pequeño complejo mesolofo, constituido solamente por el hipo-mesolófulo. El cíngulo posterior está en contacto directo con el hipocono, y el metacono (a través de su brazo anterior) se une sobre el cíngulo. El posteroflexo está cerrado labialmente por el desarrollo del mismo cíngulo y su contacto con la base del metacono. Los flexos se entrecruzan.

Mandíbula: *Honeymys* sp. nov. tiene una mandíbula robusta y alta. En vista lateral, la rama ascendente deja visible una porción importante del m3, con una proyección capsular conspicua y baja. La cresta masetérica alcanza un nivel entre el protocónido y el procíngulo del m1 y la altura del foramen mentoniano, el cual es prominente, circular y lateral, ubicado, adelante del m1 y en la mitad dorsal del estuche del incisivo. Un proceso entremediar está bien marcado en vista lateral a nivel de la sínfisis, por delante del foramen mentoniano (véase Steppan 1995:fig.11).

Las comparaciones entre las especies de *Honeymys* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.8 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

2.3.6 Género *Postcopemys*

Este género fue propuesto por Lindsay y Czaplewski (2011) incluyendo originalmente 4 especies. Dos de las cuales correspondían en su momento a nuevos taxones. La primera, *Postcopemys repenningi*, fue nombrada a partir de la especie *Copemys twenteri* de Czaplewski (1987c) ya que no había sido descripta formalmente. La otra es *P. maxumensis*, ambos taxones son testigos del inicio del Plioceno en Arizona. En este género se incluyen, además, las especies *Copemys valensis* y *Copemys vasquezi*. Finalmente, Rincón et al. (2016) describieron *Postcopemys chapalensis* a partir de restos del Plioceno del centro de México, pero dicha descripción tuvo por consecuencias una fuerte disparidad de las características morfológicas del género. Además también sugieren la posibilidad de que *Jacobsomys dailyi* deba incluirse en *Postcopemys*, pero sin proponer una reasignación formal.

Ambas especies se consideran en esta tesis como representantes de 2 géneros nuevos.

***Postcopemys* Lindsay y Czaplewski, 2011**

Peromyscus: Shotwell, 1963:9, no *Peromyscus* Gloger, 1841

?*Copemys*: Jacobs, 1977:52

Copemys: Baskin, 1985:703, no *Copemys* Wood, 1936

Peromyscus: Lindsay y Jacobs, 1985:19

Peromyscus: Shotwell, 1987:9

Copemys: Czaplewski, 1987c:86

?*Copemys*: Korth, 1994:233

Antecalomys: Lindsay, 2008:471, no *Antecalomys* Korth, 1998

Postcopemys: Lindsay y Czaplewski, 2011:4

Especie tipo: *Postcopemys repenningi* Lindsay y Czaplewski, 2011

Especies incluidas: Además de la típica, *Postcopemys valensis* (Shotwell, 1967); *Postcopemys vasquezi* (Jacobs, 1977); *Postcopemys maxumensis* Lindsay y Czaplewski, 2011.

Distribución: Mioceno Superior a Plioceno (Hh 3 a Bl temprano) de Arizona, California, Chihuahua (México), Nevada, y Oregon.

Diagnosis (Lindsay y Czaplewski 2011:4): "Small, brachydont cricetid rodents having protolophule II not aligned with the anterior arm of the hypocone in upper molars, but with the entolophulid aligned with the anterior arm of the protoconid in lower molars. Protolophule I is absent in M1, it is usually present but weakly developed in M2 and is strongly developed in M3. The hypocone of M3 is reduced. Upper cheek teeth have three prominent roots and lack accessory rootlets; lower cheek teeth have two prominent roots and lack accessory rootlets."

***Postcopemys repenningi* Lindsay y Czaplewski, 2011**

Figura 2.30

Copemys sp. Baskin, 1985:703.

Copemys twenteri Czaplewski, 1987c:86.

Holotipo: MNA V4996, M1 y M2 izquierdos.

Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Arizona (Formación Verde), Plioceno (Bl temprano) de California (fauna de Maxum, Formación Tassajera).

Diagnosis (Lindsay y Czaplewski 2011:6): "As in the generic diagnosis of *Postcopemys* above; also, *P. repenningi* differs from other species of *Postcopemys* in having smaller size than *P. maxumensis* and larger size than *P. valensis* and *P. vasquezi*. In addition, *P. repenningi* has a short- to medium-length mesoloph in M1 and M2; mesolophids are absent in m1 and m2."

Medidas: Véase Tabla 2.9.

Descripción:

m1: El m1 tiene cúspides alternas y un procíngulo uniconulado que ocupa una posición antero-central. El cíngulo anterolabial es pequeño y no influye en la forma del procíngulo. El metacónido está incluido en la conexión entre el conúlido lingual y el protocónido, lo mismo ocurre con la participación del entocónido en la unión protocónido-hipocónido. El complejo mesolófido está ausente u ocasionalmente presente pero representado por un proto-mesolofúlido. Un cíngulo posterior se presenta y conecta con el brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos en dientes sin desgaste se superponen.

m2: Las cúspides son alternas. El cíngulo anterolingual es pequeño y se une al metacónido merced al desgaste. El entocónido está incluido en la conexión entre el protocónido y el hipocónido. Los fléxidos no se superponen.

M1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo tiene 2 cónulos separados por el flexo antero-mediano cuando no hay desgaste y un parastilo. El protocono se une directamente con el cónulo lingual con su brazo anterior, en algunos casos también participa un pequeño proto-mesolófulo y constituye un complejo anterolofo. El paracono está incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono. Un complejo mesolofo, pequeño a moderado, se compone de un hipo-mesolófulo y de un mesostilo. El metacono se une a la conexión entre el brazo posterior del hipocono y el cíngulo posterior el cual es pequeño, no alcanza al borde labial del molar. Los flexos se superponen. Carece de raíces accesorias.

M2: Las cúspides son alternas. Hay un fuerte cíngulo en la parte anterior que se une al protocono. Una estructura, interpretada aquí como un proto-mesolófulo, tiende a cerrar el paraflexo ya que se conecta con el paracono en algunos especímenes. La relación y las estructuras presentes entre el protocono, paracono, hipocono y metacono son similares al M1. El complejo mesolofo es más largo y la unión entre el brazo posterior del hipocono y el cíngulo posterior es directa, porque el paracono se conecta más labial con el cíngulo. También carece de raíces accesorias y los flexos se superponen.

M3: El M3 es el diente más pequeño de la serie, tiene las cúspides opuestas, y el par metacono-hipocono está reducido. La conexión entre protocono e hipocono es directa, y el paracono se une tanto con el cíngulo anterior y el brazo anterior del hipocono a través del meta-anterolófulo y el meta-mesolófulo, respectivamente.

Comentarios: Cabe destacar que los especímenes de la localidad tipo (Czaplewski, 1987c; Formación Verde) y aquellos referidos por Lindsay y Czaplewski (2011) muestran un grado de variación morfológica (e. g. presencia/ausencia de complejo mesolófido, tamaño del complejo mesolofo) que sugiere diferencias que podrían ser de grado específico.

***Postcopemys valensis* (Shotwell, 1967)**

Figuras 2.31, 2.32

Peromyscus valensis Shotwell, 1987:9
Peromyscus near *C. valensis* Lindsay y Jacobs, 1985:19
?*Copemys* Korth, 1994:233
Antecalomys valensis (Shotwell, 1967): Lindsay, 2008:471
Postcopemys valensis (Shotwell, 1967): Lindsay y Czaplewski, 2011:4

Holotipo: UO 26920, fragmento de hemimandíbula izquierda con incisivo, m1 y m2.
Distribución: Mioceno Superior (Hh 3) de Oregon (fauna de McKay Reservoir, Shutler Formación; Formación Chalk Buttes), Plioceno (Bl temprano) de Nevada (Formación White Narrows), Plioceno Inferior (Hh 4) de Chihuahua, México (faunas de Yepómera y Rincón).

Diagnosis (Shotwell 1967:19): "A small *Peromyscus*, the size of *P. dentalis*. Mandible lighter than *P. dentalis* but heavier than living species. Third molars relatively smaller than those of *P. dentalis*, similar to living species. Occurrence of accessory lophs and cusps much less frequent than in *P. dentalis*."
Medidas: Véase Tabla 2.9.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene un único conúlido que ocupa una posición central y tiene forma acuminada, con un desarrollo mayor del cíngulo anterolabial que lingual. Se une con el protocónido a través de metacónido que tiene una leve rotación hacia la parte distal del molar. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, con la participación del entocónido en el medio. El brazo posterior del hipocónido se conecta a un cíngulo posterior bien individualizado pero corto. Los fléxidos se superponen hasta en individuos que presentan mucho desgaste (hipofléxido y posterofléxido). El diente carece de raíces accesorias.

m2: Las cúspides son alternas, un cíngulo anterolabial está bien desarrollado y delimita un profundo protofléxido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta. El cíngulo posterior está bien individualizado. Los fléxidos no se superponen.

M1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene un único cónulo con lófulos muy desarrollados, el mesolófulo se une con el brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta con participación completa del paracono. En algunos especímenes hay un fino complejo mesolofo debido a la asociación entre un hipo-mesolófulo y un mesostilo. El metacono se une directamente en la parte posterior del hipocono pero esa cúspide se conecta directamente con un conspicuo cíngulo posterior, generando un muy pequeño complejo posterolofo que desaparece con desgaste. Los flexos se superponen.

M2: Las cúspides muestran una menor alternancia que en el M1. El complejo anterolofo está bien desarrollado. La conexión entre el protocono y el hipocono puede ser directa o indirecta. Cuando es directa el paracono se une en el brazo posterior del protocono y no hay desarrollo de complejo mesolofo. Cuando es indirecta (i. e.

participación del paracono en la conexión) hay un desarrollo de un complejo mesolofo compuesto por un pequeño hipo-mesolófulo. El metacono se une en el medio del hipocono, lo cual se conecta con un pequeño cíngulo posterior. No se superponen los flexos.

Mandíbula: En vista lateral, la mandíbula es relativamente grácil con un estuche del incisivo no tan voluminoso como en otros muroideos estudiados. El foramen mentoniano se ubica bien adelante del m1, es redondo y muestra una pequeña dorsalización a pesar de estar bien presente en la parte lateral del hueso. La cresta masetérica está bien marcada y se termina a la altura del foramen mental, debajo del hipocónido/hipofléxido del m1. La rama ascendente es bastante vertical, dejando visible solamente al protocónido del m3. El coronoides es corto y ancho y muestra una recurvatura hacia atrás ("gancho") así como un aplanamiento en su parte dorsal. En vista dorsal, se observa una región retromolar grande, sin excavación. La proyección capsular, que en vista lateral se ubica a la altura del plano molar, es fuerte ya que sobresale de la rama ascendente.

Comentarios: Tanto las conexiones entre cúspides como la presencia o ausencia de complejos anterolofo y mesolofo-ido difiere entre el material descrito originalmente por Shotwell (1977) y el material referido a la especie por Lindsay y Czaplewski (2011). Un estudio más profundo podría relevar si esta variación se puede referir como intraespecífica o si en la muestra están representados varios taxones. Al menos algunos especímenes de la Formación Dove Spring (LACM) presentan un grado de hipsodoncia elevado que indica su pertenencia a otro taxón.

***Postcopemys vasquezi* (Jacobs, 1977)**

Figura 2.33A-D

?*Copemys vasquezi* Jacobs, 1977:52

?*Copemys* Korth, 1994:233

Antecalomys valensis (Jacobs, 1977): Lindsay, 2008:471

Postcopemys vasquezi (Jacobs, 1977): Lindsay y Czaplewski, 2011:4

Holotipo: UALP 5921, m1 derecho.

Distribución: Mioceno Superior (Hh 3 y 4) de Arizona (San Pedro Valley, Formación Quibiris).

Diagnosis (Jacobs 1977:512): "Small brachydont cricetines with protolophule II-anterior arm of the hypocone and entolophulid-posterior arm of protoconid in slight nonalignment; M_1 with very narrow symmetrical anteroconid and very weak metalophulid and entolophulid."

Medidas: Véase Tabla 2.9.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene un único conúlido bien central que se une con el metacónido, el cual se conecta al protocónido. La conexión entre el hipocónido y el protocónido es indirecta. No hay complejo mesolófido/ectolófido. El complejo posterolófido se encuentra individualizado dada la presencia de un cíngulo posterior. Los fléxidos se superponen.

m2: Las cúspides son alternas, no se superponen los fléxidos.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo muestra 2 cónulos de tamaño diferente, el labial más grande que el lingual, y un cíngulo labial bien desarrollado. Se conecta con el brazo anterior del protocono, el cual no desarrolla complejo anterolofo. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta, el paracono está totalmente involucrado. Hay un pequeño complejo mesolofo constituido únicamente por un hipo-mesolófulo. El metacono se conecta con el cíngulo posterior, acortando el posteroflexo e implicando una conexión directa entre el cíngulo posterior y el brazo posterior del hipocono. Los flexos no se superponen.

M2: El M2 tiene las mismas características que las observadas en las cúspides principales del M1. El complejo mesolofo es más pequeño y el metacono se une directamente con el hipocono, lo que se implica un posteroflexo más grande.

Postcopemys maxumensis **Lindsay y Czaplewski, 2011**

Figura 2.33E-O

Holotipo: UCMP 87890, m1 izquierdo.

Distribución: Plioceno (Bl temprano) de California (fauna de Maxum, Formación Tassajera).

Diagnosis (Lindsay y Czaplewski 2011:9): "Larger size than *P. repenningi* and with a smaller bilobed anterocone on M1. Similar to *P. repenningi* in that the upper molars lack alignment of protolophule II with the anterior arm of the hypocone, and the lower molars have the entolophulid aligned (or nearly aligned when unworn) with the posterior arm of the protoconid; also similar to *P. repenningi* in having a short- to medium-length mesoloph and a minute mesolophid. Anterocone of M1 bilobed with lingual cusp slightly smaller than labial cusp. Anteroconid of m1 single-cusped and slightly asymmetrical."

Medidas: Véase Tabla 2.9.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo, anteriormente acuminado, está integrado por un único conúlido y un cíngulo labial bien desarrollado. Tanto el metacónido como el entocónido están incluidos en las conexiones entre conúlido lingual y protocónido y entre protocónido e hipocónido, respectivamente. Hay un complejo mesolófido probablemente formado por un pequeño proto-mesolofúlido. Un complejo posterolófido está presente en continuidad con el hipocónido. Los fléxidos se superponen ligeramente.

m2: Las características del m2 son similares a las del m1, incluso el grado de desarrollo del cíngulo anterolabial. Sin embargo, el complejo posterolófido está en discontinuidad con el brazo posterior del hipocónido y los fléxidos no se superponen.

m3: El tercer molar está simplificado comparado al m2.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo presenta a 2 cónulos aunque también podría tratarse de un procíngulo uniconulado con desarrollo de sus lófulos y un cíngulo lingual desarrollado. Se une al protocono y no hay complejo anterolofo. El paracono está incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono. Hay un pequeño hipo-mesolófulo que constituye al complejo mesolofo. El metacono se une al complejo mesolofo, el cual termina labialmente con un conspicuo cíngulo posterior, a veces conectado con el brazo posterior del metacono, lo que cierra al posteroflexo. Los flexos no se superponen.

M2: Las cúspides aparecen como más opuestas que el M1. El protocono se une en continuidad con el cíngulo anterolabial. El hipocono y el protocono están conectados a través del paracono. Un pequeño complejo mesolofo está presente de por la presencia de un corto hipo-mesolófulo. El metacono se une anteriormente al complejo mesolofo y posteriormente al complejo posterolofo. Los flexos no se superponen.

Comparaciones: *Postcopemys maxumensis* difiere de las demás especies del género *Postcopemys* por la combinación de los siguientes caracteres: un complejo mesolofo en el M1 pequeño, un complejo mesolófido en el m1 de desarrollo mediano, unos cónulos en el procíngulo del M1 menos divididos y un conúlido en el procíngulo del m1 de forma redonda.

Las comparaciones entre las especies de *Postcopemys* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.10 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

Comentarios: Aunque Lindsay y Czaplewski (2011) describieron *Postcopemys* como presentando un procíngulo del M1 bilobulado, es incierto si consideraron que se trataba de una estructura con 2 cónulos o del desarrollo de los lófulos del cónulo labial.

2.3.7 Género *Prosigmodon*

Este emblemático género fue acuñado por Jacobs y Lindsay (1981) a partir de restos del Blanquense (Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano) de México, con *P. oroscoi* como especie tipo, considerada como parte de un linaje que con origen en *Bensonomys* habría derivado en *Sigmodon* (lógicamente de ahí, su etimología). A los pocos años, los mismos autores describieron a *P. chihuahuensis* para el Norte de México (Lindsay y Jacobs 1985). Czaplewski (1987a) expandió el alcance, tanto morfológico como geográfico de *Prosigmodon*, al incluir por primera vez material de la Formación Verde (Arizona) representando la especie *P. holocuspis*. Finalmente, Carranza-Castañeda y Walton (1992) y Pacheco-Castro et al. (2019) agregaron respectivamente a *P. ferrusquiai* y *P. tecolotum* para las localidades mexicanas de Rancho el Ocote y Jatelco 86.

Desde su definición por Jacobs y Lindsay (1981), *Prosigmodon* ha sido indiscutiblemente y acríticamente incluido en la historia evolutiva de *Sigmodon*. De hecho, Peláez-Campomanes y Martin (2005) consideraron ambos géneros como sinónimos. Más aun, aquí no solo se tratan como entidades diferentes sino que además las especies *P. holocuspis* y *P. tecolotum* se excluyen para conformar el gen. nov. 6.

***Prosigmodon* Jacobs y Lindsay, 1981**

Sigmodon: Peláez-Campomanes y Martin, 2005:479, no Sigmodon Say y Ord, 1825

Especie tipo: *Prosigmodon oroscoi* Jacobs y Lindsay, 1981.

Especies incluidas: Además de la típica, *Prosigmodon chihuahuensis* Lindsay y Jacobs, 1985; *Prosigmodon ferrusquiai* Carranza-Castañeda y Walton, 1992.

Distribución: Mioceno tardío (Hh 4) a Plioceno (Bl temprano) del centro y Norte de México hasta el Sur de Estados Unidos.

Diagnosis emendada: Un roedor Cricetidae reconocible gracias a la asociación de los siguientes caracteres: molares simples con corona levemente alta y con procíngulo del M1 y m1 biconulados; M1 con cónulos del procíngulo opuestos, conexión directa entre cónulo lingual y protocono, conexión indirecta entre el protocónido y el hipocono; complejo anterolofo largo y robusto en M2; cíngulo posterior fusionado con el metacono en M1 y M2; m1 con procíngulo de forma "redonda", conexión indirecta entre el protocónido y el conúlido labial a través del metacónido, conexión entre metacónido y conúlido lingual; cíngulo posterior muy individualizado posteriormente en el m1 y m2; flexos y fléxidos superpuestos según el eje medio; mandíbula delgada con foramen mentoniano dorsalizado y redondo, cresta masetérica alcanzando el nivel de la diastema y del procíngulo del m1.

***Prosigmodon oroscoi* Jacobs y Lindsay, 1981**

Figura 2.34

Sigmodon oroscoi: Peláez-Campomanes y Martin, 2005:479.

Holotipo: IGM 5708, M1 izquierdo.

Distribución: Plioceno (Hh 4) de Guanajuato, México (Rancho el Ocote), Plioceno (Hh 4 y Bl temprano) de Chihuahua, México (faunas de Yepómera, Concha y Rincón).

Diagnosis (Jacobs y Lindsay 1981:427): "Genus of cricetid rodent with rooted, moderately high-crowned and moderately robust cheek teeth with accessory roots often developed, especially on M1. The anterocone of M^1 is wide, weakly bilobed when unworn, and expanded anterolingually at the base. The anteroconid of M_1 is wide and strongly bilobed. The M^3 has a narrow anterior cingulum, and a metacone that is indistinct or absent; the median valley is deep, but the anterior and posterior valleys are shallow. The M^3 is not lophate. The dentary is moderately deep with a prominent lower masseteric crest; the mental foramen is dorsally placed on the diastema, anterior to but lower than the M_1."
Medidas: Véase Tabla 2.11.

Descripción: Solo se conocen molares, las cuales son moderadamente braquiodontes. Las cúspides en molares superiores son opuestas, mientras que los inferiores muestran una mayor alternancia.

m1: Las cúspides son ligeramente alternas. El procíngulo tiene 2 conúlidos bien individualizados separados por un fléxido anteromediano que desaparece con desgaste y adquiere una expresión redondeada. Las proyecciones de ambos conúlidos encierran a una fosétida antero-interna. Un pequeño cíngulo labial se conecta con el conúlido labial, el cual se conecta con el metacónido a través del meta-mesolofúlido. El metacónido se conecta con un conspicuo brazo superior del protocónido. Esa cúspide proyecta a un largo brazo posterior que se conecta con el ento-mesolofúlido. El ento-posterolofúlido se conecta con un pequeño brazo posterior en el hipocónido. Esta última se une posteriormente con un cíngulo posterior bien desarrollado e individualizado. Los fléxidos se superponen hasta un nivel avanzado de desgaste. Carece de raíz accesoria.

m2: Las cúspides son alternas. Existe 2 conspicuos cíngulos anterolabial y lingual, ambos conectados con el metacono, que se fusionan con el desgaste. Como en el m1 el protocónido se conecta con el metacónido a través de su brazo posterior y con el ento-mesolofúlido a través de su larga brazo posterior. El hipocónido se une con el ento-posterolofúlido a través de su pequeño brazo anterior, y con un cíngulo posterior (más pequeño que en el m1) a través de su brazo posterior. Los fléxidos se superponen. No tiene raíces accesorias.

M1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene 2 cónulos subiguales pero más pequeños que las cúspides principales. Con desgaste los cónulos se unen en un único campo de esmalte, donde desaparece un pequeño flexo anteromediano. La conexión entre el cónulo labial y el brazo anterior del protocono se hace mediante el cónulo lingual. El paracono está incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono, y en algunos especímenes (en 4 de 6, incluyendo al holotipo) el brazo posterior del paracono está ligeramente desarrollado en el mesoflexo (=paralófulo sensu Reig 1977). Carece tanto de complejo anterolofo como mesolofo. El complejo posterolofo es casi inexistente, se puede observar una estructura en la parte posterior del metacono, siendo un pequeño brazo posterior al considerar la presencia del mismo en el paracono y un cíngulo posterior muy reducido fusionado en el complejo mismo. El hipoflexo se cruza con el paraflexo. Un posteroflexo conspicuo es visible en los individuos más juveniles. Una raíz accesoria es visible debajo del paracono, además de las 3 raíces características.

M2: Las cúspides son menos alternas que en el M1. El cíngulo anterior está muy desarrollado. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta. El brazo anterior del hipocono está bien marcado en su extremidad labial. Tanto el paracono como el metacono muestran un pequeño brazo posterior desarrollado. Un pequeño cíngulo posterior está presente entre el brazo posterior y anterior del metacono. Con desgaste aquellas 4 estructuras, más conspicuas, desaparecen. Los flexos no se superponen.

M3: Las cúspides son alternas y reducidas comparado a los otros molares superiores, y el par posterior es más pequeño aún. El cíngulo antero-labial está muy desarrollado, se conecta con el paracono en el margen labial lo cual encierra a un paraflexo redondeado. El protocono y el hipocono están en contacto directo ya que el paracono muestra una rotación hacia adelante y se une tanto con el cíngulo anterolabial (a través del para-anterolófulo) y el hipo-anterolófulo (con el para-mesolófulo). El para-mesolófulo se une con el metacono, el cual, mediante una conexión con el cíngulo posterior, aísla al posteroflexo.

***Prosigmodon chihuahuensis* Lindsay y Jacobs, 1985**

Figura 2.35

Sigmodon chihuahuensis: Peláez-Campomanes y Martin, 2005:479.

Holotipo: IGM 5808, fragmento de hemimandíbula izquierda con incisivo, m1 y m2.
Distribución: Plioceno (Hh 4) de Guanajuato, México (Rancho el Ocote), Plioceno (Hh 4 y Bl temprano) de Chihuahua, México (faunas de Yepómera, Concha y Rincón), Plioceno (Bl temprano) de Michoacán, México (La Goleta).
Diagnosis (Lindsay y Jacobs 1985:31): "Characters of the genus and large size. In addition to size, P*. chihuahuensis* differs from *P. oroscoi* in being more robust, higher crowned, the anterocone and anteroconid are more strongly bilobed, and an accessory rootlet is present on M^2."
Medidas: Véase Tabla 2.11.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene 2 conúlidos separados por un conspicuo fléxido anteromediano y un cíngulo labial largo que encierra al protofléxido. Con desgaste la forma general del procíngulo se vuelve redonda, y el protofléxido se reduce a una expresión redondeada. El metacónido se une con ambos conúlidos a través del meta-mesolofúlido, en su extremidad con el conúlido labial y en el medio con el conúlido lingual. El meta-posterolofúlido se conecta con el pequeño brazo anterior del protocónido. El entocónido está incluido en la conexión entre protocónido e hipocónido. El brazo posterior del hipocónido se une a un cíngulo posterior bien individualizado que se fusiona en una sola expresión con desgaste. Los fléxidos se superponen.

m2: El m2 tiene cíngulos anterolabial y anterolingual desarrollados, pero solo persiste el anterolabial con desgaste. Las otras características son similares al m1, a pesar ser un molar más ancho.

m3: El m3 muestra solamente al par hipocónido-entocónido reducido en tamaño. La conexión protocónido-hipocónido es indirecta.

M1: Las cúspides son alternas. El procíngulo tiene 2 cónulos poco separados y ocupa un espacio netamente labial. El cónulo lingual se conecta con el brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocónido es indirecta, ya que involucra al paracono (se une con el protocono en su parte anterior). El hipocono se

une con un cíngulo posterior en su parte posterior. Dicho cíngulo se conecta también con el metacono, por lo cual se puede observar un posteroflexo pequeño y redondo. Por la penetración del hipoflexo, los flexos se superponen parcialmente pero ese estado cambia con desgaste.

M2: Las cúspides muestran una mayor oposición que en el M1. Hay un cíngulo antero-labial bien individualizado pero se fusiona con el brazo anterior del protocono con desgaste. El protocono se conecta con el para-anterolófulo directamente a la base de su brazo anterior, pero no con el hipocono. Esta cúspide se conecta con el paracono y con un cíngulo posterior (a lo cual también se le une el metacono). Hay un pequeño posteroflexo que desaparece con desgaste. Los flexos no se superponen.

Mandíbula (Figura 2.35E, L, M): Es bastante robusta, con un incisivo y su estuche proyectado hacia adelante. La cresta masetérica tiene una rama inferior filosa que se proyecta anteriormente y alcanza el procíngulo del m1. La rama superior es poco conspicua y asciende desde el protocónido del m2. La rama ascendente deja visible al protocónido del m3. El foramen mentoniano es completamente dorsal.

***Prosigmodon ferrusquiai* Carranza-Castañeda y Walton, 1992**

Figura 2.36

Sigmodon ferrusquiai: Peláez-Campomanes y Martin, 2005:479.

Holotipo: IGCU 7254, M1 derecho.
Distribución: Plioceno (Hh 4) de Guanajuato, México (Rancho el Ocote).
Diagnosis (Carranza-Castañeda y Walton 1992:31): "Anteroconid on M1 weakly bilobed when unworn. Little development of posterior lophules. Accesory rootlet rare. Size intermediate between that of *Prosigmodon oroscoi* and *Prosigmodon chihuahuensis*."
Medidas: Véase Tabla 2.11.

Descripción:

m1: El diente se hace más ancho hacia atrás. Tiene cúspides opuestas y un procíngulo integrado por 2 conúlidos separados por un leve fléxido anteromediano. El metacónido está incluido en la conexión entre el conúlido labial y el protocónido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta ya que el entocónido está involucrado por completo. El brazo posterior del hipocónido es largo y se conecta a

un cíngulo posterior bien individualizado con poco desgaste pero que se fusiona con desgaste. Hay un leve entrecruce de fléxidos, los cuales son anchos, pero se nota solamente en dientes con poco desgaste.

m2: El m2 es ligeramente más largo que ancho y tiene cúspides alternas. En dientes con escaso desgaste se observa un cíngulo anterolingual, que desaparece con desgaste al contrario del cíngulo anterolabial que persiste. Este último se une con el brazo posterior del metacónido y el brazo anterior del protocónido. El entocónido se incluye en la conexión entre protocónido e hipocónido. Como en el m1, el brazo posterior del hipocónido se une a un cíngulo posterior y ambos se fusionan con degaste. El hipofléxido y el entofléxido se superponen.

m3: Similar al m2, con una reducción de la proporción de las cúspides más posteriores y un pequeño brazo anterior desarrollado en el entocónido.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo está bien dividido en 2 cónulos por un flexo anteromediano marcado que persiste incluso con desgate. El cónulo lingual está incluido en la conexión entre el cónulo labial y el brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta, con participación de los lófulos del paracono en la parte mediana del protocono (para-anterolófulo) y la extremidad del brazo anterior del hipocono (para-mesolófulo). El brazo posterior del hipocono se une con el brazo anterior del metacono, que se une a su vez con un conspicuo cíngulo posterior que desaparece rápidamente con el desgaste. La penetración del hipoflexo está asociada a una leve superposición con los flexos labiales.

M2: El diente tiene forma cuadrangular y cúspides opuestas. Un importante cíngulo anterolabial se conecta con un pequeño brazo anterior del protocono. Este cíngulo se curva hacia la parte posterior y puede llegar a cerrar el paraflexo. El paracono está involucrado en la conexión entre el protocono y el hipocono, la cual tiene la misma configuración que el M1. En algunos ejemplares (3 de 12) se observa la presencia de hipo-anterolófulo (en la conexión entre paracono e hipocono) y de un hipo-mesolófulo muy pequeño (=complejo mesolofo). La parte posterior también presenta la misma configuración que en el M1, pero con un cíngulo posterior casi inexistente y

desapareciendo en etapas tempranas de desgaste. Los flexos no se superponen en general.

M3: Su perímetro es redondeado con cúspides opuestas. El par protocono-paracono es pequeño comparado con los demás molares, y el par hipocono-metacono lo es aún más. El protocono y el hipocono se conectan directamente pero solamente con mucho desgaste, ya que el paracono se une con el protocono con el para-anterolófulo a nivel de la conexión cíngulo anterior-brazo anterior del protocono y con el brazo anterior del hipocono a través del para-mesolófulo.

Comentarios: Esta revisión sugiere que 2 morfotipos están presentes en la muestra estudiada de *P. ferrusquiai*. El primero es el descripto aquí y considerado como representativo de la especie. El otro se presenta en el Apéndice 6, donde se resaltan diferencias notables como una rotación hacia adelante del paracono en el M1 y M2 (implicando una conexión directa entre protocono e hipocono en el M2), M3 y m3 más grandes, una conexión directa entre el protocónido y el procíngulo del m1 por la rotación hasta atrás del metacónido (en un caso se puede identificar un múrido anterior), y una conexión directa entre el protocónido y el hipocónido en el m2. Estas diferencias podrían estar indicando, quizás, grado genérico. También podría interpretarse que este segundo morfotipo represente a una especie nueva del Gen. nov. 6.

Las comparaciones entre las especies de *Prosigmodon* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.12 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

2.3.8 Género *Sigmodon*

Sigmodon es un género representado en la actualidad y tiene como especie tipo a *Sigmodon hispidus* (Say y Ord, 1825). De las 19 especies que se consideran válidas, 14 son contemporáneas en la actualidad (Pardiñas et al. 2017a). A partir del registro fósil, las primeras especies en ser reconocidas fueron *S. curtisi*, *S.medius* y *S. minor* por Gidley (1922) en el Valle de San Pedro en Arizona (EE. UU.). *S. intermedius* fue descrpito por Hibbard (1937) sobre la base de restos del Plioceno Superior de Kansas, y *S. hilli* para niveles del Pleistoceno de la fauna de Borchers (Kansas) por

Hibbard (1941c). Strain (1966) nominó a *S. hudspethensis* en el Pleistoceno Inferior de Texas, cuyo holotipo esta perdido, aunque existe otro material asignado a ese taxón (Martin 1979). *S. bakeri* fue descrito para Florida por Martin (1974). Robert A. Martin es, sin duda, quien ha dedicado mayor esfuerzo en el análisis del género, con un extenso estudio de su evolución (Martin 1979). En dicho trabajo se describió *S. libitinus* para los niveles pleistocenos (Irvingtonianiense) de Florida. Martin y Prince (1989) describieron la última especie a ese conjunto, *S.lindsayi*. Finalmente, Peláez-Campomanes y Martin (2005) sinonimizaron *S. minor* y *S. medius*, introduciendo a las sub-especies *S. m. minor* y *S. m.medius*. *S. m. minor* y *S. m. medius* son taxones en base a los cuales fueron propuestos muchos estudios. Martin (1970) explicó las relaciones entre estas especies y sinonimizó a las formas descriptas por Hibbard (1937, 1941c), *S. intermedius* y *S. hilli*, con *S. minor* (véase también Hibbard 1943, Cantwell 1969). Murray (2008) sugirió una sinonimia entre *S. lindsayi* y *S. curtisi* en los sitios del Parque Nacional de Anza Borrego (Nevada, EEUU). Lindsay (2008) subrayó la debilidad de la relación entre *S. curtisi* y *S. m. minor*, ya que la única manera de reconocer al primero era la presencia del otro.

En esta revisión se realizó una descripción general de *Sigmodon*, enfocada en aquellas porciones anatómicas representadas en el registro fósil. El interés se circunscribe en *S. bakeri S. curtisi*, *S. libitinus* y *S. minor* por el acceso al material.

Sigmodon Say y Ord, 1825

Figuras 2.37, 2.38

Lasiomys: Burmeister, 1854:16
Hesperomys: Saussure, 1860:97, no *Hesperomys* Waterhouse, 1839
Deilemys: Saussure, 1860:98
Reithrodon: Thomas, 1881:691 no *Reithrodon* Waterhouse, 1837
Sigmomys: Thomas, 1901:254

Especie tipo: *Sigmodon hispidus* Say y Ord, 1825
Especies incluidas: además de la típica, en orden cronológico de nominación; *Sigmodon hirsutus* (Burmeister, 1855); *Sigmodon toltecus* (Saussure, 1860); *Sigmodon alstoni* (Thomas, 1881); *Sigmodon fulviventer* J. A. Allen, 1889; *Sigmodon arizonae* Mearns, 1890; *Sigmodon mascotensis* J. A. Allen, 1897; *Sigmodon peruanus*

J. A. Allen, 1897; *Sigmodon alleni* Bailey, 1902; *Sigmodon leucotis* Bailey, 1902; *Sigmodon ochrognathus* Bailey, 1902; †*Sigmodon curtisi* Gidley, 1922; "†*Sigmodon*" *minor* Gazin, 1942; *Sigmodon inopinatus* Anthony, 1924; *Sigmodon zanjonensis* Goodwin, 1932; *Sigmodon planifrons* Nelson y Goldman, 1933; †*Sigmodon hudspethensis* Strain, 1966; †*Sigmodon bakeri* Martin, 1974; †*Sigmodon libitinus* Martin, 1979; †*Sigmodon lindsayi* Martin y Prince, 1989.

Distribución: En la actualidad desde la línea del Ecuador en América del Sur hasta Arizona, Nebraska y Pensilvania en América del Norte; a nivel fósil en América del Norte desde el Plioceno (Bl temprano) hasta el Pleistoceno (Irvingtonianiense) de Estados Unidos (Arizona, California, Colorado, Florida, Kansas, Nebraska, New Mexico, Texas).

Medidas: Véase Tabla 2.13.

Descripción genérica:

Cráneo (Voss 1992:13): "Skull distinctive in dorsal view, with stout rostrum flanked by deeply excavated zygomatic notches [...]. Incisive foramina long (extending posteriorly to or between the molar alveoli) or short (not so extending). Morphology of palatal bridge highly variable among species; long or short, broad or narrow".

Mandíbula (Voss 1992:140): "Mandible deep (from coronoid process to angle) in proportion to its length; coronoid process strong and falciform; angular process extends posteriorly beyond condyle; lower incisor root contained in prominent capsular process posteroventral to base of coronoid."

Molares: Se caracterizan por ser hipsodontes y conspicuamente lofodontes, con las principales cúspides y crestas organizadas de manera sigmoidea, con el procíngulo del M1 y m1 no dividido y sin mesolofo o mesolófido (Voss 1992:12). La observación de material tanto actual como fósil permite presentar la siguiente lista de caracteres: las cúspides principales son opuestas (excepto en *S. peruanus*); los molares superiores e inferiores no muestran desarrollo de cíngulos individualizados; hay una superposición de los flexos labiales y linguales en M1/m1 y M2/m2; hay 2 raíces accesorias en M1 y m1 (1 en *S. leucotis*); los M3/m3 son grandes, casi alcanzando el largo de los M2/m2 (Ronez et al. 2020b); el procíngulo del M1 es laminado y alargado, alcanzando el tamaño del brazo anterior del metacono, y tiene 2 cónulos comprimidos

(Figura 2.37); la conexión entre el protocono y el procíngulo del M1 se hace en posición labial; el hipoflexo y el paraflexo están unidos en el M3 hasta en estado adulto o con más desgaste; el procíngulo del m1 se une directamente con el metacónido en estado juvenil sin desgaste, tiene una forma semicircular por la asociación de las 4 estructuras siguientes, conúlido lingual redondo, conúlido labial alargado, pequeño cíngulo y un múrido anterior transverso (Figura 2.37); el metacónido no participa en la conexión entre el protocónido y el procíngulo (con desgaste se produce la conexión con el metacónido); está presente un pequeño anterolófido en m2.

Incisivos: No hay particularidades específicas acerca de los incisivos de *Sigmodon* aparte de la presencia de un surco en el incisivo superior de *S. alstoni*.

Comentarios: *Sigmodon*, entre las especies actuales y fósiles, se diferencia de los demás cricétidos del Mioceno y Plioceno de América del Norte por tener una hipsodoncia marcada con la presencia de raíces accesorias en el m1, la presencia de un múrido anterior en el procíngulo del m1 y los M3/m3 grandes.

"*Sigmodon*" *minor* Gazin, 1942

Figura 2.39

Sigmodon medius (Gazin, 1942): Peláez-Campomanes y Martin, 2005:480
Sigmodon intermedius (Hibbard, 1937): Martin, 1979:18
Sigmodon hilli (Hibbard, 1941c): Martin, 1979:21

Holotipo: USNM 10512, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1m3.
Distribución: Fauna local de Verde (Verde Fm, Arizona); California Wash and Johnson Pocket, Curtis Ranch, localidades de Gidley, Fauna local de Mendeville Ranch, Noye's Bonanza, Wolf Ranch, Cal Tech (St. David Fm, Arizona); Duncan Country Club (Gila Conglomerate, Arizona); Faunas locales de Layer Cake y Arroyo Seco (Palm Springs Fm, California); Sitios 176B, 177, 181A, 182, 187, 195, 202A y 304 (San Timoteo Fm, California); Donnelly Ranch (Unnamed Fm, Colorado); De Soto, Forsberg, DM, Pelican Road, Davis, Arcadia, Charlotte County Shell Pits y CoCo Plum waterway (Caloosahatchee Fm, Florida); Fauna local de Macasphalt Shell Pit y Richardson Road Shell Pit (Tamiami Fm, Florida); Fauna local de Palmetto (Upper Bone Valley Fm, Florida); Haile 15A (Florida); San Miguel de Allende (Guanajuato, México); Fauna local

de Sanders (Ballard Fm, Nebraska); Fauna local de White Rock (Belleville Fm, Nebraska); Fauna local de Borchers (Crooked Creek Fm, Nebraska); Fauna local de Sand Draw (Kiem Fm, Nebraska); Faunas locales de Paloma, Saw Rock Canyon, Argonaut, Fallen Angel y Rexroad (Rexroad, Nebraska); Fauna local de Truth or consequences, Las Palomas Creek sites (Palomas Fm, New Mexico); Fauna local de Blanco (Blanco Fm, Texas); Faunas locales de Cita Canyon y Beck Ranch (Ogallala Fm, Texas/Oklahoma).

Medidas: Véase Tabla 2.13.

Descripción: Los molares son hipsodontes con una superficie oclusal simpificada, laminada y plana. La conexión entre el protocono y el procíngulo es bien central en el M1. El M2 puede tener una pequeña estructura en la cara posterior del brazo anterior del paracono ("paralófulo" según Czaplewski 1987a). El M3 es más largo que el M2. El procíngulo del m1 es de perímetro circular y está formado por el conúlido labial, el conúlido lingual y un pequeño cíngulo. Se une con el protocónido de forma indirecta, a través del metacónido. Los fléxidos de los molares inferiores tienen un tamaño similar entre sí. El M1 tiene 4 raíces y el m1 carece de raíces accesorias.

Comentarios: "*Sigmodon*" *minor* difiere de las demás especies de *Sigmodon* por la combinación de los siguientes caracteres: La altura de corona es menor (i. e. menos hipsodonte), la conexión entre el protocono y el procíngulo del M1 es más central, la conexión entre el protocónido y el procíngulo del m1 es indirecta e involucra al metacónido, no posee raíz accesoria en el m1 y el procíngulo del m1 es de perímetro circular. Sin embargo, comparte el tener M3 y m3 grandes en ambas subespecies. Difiere de los otros muroideos fósiles del Mioceno y Plioceno de América del Norte por su hipsodoncia diferencial asociada a un M3 grande. La complejidad que involucra una revisión de *Sigmodon*, considerando tanto formas actuales como fósiles, supera los alcances de esta tesis doctoral. Prima facie –y ese es el motivo de usar la denominación genérica entre comillas- "*Sigmodon*" *minor* resulta divergente con respecto al universo morfológico relativamente homogéneo, en particular a nivel de molares, que plantean las especies post-Pliocenas asignadas a *Sigmodon*.

2.3.9 Género *Symmetrodontomys*

El género *Symmetrodontomys* fue propuesto por Hibbard (1941a) en sus estudios de material proveniente del condado de Meade (Kansas, EE. UU.). La especie tipo es *Symmetrodontomys simplicidens* y fue reconocida, posteriormente, en otros yacimientos (Hibbard 1941b, Dalquest 1978, Martin et al. 2002). Además, fueron descriptas otras 2 especies: *S. beckensis* (Dalquest 1978, 1980) y *S. daamsi* (Martin et al. 2002). Martin (2000) consideró a *Peromyscus sawrockensis* como sinónimo junior de *Symmetrodontomys simplicidens*.

Symmetrodontomys Hibbard, 1941

Peromyscus: Dalquest, 1978:280, no Peromyscus Gloger, 1841
Jacobsomys: Czaplewski, 1987a:191, partim

Especie tipo: *Symmetrodontomys simplicidens* Hibbard, 1941.
Especies incluidas: Además de la típica, *Symmetrodontomys beckensis* (Dalquest, 1978); *Symmetrodontomys verdensis* (Czaplewski, 1987) nov. comb.; *Symmetrodontomys daamsi* Martin, Goodwin, y Farlow, 2002.
Distribución: Plioceno (Hh 4 a Bl temprano) de Arizona, Kansas, Tenesse y Texas.
Diagnosis emendada: Un roedor Cricetidae definido gracias a la combinación de los siguientes caracteres: molares con cúspides principales altas, opuestas en los superiores y más alternas en inferiores; procíngulo del M1 y m1 anchos y biconulados; M1 con procíngulo divido por un ancho flexo anteromediano, conexión directa entre protocono y cónulo lingual, conexión directa entre protocono e hipocono con rotación anterior del paracono, complejo anterolofo corto integrado por el proto-mesolófulo y conectado con el cónulo labial, complejo mesolofo largo formado por el hipo-mesolófulo y el brazo posterior del paracono, cíngulo posterior encerrando el posteroflexo; M2 con cíngulo anterior bien individualizado y conexión directa entre protocono e hipocono con rotación anterior del paracono; m1 con procíngulo divido por un ancho fléxido anteromediano, conexión directa entre protocónido y conúlido labial, conexión entre metacónido y conúlido lingual, conexión directa entre protocónido e hipocónido con rotación, complejo mesolófido largo integrado por el proto-mesolofúlido y el ento-mesolofúlido, complejo ectolófido corto integrado por el proto-posterolofúlido, cíngulo posterior largo y muy individualizado; m2 con

cíngulo posterior muy individualizado; mandíbula con estuche del incisivo profundo, foramen mentoniano dorsalizado, cresta masetérica alcanzando el nivel del foramen mentoniano y la altura del procíngulo del m1, proceso coronoides largo, ancho dirigido hacia la parte posterior; maxilar con tubérculo masetérico pronunciado anteriormente al M1.

