

ANATOMÍA CRANEANA DE *AKODON ALBIVENTER* (RODENTIA, MURIDAE, SIGMODONTINAE)

Fernando Abdala^{1,2}
M. Mónica Díaz^{2,3}

ABSTRACT

CRANEAL ANATOMY OF *AKODON ALBIVENTER* (RODENTIA, MURIDAE, SIGMODONTINAE). A description of the skull osteology and foramina of *Akodon albiventer* Thomas, 1897 is presented. The interorbital and tympanic regions, middle ear bones, and the petrosal are described. The internal carotid system is represented displaying a typical murid pattern. Skull anatomical features of *A. albiventer* are discussed with other Akodontini: *Akodon simulator* Thomas, 1916, *A. spegazzinii* Thomas, 1897, *Bolomys lactens* Thomas, 1918, *Oxymycterus paramensis* Thomas, 1920 and *Abrothrix illuteus* Thomas, 1925.

KEYWORDS. *Akodon albiventer*, Anatomy, skull, Osteology.

INTRODUCCIÓN

Los sigmodontinos constituyen el grupo más diversificado de roedores sudamericanos, incluyendo aproximadamente 54 géneros y 250 especies. La subfamilia se caracteriza por una marcada heterogeneidad, con siete tribus entre las que se destacan Akodontini, Oryzomyini y Phyllotini, las que agrupan el 87% de las especies conocidas. Para la tribu Akodontini se han reconocido aproximadamente 71 especies principalmente distribuidas en la región andina, aunque algunas presentan una amplia distribución en las zonas templadas subtropicales y tierras bajas tropicales (REIG, 1987).

El género *Akodon*, definido por MEYEN (1833) a partir de la descripción de *Akodon boliviensis*, contiene actualmente 45 especies (MUSSEY & CARLETON, 1993) y constituye un grupo taxonómicamente complejo (REIG, 1987). Es el género más politépico de los akodontinos lo que dificulta su caracterización como unidad taxonómica (REIG, 1989),

1. Laboratório de Paleontologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681, Porto Alegre, CEP 90619-900, RS, Brasil.
2. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205 (4000), San Miguel de Tucumán, Argentina.
3. Becaria del CONICET.

suscitando controversias para definir las especies que lo integran (MUSSEY & CARLETON, 1993). La agrupación de las especies de *Akodon*, es notablemente variable de acuerdo a los caracteres utilizados por diferentes autores. MYERS (1989) y MYERS *et al.* (1990) consideran "grupos" de especies en base principalmente al tamaño (grupos *A. boliviensis*, *A. varius* y *A. fumeus*), que difieren de las agrupaciones obtenidas a través del análisis cariológico (LIASCOVICH, 1991). REIG (1987) agrupa formalmente las especies en cinco subgéneros, *Akodon*, *Abrothrix*, *Chroemys*, *Deltamys* e *Hypsimys*.

Las dificultades para lograr un adecuado ordenamiento y consenso entre las formas del género pueden ser producto del escaso conocimiento del grupo. Esto no solo se manifiesta en referencia a la distribución, ecología e historia natural de las especies, sino también en la casi inexistencia de descripciones morfológicas y anatómicas exhaustivas. Esto último dificulta el análisis comparativo de las formas que y ha conducido a la diferenciación de las mismas principalmente en rasgos de la dentición o en características mas sujetas a variaciones individuales, poblacionales o geográficas, tales como su aspecto externo, la morfometría corporal o la coloración.

Akodon albiventer fue descrita por THOMAS (1897) quien, posteriormente (THOMAS, 1916) la incluyó en el género *Bolomys* Thomas, 1916. Esta transferencia genérica ha conducido a controversias entre autores, a lo largo de los años. Su tratamiento como *Bolomys* fue adoptado por BIANCHI *et al.* (1971), GARDNER & PATTON (1976), y CORBET & HILL (1980) entre otros, pero en la mayoría de los casos esta especie ha sido considerada en el género *Akodon* (OSGOOD, 1943; PINE *et al.*, 1979; MARES *et al.*, 1981; REIG, 1987; MYERS *et al.*, 1990; LIASCOVICH, 1991; Musser & CARLETON, 1993; ANDERSON, 1997). En su análisis morfológico de los akodontinos, REIG (1987: 358) postula a *A. albiventer* como una especie inseparable del género *Akodon*, por rasgos morfológicos y cariotipo. Esta especie es muy conspicua, claramente identificable por su aspecto externo lo que la hace fácilmente distinguible de las demás especies del género *Akodon*. Se presenta la descripción craneana de *A. albiventer* detallando elementos óseos, forámenes, dentición y aspectos de la circulación de la arteria estapedial y venosa dorsal del cráneo. Se destacan variaciones individuales, con el fin de señalar la plasticidad morfológica de algunas estructuras. Adicionalmente se realizaron comparaciones preliminares con otros representantes de la tribu Akodontini: *Akodon simulator* Thomas, 1916, *A. spegazzinii* Thomas, 1897, *Bolomys lactens* Thomas, 1918, *Oxymycterus paramensis* Thomas, 1920 y *Abrothrix illuteus* Thomas, 1925.

MATERIAL Y MÉTODOS

Fueron examinados 41 ejemplares de *Akodon albiventer*, 14 de *A. simulator*, 9 de *A. spegazzinii*, 9 de *Abrothrix illuteus*, 8 de *Oxymycterus paramensis* y dos de *Bolomys lactens* depositados en la Colección Mamíferos Lillo (CML) de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina y en la colección particular M. Mónica Díaz (MMD).

Material examinado: *Akodon albiventer* (41). ARGENTINA. Jujuy: 11 km al E de Humahuaca, 2 km al E de Pucará, camino a Cianzo, Humahuaca, 3 ♂ 3 ♀ (CML 3287-3292); Abra Pampa, Cochinoca, 11 ♂ 9 ♀ (CML 1260, 1266-1268, 1270, 1271, 1275, 2491-2503); La Ciénaga, Cochinoca, 4 ♂ (CML 1252, 1261, 1262, 1265); La Ciénaga, Abra Pampa, Cochinoca, ♂ ♀ (CML 1272, 1269); La Ciénaga, Tres Cruces, Cochinoca, ♂ (CML 1263); Tres Cruces, 4000 m, Humahuaca, ♂ (CML 108). Yavi, 3640 m, ♀ (CML 2667); Empalme entre rutas 40 y 52, 29 km al N, Tumbaya, 2 ♂ 2 ♀ (MMD 270, 271, 275, 276); Curques, 24 km al N de Susques, ruta 74, Susques, ♂ (MMD 282); Reserva Provincial de Olaroz-Cauchari, 30 km al O de Susques, ruta 70, Susques, ♂ (MMD 314).

Akodon spegazzinii (9). ARGENTINA. **Jujuy**: Cerro El Morado, 11 km al NO de San Antonio, Río El Morado, ♂ ♀ (MMD 129, 143); Río Tiraxi, app. 5 km al S de Tiraxi, ruta provincial N° 29, Dr. Manuel Belgrano, 2 ♂ 4 ♀ (MMD 149, 151, 152, 157, 161, 162); Arroyo La Horqueta, 6 km SE Laguna Yala, 2100 m, Dr. Manuel Belgrano, ♂ (MMD 189).

Akodon simulator (14). ARGENTINA. **Jujuy**: Arroyo El Cano, 7 km al N del Río Saladillo, El Carmen, ♀ (MMD 29); Arroyo Yuto, 13 km al SO de Yuto, Ledesma, ♀ (MMD 66); Cerro El Morado, 11 km al NO de San Antonio, Río El Morado, San Antonio, 5 ♂ 5 ♀ (MMD 24-26, 110, 117, 128, 132, 134, 136, 140); **Salta**: Río Mojotoro, Puente del Ferrocarril Belgrano, Gral. Güemes, 2 ♂ (MMD 2, 3).

Abrothrix illuteus (9). ARGENTINA. **Tucumán**: Cerro de Taff Viejo, Taff Viejo, ♂ ♀ (CML 297, 301); Cerro San Javier, Yerba Buena, ♂ (CML 1373); Horco Molle, Parque Biológico Sierra de San Javier, Senda Río Las Piedras, Yerba Buena, ♀ (CML 2744); Parque Provincial El Cochuna, Ruta 48, Chicligasta, ♂ (CML 2908); Las Higuierillas, 0,5 km al N, ruta 308 Juan Bautista Alberdi, ♀ (CML 3307); 2 km antes de la Heladera en ruta 307, Taff del Valle, ♂ ♀ (CML 3308, 3309); Apeadero Militar Gral. Muñoz, Km 41, ruta 307, Taff del Valle, ♀ (CML 3310).

