

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

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

---

SISTEMÁTICA DE LOS ROEDORES DE LA  
TRIBU AKODONTINI (CRICETIDAE:  
SIGMODONTINAE) EN BASE A DATOS  
MORFOLÓGICOS Y MOLECULARES

---

CAROLA CAÑÓN VALENZUELA

DIRECTOR:

ULYSES F. J. PARDIÑAS

Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAUS-CONICET)

Centro Nacional Patagónico

Puerto Madryn, Chubut, Argentina

DIRECTOR:

MARÍA DEL ROSARIO ROBLES

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE-CONICET-UNLP)

La Plata, Buenos Aires, Argentina

2021

Sistemática de la tribu Akodontini

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Secretaría de Postgrado

Esta tesis ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Director

---

Dr. Ulyses F. J. Pardiñas

Director

---

Dra. María del Rosario Robles

Evaluador Externo

---

Dra. Luz Valeria Carrizo

Evaluador Externo

---

Dr. Francisco J. Prevosti

Evaluador Interno

---

Dr. Edgardo Ortiz-Jaureguizar

---



## AGRADECIMIENTOS

---

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores Ulyses Pardiñas y María del Rosario Robles, quienes me guiaron pacientemente y respaldaron durante este largo proceso. A Ulyses por haberme confiado este proyecto de tesis y compartir cada idea e inquietud acerca de los sigmodontinos y en particular de los akodontinos, lo cual fue de gran ayuda para construir una idea más amplia del grupo. Agradezco las horas invertidas para incorporarme al mundo de la morfología y taxonomía, con explicaciones y ejemplos que me enfocaron en la dirección correcta para entender la variación, lo que parecía un desafío enorme al provenir desde la sistemática molecular. A Rosario por explicarme cada detalle importante acerca de los parásitos y apoyarme enérgicamente en el desarrollo de cada una de las secciones que los involucraban. Por su preocupación y amabilidad permanente y por dirigirme a distancia siempre con la mejor disposición para avanzar y concretar este proceso. A ambos, les agradezco el continuo estímulo y confianza para concretar esta investigación.

A mi familia, quienes son el pilar fundamental, y han estado presente en cada uno de los desafíos emprendidos. El apoyo incondicional y las palabras de aliento necesarias fueron clave para brindarme cuotas adicionales de paciencia y tranquilidad en momentos difíciles. En especial a mi sobrina Romina, por sus ideas y alegría permanente que me hacen sonreír en todo momento. A mi padre que, aunque ya no está con nosotros, sería el más orgulloso de verme culminar este proceso y así lo presumiría.

A Leonardo, por largos años de amor, paciencia y compañía, siendo parte de cada una de mis etapas en el ámbito personal y profesional. Gracias por todas aquellas conversaciones sobre taxonomía y sistemática desde la perspectiva de un botánico "tropical". A su familia, que es mi familia colombiana, por su continua demostración de cariño.

Agradezco profundamente al Dr. Pedro Victoriano por la confianza y respaldo en más de una de las etapas concernientes a la postulación y desarrollo del doctorado. Cada vez que fue necesario me acogió en su equipo de trabajo sin inconvenientes, por lo que ha sido una excelente interacción a lo largo de todos estos años. Además, por permitirme utilizar, en más de una oportunidad, las instalaciones del "Laboratorio de microevolución y ecología de vertebrados" que dirige en la Universidad de Concepción.

A los curadores y personal técnico de las colecciones mastozoológicas, fundamentalmente por facilitarme el ingreso a las colecciones biológicas a su cuidado y

los recursos necesarios así como el préstamo de materiales, tejidos o fotografías: Rubén Bárquez y Mónica Díaz (CML), Pablo Teta (MACN), Mario da Vivo y Juliana Gualda (MZUSP), Jõao Oliveira y Marcelo Weksler (MNRJ), Hugo López Arévalo (ICN), Socorro Sierra (IAvH), Sergio Solari (CTUA), Giselle Lessa (MZUFV), Robert Voss (AMNH), Bruce Patterson (FMNH), Darrin Lunde (NMNH), Eileen Lacey, James Patton y Chris Conroy (MVZ), Fernando Scaglia y Matias Taglioretti (MMP), Martín de los Reyes (MLP), Jorge Salazar Bravo (TTU), Joseph Cook (MSB), Ramón Varela (MHNLS), Pablo Jayat y Alexandre Percequillo.

Muy especialmente a Graciela Navone, Marcela Lareschi y Carlos Galliari por brindarme el conocimiento y todas las facilidades para el desarrollo de la pasantía realizada en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores CEPAVE. Asimismo, a cada uno de los integrantes de sus laboratorios (becarios e investigadores), por los gratos momentos compartidos durante dicha pasantía.