***Symmetrodontomys simplicidens* Hibbard, 1941**

Figuras 2.40, 2.41

Holotipo: KUMVP 4601, hemimandíbula izquierda con incisivo y m1-m3.

Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Texas (Fauna Beck Ranch, Formación Ogallala), Plioceno (Bl temprano) de Kansas (Fauna de Saw Rock Canyon y Fox Canyon, Formación Rexroad).

Diagnosis (Hibbard 1941a:345): "A mouse with simple broad cusps, wide valleys and poorly developed cingulum. M_1 with well developed groove on face of anterior lobe giving the appearance of two distinct cusps. Protoconid and metaconid not alternating as in *Peromyscus*, more nearly opposite. Hypoconid and entoconid relation the same as that of the above cusps. Cusps of M_2 more nearly opposite, with valleys opposite. M_3 not reduced as in *Peromyscus*, but better developed than in *Akodon*, with valleys opposite and not alternate. Mental foramen close to anterior root of M1 and nearly joined by masseteric ridge. Ramus strong and deep. (*Symmetrodontomys* from symmetria, symmetry; odous, tooth; mus, mouse."

Medidas: Véase Tabla 2.14.

Descripción:

m1: Las cúspides principales son levemente alternas. El procíngulo tiene 2 conúlidos opuestos, separados por un fléxido anteromediano, más un cíngulo anterolabial. El conúlido labial se une con el brazo anterior del protocónido, mientras que el conúlido lingual se une tanto con el conúlido labial como con el meta-mesolofúlido. Esta configuración otorga al procíngulo una forma "mariposa". El protocónido y el hipocónido se conectan directamente. El entocónido se une al hipocónido y desarrolla un ento-mesolofúlido que constituye el complejo mesolófido. Hay un muy pequeño complejo ectolófido formado por el proto-posterolofúlido. El complejo posterolófido

muestra un fuerte cíngulo posterior individualizado pero rápidamente fusionado por desgaste. Los fléxidos no se superponen.

m2: Las cúspides son opuestas aunque se percibe una leve alternancia. El cíngulo anterolabial está poco desarrollado. La conexión entre el protocónido y el entocónido es directa. El entocónido produce un conspicuo complejo mesolófido. El complejo posterolófido es muy posterior e individualizado. Los fléxidos, a pesar de ser anchos, no se superponen.

M1: Las cúspides son opuestas. El procíngulo es ancho y tiene 2 cónulos enfrentados, separados por un flexo anteromediano ancho, que se conectan con el brazo anterior del protocono. Una plataforma o repisa anterior de esmalte completa el procíngulo con la adición de un tercer cónulo. En ciertos especímenes hay un complejo anterolofo constituido por el brazo posterior del cónulo labial y de un parastilo. La conexión entre el protocono y el hipocono es directa, el paracono se une directamente en el protocono. Un complejo mesolofo está presente, se compone del brazo posterior del paracono unido a un hipo-mesolófulo corto. El complejo posterolofo contiene tanto a estructuras del hipocono y metacono (brazos posteriores) como a un pequeño cíngulo posterior. Aquellas estructuras se fusionan con poco desgaste y dejan un pequeño posteroflexo. Los demás flexos no se superponen.

M2: Tiene las cúspides opuestas, con un complejo anterolofo muy individualizado en la parte anterior. El protocono y el hipocono se conectan de manera directa, ya que el paracono tiene una rotación hacia la parte anterior. Un pequeño complejo mesolofo está presente y, como en el M1 se compone del brazo posterior del paracono y de un mesostilo. El complejo posterolofo muestra las mismas características que en el M1. Los flexos no se superponen.

Mandíbula (Figura 2.41A-C): La rama ascendente es muy posterior y deja en vista labial parte del m3. El coronoides fue presentado por Farlow et al. (2001). Es notablemente alto y proyectado hacia atrás. En el espécimen INSM 71.3.144.1, es visible una leve protuberancia ventral (proceso mentoniano?) a nivel de la sínfisis. La región retromolar se encuentra levemente excavada. El foramen mentoniano no está lateralizado, se encuentra anteriormente al m1. La rama inferior de la cresta masetérica inferior se une a la superior a nivel de la raíz anterior del m1 formando

una estructura positiva, pero sin desarrollar un tubérculo. El estuche del incisivo parece poderoso.

Maxilar (Figura 2.41D-F): El único fragmento de maxilar estudiado permite inferir algunos rasgos del paladar de *S. simplicidens*. El foramen palatino anterior llega posteriormente a nivel de los cónulos del procíngulo del M1. Se observa un proceso palatino. El paladar es ancho, ya que se puede inferir que es más ancho que el largo del M1. Además, se destaca la presencia de un tubérculo masetérico a nivel del borde anterior del M1. En vista lateral, el tubérculo no sale del plan de la diastema.

Comentarios: Si bien no se ha podido observar m2 sin desgaste, considerando el desgaste similar al m1, es posible inferir la composición del complejo mesolófido en dicho molar (i. e. ento-mesolofúlido).

***Symmetrodontomys beckensis* (Dalquest, 1978)**

Figura 2.42

Peromyscus beckensis Dalquest, 1978:280
Symmetrodontomys beckensis (Dalquest, 1978): Dalquest, 1980:158

Holotipo: MSU 9254, hemimandíbula izquierda casi completa, faltando parte de la rama ascendente y proceso angular (Fig. 2.42).
Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Texas (Fauna Beck Ranch, Formación Ogallala).
Diagnosis (Dalquest 1978:280): "A small mouse, slightly larger than the holotype of *Peromyscus baumgartneri* Hibbard, from the Rexroad local fauna of Kansas. *P. beckensis* differs from *P. baumgartneri* and other late Pliocene, Pleistocene, and Recent *Peromyscus* in having M_1 slender, narrowed anteriorly, M_3 unreduced, mental foramen dorsal, and dentition brachydont."
Medidas: Véase Tabla 2.14.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo muestra 2 conúlidos opuestos y no muy separados. El procíngulo, metacono y paracono muestran un desgaste con forma de "mariposa". La conexión entre el protocónido y el hipocónido es directa. EL complejo

posterolófido está bien individualizado pero es corto. Los flexos no se superponen. No tiene raíz accesoria.

m2: Las cúspides son opuestas. El protocónido y el hipocónido están en conexión directa. El cíngulo posterior es pequeño. El mesofléxido es profundo pero no hay superposición de fléxidos. No tiene raíz accesoria.

m3: Repite las características del m2, con una parte posterior más comprimida.

Mandíbula:Robusta, con un estuche del incisivo fuerte y una rama ascendente dejando visible gran parte del m3. La cresta masetérica se caracteriza por la expresión casi exclusiva de su rama inferior, que forma un reborde filoso hacia delante, ascendiendo hacia el foramen mentoniano (apenas lateral) en una curva suave. La proyección capsular es bien positiva. El ángulo inferior del borde ventral de la mandíbula es bien pronunciado.

***Symmetrodontomys verdensis* (Czaplewski, 1987) nov. comb.**

Figura 2.43

Jacobsomys verdensis Czaplewski, 1987a:191.

Holotipo: MNA V4849, m1, M1, M2 izquierdos y M2 derecho de un mismo individuo.
Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Arizona (Formación Verde).
Diagnosis (Czaplewski 1987:191): "The genus may be distinguished from all other cricetids by the following combination of characters: distinctly bilobed anterocone on M^1, major cusps of upper molars opposite one another rather than alternate, anterior and median mures of M^1 and M2 anteroposteriorly oriented and situated along the midlines of the molars, and accessory lophs of molars partially coalesced with bases of major cusps (Fig. 6)."
Medidas: Véase Tabla 2.14.

Descripción:El único material asignado a esta especie es el holotipo figurado por Czaplewski (1987a). El espécimen consiste en 4 capuchones de esmalte considerados como de un mismo individuo. Las cúspides son opuestas y altas.

m1: Procíngulo compuesto por 2 conúlidos y un cíngulo anterolabial. Los conúlidos se conectan entre ellos por sus proyecciones, las cuales se unen con el brazo anterior

del protocónido y el meta-mesolofúlido, respectivamente, aislando una fosétida central. Si bien el protocónido se conecta directamente con la proyección del conúlido labial, también se conecta con el meta-posterolofúlido a nivel de la base anterior de su brazo anterior. Posteriormente, se conecta con el brazo anterior del hipocónido y con el ento-mesolofúlido a través de su proto-posterolofúlido y proto-mesolofúlido, respectivamente. Un ento-posterolofúlido conectado en la exposición principal de dentina del hipocónido encierra a una fosétida. El brazo posterior del hipocónido y el cíngulo posterior se unen formando un anglo recto, ambas estructuras conformando a un complejo posterolófido.

M1: El procíngulo, constituido de 2 cónulos (cuya unión se hace a través de sus brazos anteriores respectivos), casi alcanza el ancho máximo del diente. Se une al resto del molar a través de una conexión brazo posterior del cónulo lingual, proto-anterolófulo, brazo anterior del protocono. Un proto-mesolófulo encierra a una foseta. El protocono se une directamente al hipocono, a través de su brazo posterior, del hipo-anterolófulo y del brazo anterior del hipocono. El paracono se conecta con su brazo anterior en la exposición principal de dentina del protocono (i. e. no en sus brazos), su brazo posterior es largo y se dirige hacia el borde labial, constituyendo un "paralófulo" con un mesostilo. Posteriormente, el brazo posterior del metacono aísla a un pequeño posteroflexo junto a su brazo anterior y a un cíngulo posterior. La base de este complejo posterolofo se compone del brazo posterior del hipocono. Los "muros" anterior y mediano están alineados según el eje antero posterior del diente, en posición medial.

M2: De contorno subrectangular con unas leves protuberancias anteriores y posteriores. Un cíngulo antero-lingual y la extremidad del brazo anterior del protocono definen a un complejo anterolofo. Las conexiones entre protocono, paracono y hipocono son similares al M1, pero la diferencia es que en un caso se puede observar a un para-anterolófulo en la unión entre protocono y paracono. El metacono presenta la misma organización pero se conecta en la zona de exposición.

Comentarios: Czaplewski (1987a) describió al género *Jacobsomys* con *J. verdensis* como especie tipo. Su referencia a *Symmetrodontomys*, implica que otras especies ulteriormente asignadas a *Jacobsomys* (e. g. *J. dailyi*) deban ser revisadas

genéricamente. En cuanto a su ubicación sistemática, *verdensis* fue propuesto como un representante de Oryzomyini y directamente relacionado a *Oryzomys* (Hibbard 1939, Shotwell 1970, Repenning y May 1986, Morgan y Lucas 2003, Lindsay 2008, May et al. 2011). Si bien *Oryzomys* y otros Oryzomyini presentan un cíngulo ancho en el M1, los otros aspectos de la topología oclusal no contribuyen una relación entre *S. verdensis* y Oryzomyini.

***Symmetrodontomys daamsi* Martin, Goodwin y Farlow, 2002**

Figura 2.44

Holotipo: INSM 7131443, fragmento de hemimandíbula derecha con m1-m3.

Distribución: Plioceno (Hh 4) de Indiana (Pipe Creek Sinkhole), Plioceno (Bl temprano) de Tenesse (Gray Fossil site).

Diagnosis (Martin et al. 2002:140): "*S. daamsi* is a small species with generally complex dental morphology. It differs from *S. simplicidens* Hibbard (1941b), the only other species in the genus, in its consistently shorter lower molars and less robust mandible."

Medidas: Véase Tabla 2.14.

Descripción: No se ha podido estudiar de forma directa los molares superiores de este taxón, por lo cual aquí se utilizan las descripciones de Martin et al. (2002).

m1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo tiene 2 conúlidos casi en oposición, separados por un fléxido antero-mediano profundo y formando, merced al desgaste y a la fusión con el metacónido una configuración "mariposa". No se pudo determinar cuál conúlido se une con el protocónido y si dicha conexión se hace a través del metacónido o no. La presencia de un complejo mesolófido es variable; cuando está se reconoce como un origen en el entocónido, el cual no está incluido en la conexión directa entre el protocónido y el hipocónido. El cíngulo posterior está en discontinuidad con el hipocono y los fléxido no se entrecruzan entre ellos. No tiene raíz accesoria.

m2: Las cúspides son menos alternas que en el m1 y el desgaste produce aún menos alternancia. Un cíngulo anterolabial está bien desarrollado y rodea al metafléxido. Como en el m1, hay una variación en la presencia de un complejo mesolófido por el desarrollo, o no, de una estructura del entocónido (¿brazo anterior?), cúspide no

incluida en la conexión entre protocónido e hipocónido. El cíngulo posterior está bien aislado posteriormente, con un posterofléxido ancho. No hay entrecruce de los fléxidos.

m3: Cúspides levemente alternas, con un desarrollo similar al m2 del cíngulo anterolabial.

M1: Las cúspides son opuestas. El procíngulo muestra a 2 cónulos separados por un flexo antero-mediano profundo. Hay un parastilo desarrollado en contacto con el procíngulo. No hay complejo mesolofo.

M2: Las cúspides son opuestas, con un cíngulo anterolabial muy desarrollado. No hay complejo mesolofo, pero hay un mesostilo presente.

M3: A pesar de una reducción del par hipocono-metacono, el M3 presenta características iguales a las del M2.

Mandíbula: La mandíbula muestra un foramen mental dorsalizado en el diastema, anterior al m1, pero algo visible en vista lateral. La cresta masetérica se extiende anteriormente hasta el procíngulo del m1, a la misma altura que el foramen mentoniano. Según Martin et al. (2002), varios especímenes muestran una estructura positiva (abultamiento) en la extremidad de la cresta.

Las comparaciones entre las especies de *Symmetrodontomys* con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.15 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

2.3.10 Género *Tregomys*

Tregomys fue propuesto por Wilson (1968) con *Tregomys shotwelli* como especie tipo. En el mismo trabajo se describió a *Copemys pisinnus*, la cual fue incluida en *Tregomys* por Lindsay (2008), salvando de esa forma la sinonimia con *Copemys dentalis* propuesta por Korth (1998). Sin embargo, Kelly et al. (2020) han planteado que este taxón comparte un mayor número de caracteres con *Copemys* (diferente de *C. dentalis*) que con *Tregomys shotwelli*, aspecto que pone en duda su ubicación genérica.

Tregomys Wilson, 1968

Peromyscus: Hall, 1930:306, no *Peromyscus Gloger, 1841*

Copemys: Clark, Dawson y Wood, 1964:47, no *Copemys* Wood, 1936

Gnomomys: Wilson, 1968:120

Copemys: Wilson, 1968:120, no *Copemys* Wood, 1936

Gnomomys: Voorhies, 1990:118

Especie tipo: *Tregomys shotwelli* Wilson, 1968.

Especies incluidas: Además de la especie típica, *Tregomys dentalis* (Hall, 1930) y *Tregomys pisinnus* (Wilson, 1968).

Distribución: Mioceno Inferior a Superior (Ba 2 a He 3) de California, Kansas, Nebraska, Oregon y Wyoming.

Diagnosis emendada: Un pequeño roedor Muroidea (largo del m1 entre 1,19 y 1,56 mm) reconocible a través de la siguiente combinación de caracteres: molares con las principales cúspides alternas (excepto el M2 que tiene cúspides opuestas); m1 con procíngulo uniconulado, conexión directa entre protocónido y conúlido labial, conexión indirecta entre protocónido y hipocónido, ausencia de complejo mesolófido, cíngulo posterior pequeño, bien individualizado posteriormente; M1 con un solo cónulo, conectado al protocono, complejo mesolofo ausente o conspicuo, conexión entre protocono e hipocono indirecta; mandíbula delgada con estuche del incisivo robusto y profundo, foramen mentoniano lateralizado bien anterior, cresta masetérica poco marcada alcanzado la altura del foramen mentoniano y la altura del protocónido (procingulo en *T. pisinnus*) del m1, incisura mandibulae superior" muy pronunciada.

***Tregomys shotwelli* Wilson, 1968**

Figura 2.45

Gnomomys saltus Wilson, 1968:120.

Gnomomys saltus (Wilson, 1968): Voorhies, 1990:118.

Holotipo: KUMVP 55787, fragmento de hemimandíbula izquierda con incisivo y m1-m3.

Distribución: Mioceno Inferior (Ba 2) de Nebraska (Miembro Cornell Dam, Formación Valentine), Mioceno Medio (Cl 2 y 3) de Nebraska (Miembro Merit Dam, Formación Valentine), Mioceno Medio (Cl 3) de Kansas (North Fork of Solomon Creek, Selby

Ranch Quarry; Formación Ogallala), Mioceno Superior (Hh 3) de Kansas (fauna de Wakeeney, Formación Ogallala).

Diagnosis (Wilson 1968:119): "Generic and specific diagnoses the same. A small cricetid with low-cusped, simple molars (table 16) ; M_1s with medial anteroconids and subequal anterior cingula; metaconid and protoconid nearly opposite with the posterior side of the latter sloping farther posteriad; M_2 squarish and relatively large, wider than M_1; second lower molar with heavy cingulum on the anterolabial side; masseteric crests low, terminating anteriad at the level of the laterally positioned mental foramen; jaw relatively thin, the depth below M^1 greater than the total length of the lower molars; M_1 length less than 1.2 mm in well worn specimens; M_1 relatively large with greatest transverse width nearly equal to other lower molars; roots on lower molars long."

Medidas: Véase Tabla 2.16.

Descripción:

m1: Cúspides alternas. El procíngulo es redondeado sin compresión labiolingual y se compone de un único conúlido central que se une directamente con el brazo anterior del protocónido. El metacónido es bien perpendicular al eje antero-posterior del molar y se une en el brazo anterior del protocónido. El entocónido está incluido en la conexión protocónido-hipocónido. El cíngulo posterior esta individualizado y muy posterior, con un posterofléxido ancho. Los fléxidos se superponen. Carece de complejo mesolófido y de raíces accesorias.

m2: Cúspides alternas. Hay un largo cíngulo anterolabial que encierra al protofléxido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta ya que involucra al entocónido. El cíngulo posterior esta menos posterior que en el m1. El posterofléxido es más estrecho que en el primer molar. Los fléxidos no se superponen y el diente no tiene raíz accesoria.

Mandíbula: El estuche del incisivo es bastante robusto, la diastema es poco profunda. El foramen mentoniano es redondo y lateral y anterior al m1 en el inicio del diastema. La cresta masetérica es poco marcada, se extiende hasta el protocónido/protofléxido y en la mitad dorsal del cuerpo mandibular.

***Tregomys pisinnus* (Wilson, 1968)**

Figura 2.46

Copemys pisinnus Wilson, 1968:120

Tregomys pisinnus (Wilson, 1968): Lindsay, 2008:470

Holotipo: KUMVP 55819, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-m2.

Distribución: Mioceno Inferior (Ba 2, Cl 1) de Wyoming (fauna de Beef Acre, Formación Moonstone), Mioceno Medio (Cl 2 y 3) de Nebraska (Miembro Merit Dam, Formación Valentine), Mioceno Medio (Cl 3) de Kansas (North Fork of Solomon Creek, Selby Ranch Quarry; Formación Ogallala), Mioceno Superior (Hh 3) de Kansas (fauna de Wakeeney, Formación Ogallala).

Diagnosis (Wilson 1968:122): "A small cricetid (table 18) with medial anteroconid and moderate alternation of metaconid and protoconid on M_1; a relatively small round metaconid attaches low to the medial mure by a thin ridge, being nearly isolated from the protoconid; M_1 with small anteroconid and mesolophid; M_2 as wide as M_1; lower molars with long oval roots, the posterior root of M_1 nearly as wide as transverse diameter of the tooth."

Medidas: Véase Tabla 2.16.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo es uniconulado y redondo. Se une directamente con el protocónido, ya que el metacónido se conecta directamente con el brazo anterior del protocónido. No hay complejo mesolófido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, con la participación por completo del entocónido. El cíngulo posterior es grande y en continuidad con el hipocónido. Los fléxidos no se entrecruzan.

m2: Las cúspides son alternas. Hay un cíngulo anterolabial bien desarrollado. Carece de complejo mesolófido. El entocónido está incluido en la conexión entre el protocónido y el hipocónido. El cíngulo posterior es más pequeño que en el m1 pero está en discontinuidad con el hipocónido. No hay entrecruce de fléxidos.

Mandíbula: Muestra una cresta masetérica bien marcada que llega al nivel del procíngulo del m1 a la altura de la mitad de la rama hoizontal. El foramen mentoniano es redondo y lateral.

Comentarios: Hay ejemplares identificados como *T. pisinnus* para la localidad Hollow Horn Bear Quarry (Dakota, EE. UU.; AMNH FM 95499 y 95500). Sin embargo, el dibujo oclusal de ambos especímenes no recuerda a esta especie y tampoco al género, ya que muestra un complejo mesolófido en los molares inferiores y una conexión indirecta entre el único conúlido del procíngulo y el protocónido del m1. Dichas características dentarias sugieren su referencia a *Copemys*.

***Tregomys dentalis* (Hall, 1930)**

Figuras 2.47, 2.48

Peromyscus dentalis Hall, 1930:306
Copemys dentalis (Hall, 1930): Clark, Dawson y Wood, 1964:47

Holotipo: UCMP 29635, hemimandíbula derecha con m1-m2.
Distribución: Mioceno Medio (Ba 1) de California (fauna de Upper Creek Canyon, Formación Caliente), Mioceno Medio y Superior (Ba 1 y 2, Cl 3) de Oregon (Formación Sucker Creek y Formación Juntura), Mioceno Superior (Hh 1) de California (Fauna Dove Spring, Formación Dove Spring, Mioceno Superior (Cl 2) de California (Formación Avawatz), Mioceno Superior (Cl 2) de Nevada (Fish Lake Valley, Formación Esmeralda), Mioceno Superior (Hh 3) de Kansas (Fauna de Wakeeney, Formación Ogallala).
Diagnosis (Clark et al. 1964:47): "Fossa between M3 and the coronoid process bears small nutritive foramina; mental foramen below distema as in *C. loxodon*; anteroconid area of M1 simple as in *C. longidens*, but larger than in *C. loxodon*; mesolophid present or absent, and low when present; no distinct hypoconulid on M1; metaconid of M2-3 far forward, eliminating lingual half of anterior cingulum as in *C. loxodon*; lower incisor narrow; tooth measurements as given in Table 4."
Medidas: Véase Tabla 2.16.

Descripción:

m1: Cúspides alternas. El procíngulo es uniconulado y no comprimido. El metacónido está involucrado en la conexión entre el conúlido lingual y el protocónido, al igual que el entocónido en la conexión protocónido-hipocónido. Carece de complejo mesolófido. El hipocónido y el cíngulo posterior están en continuidad. Los fléxidos no se entrecruzan entre ellos.

m2: Sus principales características son similares al m1.

M1: Alternancia marcada de las cúspides. El procíngulo es uniconulado y se conecta con el protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta ya que el paracono está involucrado. En algunos ejemplares hay un complejo mesolofo compuesto de un conspicuo hipo-mesolófulo. El metacono se une con el cíngulo posterior bien labialmente, lo que reduce el tamaño del posteroflexo y no con el hipocono. Los flexos se superponen.

M2: Cúspides opuestas. La conexión entre el protocono y el hipocono es indirecta con participación del paracono. No se pudo apreciar la presencia o no de un complejo mesolofo y su composición. La relación entre metacono, cíngulo posterior e hipocono es similar al M1.

Maxilar: Los fragmentos de maxilar muestran un paladar ancho y surcado. El foramen incisivo nopenetraría el espacio interdental (ya que no se observa en el material) y la placa cigomática asciende anteriormente al M1.

Mandíbula: La mandíbula de *T. dentalis* muestra un estuche del incisivo robusto y elongado y con un diastema excavado. La rama ascendente deja visible buena parte del m3. El foramen mentoniano es redondo y lateral, aunque de posición bastante dorsal en la diastema y anterior al m1. La cresta masetérica se termina anteriormente a nivel del protocónido del m1, en prolongación del estuche del incisivo. La proyección capsular está proyectada lateralmente. El borde dorsal de la rama ascendente, entre el coronoides y el cóndilo, denominado “incisura mandibulae superior” por Răduleţ (2007), está muy pronunciado. La altura del ramus es notable, sobre todo por debajo del m1.

Las comparaciones entre las especies de *Tregomys* y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.17 y 2.2, respectivamente, y en el Apéndice 4.

2.3.11 GEN. NOV. 1

Gen. nov. 1

Calomys: Lindsay y Jacobs, 1985:24, no *Calomys Waterhouse, 1837*
Bensonomys: Kelly, 2007:136, no *Bensonomys* Gazin, 1942

Especie tipo: *Bensonomys baskini* Lindsay y Jacobs, 1985.
Especies incluidas: monotípico.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 1 *baskini* (Lindsay y Jacobs, 1985)

Figuras 2.49, 2.50

Calomys (*Bensonomys*) *baskini* Lindsay y Jacobs, 1985:24
Bensonomys baskini (Lindsay y Jacobs, 1985): Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: IGCU 1224, M1 derecho.
Distribución: Plioceno (Hh 4 y Bl temprano) de Chihuahua, México (faunas de Concha y Yepómera).
Diagnosis (Lindsay y Jacobs 1995:24): "Small brachydont cricetid rodent with subequally belobed anteroconid having a deep anteromedian groove on M_1 and unequally bilobed anterocone with a deep anteromedian groove on M^1. Tendency to retain a short mesolophid appressed to the base of the entoconid on M_{1-2}, and a "hint" of an ectolophid on M_1. Posterolabial valley of M_3 deep, extending more than halfway across the tooth. Size is comparable to that of *C.* (*Bensonomys*) *stirtoni* from Saw Rock Canyon; length on M_1 = 1.87–1.90 mm."
Medidas: véase Tabla 2.18.

Descripción: Los molares son braquiodontes y presentan una alternancia de cúspides más pronunciada en los inferiores que en los superiores.

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo se compone de 2 conúlidos nunca totalmente separados, adquiriendo forma de "corazón" con desgaste y un cíngulo antero-labial largo. El conúlido labial se une al protocónido a través del metacónido. El entocónido está involucrado en la conexión protocónido-hipocónido. Un complejo posterolofo bien aislado se expresa en la parte posterior. Dos especímenes (de 5) muestran un pequeño ectolófido, sin poder determinar su origen. El desgaste del entocónido produce la presencia de un complejo mesolófido. Los fléxidos no se superponen, con la excepción del hipofléxido y del posterofléxido.

m2: Las cúspides muestran una alternancia levemente menor que en el m1. Un cíngulo anterolabial se desarrolla hasta rodear el protocónido y sigue como cíngulo labial, encerrando al hipofléxido. El metacónido se une muy adelante con el cíngulo anterolingual. La conexión entre el protocónido y el entocónido es indirecta, se hace mediante el entocónido. El complejo posterolófido (cíngulo posterior) se reduce comparado al m1.

m3: Tanto el hipocónido como el entocónido están reducidos comparado al par de cúspides anterior. El metacónido se une al cíngulo anterolingual de manera similar al m2. La conexión entre protocónido e hipocónido se hace a través del entocónido completo. El mesofléxido y el posterofléxido permanecen cerrados.

M1: El procíngulo tiene un buen desarrollo con 2 cónulos bien separados (el cónulo labial se encuentra ligeramente más desarrollado que el lingual) y un estilo antero-mediano. El cónulo labial está involucrado en la conexión entre el cónulo lingual y el protocono. El paracono muestra a un brazo posterior bien desarrollado (paralófulo) y a un brazo anterior que se une tanto al protocono como al hipocono (conexión indirecta). El hipocono se une en una porción posterior con el metacono y existe un pequeño cíngulo posterior que desaparece rápido con desgaste. Dos cíngulos cierran labial y lingualmente a los flexos. El hipoflexo y el paraflexo se cruzan según el eje medio. Los flexos labiales (i. e. paraflexo y metaflexo) están curvados abruptamente.

M2: Las cúspides son opuestas. Un cíngulo anterior está presente, aunque no tiene un desarrollo importante por no llegar labialmente a la altura del paracono, el cual se conecta con el protocono pero no al hipocono (conexión protocono-hipocono directa). Un pequeño brazo posterior está presente. Posteriormente, el hipocono se

une al metacono y se forma un complejo posterolofo con un cíngulo posterior que también se pierde con desgaste. Los flexos no se cruzan entre ellos y los labiales muestran un cambio de dirección menos abrupto que en el M1.

M3: La configuración del M3 es muy similar a la del M2. Solo se difieren en la menor expresión del anterolofo, el menor desarrollo del par posterior de cúspides y flexos más estrechos.

Gen. nov. 1 *baskini* difiere de las especies del género *Bensonomys* por la siguiente combinación de caracteres: El cíngulo posterior del m1 más largo y fino, tiene un con conspicuo ectolófido en el m1, el desgaste del procíngulo se produce de manera más oblicua que plana, los cónulos del procíngulo del M1 están muy separados por un ancho flexo antero mediano, y en el M1 el brazo posterior del paracono no está tan labial como en *Bensonomys*. Difiere de *Abelmoschomys*, *Copemys*, *Postcopemys Tregomys* y Gen. nov. 5 por la presencia de dos cónulos en el M1 y dos conúlidos en el m1. Difiere de Gen. nov. 5 y Gen. nov. 8 por la presencia de dos conúlidos en el m1. Difiere de Gen. nov. 6 por tener los cónulos del procíngulo del M1 no tan desarrollados, una conexión directa entre el protocono y el hipocono en el M2, la presencia de un brazo posterior en el M2, la ausencia de un mesolofo, una conexión indirecta entre el protocónido y el procíngulo del m1, así que un cíngulo posterior bien individualizado en molares inferiores. Difiere de *Symmetrodontomys* por la conexión directa entre protocono e hipocono y un brazo posterior del paracono mucho más corto en el M1 y M2, un procíngulo del m1 más estrecho con un dibujo oclusal distinto además de una simplificación, y unas cúspides más opuestas (sobre todo en molares superiores). Se distingue de *Cimarronomys* por la presencia de una conexión indirecta entre el protocono y el hipocono y por la presencia de un brazo posterior en el paracono del M1, un cíngulo anterolabial más desarrollado y un fléxido anteromediano menos desarrollado en el m1. Difiere de Gen. nov. 9 por un mayor desarrollo del procíngulo del M1 (excepto en Gen. nov. 9 *elachys*) y por la ausencia tanto de un mesolofo como de brazo posterior del paracono en el M1 (excepto en Gen. nov. 9 *gidleyi*), un cíngulo anterior del M2 más grande, y unos conúlidos del procíngulo del m1 más separados y de mismo tamaño entre ellos. Difiere de las especies del género *Prosigmodon* por tener un procíngulo del M1 más dividido y una conexión directa entre protocono e hipocono en el M2. Por el mismo carácter se diferencia de

Honeymys, Gen. nov. 2, Gen. nov. 3, y Gen. nov. 7 y por la simplificación de sus estructuras oclusales de Gen. nov. 4.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.12 GEN. NOV. 2

Gen. nov. 2

Postcopemys: Rincón, Czaplewski, Montellano-Ballesteros, y Benammi, 2016:110, no *Postcopemys* Lindsay y Czaplewski, 2011

Especie tipo: *Postcopemys chapalensis* Rincón, Czaplewski, Montellano-Ballesteros, y Benammi, 2016.
Especies incluidas: Monotípico.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 2 *chapalensis* (Rincón, Czaplewski, Montellano-Ballesteros, y Benammi, 2016)

Figura 2.51

Postcopemys chapalensis Rincón, Czaplewski, Montellano-Ballesteros, y Benammi, 2016:110.

Holotipo: IGM 4850, m1 izquierdo.
Distribución: Plioceno (Bl temprano, ca 3,44+/-0,38 a 3,69+/-0,38 Ma) de Jalisco, México (niveles 1, 2 y 3, Formación Chapala).
Diagnosis (Rincón et al. 2016:110): "The largest species of *Postcopemys* based on its brachydont bunodont molars; also bears the following unique character combination: median mure connected to protocone on M1; m1 with a wide and strongly bilobed procingulum; ectolophid and ectostylid on m1 present; mesolophid well-developed on m1, but short in m2 and not extending to the lingual cingulum."
Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción:

m1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo está integrado por 2 conúlidos separados por un fléxido antero-mediano profundo. El conúlido labial se une en un brazo anterior del protocónido que se desarrolla en el protofléxido. El conúlido lingual se conecta con el meta-mesolofúlido, el meta-posterolofúlido se une en el brazo anterior del protocónido. El hipocónido y el protocónido se conectan directamente, el entocónido se une tanto al hipocono como al proto-posterolofúlido con sus postero y mesolofúlidos, respectivamente, creando una fosétida. El complejo mesolófido es largo y se compone de un largo proto-mesolofúlido y de un ento-mesolofúlido corto. El desarrollo del brazo anterior del hipocónido en el hipofléxido caracteriza la presencia de un complejo ectolófido. Hay un complejo posterolófido largo e individualizado que se compone del brazo posterior del hipocónido y de un largo cíngulo posterior. Los fléxidos no se entrecruzan.

m2: Las cúspides son alternas. El metacónido se une a un conspicuo cíngulo antero-labial y al brazo anterior del protocónido. La unión entre el protocónido y el hipocónido es directa, ya que el entocónido muestra una rotación anterior y se une al proto-posterolofúlido con su brazo posterior. No se reconoce la presencia de complejos mesolófido y ectolófido. Del mismo modo que en el m1, el complejo posterolófido está bien separado, pero es más corto. Los fléxidos no se entrecruzan. Tanto el protofléxido como el posterofléxido se reducen con desgaste.

M1: Las cúspides muestran una cierta oposición. El procíngulo está roto en el único ejemplar disponible, pero se puede observar que la base lingual (¿cíngulo antero-labial?) es casi igual de ancha que el molar en sí, lo cual sugiere un procíngulo ancho, probablemente biconulado. El protocono se conecta con el procíngulo muy labialmente. Vinculando esta información a la composición del procíngulo, lleva a interpretar la presencia de 2 cónulos, el cónulo lingual conectándose al brazo anterior del protocono. El paracono está incluido en la conexión protocono-hipocono y tiene un brazo posterior desarrollado en el mesoflexo. No hay complejo anterolofo pero si hay un complejo mesolofo pequeño compuesto por un hipo-mesolófulo. El complejo posterolofo se compone del brazo posterior del hipocono en continuidad con el cíngulo posterior en el cual se une el brazo anterior del metacono. El brazo posterior del metacono se desarrolla en el posteroflexo hasta conectarse con el extremo labial del cíngulo posterior. Los flexos se entrecruzan ligeramente.

M2: Las cúspides son opuestas. Un complejo anterolofo importante es anterior al protocono. El protocono y el hipocono están conectados de manera directa, ya que el paracono muestra una rotación hacia atrás. Su brazo anterior se conecta al hipo-anterolófulo, mientras que el brazo posterior se desarrolla en el mesoflexo hacia un hipo-mesolófulo mediano. El complejo posterolofo y el metacono tienen la misma configuración que en el M1. Los flexos no se entrecruzan.

Gen. nov. 2 *chapalensis* difiere de *Abelmoschomys*, *Copemys*, *Postcopemys*, *Tregomys*, Gen. nov. 5 y Gen. nov. 8 por tener dos conúlidos en el procíngulo del m1. Difiere de *Cimarronomys* y *Symmetrodontomys* por tener una conexión indirecta entre el protocono y el hipocono en el M1. Difiere de *Bensonomys*, *Prosigmodon*, Gen. nov. 1 y Gen. nov. 6 por tener molares con complejo mesolofo y mesolófido desarrollados. Difiere de Gen. nov. 9 por la presencia de complejos mesolófido y mesolofo más largos y un procíngulo del m1 más ancho. Difiere de *Honeymys* y Gen. nov. 4 por la conexión directa entre el protocónido y el metacónido en el m1, y una conexión directa entre el conúlido labial y el brazo anterior del protocónido. Se diferencia de Gen. nov. 7 por tener M2 mas alargados, un complejo mesolofo más corto en el M1 y en el M2, dos conúlidos muy separados en el procíngulo y un complejo ectolófido en el m1. Difiere de Gen. nov. 3 por la presencia de una conexión hipocónido-protocónido directa en el m1 y en el m2, la rotación del paracono hacia atrás en el M2 y la ausencia de estilos en el complejo mesolofo del M1 y M2.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.13 Gen. nov. 3

El género *Jacobsomys* fue propuesto por Czaplewski (1987a) sobre la base de unos pocos restos de la Formación Verde (Arizona), con los cuales se constituyó la especie tipo. *J. verdensis*. Morgan y Lucas (2003) refirieron como *Jacobsomys* sp. un material originalmente estudiado por Repenning y May (1986) y considerado como ?*Oryzomys*. Lindsay (2008) argumentó a favor de que tanto ?*Oryzomys* sp. de Bartlett Moutain (Shotwell 1970) como *Oryzomys pliocaenicus* de la Formación Ogallala (Hibbard 1937) serían probables *Jacobsomys*. Finalmente, May et al. (2011) revisaron fósiles estudiados por May (1981) en California en ese momento considerados como

Bensonomys sp. y cf. *Bensonomys gidleyi*. En base a ese material se describió a la especie *J. dailyi*. Una mención en Rincón et al. (2016) hace referencia a una potencial atribución de *J. dailyi* al género *Postcopemys*, criterio que aquí no se comparte. Para todos estos materiales, se propone un género nuevo.

Gen. nov. 3

Calomys (*Bensonomys*): May, 1981b:132, no *Calomys* Waterhouse, 1837
Jacobsomys: May, Woodburne, Lindsay, Albright, Sarna-Wojcicki, Wan, y Wahl, 2011:34, no *Jacobsomys* Czaplewski, 1987a

Especie tipo: *Jacobsomys dailyi* May, Woodburne, Lindsay, Albright, Sarna-Wojcicki, Wan y Wahl, 2011.
Especies incluidas: Solo la típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 3 *dailyi* (May, Woodburne, Lindsay, Albright, Sarna-Wojcicki, Wan y Wahl, 2011)

Figuras 2.52, 2.53, 2.54

Calomys (*Bensonomys*) sp. aff. *C. gidleyi* May, 1981b:132.
Jacobsomys dailyi May, Woodburne, Lindsay, Albright, Sarna-Wojcicki, Wan, y Wahl, 2011:34.

Holotipo: UCMP 320583 y 320578, M1 derecho y fragmento de mandíbula derecha con m1, ambos referidos al mismo individuo (figurados así en May et al. 2011).
Distribución: Plioceno (Hh 4 a Bl temprano, ca. 4,7±1,0 Ma) de California (Formación Horned Toad).
Diagnosis emendada: Un grande roedor cricétido (largo del m1: 1,74 mm) reconocible por la siguiente combinación de caracteres: mandíbula delgada con foramen mentoniano dorsal; molares superiores con cúspides alternas (M1) o más opuestas (M2 y M3); molares inferiores con cúspides alternas; procíngulo del M1 y del m1 biconulado; complejo anterolofo largo en M1 y M2; conexión protocono-hipocono indirecta en M1, directa en M2 y M3; M2 y M3 cuadrangulares; conexión paracono-protocono mostrando una foseta en la cara labial del protocono en el M2, igualmente

entre metacono e hipocono; procíngulo del m1 con profundo fléxido antero-mediano, conúlido lingual conectado directamente con el brazo anterior del protocónido, metacónido conectado con el brazo anterior del protocónido pero no incluido en la conexión con el procíngulo, complejo mesolófido constituido por proto-mesolofúlido con un ento-mesolofúlido y formando una fosétida, conexión protocónido hipocónido indirecta, cíngulo posterior bien individualizado; m2 con cíngulo anterolingual conspicuo, conexión entre protocónido e hipocónido directa o indirecta, complejo mesolófido constituido por el proto-mesolofúlido y el ento-mesolofúlido, cíngulo posterior más individualizado que en el m1; m3 conexión entre protocónido y hipocónido directa, posterofléxido aislado en una fosétida grande.

Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción:

m1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo está compuesto por 2 conúlidos opuestos, separados por un profundo fléxido antero-mediano, un protostílido y un cíngulo anterolabial bien desarrollado. El conúlido lingual se conecta directamente con el brazo anterior del protocónido y con el conúlido labial que también se une con el protostílido a través de su proyección. El metacónido se une en el brazo anterior del protocónido pero no está incluido en la conexión con el procíngulo. El complejo mesolófido se compone de un proto-mesolofúlido con un ento-mesolofúlido, creando una fosétida, a veces asociado a un mesostílido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es directa, a través del proto-posterolofúlido y el ento-mesolofúlido. El hipocónido se conecta con el cíngulo posterior bien individualizado y delgado. Los fléxidos se entrecruzan ligeramente. No tiene raíces accesorias.

m2: Las cúspides son alternas. Hay un cíngulo anterolabial bien desarrollado que encierra al protofléxido y un conspicuo cíngulo anterolingual rápidamente fusionado con el metacónido debido al desgaste. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es tanto directa como indirecta. Cuando es directa, el proto-posterolofúlido se une con el brazo posterior del hipocónido donde el ento-posterolofúlido también se conecta. Cuando es indirecta, el ento-posterolofúlido está incluido en la conexión. No es el caso cuando la conexión es directa, donde el ento-

posterolofúlido se une en el brazo anterior del hipocónido. En todos los casos hay un complejo mesolófido formado por el proto-mesolofúlido y el ento-mesolofúlido (a veces acompañado de un mesostílido y su proyección) que divide al entofléxido con una fosétida. El hipocónido se conecta con un cíngulo posterior más individualizado que en el m1. Los fléxidos se entrecruzan debido al desarrollo del hipofléxido. Carece de raíces accesorias.

m3: Las cúspides son alternas. Las relaciones entre el protocónido, metacónido y cíngulos anterolabial/lingual son similares al m2. Sin embargo, debido a la reducción del tamaño del entocónido la composición del complejo mesolófido no puede ser determinada con certeza. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es directa. El cíngulo posterior se conecta tanto con el hipocónido como con el entocónido. Aísla al posterofléxido en una fosétida grande. En la parte más posterior hay un desarrollo de una pequeña plataforma. También carece de raíces accesorias. Los fléxidos se entrecruzan aún más que los demás molares.

M1: Las cúspides principales son alternadas. El procíngulo se compone de 2 cónulos y de un complejo anterolofo en el cual se pueden distinguir un parastilo con su proyección, el brazo posterior del cónulo labial y el proto-mesolófulo. El protocono está conectado con el procíngulo a través de su brazo anterior y de sus lófulos anteriores, proto-anterolófulo y proto-mesolófulo. El primero se une al brazo posterior del cónulo lingual y el segundo al cónulo labial (en un caso en un mesolófulo). La conexión entre el protocono y el hipocono se hace de manera indirecta, ya que incluye al brazo posterior del protocono, para-anterolófulo, para-mesolófulo, hipo-anterolófulo y brazo anterior del hipocono. Un complejo mesolofo está presente y se compone de un mesostilo con su proyección, el brazo posterior del paracono y del hipo-mesolófulo. Aquellas estructuras, junto al brazo anterior del paracono, el para-mesolófulo y el hipo-anterolófulo, encierran una foseta. Esta foseta perdura en niveles de desgaste avanzado y se pierde con mayor desgaste. El complejo posterolofo se compone del brazo posterior del hipocono, del cíngulo posterior sobre el cual se conecta el metacono a través de su brazo anterior con a veces su mesolófulo. Un meta-anterolófulo fue observado en un espécimen. Un pequeño brazo posterior se puede distinguir en el metacono. Tres raíces son visibles.