Bolomys lactens (2). ARGENTINA. **Jujuy**: Chilcayoc, Tumbaya, ♂ ♀ (MMD 168, 171).

Oxymycterus paramensis (8). ARGENTINA. **Jujuy**: Arroyo La Horqueta, 6 km al SE de Lagunas de Yala, 2100 m, Dr. Manuel Belgrano, 2 ♂ (MMD 186, 187); Cerro El Morado, 11 km al NO de San Antonio, Río El Morado, San Antonio, ♂ ♀ (MMD 22, 111); Chilcayoc, Tumbaya, ♂ (MMD 170); Río Tesorero, 4 km al N de Tiraxi, ruta provincial N° 29, Dr. Manuel Belgrano, ♂ (MMD 194); Río Tiraxi, app. 5 km al S de Tiraxi, ruta provincial N° 29, Dr. Manuel Belgrano, 2 ♀ (MMD 153, 159).

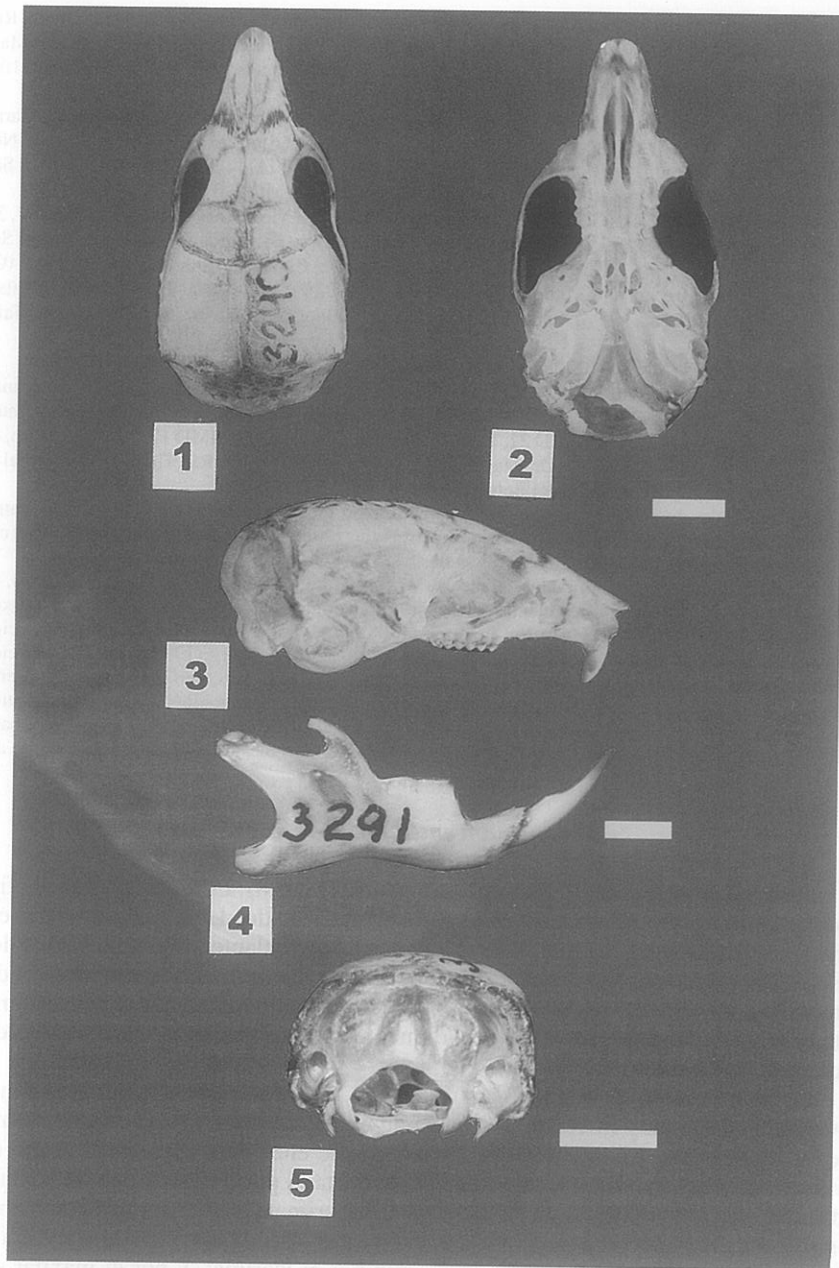
Los materiales fueron preparados mediante el empleo de coleopteros dermestidos. Los patrones vasculares descriptos fueron inferidos a partir de las estructuras observadas en los huesos y, en algunos casos, por la preservación de elementos vasculares disecados.

Para la nomenclatura de forámenes craneales se consultaron a HILL (1935), WAHLERT (1985), VOSS (1988) y CARLETON & MUSSEY (1989), mientras que en las características osteológicas se siguió a HERSHKOVITZ (1962), REIG (1987), VOSS (1988), CARLETON & MUSSEY (1989) y MYERS et al. (1990). Para la nominación de las estructuras observadas en la vista cerebelar del petroso se siguió a WIBLE (1990). En la descripción se presentan algunas interpretaciones funcionales basadas en la literatura, así como se mencionan diferentes nombres de las estructuras cuando no hay un consenso en el uso de la terminología entre diferentes autores. Para la nominación de los dientes se emplea superíndice para los molares superiores (M^u) y subíndice para los molares inferiores (M_l). La nomenclatura de los elementos de la superficie oclusal de los molares sigue a REIG (1977).

Akodon albiventer Thomas, 1897

Descripción del cráneo. Región facial (figs. 1-3, 6-8). El proceso gnático (fig. 6, gn) del premaxilar entre los incisivos está poco desarrollado. Los nasales (N) presentan el extremo rostral en el mismo plano o levemente por delante al borde anterior de los incisivos. Estos huesos se adelgazan paulatinamente hacia atrás, con el límite caudal al mismo nivel o levemente por detrás de la sutura fronto-premaxilar, que es marcadamente dentada (fig. 7). Los frontales (F) generalmente forman una cuña entre los extremos cuadales de los nasales.

La placa cigomática (fig. 6, pz) presenta el borde rostral sigmoide, con una convexidad dorsal muy marcada, continuando en forma recta y haciéndose levemente cóncava en la base. La raíz ventral del proceso se encuentra cercano al límite entre premaxilar (PM) y maxilar. El maxilar (M) conecta la placa cigomática al frontal por medio del puente anteorbital angosto (pao). El lacrimal (L) está reducido y cubierto lateralmente por el puente antorbital. En el borde rostral de la región supraorbital hay una protuberancia conformada principalmente por el lacrimal, y por el maxilar en su base. Este rasgo es variable en los ejemplares observados: apenas esbozado en algunos y ausente en otros.



Figs. 1-5. *Akodon albiventer*, craneo: 1, vista dorsal; 2, ventral; 3, lateral; 5, occipital. Mandíbula: 4, vista lateral. Escala, 5 mm.

La abertura del foramen infraorbital (fio, fig. 7) es amplia dorsalmente y se reduce en la porción ventral, como es característico en la mayoría de los muroideos. Este transmite el nervio infraorbital, la rama infraorbital del músculo zygomaticomandibularis, vasos sanguíneos y el ducto nasolacrimal, que constituye un pasaje desde la órbita hacia la cavidad nasal (Voss, 1988: 291). En la desembocadura anterior del canal infraorbital sobre la sutura maxilar-premaxilar, se observan uno o dos forámenes pequeños. El foramen nasolacrimal (fn, fig. 6) es anterodorsal con respecto a la cápsula nasolacrimal, permitiendo el ingreso al rostro del conducto nasolacrimal y del nervio alveolar superior (Voss, 1988).

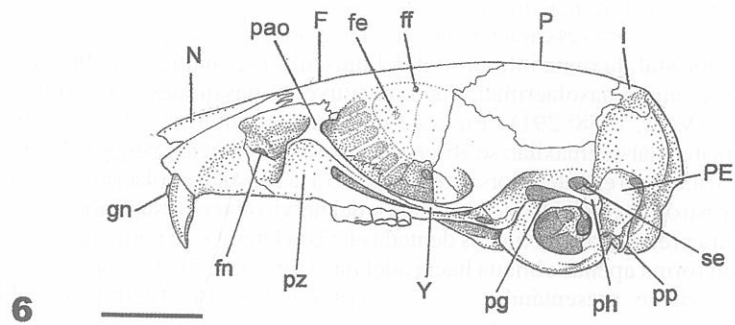
La sutura premaxilar-maxilar es dentada en vista lateral y su parte media y superior se extiende en forma apenas oblicua hacia adelante (figs. 3, 6, 7). La porción inferior de la misma es variable, presentándose en la mayoría de los casos fuertemente oblicua y dentada.