A Felipe Busker, quien amablemente compartió el script *ttuiw.run* utilizado en su tesis doctoral para comparar diferentes valores de constante de concavidad.

A mis amigos de siempre: Sandra, Gisela, Jonathan, Roberto, Lourdes, Alejandra, Feña, Pablo, Sergio y mis queridas vcs por estar siempre presentes a la distancia, en las etapas divertidas y también en las difíciles. En Puerto Madryn, a los nuevos colegas y amigos con quienes compartimos gratos momentos y discutimos en más de alguna oportunidad diferentes aspectos de roedores y otros temas: Erika, Anahí, Christophe, Gustavo, Mari, Mili, Julio, Pablo, Gustavo, Franck, Dani, Vicky, Laura y David.

A los miembros del jurado: Luz Valeria Carrizo del Instituto de Biología Subtropical dependiente de la Universidad Nacional de Misiones; Francisco Prevosti de la Universidad Nacional de La Rioja y Edgardo Ortiz-Jaureguizar de la Universidad Nacional de La Plata, por la lectura crítica del escrito y cada uno de los comentarios y sugerencias que contribuyeron a enriquecer esta tesis.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la "Beca interna doctoral con países latinoamericanos" para realizar estudios de postgrado en Argentina, al Centro Nacional Patagónico (CENPAT) por facilitarme un espacio de trabajo, a la colección de mamíferos CNP y al Grupo de Estudios de Mamíferos Australes (GEMA) por proveer el área de trabajo, material y recursos necesarios para el desarrollo de esta investigación. Finalmente, esta tesis fue financiada parcialmente por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica a través

Sistemática de la tribu Akodontini

del PICT 2014-1039 y el subsidio otorgado por la Sociedad Americana de Mastozoología (ASM, Latin American Fellowship) el año 2014.

A todos, mis más sinceros agradecimientos.

## RESUMEN

---

La tribu Akodontini es el segundo grupo más numeroso (en cantidad de géneros y especies) de los roedores Sigmodontinae, la subfamilia viviente más diversa de los Cricetidae. Distribuidos en buena parte de América del Sur, aunque con escasa representación en Amazonía y virtual ausencia en la mayor parte del territorio chileno y altas latitudes de Argentina, actualmente es el único clado de sigmodontinos que carece de una evaluación sistemática integral que combine datos morfológicos y moleculares e incluya a todos sus géneros. Sobre la base de 183 caracteres morfológicos (39 descritos por primera vez en esta contribución), de los cuales 45 corresponden a morfología externa (13 novedosos), 10 a sistema digestivo (7 novedosos), 7 a sistema reproductor masculino, 73 a morfología del cráneo (12 novedosos), 34 a morfología dentaria (6 novedosos) y 14 a morfología del esqueleto axial y apendicular (1 novedoso) y cinco marcadores moleculares (*i.e.*, citocromo b, exón 6 del gen codificante para la matriz de la dentina, exón 10 del receptor de la hormona del crecimiento, primer exón de la proteína de unión del interfotoreceptor del retinoide y exón único del gen activador de la recombinación), se evaluaron las relaciones filogenéticas de los akodontinos. A la par se abordaron aspectos de su registro fósil, posibles eventos de codivergencia parásito-hospedador y su empleo como marcadores taxonómicos, tiempos de divergencia y biogeografía histórica. El análisis de los caracteres morfológicos permitió el reconocimiento de nuevos rasgos con potencial valor filogenético (*e.g.*, morfología del rinario y estructuras asociadas), así como otros escasamente utilizados en análisis de este tipo (*e.g.*, arrugas palatinas, lengua, vesícula biliar). Para resolver la sistemática de la tribu, cada conjunto de caracteres fue analizado de forma independiente para luego ser combinados en una única matriz (evidencia total) que incluyó a todos los géneros del grupo (n=16). El análisis cladístico de los Akodontini vivientes (47 taxones, 183 caracteres) resolvió pobremente las relaciones internas; sin embargo, se recuperaron asociaciones previamente discutidas en la literatura, como el grupo compuesto por i) *Akodon mimus*, *Blarinomys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus* spp., *Podoxymys* y ii) *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*, así como la monofilia de algunos de los géneros (*i.e.*, *Bibimys*, *Brucepattersonius*, *Juscelinomys*, *Oxymycterus*, *Scapteromys*). La incorporación en los análisis filogenéticos del registro paleontológico asociado a la tribu no fue concluyente acerca de sus relaciones y asignación tribal. Contra esto, la exploración morfológica realizada apoyó la evidencia previa descartando a *Dankomys*