M2: El M2 es cuadrado y con cúspides opuestas. Un largo complejo anterolofo se compone del brazo anterior del protocono con un cíngulo antero-labial individualizado. El paracono se conecta con el protocono a través de sus antero y mesolófulo, formando una foseta que desaparece con desgaste en la cara labial del protocono. También se conecta con el hipocono mediante su brazo posterior y el hipo-mesolófulo, respectivamente, creando a un complejo mesolofo y aislando a otra foseta. El brazo posterior del protocono se conecta directamente con el hipo-anterolófulo. La conexión entre el metacono y el hipocono es similar a la observada entre el protocono y paracono, es decir con el desarrollo de una foseta debido a la presencia de los 2 lófulos del brazo anterior del metacono conectados sobre la cara del hipocono. El metacono también desarrolla su brazo posterior que entra en contacto con un pequeño cíngulo posterior, a su vez conectado al brazo posterior del hipocono, forma al complejo posterolofo. Los flexos no se superponen.

M3: Tiene cúspides opuestas y una forma levemente cuadrada con desarrollo un poco menor del par hipocono-metacono relativo al par protocono-paracono. La conexión entre el protocono y el metacono es directa, el hipocono da lugar a un hipo-mesolófulo que con el brazo posterior del paracono y el para-mesolófulo construye al complejo mesolofo (formando la misma foseta que en el M1 y M2). El paracono también se une al protocono con un para-anterolófulo. El metacono tiene una rotación aún más hacia la parte anterior que en los demás dientes. Se conecta con el hipocono a través de sus lófulos y el hipocono se une con un pequeño cíngulo posterior. Los flexos labiales tienen un desarrollo mayor a los labiales, pero no se superponen.

Mandíbula: La mandíbula de Gen. nov. 3 *dailyi* es delgada (aunque la calidad del material, quebrado, no permite aproximar este rasgo con certeza). El único fragmento mandibular estudiado no tiene rama ascendente conservada, pero en vista dorsal se puede ver un ensanchamiento de la región labial detrás del m1. La diastema es profunda, y muestra un estuche del incisivo robusto, aunque roto. La cresta masetérica se ve integrada por 2 ramas, la rama inferior formando un reborde filoso que asciende en forma oblicua hasta el nivel del foramen mentoniano, el cual está en posición dorsal. No pasa la altura del procíngulo del m1.

Gen. nov. 3 *dailyi* difiere de *Abelmoschomys*, *Copemys*, *Tregomys*, Gen. nov. 5, y Gen. nov. 8 por el desarrollo de dos conúlidos en el procíngulo del m1. Difiere de *Bensonomys*, *Prosigmodon*, *Sigmodon*, Gen. nov. 1 y Gen. nov. 6, por la presencia de complejo mesolofo-ido, y de *Honeymys*, *Postcopemys* y de Gen. nov. 9 por el desarrollo mayor de esos complejos. Difiere de *Cimarronomys* y *Symmetrodontomys* por la conexión indirecta entre el protocono y el hipocono en el M1. Difiere de Gen. nov. 7 por la presencia de dos cónulos en el procíngulo del M1. Difiere de Gen. nov. 4 por la posición dorsal del foramen mentoneano y el alcance más anterior de la cresta masetérica en la hemimandíbula, la conexión directa entre el protocono y el conúlido labial en el procíngulo del m1 (el mismo difiere de Gen. nov. 2 *chapalensis* además de una conexión directa entre el protocónido y el hipocónido). Difiere de Gen. nov. 2 por la presencia de una conexión hipocónido-protocónido indirecta en el m1 y en el m2, la rotación del paracono hacia adelante en el M2 y la presencia de estilos en el complejo mesolofo del M1 y M2.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.14 Gen. nov. 4

Gen. nov. 4

Copemys: Clark, Dawson y Wood, 1964:50, no *Copemys* Wood, 1936
Honeymys: Kelly, Martin y Ronez, 2020:6, no *Honeymys* Martin, Peláez-Campomanes, Ronez, Barbière, Kelly, Lindsay, Baskin, Czaplewski y Pardiñas, 2020

Especie tipo: *Copemys esmeraldensis* Clark, Dawson y Wood, 1964
Especies incluidas: Solo la especie típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 4 *esmeraldensis* (Clark, Dawson y Wood, 1964)

Figura 2.55

Copemys esmeraldensis Clark, Dawson y Wood, 1964:50
Honeymys esmeraldensis (Clark, Dawson y Wood, 1964): Kelly, Martin y Ronez, 2020:6 (parte)

Holotipo: MCZ 7644, fragmento de hemimandíbula derecha con incisivo y m1 y m3.

Distribución: Mioceno Superior (Cl 2ca 11,7 Ma) de Nevada (Fish Lake Valley, Formación Esmeralda).

Diagnosis (Clark et al. 1964:50): "Jaw heavier than in *C. dentalis* with chin process; masseteric fossa not reaching as far ventrad on angle as in *C. dentalis* and upper border of masseteric fossa more pronounced, but much less so than in *C. loxodon*; mental foramen beneath M1 rather than in front of it; fossa between M3 and coronoid as in *C. dentalis*; anteroconid area highly complex; mesolophid present and long, though sometimes low; sometimes an accessory crest running buccad from the entoconid to the buccal margin of the tooth; hypoconulid of M1 distinct; metacone of M3 uniting with posterior cingulum rather than with hypocone; lower incisor wide; larger than *C. dentalis*. "

Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción:

m1: Las cúspides son alternas. El procíngulo es casi igual de ancho que el resto del diente y se compone de 2 conúlidos separados por un fléxido anteromediano poco penetrante y un cíngulo labial. El conúlido labial se conecta sobre la proyección del conúlido lingual que se une con el brazo anterior del protocónido a través del metacónido, o está libre en el protofléxido. Un pequeño proto-mesolofúlido forma el complejo mesolofo. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es indirecta, el entocónido está incluido en esta última. El protocónido muestra el desarrollo de un pequeño posterolofúlido en el hipofléxido, formando un complejo ectolófido. El cíngulo posterior es largo y bien individualizado. Los fléxidos se superponen.

m3: Es ancho con cúspides alternas. El cíngulo posterior encierra al posterofléxido en su parte lingual. El hipofléxido es ancho.

M1: Las cúspides son levemente alternas. El procíngulo es ancho y compuesto por 2 cónulos poco separados. El cónulo labial se une al lingual que a su vez se une al proto-anterolófulo. Hay un complejo anterolofo largo constituido por el proto-mesolófulo y de un parastilo (cerca del cónulo lingual) y de su proyección. La conexión protocono-hipocono es indirecta por la presencia de los lófulos del paracono. El brazo posterior del hipocono está en contacto directo con el cíngulo

posterior que no encierra al posteroflexo. El metacono se conecta sobre la base lingual del cíngulo posterior. Los flexos linguales penetran mucho hacia la parte labial, mostrando una superposición con los labiales.

M3: El M3 es proporcionalmente grande comparado a un M3 "común" de cricétido con cúspides opuestas. El cíngulo anterior es largo y se conecta con el brazo anterior del protocono. La conexión entre el protocono y el hipocono involucra al paracono por completo. Un pequeño complejo mesolofo está visible por la presencia de un hipo-mesolófulo corto. El cíngulo posterior esta fusionado con el metacono y se une con la parte posterior del hipocono.

Mandíbula: Robusta y alta. La diastema es profunda y vertical. La cresta masetérica se compone por 2 ramas bien individualizadas, que confluyen anteriormente a nivel de un foramen mentoniano circular y bien expresado sobre el lateral ubicado a la altura del procíngulo del m1. La rama ascendente deja observar parte del m3.

Gen. nov. 4 *esmeraldensis* difiere de *Copemys* por tener cúspides menos alternas, la presencia de un procíngulo ancho con dos conúlidos en el m1, un complejo ectolófido en el m1 constituido de una estructura del protocónido, un cíngulo posterior del m1 más corto, un complejo mesolofo más corto en el M1, un cíngulo posterior más pronunciado en el M1 y un foramen mentoniano más lateralizado. Difiere de Gen. nov. 7 por tener un m3 más pequeño, dos cónulos en el procíngulo del M1 y un procíngulo del m1 con dos conúlidos más separados. Difiere de *Honeymys* por la composición del complejo ectolófido, la conexión entre el procíngulo y el protocónido del m1, la presencia de flexos más penetrantes en el M1, y el tamaño más grande, en proporción, del m1. Difiere de *Abelmoschomys*, *Postcopemys*, *Tregomys*, Gen. nov. 5 y Gen. nov. 8 por la presencia de dos conúlidos en el m1. Difiere de *Cimarronomys* y *Symmetrodontomys* por la conexión indirecta entre el protocono y el hipocono en el M1. Difiere de *Bensonomys*, *Prosigmodon* y Gen. nov. 1 por tener los procíngulos (de M1 y m1) más anchos y dientes más complejos y además difiere de Gen. nov. 9 por tener conúlidos del mismo tamaño en el procíngulo del m1. Difiere de Gen. nov. 3 por tener los conúlidos del procíngulo del m1 menos separados, una conexión del conúlido labial con el conúlido lingual en el m1, la presencia de un complejo ectolófido compuesto por el entocónido y la ausencia de desarrollo de brazo anterior del

entocónido en el m1. Se diferencia de Gen. nov. 6 por la conexión entre el conúlido lingual y el metacónido, la presencia de complejos anterolofo y mesolofo largos en el M1, y la ubicación lateral del foramen mentoneano en la hemimandíbula.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.15 GEN. NOV. 5

Gen. nov. 5

Peromyscus: Farlow, Sunderman, Havens, Swinehart, Holman, Richards, Miller, Martin, Hunt, Storrs, Curry, Fluegeman, Dawson y Flint, 2001:374, no *Peromyscus Gloger, 1841*
Bensonomys: Martin, Goodwin y Farlow, 2002:143. Parte, no *Bensonomys* Gazin, 1942

Especie tipo: *Bensonomys hershkovitzi* Martin, Goodwin y Farlow, 2002.
Especies incluidas: Solo la típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 5 *hershkovitzi* (Martin, Goodwin y Farlow, 2002)

Figura 2.56

Peromyscus sp. Farlow, Sunderman, Havens, Swinehart, Holman, Richards, Miller, Martin, Hunt, Storrs, Curry, Fluegeman, Dawson y Flint, 2001:374.
Bensonomys hershkovitzi Martin, Goodwin y Farlow, 2002:143.

Holotipo: INSM 71.3.144.34, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1.
Distribución: Plioceno (Hh 4) de Indiana (Pipe Creek Sinkhole).
Diagnosis emendada: Roedor cricétido de pequeño tamaño (largo del m1: 1,57 mm) reconocible por la siguiente combinación de caracteres: molares braquiodontes, m1 uniconulado, complejos anterolófido y mesolófido pequeños, unión antero-posterior entre protocónido e hipocónido, foramen mentoniano dorsalizado, cresta masetérica con sus ramas fusionada a nivel del procíngulo del m1 y formando un abultamiento conspicuo que alcanza hasta el borde posterior del foramen mentoniano.
Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción: Este taxón se conoce solamente a través del holotipo y paratipo.

m1: Cúspides principales alternas; procíngulo uniconulado, acuminado con un cíngulo antero-labial bien desarrollado. Un complejo anterolófido está presente (sin poder determinar todas las estructuras involucradas). No se ha podido acceder al material original, por lo cual no se pudieron apreciar las conexiones; sin embargo la conexión entre el protocónido y el hipocónido parece indirecta. Un complejo mesolófido está presente y se compone del brazo anterior de entocónido y un mesostílido. El cíngulo posterior no está individualizado y aparece reducido. Los fléxidos no se superponen y la unión entre protocónido y hipocónido se ve orientada según el eje antero-posterior. No posee raíz accesoria según Martin et al. (2002b:fig 5D).

Mandíbula: La cresta masetérica está bien definida, compuesta por las ramas inferior y superior que confluyen anteriormente a nivel del procíngulo del m1 para formar un abultamiento conspicuo que se extiende hasta el foramen mentoniano. Ese último está en la porción dorsal de la mandíbula. La rama ascendente se encuentra a nivel del m3.

Comentarios: Como solamente se conocen 2 especímenes para esa especie, Martin et al. (2002b) concluyeron que las diferencias se debían a la variación intra-específica. Sin embargo, estas diferencias son tan importantes (i. e. 1 vs 2 conúlidos integrando el procíngulo, presencia vs ausencia de un complejo mesolófido) que aquí solo se ha considerado al holotipo para describir al taxón.

Gen. nov. 5 *hershkovitzi* difiere de las especies de *Bensonomys* por la presencia de los siguientes caracteres: un solo conúlido, un complejo mesolófido, una unión antero-posterior entre protocónido y hipocónido, y el no-cruce de los fléxidos entre ellos según el eje antero-posterior. La presencia de un solo conúlido en el m1 también separa a esta especie de *Cimarronomys*, *Honeymys*, *Prosigmodon*, *Sigmodon*, *Symmetrodontomys*, Gen. nov. 1, Gen. nov. 2, Gen. nov. 3, Gen. nov. 4, Gen. nov. 6 y Gen. nov. 9. Difiere de Gen. nov. 8 por la presencia de un complejo mesolófido y además de *Abelmoschomys* por la ausencia de una raíz accesoria en el m1. Se separa de *Copemys*, *Postcopemys*, *Tregomys* y Gen. nov. 7 por la dorsalización del foramen mentoniano y el desarrollo anterior de la cresta masetérica.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.16 GEN. NOV. 6

Gen. nov. 6

Prosigmodon: Czaplewski, 1987a:186, no *Prosigmodon* Jacobs y Lindsay, 1981
Sigmodon: Peláez-Campomanes y Martin 2005:481, no *Sigmodon* Say y Ord, 1825

Especie tipo: *Prosigmodon holocuspis* Czaplewski, 1987.
Especies incluidas: además de la especie tipo, Gen. nov. 6 *tecolotum* (Pacheco-Castro, Carranza-Castañeda y Jiménez-Hidalgo, 2019).
Diagnosis: Un roedor Cricetidae grande reconocible gracias a la combinación de los siguientes caracteres: molares con corona alta y cúspides principales opuestas; procíngulo del M1 y m1 biconulados; M1 y M2 con conexión indirecta entre protocono e hipocono con participación del paracono; m1 con procíngulo en forma semi-circular, conexión directa entre protocónido y conúlido labial (a través un múrido anterior en Gen. nov. 6 *holocuspis*), metacónido aislado de cualquier conexión en estado juvenil, pero conectado en el brazo anterior del protocónido con más desgaste; M3 y m3 grandes; mandíbula alta con foramen mentoniano dorsalizado, cresta masetérica debajo del foramen mentoniano y a la altura del procíngulo del m1; placa cigomática anterior al M1 con pequeña espina en su parte antero-dorsal.

Gen. nov. 6 *holocuspis* (Czaplewski, 1987) nov. comb.

Figura 2.57

Prosigmodon holocuspis Czaplewski, 1987a:186.
Sigmodon holocuspis (Czaplewski, 1987): Peláez-Campomanes y Martin, 2005:481.

Holotipo: MNA V4830, m1 derecho con procíngulo dañado.
Distribución: Plioceno (Bl temprano) de Arizona (Formación Verde), Plioceno (Bl temprano) de Kansas (fauna de Rexoad, Formación Rexroad).
Diagnosis (Czaplewski 1987a:186): "Largest known species of the genus. Cheek teeth moderately high-crowned and rooted, with accessory roots developed on M_1. The anteroconid of M_1 is wide and, in contrast to other species of the genus, not strongly

bilobed. Molars show trend toward development of lophs. The M_2 has the anterolingual cingulum moderately well developed."

Medidas: Véase Tabla 2.19.

Descripción: Solo se conocen molares aislados para ese taxón, los cuales presentan una hipsodoncia relativamente marcada.

m1: El m1 tiene cúspides alternadas. El protocónido se conecta anteriormente con el procíngulo, el cual que se compone de 2 conúlidos y un múrido anterior oblicuo. El metacónido queda aislado de contacto con el protocónido hasta un grado avanzado de desgaste. Posteriormente, el protocónido se une con el entocónido el cual se conecta al hipocónido. El cíngulo posterior está unido al hipocónido pero no está bien definido. El hipofléxido y los fléxidos linguales se cruzan según el eje antero-posterior. Tiene 3 raíces, ya que una pequeña raíz accesoria está presente.

m2: La configuración de las conexiones es similar a la del m1, con la diferencia de que el entocónido se conecta en la parte central del hipocónido. La inclinación de la conexión entre protocónido y entocónido es ligeramente mayor al m1. El hipofléxido es más largo que en el m1 pero aquí no se superpone con el posterofléxido. El m2 tiene 2 raíces.

m3: El único m3 disponible, fragmentario, muestra un hipofléxido aún más desarrollado que en el m2 así que la conexión entre protocónido y entocónido resulta más inclinada que en el m2.

M1: El M1 es ancho, con cúspides alternadas y un procíngulo compuesto de 2 cónulos: el cónulo labial se conecta con el cónulo lingual, este último se une al brazo anterior del protocono. La división del procíngulo se pierde en individuos viejos. El paracono conecta al protocono anteriormente a su brazo posterior. El hipocono se une anteriormente al paracono y posteriormente al metacono. Ese último separa el hipocono del cíngulo posterior. Los flexos linguales y labiales no se cruzan entre ellos.

M3: El M3 es grande y muestra una conexión directa entre el protocono y el hipocono. El paracono se une a la parte anterior del protocono, tal como el metacono con el hipocono. Un cíngulo posterior persiste posteriormente al hipocono.

Comentario: El holotipo (MNA V4830) se ha perdido (R. A. Martin com. pers.) lo cual plantea la necesidad de proponer un neotipo. El material de la localidad tipo está muy dañado, pero los especímenes estudiados por Peláez-Campomanes y Martin (2005) en Kansas son más completos. Sin embargo según el artículo 75.3 del ICZN, se puede establecer un neotipo cuando existe la "evidencia de que el neotipo proviene, en la medida de lo posible, de la localidad tipo original [Artículo 76.1] y, cuando sea relevante, del mismo horizonte geológico o especie hospedante que el espécimen portador del nombre original (consultar también el Artículo 76.3 y la Recomendación 76A.1)" (véase Anónimos). En este sentido, en una etapa de publicación se podrá proponer al ejemplar MNA 4831 (fragmento de m1 izquierdo, Figura 2.57A) como neotipo para la especie. La descripción de los M1 por Peláez-Campomanes y Martin (2005:481) indica: "A mesoloph is present in M1". Sin embargo, fotografías obtenidas del material muestran que carecen de mésolofo (Figura 2.57D, E).

Gen. nov. 6 *tecolotum* (Pacheco-Castro, Carranza-Castañeda y Jiménez-Hidalgo, 2019) nov. comb.

Figuras 2.58, 2.59, 2.60

Prosigmodon ferrusquiai Pacheco-Castro 2014:71.
Prosigmodon tecolotum Pacheco-Castro et al. 2019:324.

Holotipo: MPGJ 3638, fragmento de una hemi-mandíbula derecha con m1-m3.
Distribución: Plioceno (Hh 4, ca 4,89-4,95 Ma) de Jalisco, México (Jalisco, Formación San José).
Diagnosis emendada: Roedor cricétido de tamaño grande (largo del m1: 2,23±0,12 mm) que muestra una conexión directa entre protocono e hipocono con complejo mesolofo corto, tendencia al crecimiento del hipofléxido y entofléxido entre m1 m2 y m3 pero se superpone con el entofléxido únicamente en el m1, como reducción del cíngulo posterior, aumento del ángulo del "múrido" entre m1 m2 y m3. Raíz accesoria en el m1.
Medidas: Véase Tabla 2.19.

Descripción: El incisivo inferior presenta el esmalte frontal liso. Los molares presentan una hipsodoncia apreciable.

m1: Cúspides levemente alternas, con un procíngulo compuesto de los 2 conúlidos. Un fléxido antero-mediano corto se observa en la parte anterior del procíngulo. Los individuos juveniles muestran una conexión directa entre el protocónido y la proyección del conúlido labial. El metacónido no tiene rotación y no se conecta al brazo anterior del protocónido hasta grados de desgaste más avanzados. El protocónido se conecta posteriormente con el entocónido según un ángulo con el eje antero-posterior. El entocónido se conecta también con el hipocónido, el cual se une posteriormente con un cíngulo posterior levemente marcado. El m1 es simple, sin complejo mesolófido. El metafléxido se encuentra partido por la pequeña proyección del conúlido lingual, formando una fosétida que desaparece rápidamente con desgaste. El hipofléxido penetra hacia el medio del diente hasta cruzarse con los fléxidos linguales (los cuales están levemente dirigidos hacia adelante). Tiene 3 raíces: 2 principales (anterior y posterior) y una pequeña accesoria labial.

m2: Subrectangular con cúspides alternadas. La conexión entre protocónido e hipocónido es similar a la del m1, con una participación del entocónido. El ángulo de la conexión entre protocónido y entocónido es más importante que en el m1. El cíngulo posterior tiene un desarrollo menor al del m1. El hipofléxido penetra aún más que en el m1, pero solamente se cruza al entofléxido, ya que el posterofléxido está reducido. Se pueden apreciar 2 raíces.

m3: La alternancia de las cúspides es similar a la de los otros dientes, así como la conexión protocónido-entocónido-hipocónido. Las diferencias se observan en la reducción del entocónido y de la parte posterior del en general. Además, el hipofléxido es aún más largo que en el m2 y se cruza con el entocónido. El ángulo de la unión entre protocónido y entocónido es también aún más marcado que en el m2.

M1: Las cúspides tienen una alternancia leve. El M1 tiene un procíngulo bien desarrollado en el cual participan 2 cónulos, aunqueno fue posible establecer sus relaciones. El protocono y el hipocono están separados por el paracono. Un pequeño hipo-mesolófulo está presente y conforma el complejo mesolofo. El M1 tiene una raíz accesoria que completa el total de 3 raíces.

M2: El M2 muestra una alternancia de cúspides menor a la observada en el M1. La conexión entre protocono e hipocono es idéntica al M1, así como el pequeño complejo

mesolofo. De acuerdo a Pacheco-Castro et al. (2019), algunos especímenes muestran una raíz accesoria.

M3: El M3 es de tamaño y proporción similar al M2. Aquí las conexiones encontradas en M1 y M2 no se observan, ya que el protocono y el hipocono están en contacto directo. El paracono se une al protocono en el brazo anterior del mismo. El hipoflexo es reducido. Tres raíces presentes.

Maxilar (Figura 2.60): Se conocen varios maxilares fragmentarios para ese taxón. El borde posterior del foramen incisivo alcanza el protocono del M1. El paladar es estrecho. Un foramen palatino posterior se observa a nivel del protocono del M2. En vista lateral el borde posterior de la placa cigomática alcanza el nivel de la raíz anterior del M1. El fragmento más completo, MPGJ 3342, permite apreciar una placa cigomática alta, con un arco robusto. En su porción antero-dorsal hay una pequeña proyección o "espina" cigomática. No se puede observar el borde anterior de la placa cigomática por lo cual no es posible juzgar con certeza la morfología de su borde anterior (la porción conservada en la Figura 2.60A sugiere que la placa es alta pero estrecha).

Mandíbula (Figura 2.58): Robusta, con un importante estuche incisivo. El foramen mentoneano esta dorsalizado, pero aún se puede apreciar en vista lateral. La cresta masetérica inferior no alcanza la altura de este último. Se desarrolla anteriormente hasta el nivel del procíngulo del m1. La cresta masetérica superior se une a la infierior debajo del protocónido del m2. La rama ascendente sube debajo del m2 y oculta la mitad posterior del m3.

Gen. nov. 6 *tecolotum* se distingue de Gen. nov. 6 *holocuspis* por la ausencia de un múrido anterior en el m1, así como por la presencia de un complejo mesolofo reducido en el M1. Gen. nov. 6 se diferencia de *Prosigmodon* por la conexión directa entre el protocónido y el procíngulo del m1, la presencia de una raíz accesoria en el m1, la inclinación progresiva de la conexión entre protocónido y entocónido en m1-3, la presencia de un complejo mesolofo, la ausencia de un brazo posterior en el M1 y M2 (paralófulo), y un M3 más grande. Se diferencia de *Abelmoschomys*, *Tregomys*, *Postcopemys*, *Copemys*, Gen. nov. 5, Gen. nov. 7 y Gen. nov. 8 por tener dos cónulos en el procíngulo del M1 y dos conúlidos en el m1. Se diferencia de *Cimarronomys* y

Symmetrodontomys por tener una conexión indirecta entre el protocono y el hipocono del M1, y de *Bensonomys*, Gen. nov. 1 y Gen. nov. 9 por tener una conexión indirecta entre el protocono y el hipocono del M2. Difiere de Gen. nov. 4 por la conexión directa entre el protocónido y el conúlido labial en el m1. Difiere de *Honeymys*, Gen. nov. 2 y Gen. nov. 3 por tener molares más simples. Se distingue de *Sigmodon* por un menor grado de hipsodoncia, unas raíces accesorias menos desarrolladas (tanto en M1 y M2 que m1) y por la posición anterior del foramen palatino posterior.

Un resumen de las comparaciones entre las especies de Gen. nov. 6 y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.20 y 2.2, respectivamente.

2.3.17 GEN. NOV. 7

Gen. nov. 7

Peromyscus: Shotwell, 1967:5, no *Peromyscus* Gloger 1834
Copemys: Lindsay, 1972:76, no *Copemys* Wood, 1936

Especie tipo: *Copemys pagei* (Shotwell, 1967).
Especies incluidas: Solo la especie típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 7 *pagei* (Shotwell, 1967)

Figuras 2.61, 2.62

Peromyscus pagei Shotwell, 1967:5.
Copemys pagei (Shotwell, 1967): Lindsay, 1972:76.

Holotipo: UO22623, hemimandíbula derecha con incisivo y m1-m3.
Distribución: Mioceno Inferior y Medio (He 2, Ba 1) de California (Miembro medio, Formación Barstow), Mioceno Medio (Ba 1) de Texas (Fauna de Trinity River, Formación Fleming), Mioceno Medio (Ba 1) de Florida (fauna de Willacoochee, Formación Torreya), Mioceno Medio (Ba 1 y 2) de Oregon (Faunas de Skull Spring y Red Basin, Formación Battle Creek; Quartz basin, Formación Sucker Creek).

Diagnosis (Shotwell 1967:5): "A small species with complex low crowned teeth. Anteroconid of the M_1 a single cusp situated internal to the midline of the tooth in the form of a loop which is appressed with the metaconid, anterocone of M_1 bifurcated assymetrically, paraloph of M_1 single present in most specimens, parastyle often present, reduced hypocone (id) on third molars."
Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción:

m1: Las cúspides presentan alternancia marcada. El procíngulo muestra compresión antero-posterior y está constituido por un único conúlido que se une al protocónido a través del metacónido. El complejo mesolófido se compone de un largo proto-posterolofúlido. En algunos especímenes hay un complejo ectolófido compuesto por un ectostílido y su proyección. La cara anterior del hipocónido es muy recta y dirigida hacia la parte lingual del mesofléxido. La conexión entre el protocónido y el hipocónido es directa con una participación del entocónido en el brazo anterior del hipocónido. Un cíngulo posterior continúa al brazo posterior del hipocono. Los fléxidos no se superponen.

m2: De forma cuadrangular con cúspides alternas. El metacónido se une al protocónido bien adelante. El protocónido se une a veces directamente con el hipocónido o bien indirectamente a través del entocónido. Hay un complejo mesolófido largo por la presencia de un proto-posterolofúlido. En algunos casos el entocónido se conecta con la cara lingual del hipocono. Del mismo modo que el m1, un cíngulo posterior queda en continuidad con el brazo posterior del hipocónido. Los fléxidos no se cruzan.

m3: Alargado con cúspides alternas. Muestra una compresión a nivel del entocónido. La relación entre las cúspides y las estructuras es similar al m2, con la excepción del complejo mesolófido que forma una fosétida con la cara anterior del entocónido, y el cíngulo posterior encierra el posterofléxido. Los fléxidos no se cruzan.

M1: Las cúspides son alternas. Un único cónulo compone el procíngulo, acompañado por un cíngulo anterolingual bien desarrollado hasta casi encerrar al protoflexo. El protocono se une con el extremo del brazo anterior del cónulo labial a través de un

proto-anterolófulo. Un proto-mesolófulo está presente y constituye a un pequeño complejo anterolofo cuando no se une a un para-anterolófulo que divide al paraflexo en 2. La conexión entre al protocono y el hipocono siempre involucra al paracono, en algunos casos con solo el para-mesolófulo (en otros ambos lófulos del paracono cuando no se divide el paraflexo). Hay un complejo mesolofo mediano a largo cuando se compone de un mesostilo además del hipo-mesolófulo. El hipocono se une al cíngulo posterior, el metacono también pero no se conecta con el hipocono. Los flexos linguales se entrecruzan con los flexos labiales (excepto con el posteroflexo).

M2: Las cúspides son algo más opuestas que en el M1. El protocono se une anteriormente con el para-anterolófulo y posteriormente con el para-mesolófulo, dividiendo al paraflexo en 2 partes. Un hipo-mesolófulo largo constituye al complejo mesolofo. El metacono se une directamente con la cara del hipocono, lo cual se une posteriormente con un cíngulo posterior. El hipoflexo es largo y se entrecruza con los flexos labiales.

Mandíbula (Figura 2.62): La cresta masetérica, conformada por ambas ramas y de las cuales la inferior es la más notable, alcanza anteriormente el procíngulo del m1, mediante un pequeño recorrido en común que termina a nivel del foramen mentoniano. Este último se expresa lateralmente en la base dorsal del estuche del incisivo. La rama ascendente inicia justo en la parte posterior del m3. En un espécimen (Figura 2.62B) se observa un cóndilo redondeado. En otro ejemplar (Figura 2.62C) se observa un coronoides pequeño. La proyección capsular tiene un desarrollo moderado (Figura 2.62E, L) y la región retromolar es importante pero sin ser excavada.

Gen. nov. 7 *pagei* difiere de *Copemys* por la siguiente combinación de caracteres: la cresta masetérica llega a nivel del procíngulo del m1, la rama ascendente deja visible gran parte del m3 en vista lateral, los complejos mesolófido y mesolofo son largos, el procíngulo del m1 es simétrico y el procíngulo del M1 es asimétrico. Difiere de *Postcopemys* y Gen. nov. 8 por la presencia de un solo cónulo en el M1, también por la presencia de un solo conúlido en el procíngulo del m1, y de *Bensonomys*, *Cimarronomys*, *Honeymys*, *Prosigmodon*, *Symmetrodontomys*, Gen. nov. 1, Gen. nov. 2, Gen. nov. 3, Gen. nov. 4, Gen. nov. 6, y Gen. nov. 9 por la combinación

de ambos caracteres. Difiere de *Tregomys* por la posición delantera de la cresta masetérica de la hemimandíbula y la presencia de un complejo mesolófido en el m1. Difiere de Gen. nov. 5 por la composición diferente del complejo mesolófido del m1 y el foramen mentoneano la hemimandíbula ubicado en posición lateral. Se evidencia de *Abelmoschomys* por la forma más ancha y estirada del procíngulo del m1.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.18 GEN. NOV. 8

Gen. nov. 8

Calomys: Carranza-Castañeda y Walton, 1992:74, no *Calomys* Waterhouse, 1837
Bensonomys: Kelly, 2007:136, no *Bensonomys* Gazin, 1942

Especie tipo: *Calomys* (*Bensonomys*) *winklerorum* Carranza-Castañeda y Walton, 1992.
Especies incluidas: Solo la especie típica.
Distribución: Igual a la especie tipo por monotipia.
Diagnosis: Igual a la especie tipo por monotipia.

Gen. nov. 8 *winklerorum* (Carranza-Castañeda y Walton, 1992)

Figura 2.63

Calomys (*Bensonomys*) *winklerorum* Carranza-Castañeda y Walton, 1992:74
Bensonomys winklerorum (Carranza-Castañeda y Walton, 1992): Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: IGCU 7278, M1 izquierdo.
Distribución: Hemfiliano tardío (Hh 4) de Guanajuato, México (Rancho el Ocote).
Diagnosis (Carranza-Castañeda y Walton 1992:76): "M^1 has subequally bilobed anterocone with a moderately deep anteromedian groove; M^1 bilobed only inthe earliest stage of wear. Tendency to retain short, narrow mesoloph in M_1; no auxiliary lophs or lophids in other teeth. M^3s large. Size intermediate between that of *Calomys baskini* and *Calomys elachys/Baiomys kolbi*."
Medidas: Véase Tabla 2.18.

Descripción:

m1: Las cúspides principales son alternas. El procíngulo está compuesto por un único conúlido y tiene forma cónica. Se une al metacónido con su proyección que se encuentra en el eje antero-posterior del diente. El metacónido se une a la parte anterior del protocónido. El brazo posterior del protocónido se conecta con el ento-mesolofúlido, y el ento-posterolofúlido se une al brazo anterior del hipocónido. El brazo posterior de la última cúspide se fusiona con un cíngulo posterior bien individualizado. Los fléxidos son anchos y los postero- y entofléxidos se cruzan con los proto- y hipofléxidos. Con desgaste, los fléxidos persisten a pesar de la poca expresión del metafléxido y del posterofléxido.

m3: Cúspides alternas. El entocónido está muy reducido.

M1: Las cúspides son alternadas y presentan una inclinación posterior, incluyendo a los 2 cónulos del procíngulo (separados por un flexo anteromediano suave), cuya proporción en el diente es importante. El procíngulo se une al brazo anterior del protocono a través del cónulo labial. El paracono está incluido en la conexión entre el brazo posterior del protocono y el hipo-anterolófulo. Se observa un brazo posterior (=paralófulo). Está presente un pequeño hipo-mesolófulo cayendo rápidamente en el mesoflexo. El metacono conecta un complejo posterolofo (brazo posterior del hipocono, cíngulo posterior, brazos anterior y posterior del metacono) posteriormente al hipocono. El posterolofo no se puede diferenciar por la compresión del complejo posterolofo. Los otros flexos están cerrados por cíngulos/estilos. Los flexos son anchos, tanto el paraflexo como el metaflexo rodean bien a sus cúspides posteriores. El mesoflexo es reducido comparado a la expresión de los demás flexos. Se cruzan según el eje medio el hipoflexo y el paraflexo.

M2: Las cúspides son más opuestas que las del M1. Un cíngulo anterior está bien individualizado y se une al brazo anterior del protocono. El brazo posterior del protocono se conecta directamente con un hipo-anterolófulo. El paracono se conecta en la exposición de dentina del protocono y desarrolla un conspicuo brazo posterior. El hipocono tiene un pequeño hipo-mesolófulo en su brazo anterior, su brazo posterior perteneciendo a un complejo posterolofo compuesto además por el brazo anterior del metacono y de un cíngulo posterior. Un pequeño posteroflexo se puede

observar. Los flexos labiales y linguales no se cruzan pero llegan a la misma línea antero-posterior. El mesoflexo penetra bastante hacia adelante. Los demás flexos son anchos.

M3: El M3 es reducido comparado con el M2, pero se distinguen 4 cúspides opuestas. Adelante hay un cíngulo anterior unido al brazo anterior del protocono. El brazo posterior se une con la parte anterior del hipocono, el paracono se une en la parte media del protocono de la misma manera que el metacono conecta al hipocono. Se puede identificar a un reducido brazo posterior del paracono. El hipoflexo está reducido y no se cruza con ningún flexo labial, a pesar del desarrollo levemente anterior del metalofo.

Gen. nov. 8 *winklerorum* se diferencia de las especies de *Bensonomys* por la presencia de un solo conúlido en el procíngulo del m1 y fléxidos bien anchos. Se diferencia de *Abelmoschomys* y *Copemys* por la presencia de dos cónulos en el procíngulo del M1. Difiere de *Cimarronomys*, *Honeymys*, *Prosigmodon*, *Symmetrodontomys*, Gen. nov. 1, Gen. nov. 2, Gen. nov. 3, Gen. nov. 4, Gen. nov. 5, Gen. nov. 6, Gen. nov. 7 y Gen. nov. 9 por la presencia de un solo conúlido en el procíngulo del m1. Difiere de *Tregomys* en la forma puntuda del procíngulo y el alargamiento del cíngulo posterior del m1. Difiere de *Postcopemys* por la ausencia de anterolofo y reducción importante del mesolofo en el M1, la conexión directa entre protocono e hipocono y la ausencia de complejo mesolofo en el M2.

Un resumen de las comparaciones con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en la Tabla 2.2.

2.3.19 Gen. nov. 9

Gen. nov. 9

Calomys: Baskin, 1978:128, no *Calomys* Waterhouse, 1837

Calomys: Baskin, 1978:131, no *Calomys* Waterhouse, 1837

Calomys: Lindsay y Jacobs, 1985:22, no *Calomys* Waterhouse, 1837

Bensonomys: Kelly, 2007:136 no *Bensonomys* Gazin, 1942

Especie tipo: *Calomys* (*Bensonomys*) *yazhi* Baskin, 1978.

Especies incluidas: Además de la especie típica, Gen. nov. 9*elachys* (Lindsay y Jacobs, 1985); Gen. nov. 9*gidleyi* (Baskin, 1978).

Distribución: Mioceno Superior a Plioceno (Hh 3 a Bl temprano) de Arizona (EE. UU.), Chihuahua y Guanajuato (México).

Diagnosis: Un roedor Cricetidae reconocible por la asociación de los siguientes caracteres: molares braquiodontes con cúspides principales alternas; procíngulo del M1 y m1 biconulados; M1 con conexión entre protocono e hipocono indirecta, complejo mesolofo conspicuo formado por el hipo-mesolófulo, cíngulo posterior confundido con el metacono; M2 con conexión directa entre protocono e hipocono con rotación del paracono; m1 con conexión directa entre protocónido y conúlido labial, conexión indirecta entre protocónido e hipocono con participación del entocónido; mandíbula con foramen mentoniano dorsalizado y cresta masetérica alcanzando la altura del foramen mentoniano y la altura entre el protocónido y el procingulo del m1.

Gen. nov. 9 *yazhi* (Baskin, 1978)

Figura 2.64

Calomys (*Bensonomys*) *yazhi* Baskin, 1978:128

Bensonomys yazhi (Baskin, 1978): Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: WC 187, fragmento de hemimandíbula derecha con m1 y m2.

Distribución: Mioceno Superior (Hh 3-4) de Arizona (White Cone Peak, Formación Bidahochi).

Diagnosis (Baskin 1978:128): "A very small brachydont cricetine; posterior cingulum of M^1 moderately developed; anteroconid of M_1 broad with anterior cleft dividing it into two near equal cusps (internal cusp slightly anterior to external cusp); M_2 and M_3 three rooted; knoblike expansion of masseteric crest weakly developed."

Medidas: Véase Tabla 2.21.

Descripción: Los molares son braquiodontes y las cúspides levemente alternas.

m1: Procíngulo integrado por 2 conúlidos comprimidos en general, separados por un pequeño fléxido antero-mediano y un cíngulo anterolabial largo. El conúlido labial se conecta con el resto del molar, sin poder determinar el papel del metacónido en esta conexión. El entocónido pertenece completamente a la conexión entre el protocónido

y el hipocónido. Posteriormente al hipocónido se individualiza un cíngulo posterior. El hipofléxido se cruza según el eje medio del diente con el metafléxido y el entofléxido. El posterofléxido es curvado.

m2: Presenta la misma configuración general que el m1 entre sus cúspides principales.

M1: El procíngulo muestra 2 cónulos subiguales en tamaño pero más pequeños que las demás cúspides. Se une al brazo anterior del protocono probablemente por el cónulo lingual, pero no se ha podido determinar con exactitud. El brazo posterior del protocono se une al paracono, que a su vez se conecta (a través de sus lófulos) con el hipo-anterolófulo. No hay complejo mesolofo ya que el brazo anterior del hipocono carece de hipo-mesolófulo (el aparente mesolofo es el borde del brazo anterior del hipocono). Posteriormente se une el metacono con el brazo posterior del hipocono y un cíngulo posterior poco desarrollado. Un cíngulo rodea el M1, encerrando a los flexos. El flexo antero mediano es conspicuo. El paraflexo es el flexo de mayor desarrollo. Rodea al paracono y se cruza con un hipoflexo ancho. El mesoflexo penetra poco mientras que el metaflexo tiene un desarrollo más importante. El protoflexo es casi redondo. El posteroflexo es muy poco desarrollado.

M2: Los cíngulos anterolabial y anterolingual están bien desarrollados anteriormente, pero no llegan a rodear completamente las cúspides anteriores. Se unen con el brazo anterior del protocono. El paracono se une solamente al protocono en su parte media. El brazo posterior del protocono se conecta directamente con el hipocono (sin poder determinar la presencia o ausencia de un hipo-anterolófulo). No hay desarrollo de complejo mesolofo. El metacono se conecta con el hipocono de manera similar al par de cúspides anterior. Un cíngulo posterior es visible pero poco desarrollado.

Maxilar: El ejemplar WC188 muestra un paladar ancho y el borde posterior de la placa cigomática anterior al M1.

Mandíbula: La cresta masetérica, básicamente expresada por su rama inferior, alcanza anteriormente el procíngulo del m1 y a la altura del foramen mentoniano, cuya apertura es netamente dorsal.

Gen. nov. 9 *gidleyi* (Baskin, 1978)

Figura 2.65

Calomys (*Bensonomys*) *gidleyi* Baskin, 1978:131

Bensonomys gidleyi (Baskin, 1978): Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: WC 212, M1 derecho.

Distribución: Mioceno Superior (Hh 3-4) de Arizona (White Cone Peak, Formación Bidahochi).

Diagnosis (Baskin 1978:130): "A small brachydont cricetine; M^1 possesses a mesoloph; anteroconid of M_1 is bilobed (internal cusp slightly anterior to external cusp). *Calomys gidleyi* is distinguished from *C. yazhi* by its distinctly larger size, better development of a mesoloph and mesostyle on M^1 and M^2, and in having a two-rooted M_2 and M_3."

Medidas: Véase Tabla 2.21.

Descripción:

M1: Cúspides levemente alternas; procíngulo integrado por 2 cónulos opuestos y bien separados, con una plataforma pequeña de esmalte anterior. Un cíngulo bordea la parte lingual del diente. El paracono está involucrado con sus estructuras en la conexión protocono-hipocono. Un hipo-mesolófulo forma al complejo mesolofo, que alcanza la mitad del mesofléxo. Posteriormente se desarrolla un fino, conspicuo, complejo posterolofo. Los flexos se entrecruzan según el eje antero-posterior.

M2: Las cúspides son opuestas y la conexión entre el protocono y el hipocono es directa debido a la rotación anterior del paracono. Carece de complejo mesolofo. Un cíngulo lingual bordea el diente, de manera similar al M1. Los flexos se entrecruzan según le eje antero-posterior.

M3: Cúspides opuestas con conexiones similares al M2. Aquí los flexos no se entrecruzan.

m1: Las cúspides son muy alternas, el procíngulo está integrado por un conúlido lingual conectado a un pequeño conúlido labial. Se unen directamente con el protocónido ya que el metacónido tiene una leve rotación (se conecta con el brazo anterior del protocónido). La conexión entre el protocónido y el hipocónido se hace mediante el entocónido. Un complejo posterolófido se define en la parte posterior. El

hipofléxido cruza con el resto de los fléxidos linguales. En el borde labial, hay un cíngulo que encierra tanto al protofléxido como al hipofléxido.

m3: El m3 tiene una reducción del tamaño de las 2 cúspides más posteriores, pero aquellas siguen presentes. El entocónido está completamente incluido en la conexión protocónido-hipocónido.