Región orbital y temporal (figs. 1, 3, 6, 7, 11). El maxilar, constituye el componente más desarrollado del arco cigomático; el yugal (Y, fig. 6) es delgado y corto, mientras que el proceso cigomático posterior del escamosal (E), es delgado al principio y se ensancha posteriormente (fig. 6). El arco comienza apenas rostral al primer molar y el extremo caudal se une al cráneo por delante del foramen postglenoideo (pg, figs. 6, 9, 11).

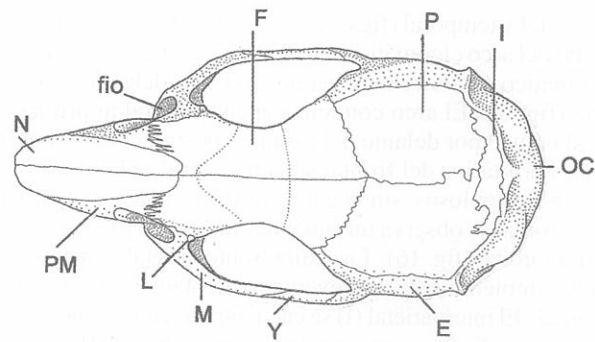
Los bordes orbitarios del frontal son en general redondeados, aunque en algunos individuos son más angulosos, sin llegar a constituir una cresta. Apenas por detrás de la parte media del frontal se observa un canal intramural (ci), que desemboca en el foramen frontal (ff) o supraorbital (fig. 16). La sutura frontoparietal es mayormente lisa y arqueada (fig. 1), aunque también puede ser levemente dentada (fig. 7). El parietal (P) es más corto que el frontal. El interparietal (I) se encuentra reducido y no se extiende lateralmente en los ejemplares estudiados, a excepción de un adulto (CML 1263) donde se presenta expandido. La sutura que forma con el parietal es dentada en adultos (fig. 7), mientras que en los jóvenes es lisa.

Región palatina (figs. 2, 8). Entre los premaxilares, por detrás de los incisivos, se encuentra el foramen interpremaxilar (fp, fig. 8), que transmite una rama de la arteria palatina que irriga la parte anterior de la cavidad nasal (HILL, 1935). Caudalmente, extendido hasta la altura del protocono del M¹ se encuentran los forámenes incisivos (fi), bien desarrollados y separados por un septo formado por el premaxilar-maxilar (fig. 8). El primer tercio de los forámenes está constituido por el premaxilar y el resto por el maxilar. La porción maxilar del septo separando los forámenes incisivos es delgada y forma una cuña con el premaxilar a nivel de la sutura formada entre estos huesos en el rostro. Los forámenes incisivos contienen las ramas nasales de las arterias palatinas y los conductos nasopalatinos del órgano de Jacobson (HILL, 1935).

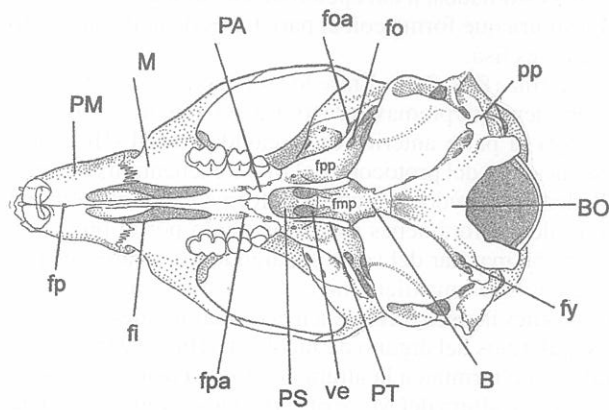
El paladar oseo termina a la altura del borde posterior de los M³. Entre la sutura maxilo-palatina y a la altura del M² se observan los forámenes palatales anteriores (fpa) (HERSHKOVITZ, 1962; MYERS *et al.*, 1990) o forámenes palatales posteriores (*sensu* Voss, 1988), por donde discurre la arteria palatina descendente (WAHLERT, 1985). Próximos al extremo posterior del paladar oseo pueden encontrarse uno o dos forámenes posterolaterales (fig. 8), sobre la sutura maxilo-palatina (posterolateral palatal pit; Voss, 1988; STEPPAN, 1995; maxilar posterior, WAHLERT, 1985). Estos probablemente permiten el pasaje de la vena palatina descendente. En un ejemplar juvenil (CML 1263), se observa el foramen palatal anterior (fpa) a la altura del borde posterior del M¹. En los ejemplares estudiados no se observa la presencia del proceso medial del paladar posterior, rasgo



6



7



8

Figs. 6-8. *Akodon albiventer*; craneo: 6, vista lateral; 7, dorsal; 8, ventral (B, basiesfenoides; BO, basioccipital; E, escamosal; F, frontal; fe, foramen etmoidal; ff, foramen frontal; fi, foramen incisivo; fio, foramen infraorbital; fmp, fosa mesopterigoidea; fn, foramen nasolacrimal; fo, foramen oval; foa, foramen oval accesorio; fp, foramen interpremaxilar; fpa, foramen palatal anterior; fpp, fosa parapterigoidea; fy, foramen yugular; gn, proceso gnático; I, interparietal; L, lacrimal; M, maxilar; N, nasal; OC, occipital; P, parietal; PA, palatino; pao, puente anteorbital; PE, petroso; pg, foramen postglenoideo; ph, proceso hamular del escamosal; PM, premaxilar; pp, proceso paraoccipital; PS, presfenoides; PT, pterigoides; pz, placa cigomática; se, foramen subescamosal; ve, vacuidad esfenopalatina; Y, yugal). Escala, 5 mm.

señalado para la especie por STEPPAN (1995).

La sutura palatino-pterigoidea se encuentra a nivel de las coanas. Los palatinos (PA) se extienden lateralmente cubriendo a los pterigoides (PT). Estos últimos forman el proceso hamular (hp) que se extiende muy próximo a la bulla timpánica, aunque no contacta con la misma (figs. 8, 10).

En la fosa mesopterigoidea (fmp) se encuentran las vacuidades esfenopalatinas (ve), muy desarrolladas entre el pterigoides lateralmente y el presfenoides-basiesfenoides (PS, B) medialmente. La fosa mesopterigoidea presenta un tamaño subigual o levemente mayor a las fosas parapterigoideas (fpp), las que son planas y con fenestraciones irregulares (fig. 8).