*simpsoni*, *D. vorohuensis* (= *Chukimys vorohuensis*) y *Necromys bonapartei* como integrantes de la tribu Akodontini. Esto último no es menor si se tiene en cuenta que *N. bonapartei* ha sido recurrentemente considerado no solo el akodontino más antiguo (Plioceno Inferior), sino también utilizado para calibrar filogenias de Sigmodontinae. Por otra parte, se confirmó la inclusión de *Akodon kermacki* y *Akodon magnus* al registro paleontológico de los akodontinos, constituyendo las formas más antiguas del grupo. El análisis molecular concatenado de los cinco genes independientes recobró tres clados bien sustentados que resultan concordantes con agrupaciones informales previamente mencionadas en la literatura. Las relaciones filogenéticas-genealógicas de algunos géneros y especies pusieron en evidencia diversidad subestimada (e.g., revalidación del género *Microxus* para contener a *Akodon mimus*, valores de divergencia intraespecífica altos, que sugieren más de una especie en el género monotípico *Blarinomys*) y sobrestimada (e.g., *Brucepattersonius guarani*, *B. misionensis*, *B. paradisus*, evaluados sobre material topotípico, sinónimos junior de *B. iheringi*). El análisis integral de la evidencia morfológica y molecular apoyó la distinción de tres clados principales fuertemente sustentados, permitiendo resolver parte de las relaciones supragenéricas previamente reconocidas. En concordancia, aquí propuse un nuevo esquema clasificatorio mediante la redefinición de grupos genéricos: 1) Akodontini sensu stricto (~54 spp.) restringida a los géneros *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Microxus*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*; 2) Oxymycterini (~18 spp.) conformada por *Juscelinomys* y *Oxymycterus* y 3) Scapteromyini (~15 spp.) representada por *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys*. La evidencia conjunta permitió resolver problemáticas de menor nivel taxonómico como la validez de *Microxus* y justificar la permanencia de *Chalcomys* e *Hypsimys* en la sinonimia de *Akodon*. En relación a la asociación parásito-hospedador, la revisión realizada mostró mayor diversidad de parasitofauna en especies hospedadoras con rangos de distribución más amplios (ocupando diversos ambientes), hábitos y dietas más generalistas, aunque se detectaron algunas excepciones (e.g., *Akodon azarae*, *A. montensis*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus rufus*, *Scapteromys aquaticus*). De los helmintos registrados, solo *Caroloxymyris boliviensis*, *Shypachia alata* y *S. carlitosi* (Oxyuridae) se identificaron como marcadores taxonómicos (alta especificidad hospedatoria), mostrando asociación específica con los clados recuperados en el esquema clasificatorio propuesto. *C. boliviensis* se asocia al clado conformado por *Oxymycterus* spp., *S. alata* al clado que incluye a *Necromys* spp. y *Thaptomys* sp.,



mientras que *S. carlitosi* se restringe al clado conformado por *Akodon* spp. La distribución de las especies parásitas consideradas marcadores de sus hospedadores podría explicarse fundamentalmente por procesos de “host switching” para *C. boliviensis-Oxymycterus* spp. y de codivergencia en *Shypacia*. La exploración parcial de procesos de codivergencia de *Trichuris* y roedores akodontinos reveló la asociación de *T. navonae* con *Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita*; sin embargo, no se observó monofilia recíproca entre los individuos parásitos de ambas especies hospedadoras. La estimación de tiempos de divergencia permitió establecer que, aunque Akodontini sensu lato (es decir, el clado conformado por las tres tribus propuestas) surgió durante el Plioceno Inferior, la mayor parte de los eventos de diversificación responsables de la diversidad actual tuvieron lugar durante el Plioceno Superior-Pleistoceno. Cada una de las tribus se originó en el lado oriental de América del Sur, correspondiente a las actuales provincias biogeográficas de Chaco y Paraná y, con menor probabilidad, en la provincia Atlántica ubicada al sureste de Brasil (Bosque Atlántico). Se recuperaron dos áreas de endemismo: altas elevaciones de los Andes centrales de Argentina, Bolivia y Perú y sureste de América del Sur, específicamente en la región de Bosque Atlántico. Estas áreas fueron fundamentalmente definidas por taxones con altas tasas de diversificación, como *Akodon* y *Oxymycterus*. La combinación de distintos conjuntos de caracteres enriquecidos y la inclusión del registro paleontológico, asociación parásito-hospedador e historia biogeográfica de los Akodontini permitió generar una nueva hipótesis filogenética para este grupo de roedores morfológica y ecológicamente diversos, así como también divergentes a nivel molecular. Esta nueva propuesta taxonómica es un primer paso hacia la reconciliación de la variación morfológica, genética y geográfica de los taxones, resultando en el reconocimiento de tres grupos genéricos altamente cohesionados (*i.e.*, Akodontini *s.s.*, Oxymycterini, Scapteromyini). Además de favorecer un nuevo esquema clasificatorio, la información generada en esta tesis expuso una serie de aspectos relevantes que merecen ser considerados en futuras investigaciones. En primer lugar, invita a indagar en nuevos sistemas de la anatomía externa e interna (*e.g.*, genitalia femenina, oído medio, rinario, turbinales), así como en otras fuentes de información útiles y poco exploradas en abordajes sistemáticos de roedores (*e.g.*, parásitos como marcadores taxonómicos). Al mismo tiempo promueve a enfrentar diversas problemáticas taxonómicas a un nivel jerárquico menor que permitirían comprender la diversidad real del grupo (taxonomía alfa). Finalmente, de la integración de todos los aspectos antes señalados podrán ser resueltas preguntas clave