Gen. nov. 9 *elachys* (Lindsay y Jacobs, 1985)

Figura 2.66

Calomys (*Bensonomys*) *elachys* Lindsay y Jacobs, 1985:22
Bensonomys elachys (Lindsay y Jacobs, 1985): Kelly, 2007:136 nueva combinación

Holotipo: IGCU 1174, M1 derecho.
Distribución: Plioceno (Hh 4 y Bl temprano) de Chihuahua, México (faunas de Concha y Yepómera) y Arizona (Formación Verde).
Diagnosis (Lindsay y Jacobs 1985:22): "Small brachydont cricetid rodent with large unequally bilobed anterocone of M^1; anteroconid of M_1 relatively short and broad, slightly bilobed. Anterolingual valley of M_1 deep and narrow between anteroconid and metaconid. Size of *Baiomys kolbi*, differs from *Baiomys* in having a deeper anteromedian groove on M^1."
Medidas: Véase Tabla 2.21.

Descripción:

m1: El procíngulo tiene 2 conúlidos bien definidos, el diente en general muestra una alternancia de cúspides, configuración que no se modifica con el desgaste. El cíngulo anterior está desarrollado pero no llega completamente a cerrar el protofléxido. El protocónido se une al conúlido labial a través del metacónido (en un caso la conexión es directa). El conúlido lingual se une a la proyección del otro conúlido. El entocónido está completamente involucrado en la conexión protocónido-hipocónido, las cuales no desarrollan estructuras caracterizando a un complejo mesolófido. El hipocónido se une al cíngulo posterior, ambos tienen la misma proporción. Los fléxidos se cruzan según el eje antero-posterior, incluso con desgaste. Posee 2 raíces.

m2: El m2 está redondeado y tiene una alternancia marcada. Muestra un cíngulo anterolabial encerrando el protofléxido labialmente. La conexión entre el protocónido

y el hipocónido involucra el entocónido por completo. Los fléxidos se cruzan ligeramente. El m2 tiene 2 raíces largas.

M1: Las cúspides son bien alternas, sobre todo a nivel de los cónulos del procíngulo, siendo el labial más grande que el lingual. La conexión entre el protocono y el cónulo lingual es indirecta ya que involucra al cónulo labial. El protocono y el hipocono no están conectados directamente, el paracono une aquellas áreas cuspidales. Solamente un ejemplar (Figura 2.66A) muestra un pequeño complejo mesolofo constituido solo por un pequeño hipo-mesolófulo. El posterolofo es pequeño y fusionado con el desgaste con el metacono. Los flexos son profundos y se cruzan ligeramente en una etapa juvenil, no se entrecruzan en especímenes más gastados. Tanto la alternancia de las cúspides como la conexión indirecta se convierten, con desgaste, en una mayor oposición y una conexión directa, respectivamente.

M2: El M2 tiene una forma rectangular, con un alargamiento a nivel del complejo posterolofo. Las cúspides son bien alternas. No se puede inferir sobre la condición de la conexión entre protocono e hipocono por desgaste. Los flexos no se entrecruzan, el paraflexo e hipoflexo son comunes, pero el mésoflexo es ancho. Como el M1, el complejo posterolofo y el metacónido se confunden.

Maxilar: La única información disponible según el material estudiado indica una ausencia de tubérculo masetérico y un borde posterior de placa cigomática anterior al procíngulo del M1.

Gen. nov. 9 *yazhi* difiere de las otras especies del Gen. nov. 9 por la siguiente combinación de caracteres: La cresta masetérica alcanza el nivel entre el protocónido y el procíngulo, el brazo posterior del paracono no está desarrollado ni en el M1 ni en el M2, los cónulos del procíngulo del M1 son más pequeños que las cúspides principales, en el procíngulo del m1 el conúlido lingual es más pequeño que el conúlido labial que es de igual tamaño que las otras cúspides, y el cíngulo posterior está fusionado en el complejo posterolofo en el m1. Gen. nov. 9 *gidleyi* difiere de las otras especies de Gen. nov. 9 por la combinación de los siguientes caracteres: el brazo posterior del paracono está presente en el M1, los cónulos del procíngulo del M1 son levemente más pequeños comparado a las cúspides principales, en el procíngulo del m1 el conúlido labial es de igual tamaño que las cúspides principales

y el conúlido lingual es más pequeño, y el cíngulo posterior del m1 esta individualizado. Difiere de *Bensonomys* por el desarrollo de los cónulos y la presencia de un complejo mesolofo en el M1, y un procíngulo del m1 con conúlidos más pequeños y de tamaño diferente entre ellos. Difiere de las demás especies estudiadas por lo mismo que Gen. nov. 9, con la excepción de *Prosigmodon*, cuya diferencia se hace por el desarrollo diferencial de los cónulos y conúlidos de los procíngulos del M1 y m1, respectivamente. Gen. nov. 9 *elachys* difiere de las demás especies del Gen. nov. 9 por la siguiente combinación de caracteres: el brazo posterior del paracono no está desarrollado, los cónulos del procíngulo del M1 tienen el mismo tamaño que las otras cúspides, los conúlidos del procíngulo del m1 son más pequeños que las cúspides principales, y el cíngulo posterior se encuentra bien individualizado en el m1. Difiere de las especies de *Bensonomys* por el procíngulo del m1 con conúlidos menos definidos, fléxidos más anchos y un cíngulo anterolabial más corto (en el m1). Además los cónulos del procíngulo del M1 tienen un mayor desarrollo. Gen. nov. 9 difiere de *Bensonomys* por tener la cresta masetérica más posterior, un conspicuo mesolofo en molares superiores, y conúlidos en el procíngulo del m1 más pequeños. Difiere de Gen. nov. 5 y Gen. nov. 8 por la presencia de dos conúlidos en el m1, y por la presencia de dos cónulos en el M1 lo diferencia de *Abelmoschomys*, *Copemys*, *Postcopemys* y *Tregomys*. Difiere de *Cimarronomys* y *Symmetrodontomys* por la ausencia de desarrollo de un brazo posterior en el paracono del M1 y por la conexión directa entre el protocono y el hipocono en el M1. Difiere de *Prosigmodon* por la presencia de un complejo mesolofo, cónulos del procíngulo del M1 menos separados, un procíngulo del m1 reducido y un cíngulo posterior en molares inferiores menos individualizado. Difiere de Gen. nov. 2 y Gen. nov. 3 por la simplificación de los molares. Difiere de Gen. nov. 6 por tener los procíngulos reducidos comparado al resto del diente, una conexión directa entre el protocono y el hipocono en el M2, y el no-aislamiento del metacónido en la conexión protocónido-procíngulo en el m1. Difiere de Gen. nov. 1 por la ausencia de desarrollo del brazo anterior del paracono en el M1, un procíngulo del M1 más ancho y por tener conúlidos del procíngulo del m1 de tamaño distinto entre sí. Es diferente de *Honeymys* y Gen. nov. 4 por la simplificación de los molares, y de Gen. nov. 7 por tener una conexión directa entre el protocono y el hipocono en el M2.

Un resumen de las comparaciones entre las especies de Gen. nov. 9 y con los otros géneros estudiados en esta tesis están presentados en las Tablas 2.22 y 2.2, respectivamente.

2.4 Discusión

En América del Norte existe registro de Muroidea desde el Oligoceno temprano, con el registro de un grupo de 11 géneros (e. g. *Eumys*, *Geringia*, *Leydimys*, *Paciulus*, *Willeumys*). Sin embargo, a pesar de que una hipótesis plantea que algunos linajes lograron pasar al Mioceno (Leydimyini, véase Martin 1980, Lindsay 2008, Lindsay et al. 2016), el consenso es que esta radiación no tiene relación directa con los muroideos estudiados en esta tesis, por sus profundas diferencias cráneo-dentarias (Martin 1980, Ronez et al. 2020a, 2021a).

En este contexto, se produce un paralelismo con el registro más antiguo de sigmodontinos en América del Sur: la radiación no tiene antecedentes in situ y su más probable origen debe buscarse en eventos de ingreso desde el continente eurasiático. Varias hipótesis pueden ser establecidas teniendo en cuenta los caracteres descriptos en las 48 especies fósiles estudiadas. Primero es relevante discutir si alguno de estos taxones muestra características que permiten asociarlo con clados conocidos (i. e. subfamilias). En última instancia, esto permitiría proponer si dichos taxones corresponden a una radiación antigua, cuya relación con la diversidad actual puede ser evidenciada o si refleja un episodio basal de diversificación. También es necesaria la comparación entre las estimaciones de edad de origen y diversificación calculados en estudios previos (en base a reloj molecular) con la edad de los taxones identificados como pertenecientes a dichos clados. Finalmente, la nueva taxonomía propuesta en este capítulo genera un cambio de paradigma sobre las primeras apariciones de algunos clados en el registro fósil (Tablas 2.23 y 2.24).

2.4.1 Sigmodontinae fósiles en América del Norte

Los principales estudios sobre el origen y la edad de los clados (tribus) de sigmodontinos muestran un rango temporal importante, entre 20 y 9 Ma para el origen de la subfamilia. y una aparente congruencia -alrededor de 10 Ma- para los análisis más recientes (Tabla 2.25). En esta tesis doctoral se trata de identificar

aquellos tacones cuyos caracteres indican una cercanía a la subfamilia y en lo ideal al rango taxonómico más alto (tribu, generos…).

Según el estudio de caracteres presentado en el Capítulo 1, es posible reconocer ciertos clados a partir de una combinación de caracteres. Basado en eso, se destacan al menos 5 géneros (incluyendo a las especies fósiles de *Sigmodon*, que aquí no se discuten) que muestran rasgos morfológicos también registrados en Sigmodontinae vivientes, presentados aquí de forma alfabética:

- *Abelmoschomys*: (a) presencia de una raíz accesoria debajo del m1; (b) rotación anterior del paracono; (c) conexión directa entre el protocono y el hipocono.
- *Cimarronomys*: (a) rotación hacia delante del paracono; (b) la conexión directa entre protocono e hipocono.
- *Symmetrodontomys*: (a) procíngulo ancho; (b) complejo mesolofo conformado por el brazo posterior del paracono con participación ocasional del hipo-mesolófulo; (c) complejo ectolófido proviniendo del protocónido; (d) conexión directa entre protocono y cónulo lingual con conexión de los 2 cónulos; (e) conexión directa entre protocono e hipocono; (f) rotación anterior del paracono; (g) rotación posterior del entocónido.
- Gen. nov. 6: (a) espina antero-dorsal de la placa cigomática; (b) conexión directa entre el protocónido y el conúlido labial (a veces con múrido anterior incluido); (c) la conexión directa entre el protocono y el cónulo lingual con conexión directa entre ambos cónulos.

En las siguientes secciones se discute la probable filiación taxonómica de cada uno de estos géneros.

2.4.1.1 Oryzomyalia

En sustancia, no es novedad hipotetizar que *Abelmoschomys* es un Sigmodontinae, ya que esto fue propuesto originalmente por Baskin (1986). Sin embargo, algo que si resulta novedoso es que para llegar a esta conclusión se han empleado caracteres estudiados sobre una base racional un tanto diferente (Capítulo 1). En ese sentido, la presencia de un único cónulo/conúlido en el M1/m1 junto a la

presencia de una raíz accesoria debajo del m1 y una rotación hacia adelante del paracono asociado a una conexión directa entre el protocono y el metacono, sustentan la referencia subfamiliar de este género. Aunque esta hipótesis ha sido aceptada ulteriormente (e. g. Lindsay 2008), también ha recibido cierta crítica. Martin et al. (2020:310) resaltaron diferencias en la alternancia de las cúspides principales con Sigmodontinae, pero fue aclarada la necesidad de un estudio más fino de los caracteres dentarios.

En este contexto, aunque *Abelmoschomys simpsoni* presenta caracteres de sigmodontinos, morfológicamente aparece como bien distante de los representantes actuales de Sigmodontini e Ichthyomyini. Se pueden proponer 3 hipótesis: *Abelmoschomys* es 1) un representante de una rama extinta de Sigmodontalia, 2) un representante de Oryzomyalia, 3) un representante de una rama extinta que no son Oryzomyalia ni Sigmodontalia.

La edad de *A. simpsoni* está estimada entre 9,5 y 8,5 Ma. La estimación del origen de Oryzomyalia fue propuesta en un rango entre 9,64 y 5,8 Ma (Salazar-Bravo et al. 2023). Para Sigmodontinae las estimaciones son levemente mayores (Tabla 2.25). A nivel temporal ambas informaciones convergen en lo mismo. Además, a partir de una morfología similar y considerando el carácter primitivo de estos caracteres, es posible obtener morfologías actualmente presentes en Oryzomyalia.

2.4.1.2 Sigmodontalia

Este clado fue nominado por Leite et al. (2014) con la intención de reconocer al grupo hermano de Oryzomyalia. Si bien incluye en la actualidad a 2 tribus vivientes, Ichthyomyini y Sigmodontini, cabe destacar que la asociación entre ambos clados fue cuestionada (Pardiñas et al. 2022, véase también Salazar-Bravo et al. 2023). De hecho, la disparidad morfológica entre las 2 tribus es tan impactante que el costo para agruparlas es alto (Figura 2.67) comparado a la disparidad observada en Oryzomyalia. Sin embargo, es importante tener en cuenta que los ictiominos muestran una especialización ecológica singular en el contexto de la subfamilia, focalizada en una estrategia carnívora asociada a cuerpos de agua rápidos en ambiente de montaña (Voss 1988, Brito et al. 2022, Salazar-Bravo et al. 2023). En neto contraste, la especialización de *Sigmodon* apunta a una estrategia herbívora en

tierras bajas tropicales y subtropicales (e. g. Henson y Bradley 2009). Sin duda, además, el contraste morfológico se magnifica al tratarse de un clado binario. Las edades estimadas para la diversificación de Sigmodontalia, Sigmodontini y Ichthyomyini varían entre 7,89, 4,96 y 2,92 Ma (Tabla 2.25), respectivamente (Salazar-Bravo et al. 2023). Sin embargo, cabe destacar que la estimación más alta para Sigmodontini es la de Salazar-Bravo et al. (2023) donde se considera solo a *Sigmodon*.

De los numerosos caracteres representados en Ichthyomyini, tanto en el contexto de la presente investigación como en la bibliografía (Voss 1988, Brito et al. 2022, Salazar-Bravo et al. 2023), se pueden destacar los siguientes. A nivel craneano el foramen incisivo alcanza o corta el plano de los primeros molares superiores, el paladar es ancho y el tubérculo masetérico está muy desarrollado (Figura 2.68P y Q). En la mandíbula el proceso coronoides es enorme y bien dirigido hacia atrás, y la fosa retromolar está levemente excavada (Figura 2.68R y S). Pero las similitudes más notables entre los miembros vivientes de la tribu son dentarias (Figura 2.68A a O): la conexión directa entre las cúspides linguales en los molares superiores, junto al desarrollo del procíngulo y del brazo posterior del paracono, la oposición de las cúspides además de la posición bien anterior del cíngulo anterior en el M2 y el desarrollo del brazo posterior del paracono. En los inferiores las cúspides opuestas, el desarrollo de los conúlidos del procíngulo, la presencia de un pequeño complejo ectolófido y la posición bien posterior del cíngulo posterior.

En este contexto, una hipótesis de trabajo es tratar a *Symmetrodontomys* como un representante fósil de Ichthyomyini. La misma es apoyada por numerosos rasgos dentarios, algunos de los cuales son los previamente listados (Tabla 2.2, Figura 2.68). A nivel temporal las especies de *Symmetrodontomys* son todas pliocenas y varían entre el el Hh 4 (*S. daamsi*) y el Bl temprano (*S. beckensis*, *S. simplicidens*, *S. verdensis*), entre 4,29 y 5,23 Ma. La estimación acerca del origen de Ichthyomyini de Salazar-Bravo et al. (2023) propone una edad entre 4,16 y 5,79 Ma (Tabla 2.25).

Cimarronomys stirtoni exhibe una conexión directa entre protocono e hipocono, con rotación hacia delante del paracono. Como fue discutido en el Capítulo

1, se trata de una combinación de caracteres típica de la subfamilia Sigmodontinae, pero no se puede determinar otro rango taxonómico. El desarrollo del procíngulo tanto en el M1 como en el m1 así como la oposición de las cúspides recuerdan a *Symmetrodontomys*, o por lo menos a una morfología ancestral, pero no se descarta la similitud con otros miembros de la subfamilia. Este taxón tiene una edad Bl temprano (entre 4,7 y 2,5 Ma), es decir en el rango temporal que incluye a *Symmetrodontomys*. Es especulativo proponer que al tener una morfología más "primitiva", *Cimarronomys* no puede ser vinculado al otro, pero es igual de especulativo exponer lo contrario.

En relación a Sigmodontini la historia taxonómica es más compleja que con Ichthyomyini, ya que varias hipótesis han sido establecidas desde la descripción de *Prosigmodon oroscoi* por Jacobs y Lindsay (1981). Se considera aquí al Gen. nov. 6 como representante de la tribu por los siguientes caracteres compartidos con *Sigmodon*, el único género viviente Sigmodontini: (a) el procíngulo del m1 tiene un múrido anterior; (b) hay una conexión entre el protocónido y el conúlido labial donde el metacónido no está incluido y (c) hay con una raíz accesoria además de las raíces principales. La forma general del procíngulo del m1 también aporta información, al tener una morfología en "media luna" en Gen. nov. 6 y en *Sigmodon* versus semi-circular en *Prosigmodon* y "*Sigmodon*" *minor* (Figura 2.69). Además, el M3 es proporcionalmente grande y se registra una proyección antero-dorsal en el extremo de la placa cigomática.

Nuevamente, esta asignación taxonómica no es novedosa. Tanto *Prosigmodon holocuspis* como *tecolotum* fueron descriptos como Sigmodontini, asignación tradicional de *Prosigmodon* por sus respectivos proponentes (Czaplewski 1987a, Pacheco-Castro et al. 2019). Sin embargo, aquí no se considera a *Prosigmodon* como incluido en un linaje hacia *Sigmodon* (véase Capítulo 1). De acuerdo con las hipótesis tradicionales resumidas en Peláez-Campomanes y Martin (2005, pero véase también Martin 1979, Lindsay 2008 y Martin et al. 2020), *Prosigmodon* (incluyendo a *P. oroscoi*, *P. chihuahuensis*, *P. ferrusquiai* y *P. holocuspis*) habría sido una forma primitiva de Sigmodontini, que habría dado origen tanto a "*S*". *minor minor* como "*S*". *minor medius* y a las formas pleistocenas de *Sigmodon* (*S. curtisi*, *S. hudspethensis*, *S. lindsayi*, *S. bakeri*, *S. libitinus*). Al excluir en esta tesis a *holocuspis* y *tecolotum* para formar el

Gen. nov. 6, la singularidad morfológica de *Prosigmodon* (con 3 especies) queda robustecida como así también su independencia de Sigmodontini.

Las especies pleistocenas de *Sigmodon* muestran caracteres dentarios completamente coherentes en el marco de la homogeneidad morfológica del género. Contra eso, la forma de la parte anterior del m1 de "*S*". *minor* sugiere que su emplazamiento genérico en *Sigmodon* es discutible. Por eso, se recomienda el uso de Gen. nov. 6 *tecolotum* como punto de calibración para la tribu ya que es la especie más antigua de una entidad representativa de Sigmodontini, presente entre 4,95 y 4,89 Ma. Las estimaciones (Tabla 2.25) indican un origen de Sigmodontini entre 13,1 y 2,6 y de *Sigmodon* entre 6,91 y 2,76 Ma (Peppers et al. 2002, Salazar-Bravo et al. 2023). Si bien para la tribu el rango propuesto es impactante por su antigüedad, cabe destacar que para el género hay que tener en cuenta la falta de revisión de "*S*". *minor* y el estudio de *S. hudspethensis*, cuyo material tipo ha sido perdido durante su reestudio (Martin 1979:17). Ruez (2001, 2011) destacó la posibilidad de una sinonimia entre *S. hudspethensis* y *S. curtisi* por la similitud observada en dientes sin desgaste. Agregó, seguido por Peláez-Campomanes y Martin (2005), que esta forma es la más antigua que puede asociarse con certeza con la radiación moderna de *Sigmodon*, por la presencia y disposición de raíces accesorias (Ruez 2001). Por lo tanto, *S. hudspethensis*, con una antigüedad de 2,5 Ma, debe ser considerado como el *Sigmodon* más antiguo, seguido de *S. curtisi*, en un rango entre 1,77 y 1,4 Ma. Estos elementos, tomados como puntos de calibración, podrían mejorar las estimaciones de tiempos de divergencia en base a reloj molecular.

Aún si "*Sigmodon*" *minor* representara realmente al género, la edad propuesta se extendería si se considera a "*S*". *minor medius* en 4,6 Ma y 2,5 Ma para "*S*". *minor minor*. Uno de los 2 taxones implica un cambio temporal grande, pero no en lo que hace a la edad de la tribu.

2.4.2 Neotominae

Honeymys muestra una combinación de caracteres única, con la presencia de 2 cónulos y 2 conúlidos en los procíngulos del M1 y m1, respectivamente, una conexión indirecta tanto entre el protocono y el hipocono como entre el protocónido y el entocónido, un complejo mesolofo implicando el hipo-mesolófulo y el brazo posterior

del paracono, y un complejo mesolófido solo implicando al proto-posterolofúlido. Martin et al. (2020) hipotetizaron que *Honeymys* marcaba el inicio de la radiación de Sigmodontinae en base a los siguientes caracteres: el desarrollo importante del cónulo lingual, oposición de las cúspides (con medición de ángulos) y la presencia de un "posterolófulo posterior" en el paracono. Sin embargo, si bien un desarrollo más importante del procíngulo es un rasgo destacable en Sigmodontinae, los demás caracteres no permiten asignar a *Honeymys* con certeza a nivel de subfamilia. De hecho, la oposición de las cúspides es relativa, ya que existen sigmodontinos con cúspides más alternas y neotominos con cúspides más opuestas (Figura 2.70). El "posterolófulo posterior" pertenece a una nomenclatura definida por Martin et al. (2020) y seguida por Kelly et al. (2020), Kelly y Martin (2022) y Martin et al. (2023). Dicha nomenclatura ha preferido reiterar aspectos superados por el sistema ICAMER, al no reconocer las homologías primarias (Barbière et al. 2019b, 2021, véase también Barbière 2019), ya que se trata de la posición de una estructura y no de su origen embriológico. En el caso de *Honeymys*, esta estructura se identifica aquí como el brazo posterior del paracono (la otra posibilidad según ICAMER es alguna estructura del brazo anterior del paracono como por ejemplo el para-mesolófulo) y de ser así, su ocurrencia no tiene una implicación directa a nivel subfamiliar (véase Capítulo 1). El neotomino viviente *Ochrotomys nutalli*, único representante de una tribu monotípica, muestra una combinación de caracteres muy similar a *Honeymys* (Figura 2.71), entre otros: (a) desarrollo importante del cónulo labial, (b) conexión indirecta entre el protocono e hipocono/protocónido e hipocónido, (c) M3 con conexiones similares, (d) complejo ectolófido constituido del ectostílido y de su proyección, (e) la cresta masetérica así como el foramen mentoniano de expresión similar en la mandíbula. Se trata de una hipótesis de trabajo plausible que debe ser explorada mediante el concurso de una mayor cantidad de material.

Postcopemys muestra caracteres muy generalizados para un cricétido del Mioceno, con cúspides alternas, la presencia de 2 cónulos en el procíngulo del M1 y de un único conúlido en el m1, la presencia de complejos anterolofo y mesolofo, la ausencia de complejo anterolófido, mesolófido y ectolófido, conexiones indirectas entre protocono e hipocono y entre protocónido e hipocónido, y un tamaño regular de los M3/m3. De hecho, las mayores diferencias con *Copemys* recaen en el procíngulo

biconulado del M1, rasgo que explica la racionalidad de considerarlo descendiente de *Copemys* y ancestro de *Peromyscus* (Lindsay y Czaplewski 2011), incluyendo especies fósiles originalmente asignadas tanto a *Copemys* como a *Peromyscus* (Shotwell 1967, Jacobs 1977, Baskin 1979, Lindsay y Jacobs 1985, Czaplewski 1987c, Korth 1994). Sin embargo, es delicado caracterizar en esta tesis la relación entre *Postcopemys* y el viviente *Peromyscus*, ya que el primero muestra una morfología "candidata" al origen varios taxones de Neotominae.

Gen. nov. 2 *chapalensis* exhibe diversos caracteres que pueden ser asociados a Neotominae (véase Capítulo 1), a saber: (a) una conexión directa entre el protocono y el hipocono asociado a una rotación hacia la parte posterior del diente del paracono tanto en el M1 como en el M2, (b) la presencia de un complejo ectolófido compuesto del brazo posterior del hipocónido en el m1, (c) el entocónido muestra una rotación hacia adelante en el m1, (d) el complejo mesolofo está constituido de hipo-mesolófulo pero hay un desarrollo del brazo posterior del paracono hacia el complejo. Este conjunto de rasgos caracteriza algunas especies de Peromyscini, particularmente aquellas con procíngulo muy desarrollado en el m1, tales como las del grupo asociado a *Peromyscus mexicanus* (Figura 2.72; Bradley 2017, Álvarez-Castañeda et al. 2019). Este es uno de los 15 grupos de especies conocidos en *Peromyscus* (véase Platt et al. 2015 para una discusión sobre la taxonomía de esta compleja entidad genérica). El grupo *P. mexicanus* se compone de 15 especies distribuidas en la actualidad entre el sureste de México y Costa Rica: *P. bakeri*, *P. carolpattonae*, *P. gardneri*, *P. grandis*, *P. guatemalensis*, *P. gymnotis*, *P. mayensis*, *P. mexicanus*, *P. nicaraguae*, *P. nudipes*, *P. salvadorensis*, *P. stirtoni*, *P. tropicalis*, *P. yucatanicus* y *P. zarhynchus*.

Estas formas complementan a otras previamente consideradas como representantes fósiles de Neotominae. *Acrolophomys* ha sido considerado como Onychomyini junto a especies pliocenas de *Onychomys* (Kelly et al. 2023 y referencias ahí citadas). El registro paleontológico que ha recibido mayor atención reciente es aquel que hace a los representantes de la tribu Neotomini, cuya singularidad morfológica básica es la expresión de una hipsodoncia marcada. Tanto *Basirepomys* como *Paronychomys* están considerados como proto-neotomini, mientras *Lindsaymys* se considera como Neotomini primitivo (Martin y Zakrzewski 2019, Kelly y Martin 2022), a partir del cual se habrían diversificado 2 subtribus, Galushamyina y

Neotomina. La primera incluye a *Galushamys*, *Miotomodon*, *Protorepomys*, *Repomys* y al actual *Nelsonia*. La otra contiene menos fósiles, con solamente *Paraneotoma* y *Tsaphanomys*, además de los 3 géneros actuales y las formas fósiles conocidas de *Neotoma*. Estos clados se reconocen desde el Mioceno Tardío (Cl 3) hasta el Plioceno Tardío (Bl) donde ya aparecen representantes de géneros actuales.

En cuanto a las estimaciones de antigüedad para cada clado, Kelly et al. (2023) presentaron el análisis más actualizado y complexivo. Las edades propuestas están reflejadas en la Tabla 2.26 y los fósiles reconocidos como tales no están todos incluidos en los rangos calculados. De hecho, solamente la historia "basal" de la filogenia está asociada entre fósiles y estimación (i. e. Neotomini). Esto indica que el resto de la historia evolutiva de Neotominae no esta bien conocido y que la topología de los diferentes árboles refleja solo una porción de la diversidad viviente. Sin embargo, al considerar una historia desde el Clarendoniano para Neotomini y Onychomyini, y teniendo en cuenta la posición de ambas tribus en la hipótesis filogenética, la siguiente hipótesis es tentadora: Baiomyini y Ochrotomyini deben tener una historia evolutiva antigua. Si bien se conocen restos de *Baiomys* para el Plioceno (Hh 4 – Bl temprano), *Ochrotomys* carece de registro más antiguo que aquel del Pleistoceno (Olson 1940, Lindzey y Packard 1977). Como Baiomyini también contiene a *Scotinomys* se puede inferir una edad al menos más antigua de Hh 4 para la tribu, pero este género también carece de registro fósil más antiguo que el pliocénico (Pino 2015). Para Ochrotomyini, parece lógico proponer una historia fósil no conocida todavía (=linaje fantasma), pero la consistencia de caracteres exhibidos por *Ochrotomys* y *Honeymys* resulta llamativa. En el caso de Reithrodontomyini y Peromyscini, al ser clados hermanos de los demás, tal inferencia no se puede proponer con certeza. Se registran formas asignadas a Reithrodontomyini a partir del Plioceno (*Reithrodontomys wetmorei*, *R. rexroadensis*) y a los Peromyscini más antiguos referibles a la tribu (i. e. excluyendo los "*Peromyscus*" miocénicos descriptos por Shotwell 1967, véase también Martin y Zakrzewski 2019) no son más antiguos que el Plioceno (*Peromyscus*, Hibbard 1941a).

Sin embargo, a juzgar por la diversidad actual de ambas tribus, 27 especies en Reithrodontomyini y 90 en Peromyscini (números según Pardiñas et al. [2017a] con adiciones ulteriores de Álvarez-Castañeda et al. [2019] y León-Tapia et al. [2020]), el

clado representa al 77 % de todo Neotominae. Eso indica al menos que la radiación actual sería un evento reciente, como fue propuesto por León-Tapia et al. (2021). Al incluir *Postcopemys* en el linaje de *Peromyscus* (siguiendo a Lindsay y Czaplewski 2011), se "anclaría" al grupo por lo menos desde el Hemfiliano (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano) con una diversificación durante la primera etapa del Blanquense (Plioceno). Aunque la inferencia puede resultar dudosa con *Postcopemys*, no lo es con Gen. nov. 2 *chapalensis*, cuya similitud deja poco margen de duda de la directa asociación con el grupo *mexicanus*. La edad de Gen. nov. 2 *chapalensis* esta radiométricamente constreñida entre 3,69 y 3,44 Ma (Rincón et al. 2016), por lo que se sugiere el uso de ese taxón para fechar este grupo de especies. La separación entre las especies del grupo *mexicanus* y el grupo *megalops* (ambos considerados grupo hermanos) está estimada entre 4,9 y 1,9 Ma pero el grupo *mexicanus* tiene una antigüedad de 3,3-1 Ma (Platt et al. 2015). Hay estimaciones de antigüedad para *Peromyscus*, las cuales proponen un origen del género entre 7,06 y 1,16 Ma (e. g. León-Tapia et al. 2021). Está claro que dichas estimaciones involucran un intervalo temporal amplio, lo cual indica que estos datos tienen que ser cuidadosamente utilizados a la hora de comparar con algún registro fósil.

2.4.3 Tylomyinae

Además de las características típicamente encontradas en Tylomyinae actuales, es decir, la asociación entre tener las cúspides opuestas, la presencia de 2 cónulos y conúlidos en el M1/m1, o la presencia de complejo mesolofo, Gen. nov. 4 *esmeraldensis* comparte una serie de rasgos que parecen sustentar su asociación con esta subfamilia (Figura 2.73). La proporción relativa entre los elementos dentarios, con un m3 alargado, recuerda a *Ototylomys*. También la parte anterior del m1, incluyendo al par protocónido/metacónido y al procíngulo, muestra conexiones (conúlido lingual, metacónido, protocónido) y formas de cúspides (conúlido lingual redondo y más pequeño que un conúlido labial alargado) similares a dicho taxón. La parte posterior (i. e. detrás del ápice del protocónido y del metacónido) del m1, con un fino complejo mesolófido y un pequeño complejo ectolófido, recuerda más a *Otonyctomys*.

Gen. nov. 4 *esmeraldensis* muestra una asociación de caracteres presentes tanto en Nyctomyini como en Tylomyini, las 2 tribus actuales que componen esta particular subfamilia de cricétidos selváticos. En la estimación más reciente acerca del origen del grupo, Keith (2015) propone un origen hacia los 12,68 Ma (intervalo entre 11,73 y 16,86 Ma) con una diversificación alrededor de 11.54 Ma (intervalo entre 9,44 y 13,96). Con una edad de ca 11,7 Ma, Gen. nov. 4 *esmeraldensis* cabe en ese rango temporal. Otras formas contemporáneas, tales como *Abelmoschomys*, *Copemys*, *Honeymys* y *Tregomys* podrían ser parte de la historia evolutiva temprana del grupo, pero esta hipótesis no es acompañada por los caracteres que si se observan Gen. nov. 4 *esmeraldensis*. Si bien *Abelmoschomys* ha sido incluido en una filogenia por Rincón et al. (2016) y recuperado como Tylomyinae, buena parte de la reconstrucción que hacen estos autores resulta cuestionable. Teniendo en cuenta esas afirmaciones, sería recomendable el uso de *esmeraldensis* para calibrar el nodo basal entre las tribus de Tylomyinae en futuros estudios filogenéticos.

Resulta impactante la falta de registro fósil para Tylomyinae, por ahora restringido al Pleistoceno Superior-Holoceno (Arroyo-Cabrales y Álvarez 2003, Gutiérrez-García et al 2014). Una plausible explicación puede ser simplemente por la falta de las condiciones necesarias para la fosilización, es decir, una causa tafonómica. Los Tylomyinae vivientes se encuentran en zonas boscosas de México, Centro América y noreste de América del Sur, apenas representados por una única especie en Ecuador (*Tylomys mirae*; León-Paniagua 2017, Pardiñas et al. 2017a). Se trata de muroideos fuertemente especializados en la arboricolía (Vallejos-Garrido 2017). Es un caso clásico en paleontología el de la baja chance de fosilización de los restos de taxones de hábitos arborícolas (Jablonski y Frost 2010 y referencias ahí citas). Por tener una cobertura importante y un piso cuyo pH es ácido dado la concentración en materia orgánica, los restos óseos se descomponen rápidamente (Andrews 1995). En ese sentido, la ausencia de taxones presentando características tilominas se puede asociar a la tafonomía en un ámbito cerrado. Sin ir más lejos, eso permite plantear que el modo de vida actual arborícola es heredado del pasado, lo cual ha sido hipotetizado por Vallejos-Garrido (2017:18), al destacar en el contexto de reconstrucción de hábitats ancestrales que "un ancestro que habitaba áreas de vegetación cerrada se reconstruyó para la subfamilia Tylomyinae".

2.4.5 TAXONES *INCERTAE SEDIS* Y *COPEMYS*

Taxones y clado *incertae sedis*

Otros taxones pueden ser considerados como potenciales Sigmodontinae o mostrando una característica típicamente presente en la subfamilia, esto es, la rotación hacia la parte anterior del diente del paracono con conexión directa entre protocono e hipocono en el M2.

Este es el caso de *Bensonomys* y de varias especies antes consideradas como parte de este género politípico (Gen. nov. 1 *baskini*, Gen. nov. 8 *winkelorum*, Gen. nov. 9 *elachys*, Gen. nov. 9 *gidleyi*, Gen. nov. 9 *yazhi*) y Gen. nov. 3 *dailyi*. Aunque *Copemys barstowensis* presenta numerosos rasgos, tradicionalmente interpretados como "primitivos" y que no permiten diferenciarlo de su género, en otros también recuerdan a Sigmodontinae. Entre esos el paracono muestra una rotación hacia adelante (pero sigue incluido en la conexión entre el protocono y el hipocono), el procíngulo del M1 tiene 2 cónulos de los cuales el cónulo labial está involucrado en el complejo anterolofo y el m3 es, comparativamente, enorme.

Si bien estos taxones muestran una característica observada en Sigmodontinae, otros rasgos debilitan tal asignación. Sin embargo, tampoco pueden ser fácilmente adscritos a Neotominae cuya característica es contraria, con una rotación del paracono hacia la parte trasera del diente.

La hipótesis taxonómica alternativa es agrupar dichas especies en un único clado mayor, que podría ser de rango al menos subfamiliar. La mayoría de estas especies corresponden a la parte superior del Hemfiliano (Hh 3 y 4) y Bl temprano (entre 7 y 3 Ma) y al Barstoviano (base del Ba 2, c.a. 15 Ma). Las morfologías temporalmente más antiguas (i. e. *Copemys*) podrían conformar un grupo ancestral a las formas más recientes (i. e. *Bensonomys*).

Como fue resumido en su descripción, Gen. nov. 7 *pagei* muestra fuertes diferencias morfológicas con *Copemys*. Estas diferencias cobran importancia considerando la distribución temporal de la especie, con una presencia desde He 2 hasta Ba 2. Eso implica una morfología única, difícil de reconciliar con otra forma, a pesar del tamaño del m3.

Prosigmodon no puede ser asignado a Sigmodontinae ni a Neotominae con certeza después del estudio de los molares y su comparación con la diversidad actual. Parece compartir más caracteres presentes con neotominos (e. g. cúspides alternas, conexión indirecta entre protocono e hipocono, entre protocónido e hipocónido,y entre cónulo labial y protocono), pero se trata de rasgos de escaso valor diagnóstico (e. g. no hay rotación posterior del paracono y anterior del entocónido). Tampoco muestra características específicas de sigmodontinos (i. e. cúspides alternas, rotación anterior del paracono y posterior del entocónido). Por lo tanto, a pesar de su historial taxonómico (Jacobs y Lindsay 1981, Lindsay y Jacobs 1985, Carranza-Castañeda y Walton 1992, Peláez-Campomanes y Martin 2005), antes de la inclusión de ese taxón en un contexto filogenético, la hipótesis más parsimoniosa es tratarlo como un Cricetidae *incertae sedis*.

El caso Copemyinae

Copemys muestra una asociación de caracteres dentarios que aparece como "primitiva" para la radiación Muroidea actual, con un procíngulo del m1 y M1 uniconulados, alternancia de cúspides y el desarrollo de complejos mesolofo y mesolofido por el hipo-mesolófulo y proto-posterolofúlido, respectivamente. Con una simplificación dentaria extrema (i. e. 1 solo cónulo en el procíngulo del M1, 1 solo conúlido en el procíngulo del m1 y la ausencia de complejo mesolófido), *Tregomys* es un taxón aparte. Además, la configuración de la mandíbula de *T. dentalis* es peculiar, no reconocida en ningún otro taxón contemporáneo o actual. Sin embargo, por su edad Cl 2-3 (entre 12 y 9,5 Ma), *Tregomys* puede haber sido un linaje originado desde una forma de *Copemys*. También cabe recordar que las 3 especies de *Tregomys* fueron incluidas en *Copemys* en algún momento de su historia taxonómica (Hall 1930, Wilson 1968, Lindsay 2008).

La inclusión de *Copemys* en un clado particular ha sido propuesta en varias oportunidades. Jacobs y Lindsay (1984) definieron a la subfamilia Copemyinae como integrada por *Copemys*, *Democricetodon*, *Spanocricetodon* y dividida en 2 tribus (Copemyini, Peromyscini), a la cual fueron agregados los géneros *Fahlbuschia Karydomys*, *Primus*, *Pseudofahlbuschia* y *Renzimys* por de Bruijn (2010, véase también Theocharopoulos 2000). Lindsay (2008) propuso el nombre de

Democricetodontini para incluir a *Copemys* y *Democricetodon*. Por su parte, McKenna y Bell (1987) consideraron a *Copemys* como Cricetodontinae una subfamilia de típica representación en el Mioceno de Eurasia.

El reconocimiento de Copemyinae ha tenido una buena aceptación (e. g. Mein 2003, Flynn y Morgan 2005, Prieto y Rummel 2009, Prieto et al. 2010, Qiu 2010, Marković et al. 2016). Cabe destacar que dichos estudios han enfatizados en la expresión asiática del grupo (como *Democricetodon*). En la relación con *Tregomys*, Copemyinae integraría además a este género. En resumidas cuentas, si se reconoce Copemyinae como un clado extinto válido (de Bruijn 2010), su representación en América del Norte estaría reflejada por *Copemys* y *Tregomys*.

Sin embargo y a pesar de un estudio de caracteres riguroso, es delicado establecer un clado de este tenor (subfamiliar) cuya importancia sistemática resulta innegable. La validación ulterior de esta hipótesis vendría de la mano de un estudio filogenético incluyendo a todos los taxones aquí revisados. Como hipótesis de trabajo, Copemyinae permitiría llenar el vacío entre las formas muy antiguas de Muroidea y la radiación actual, además de contribuir a resolver la problemática acerca de la diversificación de los Cricetidae americanos no-arvicolinos.

2.5 Conclusión

En este segundo capítulo, se describió la morfología dentaria, craneana y mandibular de los muroideos no arvicolinos del Mioceno y Plioceno de América del Norte. En base a este estudio, se propuso una nueva clasificación para ubicar a varias especies de los géneros *Bensonomys*, *Copemys*, *Honeymys*, *Jacobsomys*, *Postcopemys*, *Prosigmodon* y *Symmetrodontomys*. Esta clasificación consiste en la revalidación de *Cimarronomys*, en la re-ubicación de algunas ciertas especies (en los géneros *Symmetrodontomys*, *Tregomys*) y en la descripción de taxones nuevos (Tabla 2.23). Así, se describió una nueva especie para *Honeymys* después de la atribución de parte de *H. esmeraldensis* de Kelly et al. (2020), incluyendo al holotipo, un género nuevo y se propusieron otros 9 géneros nuevos.

También se ha podido llevar adelante un estudio taxonómico comparativo incluyendo formas actuales y vivientes. En este contexto se han reconocido 4 grandes clados a partir del Mioceno Tardío de América del Norte.

En primer lugar, temporalmente hablando, se verifica una radiación Miocena integrada por *Copemys* y géneros aliados (*Postcopemys*, *Tregomys*). Aunque la morfología dentaria de estos taxones no resulta del todo concluyente para proponer relaciones fundadas con respecto a los clados vivientes, permite reforzar ideas previamente esbozadas respecto de una radiación de muroideos basales sin descendencia (Jacobs y Lindsay 1984). Estos podrían ser parte de un taxón extinto de rango subfamiliar (Copemyinae).

En segundo lugar, se identificaron varios taxones cuya morfología permite afirmar su pertenencia a Neotominae. Es el caso de *Honeymys* y del Gen. nov. 2, posibles Ochrotomyini y Peromyscini respectivamente, lo que implica la presencia de cada una en el Clarendoniano (Cl 3) y el Blanquense (Bl temprano). Estos resultados magnifican la hipótesis de una importante diversidad pretérita de la subfamilia, con el registro de al menos 2 tribus (Kelly y Martin 2022, Kelly et al. 2023 pero véase también Martin y Zakrzewski 2019, Martin et al. 2023).

Un tercer elemento sustantivo de esta revisión es la identificación de Gen. nov. 4 *esmeraldensis* como un potencial Tylomyinae, en un género que podría combinar un mosaico de caracteres representativos de las 2 tribus actuales de esa subfamilia. De confirmarse esta hipótesis, sería la primera evidencia de un tilomino y una importante adición a su historia paleontológica que arrancaría, por lo menos, desde el Clarendoniano (Cl 1).

Por último y en consistencia directa con uno de los objetivos centrales de esta revisión, el trabajo ha permitido avanzar en la identificación de formas candidatas a iluminar el origen de los Sigmodontinae. Estos taxones pueden ser asociados con la división básica de la radiación subfamiliar, por un lado, un registro de Oryzomyalia y por el otro, Sigmodontalia. Para Oryzomyalia se reconoce a *Abelmoschomys*, aunque su rango tribal no puede ser identificado. Con respecto a Sigmodontalia, se identificaron miembros de ambas tribus. *Cimarronomys* y *Symmetrodontomys* constituyen, en nuestro criterio, la primera expresión de Ichthyomyini y anclan la tribu

en el Plioceno. Para Sigmodontini se definió al Gen. nov. 6 como punto de inicio de la radiación, seguido por especies ya conocidas de *Sigmodon*, *S. curtisi* y *S. hudspethensis* además de "*Sigmodon*" *minor* cuya revisión taxonómica futura resulta ineludible. Más en detalle, estos resultados favorecen una antigüedad entre 4,95 y 4,89 Ma para la tribu y entre 1,77 y 1,4 Ma para *Sigmodon*. Todo indica una historia compleja de Sigmodontalia en América del Norte, mientras que la historia ulterior de Oryzomyalia no estaría reflejada en los depósitos fosilíferos de aquella región del mundo.