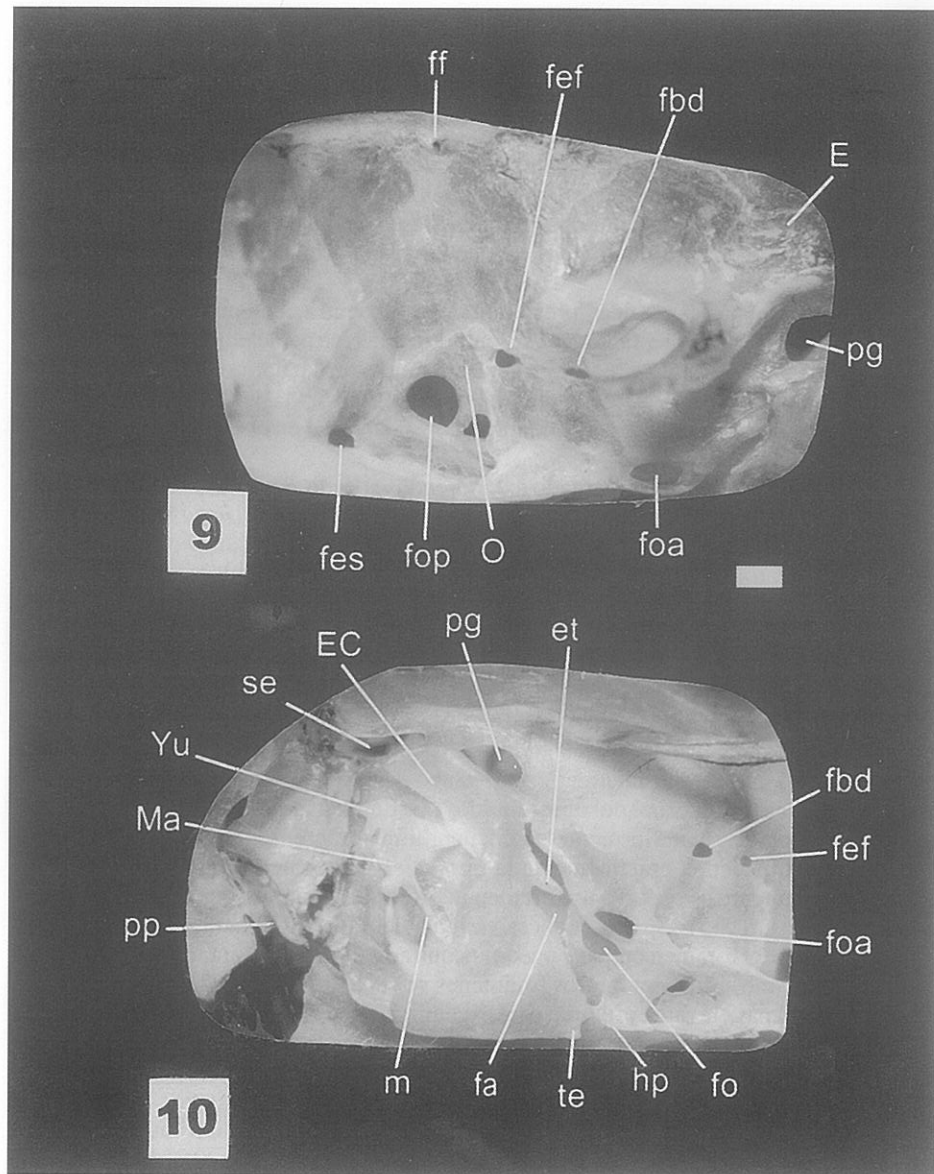
El límite del basiesfenoides-presfenoides se encuentra al mismo nivel de la sutura palatino-pterigoides. El presfenoides está cubierto anteriormente por el frontal, contacta lateralmente con los orbitoesfenoides y ventralmente con el palatino.

Región interorbital y pared lateral del cráneo (figs. 6, 9, 11). El frontal desciende desde el borde superior del cráneo, y contacta con el lacrimal en el extremo anterior de la órbita.

El aliesfenoides es muy alargado extendiéndose desde el borde anterior de la bulla timpánica, constituyendo gran parte de la pared lateral del cráneo (fig. 11). Presenta un proceso ascendente posterior que se ubica ventralmente al canal escamoso-aliesfenoides. Variaciones alcanzadas en la altura de este proceso fueron utilizadas por MYERS *et al.* (1990) para diferenciar especies del grupo de *Akodon boliviensis*. El proceso ascendente constituye el borde antero-lateral de la fisura postalar (fa) y se ubica entre la bulla y el escamosal (E). La sutura escamoso-aliesfenoides es ascendente, y termina anteriormente en el foramen esfenofrontal (fef, fig. 9, 11).

En el límite aliesfenoides-orbitoesfenoides hay dos forámenes grandes, el ventral de mayor tamaño: foramen lacerum anterior (fla) también llamado vacuidad esfenopalatina (WAHLERT, 1985), fisura alar anterior (Voss, 1988) o fisura esfenoidal (HILL, 1935), contiene la abertura anterior del canal del aliesfenoides por donde emerge la rama oftálmica del trigémino. Dorsal y anteriormente se encuentra el foramen óptico (fop) de grandes dimensiones, que ocupa prácticamente la mitad del orbitoesfenoides (figs. 9, 11). En algunos especímenes se observa un foramen interorbital diminuto, que transmite la vena sinusoides (HILL, 1935). Su presencia es variable debido a diferencias en la osificación en las cercanías del foramen óptico y puede encontrarse en posición anterior, anteroventral o ventral al mismo. Anterior a estos forámenes se encuentra el foramen esfenopalatino (fes) por el cual pasa la rama oftálmica del trigémino (figs. 9, 11). El mismo está ubicado ventromedialmente en la pared orbital, limitado por el frontal dorsalmente, maxilar anteroventralmente y posteriormente por el palatino. En formas juveniles el foramen óptico está bien desarrollado, mientras que el esfenopalatino es pequeño. Dorsal y algo anterior al óptico se encuentra el foramen etmoidal (fe) en la porción frontal de la pared interorbital (fig. 6).

El foramen oval accesorio (foa) se observa en vista lateral y se encuentra por delante de la fisura postalar (fig. 11). El foramen oval (fo), de posición ventral, es levemente mayor al oval accesorio, estando separado del mismo por una comisura ósea (figs. 2, 8). Anteriormente al foramen oval accesorio se encuentra el foramen bucinomasticatorio ventral (fbv) dirigido dorsalmente, por donde salen los nervios bucinador y masticatorio que dejan juntos el cráneo y la abertura anterior del canal aliesfenoides (ca). El foramen



Figs. 9,10. *Akodon albiventer*: 9, vista lateral de la pared lateral del cráneo y región interorbital; 10, vista ventrolateral de la región auditiva (E, escamosal; EC, ectotimpánico; et, espina timpánica; fa, fisura postalar; fbd, foramen buccinomasticatorio dorsal; fef, foramen esfenofrontal; fes, foramen esfenopalatino; ff, foramen frontal; fo, foramen oval; foa, foramen oval accesorio; fop, foramen óptico; hp, proceso hamular del pterigoides; m, manubrio; Ma, martillo; O, orbitoesfenoides; pg, foramen postglenoideo; pp, proceso paraoccipital; se, foramen subescamosal; te, tubo de Eustaquio; Yu, yunque). Escala, 1 mm.

bucinomasticatorio ventral está separado del foramen oval accesorio por una barra ósea delgada del aliesfenoides y se continua por un surco que se extiende hacia arriba sobre el aliesfenoides para contactar con el foramen bucinomasticatorio dorsal (fbd). Anterior a este hay un segundo foramen de aproximadamente el mismo tamaño, el foramen esfenofrontal (fef), por donde sale la rama supraorbital de la arteria carótida (figs. 11, 15). En algunos individuos, sólo se encuentra el foramen bucinomasticatorio ventral, mientras que el dorsal y el esfenofrontal no se han desarrollado y el canal que comunica los forámenes bucinomasticatorio ventral y dorsal es apenas evidente.

El proceso hamular del escamosal (ph, fig. 6) es delgado con su extremo posterior ensanchado, en contacto con la cresta lambdoidea. Este delimita dos aberturas: el foramen postglenoideo (pg) anterior y la fenestra subescamosal (se) posterior, levemente mayor (figs. 6, 11). Por la primera discurre el seno petroescamosal, un componente importante del sistema venoso cerebral (BUTLER, 1967). La abertura posterior fue denominada fenestra subescamosal por Voss (1988), quien a partir de disecciones realizadas en ictiomios, encontró que no transmite nervios ni vasos.

Región basicraneal (figs. 2, 8). La sutura basioccipital-basiesfenoides (BO, B) se encuentra a nivel del tercio anterior de la bulla timpánica. En la parte media del basioccipital existe una cresta bien marcada, que alcanza el límite con el basiesfenoides.

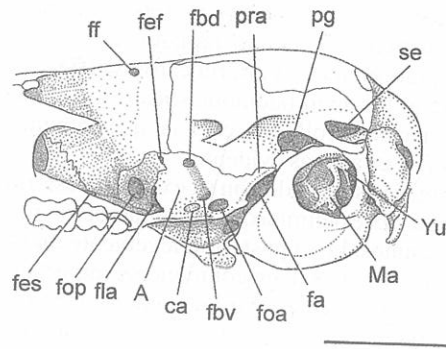
Un rasgo característico es el gran desarrollo y marcada globosidad de la bulla timpánica, mientras que el tubo de Eustaquio (te) está poco desarrollado. En vista ventral, el petroso (PE) se encuentra casi totalmente cubierto por el ectotimpánico (EC), observándose solo su porción posterior. Por delante de la bulla se encuentra la fisura postalar, de mayor tamaño en las formas adultas. En algunos ejemplares se observa la espina estapedial (et) que divide a la fisura en dos (fig. 10).

Anterior al proceso paraoccipital (pp) y sobre el extremo posterior de la bulla se encuentra el foramen yugular (fy), longitudinalmente alargado, por donde sale la vena yugular (fig. 8). En el basioccipital se ubica el foramen hipogloso próximo a los cóndilos occipitales. En la parte ventral de la bulla se observa un diminuto foramen estapedial, por el cual entra la arteria estapedial luego de separarse de la carótida (Voss, 1988). El canal carotídeo está cubierto por la bulla en las proximidades del límite basioccipital-basiesfenoides.

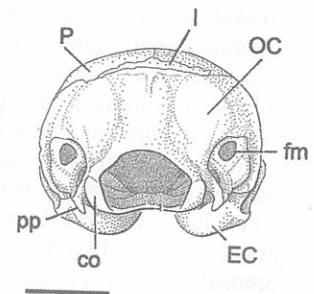
Región occipital (figs. 5, 12). En vista caudal del cráneo, el complejo occipital (OC) presenta tres estructuras globosas por encima del foramen magnum. En algunos individuos la separación de estos lóbulos es menos evidente. El proceso paraoccipital (pp) es delgado y alargado y no contacta con la bulla. Los cóndilos occipitales (co) están bien desarrollados, alcanzando prácticamente la mitad de la altura del foramen magnum.

El límite del petroso con los occipitales y escamosal está bien definido; en cambio no se pueden observar suturas entre los huesos occipitales. La porción mastoidea del petroso presenta la fenestra mastoidea (fm), de gran tamaño. Adicionalmente, numerosos ejemplares presentan una o dos aberturas longitudinales amplias en la conjunción de la porción mastoidea con los elementos occipitales.

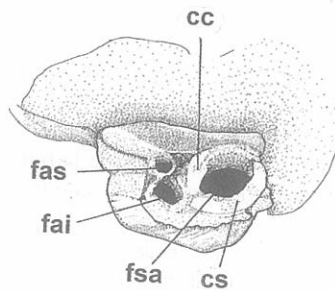
Región del oído medio (figs. 10, 14). El techo y el piso de la cavidad del oído medio están constituidos por el petroso y el ectotimpánico respectivamente. La membrana timpánica adherida a las paredes de la bulla, se encuentra dividida en **pars flácida**, bastante amplia que oculta en vista lateral al estribo, yunque y la cabeza y el pedúnculo cefálico del martillo y **pars tensa**.



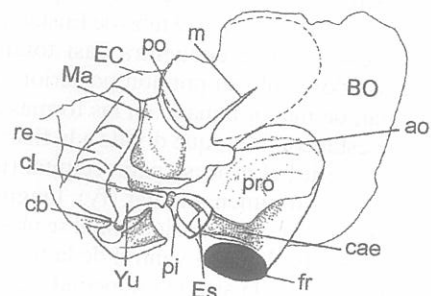
11



12



13



14

Figs. 11-14. *Akodon albiventer*. 11, detalle de la pared lateral del cráneo; 12, vista occipital del cráneo; 13, detalle del petroso en vista cerebelar; 14, vista ventrolateral de la región del oído medio con los huesos auditivos, línea de trazos representa la membrana timpánica (A, aliesfenoides; ao, apófisis orbicular; BO, basioccipital; ca, canal aliesfenoides; cae, canal para la arteria estapedial; cb, crus brevis; cc, crus comunis; cl, crus longus; co, cóndilo occipital; cs, canal semicircular anterior; EC, ectotimpánico; Es, estribo; fa, fisura postalar; fai, foramina acústica inferior; fas, foramina acústica superior; fbd, foramen buccinomasticatorio dorsal; fbv, foramen buccinomasticatorio ventral; fef, foramen esfenofrontal; fes, foramen esfenopalatino; ff, foramen frontal; fla, foramen lacerum anterior; fm, foramen mastoideo; foa, foramen oval accesorio; fop, foramen óptico; fr, fenestra redonda; fsa, fosa subarcuata; I, interparietal; m, manubrio; Ma, martillo; OC, occipital; P, parietal; pg, foramen postglenoideo; pi, punto de inserción del músculo estapedial; po, punto de inserción de la **pars tensa** de la membrana timpánica; pp, proceso paraoccipital; pra, proceso ascendente posterior del aliesfenoides; pro, promontorio; re, receso epitimpánico; se, foramen subescamosal; Yu, yunque). Escalas, 5 mm.

El martillo (Ma) presenta una estructura laminar, probablemente derivada de la cabeza, sostenida en su parte anterior por el pedúnculo cefálico, y cubierto anteriormente por el ectotimpánico (EC). El manubrio (m) es una estructura muy alargada, dirigida antero-ventralmente y en contacto con la membrana timpánica. Desde la base del mismo se proyecta ventralmente la apófisis orbicular (ao). Dorsal al manubrio se encuentra una protuberancia ósea (po) pequeña donde se inserta la **pars tensa** de la membrana timpánica.

El yunque (Yu) presenta una faceta cóncava muy profunda que recibe la cabeza del martillo. La diferenciación entre la **crus longus** (cl) y **crus brevis** (cb) es clara, articulando la primera con el estribo. Hay un contacto más estrecho entre martillo y yunque, que el existente entre el yunque y el estribo.

El estribo (Es) es bicrural, con el foramen estapedial bien desarrollado. Se observa una protuberancia débil en la crura posterior, que constituye el punto de inserción del músculo estapedial (pi).

Petrosal. En vista cerebelar (fig. 13) presenta la fosa subarcuata (fsa) muy desarrollada, que acomoda los paraflóculos del cerebelo (WIBLE, 1990). El borde dorsoposterior de la fosa está definido por la circunvalación del canal semicircular anterior (superior) (cs), mientras que el borde medial está formado por la crus communis (cc), donde se comunican los canales semicirculares anterior (superior) y posterior (inferior). Antero-ventralmente hay dos aberturas más pequeñas y menos profundas que la subarcuata, que corresponden al meato acústico interno. Éste presenta en la porción anterolateral, la foramina acústica superior (fas), separada por una cresta baja de la foramina acústica inferior (fai) de mayor tamaño. La primera presenta dos aberturas, una de posición anterolateral notablemente más desarrollada que transmite el nervio facial hacia el lado timpánico del petroso, y otra posterior y más pequeña que transmite el nervio vestibulococlear hacia el interior del petrosal (WIBLE, 1990). La foramina acústica inferior (fai) presenta un foramen anterior de gran tamaño dirigido hacia adelante y un segundo foramen muy pequeño, apenas posterior al primero.

En vista timpánica (fig. 14) se observa el promontorio (pro), lateralmente al mismo se encuentra la fenestra vestibular u **ovalis**, donde se inserta el pie del estribo y posteriormente la coclear o **rotunda** (fr), más desarrollada. Lateralmente y paralela al promontorio, se observa una concavidad profunda extendida longitudinalmente, que representa la fosa para el músculo tensor timpánico.

Circulación carotídea. El patrón de la circulación carotídea interna es bien visible en los ejemplares estudiados (fig. 15). La arteria estapedial (ae) penetra al cráneo por medio del foramen estapedial y se dirige transversalmente por un surco en la parte posterior del promontorio, de posición ventral a la fenestra rotunda (fig. 14). Esta condición es considerada por MENG (1990) primitiva para los muroideos, mientras que BUGGE (1974) destaca que la carotida interna y la arteria estapedial bien desarrollada es una condición primitiva en roedores. Este surco se continúa con el agujero estapedial del estribo (fig. 14). La división de esta arteria en infraorbital (ai) y supraorbital (as), se produce por delante del estribo. El curso de la arteria infraorbital se continúa en un canal osificado, a través del aliesfenoides. El canal de la rama supraorbital se observa claramente en las paredes mediales del escamosal y el aliesfenoides y se extiende hasta el foramen esfenofrontal (fef).