Al comparar las estimaciones propuestas en estudios previos, la mayoría de los resultados obtenidos están en correspondencia. Sin embargo, cabe destacar que en algunos casos no se emparejan, mostrando la importancia del uso del registro fósil en las calibraciones filogenéticas. Por eso se ha propuesto una lista de los taxones fósiles cuyo uso para calibrar árboles se recomienda en estudios futuros (Tabla 2.27). Por otro lado, la presencia de intervalos muy largos acerca del origen estimado de ciertos taxones (e. g. *Peromyscus*) sugiere la necesidad de una revisión más exhaustiva de estos clados actuales. Esta aproximación ha sido realizada en Muridae, familia de roedores muroideos que muestra una riqueza comparable a Cricetidae, ambos clados siendo los más especiosos de mamíferos (Denys et al. 2017, Pardiñas et al. 2017a). Los esfuerzos efectuados sobre la actualización del registro fósil integrado al desarrollo de los estudios de genómica han proporcionado una nueva y prometedora visión de la evolución de la familia (Aghová et al. 2018 y referencias ahí citadas; Kimura et al. 2021).

CAPÍTULO 3 – PALEOGEOGRAFÍA, MIGRACIONES Y EVOLUCIÓN TEMPRANA DE SIGMODONTINAE

3.1 INTRODUCCIÓN

El registro fósil de Cricetidae más antiguo en América del Sur es aquel referido a niveles sedimentarios de 7,14 Ma de edad de la Formación Andalhualá de Catamarca, Argentina (Nasif et al. 2009). Sin embargo, se trata de un material tan exiguo y con asignación anatómica y taxonómica que no permite asegurar su identidad en forma indubitable aunque se trata de una evidencia publicada (véase Ronez et al 2021a). Los restos más antiguos cuya determinación como Sigmodontinae resulta indubitable son aquellos publicados originalmente por Verzi y Montalvo (2008), para la localidad pampeana de Caleufú (Formación Cerro Azul). De hecho, en la revisión inédita de este material que llevó a cabo Barbière (2019) han sido asignados a *Necromys bonapartei* (Reig, 1978), un sigmodontino fósil originalmente descripto para la localidad de Farola de Monte Hermoso (Reig 1978). La cronología del ensamble de Caleufú es aún materia de controversia, en parte por la carencia de dataciones absolutas, pero así también por el sistema de biozonas que fue aplicado, el cual es muy discutido.Habiendo fluctuado entre Mioceno tardío (con una edad inferida de 5,7 a 5,8 Ma, según Verzi y Montalvo 2008) a Plioceno temprano (véase Prevosti y Pardiñas 2009), los trabajos más recientes tienden a convalidar esto último (e. g. Domingo et al. 2020, Prevosti et al. 2021, Romano et al. 2023). Entre 5,9 y 5,8 Ma, Candela et al. (2023) han descubiertos otro Sigmodontinae para el Mioceno Tardío del noroeste Argentino (Sigmodontinae gen. *et* sp. indet.). Sin embargo, en niveles quizás algo más antiguos de la Formación Cerro Azul, García-López y Babot (2015) reconocieron como Sigmodontinae a un espécimen originalmente determinado como un cenoléstido encontrado en la localidad pampeana de El Guanaco (véase Ronez et al. 2021a). Este material podría corresponder al más antiguo sigmodontino en el continente, ya que para su localidad de procedencia se infiere una edad Huayqueriense tardío (Sostillo et al. 2021), con una estimación cronométrica de 5,79 Ma (rango 6,11–5,31 Ma; véase Romano et al. 2023).

Para la edad Montehermosense (Plioceno temprano) se conocen 5 especies de sigmodontinos que pueden afiliarse a 2 tribus vivientes y 2 *incertae sedis*. Reithrodontini se conoce a través de *Chukimys favaloroi* Barbière et al., 2016 y de *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814) (véase Barbière 2019, Barbière et al. 2019a, Ronez et al. 2021a y referencias ahí citadas). También la tribu Phyllotini está presente con *Kraglievichimys formosus*, originalmente descripto como *Auliscomys formosus* Reig, 1978 (Barbière et al. 2019a). Beilinson et al. (2017) indicaron la ocurrencia de Phyllotini para la Formación Irene (río Quequén Salado, Buenos Aires), pero a juzgar por las figuras provistas en ese trabajo, la afiliación tribal es dudosa (Ronez et al. 2021a). Barbière (2019) propuso que la especie *Necromys bonapartei*, originalmente descripta como *Bolomys bonapartei* (Reig 1978, Massoia y Pardiñas 1993), pertenecería a un género nuevo de ubicación filogenética incierta. El último registro corresponde a un animal braquiodonte, con molares de cierta complejidad, registrado para la Formación Monte Hermoso en su localidad típica. Este taxón, aún inédito, presenta una combinación de caracteres que no encajan en ninguna de las tribus hoy día reconocidas (Ronez et al. 2021a). Aunque no existen dataciones absolutas para la Formación Monte Hermoso en Farola de Monte Hermoso (localidad típica), al menos en las exposiciones del río Quequén Salado (Cascada Grande) estos depósitos se han datado en 4,39 y 4,27 Ma (Prevosti et al. 2021).

Para la edad Chapadmalalense (Plioceno Temprano-Plioceno Tardío) se conoce una diversidad más importante, con 7 especies representando 3 tribus. Aquí el registro más antiguo de Akodontini se encuentra con "*Akodon*" *kermacki* (Teta et al. 2014) y "*Scapteromys*" *hershkovitzi* (Pardiñas 2013). La primera especie fue originalmente asignada a *Abrothrix*, pero Teta et al. (2014) propusieron que formaba un nuevo género de Akodontini (a la fecha, sin descripción formal). La tribu Phyllotini está representada por *Dankomys simpsoni* Reig, 1978 (originalmente propuesto como un Akodontini, pero reinterpretado aquí según la revisión de Barbière 2019) y *Graomys dorae* Reig, 1978. Finalmente, *R. auritus* y un nuevo género y especie descriptos por Barbière (2019) constituyen el registro de la tribu Reithrodontini para esa edad. Con la excepción de los 2 Phyllotini precedentemente citados, las otras 4 especies también se encuentran en sedimenos de edad Barrancalobense (Plioceno Tardío).

A partir del Vorohuense (Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano) los registros de Sigmodontinae son más numerosos, con la presencia de al menos 3 tribus: Akodontini, Phyllotini y Reithrodontini. Tanto "*Akodon*" *magnus* (Teta et al. 2014) como *Akodon lorenzinii* Reig, 1987 representan a la primera de ellas. *Panchomys steppani* Pardiñas, 1997; *Pardinamys humahuaquensis* Ortiz et al., 2012; y una especie nueva de ese mismo género (agregada por Barbière 2019) fueron descriptos como Phyllotini. *R. auritus*, *Chukimys favaloroi*, *Dankomys vorohuensis* Reig, 1994 y *Olimpicomys vossi* Steppan y Pardiñas, 1998 representan a Reithrodontini. Los 2 últimos taxones fueron revisados por Barbière (2019) y considerados como pertenecientes a esta tribu, en lugar de Phyllotini. En el mismo estudio se propuso también que *D. simpsoni* fuera atribuido al género *Chukimys*. Para concluir con la ocurrencia pliocena de sigmodontinos, 2 taxones *incertae sedis* se registran para el Vorohuense: *Cholomys pearsoni* Reig, 1980 (originalmente descripto como Wiedomyini pero excluido de dicha tribu por Pardiñas y Barbière 2017) y un género y especie nuevos descriptos por Barbière (2019). Cabe destacar que todos estos registros son, geográficamente, de Argentina, en especial de la región pampeana. Unos pocos materiales adicionales, supuestamente representando depósitos del Plioceno tardío, han sido recientemente descriptos para Venezuela y asignados a los Oryzomyini *Oligoryzomys* sp. y *Zygodontomys* sp. (Ronez et al. 2023).

A partir del Pleistoceno los yacimientos fosilíferos son mucho más numerosos y dispersos en todo el continente, ya sea en Argentina (e. g. Pardiñas 1997, 2008, Steppan y Pardiñas 1998, Ortiz et al. 2000, 2012b, 2019, Pardiñas et al. 2003), Bolivia (e. g. Takai et al. 1984, Steppan 1996, Pardiñas y Galliari 1998, Machado et al. 2014), Brasil (e. g. Carleton y Olson 1999, Hadler y Ferigolo 2004, Hadler et al. 2016, Neves et al. 2017, 2020, Pires et al. 2018, Boroni et al. 2021), Chile (e. g. Rau y Yáñez 1980, Simonetti y Rau 1989), Ecuador (e. g. Fejfar et al. 1993, 1996, Moreno et al. 2017, Ronez et al. 2021b), Paraguay (e. g. Torres et al. 2015), Perú (e. g. Czaplewski 1991) y Uruguay (e. g. Mones y Castiglioni 1979, Ubilla et al. 1994, 2004).Incluso hay registros en la región caribeña (e. g. Hooijer 1967, Eshelman y Morgan 1985, Turvey et al. 2010, 2017, Zijlstra et al. 2010, 2014, Brace et al. 2015).

En América Central no fueron descubiertos, hasta ahora, restos más antiguos que de edad Pleistoceno Superior de Costa Rica (Las Palmeras de San Carlos,

Laurito-Mora 2003). Además de restos referidos a *Reithrodontomys* Giglioli, 1874 y *Sigmodon* Say y Ord, 1825, de la localidad Las Palmeras (Costa Rica) se conocen los tilominos más antiguos, con *Tylomys watsoni* Thomas, 1899. Consecuentemente, Tylomyinae, desde el punto de vista paleontológico, casi carece de registro.

En el Capítulo 1 de esta tesis se han establecido caracteres morfológicos que contribuyen al reconocimiento de subfamilias y tribus de Cricetidae. En el Capítulo 2, se han revisados los muroideos fósiles de América del Norte originalmente propuestos como vinculados al origen de Sigmodontinae. El objetivo de este Capítulo 3 es proponer, en forma tentativa pero fundada, una reconstrucción biogeográfica histórica integral que permita vincular eventos geo-bióticos que se consideran cruciales para el origen y diversificación temprana de los sigmodontinos.

3.2 Materiales y métodos

El contexto cronológico sigue a la lógica de NALMA definidos en el capítulo anterior (Lindsay et al. 2002, Tedfort et al. 2004, Woodburne 2004, Flynn et al. 2005) y SALMA (por South American Land Mammal Age) con actualizaciones recientes (Prevosti y Forasiepi 2018, Prevosti et al. 2021).

La metodología empleada para la calibración del consenso filogenético construido en el Capítulo 1, a partir de los datos sistemáticos del Capítulo 2, es la de Bapst (2012) mediante el programa R. Se trata de la función "timpePaleoPhy()" del paquete paleotree, usando la calibración "mbl" con un largo mínimo de rama de 0,1 Ma. Las reconstrucciones paleogeográficas están realizadas a partir de los mapas de Scotese y Wright (2018) con los detalles geográficos más recientes (e. g. Hernández et al. 2005, Wesselingh y Salo 2006, Hoorn et al. 2010, 2022, Antoine et al. 2013, Boosntra et al. 2015, Prevosti y Forasiepi 2018, Sousa et al. 2021). Las menciones a temáticas anatómicas (i. e. morfología del cráneo, de la mandíbula y de los molares) se realizaron en base a las contribuciones de Hershkovitz (1962), Reig (1977) y Barbière et al. (2019b).

3.3 Resultados

En esta sección se propone un resumen de los registros fósiles de roedores muroideos vinculados a Sigmodontinae desde el Mioceno Tempreno. Los registros están representado en la Figura 3.1.

3.3.1 Mioceno Temprano y Medio

En América del Norte, esta época está caracterizada por la primera aparición de *Copemys* en el registro fósil, desde el He 1 de California. Cabe destacar que la presencia de *Copemys* se verifica en la mitad oeste y noroeste del continente, con un único registro en Florida. El Mioceno Medio está marcado también por la presencia de *Tregomys*.

En América del Sur no hay registro de Cricetidae para este momento. Sin embargo, existen depósitos al norte del continente, de los cuales fueron descubiertas faunas completas. Un caso particular es la localidad colombiana de La Venta, tanto por la abundancia en fósiles como por su ubicación geográfica. Este sitio ha entregado una fauna muy rica en mamíferos, incluyendo a roedores, incluso algunos caviomorfos de tamaño muy pequeño, quirópteros, etc. Hasta ahora, carece de Cricetidae (Walton 1990, Kay et al. 1997, Boivin et al. 2021 y referencias ahí citadas).

3.3.2 Mioceno Tardío

Esta época es clave en la evolución de Cricetidae en América, tanto por los eventos bióticos y abióticos ocurridos. El inicio de esta sub-época marca la última aparición de *Copemys* en el registro fósil, así como la de los taxones aliados como potencial es Copemyinae (e. g. *Tregomys*). Los primeros restos identificados como representantes de las subfamilias vivientes son, en orden cronológico:

- Gen. nov. 4 (Cl 2) representando a Tylomyinae;
- *Honeymys*, *Lindsaymys*, *Basirepomys*, *Paronychomys* y *Acrolophomys* (Cl 2 y Cl 3) representando a Neotominae;
- *Abelmoschomys* (Cl 3) representando a Sigmodontinae.

Si bien para Tylomyinae no se puede proponer una asignación tribal, no es el caso de las demás subfamilias. *Basirepomys* y *Paronychomys* están considerados

como stem Neotominae, *Lindsaymys* como Neotomini (Martin y Zakrzewski 2019, Kelly y Martin 2022) y *Acrolophomys* como Onychomyini (Kelly y Whistler 2014, Kelly et al. 2023). Si bien fue originalmente propuesto como ?Sigmodontinae, *Honeymys* posiblemente representa a Ochrotomyini (véase Capítulo 2). *Abelmoschomys* representa a Oryzomyalia y constituye el único registro de este clado (en América del Norte) hasta el Pleistoceno Superior, donde se registran Oryzomyini aún vivientes (de hecho, *Oryzomys palustris*, Hibbard y Taylor 1960, Dalquest 1962, Hibbard 1963, Webb 1974, Kurten y Anderson 1980, Webb y Wilkins 1984, Hulbert y Pratt 1998, Genoways 2023). La cúspide del Mioceno Superior (Hh 4) está caracterizada por la primera aparición de Sigmodontalia en América del Norte, con la presencia tanto de Sigmodontini (Gen. nov. 6, en esta tesis) como Ichthyomyini (*Symmetrodontomys*, la afiliación de acuerdo con esta tesis). *Cimarronomys* tiene una extensión temporal similar, pese a la discusión acerca de su pertenencia tribal o no.

Hasta el final del Mioceno no se han reportado registros confiables de Cricetidae en América del Sur, a pesar de la presencia de un resto controversial para un depósito de la formación Andalhualá (Argentina) con edad de 7,19 Ma (Nasif et al. 2009, Ronez et al. 2021a). Esto resulta significativo, considerando los numerosos yacimientos miocénicos portadores de restos de otros grupos de roedores, más aún en lugares "claves" (véase Vucetich et al. 2016).

3.3.3 Plioceno

Durante el Plioceno se verifican más cambios en América del Sur que en América del Norte, en lo que hace al registro de muroideos. En América del Norte hay una continuidad con los registros del Mioceno Tardío (Hh 4) de Sigmodontini e Ichthyomyini. El registro de Ichthyomyini se extiende hasta el final del Plioceno (Bl temprano) con *Symmetrodontomys* (*Cimarronomys* tiene un biocron similar, pese a la discusión acerca de su pertenencia tribal o no), mientras que el de Sigmodontini se registra hasta la actualidad (Martin 1979). Cabe destacar que cada tribu esta expresada todavía por clados extintos.

En América del Sur los cricétidos aparecen, por primera vez en el registro en el Huayqueriense tardío, a través de un Sigmodontinae indet (Figura 3.2). A partir del Montehermosense ya acontece el registro de sigmodontinos stricto sensu,

representados por *Kraglievichimys* y *Necromys bonapartei*. Estos caracterizan a Phyllotini y a Sigmodontinae *incertae sedis*, de acuerdo a la revisión de Barbière (2019 y referencias ahí citadas) En el Chapadmalalense, Akodontini, Phyllotini y Reithrodontini están representados por *Akodon*, *Graomys* y *Dankomys,* y *Reithrodon*, respectivamente. Desde el Barrancalobense en adelante, la diversidad en Sigmodontinae se hace mucho más importante, con la presencia de Akodontini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini y otros taxones cuya afinidad tribal es incierta (Barbière 2019). Cabe destacar que estos registros son todos de Argentina (véase Ronez et al. 2021b y las referencias ahí citadas). En otras regiones del continente, el único otro registro de Sigmodontinae de esta antigüedad corresponde al Plioceno Tardío. Se trata de *Oligoryzomys* sp. y *Zygodontomys* sp. en Venezuela (ca 2,6 Ma; Carrillo-Briceño et al. 2021, Ronez et al. 2023).

3.3.4 Pleistoceno

A partir del comienzo del Cuaternario los registros son mucho más diversos y en su mayoría se reconoce el establecimiento de los géneros actuales de Sigmodontinae. En América del Norte se verifica una radiación de *Sigmodon* (Peláez-Campomanes y Martin 2005). Cabe destacar que esta región carece de registro de Oryzomyalia hasta el Pleistoceno Superior. En América Central, recién a partir del Pleistoceno Superior se registran Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae (Laurito Mora 2003). En América del Sur, a partir del Sanandresense (Plioceno Temprano) y para el resto del Pleistoceno y Holoceno, se conocen yacimientos portadores de cricétidos en Argentina (e. g. Pardiñas, 1997, 2008, Steppan y Pardiñas, 1998, Ortiz et al. 2000, 2012b, 2019, Pardiñas et al. 2003), Bolivia (e. g. Takai et al. 1984, Steppan 1996, Pardiñas y Galliari 1998, Machado et al. 2014), Brasil (e. g. Carleton y Olson 1999, Hadler y Ferigolo 2004, Hadler et al. 2016, Neves et al. 2017, 2020, Pires et al. 2018, Boroni et al. 2021), Chile (e. g. Rau y Yáñez 1980, Simonetti y Rau 1989), Ecuador (e. g. Fejfar et al. 1993, 1996, Moreno et al. 2017, Ronez et al. 2021b), Paraguay (Torres et al. 2015), Perú (e. g. Czaplewski 1991), Uruguay (e. g. Mones y Castiglioni 1979, Ubilla et al. 1994, 2004), Venezuela (e. g. Carrillo-Briceño et al. 2021, Ronez et al. 2023) y hasta en la región de las Antillas (e. g. Hooijer 1967, Eshelman y Morgan 1985, Turvey et al. 2010, 2017, Zijlstra et al. 2010, 2014, Brace et al. 2015).

3.4 Discusión

3.4.1 Principales eventos geo-bióticos en América del Sur desde el Mioceno

3.4.1.1 Conexión con América del Norte y América Central

En forma concomitante, desde el Mioceno hasta la actualidad, América del Norte, América Central y América del Sur han estado territorialmente unidas en 2 oportunidades, dando lugar a 2 hipótesis paleogeográficas (Figura 3.3). La primera es la formación del Istmo de Panamá y su asociación con los eventos del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI por Great American Biotic Interchange). La otra es la presencia de un conector entre América del Sur y América del Norte a través de las Antillas. Estos eventos han sido bien estudiados y revisados (e. g. Jaramillo 2018, Iturralde-Vinent y MacPhee 2023). A continuación, se detallan ambos procesos y se contextualizan en relación con la evolución inferida de Sigmodontinae.

El GABI y la formación del Istmo de Panamá

El GABI es un evento complejo. En líneas generales se caracteriza por migraciones (o intercambios) de faunas entre América del Norte/Central y América del Sur merced a la conexión terrestre entre ambas masas continentales, hasta entonces aisladas durante todo el Cenozoico. Estas interacciones bióticas tuvieron como principal resultado el remplazo de las faunas de América del Sur por las de América del Norte, las cuales fueron consideradas originalmente más competitivas. Numerosos estudios han contribuidos al tema desde un punto de vista mastozoológico, con contribuciones destacadas desde Simpson (1950, 1953) a Woodburne (2010, véase Domingo et al. 2020).

En forma clásica, el GABI se interpreta como un evento en varios pulsos migratorios durante el Pleistoceno (e. g. Woodburne et al. 2006, Woodburne 2010). Los mayores fueron 4 y se escalonan cronológicamente en 2,6-2,4, 1,8, 0,8-0,7 y 0,125 Ma (Figura 3.4). Sin embargo, cabe destacar que, además de estos pulsos, se reconocen otros eventos migratorios "menores" (Figura 3.4). De hecho, desde el Mioceno Temprano hay un registro de plantas Annonaceae, Euphorbiaceaede y Humiriaceae, todas de origen austral, en Panamá (20-18 Ma - Jaramillo et al. 2014, Rodríguez-Reyes et al. 2014). Otros depósitos contemporáneos han revelado la presencia de tortugas,

serpientes y cocodrilos, usualmente encontrados en América del Sur, en América Central (Cadena et al. 2012, Head et al. 2012, Hastings et al. 2013, Scheyer et al. 2013). En el Plioceno se encuentran restos de *Titanis*, un ave no-voladora del orden Cariamiformes, en América del Norte (MacFadden et al. 2007).

Otra lectura del GABI es la estrictamente geológica, que implica la formación del Istmo de Panamá, de importancia crucial al constituir el puente terrestre entre los continentes. Desde el Mioceno Medio y hasta el establecimiento completo del mismo, esta región se interpreta como una zona de tipo archipiélago, con numerosas islas capaces de establecer conexión durante descensos eustáticos (Coates et al. 2004). Montes et al. (2015) han evidenciado tierras emergidas hacia los 15 Ma (Mioceno Medio). En el lapso 10-7,5 Ma se han registrados conexiones terrestres intermitentes (Duque-Caro 1990, Coates et al. 2004). Además, la formación del istmo también se puede reflejar como el final de las conexiones entre el Océano Pacífico y el Atlántico. Estas también están consideradas como intermitentes (Beu 2001, Kirby y MacFadden 2005). Se registra un aumento de la salinidad del Atlántico para ese período, indicando la ausencia de conexión entre el Mar Caribe y el Océano Pacífico además de un mayor levantamiento de la región entre 12 y 10 Ma (Bandy y Casey 1973, McDougall 1985, Duque-Caro 1990, McNeill et al. 2000, Harmon 2005, Poore et al. 2006, Sepulchre et al. 2014). Otros modelos indican que el flujo entre el Pacífico y el Caribe habría estado interrumpido en aguas de profundidad intermedia (i. e. entre 200 y 500 m de profundidad). Se registra una disminución importante de la profundidad del agua antes de 4,7 Ma, que quedó ulteriormente constante (Bell et al. 2015). Finalmente, todas las conexiones marítimas entre el Pacífico y el Caribe habrían cesado entre 4,2 y 3,5 Ma (Haug y Tiedemann 1998). Tanto los modelos de oceanografía como las pruebas geológicas están de acuerdo en postular un inicio de la formación de Istmo de Panamá hacia el intervalo 12-10 Ma (Duque-Caro 1990, Beu 2001, Coates et al. 2004, Kirby y MacFadden 2005). Otros elementos, tales como las glaciaciones en el hemisferio norte y las características del Mar del Caribe también han tenido su importancia. Sin embargo, solo una glaciación hace 2,7 Ma parece ser significativa y correlacionada con el GABI (Haug y Tiedemann 1998, Haug et al. 2004), aunque esta hipótesis no estaría libre de controversias (Molnar 2008, Fedorov et al. 2013, Vizcaíno et al. 2010, Fedorov et al. 2013, 2015, Brierley y Fedorov 2016).

Cabe recordar que si bien las ideas del GABI están basadas principalmente en el registro de mamíferos (e. g. Woodburne 2010), este proceso implica a toda la diversidad biótica. En este sentido muchos estudios propusieron una estimación de las edades de divergencia a través de tasa de migraciones y vicarianza, ya sea en aves, insectos, plantas, anfibios, peces, etc. (e. g. Roubik y Camargo 2011, Pinto-Sanchez et al. 2012, Alda et al. 2013, Elmer et al. 2013, Ornelas et al. 2014, Bacon et al. 2015, Carrizo García et al. 2022). Estas contribuciones apuntan a un incremento significativo de las tasas de migraciones y vicarianza alrededor de 10 Ma con 2 picos entre 10-7,2 Ma y 6,0-5,1 Ma. En otras palabras, indican un intercambio previo a los pulsos principales del GABI.

Finalmente, los 2 principales hallazgos del GABI, a saber (a) la contemporaneidad del evento con el establecimiento del Istmo de Panamá y (b) un remplazo de las faunas de América del Sur por las de América del Norte, merecen ser reconsiderados. Primero, tanto las evidencias fósiles como los modelos genéticos favorecen un intercambio desde 10 Ma con una aceleración alrededor de 2.,5 Ma, y no 3,5 Ma como sugieren los datos geológicos (Webb 1976, 2006, Woodburne 2010, Forasiepi et al. 2014, Leite et al. 2014, Bacon et al. 2015, Carrillo et al. 2015). Además, en sitios geográficamente próximos al Istmo de Panamá y en un tiempo ligeramente anterior al primer pulso (2,7 Ma), los taxones encontrados reflejan faunas más sudamericanas que norteamericanas (Forasiepi et al. 2014, Jaramillo et al. 2015, Moreno et al. 2015, Suarez et al. 2016). Esto sugiere que ocurrió una intensificación del GABI durante el Pleistoceno y que la formación del Istmo de Panamá no habría sido necesariamente el factor principal. Otros que podrían haber influido en forma significativa son las glaciaciones en el hemisferio norte, la reducción de las precipitaciones en las 3 Américas, o los niveles bajos del mar en periodos glaciares (Webb 1976, 1978, 2006, Molnar 2008, Woodburne 2010, Smith et al. 2012, Leigh et al. 2014, Bacon et al. 2016). El otro tema es el de la potencial competencia entre faunas (Simpson, 1983, Vrba 1992). Se ha mostrado que las faunas de América del Sur habían sido remplazadas por las faunas del Norte. Sin embargo la diversidad actual de Panamá está basada en linajes de América del Sur (Jaramillo 2018). En el Mioceno Temprano (20-18 Ma) los registros panamenos indican, lógicamente, una dominancia de linajes norteamericanos (Whitmore y Stewart 1965,

Slaughter 1981, MacFadden y Higgins 2004, MacFadden 2006a, 2006b, 2009, MacFadden et al. 2010, 2012, Rincón et al. 2012, 2013).

A modo de resumen, si bien existen claras evidencias de un intercambio global entre América del Norte/Central y América del Sur durante el Pleistoceno, tampoco hay que descartar eventos migratorios anteriores en un contexto geológico favorable con conexiones intermitentes. Las reconstrucciones ambientales indican un bioma de bosque tropical para América Central (Jaramillo et al. 2014).

GAARlandia

Otra hipótesis de conexión entre América del Norte y América del Sur es la hipótesis de GAARlandia, por "Greater Antilles Rise-Aves Ridge" (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Se trata de la evidencia geológica de un puente entre el extremo Norte de América del Sur (al Norte de Venezuela) y América del Norte, a través de las Antillas mayores y una estructura al oeste de las Antillas menores denominada "Aves Ridge". Esta estructura es entiende como desarrollada por encima de un basamento volcánico Cretácico-Eoceno? y muestra rocas sedimentarias desde el Eoceno hasta la actualidad (Iturralde-Vinent y MacPhee 2023 y referencias ahí citadas). Estos sedimentos son marinos hasta el límite entre el Eoceno y Oligoceno, donde se encuentran sedimentos continentales (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). La presencia de sedimentos marinos desde el Mioceno Medio indica un hundimiento en esta época (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999, 2023, Garrocq et al. 2021). En el Mioceno Medio de Cuba aparecen faunas de América del Sur, a saber, Primates y roedores Capromyidae (MacPhee et al. 2003, Fabre et al. 2014, Jaramillo 2018). La escasez del registro fósil puede ser explicada por la naturaleza misma de este complejo ensamble, actuando más como un filtro que como un corredor abierto en el cual todos los elementos bióticos podían participar (Iturralde-Vinent y MacPhee 2023:5). Aunque este es el único registro que indica conexiones entre ambas regiones. Sin embargo, no hay consenso acerca del momento en que ocurrió de dicha conexión terrestre, tanto en su establecimiento como en su colapso (véase Graham 2003, Hedges 2006, Ali 2012, Vélez-Juarbe et al. 2014, Philippon et al. 2020, Ali y Hedges 2021, Cerpa et al. 2021, Garrocq et al. 2021). En la actualidad solamente quedan 2 islas emergentes, Aves y Blanquilla; las tierras restantes que habrían participado en estas conexiones se

encuentran por debajo de los 1.000 m de profundidad (Iturralde-Vinent y MacPhee 2023).

Fabre et al. (2014) revelaron, a través de modelos moleculares, que la presencia de Capromyidae se podría atribuir a un evento posterior al puente de islas característicos de GAARlandia (véase también Davalos 2004). Otros estudios han evidenciados evento de radiación y/o migración entre el Mioceno Tardío y la actualidad involucrando diversos grupos (e. g. Davalos 2004, Crews y Gillepsie 2010, Fabre et al. 2014, Tong et al. 2019, Price et al. 2022, Carrizo García et al. 2022). Hay, además, evidencia de poblamiento de las Antillas menores por Sigmodontinae (e. g. Brace et al. 2015, véase Ronez et al. 2021b:tabla2). Entre todos estos, el más antiguo es el género *Cordimus* (Figura 3.5). Este taxón fue descrito por Zijlstra et al. (2014) para depósitos Plioceno superior-Holoceno de Curaçao y Bonaire (Paises Bajos), con 3 especies. La especie tipo, *C. debuisonjei*, tiene una antigüedad de 2,3–1,3 Ma. Por su morfología, fue asociada con *Copemys* y con un potencial vínculo con la historia temprana de la subfamilia. Los demás sigmodontinos presentes en esta región han sido revisados en numerosas oportunidades (e. g. Carleton y Olson 1999, Turvey et al. 2010, 2017, Brace et al. 2015, Ronez et al. 2021b). En este contexto, el éxito del potencial de distribución de Oryzomyini -al parecer la única tribu con un marcado historial de colonización de islas continentales y oceánicas- ha sido subrayado por Ronez et al. (2021b, véase también Genoways 2023), pero sin poder concluir sobre la raíz de esta observación. En los mismos depósitos de *C. debuisonjei* se registra una cuarta especie, que permanece inédita. En su morfología general, recuerda a un Oryzomyini. Zijlstra et al. (2014:11) destacaron que "*Cordimus* may be close to the sigmodontine stem, an early offshoot of the *Copemys*-like stock that presumably entered South America and radiated into the Sigmodontinae." Al ser comparado con *Abelmoschomys*, la similitud es más fuerte todavía (Figura 3.5). Pero no hay que descartar que se trata de formas con molares de estructura oclusal simplificada, por lo cual aquellos accidentes persistentes resultan muy similares. Sin embargo, que ambos taxones compartan el rasgo de un único conúlido en el m1, constituye al menos una rareza en Sigmodontinae (Pardiñas et al. 2022).

Los modelos de corrientes marinas indican desde el Oligoceno una orientación principal sureste-noroeste (Iturralde-Vinent y MacPhee 2023 y referencias ahí citas).

La presencia de corrientes con esas características favorece los movimientos bióticos de América del Sur hacia las Antillas. En este sentido, sostiene los términos de Fabre et al. (2014:4, véase también Davalos 2004): "several dispersal events might have taken place from the Late Miocene. Multiple sweepstake colonizations could have been the consequence of island connections or rafting events during Plio-Pleistocene glacial cycles."

Hacia el Mioceno Medio, América del Norte podría haber estado conectada con América del Sur, pero las evidencias aún son poco contundentes y se han esgrimido recién en las últimas décadas. A nivel temporal, las reconstrucciones geográficas no permiten afirmar una posible migración de un Oryzomyalia basal, pero cabe destacar que después de la desaparición de GAARlandia, las Antillas menores habrían podido actuar como ruta de dispersión. Sin embargo, todas las evidencias, desde el registro fósil a los modelos moleculares y oceanográficos, indican la predominancia de migraciones de sur a norte y no a la inversa. Finalmente, cabe recordar que el Oryzomyalia más antiguo está presente en una región cuya conectividad, a través de las Antillas, ha sido comprobada (e. g. Zijlstra et al. 2014).

3.4.1.2 Paleogeografía de América del Sur

A nivel geográfico, las reconstrucciones para el Mioceno de América del Norte indican una transgresión marina en las áreas bajas de las costas del golfo de México y de la costa este de EE. UU. (Scotese y Wright 2018, Iturralde-Vinent y MacPhee 2023). En el Mioceno Tardío se verifica la regresión de los cuerpos de agua presentes durante en el Mioceno Temprano. Eso tiene, por consecuencia, la liberación de tierras bajas en la costa del golfo de México y de la península de Florida, posibilitando la migración de faunas (incluyendo a un ancestro de Oryzomyalia) hacia el este y el sur.

América del Sur, durante el Mioceno, estuvo dividida en varias porciones emergidas, en particular hacia su mitad boreal. Al norte, entre los Andes y los escudos guyano y brasilero, existió una configuración compuesta de lagos, ríos y pantanos, denominada sistema de Pebas (Lundberg et al. 1998, Wesselingh et al. 2001, Wesselingh 2006, Hoorn et al. 2010, 2022, Bloom y Lovejoy, 2011, Cooke et al. 2011, Benites-Palomino et al. 2020). Este complejo se formó durante el Mioceno Temprano y alcanzó su apogeo durante el óptimo climático del Mioceno Medio (17-15 Ma), para

luego ir decreciendo alrededor de 8-10 Ma. Las evidencias geológicas y fósiles indican 3 fenómenos (a) una radiación de los clados acuáticos y/o semi acuáticos como moluscos o reptiles (e. g. Wesselingh y Ramos 2010, Fontanelle et al. 2021), (b) una barrera física a la especiación de los taxones terrestres como mamíferos o plantas (e. g. Wesselingh y Salo 2006, Antonelli et al. 2009), (c) la presencia de ciclos ambientales favoreciendo subidas y bajadas del nivel y penetración del mar, así como intercambios bióticos (Hoorn et al. 2022). Dos grandes etapas han sido reconocidas durante el desarrollo de Pebas, la primera corresponde a una influencia marina y la segunda a una influencia lacustre, esta última concomitante con la reducción del sistema (Cozzuol 2006, Hoorn et al. 2010, 2017). Notablemente, el fin de Pebas estaría asociado -al menos temporalmente- con la radiación de diversos clados (e. g. amfibios, mariposas - Santos et al. 2009, Condamine et al. 2012, Blandin y Purser 2013, Matos-Maraví et al. 2013, Chazot et al. 2019, Réjaud et al. 2020).

En el Cono Sur, una transgresión que ingresó desde el océano Atlántico se estableció entre el Mioceno Medio y el Mioceno Tardío, el denominado mar Paranense, que dividió al oeste una sección Andina y al este, una sección de tierras emergidas, incluyendo parte del escudo brasilero (altos de Asunción, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006, Candela et al. 2012). Existen debates acerca de su velocidad de regresión, pero está claro que ocurrió después del pico de la transgresión a 9.,5-10 Ma (Rinderknecht et al. 2018). Cabe destacar que durante el Mioceno esta transgresión se conectó al sistema de Pebas, tal como atestiguan diversos registros de vertebrados (Webb 1995). Estas dos grandes áreas estuvieron flanqueadas al oeste por la Cordillera de los Andes y al este por la presencia de los cratones, o escudos Guayano y Brasilero, estructuras geológicas positivas remanente de tiempos precámbricos (Cordani et al. 1988, Gibbs y Barron 1988).

3.4.1.3 Clima y Flora

Después de óptimo climático del Mioceno Medio, el clima de América del Sur fue cambiando paulatinamente. El inicio de la regresión del mar Paranense estuvo acompañado de la emergencia de grandes áreas de topografía baja, siendo hábitats para fauna durante el intervalo 11–7 Ma (Mioceno Tardío). Este período, denominado "Edad de las Planicies Australes", tiene su inicio correlacionado con la fase "Quecha"

de la orogénesis de la cordillera patagónica y principal (14-10 Ma, Irigoyen 1979, Pascual y Bondesio 1982, Marshall et al. 1983, Pascual et al. 1996, Ortiz-Jaureguizar 1998, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006). El Plioceno marca el acmé de la "Edad de las Planicies Australes", período que culmina con el establecimiento de condiciones similares a las actuales en la región de la cordillera central de Argentina y Chile durante la fase "Diaguita" (7-3 Ma) (Irigoyen 1979). Cabe destacar que también estuvo acompañado de una caída general de las temperaturas, con una primera gran glaciación, de mayor impacto en Patagonia, hacia los 2,3 Ma (Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006 y referencias ahí citadas).

En relación a la vegetación, durante el Mioceno Tardío en la Patagonia se estableció una composición florística típica de ambientes abiertos y secos (Barreda y Palazzeni 2007, Bellosi et al. 2021). Los registros fósiles de mamíferos herbívoros muestran 2 grandes cambios en la dieta (MacFadden et al. 1996). Primero, a partir de 9 Ma, se registran las primeras dietas incorporando plantas C4, hasta ese momento básicamente orientadas hacia C3. El otro cambio es entre 6,5 y 3,9 Ma con registro de dietas exclusivas en C4. El incremento de este último tipo habría tenido su apogeo hacia el Plioceno Temprano (70% según Jacobs et al. 1999).

3.4.2 Evolución de Cricetidae

3.4.2.1 Origen y dispersión de Sigmodontinae

La biogeografía histórica y diversificación temprana de Sigmodontinae han sido temas de recurrente discusión desde Hershkovitz (1962, 1969, véase también Reig 1980, 1984, 1986) hasta la actualidad (e. g. Maestri et al. 2019, Pardiñas et al. 2022, Vallejos-Garrido et al. 2023). Sin embargo, la problemática no ha sido integrada en un contexto general. El objetivo de esta sección es discutir la información reciente, en particular el registro fósil de América del Sur en un contexto paleogeográfico, para poder conjeturar los tiempos y/o áreas de diversificación original del grupo y de los clados que lo componen en la actualidad a juzgar por la evidencia fósil antigua (Figuras 3.4 y 3.6).

Diversificación de los clados actuales de Sigmodontinae

Durante el Mioceno Tardío y Plioceno algunas tribus actuales ya tienen registro fósil, a saber: Phyllotini y Reithrodontini en los yacimientos más antiguos, Akodontini y Oryzomyini, además de especies *incertae sedis* (Barbière 2019 y referencias ahí citadas). También se sabe que la primeria aparición de *Abelmoschomys* ocurrió hace 9,5-8,5 Ma (Baskin 1986, Ronez et al. 2021a), es decir entre el Huayqueriense-Chasiquense. Aquí se mapeó la distribución actual de los grandes clados de Sigmodontinae o, en su defecto, de las áreas de mayor riqueza específica en el caso de distribuciones muy ubicuas, superpuesta a una reconstrucción de la paleogeografía del intervalo (Figura 3.7). Cuatro grandes patrones de distribución parecen emerger:

- Predominancia de taxones andinos, incluyendo Abrotrichini, Akodontini (parte), Andinomyini, *Chinchillula*, Euneomyini, Neomicroxini, Phyllotini, Rhagomyini (parte) y Thomasomyini;
- taxones asociados con la parte este y sur del escudo brasilero, donde *Abrawayaomys*, Akodontini (parte), *Delomys*, Rhagomyini (parte) y Wiedomyini están mejor representados;
- taxones más sureños y patagónicos, Abrotrichini (parte), Euneomyini (parte), Phyllotini (parte) y Reithrodontini;
- finalmente, Oryzomyini muestra un máximo de riqueza específica mucho más boreal.

Pero quizás lo más impactante es la relación entre los clados reconocidos en el Capítulo 1 y las condiciones paleogeográficas. Tanto el clado Abrotrichini/Wiedomyini, como Phyllotini-*Delomys*, Reithrodontini-*Abrawayaomys* o Thomasomyini-Rhagomyini aparecen "separados" por el mar Paranense. Es también el caso de Akodontini, tribu que durante mucho tiempo fue considerada como incorporando varios clados, progresivamente deconstruidos como tribus (véase, entre tantos otros, Hershkovitz 1962, Massoia 1980, 1981, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, Pardiñas et al. 2020, Cañón 2021). Esto sugiere que se puede reconocer una "diversidad andina" versus una "diversidad atlántica". En el caso del clado Andinomyini, *Chinchillula*, Euneomyini y Neomicroxini, todos son andinos. Estos grupos, al menos en sus rangos geográficos actuales, parecen guardar relación con

los límites de la transgresión del Mar Paranense. La regresión de este último aconteció hace aproximadamente 10-9,5 y 5 Ma (Rinderknecht et al. 2018). Esto podría estar indicando un marco temporal para la diversificación de estas tribus, a la par de este evento regresivo.

Aunque Oryzomyini muestra una diversidad mucho más grande a nivel geográfico, manifiesta un sector donde la riqueza es claramente menor (Fig. 3.7). Esta área coincide con la reconstrucción del final del sistema de Pebas (e. g. Boonstra et al. 2015). Además, esta tribu muestra la mayor capacidad de dispersión de toda la subfamilia, al menos por ser la que ha colonizado alejados territorios insulares (Ronez et al. 2021b, véase también Genoways 2023). Esto podría estar sugiriendo que la diversificación de Oryzomyini se hizo en un tiempo en el cual todavía estaba activo el sistema de Pebas. Aquí el rango temporal es mucho más pequeño, ya que la regresión de Pebas se ha estimado en 8 Ma (e. g. Hoorn et al. 2022).

Tanto Ichthyomyini como Sigmodontini parecen carecer, al menos en sus rangos actuales, de relación directa con la paleogeografía miocénica de América del Sur. Esto podría estar sugiriendo (a) un ingreso al continente más reciente o (b) un origen extra-continental. Al contrastar estos supuestos con el registro fósil de ambas tribus, se observa cierta congruencia. Los primeros restos para ambas tribus se dan en sedimentos datados en alrededor de 5 Ma (Hh 4) y se ubican en América del Norte (véase Capítulo 2). La dispersión hacia América del Sur podría haber ocurrido a posteriori, probablemente durante un pulso del GABI (pero véase, en contrario, la evidencia molecular en Peppers et al. 2002, Henson y Bradley 2009, Lessman et al. 2011, Salazar-Bravo et al. 2023).

Todo esto poco aporta a un aspecto central, que es el lugar de origen de la diversificación de la subfamilia. Además de Cricetidae, hay otros grupos de pequeños mamíferos no-voladores en América del Sur. Tanto la evidencia fósil como las estimaciones moleculares han brindado evidencias diversas sobre la evolución de primates, marsupiales y roedores caviomorfos. Para el primero, el mayor episodio de diversificación está estimado en 20 Ma (Mioceno Temprano), anterior a cualquier evento relacionado a la evolución de Sigmodontinae en el continente (Hodgson et al. 2009). En marsupiales, se ha sugerido la ocurrencia de 2 grandes radiaciones, una

mayor alrededor de 13-11 Ma (Mioceno Medio) y otra a ca 9 Ma (Mioceno Tardío; Abello 2015, Jansa et al. 2014, Abello et al. 2018, Martin et al. 2022, Beck 2023). Ambos clados sugieren eventos de radiación independientes de aquellos que podrían haber afectado a los Sigmodontinae. Sin embargo, las radiaciones de Caviidae y Octodontoidea parecen ser mucho más informativas. Estos 2 grupos muestran una radiación de los clados actuales entre 10 y 8 Ma (e. g. Upham y Patterson 2015, Vucetich et al. 2015, 2016). Al mapear la riqueza específica actual como en la Figura 3.7, se observa el mismo patrón con el sistema de Pebas que en el caso de Oryzomyini y no habría un vínculo estrecho con la regresión del mar Paranense (Apéndice 7, Upham y Patterson 2015, Maestri y Patterson 2016).

Las áreas de diversificación original de los clados vivientes de Sigmodontinae son un tema estudiado desde Reig (1981, 1984, 1986) y cuya resolución todavía sigue en trabajo (Smith y Patton 1999, Salazar-Bravo et al. 2013, Leite et al. 2014, Prado et al. 2014, D'Elía y Pardiñas 2015, Maestri et al. 2019, Vallejos-Garrido et al. 2023). Maestri et al. (2019) han actualizado áreas de diversificación y se ha encontrado un gradiente, no nuevo, de Norte a Sur, para Sigmodontini, Ichthyomyini, Thomasomyini, Oryzomyini, Akodontini, Phyllotini y Abrotrichini. Las dos primeras están en América Central mientras que el resto se concentra en la mitad sur del continente, en un corredor oriental a los Andes. Cabe destacar que en Maestri et al. (2019) no se evidencian los clados cuyo máximo de diversidad no está en los Andes. Al incorporar las demás tribus y taxones *incertae sedis*, el panorama sería más grande. De hecho, Akodontini muestra el área de diversificación original más alejado de la cordillera, ya que su riqueza también está bien expresada al este (Figura 3.7). Dicho esto, esta reconstrucción no es incompatible con los elementos discutidos aquí, con la propuesta de un origen de Sigmodontalia externo a América del Sur, así como la presencia de una vía principal de dispersión hacia la parte austral. Clados complejos, como Thomasomyini y Oryzomyini, presentan el área de diversificación hacia el norte del gradiente, compatible con las hipótesis de Hershkovitz (1962, 1967).

La paleogeografía de la etapa final del sistema de Pebas podría ser un elemento clave en la diversificación de Sigmodontinae en América del Sur, específicamente de Oryzomyalia. Temporalmente, la regresión de Pebas finaliza hacia los 8 Ma. Oryzomyini, al mostrar un máximo de diversidad específica actual similar a

los Octodontoidea, podría haber compartido una historia común de dispersión (véase Prado et al. 2014). Pero lo más importante es que hay un indicador cronológico para *Abelmoschomys*, candidato a una ancestralidad de Oryzomyalia, en 9,5 Ma. Esto sugiere que Oryzomyalia -ya diferenciado como tal- podría haber alcanzado América del Sur hacia los 9,5-8 Ma.

Dispersión de Sigmodontinae

A partir de los datos obtenidos desde el registro paleontológico, 3 elementos parecen ser sustanciales en la problemática biogeográfica histórica. Estos son:

- la ausencia de Sigmodontinae en todo yacimiento pre-Plioceno en América del Sur, incluyendo aquellos en los cuales se han exhumado otros numerosos grupos de roedores (e. g. La Venta);
- la presencia de tribus ya bien diferenciadas en el Plioceno Temprano (Montehermosense) en el cono Sur, es decir Phyllotini, Reithrodontini, etc.;
- la presencia de un Oryzomyalia en América del Norte en el Mioceno Superior (9,5-8,5 Ma).

A partir de la interpretación de los rangos de distribuciones actuales de Sigmodontinae conjugados con las reconstrucciones paleogeográficas miocénicas, se puede observar lo siguiente:

- parece existir una barrera física (mar Paranense) hasta el Plioceno, dividiendo clados ancestrales y que parece estar correlacionada a la ocurrencia de clados actuales significativos;
- la riqueza específica de Oryzomyini muestra una correlación con la presencia del sistema Pebas en su historia temprana;
- las reconstrucciones de área de diversificación original de cada taxón de Oryzomyalia están ubicadas en América del Sur.

Finalmente, en relación con eventos dispersivos mayores a nivel continental, se puede concluir que 2 grandes eventos pueden haber estado involucrados en la dispersión de la subfamilia hacia América del Sur, a saber:

- la formación del Istmo de Panamá y su vínculo con el GABI;

- la presencia de una conexión terrestre a través de las Antillas hasta el Mioceno Medio.

Al conjugar estos elementos, se pueden generar 2 hipótesis acerca de la colonización de América del Sur (Figura 3.8). *Abelmoschomys* se registra en Florida, es decir, en una región accesible desde las Antillas y los cricétidos no Sigmodontini presentes en el Sur de América del Norte no muestran caracteres compatibles con el origen de Oryzomyalia (véase Capítulo 2). Aunque las dispersiones registradas en las Antillas marcan un ingreso de los taxones de América del Sur hacia América del Norte, el parecido entre *Abelmoschomys* y *Cordimus* es destacable.

Es probable que una hipótesis sea comprobada frente a la otra si se llegaran a registrar Cricetidae en depósitos del Mioceno Tardío. En este sentido, el ingreso de Sigmodontinae en América del Sur ocurrió hacia el Mioceno Tardío (Huayqueriense) por lo cual se esperaría encontrar un registro de la subfamilia en yacimientos contemporáneos de una de las 2 regiones claves en esta dispersión (Figura 3.8), a saber:

- Región de las Guayanas: el ingreso de Sigmodontinae por las Antillas deja posible un área ancestral en las regiones del noreste de Venezuela y de las Guayanas, es decir, en regiones costeras del escudo Guyanés;
- Noroeste de Colombia: dicha región es la puerta de entrada terrestre actual a América del Sur desde el establecimiento completo del Istmo de Panamá.

La separación física entre ambas regiones durante esta época, dada por el sistema de Pebas, sugiere que la primera aparición de Sigmodontinae en una o en la otra sea lo más plausible y no consecuencia de una diversificación in situ.

3.4.2.2 Radiación y Éxito de Sigmodontinae

El análisis de la morfología cráneo-dentaria (Capítulo 1), la revisión del registro fósil (Capítulo 2) y el relevamiento bibliográfico realizado a lo largo de esta investigación han permitido reconocer una serie de caracteres y su emergencia temporal. Aquí se discuten los eventos y caracteres que se consideran relevantes en la evolución de la subfamilia.

De manera general, la presencia de una raíz accesoria en el m1, la rotación anterior del paracono y la conexión directa entre el protocono y el hipocono, el desarrollo de procíngulos más voluminosos son rasgos morfológicos cuya ocurrencia en el registro fósil está asociada a Sigmodontinae. Estos caracteres se encuentran desde los primeros representantes de la subfamilia (véase Capítulo 2).

La presencia de una raíz accesoria en el m1 (es decir, además de aquellas 2 principales), es un carácter que ha sido observado en casi todas las tribus vivientes de sigmodontinos, excepto Ichthyomyini (véase Capítulo 1). Si se considera el carácter como diagnóstico para la subfamilia, su ausencia en una tribu marca un evento de pérdida o de al menos 2 eventos de ganancia de esta raíz. En el segundo caso, la aparición de una raíz accesoria en 2 clados distintos implica que la raíz accesoria en Oryzomyalia no es homóloga a la de Sigmodontini. En consecuencia, la presencia de ese estado de carácter en Sigmodontini se debe a un evento independiente que en el resto de Sigmodontinae. Además de un alargamiento del m1, los miembros de la Sigmodontini muestran una hipsodoncia marcada, lo que puede asociarse a la necesidad de un anclaje radicular más importante en la mandíbula. De hecho, *Sigmodon* es un buen ejemplo de ocurrencia multiradicular (como *Reithrodon*), las cuales han sido usadas en su sistemática (Martin 1979, Peláez-Campomanes y Martin 2005).

Un punto interesante es la distribución de los clados en el consenso obtenido en el Capítulo 1, donde se reconocen 2 tribus hermanas de otros clados. Es el caso de Oryzomyini, cuya mayor diversidad específica se encuentra en el norte del continente y de Akodontini con una diversidad específica dividida en un clado atlántico vs un clado más andino (véase Cañón 2021 y las referencias ahí citadas). Además, esta última cuenta con un registro fósil más antiguo hacia los 3,8 Ma. Como fue discutido anteriormente, Oryzomyini puede reflejar la radiación más antigua en Oryzomyalia, junto a Thomasomyini dado su riqueza específica y su reconstrucción de área de diversificación original (véase Maestri et al. 2019).

Pero tal vez lo más impactante es la relación, tanto geográfica como filogenética, entre los clados andinos Andinomyini, *Chinchillula*, Euneomyini y Neomicroxini -por un lado- y los clados "separados" por el mar Paranense: Phyllotini-

Delomys, Reithrodontini-*Abrawayaomys* y Abrotrichini-Wiedomyini por otro. Para el clado andino, con representantes todos hipsodontes, su evolución puede haber sido impulsada a través del establecimiento de la fase Diaguita de la orogénesis andina, asociado al final de la "Edad de la Planicies Australes" (Madden 2015, Pardiñas et al. 2021). Los demás clados representan una asociación entre una morfología dentaria relativamente simple versus más compleja. Tanto Reithrodontini-*Abrawayaomys* como Phyllotini-*Delomys* representan pares asociativos entre una tribu de morfología dentaria simple y de mayor riqueza específica (en la parte andino-patagónica) con un género *incertae sedis* y de molares relativamente más complejos. Al considerar el componente paleogeográfico de la presencia del mar Paranense, no es incompatible proponer que tanto *Delomys* como *Abrawayaomys* representan a los remanentes de tribus cuya mayoría de taxones están extintos en la actualidad (pero sin descartar la existencia de tribus monotípicas, véase Ventura et al. 2013, Pardiñas et al. 2021, 2022). En el caso del clado Abrotrichini-Wiedomyini, también el mar Paranense podría haber afectado su divergencia inicial (Gonçalves et al. 2020).

En cuanto a Ichthyomyini, la tribu está representada en la actualidad solo en la extremidad sur de América del Norte, por un único género (*Rheomys*). Esto sugiere una dispersión hacia el sur donde se encuentra su rango actual, a saber, desde el sur de México hasta el norte de Bolivia y las Guayanas. Desde los últimos registros de *Symmetrodontomys* y hasta el Holoceno (Fejfar et al. 1993), no hay evidencia fósil para la tribu. Eso puede indicar (a) una migración hacia América del Sur durante el Pleistoceno compatible con (b) una migración "restringida" a nichos libres frente a la diversidad de Sigmodontinae en el norte del continente. Esta propuesta tiene el respaldo en Salazar-Bravo et al. (2023), que en base a datos moleculares sugieren una relación entre la posición filogenética de los géneros y su distribución geográfica (véase también Brito et al. 2022). En el caso Sigmodontini, su presencia en América del Norte se extiende hasta la actualidad con Gen. nov. 6 y *Sigmodon*. Eso sugiere una diversificación "in situ" contra un evento de dispersión. Sin embargo, los clados con distribución exclusiva en América del Sur son basales en los análisis moleculares (Peppers et al. 2002, Henson y Bradley 2009, Lessman et al. 2011). Esto último se puede interpretar como un segundo evento de diversificación más reciente, desconectado de vínculo directo con el linaje presente en América del Norte.

Aunque la evolución temprana de cada clado de Sigmodontinae carece de registro fósil, parece verificarse una asociación entre la regresión del mar Paranense y la diversificación de estos. Además, la formación completa del Istmo de Panamá y los eventos del GABI parecen haber tenido impacto sobre la distribución original de los clados actuales. En ese sentido, se puede plantear que los Sigmodontalia ingresaron a América del Sur (desde América del Norte) y los Oryzomyalia migraron -mayoritariamente- hacia el norte. Contra esto, la ocurrencia de una radiación de Neotominae y Tylomyinae en América del Norte y Central así como la de toda una diversidad de Oryzomyalia, respectivamente, pueden haber representado un obstáculo a una diversificación más amplia hacia el sur que la observada.

3.4.2.2 Neotominae y Tylomyinae

La subfamilia Neotominae tiene un registro paleontológico en América del Norte bastante completo, al menos desde el Mioceno Tardío (Cl 2; véase Capítulo 2, Martin y Zakrzewski 2019, Kelly y Martin 2022, Kelly et al. 2023). En la actualidad solamente 2 géneros habitan América del Sur: *Isthmomys* y *Reithrodontomys* (Arellano 2015, Patton 2015). El primero tiene un área de distribución restringida, pero el segundo es una forma exitosa, de amplia distribución en la radiación neotomina (Howell 1914, Hooper 1952). *Reithrodontomys* tiene registro fósil para el Pleistoceno Tardíoy Holoceno de Ecuador, ya que en su momento fue interpretado como un género extinto de afinidades enigmáticas, *Copemyodon* (Fejfar et al. 1993, 1996, Moreno et al. 2017). Un plausible nuevo registro de *Reithrodontomys*, de notable importancia a nivel biogeográfico histórico, en base a material del Plioceno Tardíode Venezuela, aún permanece en estudio (Carrillo-Briceño et al. 2021, Ronez et al. 2023). Si esta asignación taxonómica fuera confirmada, indicaría una distribución regional pretérita mayor que la registrada en la actualidad, básicamente restringida al sector intermontano de Colombia y Ecuador (Arellano 2015). Al juzgar por la radiación tan exitosa de la subfamilia en América del Norte y América Central y la radiación tan poco exitosa en América del Sur, lógicamente llama la atención. Una explicación podría estar en relación al momento del ingreso de los neotominos al continente, ya que se podrían haber enfrentado a una diversidad de cricétidos ya establecida, en este caso, Oryzomyalia (Buchanan y Howell 1967). Se trataría, si así hubiera sido, de una potencial situación de exclusión competitiva por saturación de nicho (Cassini

2020 y referencias ahí citadas). De ser así, se propone una migración más reciente que la de los ancestros de los Oryzomyalia vivientes. Otro elemento relativo a la evolución de Neotominae es el tiempo de divergencia de las tribus. La filogenia de la subfamilia muestra un mayor grado de resolución entre las tribus en comparación con Sigmodontinae, y las tribus más antiguas no solamente tienen estimaciones de divergencias antiguas sino una evidencia fósil desde el Mioceno Tardío (Keith 2015, Platt et al. 2015, Martin y Zakrzewski 2019, Kelly y Martin 2022, Kelly et al. 2023). Notablemente la radiación tan importante de Peromyscini parece ser más reciente que las demás (e. g. León-Tapia et al. 2022), indicando varios eventos rápidos de radiación en la subfamilia.

A falta de registro fósil entre los registros de Gen. nov. 4 *esmeraldensis* y *Tylomys watsoni* (Clark et al. 1694, Laurito-Mora 2003, Gutiérrez-García et al. 2014), es decir, en un lapso de más de 10 Ma, cualquier propuesta sobre la evolución de Tylomyinae suena aventurada. Lo único que se puede inferir de estos datos es (a) una migración desde América del Norte (Nevada) hacia América Central, y (b) proponer que la falta de registro fósil se debe a una especialización temprana en el modo de vida arborícola. De manera similar a los Neotominae, la virtualmente nula riqueza de la subfamilia (una sola especie) en América del Sur (Álvarez-Castañeda 2015) sugiere un ingreso reciente en el continente a posteriori de la diversificación de los Oryzomyalia. También, en este caso, una potencial exclusión competitiva podría explicar la baja performance de los tilominos en América del Sur. Más precisamente, los hábitats en estas regiones están ocupados por Oryzomyini y Thomasomyini (Pardiñas et al. 2017a).

3.4.2.3 Otros eventos de migración en Muroidea

La dispersión de Cricetidae en América del Sur durante el Mioceno Tardío seguida por su diversificación durante el Plioceno constituye un evento de radiación muy importante para la familia. Por su parte, el poblamiento de América del Norte por muroideos contempla, al menos, 4 episodios de dispersión desde Eurasia a juzgar por el registro fósil (e. g. Lindsay 2008).

El clado Muroidea es conocido en depósitos del Eoceno medio de Asia (Tong 1992, Wang y Dawson 1994, Emry et al. 1998, Dawson 2003, Wang 2007, Li 2012, Li y

Wang 2016). En América del Norte se reconocen formas con morfologías similares a muroideos a partir del Eoceno tardío, con un episodio de radiación en el Oligoceno temprano (Orellense) y otro en el Oligoceno tardío (Aricareaniense). Se trata de Eumyinae, un clado compuesto por unos 11 géneros y más de 35 especies (Korth 1994, 2011b, Emry 2007, Lindsay 2008, Wahlert 2014). Si bien los muroideos más antiguos son asiáticos y, consecuentemente, una migración desde Asia hacia América parece incuestionable, cabe desatacar que Gomes-Rodrigues et al. (2010) propusieron un origen americano para el grupo.

A pesar de una diferencia marcada entre este grupo y los cricétidos del Mioceno, existe una hipótesis de ancestralidad común involucrando un linaje a partir de Leidymyini (incluyendo a *Leidymys*, *Scotimus* y *Paciculus*, véase Martin 1980, Lindsay et al. 2016). Sin embargo, la comparación entre *Copemys* y miembros de este clado señala más diferencias que similitudes (Figura 3.9). *Copemys* y *Democricetodon* tienen un origen contemporáneo, en el Mioceno Temprano de Estados Unidos para el primero y de China y Turquía, para el segundo (Aquitaniense/Hemingfordiano - Lindsay 2008, Maridet et al. 2011, Joniak et al. 2019). La similitud morfológica entre ambos es tal que fueron considerados sinónimos en algunos trabajos (Falbush 1967, véase también Lindsay 1972, 1995, Vianey-Liaud 1974, Engesser 1979). Pero la expresión de Copemyinae en Asia es aún más antigua, con la presencia de *Spanocricetodon* en el Oligoceno tardíode Turquía (Theocharopoulos 2000), implicando un origen asiático para el clado y entonces, consecuentemente, radiaciones independientes (una eurasiática y otra norteamericana).

Muy recientemente, Martin et al. (2023) describieron a *Deperetomys dingusi* para capas Aricareanienses (ca. 23 Ma; límite Oligoceno tardío/ Mioceno Temprano) y revisaron *Pliotomodon primitivus* (8,6-7,9 Ma; Mioceno Tardío), ambos taxones considerados como inmigrantes del Viejo Mundo. Cabe destacar que la similitud entre *Pliotomodon* y neotominos hipsodontes fue destacada por algunos autores (Hoffmeister 1945, May 1981, Martin y Zakrzewski 2019). Estos hallazgos sugieren, al menos, otros 2 eventos de migración de muroideos hacia América del Norte (desde Eurasia).

3.5 Conclusiones

La radiación de Sigmodontinae en América del Sur es un evento claramente multifactorial. Lograr algunas generalizaciones sobre las características de los clados actuales y la consideración de su registro fósil ha permitido el establecimiento de un escenario razonable para explicar su biogeografía histórica, al menos en sus trazos gruesos. En cuanto a la evolución temprana del grupo, la asociación entre los datos del registro fósil más antiguo y de las hipótesis de evolución reciente permitió proponer una historia evolutiva más completa. En este sentido, la resolución del problema pasa, además, por la integración de los eventos geo-bióticos principales, tanto en América del Norte como en América Central y América del Sur. Esto lleva a pensar que los 2 grandes clados que hoy día integran Sigmodontinae, Oryzomyalia y Sigmodontalia, reflejan historias evolutivas divergentes.

Sobre la base de la revisión efectuada para esta tesis doctoral se concluye que el registro más antiguo de la subfamilia Sigmodontinae es *Abelmoschomys simpsoni*. Su procedencia geográfica es en América del Norte, en sedimentos datados entre 9,5 y 8,5 Ma (Mioceno Tardío), y constituye la evidencia más antigua de un Oryzomyalia. En esa época, América del Sur no estaba en conexión directa con América Central y del Norte, pero si tenía conexiones intermitentes, a través de un proto-istmo de Panamá o de las Antillas. Las áreas de máxima riqueza específica de los diferentes clados de Oryzomyalia indican una relación estrecha con la paleogeografía del Mioceno Tardío y del Plioceno de América del Sur. Así, el sistema de Pebas actuó como una primera barrera a la diversificación del grupo. Con su paulatino retroceso, los Oryzomyalia pudieron migrar hacia otras partes del continente. Pero en el Cono Sur otra barrera física representada por el mar Paranense persistió en el tiempo. A ella puede atribuirse la separación de clados con un componente geográfico entre región andina y pedemonte andino versus regiones orientales. Cabe destacar que otros eventos sincrónicos, tales como la "Edad de las Planicies Australes", el desarrollo de dietas basadas en plantas C4 y la fase Diaguita de la orogénesis Andina, parecen haber sido importantes en la evolución del grupo. La regresión del mar Paranense permitió la dispersión de los clados diferenciados hacia las regiones actualmente habitadas. Los eventos del GABI sensu estricto habrían contribuído, en

una etapa ulterior, en la diversificación de Sigmodontalia y de algunos Oryzomyalia entre América del Sur y América del Norte, respectivamente.

CONSIDERACIONES FINALES

Esta tesis tenía por objetivo la revisión del registro de roedores muroideos del Mioceno-Plioceno de América del Norte -con énfasis en las formas que fueron asociadas al origen de Sigmodontinae- y su integración en un contexto sistemático contemporáneo. Para esto, se planteó una estrategia basada en 3 grandes ejes, a saber 1) la selección, mediante el estudio de taxones representativos de cada subfamilia, de caracteres morfológicos que pudieran ser considerados característicos o identificarios de cada clado, 2) la revisión, hasta el grado de mayor detalle posible, del registro fósil objetivo, y 3) la integración de la evidencia obtenida en un relato definido que diera cuenta de la evolución temprana de los Sigmodontinae, subsidiariamente, de Neotominae y Tylomyinae, en el contexto de los principales procesos geo-bióticos del Mioceno Tardío-Plioceno.

En el primer abordaje (Capítulo 1) se identificaron aquellos caracteres dentarios y cráneo-mandibulares de utilidad para ser aplicados en el registro fósil. También se construyó un consenso filogenético basado en los estudios previos, a partir de los cuales las mayores asociaciones cladísticas fueron determinadas entre Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae. Se ha tratado de relacionar ciertos clados en base a los caracteres compartidos.

En una segunda etapa (Capítulo 2) fueron seleccionados aquellos taxones fósiles que habían sido interpretados como relevantes en la historia evolutiva temprana de los sigmodontinos. De las 48 especies fósiles estudiadas, varias fueron reubicadas en alguno de los 9 géneros nuevos producto de esta tesis, o en alguno de los otros 10 géneros ya existentes para el Mioceno y el Plioceno de América del Norte. En este sentido, los caracteres diagnósticos determinados en esta tesis han sido claves para identificar a 8 especies fósiles tempranas de Sigmodontinae, ya sea Oryzomyalia (*Abelmoschomys simpsoni*) o Sigmodontalia (*Cimarronomys stirtoni*, *Symmetrodontomys beckensis*, *S. daamsi*, *S. simplicidens*, *S. verdensis*, Gen. nov. 6 *holocuspis*, y Gen. nov. 6 *tecolotum*). También se reconocieron formas fósiles de Neotominae (*Honeymys*, *Postcopemys* y Gen. nov. 2 *chapalensis*) y, por primera vez, de Tylomyinae (Gen. nov. 4 *esmeraldensis*). Finalmente, se identificó la presencia de un clado sin relaciones morfológicas aparentes con la diversidad actual de ninguna

de las 3 subfamilias estudiadas. Se trata de Copemyinae y los taxones de ubicación supragenérica incierta. Todos estos resultados demuestran una historia evolutiva de Neotominae, Sigmodontinae y Tylomyinae más compleja que lo avizorado hasta el momento.

El tercer desafío de esta tesis (Capítulo 3) consistió en vincular esta nueva taxonomía en el contexto de la evolución temprana, en una primera etapa, y más tardía, de los sigmodontinos, conjugada con su diversidad contemporánea. Para eso, se propuso un resumen actualizado de los grandes eventos bióticos y abióticos en América del Sur desde el Oligoceno y un escenario evolutivo para Sigmodontinae.

A modo de resumen, los eventos que se consideran claves en la evolución de la subfamilia serían los siguientes:

- En el Mioceno Medio de América del Norte se considera la ocurrencia del stem Sigmodontinae (ca. 10 Ma) a partir del cual se diversificaron los primeros representantes del clado;
- El registro más antiguo de un cricétido que puede ser referido fundadamente a Sigmodontinae es *Abelmoschomys simpsoni* (Florida, EE. UU., 9,5-8,5 Ma) y representa a Oryzomyalia *incertae sedis*;
- Durante el lapso 9,5-8 Ma, los primeros Oryzomyalia se dispersaron hacia América del Sur al mismo tiempo que las tierras norteamericanas emergieron;
- 2 hipótesis acerca del mecanismo de ingreso a América del Sur se consideran en competencia, a saber:
    - a través del Istmo de Panamá durante una fase de conexión intermitente (pre-GABI);
    - a través de las Antillas y un potencial remanente de GAARlandia;
- La presencia de un sistema lacustre (Pebas), en su etapa final, en el Norte de América de Sur, limitó físicamente el establecimiento de los primeros inmigrantes;
- A partir de estos grupos se diversificaron in situ los clados más antiguos;

- La regresión completa del sistema de Pebas (ca. 8 Ma) permitió la dispersión hacia el sur de Sigmodontinae (correlacionado con eventos de radiación en otros clados de mamíferos);
- La presencia y regresión del mar Paranense en el cono sur generó procesos de dispersión y vicarianza que han determinado la biogeografía de las tribus actuales de Sigmodontinae;
- El registro más antiguo de Sigmodontalia se encontró en sedimentos datados en 4,95 Ma en América del Norte con el Gen. nov. 6 (para Sigmodontini) y 5,23 Ma con *Symmetrodontomys* (para Ichthyomyini);
- Durante los eventos principales del GABI, los Oryzomyalia ingresaron a América del Norte y los Sigmodontalia a América del Sur, hasta determinar la diversidad actual.

Los sigmodontinos representan casi 500[4] especies distribuidas en la totalidad de América del Sur, pero también en América del Norte y América Central. Estas especies muestran una variación morfológica tan importante que cualquier intento de generalización, ya sea a nivel de distribución o de definición de caracteres, se convierte en un compromiso entre fuertes divergencias y convergencias extremas. Para tratar de responder a esta problemática taxonómica, el establecimiento de modelos filogenéticos moleculares ha permitido la propuesta de numerosas hipótesis. Estas, en cierta medida, muestran un rango de variación, por ejemplo en las edades de diversificación. En este sentido, la complementación de estos datos con el registro fósil es un primer paso en la comprensión más profunda de la diversificación de la subfamilia. Pero la revisión del registro fósil en si no es una finalidad, ya que su correlación con los eventos pasados (i.e. climáticos y geográficos) es necesaria para establecer escenarios evolutivos robustos.

La aproximación "paso a paso" que se está ejecutando, en particular evidente durante las últimas 2 décadas, mediante sucesivas revisiones de clados mayores, ha permitido no solo redefinir los límites entre estos sino también hipotetizar sobre sus relaciones filogenéticas. La complejidad de este grupo de Cricetidae necesita de una

[4] En rigor de verdad, a la fecha, se contabilizan 492, con la descripción muy reciente de 3 nuevas formas de *Thomasomys* de Perú. Suponer que durante 2023 se alcanzarán las 500 especies, no resulta en absoluto descabellado.

cooperación científica entre numerosos actores, ya sea desde un punto de vista ecológico, sistemático y evolutivo.

BIBLIOGRAFÍA

Abello, M. A. (2015). Evolutionary history of South American Paucituberculata (Mammalia: Marsupialia). En Agnolin, F., Lio, G., Brissón-Egli, F., Chimento, N., y Novas, F. (eds.). Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur. Buenos Aires, Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 6, pp. 211-218.

Abello, M. A., Toledo, N., & Ortiz-Jaureguizar, E. (2018). Evolution of South American Paucituberculata (Metatheria: Marsupialia): adaptive radiation and climate changes at the Eocene-Oligocene boundary. Historical Biology, 32, 476-493.

Aghová, T., Kimura, Y., Bryja, J., Dobigny, G., Granjon, L., & Kergoat, G. J. (2018). Fossils know it best: using a new set of fossil calibrations to improve the temporal phylogenetic framework of murid rodents (Rodentia: Muridae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 128, 98-111.

Alda, F., Reina, R. G., Doadrio, I., & Bermingham, E. (2013). Phylogeny and biogeography of the Poecilia sphenops species complex (Actinopterygii, Poeciliidae) in Central America. Molecular Phylogenetics and Evolution, 66, 1011-1026.

Alfaqeeh, S. A., Gaete, M., & Tucker, A. S. (2013). Interactions of the tooth and bone during development. Journal of Dental Research, 92, 1129-1135.

Alhajeri, B. H., Schenk, J. J., & Steppan, S. J. (2016). Ecomorphological diversification following continental colonization in muroid rodents (Rodentia: Muroidea). Biological Journal of the Linnean Society, 117, 463-481.

Ali, J. R. (2012). Colonizing the Caribbean: is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? Journal of Biogeography, 39, 431-433.

Ali, J. R., & Hedges, S. B. (2021). Colonizing the Caribbean: New geological data and an updated land-vertebrate colonization record challenge the GAARlandia land-bridge hypothesis. Journal of Biogeography, 48, 2699-2707.

Álvarez-Castañeda, S. T. (2015). Subfamily Tylomyinae Reig, 1984. En Patton, J. L., Pardiñas, U. F. J., y D'Elía G. (eds.). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London, pp. 685-688.

Álvarez-Castañeda, S. T., Lorenzo, C., Segura-Trujillo, C. A., & Pérez-Consuegra, S. G. (2019). Two new species of *Peromyscus* from Chiapas, Mexico, and Guatemala. En Bradley, R. D., Genoways, H. H., Schmidly, D. J., y Bradley, L. C. (eds.). Special Publication, Museum of Texas Tech University, From field to laboratory: a memorial volume in honor to Robert J. Baker, 71, 543-558.

Andrews, P. (1995). Experiments in Taphonomy. Journal of Archaeological Science, 22, 147-153.

Anónimos [International Commission on Zoological Nomenclature]. (1999). International code of zoological nomenclature. 'Fourth edition'. London (The International Trust for Zoological Nomenclature): i-xxix + 1-306.

Antoine, P. O., Roddaz, M., Brichau, S., Tejada-Lara, J., Salas-Gismondi, R., Altamirano, A., Louterbach, M., Lambs, L., Otto, T., & Brusset, S. (2013). Middle Miocene vertebrates from the Amazonian Madre de Dios subandean zone, Peru. Journal of South American Earth Sciences, 42, 91-102.

Antonelli, A., Nylander, J. A., Persson, C., & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 9749-9754.

Arellano, E. 2015. Genus *Reithrodontomys* Giglioli, (1874). En Patton, J. L, Pardiñas, U. F. J., y D'Elía, G. (eds.). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London, pp. 61-63.

Arellano, E., Rogers, D. S., & Cervantes, F. A. (2003). Genic differentiation and phylogenetic relationships among tropical harvest mice (*Reithrodontomys*: subgenus *Aporodon*). Journal of Mammalogy, 84, 129-143.

Arellano, E., González-Cózatl, F. X., & Rogers, D. S. (2005). Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome-b gene sequences. Molecular phylogenetics and evolution, 37, 529-540.

Arroyo-Cabrales, J., & Alvarez, T. (2003). A preliminary report of the late Quaternary mammal fauna from Loltún Cave, Yucatán, México. En Shubert, B. W., Mead, J. I., y Graham, R. W. (eds.). Ice age cave faunas of North America. Indiana University Press/Denver Museum of Nature & Science, Denver, pp. 262-272.

Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C. A., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & Antonelli, A. (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112, 6110-6115.

Bacon, C. D., Molnar, P., Antonelli, A., Crawford, A. J., Montes, C., & Vallejo-Pareja, M. C. (2016). Quaternary glaciation and the Great American biotic interchange. Geology, 44, 375-378.

Bandy, O. L., & Casey, R. E. (1973) Reflector horizons and paleobathymetric history, eastern Panama. Geological Society of America Bulletin 84, 3081-3086.

Bapst, D. W. (2012). paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. Methods in Ecology and Evolution, 3, 803-807.

Barbière, F. (2019). Estudio de la diversidad de sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) plio-pleistocénicos de Argentina, con énfasis en la tribu Phyllotini. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán.

Barbière, F., Ortiz, P. O., & Pardiñas, U. F. J. (2016a). Evolución de los roedores Cricetidae en América del Sur: una visión desde el registro paleontológico. En Agnolin, F., Lio, G., Brissón-Egli, F., Chimento, N., y Novas, F. (eds.). Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur. Buenos Aires, Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 6, pp. 335-346.

Barbière, F., Cruz, L. E., Ortiz, P. E., & Pardiñas, U. F. J. (2016b). A new genus of Sigmodontinae (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) from the Pliocene of central Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology, 36, e1199557.

Barbière, F., Ortiz, P. E., & Pardiñas, U. F J. (2019a). The oldest sigmodontine rodent revisited and the age of the first South American cricetids. Journal of Paleontology, 93, 368-384.

Barbière, F., Ronez, C., Ortiz, P. E., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J (2019b). A new nomenclatural system for the study of sigmodontine rodent molars: first step towards an integrative phylogeny of fossil and living cricetids. Biological Journal of the Linnean Society, 127, 224-244.

Barbière, F., Ronez, C., Ortiz, P. E., & Pardiñas, U. F J. (2021). Morphological similarity and dental homologies in two sigmodontine rodents (Mammalia, Cricetidae) from different tribes: a topological analysis to explore convergence. Journal of Morphology, 282, 563-573.

Barbière, F., Taglioretti, M., Pardiñas, U. F. J., & Ortiz, P. E. (2022). New craniodental material of the extinct sigmodontine *Olympicomys* (Rodentia, Cricetidae) allows a discussion of its tribal affiliation. Historical Biology, 34, 72-84.

Barreda, V., & Palazzesi, L. (2007). Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-early Neogene: origin of arid-adapted floras. The botanical review, 73, 31-50.

Baskin, J. A. (1978). *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of Neotropical cricetines (Rodentia: Cricetidae). Journal of Mammalogy, 59, 125-135.

Baskin, J. A. (1979). Small mammals of the Hemphillian age White Cone local fauna, northeastern Arizona. Journal of Paleontology, 53, 695-708.

Baskin, J. A. (1986). The late Miocene radiation of Neotropical sigmodontine rodents in North America. University of Wyoming, Special Paper, 3, 287-303.

Baskin, J. A., & Korth, W. W. (1996). *Copemys mariae* (Rodentia, Muridae) a replacement name for *Copemys lindsayi* Dalquest, Baskin and Schultz, 1996 non *Copemys lindsayi* Sutton and Korth, 1995. Paludicola 1, 32.

Beck, R. M. D. (2023). Diversity and Phylogeny of Marsupials and Their Stem Relatives (Metatheria). En Cáceres, N. C., y Dickman, C. R. (eds.) American and Australasian Marsupials. Springer, Cham, pp 1-66

Beilinson, E., Gasparini, G. M., Tomassini, R. L., Zárate, M. A., Deschamps, C. M., Barendregt, R. W., & Rabassa, J. (2017). The Quequén Salado river basin: Geology and biochronostratigraphy of the Mio-Pliocene boundary in the southern Pampean plain, Argentina. Journal of South American Earth Sciences, 76, 362-374.

Bell, D. B., Jung, S. J., Kroon, D., Hodell, D. A., Lourens, L. J., & Raymo, M. E. (2015). Atlantic deep-water response to the early Pliocene shoaling of the Central American Seaway. Scientific reports, 5, 12252.

Bellosi, E., Genise, J. F., Zucol, A., Bond, M., Kramarz, A., Sánchez, M. V., & Krause, J. M. (2021). Diverse evidence for grasslands since the Eocene in Patagonia. Journal of South American Earth Sciences, 108, 103357.

Benites-Palomino, A., Aguirre-Fernández, G., Moreno-Bernal, J. W., Vanegas, A., & Jaramillo, C. (2020). Miocene freshwater dolphins from La Venta, Huila, Colombia suggest independent invasions of riverine environments in tropical South America. Journal of Vertebrate Paleontology, 40, e1812078.

Beu, A. (2001) Gradual Miocene to Pleistocene uplift of the Central American Isthmus: evidence from tropical American Tonnoidean gastropods. Journal of Paleontology, 75, 706-720.

Blandin, P., & Purser, B. (2013). Evolution and diversification of Neotropical butterflies: Insights from the biogeography and phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807 (Nymphalidae: Morphinae), with a review of the geodynamics of South America. Tropical Lepidoptera Research, 23, 62-85.

Bloom, D. D., & Lovejoy, N. R. (2011). The biogeography of marine incursions in South America. En Albert, J. S., Reis, R. E. (eds.). Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. Berkeley: University of California Press, pp 137-144.

Boivin, M., Marivaux, L., Aguirre-Diaz, W., Benites-Palomino, A., Billet, G., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Stutz, N. S., Tejada-Lara, J. V., Varas-Malca, R. M., Walton, A. H., & Antoine, P. O. (2021). Late middle Miocene caviomorph rodents from Tarapoto, Peruvian Amazonia. PLoS One, 16, e0258455.

Boonstra, M., Ramos, M. I. F., Lammertsma, E. I., Antoine, P. O., & Hoorn, C. (2015). Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 417, 176-194.

Boroni, N. L., Perini, F. A., Boggiani, P., Sapiensa Almeida, L. H., Toledo, P. M., & Salles, L. O. (2021). Quaternary sigmodontines (Mammalia, Rodentia) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. Historical Biology, 33, 1598-1623.

Brace, S., Turvey, S. T., Weksler, M., Hoogland, M. L., & Barnes, I. (2015). Unexpected evolutionary diversity in a recently extinct Caribbean mammal radiation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282, 20142371.

Bradley, R. (2017). Subfamily Neotominae. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 355-397.

Bradley, R. D., Durish, N. D., Rogers, D. S., Miller, J. R., Engstrom, M. D., & Kilpatrick, C. W. (2007). Toward a molecular phylogeny for Peromyscus: evidence from mitochondrial cytochrome-b sequences. Journal of Mammalogy, 88, 1146-1159.

Brierley, C. M., & Fedorov, A. V. (2016). Comparing the impacts of Miocene-Pliocene changes in inter-ocean gateways on climate: Central American Seaway, Bering Strait, and Indonesia. Earth and Planetary Science Letters, 444, 116-130.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017a). 335. Musso's Fish-eating rat *Neusticomys mussoi*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 403.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017b). 336. Montane Fish-eating rat *Neusticomys monticolus*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 403-404.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017c). 337. Voss's Fish-eating rat *Neusticomys vossi*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 404.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017d). 338. Venezuelan Fish-eating rat *Neusticomys venezuelae*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 404.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017e). 341. Peruvian Fish-eating rat *Neusticomys peruviensis* En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 405.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017f). Genus *Chibchanomys* Voss, 1988. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 405.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017g). Genus *Anotomys* Thomas, 1906. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 405.

Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017h). Genus *Ichthyomys* Thomas, 1893. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 406.

Brito, J., Koch, C., Percequillo, A. R., Tinoco, N., Weksler, M., Pinto, C. M., & Pardiñas, U. F. J. (2020). A new genus of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) with three new species from montane cloud forests, western Andean cordillera of Colombia and Ecuador. PeerJ, 8, e10247.

Brito, J., Tinoco, N., Pinto, C. M., García, R., Koch, C., Fernandez, V., Burneo, S., & Pardiñas, U. F. J. (2022). Unlocking Andean sigmodontine diversity: five new species of *Chilomys* (Rodentia: Cricetidae) from the montane forests of Ecuador. PeerJ, 10, e13211.

Buchanan, O. M., & Howell, T. R. (1967). Zoogeography of Scotinomys in Middle America, with the description of a new subspecies from Nicaragua. Journal of Mammalogy, 48, 414-419.

Cadena, E., Bourque, J. R., Rincon, A. F., Bloch, J. I., Jaramillo, C. A., & Macfadden, B. J. (2012). New turtles (*Chelonia*) from the late Eocene through late Miocene of the Panama Canal Basin. Journal of Paleontology, 86, 539-557.

Candela, A. M., Bonini, R. A., & Noriega, J. I. (2012). First continental vertebrates from the marine Paraná Formation (Late Miocene, Mesopotamia, Argentina): Chronology, biogeography, and paleoenvironments. Geobios, 45, 515-526.

Candela, A. M., Abello, M. A., Reguero, M. A., García Esponda, C. M., Pardiñas, U. F., Zurita, A. A., Pujos, F., Miño-Boilini, A., Quiñones, S., Galli, C. I., Luna, C., Voglino, D., De los Reyes, M., & Cuaranta, P. (2023). The Late Miocene mammals from the Humahuaca Basin (northwestern Argentina) provide new evidence on the initial stages of the Great American Biotic Interchange. Papers in Palaeontology, 9, e1527.

Cañón, C. (2021). Sistemática de los roedores de la tribu Akodontini (Cricetidae: Sigmodontinae) en base a datos morfológicos y moleculares. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Cantwell, R. J. (1969). Fossil *Sigmodon* from the Tusker locality, 111 Ranch, Arizona. Journal of Mammalogy, 50, 375-378.

Carleton, M. D. (1973). A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. Miscellaneous Publications of the 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, 1-164.

Carleton, M. D. (1981). A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muroidea). Zeitschrift für Säugetierkunde, 46, 93-108.

Carleton, M. D., & Eshelman, R. E. (1979). A Synopsis of Fossil Grasshopper Mice, Genus *Onychomys*, and their Relationships to Recent Species Claude W. Hibbard Memorial, volume 7. Eds. University of Michigan, Ann Arbor.

Carleton, M. D., & Musser, G. G. (1984). Muroid rodents. En Anderson, S., & Jones, J. K. Jr. (eds.). Orders and families of Recent mammals of the world. New York: John Wiley and Sons, pp. 289-379.

Carleton, M. D., & Musser, G. G. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 191, 1-83.

Carleton, M. D., & Olson, S. L. (1999). Amerigo Vespucci and the rat of Fernando de Noronha: a new genus and species of Rodentia (Muridae: Sigmodontinae) from a volcanic island off Brazil's continental shelf. American Museum Novitates, 3256, 1-59.

Carranza-Castañeda, O. C., & Walton, A. H. (1992). Cricetid rodents from the Rancho El Ocote fauna, late Hemphillian (Pliocene), Guanajuato. Revista mexicana de ciencias geológicas, 10, 71-93.

Carrillo, J. D., Forasiepi, A., Jaramillo, C., & Sánchez-Villagra, M. R. (2015). Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. Frontiers in genetics, 5, 451.

Carrillo-Briceño, J. D., Sánchez, R., Scheyer, T. M., Carrillo, J. D., Delfino, M., Georgalis, G. L., Kerber, L., Ruiz-Ramoni, D., Birindelli, J. L. O., Cadena, E. A., Rincón, A. F., Chavez-Hoffmeister, M., Carlini, A. A., Carvalho, M. R., Trejos-Tamayo, R., Vallejo, F., Jaramillo, C., Jones, D. S., & Sánchez-Villagra, M. R. (2021). A Pliocene-Pleistocene continental biota from Venezuela. Swiss Journal of Palaeontology, 140, 1-76.

Carrizo, L. V., & Catalano, S. A. (2015). First phylogenetic analysis of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) combining morphological and molecular data. Cladistics, 31, 593-620.

Carrizo García, C., Barboza, G. E., Palombo, N., & Weiss-Schneeweiss, H. (2022). Diversification of chiles (Capsicum, Solanaceae) through time and space: New insights from genome-wide RAD-seq data. Frontiers in Genetics, 13, 1030536.

Cassini, M. H. (2020). A review of the critics of invasion biology. Biological Reviews, 95, 1467-1478.

Cazzaniga, N. J., Cañón, C., & Pardiñas, U. F. J. (2019). The availability, authorships and dates of tribal names in the Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) current classification. Bionomina, 15, 37-50.

Cerpa, N. G., Hassani, R., Arcay, D., Lallemand, S., Garrocq, C., Philippon, M., Cornée, J.-J., Münch, P., Garel, F., Marcaillou, B., Mercier de Lépinay, B., Lebrun, J.-F. (2021). Caribbean Plate Boundaries Control on the Tectonic Duality in the Back-Arc of the Lesser Antilles Subduction Zone During the Eocene. Tectonics, 40, e2021TC006885

Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Montuire, S., Viriot, L., & Courant, F. (1999). Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. En Finnish Zoological and Botanical Publishing Board (eds.). Annales Zoologici Fennici, pp. 239-267.