Patrón venoso craneal dorsal (fig. 16) y seno venoso dural. El seno sagital (ss) se extiende por la parte media del cráneo, por debajo de las suturas de los elementos pares

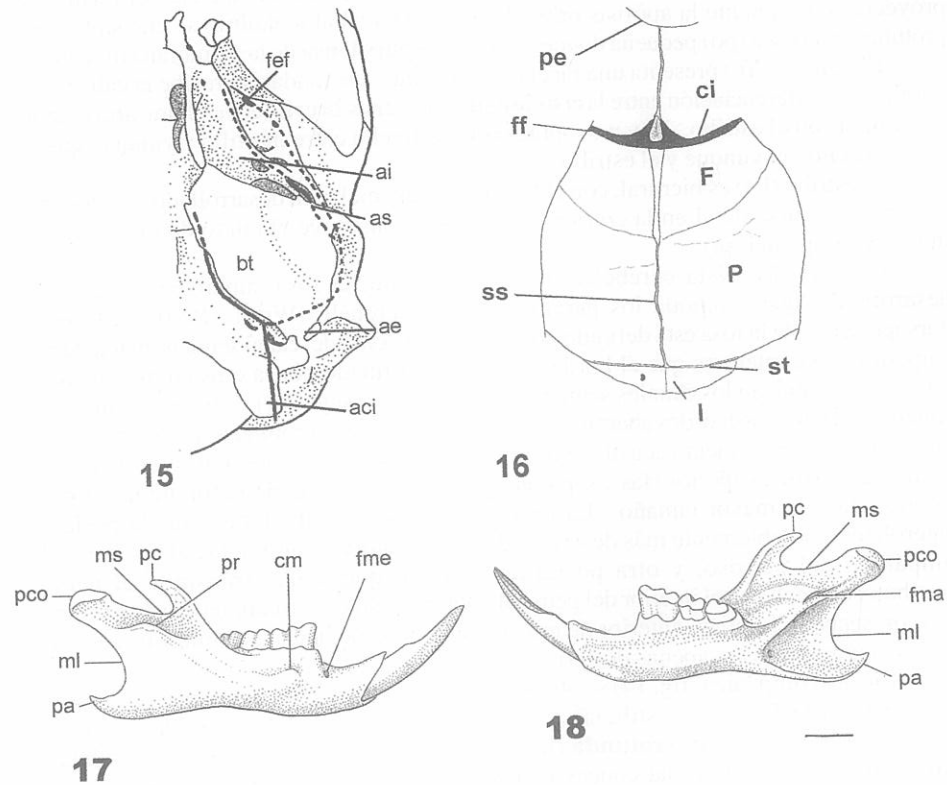
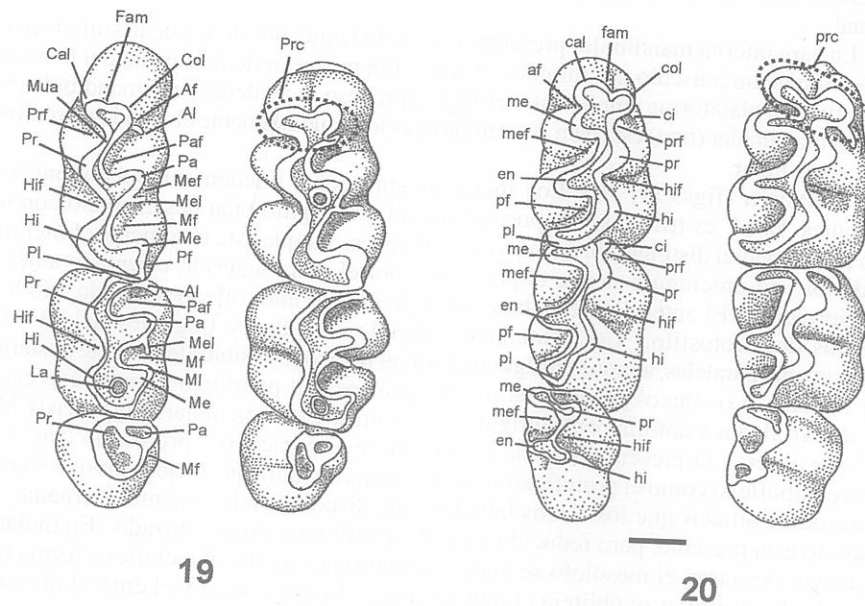


Fig. 15-18. *Akodon albiventer*: 15, patrón de circulación arterial; 16, patrón venoso dorsal (aci, arteria carótida interna; ae, arteria estapedial; ai, arteria infraorbital; as, arteria supraorbital; bt, bulla timpánica; ci, canal intramural del frontal; F, frontal; fef, foramen esfenofrontal; ff, foramen frontal; I, interparietal; P, parietal; pe, placa etmoidal; ss, seno sagital; st, seno transversal). Mandíbula: 17, vista lateral; 18, vista medial. (cm, cresta masetérica; fma, forámen mandibular; fme, foramen mentoniano; ml, muesca lunar; ms, muesca sigmoidea; pa, proceso angular; pc, proceso coronoides; pco, proceso condilar; pr, proyección capsular de los incisivos). Escala, 2 mm.

craneanos, y su canal ha podido observarse, anteriormente, hasta la placa etmoidal (pe). Los canales intramurales (ci) que continúan a los forámenes frontales (ff) se comunican directamente con el seno sagital. Existe una amplia gama de variaciones observadas en este patrón. Algunos individuos pierden el foramen frontal de uno o ambos lados y desaparece también el canal intramural que conduce al seno medio. Posteriormente, el seno sagital se extiende hasta nivel de la sutura interparietal-parietal y de allí descienden los senos transversos (st).



Figs. 19,20. *Akodon albiventer*: 19, molares superiores, hileras izquierdas (Af, anteroflexo; Al, anterolofio; Cal, cónulo anterolingual; Col, cónulo anterolabial; Fam, flexo anteromedial; Hi, hipcono; Hif, hipoflexo; La, laguna; Me, metacono; Mef, mesoflexo; Mel, mesolofio; Mf, metaflexo; MI, metalofio; Mua, muro anterior; Pa, paracono; Paf, paraflexo; Pf, posteroflexo; Pl, posterolofio; Pr, protocono; Prc, procingulo; Prf, profloflexo). 20, molares inferiores, hileras derechas (af, anteroflexido; cal, cónúlido anterolingual; ci, cónúlido anterolabial; fam, flexido anteromedial; en, entocónido; hi, hipocono; hif, hipoflexido; me, metacono; mef, mesoflexido; pf, posteroflexido; pl, posterolofido; pr, protocono; prc, procingulo; prf, profloflexido). Escala, 0,5 mm.

Mandíbula (figs. 4, 17, 18). La mandíbula presenta la rama horizontal baja con una sínfisis corta. En el borde inferior de la rama se observa una inflexión producida por el proceso angular (pa). La diastema es corta, menor que la longitud combinada de los M_1 y M_2 . El foramen mentoniano (fime) se ubica por delante del primer molar, siendo visible en vista lateral. Las crestas masetéricas no están bien marcadas; la inferior se esboza desde el proceso angular y se dirige anteriormente contactando a nivel del primer molar con la cresta superior (cm), la que se proyecta posteriormente subparalela a la hilera de molares, confundiendo posteriormente con la proyección capsular de los incisivos (pr). Esta última presenta su mayor desarrollo a nivel de la muesca sigmoidea (ms).

El proceso coronoides (pc) es corto y dirigido posteriormente. El proceso condilar (pco) es alargado y estrecho con una orientación subparalela al plano alveolar. La muesca sigmoidea es poco profunda y levemente cóncava. El proceso angular es anterior al condilar, lo que determina una muesca lunar (ml) muy cóncava. Sin embargo, debe

destacarse como variación individual, tres ejemplares, donde los procesos son de posición subigual.

La cara interna mandibular presenta una cresta tenue, por detrás de la sínfisis para la inserción de un músculo milohioideo. La porción posterior de la cápsula del incisivo constituye una plataforma amplia entre el M_3 y el proceso ascendente de la mandíbula. El foramen mandibular (fma) está bien desarrollado, es longitudinalmente elongado y próximo a la muesca lunar.

Dentición (figs. 19, 20). Los incisivos superiores pueden ser opistodontes u ortodontes. El M^1 es trilofodonte, presentando el procíngulo bien desarrollado con un flexo anteromedial distinguible en individuos jóvenes, aunque está totalmente obliterado en adultos. El procíngulo se une al protocono por el muro anterior, orientado antero-posteriormente. El anteroloflo está bien definido con un anteroflexo reducido. No hay vestigios del protostilo. Las principales cúspides labiales y linguales del M^1 son prácticamente paralelas, aunque en algunos casos el paracono se ubica levemente posterior al protocono. Los flexos principales son transversos. El paraflexo y metaflexo están muy desarrollados y notoriamente dirigidos hacia atrás. En un ejemplar muy joven (CML 1253) se observa la presencia de una laguna, entre el paracono y protocono (fig. 19). Tanto el hipoflexo como el protoflexo se ubican transversalmente al eje del molar siendo menos desarrollados que los flexos labiales y de disposición levemente alternada. El mesoloflo está presente, pero reducido, con el mesoflexo apenas esbozado. En molares con mayor desgaste, el mesoloflo se une al metaloflo por lo que el metaflexo forma una laguna y el mesoflexo se oblitera completamente. El enterostilo y el enteroloflo están ausentes, mientras que el metaloflo y el posteroloflo están fusionados.