Chazot, N., Willmott, K. R., Lamas, G., Freitas, A. V., Piron-Prunier, F., Arias, C. F., Mallet, J., De-Silva, D. L., & Elias, M. (2019). Renewed diversification following Miocene landscape turnover in a Neotropical butterfly radiation. Global Ecology and Biogeography, 28, 1118-1132.

Clark, J. B., Dawson, M. R., & Wood, A. E. (1964). Fossil mammals from the lower Pliocene of Fish Lake Valley, Nevada. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 131, 27-63.

Coates, A. G., Collins, L. S., Aubry, M. P., & Berggren, W. A. (2004). The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. Geological Society of America Bulletin, 116, 1327-1344.

Condamine, F. L., Silva-Brandão, K. L., Kergoat, G. J., & Sperling, F. A. (2012). Biogeographic and diversification patterns of Neotropical Troidini butterflies (Papilionidae) support a museum model of diversity dynamics for Amazonia. BMC evolutionary biology, 12, 1-17.

Cooke, G. M., Chao, N. L., & Beheregaray, L. B. (2011). Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: the biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae). Journal of Biogeography, 39, 724-738.

Cope, E. D. (1874). Notes on the Santa Fé Marls, and some of the contained vertebrate fossils. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 26, 147-152.

Cordani, U. G., Teixeira, W., Tassinari, C. C., Kawashita, K., & Sato, K. (1988). The growth of the Brazilian Shield. Episodes Journal of International Geoscience, 11, 163-167.

Cozzuol, M. A. (2006). The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. Journal of South American Earth Sciences, 21, 185-203.

Crews, S. C., & Gillespie, R. G. (2010). Molecular systematics of *Selenops* spiders (Araneae: Selenopidae) from North and Central America: implications for Caribbean biogeography. Biological Journal of the Linnean Society, 101, 288-322.

Czaplewski, N. J. (1987a). Sigmodont rodents (Mammalia; Muroidea; Sigmodontinae) from the Pliocene (early Blancan) Verde formation, Arizona. Journal of Vertebrate Paleontology, 7, 183-199.

Czaplewski, N. J. (1987b). Middle Blancan vertebrate assemblage from the Verde Formation, Arizona. Rocky Mountain Geology, 25, 133-155.

Czaplewski, N. J. (1987c). Pliocene vertebrate of the upper Verde Formation, Arizona. Tesis de doctorado. Northern Arizona University, Flagstaff.

Czaplewski, N. J. (1991). Late Pleistocene (Lujanian) occurrence of Tonatia silvicola in the Talara tar seeps, Peru. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 62, 235-238.

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. (2015a). Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. En Patton, J. L, Pardiñas, U. F. J., y D'Elía, G. (eds.). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London, pp. 63-70

D'Elía, G., Luna, L., & Patterson, B. D. (2006). On the Sigmodontinae radiation (Rodentia, Cricetidae): An appraisal of the phylogenetic position of *Rhagomys*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 38, 558-564.

Dalquest, W. W. (1962). The Good Creek Formation, Pleistocene of Texas, and its fauna. Journal of Paleontology, 36, 568–582

Dalquest, W. W. (1978). Early Blancan mammals of the Beck Ranch local fauna of Texas. Journal of Mammalogy, 59, 269-298.

Dalquest, W. W. (1980). *Peromyscus beckensis* Dalquest referred to the genus *Symmetrodontomys*. Journal of Mammalogy, 61, 157-158.

Dalquest, W. W. (1983). Mammals of the Coffee Ranch local fauna, Hemphillian of Texas. The Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum, 38, 1-41.

Dalquest, W. W., Baskin, J. A., & Schultz, G. E. (1996). Fossil mammals from a late Miocene (Clarendonian) site in Beaver County, Oklahoma. En Genoways, H. H., y Baker, R. J. (eds.). Contributions in Mammalogy: a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr. Museum of Texas Tech University, Lubbock, pp. 107-137.

Davalos, L. M. (2004). Phylogeny and biogeography of Caribbean mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 81, 373-394.

Dawson, M. R. (2003). Paleogene rodents of Eurasia. Deinsea, 10, 97-126.

de Bruijn, H. (2010). A tentative classification of the Eurasian Paleogene and Neogene Muridae above the species level. Neogene of the Old World Database of Fossil Mammals (NOW), http://www. helsinki. fi/science/now/pdf/Muridae_tentative. pdf, University of Helsinki.

Denys, C., Taylor, P. J., & Aplin, K.P. (2017). Family Muridae (true mice and rats, gerbils and relatives). En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 536-597.

Domingo, L., Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Sanz-Pérez, D., & Alberdi, M. T. (2020). The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. Scientific Reports, 10, 1608.

Dowler, R. C. (2015). Genus *Nesoryzomys* Heller, 1904. En Patton, J. L, Pardiñas, U. F. J., y D'Elía, G. (eds.). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London, pp. 390-393.

Duque-Caro, H. (1990). Major Neogene Events in Panamaic South America. Tokyo University Press, Tokyo.

Ellerman, J. R. (1941). The families and genera of living rodents. Vol. 2. Family Muridae. London: Trustees of the British Museum (Natural History), xii + 690 pp.

Elmer, K. R., Bonett, R. M., Wake, D. B., & Lougheed, S. C. (2013). Early Miocene origin and cryptic diversification of South American salamanders. BMC Evolutionary Biology, 13, 1-16.

Emry, R. J. (2007). The middle Eocene North American myomorph rodent *Elymys*, her Asian sister *Aksyiromys*, and other Eocene myomorphs. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, 2007, 141-150.

Emry, R. J., Tyutkova, L. A., Lucas, S. G., & Wang, B. (1998). Rodents of the middle Eocene Shinzhaly fauna of Eastern Kazakstan. Journal of Vertebrate Paleontology, 18, 218-227.

Engel, S. R., Hogan, K. M., Taylor, J. F., & Davis, S. K. (1998). Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. Molecular Biology and Evolution, 15, 35-49.

Engesser, B. (1979). Relationships of some insectivores and rodents from the Miocene of North America and Europe. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, 14, 1-68.

Eshelman, R. E., & Morgan, G. S. (1985). Tobagan Recent mammals, fossil vertebrates, and their zoogeographical implications. National Geographic Society Research Reports, 21, 137-143.

Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., & Douzery, E. J. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. BMC evolutionary biology, 12, 1-19.

Fabre, P. H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Der Sarkissian, C., Willerslev, E., Douzery, E. J., & Orlando, L. (2014). Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. Biology letters, 10, 20140266.

Fahlbusch, V. (1967). Die Beziehungen zwischen einigen Cricetiden (Mamm., Rodentia) des nordamerikanischen und europäischen Jungtertiärs. Paläontologische Zeitschrift, 41, 154-164.

Farlow, J. O., Sunderman, J. A., Havens, J. J., Swinehart, A. L., Holman, J. A., Richards, R. L., Miller, N. G, Martin, R. A. Hunt, R. M., Storrs, G. W., Brandon curry, B., Fluegeman, R. H., Dawson, M., & Flint, M. E. (2001). The Pipe Creek Sinkhole biota, a diverse late Tertiary continental fossil assemblage from Grant County, Indiana. The American midland naturalist, 145, 367-378.

Fedorov, A. V., Brierley, C. M., Lawrence, K. T., Liu, Z., Dekens, P. S., & Ravelo, A. C. (2013). Patterns and mechanisms of early Pliocene warmth. Nature, 496, 43-49.

Fejfar, O., Blasetti, A., Calderoni, G., Coltorti, M., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L., & Torre, D. (1993). New finds of cricetids (Mammalia, Rodentia) from the Late Pleistocene- Holocene of Northern Ecuador. Documents des Laboratoires Géologiques de Lyon, 125, 151-167.

Fejfar, O., Ficcarelli, G., Mezzabotta, C., Moreno Espinosa, M., Rook, L., & Torre, D. (1996). First record of a copemyine-peromyscine cricetid [Rodentia, Mammalia] in South America: hypotheses regarding its ancestry in the Palaearctic. Acta Zoologica Cracoviensia, 39, 137-145.

Fischer, G. (1814). Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Volumen tertium. Quadrupedum reliquorum, cetorum et montrymatum descriptionem continens. Mosquae: Nicolai Sergeidis Vsevolozsky Moscow, 3, xxiv + 1- 732

Flynn, L. J., & Morgan, M. E. (2005). An unusual diatomyid rodent from an infrequently sampled Late Miocene interval in the Siwaliks of Pakistan. Palaeontologia Electronica, 8, 17A.

Flynn, J. J., Kowallis, B. J., Nunez, C., Carranza-Castañeda, Ó., Miller, W. E., Swisher III, C. C., & Lindsay, E. H. (2005). Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the Great American Biotic Interchange. The Journal of Geology, 113, 287-307.

Fontenelle, J. P., Portella Luna Marques, F., Kolmann, M. A., & Lovejoy, N. R. (2021). Biogeography of the Neotropical freshwater stingrays (Myliobatiformes: Potamotrygoninae) reveals effects of continent-scale paleogeographic change and drainage evolution. Journal of Biogeography, 48, 1406-1419.

Forasiepi, A. M., Soibelzon, L. H., Gomez, C. S., Sánchez, R., Quiroz, L. I., Jaramillo, C., & Sánchez-Villagra, M. R. (2014). Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. Naturwissenschaften, 101, 965-974.

Frazer, K. A., Murray, S. S., Schork, N. J., & Topol, E. J. (2009). Human genetic variation and its contribution to complex traits. Nature Reviews Genetics, 10, 241-251.

Freudenthal, M., Hugueney, M., & Moissenet, E. (1994). The genus *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Mammalia) in the upper Oligocene of the province of Teruel (Spain). Scripta Geologica, 104, 57-114.

García-López, D. A., & Babot, M. J. (2015). A late Miocene Argyrolagidae (Mammalia, Metatheria, Bonapartheriiformes) from northwestern Argentina. Ameghiniana, 52, 314-323.

Garrocq, C., Lallemand, S., Marcaillou, B., Lebrun, J. F., Padron, C., Klingelhoefer, F., Laigle, M., Münch, P., Gay, A., Schenini, L., Beslier, M.-O., Cornée, J.-J., Mercier de Lépinay, B., Quillévéré, F., BouDagher-Fadel, M., & GARANTI Cruise Team. (2021). Genetic relations between the Aves Ridge and the Grenada back-arc basin, East Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research: Solid Earth, 126, e2020JB020466.

Gaunt, W. A. (1961). The development of the molar pattern of the golden hamster (*Mesocricetus auritus*), together with a re-assessment of the molar pattern of the mouse (*Mus musculus*). Cells Tissues Organs, 45, 219-251.

Gazin, C. L. (1942). The late Cenozoic vertebrate faunas from the San Pedro Valley, Arizona. Proceedings of the U.S. National Museum, 92, 475-518.

Genoways, H. H. (2023). Holocene Rice Rats (Genus *Oryzomys*) from the Upper Mississippi River Drainage Basin.

Gibbs, A. K., & Barron, C. N. (1983). The Guiana shield reviewed. Episodes Journal of International Geoscience, 6, 7-14.

Gidley, J. W. (1922). Preliminary report on fossil vertebrates of the San Pedro Valley, Arizona, with descriptions of new species of Rodentia and Lagomorpha. U.S. Geological Survey Professional Paper, 131, 119-131.

Glass, G. E., & Slade, N. A. (1980). The effect of *Sigmodon hispidus* on spatial and temporal activity of *Microtus ochrogaster*: evidence for competition. Ecology, 61, 358-370.

Gomes-Rodrigues, H., Marivaux, L., & Vianey-Liaud, M. (2010). Phylogeny and systematic revision of Eocene Cricetidae (Rodentia, Mammalia) from Central and East Asia: on the origin of cricetid rodents. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 48, 259-268.

Gomes-Rodrigues, H., Charles, C., Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., & Viriot, L. (2011). Evolutionary and developmental dynamics of the dentition in Muroidea and Dipodoidea (Rodentia, Mammalia). Evolution & development, 13, 361-369.

Gomes-Rodrigues, H., Renaud, S., Charles, C., Le Poul, Y., Solé, F., Aguilar, J. P., Michaux, J., Tafforeau, P., Headon, D., Jernvall, J., & Viriot, L. (2013). Roles of dental development and adaptation in rodent evolution. Nature communications, 4, 2504.

Gonçalves, P. R., Christoff, A. U., Machado, L. F., Bonvicino, C. R., Peters, F. B., & Percequillo, A. R. (2020). Unraveling deep branches of the Sigmodontinae tree (Rodentia: Cricetidae) in eastern South America. Journal of Mammalian Evolution, 27, 139-160.

Graham, A. (2003). Geohistory models and Cenozoic paleoenvironments of the Caribbean region. Systematic Botany, 28, 378-386.

Gudinho, F. (2016). Análise filogenética dos Sigmodontinae *incertae sedis* da Mata Atlântica (Rodentia: Cricetidae). Tesis de maestria. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Gutiérrez-García, T. A., Vázquez-Domínguez, E., Arroyo-Cabrales, J., Kuch, M., Enk, J., King, C., & Poinar, H. N. (2014). Ancient DNA and the tropics: a rodent's tale. Biology Letters, 10, 20140224.

Gutiérrez-García, T. A., & Vázquez-Domínguez, E. (2012). Biogeographically dynamic genetic structure bridging two continents in the monotypic Central American rodent *Ototylomys phyllotis*. Biological Journal of the Linnean Society, 107, 593-610.

Hadler, P., & Ferigolo, J. (2004). Roedores pleistocênicos da planície costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia, 7, 231-238.

Hadler, P., Cherem, J. J., Turbay, R., Alberti, A., & Pardiñas, U. F. J. (2016). Diversidade de pequenos mamíferos (Didelphimorphia e Rodentia) do Holoceno do nordeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil: implicações taxonômicas e paleoambientais. Revista Brasileira de Paleontologia, 19, 127-144.

Hall, E. R. (1930). Rodents and lagomorphs from the later Tertiary of Fish Lake Valley, Nevada. University of California Publications in Geological Sciences, 19, 295-312.

Harfe, B. D., Scherz, P. J., Nissim, S., Tian, H., McMahon, A. P., & Tabin, C. J. (2004). Evidence for an expansion-based temporal Shh gradient in specifying vertebrate digit identities. Cell, 118, 517-528.

Harmon, R. S. (2005). Geological development of Panama. En Harmon, R.S. (ed.). The Rio Chagres, Panama: A Multidisciplinary Profile of a Tropical Watershed, Philadelphia, Springer, pp. 45-62.

Hastings, A. K., Bloch, J. I., Jaramillo, C. A., Rincon, A. F., & Macfadden, B. J. (2013). Systematics and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 33, 239-263.

Haug, G. H., & Tiedemann, R. (1998). Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. Nature, 393, 673-676.

Haug, G., Tiedemann, R., & Keigwin, L. (2004). How the Isthmus of Panama put ice in the Arctic. Oceanus, 42, 94-97.

Havighorst, A., Kaza, V., & Kiaris, H. (2019). The *Peromyscus* Genetic Stock Center. En Jarret, R. L., y McCluskey, K. (eds.). The Biological Resources of Model Organisms. CRC Press, pp. 183-196.

Head, J. J., Rincon, A. F., Suarez, C., Montes, C., & Jaramillo, C. (2012). Fossil evidence for earliest Neogene American faunal interchange: Boa (Serpentes, Boinae) from the early Miocene of Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 32, 1328-1334.

Hedges, S. B. (2006). Paleogeography of the Antilles and the origin of West Indian terrestrial vertebrates. Annals of the Missouri Botanical Garden, 93, 231-244.

Henson, D. D., & Bradley, R. D. (2009). Molecular systematics of the genus *Sigmodon*: results from mitochondrial and nuclear gene sequences. Canadian Journal of Zoology, 87, 211-220.

Hernández, R. M., Jordan, T. E., Farjat, A. D., Echavarría, L., Idleman, B. D., & Reynolds, J. H. (2005). Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and

Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. Journal of South American Earth Sciences, 19, 495-512.

Hershkovitz, P. (1944). A systematic review of the Neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). Miscellaneous publications museum of zoology, University of Michigan, 58, 1-88.

Hershkovitz, P. (1955). South American marsh rats, genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. Fieldiana: Zoology, 37, 639-687.

Hershkovitz, P. (1962). Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. Fieldiana: Zoology, 46, 1-524.

Hershkovitz, P. (1966). Mice, land bridges and Latin American faunal exchange. En Wenzel, R.L., y Tipton, V. J. (eds.). Ectoparasites of Panama Field Museum of Natural History, Chicago, pp. 725-751.

Hershkovitz, P. (1967). Dynamics of rodent molar evolution: a study based on New World Cricetinae, family Muridae. Journal of dental research, 46, 829-842.

Hershkovitz, P. (1969). The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. The Quarterly Review of Biology, 44, 1-70.

Hershkovitz, P. (1990). The Brazilian rodent genus *Thalpomys* (Sigmodontinae, Cricetidae) with a description of a new species. Journal of Natural History, 24, 763-783.

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, 75, 1-18.

Hibbard, C. W. (1937). An upper Pliocene fauna from Meade County, Kansas. Transactions of the Kansas Academy of Science, 1903, 239-265.

Hibbard, C. W. (1939). Additional fauna of Edson Quarry of the middle Pliocene of Kansas. American Midland Naturalist, 18, 460-464.

Hibbard, C. W. (1941a). New mammals from the Rexroad fauna, upper Pliocene of Kansas. The American Midland Naturalist, 26, 337-368.

Hibbard, C. W. (1941b). Mammals of the Rexroad fauna from the upper Pliocene of southwestern Kansas. Transactions of the Kansas Academy of Science, 1903, 44, 265-313.

Hibbard, C. W. (1941c). The Borchers fauna, a new Pleistocene interglacial fauna from Meade County, Kansas. Kansas Geological Survey Bulletin, 38, 197-220.

Hibbard, C. W. (1942). Pleistocene mammals from Kansas. Kansas Geological Survey Bulletin, 41, 262-269.

Hibbard, C. W. (1943). *Etadonomys*, a new Pleistocene heteromyid rodent, and notes on other Kansas mammals. Transactions of the Kansas Academy of Science, 1903, 185-191.

Hibbard, C. W. (1952). Vertebrate fossils from late Cenozoic deposits of central Kansas.

Hibbard, C. W. (1953). The Saw Rock Canyon fauna and its stratigraphic significance. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters, 38, 387-411

Hibbard, C. W. (1956). Vertebrate fossils from the Meade Formation of south-western Kansas. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters, 41, 145-203.

Hibbard, C. W. (1962). Two new rodents from the early Pleistocene of Idaho. Journal of Mammalogy, 43, 482-485.

Hibbard, C. W. (1963). A late Illinoian fauna from the Kansas and its climatic significance. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters, 48, 187-221.

Hibbard, C. W., & Taylor, D. W. (1960). Two late Pleistocene faunas from southwestern Kansas. Contribution from the museum of paleontology, XVI, 1-223.

Hodgson, J. A., Sterner, K. N., Matthews, L. J., Burrell, A. S., Jani, R. A., Raaum, R. L., Stewart, C. B., & Disotell, T. R. (2009). Successive radiations, not stasis, in the South American primate fauna. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 5534-5539.

Hoffmeister, D. F. (1945). Cricetine rodents of the middle Pliocene of the Mulholland fauna, California. Journal of Mammalogy, 26, 186-91.

Hoffmeister, D. F. (1959). New cricetid rodents from the Niobrara River fauna, Nebraska. Journal of Paleontology, 33, 696-699.

Hooijer, D. A. (1967). Pleistocene vertebrates of the Netherlands Antilles. En Martin, P. S., y Wright, H. E. Pleistocene extinctions: The search for a cause. New Haven, Yale University Press, pp. 399- 406.

Hooper, E. T. (1952). A systematic review of the harvest mice (genus *Reithrodontomys*) of Latin America. Miscellaneous publications museum of zoology, University of Michigan, 77, 1-280.

Hooper, E. T. (1957). Dental patterns in mice of the genus *Peromyscus*. Miscellaneous publications museum of zoology, University of Michigan, 99, 1-59.

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.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Andersson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo,

C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science, 330, 927-931.

Hoorn, C., Bogotá-Ángel, G. R., Romero-Baez, M., Lammertsma, E. I., Flantua, S. G., Dantas, E. L., Dino, R., do Carmo, D. A., & Chemale, F. Jr. (2017). The Amazon at sea: onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. Global and Planetary Change, 153, 51-65.

Hoorn, C., Boschman, L. M., Kukla, T., Sciumbata, M., & Val, P. (2022). The Miocene wetland of western Amazonia and its role in Neotropical biogeography. Botanical Journal of the Linnean Society, 199, 25-35.

Howell, A. H. (1914). Revision of the American harvest mice (genus *Reithrodontomys*). North American Fauna, 36, 1-97.

Hulbert Jr, R. C., & Pratt, A. E. (1998). New Pleistocene (Rancholabrean) vertebrate faunas from coastal Georgia. Journal of Vertebrate Paleontology, 18, 412-429.

Yrigoyen, M. R. (1979). Cordillera principal. Geología Regional Argentina, 1, 651-694.

Iturralde-Vinent, M. A., & MacPhee, R. D. E., (1999). Paleogeography of the Caribbean region, implications for Cenozoic biogeography. Bulletin of American Museum Natural History, 238, 1-95.

Iturralde-Vinent, M.A., & MacPhee, R. D. E. (2023). New evidence for late Eocene-early Oligocene uplift of Aves Ridge and paleogeography of GAARlandia. Geologica Acta, 21, 1-10.

Jablonski, N. G., & Frost, S. R. (2010). Cercopithecoidea. En Werdelin, L., Sanders, W. J. (eds.). Cenozoic Mammals of Africa. Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press, pp. 393-428.

Jacobs, L. L. (1977). Rodents of the Hemphillian age Redington Local Fauna, San Pedro Valley, Arizona. Journal of Paleontology, 51, 505-519.

Jacobs, L. L., & Lindsay, E. H. (1981). *Prosigmodon oroscoi*, a new sigmodont rodent from the late Tertiary of Mexico. Journal of Paleontology, 55, 425-430.

Jacobs, L. L., & Lindsay, E. H. (1984). Holarctic radiation of Neogene muroid rodents and the origin of South American cricetids. Journal of Vertebrate Paleontology, 4, 265-272.

Jacobs, B. F., Kingston, J. D., & Jacobs, L. L., (1999). The origin of grass-dominated ecosystems. Annals of the Missouri Botanical Garden, 86, 590-643.

James, G. T. (1963). Paleontology and nonmarine stratigraphy of the Cuyama Valley Badlands, California (Vol. 1). University of California Publication in Geological Sciences, 45, 1-15

Jansa, S. A., & Weksler, M. (2004). Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. Molecular phylogenetics and evolution, 31, 256-276.

Jansa, S. A., Barker, F. K., & Voss, R. S. (2014). The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America's "Splendid Isolation". Evolution, 68, 684-695.

Jaramillo, C. A. (2018). Evolution of the Isthmus of Panama: Biological, Paleoceanographic and Paleoclimatological Implications. En Hoorn, C., Perrigo, A., y Antonelli, A. (Eds.). Mountains, climate and biodiversity. Oxford, John Wiley & Sons, pp. 323-338.

Jaramillo, C. A., Moreno, E., Ramírez, V., da Silva-Caminha, S. A., de la Barrera, A., de la Barrera, A., Sánchez, C., Morón, S., Herrera, F., Escobar, J., Koll, R., Manchester, S. R., & Hoyos, N. (2014). Palynological record of the last 20 million years in Panama. En Stevens, W. D., Montiel, O. M. y Raven, P. (eds.). Paleobotany and Biogeography: A Festschrift for Alan Graham in His 80th Year. St. Louis, MO, Missouri Botanical Garden Pres, pp. 134-253.

Jaramillo, C. A., Moreno, F., Hendy, A. J. W., Sánchez-Villagra, M. R., & Marty, D. (2015). Preface: La Guajira, Colombia: a new window into the Cenozoic neotropical biodiversity and the Great American Biotic Interchange. Swiss Journal of Palaeontology, 134, 1-4.

Jernvall, J. (2000). Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97, 2641-2645.

Joniak, P., Peláez-Campomanes, P., van den Hoek Ostende, L. W., & Rojay, B. (2019). Early Miocene rodents of Gökler (Kazan Basin, Central Anatolia, Turkey). Historical Biology, 31, 982-1007.

Kavanagh, K. D., Evans, A. R., & Jernvall, J. (2007). Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. Nature, 449, 427-433.

Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L., & Flynn, J. J. (1997). Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Washington, Smithsonian Institution Press.

Keith M. S. (2015). Phylogenetic relationships, divergence and radiation within the subfamily Neotominae (Rodentia: Cricetidae). Tesis de doctorado. Texas Tech University, Lubbock.

Kelly, T. S. (2007). A new species of Bensonomys (Rodentia, Cricetidae) from the late early Hemphillian (late Miocene), Coal Valley Formation, Smith Valley, Nevada. Paludicola, 6, 125-138.

Kelly, T. S. (2013). New Hemphillian (Late Miocene) rodents from the Coal Valley Formation, Smith Valley, Nevada. Paludicola, 9, 70-96

Kelly T. S., & Whistler D. P. 2014. New late Miocene (latest Clarendonian to early Hemphillian) cricetid rodents from the upper part of the Dove Spring Formation, Mojave Desert, California. Paludicola, 10, 1-48.

Kelly, T. S., & Martin, R. A. (2022). Phylogenetic positions of *Paronychomys* Jacobs and *Basirepomys* Korth and De Blieux relative to the tribe Neotomini (Rodentia, Cricetidae). Journal of Paleontology, 96, 692-705.

Kelly, T. S., Martin, R. A., & Ronez, C. (2020). New records of cricetid rodents from the medial Clarendonian (middle Miocene) Esmeralda Formation, Fish Lake Valley, Nevada. Paludicola, 13, 1-32.

Kelly, T. S., Martin, R. A., Ronez, C., Cañón, C., & Pardiñas, U. F. J. (2023). Morphology and genetics of grasshopper mice revisited in a paleontological framework: reinstatement of Onychomyini (Rodentia, Cricetidae). Journal of Mammalogy, 104, 3-28.

Kimura, Y., Flynn, L. J., & Jacobs, L. L. (2021). Tempo and mode: evidence on a protracted split from a dense fossil record. Frontiers in Ecology and Evolution, 9, 642814.

Kirby, M., & MacFadden, B. J. (2005). Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 228, 193-202

Koenigswald, W. V. (2011). Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions—construction and classification. Palaeontogr. Abt. A, 294, 63-94.

Koenigswald, W. V. (2020). Construction and wear of mammalian teeth in terms of heterochrony. En Martin, T., y Koenigswald, W. V. (eds.). Mammalian teeth—form and function. Verlag, München, Germany, pp. 171-186.

Korth, W. W. (1994). The Tertiary Record of Rodents in North America. Topics in Geobiology, Volume 12. New York, Plenum Press.

Korth, W. W. (1998). Rodents and lagomorph (Mammals) from the Late Clarendonian (Miocene) Ash Hollow Formation, Brown County, Nebraska. Annals of Carnegie Museum, 67, 299-348.

Korth, W. W. (2011a). Review of the species of *Eumys* Leidy, 1856 (Rodentia, Cricetidae) from the Oligocene (Orellan to Arikareean) of North America. Annals of Carnegie Museum, 79, 79-90.

Korth, W. W. (2011b). New species of cricetid rodents (Mammalia) from the late Miocene (Hemphillian) previously referred to *Peromyscus pliocenicus* Wilson. Annals of Carnegie Museum, 79, 137-147.

Kurten, B., & Anderson, E. (1980). Pleistocene Mammals of North America. New York, Columbia University Press.

Labonne, G., Laffont, R., Renvoise, E., Jebrane, A., Labruère, C., Chateau-Smith, C., & Montuire, S. (2012). When less means more: evolutionary and developmental hypotheses in rodent molars. Journal of evolutionary biology, 25, 2102-2111.

Langer, P. (2017). Comparative anatomy of the gastrointestinal tract in Eutheria I: Taxonomy, Biogeography and Food: Afrotheria, Xenarthra and Euarchontoglires. Walter de Gruyter.

Laurito Mora, C. (2003). Roedores fósiles del Pleistoceno superior de la localidad La Palmera de San Carlos, provincial de Alajuela, Costa Rica. Revista Geológica de América Central, 29, 43-52.

Lazzari, V., Charles, C., Tafforeau, P., Vianey-Liaud, M., Aguilar, J. P., Jaeger, J. J., Michaux, J., & Viriot, L. (2008). Mosaic convergence of rodent dentitions. PLoS One, 3, e3607.

Leigh, E.G., O'Dea, A. & Vermeij, G. J. (2014). Historical biogeography of the Isthmus of Panama. Biological Reviews, 89, 148-172.

Leite, R. N., Kolokotronis, S. O., Almeida, F. C., Werneck, F. P., Rogers, D. S., & Weksler, M. (2014). In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). PloS one, 9, e100687.

León-Paniagua, L. L. (2017). 765. Mira Climbing Rat *Tylomys mirae*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 534-535.

León-Tapia, M. Á., & Cervantes, F. A. (2021). Systematics and the unexpected high mitochondrial genetic divergence of *Nelsonia goldmani* (Rodentia: Cricetidae) from Mexican Highlands. Journal of Mammalian Evolution, 28, 939-951.

Léon-Tapia, M. Á., Fernández, J. A., Rico, Y., Cervantes, F. A., & Espinosa de los Monteros, A. (2020). A new mouse of the Peromyscus maniculatus species complex (Cricetidae) from the highlands of central Mexico. Journal of Mammalogy, 101, 1117-1132.

León-Tapia, M. Á., Rico, Y., Fernández, J. A., Arellano, E., & Espinosa de los Monteros, A. (2021). Role of Pleistocene climatic oscillations on genetic differentiation and evolutionary history of the Transvolcanic deer mouse *Peromyscus hylocetes* (Rodentia: Cricetidae) throughout the Mexican central highlands. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 59, 2481-2499.

León-Tapia, M. Á., Rico, Y., Fernández, J. A., & Espinosa de los Monteros, A. (2022). Molecular, morphometric, and spatial data analyses provide new insights into the evolutionary history of the *Peromyscus boylii* species complex (Rodentia: Cricetidae) in the mountains of Mexico. Systematics and Biodiversity, 20, 1-19.

Lessman, J., Arrivillaga, J., & Aguilera, M. (2011). Caracterización molecular de poblaciones venezolanas de Sigmodon hirsutus (Rodentia: Cricetidae). Revista de Biología Tropical 59, 795-807.

Li, Q. (2012). Middle Eocene cricetid (Rodentia, Mammalia) from the Erlian Basin, Nei Mongol, China. Vertebrata Palasiatica, 50, 237-244.

Li, Q., Meng, J., & Wang, Y. (2016). New Cricetid Rodents from Strata near the Eocene-Oligocene Boundary in Erden Obo Section (Nei Mongol, China). PloS one, 11, e0156233.

Lindsay, E. H. (1972). Small mammal fossils from the Barstow Formation, California. University of California Publications in Geological Sciences, 93, 1-104.

Lindsay, E. H. (1995). *Copemys* and the Barstovian/Hemingfordian Boundary. Journal of Vertebrate Paleontology, 15, 357-365.

Lindsay, E. H. (2008). Cricetidae. En Janis, C. M., Gunnel, G. F., y Uhen, M. D. (eds.). Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 2, Small Mammals, Xenarthrans and Marine Mammals. New York, Cambridge University Press, pp. 456-479.

Lindsay, E. H., & Jacobs, L. L. (1985). Pliocene small mammals fossils from Chihuahua, Mexico. Paleontologia Mexicana, 51, 1-54.

Lindsay, E. H., & Czaplewski, N. J. (2011). New rodents (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) from the Verde Fauna of Arizona and the Maxum Fauna of California, USA, early Blancan Land Mammal Age. Palaeontologia Electronica, 14, 29A.

Lindsay, E. H., Mou, Y., Downs, W., Pederson, J., Kelly, T. S., Henry, C., & Trexler, J. (2002). Recognition of the Hemphillian/Blancan boundary in Nevada. Journal of Vertebrate Paleontology, 22, 429-442.

Lindsay, E., Whistler, D. P., Kalthoff, D. C., & von Koenigswald, W. (2016). *Paciculus walshi*, new species (Rodentia, Cricetidae), the origin of the Cricetidae and an Oligocene intercontinental mammal dispersal event. Historical Biology, 28, 78-94.

Linzey, D. W., & Packard, R. L. (1977). *Ochrotomys nuttalli*. American Society of Mammalogists. Mammalian Species, 75, 1-6.

Luckett, W. P. (1985). Superordinal and intraordinal affinities of rodents: developmental evidence from the dentition and placentation. En Luckett, W. P, y Hartenberger, J. L. (eds.). Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis. New York, Plenum Press, pp. 227-276.

Luckett, W. P. (1993). An ontogenetic assessment of dental homologies in therian mammals. En Szalay, F. S., Novacek, M. J., y McKenna, M. C. (eds.). Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials. New York, NY Springer New York, pp. 182-204.

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, 101, 1-24.

Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. C. S. L., & Wesselingh, F. (1998). The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. Phylogeny and classification of Neotropical fishes, 27, 13-48.

MacFadden, B. J. (2006a). Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. Trends in Ecology & Evolution, 21, 157-165.

MacFadden, B. J. (2006b). North American Miocene land mammals from Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 26, 720-734.

MacFadden, B. J. (2009). Three-toes browing horse Anchiterium (Echidae) from the Miocene of Panamá. Journal of Paleontology, 83, 489-492.

MacFadden, B. J., & Higgins, P. (2004). Ancient ecology of 15-million-year-old browsing mammals within C3 plant communities from Panama. Oecologia, 140, 169-182.

MacFadden, B. J., Cerling, T. E., & Prado, J. L. (1996). Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. Palaios, 11, 319-327.

MacFadden, B. J., Labs-Hochstein, J., Hulbert Jr, R. C., & Baskin, J. A. (2007). Revised age of the late Neogene terror bird (*Titanis*) in North America during the Great American Interchange. Geology, 35, 123-126.

MacFadden, B. J., Kirby, M. X., Rincon, A., Montes, C., Moron, S., Strong, N., & Jaramillo, C. (2010). Extinct Peccary "Cynorca" occidentale (Tayasuidae) from the Miocene of Panama and Correlations to North America. Journal of Vertebrate Paleontology, 84, 288-298.

MacFadden, B. J., Foster, D. A., Rincon, A. F., Morgan, G. S., & Jaramillo, C. (2012). The new world tropics as a cradle of biodiversity during the early miocene: calibration of the centenario Fauna From Panama. Geological Society of America Abstracts with Programs, 44, 163.

Machado, L. F., Leite, Y. L., Christoff, A. U., & Giugliano, L. G. (2014). Phylogeny and biogeography of tetralophodont rodents of the tribe Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae). Zoologica Scripta, 43, 119-130.

MacPhee, R. D. E., Iturralde-Vinent, M. A., & Gaffney, E. S. (2003). Domo de Zaza, an Early Miocene vertebrate locality in South-Central Cuba, with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. American Museum Novitates, 3394, 1-42

Madden, R. H. (2015). Hypsodonty in mammals - evolution, geomorphology, and the role of Earth surface processes. Cambridge, Cambridge University Press.

Maestri, R., & Patterson, B. D. (2016). Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. PLoS One, 11, e0151895.

Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R., & De Freitas, T. R. O. (2016a). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. Journal of evolutionary biology, 29, 2191-2204.

Maestri, R., Luza, A. L., de Barros, L. D., Hartz, S. M., Ferrari, A., de Freitas, T. R. O., & Duarte, L. D. S. (2016b). Geographical variation of body size in sigmodontine rodents depends on both environment and phylogenetic composition of communities. Journal of Biogeography, 43, 1192-1202

Maestri, R., Monteiro, L. R., Fornel, R., Upham, N. S., Patterson, B. D., & de Freitas, T. R. O. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? Evolution, 71, 610-632.

Maestri, R., Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2019). Tracing the diversification history of a Neogene rodent invasion into South America. Ecography, 42, 683-695.

Maridet, O., & Sen, S. (2012). Les Cricetidae (Rodentia) de Sansan. Mammifères de Sansan, 203, 29-65.

Maridet, O., & Ni, X. (2013). A new cricetid rodent from the early Oligocene of Yunnan, China, and its evolutionary implications for early Eurasian cricetids. Journal of Vertebrate Paleontology, 33, 185-194.

Maridet, O., Wu, W., Ye, J., Bi, S., & Ni, X. (2009). *Eucricetodon* (Rodentia, Mammalia) from the late Oligocene of the Junggar basin, northern Xinjiang, China. American Museum Novitates, 3665, 1-21.

Maridet, O., Wu, W. Y., Ye, J., Bi, S. D., Ni, X. J., & Meng, J. (2011). Earliest occurrence of *Democricetodon* in China, in the Early Miocene of the Junggar Basin (Xinjiang) and comparison with the genus *Spanocricetodon*. Vertebrata PalAsiatica, 49, 393-405.

Maridet, O., Daxner-Höck, G., Badamgarav, D., & Göhlich, U. B. (2014). Cricetidae (Rodentia, Mammalia) from the Valley of Lakes (Central Mongolia): focus on the Miocene record. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 116, 247-270

Marković, Z., H. de Bruijn, & W. Wessels. (2016). A revision of the new rodent collections from the Early Miocene of Sibnica, Serbia. En Marković, Z., y Milivojević, M. (eds.). Life on the Shore: Geological and Paleontological Research in the Neogene of Sibnica and Vicinity (Levač basin, Central Serbia), Part 1. Special Issue of the Natural History Museum in Belgrade, Belgrade, pp. 63-117.

Marshall, L. G. (1979). A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. Paleobiology, 5, 126-132.

Marshall, L. G., Hoffster, R., & Pascual, R. (1983). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. Palaeovertebrata Mémoire extraordinaire, 1-93.

Martin, R. A. (1970). Line and grade in the extinct medius species group of *Sigmodon*. Science, 167, 1504-1506.

Martin, R. A. (1974). Fossil mammals from the Coleman IIA fauna, Sumter County. En Webb, S. D. (ed.). Pleistocene mammals of Florida. Gainesville, University of Florida Press, pp. 35-99.

Martin, R. A. (1979). Fossil history of the rodent genus *Sigmodon*. Evolutionary Monographs, 2, 1-36.

Martin, L. D. (1980). The early evolution of the Cricetidae in North America. The University of Kansas Paleontological Contributions, 102, 1-42.

Martin, R. A. (2000). The taxonomic status of *Peromyscus sawrockensis* Hibbard, 1964 (Rodentia, Cricetidae). Paludicola, 2, 69-72.

Martin, R. A. (2021). Correlation of Pliocene and Pleistocene fossil assemblages from the central and eastern United States: toward a continental rodent biochronology. Historical Biology, 33, 880-896.

Martin, R. A., & Prince, R. H. (1989). A new species of early Pleistocene cotton rat from the Anza-Borrego Desert of southern California. Bulletin, Southern California Academy of Sciences, 88, 80-87.

Martin, R. A., & Hulbert, R. C. (2018). A Review of Middle to Late Miocene Cricetid Rodents from Florida. Program and Abstracts of the 78th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Albuquerque, 176

Martin, R. A., & Zakrzewski, R. J. (2019). On the ancestry of woodrats. Journal of Mammalogy, 100, 1564-1582

Martin, R. A., Goodwin, H. T., & Farlow, J. O. (2002a). Late Neogene (late Hemphillian) rodents from the Pipe Creek Sinkhole, Grant County, Indiana. Journal of Vertebrate Paleontology, 22, 137-151.

Martin, R. A., Honey, J. G., Peláez-Campomanes, P., Goodwin, H. T., Baskin, J. A., & Zakrzewski, R. J. (2002b). Blancan lagomorphs and rodents of the Deer Park assemblages, Meade County, Kansas. Journal of Vertebrate Paleontology, 76, 1072-1090.

Martin, R. A., Hurt, R. T., Honey, J. G., & Peláez-Campomanes, P. (2003). Late Pliocene and early Pleistocene rodents from the northern Borchers Badlands (Meade County, Kansas), with comments on the Blancan-Irvingtonian boundary in the Meade Basin. Journal of Paleontology, 77, 985-1001.

Martin, R. A., Peláez-Campomanes, P., Ronez, C., Barbière, F., Kelly, T. S., Lindsay, E. H., Baskin, J. A., Czaplewski, N. J., & Pardiñas, U. F. J. (2020). A new genus of cricetid rodent (Rodentia: Cricetidae) from the Clarendonian (Late Miocene) of North America and a consideration of sigmodontine origins. Paludicola, 12, 298-329.

Martin, G. M., Brand, C., & Monjeau, A. (2022). Serendipity and adaptation in New World marsupial evolution. Journal of Mammalian Evolution, 29, 493-513.

Martin, R. A., Kelly, T. S., & Holroyd, P. (2023). Two Asian cricetodontine-like muroid rodents from the Neogene of western North America. Journal of Paleontology, 1-19.

Martínez-Borrego, D., Arellano, E., González-Cózatl, F. X., Castro-Arellano, I., León-Paniagua, L., & Rogers, D. S. (2022). Molecular systematics of the *Reithrodontomys tenuirostris* group (Rodentia: Cricetidae) highlighting the *Reithrodontomys microdon* species complex. Journal of Mammalogy, 103, 29-44.

Massoia, E. (1980). El estado sistemático de cuatro especies de cricétidos sudamericanos y comentarios sobre otras especies congenéricas. Ameghiniana, 17, 280-287.

Massoia, E. (1981). Notas sobre los cricétidos mendocinos (Mammalia, Rodentia). Historia Natural, 1, 205-208.

Massoia, E., & Pardiñas, U. F. J. (1993). El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889. Revalidación del género *Necromys* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). Ameghiniana, 30, 407-418.

Matos-Maraví, P. F., Peña, C., Willmott, K. R., Freitas, A. V., & Wahlberg, N. (2013). Systematics and evolutionary history of butterflies in the "*Taygetis* clade" (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): towards a better understanding of Neotropical biogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution, 66, 54-68.

May, S. R. (1981). *Repomys* (Mammalia: Rodentia gen. nov.) from the late Neogene of California and Nevada. Journal of Vertebrate Paleontology, 1, 219-230.

May, S. R., Woodburne, M. O., Lindsay, E. H., Albright, L. B., Sarna-Wojcicki, A., Wan, E., & Wahl, D. B. (2011). Geology and mammalian paleontology of the Horned Toad Hills, Mohave Desert, California, USA. Palaeontologia Electronica, 14, 1-63.

McDougall, K. (1985). Miocene to Pleistocene Benthic Foraminifers and Paleoceanography of the Middle America Slope. Deep Sea Drilling Project Leg 841, Initial Reports DSDP, 84, 363-418.

McKenna, M. C., & Bell, S. K. (1997). Classification of mammals: above the species level. Columbia University Press, New York.

McNeill, D. F., Coates, A., Budd, A. & Borne, P.F. (2000). Integrated paleontologic and paleomagnetic stratigraphy of the upper Neogene deposits around Limon, Costa Rica: a coastal emergence record of the Central American Isthmus. Geological Society of America Bulletin, 112, 963-981.

Mein, P. (2003). On Neogene rodents of Eurasia: distribution and migrations. Deinsea, 10, 407-418.

Miller, J. R., & Engstrom, M. D. (2007). Vocal stereotypy and singing behavior in baiomyine mice. Journal of Mammalogy, 88, 1447-1465.

Miller, J. R., & Engstrom, M. D. (2008). The relationships of major lineages within peromyscine rodents: a molecular phylogenetic hypothesis and systematic reappraisal. Journal of Mammalogy, 89, 1279-1295.

Molnar, P. (2008). Closing of the Central American Seaway and the Ice Age: a critical review. Paleoceanography, 23, A2201.

Mones, A., & Castiglioni, L. R. (1979). Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). Paläontologische Zeitschrift, 53, 77-87.

Moreno, F., Hendy, A. J. W., Quiroz, L., Hoyos, N., Jones, D. S., Zapata, V., Ballen, G. A., Cadena, E., Cárdenas, A. L., Carrillo-Briceño, J. D., Carrillo, J. D., Delgado-Sierra, D., Escobar, J., Martínez, J. I., Martínez, C., Montes, C., Moreno, J., Pérez, N., Sánchez, R., Suárez, C., Vallejo-Pareja, M. C., & Jaramillo, C. (2015). Revised stratigraphy of Neogene strata in the Cocinetas basin, La Guajira, Colombia. Swiss Journal of Palaeontology, 134, 5-43.

Moreno, P., Román, J. L., Brito, J., & Pardiñas, U. F. J. (2017). The taxonomic status of *Copemyodon ecuadorensis* (Rodentia, Cricetidae), a supposedly extinct muroid from the Ecuadorean Quaternary. Mammalia, 82, 89-92.

Morgan, G. S., & Lucas, S. G. (2003). Chapter 12: mammalian biochronology of Blancan and Irvingtonian (Pliocene and early Pleistocene) faunas from New Mexico. Bulletin of the American Museum of Natural History, 279, 269-320.

Murray, L. K. (2008). Effects of taxonomic and locality inaccuracies on biostratigraphy and biochronology of the Hueso and Tapiado formations in the Vallecito Creek-Fish Creek section, Anza-Borrego Desert, California. Tesis de doctorado. The University of Texas, Austin.

Musser, G. G., & Carleton, Y. (2005). Superfamily Muroidea. En Wilson, D. E., y Reeder, D. M. (eds.). Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference. Baltimore, The Johns Hopkins Press, pp. 894-1531.

Musser, G. G., Carleton, M. D., Brothers, E. M., & A. L. Gardner. (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.

Nasif, N. L., Esteban, G. I., & Ortiz, P. E. (2009). Novedoso hallazgo de egagrópilas en el Mioceno tardío, Formación Andalhualá, provincia de Catamarca, Argentina. Serie correlación geológica, 25, 105-114.

Neves, S. B., Mayer, E. L., Hadler, P., & Ribeiro, A. M. (2017). Sigmodontine rodents (Rodentia, Cricetidae) from Quaternary cave deposits of Serra da Capivara, northeastern Brazil. Revista Brasileria de Paleontología, 20, 163-178.

Neves, S. B., Pardiñas, U. F. J., Hadler, P., Mayer, E. L., & Ribeiro, A. M. (2020). A new fossil cricetid (Rodentia, Sigmodontinae) from northeastern Brazil with remarks

on small mammal extinctions in the tropical Quaternary. Journal of Mammalogy, 101, 1133-1147.

Niklas, K. J. (1997). The evolutionary biology of plants. University of Chicago Press, Chicago.

Okobi Jr, D. E., Banerjee, A., Matheson, A. M., Phelps, S. M., & Long, M. A. (2019). Motor cortical control of vocal interaction in neotropical singing mice. Science, 363, 983-988.

Olds, N., & Anderson, S. (1989). A diagnosis of the tribe Phyllotini (Rodentia, Muridae). En Redford, K. H., y Eisenberg, J. F. (eds.). Advances in Neotropical mammalogy. Sandhill Crane Press, Gainesville, pp. 55-74.

Oliveira, J. A. de, Strauss, R. S., & dos Reis, S. F. (1998). Assessing relative age and age structure in natural populations of *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) in northeastern Brazil. Journal of Mammalogy, 79, 1170-1183.

Olson, E. C. (1940). A late Pleistocene fauna from Herculaneum, Missouri. The Journal of Geology, 48, 32-57.

Ornelas, J. F., González, C., de los Monteros, A. E., Rodríguez-Gómez, F., & García-Feria, L. M. (2014). In and out of Mesoamerica: temporal divergence of *Amazilia* hummingbirds pre-dates the orthodox account of the completion of the Isthmus of Panama. Journal of Biogeography, 41, 168-181.

Ortiz, P. E., Pardiñas, U. F. J., & Steppan, S. J. (2000). A new fossil phyllotine (Rodentia: Muridae) from northwestern Argentina and relationships of the *Reithrodon* group. Journal of Mammalogy, 81, 37-51.

Ortiz, P. E., García López, D. A., Babot, M. J., Pardiñas, U. F. J., Muruaga, P. J. A., & Jayat, J. P. (2012a). Exceptional Late Pliocene microvertebrate diversity in northwestern Argentina reveals a marked small mammal turnover. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 361, 21-37.

Ortiz, P. E., Jayat, J. P., & Steppan, S. J. (2012b). A new fossil phyllotine (Rodentia, Sigmodontinae) from the late Pliocene in the Andes of northern Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology, 32, 1429-1441.

Ortiz, P. E., Jayat, J. P., Barbière, F., Vattuone, M. M. S., & Monné, J. L. P. (2019). Evolution of small mammal communities during the late Quaternary in a middle-altitude valley of northwestern Argentina. Ameghiniana, 56, 153-186.

Ortiz-Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno Superior-Plioceno Superior). Estudios Geológicos, 54, 161-169.

Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. Journal of Arid Environments, 66, 498-532.

Osborne, C. P., & Beerling, D. J. (2006). Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 361, 173-194.

Pacheco, V. (2003). Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Tesis doctoral. The City University New York, New York.

Pacheco-Castro, A. (2014). Bioestratigrafía de los roedores fósiles (Cricetidae y Geomyidae) del cenozoico tardío de San Miguel de Allende, Guanajuato y Tecolotlán, Jalisco, México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro.

Pacheco-Castro, A., Castañeda, O. C., & Hidalgo, E. J. (2019). A new species of Sigmodontinae (Rodentia) from the late Hemphillian of central Mexico, and comments on the possible radiation of this group. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 36, 321-333.

Parada, A., Pardiñas, U. F. J., Salazar-Bravo, J., D'Elía, G., & Palma, R. E. (2013). Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution, 66, 960-968.

Parada, A., D'Elía, G., & Palma, R. E. (2015). The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. BMC evolutionary biology, 15, 172.

Parada, A., Hanson, J., & D'Elía, G. (2021). Ultraconserved elements improve the resolution of difficult nodes within the rapid radiation of Neotropical sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). Systematic Biology, 70, 1090-1100.

Pardiñas, U. F. J. (1997). Un nuevo sigmodontino (Mammalia: Rodentia) del Plioceno de Argentina y consideraciones sobre el registro fósil de los Phyllotini. Revista Chilena de Historia Natural, 70, 543-555.

Pardiñas, U. F. J. (2008). A new genus of oryzomyine rodent (Cricetidae: Sigmodontinae) from the Pleistocene of Argentina. Journal of Mammalogy, 89, 1270-1278.

Pardiñas, U. F. J. (2013). New data on *Scapteromys hershkovitzi* Reig, 1994 (Rodentia: Cricetidae) from the Pliocene of Argentina. Ameghiniana, 5, 593-597.

Pardiñas, U. F. J. (2017). Tribe Reithrodontini. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 412-413.

Pardiñas, U. F. J., & Barbière, F. (2017). Taxonomic status of *Wiedomys marplatensis*, an enigmatic fossil cricetid (Rodentia, Sigmodontinae): neither *Wiedomys* nor Wiedomyini. Mammalia, 82, 99-105.

Pardiñas, U. F. J., & Brito, J. (2017a). 339. Guianan Fish-eating Rat *Neusticomys oyapocki*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, p. 404.

Pardiñas, U. F. J., & Brito, J. (2017b). 340. Ferreira's Fish-eating Rat *Neusticomys ferreirai*. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 404-405.

Pardiñas, U. F. J., & Brito, J. (2017c). Genus *Rheomys* Thomas, 1906. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 406-407.

Pardiñas, U. F. J., & Galliari, C. A. (1998). Sigmodontinos (Rodentia, Muridae) del Holoceno inferior de Bolivia. Revista Española de Paleontología, 13, 17-26.

Pardiñas, U. F. J., Teta, P., & D'Elía, G. (2010). Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. En Polop, J. J., y Busch, M., (eds.). Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina: enfoques y perspectivas. Córdoba, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 9-36.

Pardiñas, U. F. J., Lessa, G., Teta, P., Salazar-Bravo, J., & Câmara, E. M. (2014). A new genus of sigmodontine rodent from eastern Brazil and the origin of the tribe Phyllotini. Journal of Mammalogy, 95, 201-215.

Pardiñas, U. F. J., D'Elía, G., & Ortiz, P. E. (2003). 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., Teta, P., & Salazar-Bravo, J. (2015). A new tribe of Sigmodontinae rodents (Cricetidae). Mastozoología neotropical, 22, 171-186.

Pardiñas, U. F. J., Myers, P., León-Paniagua, L., Ordóñez Garza, N., Cook, J. A., Kryštufek, B., Haslauer, R., Bradley, R. D., Shenbrot, G. I., & Patton, J. L. (2017a). Family Cricetidae (True Hamsters, Voles, Lemmings and New World Rats and Mice). En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 204-279.

Pardiñas, U. F. J., Cañón, C., & Salazar-Bravo, J. (2017b). A matter of weight: Critical comments on the basic data analysed by Maestri et al.(2016) in Journal of Biogeography, 43, 1192-1202. Journal of Biogeography, 44, 2673-2677.

Pardiñas, U. F. J., Cañón, C., Galliari, C. A., Brito, J., Bernal Hoverud, N., Lessa, G., & De Oliveira, J. A. (2020). Gross stomach morphology in akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae: Akodontini): a reappraisal of its significance in a phylogenetic context. Journal of Mammalogy, 101, 835-857.

Pardiñas, U. F. J., Curay, J., Brito, J., & Cañón, C. (2021). A unique cricetid experiment in the northern high-Andean Páramos deserves tribal recognition. Journal of Mammalogy, 102, 155-172.

Pardiñas, U. F. J., Tinoco, N., Barbière, F., Ronez, C., Cañón, C., Lessa, G., Koch, C., & Brito, J. (2022). Morphological disparity in a hyperdiverse mammal clade: a new morphotype and tribe of Neotropical cricetids. Zoological Journal of the Linnean Society, 196, 1013-1038.

Pascual, R., & Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. Ameghiniana 19, 19-36.

Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E., & Prado, J. L. (1996). Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. En Arratia, G. (ed.). Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology, Muncher Geowissenschaftliche Abhandlungen (A), vol. 30, pp. 265-319.

Patton, J. L. (2015). Hooper and Musser, 1964. En Patton, J. L, Pardiñas, U. F. J., y D'Elía, G. (eds.). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London, pp. 60-61.

Patton, J. L. (2017). Tribe Sigmodontini. En Wilson, D. E., Lacher, T. R. Jr., y Mittermeier, R. A. (eds.). Handbook of mammals of the world, volume 7, rodents 2. Barcelona, Lynx Edicions, pp. 399-404

Patton, J. L, Pardiñas, U. F. J., & D'Elía, G. (2015). Mammals of South America, volume 2: rodents. The University of Chicago Press, Chicago y London.

Pearson, O. P. (1988). Biology and feeding dynamics of a South American herbivorous rodent, *Reithrodon*. Studies on Neotropical fauna and environment, 23, 25-39.

Peláez-Campomanes, P., & Martin, R. A. (2005). The Pliocene and Pleistocene history of cotton rats in the Meade Basin of southwestern Kansas. Journal of Mammalogy, 86, 475-494.

Peppers, L. L., Carroll, D. S., & Bradley, R. D. (2002). Molecular systematics of the genus Sigmodon (Rodentia: Muridae): evidence from the mitochondrial cytochrome-b gene. Journal of Mammalogy, 83, 396-407.

Percequillo, A. R., do Prado, J. R., Abreu, E. F., Dalapicolla, J., Pavan, A. C., de Almeida Chiquito, E., Brennant, P., Steppan, S. J., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., & Wilkinson, M. (2021). Tempo and mode of evolution of oryzomyine rodents (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): a phylogenomic approach. Molecular Phylogenetics and Evolution, 159, 107120.

Peterkova, R., Lesot, H., & Peterka, M. (2006). Phylogenetic memory of developing mammalian dentition. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 306, 234-250.

Peters, C. R., & Vogel, J. C. (2005). Africa's wild C4 plant foods and possible early hominid diets. Journal of human evolution, 48, 219-236.

Philippon, M., Cornée, J. J., Münch, P., van Hinsbergen, D. J. J., BouDagher-Fadel, M., Gailler, L., Boschman, L. M., Quillévéré, F. R., Montheil, L., Gay, A., Lebrun, J. F., Lallemand, S., Marivaux, L., & Antoine, P. O. (2020). Eocene intra-plate shortening responsible for the rise of a faunal pathway in the northeastern Caribbean realm. PLoS ONE, 15, e0241000.

Pino, J. L. (2015). On the evolutionary history of the neotropical singing mice, genus *Scotinomys*. Tesis de doctorado. University of Florida, Gainseville.

Pinto-Sánchez, N. R., Ibáñez, R., Madriñán, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E., & Crawford, A. J. (2012). The great American biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus Pristimantis (Anura: Craugastoridae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 62, 954-972.

Pires, C., Gudinho, F., & Weksler, M. (2016). Morfologia dentária de gêneros de Sigmodontinae (Rodentia: Cricetidae) com ocorrência no Cerrado brasileiro. Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia, 75, 1-32.

Pires, C., Avilla, L., & Weksler, M. (2018). Fossil cricetid rodents from the Quaternary of Northern Brazil and their paleoenvironmental significance. Ameghiniana, 55, 162-178.

Platt, R. N., Amman, B. R., Keith, M. S., Thompson, C. W., & Bradley, R. D. (2015). What is *Peromyscus*? Evidence from nuclear and mitochondrial DNA sequences suggests the need for a new classification. Journal of Mammalogy, 96, 708-719.

Poore, H. R., Samworth, R., White, N. J., Jones, S. M., & McCave, I. N. (2006). Neogene overflow of northern component water at the Greenland-Scotland Ridge. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 7, 1-24.

Porter, C. A., Beasley, N. E., Ordóñez-Garza, N., Lindsey, L. L., Rogers, D. S., Lewis-Rogers, N., Sites, J. W., & Bradley, R. D. (2017). A new species of big-eared climbing rat, genus *Ototylomys* (Cricetidae: Tylomyinae), from Chiapas, Mexico. Journal of Mammalogy, 98, 1310-1329.

Prado, J. R., Brennand, P. G., Godoy, L. P., Libardi, G. S., de Abreu-Júnior, E. F., Roth, P. R., Chiquito, E. A., & Percequillo, A. R. (2015). Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an NDM/VNDM approach. Journal of Biogeography, 42, 540-551.

Prevosti, F. J., & Pardiñas, U. F. J. (2009). Comment on "The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange" by DH Verzi and CI Montalvo [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 267 (2008) 284-291]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 280, 543-547.

Prevosti, F. J., & Forasiepi, A. M. (2018). Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies. Springer, Cham.

Prevosti, F. J., Romano, C. O., Forasiepi, A. M., Hemming, S., Bonini, R., Candela, A. M., Cerdeño, E., Madozzo Jaén, M. C., Ortiz, P. E., Pujos, F., Rasia, L., Schmidt, G. I., Taglioretti, M., MacPhee, R. D. E., & Pardiñas, U. F. J. (2021). New radiometric 40Ar-39Ar dates and faunistic analyses refine evolutionary dynamics of Neogene vertebrate assemblages in southern South America. Scientific Reports, 11, 9830.

Price, S. L., Blanchard, B. D., Powell, S., Blaimer, B. B., & Moreau, C. S. (2022). Phylogenomics and fossil data inform the systematics and geographic range evolution of a diverse neotropical ant lineage. Insect Systematics and Diversity, 6, 1-13.

Prieto, J., & Rummel, M. (2009). Small and medium-sized Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Middle Miocene fissure filling Petersbuch 68 (southern Germany). Zitteliana, 48/49, 89-102.

Prieto, J., Boehme, M., & Gross, M. (2010). The cricetid rodents from Gratkorn (Austria, Styria): a benchmark locality for the continental Sarmatian sensu stricto (late Middle Miocene) in the Central Paratethys. Geologica Carpathica, 61, 419.

Prochazka, J., Pantalacci, S., Churava, S., Rothova, M., Lambert, A., Lesot, H., & Peterkova, R. (2010). Patterning by heritage in mouse molar row development. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107, 15497-15502.

Qiu, Z. D. (2010). Cricetid Rodents from the early Miocene Xiacaowan formation, sihong, Jiangsu. Vertebrata PalAsiatica, 48, 1-27.

Quay, W. B. (1954). The anatomy of the diastemal palate in microtine rodents. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 86, 1-41.

Răduleţ, N. (2007). Morphology of the inner side of the mandible in micromammals (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) of Romania. Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa», L, 371-393.

Rasia, L. L., & Candela, A. M. (2019). Upper molar morphology, homologies and evolutionary patterns of chinchilloid rodents (Mammalia, Caviomorpha). Journal of Anatomy, 234, 50-65.

Rau, J. R., & Yáñez, J. (1980). Cricétidos fósiles de la Cueva del Milodón, Chile (Mammalia, Cricetidae). Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 285, 9-10.

Reeder, S. A., & Bradley, R. D. (2004). Molecular systematic of Neotomine peromyscine rodents based on the dentin matrix protein 1 gene. Journal of Mammalogy, 85, 1194-1200.

Reeder, S. A., Carroll, D. S., Edwards, C. W., Kilpatrick, C. W., & Bradley, R. D. (2006). Neotomine-peromyscine rodent systematic based on combined analysis of nuclear and mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 40, 251-258.

Reig, O. A. (1972). The evolutionary history of the South American cricetid rodents. Tesis de doctorado, University of London, Londres.

Reig, O. A. (1977). A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). Journal of Zoology, 181, 227-241.

Reig, O. A. (1978). Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia, 2, 164-190.

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, 192, 257-281.

Reig, O, A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Mar del Plata: Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, 1, 1-161.

Reig, O. A. (1984). Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). Revista Brasileira de Genética, 7, 333-365.

Reig, O. A. (1986). Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. En Vuilleumier, F., y Monasterio, M. (eds.). High altitude tropical biogeography. New York y Oxford, Oxford University Press, pp. 404-439.

Reig, O. A. (1987). An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae, Sigmodontinae). Fieldiana Zoology, 39, 347-399.

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.

Réjaud, A., Rodrigues, M. T., Crawford, A. J., Castroviejo-Fisher, S., Jaramillo, A. F., Chaparro, J. C., Glaw, F., Gagliardi-Urrutia, G., Moravec, J., De la Riva, I. J., Perez, P., Lima, A. P., Werneck, F. P., Hrbek, T., Ron, S. R., Ernst, R., Kok, P. J. R., Driskell, A., Chave, J., & Fouquet, A. (2020). Historical biogeography identifies a possible role of Miocene wetlands in the diversification of the Amazonian rocket frogs (Aromobatidae: Allobates). Journal of Biogeography, 47, 2472-2482.

Renvoisé, E., Kavanagh, K. D., Lazzari, V., Häkkinen, T. J., Rice, R., Pantalacci, S., Salazar-Ciudad, I., & Jernvall, J. (2017). Mechanical constraint from growing jaw facilitates mammalian dental diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, 114, 9403-9408.

Repenning, C. A., & May, S. R. (1986). New evidence for the age of lower part of the Palomas Formation, Truth or Consequences, New Mexico. New Mexico Geological Society Guidebook, 37, 257-260.

Rincon, A. F., Bloch, J. I., Suarez, C., MacFadden, B. J., & Jaramillo, C. A. (2012). New Floridatragulines (Mammalia, Camelidae) from the Early Miocene Las Cascadas Formation, Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 32, 456-475.

Rincon, A. F., Bloch, J. I., Macfadden, B. J., & Jaramillo, C. A. (2013). First central American record of Anthracotheriidae (Mammalia, Bothriodontinae) from the early Miocene of Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 33, 421-433.

Rincón, A. D., Czaplewski, N. J., Montellano-Ballesteros, M., & Benammi, M. (2016). New species of *Postcopemys* (Cricetidae: Rodentia) from the early pliocene of Lago De Chapala, Jalisco, Mexico. The Southwestern Naturalist, 61, 108-118.

Rinderknecht, A., Bostelmann, E., & Ubilla, M. (2018). Making a giant rodent: cranial anatomy and ontogenetic development in the genus *Isostylomys* (Mammalia, Hystricognathi, Dinomyidae). Journal of Systematic Palaeontology, 16, 245-261.

Rinker, G. C. (1954). The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, 83, 1-124.

Rodriguez-Reyes, O., Falcon-Lang, H., Gasson, P., Collinson, M., & Jaramillo, C. (2014). Fossil woods (Malvaceae) from the lower Miocene (early to mid-Burdigalian) part of the Cucaracha Formation of Panama (Central America) and their biogeographic implications. Review of Palaeobotany and Palynology, 209, 11-34.

Romano, C. O., Bonini, R., Hemming, S., Cenizo, M., Pardiñas, U. F. J., & Prevosti, F. J. (2023). Advances in the understanding of Neogene mammalian fauna in the Pampean Region (Central Argentina) through revising "biozone" hypotheses based on new dates and biochronological analyses. Ameghiniana, 60, 1-27.

Ronez, C., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2020a). Morphological revision of *Copemys loxodon*, type species of the Miocene cricetid *Copemys* (Mammalia, Rodentia): a key to understanding the history of New World cricetids. Journal of Vertebrate Paleontology, 40, e1772273.

Ronez, C., Barbière, F., De Santis, L., & Pardiñas, U. F. J. (2020b). Third upper molar enlargement in sigmodontine rodents (Cricetidae): morphological disparity and evolutionary convergence. Mammalia, 84, 278-282.

Ronez, C., Martin, R. A., Kelly, T. S., Barbière, F., & Pardiñas, U. F. J. (2021a). A brief critical review of sigmodontine rodent origins, with emphasis on paleontological data. En Pardiñas, U. F. J., y Galliari, C. (eds.), Sección Especial El Último Naturalista Tipólogo: Contribuciones en Honor a Elio Massoia. Mastozoología Neotropical, 28, 495-495.

Ronez, C., Brito, J., Hutterer, R., Martin, R. A., & Pardiñas, U. F. J. (2021b). Tribal allocation and biogeographical significance of one of the largest sigmodontine

rodent, the extinct Galápagos *Megaoryzomys* (Cricetidae). Historical Biology, 33, 1920-1932.

Ronez, C., Carrillo-Briceño, J. D., Hadler, P., Sánchez-Villagra, M. R., & Pardiñas, U. F. J. (2023). Pliocene sigmodontine rodents (Mammalia: Cricetidae) in northernmost South America: test of biogeographic hypotheses and revised evolutionary scenarios. Royal Society Open Sciences, 10, 221417.

Roubik, D. W., & de Camargo, J. M. F. (2012). The Panama microplate, island studies and relictual species of *Melipona* (*Melikerria*) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). Systematic Entomology, 37, 189-199.

Rowe, A. H., & Rowe, M. P. (2008). Physiological resistance of grasshopper mice (*Onychomys* spp.) to Arizona bark scorpion (*Centruroides exilicauda*) venom. Toxicon, 52, 597-605.

Ruez Jr, D. R. (2001). Early irvingtonian (Latest pliocene) rodents from inglis 1C, Citrus county, Florida. Journal of Vertebrate Paleontology, 21, 153-171.

Ruez Jr, D. R. (2011). Variation in the lower dentition of a late Blancan (Late Pliocene) Cotton rat (*Sigmodon curtisi*). Palaeontolia Electronica, 14, 34A.

Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U. F. J., & D'Elía, G. (2013). A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. Zoologica Scripta, 42, 250-261.

Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U. F. J., Zeballos, H., & Teta, P. (2016). Description of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) with an updated summary of valid tribes and their generic contents. Occasional Papers, Texas Tech Universtiy, 338, 1-23.

Salazar-Bravo, J., Tinoco, N., Zeballos, H., Brito, J., Arenas-Viveros, D., Marín-C, D., Ramírez-Fernández, J. D., Percequillo, A. R., Lee, T. E. Jr, Solari, S., Colmenares-Pinzon, J., Nivelo, C., Rodríguez Herrera, B., Merino, W., Medina, C. E., Murillo-García, O., & Pardiñas, U. F. J. (2023). Systematics and diversification of the Ichthyomyini (Cricetidae, Sigmodontinae) revisited: evidence from molecular, morphological, and combined approaches. PeerJ, 11, e14319.

Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R., & Cannatella, D. C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. PLoS biology, 7, e1000056.

Satoh, K., & Iwaku, F. (2004). Internal architecture, origin-insertion site, and mass of jaw muscles in Old World hamsters. Journal of Morphology, 260, 101-116.

Satoh, K., & Iwaku, F. (2006). Jaw muscle functional anatomy in northern grasshopper mouse, *Onychomys leucogaster*, a carnivorous murid. Journal of Morphology, 267, 987-999.

Satoh, K., & Iwaku, F. (2009). Structure and direction of jaw adductor muscles as herbivorous adaptations in *Neotoma mexicana* (Muridae, Rodentia). Zoomorphology, 128, 339-348.

Say, T., & Ord, G. (1825). Description of a new species of Mammalia, whereon a genus is proposed to be founded. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 4, 352-356.

Schenk, J. J., Rowe, K. C., & Steppan, S. J. (2013). Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. Systematic Biology, 62, 837-864.

Scheyer, T. M., Aguilera, O. A., Delfino, M., Fortier, D. C., Carlini, A. A., Sánchez, R., Carillo-Briceño, J. D., Quiroz, L., & Sánchez-Villagra, M. R. (2013). Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. Nature communications, 4, 1907.

Schilling, T. (2003). Making jaws. Heredity, 90, 3-5.

Schmidt-Kittler, N. (1984). Pattern analysis of occlusal surfaces in hypsodont herbivores and its bearing on morpho-functional studies. Proceedings of the Koninklke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series B. Palaeontology, geology, physics and chemistry, 87, 453-480.

Schmidt-Kittler, N. (2002). Feeding specializations in rodents. Senckenbergiana lethaea, 82, 141-152.

Schmidt-Kittler, N. (2006). Microdonty and macrodonty in herbivorous mammals. Palaeontographica Abteilung A, 163-179.

Scotese, C. R., & Wright, N., (2018). PALEOMAP Paleodigital Elevation Models (PaleoDEMS) for the Phanerozoic. PALEOMAP Project,

Sepulchre, P., Arsouze, T., Donnadieu, Y., Dutay, J. C., Jaramillo, C., Le Bras, J., Martin, E., Montes, C., & Waite, A. J. (2014). Consequences of shoaling of the Central American Seaway determined from modeling Nd isotopes. Paleoceanography, 29, 176-189.

Shotwell, J. A. (1964). Community succession in mammals of the Late Tertiary. Approaches to Paleoecology, 135-150.

Shotwell, J. A. (1967). *Peromyscus* of the late Tertiary in Oregon. Bulletin of the Museum of Natural History, University of Oregon, 5, 51-35.

Shotwell, J. A. (1970). Pliocene mammals of southeast Oregon and adjacent Idaho. Bulletin, Museum of Natural History, University of Oregon, 17, 1-103.

Simonetti, J., & Rau, J. (1989). Roedores del Holoceno temprano de la Cueva del Milodón, Magallanes, Chile. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, 315, 3-5.

Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. American Scientist, 38, 361-389.

Simpson, G. G. (1953). Evolution and geography: an essay on historical biogeography with special reference to mammals.

Simpson, G. G. (1983). Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals. Yale University Press, New Heaven.

Slaughter, B. H. (1981). A new genus of geomyoid rodent from the Miocene of Texas and Panama. Journal of Vertebrate Paleontology, 1, 111-115.

Smith, K. S. (2002). Mammalian paleontology of the Monarch Mill Formation at Eastgate, Churchill County, Nevada. Tesis doctoral. University of Oklahoma, Norman.

Smith, M. F., & Patton, J. L. (1999). Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. Journal of Mammalian Evolution, 6, 89-128.

Smith, B. T., Amei, A., & Klicka, J. (2012). Evaluating the role of contracting and expanding rainforest in initiating cycles of speciation across the Isthmus of Panama. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279, 3520-3526.

Sostillo, R., Montalvo, C. I., Cerdeño, E., Schmidt, G. I., Folguera, A., & Cardonatto, M. C. (2021). Updated knowledge on the Notoungulata (Mammalia) from the late Miocene Cerro Azul Formation, La Pampa Province, Argentina. Historical Biology, 33, 1247-1265.

Souza, É. M. S., Freitas, L., da Silva Ramos, E. K., Selleghin-Veiga, G., Rachid-Ribeiro, M. C., Silva, F. A., Marmontel, M., Rodrigues dos Santos, F., Laudisoit, A., Verheyen, E., Domning, D. P., & Nery, M. F. (2021). The evolutionary history of manatees told by their mitogenomes. Scientific Reports, 11, 3564.

Steppan, S. J. (1993). Phylogenetic relationships among the Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) using morphological characters. Journal of Mammalian Evolution, 1, 187-213.

Steppan, S. J. (1995). Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. Fieldiana Zoology, 80, 1-112.

Steppan, S. J. (1996). A new species of *Holochilus* (Rodentia: Sigmodontinae) from the middle Pleistocene of Bolivia and its phylogenetic significance. Journal of Vertebrate Paleontology, 16, 522-530.

Steppan, S. J., & Pardiñas, U. F. J. (1998). Two new fossil muroids (Sigmodontinae: Phyllotini) from the early Pleistocene of Argentina: phylogeny and paleoecology. Journal of Vertebrate Paleontology, 18, 640-649.

Steppan, S. J., & Schenk, J. J. (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. PloS one, 12, e0183070.

Steppan, S. J., Adkins, R. M., & Anderson, J. (2004). Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. Systematic biology, 53, 533-553.

Storz, J. F., Quiroga-Carmona, M., Opazo, J. C., Bowen, T., Farson, M., Steppan, S. J., & D'Elía, G. (2020). Discovery of the world's highest-dwelling mammal. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117, 18169-18171.

Strain, W. S. (1966). Blancan Mammalian Fauna and Pleistocene Formations Hudspeth County, Texas. Bulletin of the Texas Memorial Museum, 10, 1-55.

Suarez, C., Forasiepi, A. M., Goin, F. J., & Jaramillo, C. (2016). Insights into the Neotropics prior to the Great American Biotic Interchange: new evidence of mammalian predators from the Miocene of Northern Colombia. Journal of Vertebrate Paleontology, 36, e1029581.

Sutton, J. F., & Korth, W. W. (1995). Rodents (Mammalia) from the Barstovian (Miocene) Anceney local fauna, Montana. Annals of Carnegie Museum, 64, 267-314.

Takai, F., Arozqueta, B., Mizuno, T., Yoshida, A., & Kondo, H. (1984). On fossil mammals from the Tarija Department, southern Bolivia. The Research Institute of Evolutionary Biology, 4, 1-63.

Tedford, R. H., Albright, L. B., Barnosky, A. D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt Jr. R. M., Storer, J. E., Swisher III, C. C., Voorhies, M. R., Webb, S. D., & Whistler, D. P. (2004). Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through Pliocene epochs). En Woodburne, M. O. (ed.). Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America. New York, Columbia University Press, pp 169-231.

Teta, P., Pardiñas, U. F. J., & Ortiz, P. E. (2014). Posición sistemática de *Akodon* (*Abrothrix*) *kermacki* y *A.*(*Ab.*) *magnus* (Rodentia, Cricetidae) del Plio-Pleistoceno del Sudeste de Buenos Aires, Argentina. Revista Brasileira de Paleontologia, 17, 405-416.

Teta, P., Cañón, C., Patterson, B. D., & Pardiñas, U. F. J. (2017). Phylogeny of the tribe Abrotrichini (Cricetidae, Sigmodontinae): integrating morphological and molecular evidence into a new classification. Cladistics, 33, 153-182.

Theocharopoulos, K. D. (2000). Late Oligocene-Middle Miocene *Democricetodon*, *Spanocricetodon* and *Karydomys* n. gen. from the Eastern Mediterranean area. Gaia, 8, 1-116.

Thompson, B. M. (2018). The Grasshopper Mouse and Bark Scorpion: Evolutionary Biology Meets Pain Modulation and Selective Receptor Inactivation. Journal of Undergraduate Neuroscience Education, 16, R51.

Tong, Y. (1992). *Pappoccricetodon*, a pre-Oligocene cricetid genus (Rodentia) from central China. Vertebrata Palasiatica, 30, 1-16

Tong, Y., Binford, G., Rheims, C. A., Kuntner, M., Liu, J., & Agnarsson, I. (2019). Huntsmen of the Caribbean: multiple tests of the GAARlandia hypothesis. Molecular Phylogenetics and Evolution, 130, 259-268.

Torres, J., Teta, P., Filippi, V., Owen, R. D., & Pardiñas, U. F. J. (2015). First Fossil Record of Sigmodontine Rodents (Mammalia: Cricetidae) for Paraguay: Taxonomy and Late Pleistocene Environments. Ameghiniana, 52, 574-581.

Torres, J., Santori, R. T., Rocha-Barbosa, O., Candela, A. M., & Pardiñas, U. F. J. (2020). Swimming behavior and performance of the marsh rat *Holochilus vulpinus* (Brants, 1827) (Cricetidae, Sigmodontinae). Mammalia, 84, 497-502.

Tribe, C. J. (1996). The neotropical rodent genus' Rhipidomys' (Cricetidae: Sigmodontinae)-A taxonomic revision. Tesis doctoral. University of London, University College London, London.

Tulli M. J., Carrizo, L. V., & y Samuels, J. X. (2015). Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical Sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). Journal of Mammalian Evolution, 23, 81-91.

Turvey, S. T., Weksler, M., Morris, E. L., & Nokkert, M. (2010). Taxonomy, phylogeny, and diversity of the extinct Lesser Antillean rice rats (Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of a new genus and species. Zoological Journal of the Linnean Society, 160, 748-772.

Turvey, S. T., Kennerley, R. J., Nuñez-Miño, J. M., & Young, R. P. (2017). The last survivors: current status and conservation of the non-volant land mammals of the insular Caribbean. Journal of Mammalogy, 98, 918-936.

Ubilla, M., Perea, D., & Martínez, S. (1994). Paleofauna del Cuaternario tardío continental del Uruguay (Fm. Sopas y Fm. Dolores). Acta Geológica Leopoldensia, 39, 441-458.

Ubilla, M., Perea, D., Aguilar, C. G., & Lorenzo, N. (2004). Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. Quaternary International, 114, 129-142.

Ungar, P. S. (2010). Mammal teeth: origin, evolution, and diversity. Baltimore, JHU Press.

Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2015). Evolution of the caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree of living genera. En Valasso, A. I., y Antenucci, D. (eds.). Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution. Mendoza, Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Series A: Mammalogical Research, vol. 1., pp. 63-120.

Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. PLoS biology, 17, e3000494.

Vallejos-Garrido, P. N. (2017). Locomoción cursorial como innovación clave en la radiación de los roedores sigmodontinos (Cricetidae). Tesis de maestria, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción.

Vallejos-Garrido, P. N., Pino, K., Espinoza-Aravena, N., Pari, A., Inostroza-Michael, O., Toledo-Muñoz, M., Castillo-Ravanal, B., Romero-Alarcón, V., Hernández, C. E., Palma, R. E., & Rodríguez-Serrano, E. (2023). The importance of the Andes in the evolutionary radiation of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae), the most diverse group of mammals in the Neotropics. Scientific Reports, 13, 2207.

Valen, L. V. (1960). A functional index of hypsodonty. Evolution, 14, 531-532.

Vélez-Juarbe, J., Martin, T., MacPhee, R. D. E., Ortega-Ariza, D. (2014). The earliest Caribbean rodents: Oligocene caviomorphs from Puerto Rico. Journal of Vertebrate Paleontology, 34, 157-163.

Ventura, K., Silva, M. J. J., Geise, L., Leite, Y. L., Pardiñas, U. F. J., Yonenaga-Yassuda, Y., & D'elia, G. (2013). The phylogenetic position of the enigmatic Atlantic forest-endemic spiny mouse *Abrawayaomys* (Rodentia: Sigmodontinae). Zoological Studies, 52, 1-10.

Verde Arregoitia, L. D., & D'Elía, G. (2021). Classifying rodent diets for comparative research. Mammal Review, 51, 51-65.

Verzi, D. H., & Montalvo, C. I. (2008). The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American biotic interchange. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 267, 284-291.

Vianey-liaud, M. (1974). L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systématique des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. Géologie méditerranéenne, 1, 111-131.

Vianey-Liaud, M., & Marivaux, L. (2017). Autopsie d'une radiation adaptative: Phylogénie des Theridomorpha, rongeurs endémiques du Paléogène d'Europe-histoire, dynamique évolutive et intérêt biochronologique. Palaeovertebrata, 40, 1-68.

Vilela, J. F., Mello, B., Voloch, C. M., & Schrago, C. G. (2014). Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 52, 249-256.

Viriot, L., Peterková, R., Peterka, M., & Lesot, H. (2002). Evolutionary implications of the occurrence of two vestigial tooth germs during early odontogenesis in the mouse lower jaw. Connective tissue research, 43, 129-133.

Vizcaíno, M., Rupper, S., & Chiang, J. C. H. (2010). Permanent El Niño and the onset of Northern Hemisphere glaciations: Mechanism and comparison with other hypotheses. Paleoceanography, 25, 1-20.

Vorontsov, N. N. (1959). The system of hamster (Cricetinae) in the sphere of the world fauna and their phylogenetic relations. Bjulleten' Moskovskogo Obscestva Ispytatelej Prirody, 64, 134-137.

Vorontsov, N. N. (1962). The ways of food specialization and evolution of the alimentary system in Muroidea. En Kratochvíl, J., y Pelikán, J. (eds.). Symposium theriologicum, proceedings of the international symposium on methods of mammalogical investigation. Prague, Czechoslovak Academy of Sciences, pp. 360-377.

Vorontsov, N. N. (1967). Evolution of the alimentary system myomorph rodents. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch [en Ruso]

Vorontsov, N. N. (1979). Evolution of the alimentary system of myomorph rodents [A translation of N. N. Vorontsov, 1967, Evolystsiya pischchevaritel'noi sistemy gryzunov mysheobraznye]. New Delhi: Indian National Scientifiv Documentation Centre.

Vorontsov, N. N. (1982). The hamsters (Cricetidae) of the world fauna. Part 1. Morphology and ecology. Fauna of the USSR, New Series Mº 125, Mammals, 3, 1-452 [en Ruso]

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 muroid rodent genus *Zygodontomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 210, 1-113.

Voss, R. S. (1992). A revision of the South American species of *Sigmodon* (Mammalia: Muridae) with notes on their natural history and biogeography. American Museum Novitates, 3050, 1-56.

Voss, R. S. (1993). A revision of the Brazilian muroid rodent genus *Delomys* with remarks on 'Thomasomyine' characters. American Museum Novitates, 3073, 1-44.

Voss, R. S., & Carleton, M. D. (1993). A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships. American Museum Novitates, 3085, 1-39.

Vrba, E. S. (1992). Mammals as a key to evolutionary theory. Journal of Mammalogy, 73, 1-28.

Vucetich, M. G., Arnal, M., Deschamps, C. M., Pérez, M. E., & Vieytes, E. C. (2015). A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. En Valasso, A. I., y Antenucci, D. (eds.). Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution. Mendoza, Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Series A: Mammalogical Research, vol. 1., pp. 11-62.

Vucetich, M. G., Pérez, M. E., Arnal, M., Deschamps, C. M., & Vieytes, E. C. (2016). Caviomorph rodents: main features of their evolution. En Agnolin, F., Lio, G., Brissón-Egli, F., Chimento, N., y Novas, F. (eds.). Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur. Buenos Aires, Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 6, pp. 347-358.

Wahlert, J. H. (1985). Cranial foramina of rodents. En Luckett, W. P, y Hartenberger, J. L. (eds.). Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis. New York, Plenum Press, pp. 311-332.

Wahlert, J. H. (2009). Skull and Dentition of *Willeumys korthi*, nov. gen. et sp., A Cricetid Rodent from the Oligocene (Orellan) of Wyoming. Bulletin of the American Museum of Natural History, 331, 434-450.

Walton, A. H. (1990). Rodents of the La Venta Fauna, Miocene, Colombia: biostratigraphy and paleoenvironmental implications. Tesis de doctorado, Southern Methodist University.

Wang, B. (2007). Late Eocene cricetids (Rodentia, Mammalia) from Nei Mongol, China. Vertebrata PalAsiatica, 45, 195.

Wang, B. Y., & Dawson, M. R. (1994). A primitive cricetid (Mammalia: Rodentia) from the middle Eocene of Jiangsu Province, China. Annals of Carnegie Museum, 63, 239-256.

Webb, S. D. (1974). Pleistocene mammals of Florida. Gainesville, University of Florida Press.

Webb, S. D. (1976). Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. Paleobiology; 2, 220-234.

Webb, S. D. (1978). A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the great interchange. Annual Review of Ecology and Systematics, 9, 393-426.

Webb, S. D. (1995). Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. Science, 269, 361-362.

Webb, S. D. (2006). The great American biotic interchange: patterns and processes. Annals of the Missouri Botanical Garden, 93, 245-257.

Webb, S. D., & Wilkins, K. T. (1984). Historical biogeography of Florida Pleistocene mammals. En Genoways, H. H., y Dawson, M. R. (eds.). Contributions in Quaternary vertebrate paleontology; a volume in memorial to John E. Guilday. Pittsburgh, Carnegie Museum of Natural History, pp. 370-383.

Webb, S. D., MacFadden, B. J., and Baskin, J. A. (1981). Geology and paleontology of the Love Bone Bed from the late Miocene of Florida: American Journal of Science, 281, 513-544.

Weksler, M., Percequillo, A. R., & Voss, R. S. (2006). Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). American Museum Novitates, 3537, 1-29.

Wesselingh, F. P. (2006). Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations, with implications for landscape evolution in western Amazonia. Scripta Geologica, 133, 1-17.

Wesselingh, F.P., & Ramos, M. I. F. (2010). Amazonian aquatic invertebrate faunas (Mollusca, Ostracoda) and their development over the past 30 million years. En Hoorn, C., & Wesselingh, F. P. (eds.). Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Chichester: Wiley-Blackwell Publishing Ltd, pp; 302-316.

Wesselingh, F., & Salo, J. A. (2006). A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. Scripta Geologica, 133, 439-458.

Wesselingh, F. P., Räsänen, M. E., Irion, G., Vonhof, H. B., Kaandorp, R., Renema, W., Pittman, L. R., & Gingras, M. (2001). Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. Cainozoic Research, 1, 35-81.

Whitmore Jr, F. C., & Stewart, R. H. (1965). Miocene Mammals and Central American Seaways: Fauna of the Canal Zone indicates separation of Central and South America during most of the Tertiary. Science, 148, 180-185.

Wilson, R. L. (1968). Systematics and faunal analysis of a lower Pliocene vertebrate assemblage from Trego County, Kansas. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, 22, 75-126.

Wood, A. E. (1936). Cricetid rodents described by Leidy and Cope from the Tertiary of North America. American Museum Novitates, 822, 1-8.

Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. Journal of Mammalian Evolution, 17, 245-264.

Woodburne, M. O. (2004). Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America Biostratigraphy and Geochronology. New York, Columbia University Press.

Woodburne, M. O., Cione, A. L., Tonni, E. P., & Carranza-Castañeda, O. (2006). Central American provincialism and the great American biotic interchange. Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange, 4, 73-101.

Zijlstra, J. S., Madern, P. A., & van den Hoek Ostende, L. W. (2010). New genus and two new species of Pleistocene oryzomyines (Cricetidae: Sigmodontinae) from Bonaire, Netherlands Antilles. Journal of Mammalogy, 91, 860-873.

Zijlstra, J. S., McFarlane, D. A., Van Den Hoek Ostende, L. W., & Lundberg, J. (2014). New rodents (Cricetidae) from the Neogene of Curaçao and Bonaire, Dutch Antilles. Palaeontology, 57, 895-908.