El M^2 es trilofodonte, aunque el procíngulo se presenta notablemente reducido (fig. 19). En formas con molares muy desgastados el diente aparece como bilofodonte. El resto de la estructura es muy similar a la del M^1 , con la diferencia de que en molares poco desgastados se observa claramente una proximidad muy estrecha entre el mesoloflo y metaloflo, con el metaflexo formando una laguna entre el hipocono y metacono. De manera similar el posteroflexo constituye una laguna que se oblitera con un desgaste moderado.

El M^3 es muy reducido y cilíndrico (fig. 19). Representa aproximadamente la mitad del M^2 . En ejemplares jóvenes el protocono y paracono son distinguibles. No presentan hipoflexo y el mesoflexo se encuentra reducido comparado con el del M^2 .

El M_1 es tetralofodonte, con el fléxido anteromedial evidente (fig. 20), que se va obliterando con el desgaste. El procíngulo está bien desarrollado con los conúlidos subiguales. El cingulo anterolabial está presente y bien desarrollado. Las cúspides principales labiales se ubican posteriormente a las linguales. El mesolófido se fusiona totalmente al entolófido, mientras que el ectolófido y ectostílido están presentes pero reducidos y unidos al hipocónido. El posterofléxido está bien desarrollado, siendo oblicuo y paralelo al mesofléxido. El hipofléxido es amplio y transverso y el mesofléxido se dirige oblicuamente hacia adelante. En molares muy desgastados se observa la fusión del posterolófido con el entolófido. El M_2 es trilofodonte, con el procíngulo muy reducido con protofléxido evidente solo en individuos muy jóvenes (fig. 20). El M_3 es bilofodonte de forma sigmoide (fig. 20), con el protofléxido presente solo en individuos jóvenes y mesofléxido bien desarrollado.

DISCUSIÓN

El rasgo más sobresaliente que permite diferenciar a *A. albiventer* es el notable desarrollo y expansión de la bulla timpánica, claramente mayor que en los restantes representantes de la tribu aquí examinados (*Akodon simulator* del grupo *A. boliviensis*, *A. spegazzinii* del grupo *A. varius*, *Bolomys lactens*, *Oxymycterus paramensis* y *Abrothrix illuteus*). Esta diferencia puede relacionarse con su distribución en zonas andinas, ya que los mamíferos de zonas secas tienen las bullas más grandes que los de áreas húmedas, y el agrandamiento de la bulla puede compensar el pobre desplazamiento del sonido en el aire seco y cálido (VAUGHAN, 1972).

Entre los Akodontini aquí considerados, *A. albiventer* muestra una mayor similitud morfológica craneana con *A. simulator* y *A. spegazzinii*. En ambas especies las principales diferencias están referidas a rasgos del basicraneo y de la región ótica y son mayormente variaciones poco marcadas, por lo cual las tres especies de *Akodon* constituyen un grupo muy homogéneo. Algunos rasgos diferenciales con *A. spegazzinii*, como la carencia de crestas lambdoideas tienen probablemente relación con el menor tamaño en la última especie. Tanto *A. simulator* como *A. spegazzinii* comparten rasgos diferenciales con *A. albiventer* en el mayor desarrollo del Tubo de Eustaquio y en la mayor participación del premaxilar (50%) en la constitución de la barra media de los forámenes incisivos. *Akodon spegazzinii* generalmente presenta la fisura postalar obliterada por osificación y el foramen estapedial no visible en vista ventral, aunque puede observarse la proyección del ectotimpánico que encierra dicha abertura. *Akodon simulator* presenta un gran desarrollo de la espina estapedial que cubre gran parte de la fisura postalar y el foramen estapedial claramente visible en vista ventral.

De las restantes taxa, *Bolomys lactens* es el de mayor similitud con las especies del *Akodon*. Como diferencias cualitativas notables, además de los incisivos proodontes, pueden mencionarse en el cráneo la mayor longitud de los frontales con respecto a los nasales, un rasgo probablemente típico de *Bolomys* (ANDERSON & OLDS, 1989); la longitud del parietal menor a la mitad de la del frontal; la proyección anterior aguzada del parietal, entre el escamosal y el frontal; el borde supraorbital muy anguloso. Otras diferencias se encuentran en el menor desarrollo de la fenestra subescamosal, en relación a la postglenoidea y en la reducción del foramen mastoideo. Rasgos diferenciales notables se encuentran en la mandíbula: la rama horizontal es relativamente más alta; el cóndilo notablemente alargado anteroposteriormente y la proyección capsular del incisivo se extiende a nivel posterior de la muesca sigmoidea, muy próxima al cóndilo mandibular. Esta es la extensión más posterior de la proyección capsular del incisivo de todos los grupos aquí analizados.

Oxymycterus paramensis presenta una morfología craneana fácilmente distinguible de *A. albiventer*, principalmente por la notable extensión del hocico por delante del plano anterior de los incisivos a causa de la proyección del premaxilar y nasal (HERSHKOVITZ, 1994); la placa cigomática reducida, con el borde anterior descendiendo en forma oblicua hacia adelante; la fosa mesopterigoidea más ancha que las parapterigoideas y en la mandíbula por la ausencia del ángulo dorsal que aloja a los molariformes y la proyección capsular de los incisivos extendida anterior a la muesca sigmoidea. Numerosos rasgos diferenciales adicionales pueden mencionarse: el borde superior del rostro desciende en forma leve y gradual desde los frontales; la sutura fronto-premaxilar recta, muy anterior

al límite posterior de los nasales; el lacrimal grande con una exposición facial notable en la parte anterior de la órbita; el borde posterior de la placa cigomática se extiende a nivel del protocono-paracono del M¹; la longitud del parietal menor a la mitad de la longitud del frontal; la presencia de una proyección del parietal, entre el escamosal y el frontal aunque poco desarrollada en relación a la observada en *Bolomys lactens*; la región occipital más globosa y expandido y la mayor exposición del petrosal en la porción postero-medial de la bulla. Algunos autores consideraron a los oxymycterinos como un grupo diferente relacionado con el grupo akodontino (HOOPER & MUSSER, 1964; HERSHKOVITZ, 1966), aunque las mayoría los incluyen en los akodontinos (HINOJOSA *et al.*, 1987; REIG, 1987; PATTON *et al.*, 1989; MUSSER & CARLETON, 1993).

Rasgos diferenciales entre los géneros *Akodon* y *Abrothrix* fueron señalados por REIG (1987). Estos fueron examinados para la comparación de *Akodon albiventer* y *Abrothrix illuteus* y adicionalmente se incorporaron algunos nuevos. Es importante señalar una diferencia en el patrón nervioso de *A. illuteus* en relación a las otras especies aquí comparadas, dado que en esta se observa la confluencia entre el foramen oval accesorio y el buccinomasticatorio ventral. Esta variación también es conocida en algunos individuos pertenecientes al grupo de *Akodon boliviensis* (MYERS *et al.*, 1990). Rasgos distintivos, se encuentran principalmente en la región facial y en el basicráneo. Los principales rasgos craneanos diferenciales de *Abrothrix illuteus* con respecto a *Akodon albiventer* son: el hocico alargado y esbelto, por la extensión más anterior del premaxilar y su contacto mucho más estrecho con los nasales dorsalmente; los nasales notablemente más largos que los frontales; la placa cigomática más profunda y corta, extendiéndose más cerca al borde dorsal del cráneo; la caja craneana bien redondeada (hemisférica); la región interorbital más angosta y de ancho prácticamente constante; los bordes de la región interorbital muy redondeados; la prolongación del maxilar en el foramen incisivo más delgada; el basioccipital y basiesfenoides ensanchados, por lo que las bullas se observan más separadas; la parte medial de la porción mastoidea del petrosal contacta íntimamente con el occipital y la proyección capsular del incisivo en la mandíbula poco desarrollada, a nivel anterior de la muesca sigmoidea. Algunos caracteres señalados como diferenciales entre *Akodon* y *Abrothrix* por REIG (1987) no pudieron confirmarse en este estudio. En esta condición se encuentran rasgos como: el grado de reducción del interparietal, el desarrollo del seno frontal anterior, la extensión del foramen incisivo y del paladar óseo secundario, el origen de la cresta masetérica, la forma del borde anterior de la placa cigomática y las proporciones del ancho craneano. En algunos casos, como la reducción del interparietal, resultaba difícil evaluar las diferencias entre las especies, mientras que en otros (ej. extensión del paladar óseo secundario) existía una amplia gama de variación individual superponiéndose los rasgos encontrados en ambas. Con respecto a la forma del borde anterior de la placa cigomática, se encontró que las dos especies poseen la misma variación: vertical o inclinada hacia atrás; mientras que en relación al ancho craneano, en la muestra aquí considerada, tanto *A. illuteus* como *A. albiventer* presentaban la relación ancho craneano/longitud total del cráneo oscilando entre el 48% al 52%.

Este estudio refleja una marcada similitud en la estructura craneana de las especies del género *Akodon* aquí comparadas; las diferencias encontradas son pequeñas y, sumadas a la variación intraespecífica, no permitirían una clara distinción entre las especies. Por ello, sería necesario analizar un mayor número de especies del género para establecer si la morfología craneana puede utilizarse como instrumento para el reconocimiento de

especies. Sin embargo, se encontraron marcadas diferencias entre los géneros de la tribu Akodontini. Entre ellos, *Bolomys* es el más similar a *Akodon*, mientras que *Abrothrix* y *Oxymycterus* presentaron un mayor número de caracteres craneanos diferentes. *Abrothrix* fue considerado como subgénero (CABRERA, 1961; REIG, 1987) o como *Akodon sensu stricto* (GARDNER & PATTON, 1976; MUSSER & CARLETON, 1993); pero a través de este estudio se demuestra que el grupo presenta caracteres morfológicos craneanos distintivos que permiten tratarlo como género válido, diferente de *Akodon*, conclusión también sustentada por rasgos de sus genitales (SPOTORNO *et al.*, 1990). En el caso de *Oxymycterus* las diferencias craneanas podrían sumarse a otras características como la estructura fállica y del intestino, que llevaron a HOOPER & MUSSER (1964) y a HERSHKOVITZ (1966) a considerarlo separado de los akodontinos.

Agradecimientos. A R. M. Barquez por la lectura detallada del manuscrito y las sugerencias aportadas y a G. Esteban y N. Nasif (Universidad Nacional de Tucumán) aportaron sugerencias en una primera versión. Al personal del PIDBA (Programa de Investigaciones de la Biodiversidad Argentina) por el apoyo prestado; al Instituto Miguel Lillo por el préstamo del material; a Mariana Goytia por su participación en el inicio de este proyecto; a G. Rougier por el aporte de información bibliográfica. Las figuras 6-8, 11, 12, 19, 20 fueron realizadas por Enrique Guanuco.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **231**:1-652.
- ANDERSON, S. & OLDS, N. 1989. Notes on Bolivian mammals. 5. Taxonomy and distribution of *Bolomys* (Muridae, Rodentia). *Am. Mus. Novit.*, New York, (2935):1-22.
- BIANCHI, N. O.; REIG, O. A. *et al.* 1971. Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). I. A progress report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution*, London, **25**:724-736.
- BUGGE, J. 1974. The cephalic arterial system in Insectivores, Primates, Rodents and Lagomorphs, with special references to the systematic classification. *Acta Anat.*, Suppl., Basel, **62**:1-158.
- BUTLER, H. 1967. The development of mammalian dural venous sinuses with especial reference to the post-glenoid vein. *J. Anat.*, London, **102**:33-56.
- CABRERA, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revta Mus. argent. Cien. nat. Bernardino Rivadavia*, Buenos Aires, **4** (2):309-732.
- CARLETON, D. C. & MUSSER, G. G. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): A synopsis of *Mycrororyzomys*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **191**:1-83.
- CORBET, G. B. & HILL, J. E. 1980. *A world list of mammalian species*. London, Brit. Mus. (N. H.), 226 p.
- GARDNER, A. G. & PATTON, J. L. 1976. Karyotypic variations in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. *Occ. Pap. Mus. Zool. Louis. State Univ.*, Louisiana, **49**:1-48.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zool.*, Chicago, **46**:1-524.
- . 1966. South American swamp and fossorial rat of the Scapteromyne group (Cricetidae, Muridae), with comments on the gland penis in murid taxonomy. *Z. Säugetierk.*, Berlin, **31**:81-149.
- . 1994. The description of a new species of South American Hociúdo, or long-nose mouse, genus *Oxymycterus* (Sigmodontinae, Muroidea), with a critical review of the generic content. *Fieldiana, Zool.*, Chicago, **79**:1-43.
- HILL, J. E. 1935. The cranial foramina in rodents. *J. Mammal.*, Baltimore, **16**:121-129.
- HINOJOSA, F.; ANDERSON, S. & PATTON, J. L. 1987. Two new species of *Oxymycterus* (Rodentia) from Perú and Bolivia. *Am. Mus. Novit.*, New York, (1898):1-17.
- HOOPER, E. T. & MUSSER, G. G. 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Misc. Pubs. Mus. Zool. Univ. Mich.*, Michigan, **123**:1-57.
- LIASCOVICH, R. C. 1991. *Cariostemática y evolución cromosómica en cricétidos akodontinos (Rodentia, Muroidea)*. 185p. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires. [No publicada]

- MARES, M. A.; OJEDA, R. A. & KOSCO, M. P. 1981. Observation on the distributions and ecology of the Mammals of Salta Province, Argentina. **Ann. Carneg. Mus.**, Pittsburgh, **50**:151-206.
- MENG, J. 1990. The auditory region of *Reithoparamys delicatissimus* (Mammalia, Rodentia) and its systematic implications. **Am. Mus. Novit.**, New York, (2972):1-35.
- MEYER, F. J. F. 1833. Beitrage zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. Zweite Abhandlung. Säugethiere. **Nova Acta Acad. Caesar. Leop.-Carol.**, Halle, **16**(2):599-600.
- MUSSER, G. C. & CARLETON, M. D. 1993. Family Muridae. In: WILSON, D. E. & REEDER, D. M. eds. **Mammals Species of the World. A taxonomic and Geographic reference**. Washington D.C., Smithsonian Institute. p. 501-755.
- MYERS, P. 1989. A preliminary revision of the *varius* group of *Akodon* (*A. dayi*, *dolores*, *molinae*, *neocenus*, *simulator*, *toba*, and *varius*). In: REDFORD, K. & EISENBERG, J. eds. **Advances in Neotropical Mammalogy**. Gainesville, The Sandhill Crane. p. 5-54.
- MYERS, P.; PATTON, J. L. & SMITH, M. F. 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) with emphasis on Peru and Bolivia. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.**, Michigan, **177**:1-89.
- OSGOOD, W. H. 1943. The mammals of Chile. **Field. Mus. Nat. Hist.**, Zool. Series, Chicago, **30**:1-268.
- PATTON, J.L.; MYERS, P. & SMITH, M. H. 1989. Electromorphic variation in selected South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae), with comments on systematic implications. **Z. Säugetierk.**, Berlin, **54**:347-359.
- PINE, R. H.; MILLER, S. D. & SCHAMBERGER, M. L. 1979. Contributions to the Mammalogy of Chile. **Mammalia**, Paris, **43**:1-376.
- REIG, O. A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). **J. Zool.**, London, **181**: 227-241.
- . 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). **Fieldiana, Zool.**, Chicago, **39**:1-506.
- . 1989. Karyotyping repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. In: FONTDEVILA, A. ed. **Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations**. Berlin, Springer-Verlag. p. 246-289.
- SPOTORNO, A. O.; ZULETA, C. O. & CORTES, A. 1990. Evolutionary systematics and heterochrony in *Abrothrix* species (Rodentia, Cricetidae). **Evolución Biológica**, Montevideo, **4**:37-62.
- STEPPAN, S. 1995. Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a Phylogenetic Hypothesis for the Sigmodontinae. **Fieldiana, Zool.**, Chicago, **80**:1-112.
- THOMAS, O. 1897. On some small Mammals from Salta, N. Argentina. **Ann. Mag. nat. Hist.**, London, **20**(6):216.
- . 1916. The grouping of the South American Muridae commonly referred to *Akodon*. **Ann. Mag. nat. Hist.**, London, **8**(18):336-340.
- VAUGHAN, T. A. 1972. **Mammalogy**. Philadelphia, W. B. Saunders. 463 p.
- VOSS, R. S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptative radiation. **Bull. Am. Mus. nat. Hist.**, New York, **201**:1-493.
- WAHLERT, J. 1985. Cranial foramina of rodents. In: LUCKETT, W. P. & HARTENBERGER, J. L. eds. **Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis**. New York, Plenum. p. 311-332.
- WIBLE, J. 1990. Petrosal of Late Cretaceous Marsupials from North America, and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. **J. Vert. Paleont.**, **10**:183-205.

Recebido em 23.04.1999; aceito em 03.09.1999.

Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre, (88): 33-50, 31 de maio de 2000