## Sistemática de la tribu Akodontini

acerca de la historia evolutiva de estas tribus y de la subfamilia, considerada una de las radiaciones adaptativas más exitosa de pequeños mamíferos.

---

**ABSTRACT**

---

The Akodontini tribe is the second largest group (in the number of genera and species) of Sigmodontinae rodents, which is the most diverse living subfamily of Cricetidae. Members of this tribe are mostly distributed in South America, although they are scarcely represented in the Amazonia, most of the Chilean territory, and high latitudes of Argentina. Currently, it is the only sigmodontine clade without a comprehensive systematic evaluation (*i.e.*, integrating morphological and molecular data), and that it includes all its taxa. Based on 183 morphological characters (39 described for the first time in this contribution), of which 45 related to external morphology (13 novel), 10 to the digestive system (7 novel), 7 to the male reproductive system, 73 to skull morphology (12 novel), 34 a dental morphology (6 novel), and 14 a morphology of the axial and appendicular skeleton (1 novel) and five molecular markers (*i.e.*, cytochrome b, exon 6 of the coding gene for dentin matrix, exon 10 of the growth hormone receptor, first exon of the retinoid interphotoreceptor binding protein and single exon of the recombination activator gene), the phylogenetic relationships of the akodontines were evaluated. At the same time, aspects of its fossil record, possible parasite/host codivergence events and their use as taxonomic tags, divergence times, and historical biogeography were addressed. The analysis of the morphological characters allowed the recognition of new traits with potential phylogenetic value (*e.g.*, rhinarium and associated structures), as well as others scarcely used in analyzes of this type (*e.g.*, palatal rugae, tongue, gallbladder). In order to solve the tribe's systematics, each set of characters was analyzed independently and then combined in a single matrix (total evidence) that included all their genera ( $n = 16$ ). The cladistic analysis of the living Akodontini (47 taxa, 183 characters) poorly resolved the internal relationships, however, associations previously discussed in the literature were recovered, as the groups composed by i) *Akodon mimus*, *Blarinomys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus* spp., *Podoxymys*, and ii) *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, and *Scapteromys*, as well as the monophyly of some of the genera (*i.e.*, *Bibimys*, *Brucepattersonius*, *Juscelinomys*, *Oxymycterus*, *Scapteromys*). The incorporation of the paleontological record associated to the tribe in the phylogenetic analyzes was not conclusive about its tribal relationships and assignment. Against this, the morphological exploration carried out supported the previous evidence discarding *Dankomys simpsoni*, *D. vorohuensis* (= *Chukimys vorohuensis*), and *Necromys bonapartei* as members of the Akodontini. The latter is

relevant if we consider that *N. bonapartei* has been indicated as the oldest akodontine (early Pliocene) and used to calibrate phylogenies of Sigmodontinae. On the other hand, *A. kermacki* and *A. magnus* were added to the paleontological record of the Akodontini, being now the oldest forms of the group. The simultaneous molecular analysis of the five independent loci recovered three well-supported clades which are consistent with informal groupings previously mentioned in the literature. Phylogenetic-genealogical relationships within some genera and species showed underestimated diversity (e.g., revalidation of the genus *Microxus* to contain *Akodon mimus* high intraspecific divergence values, suggesting more than one species in the monotypic genus *Blarinomys*) and overestimated (e.g., *Brucepattersonius guarani*, *B. misionensis*, *B. paradisus*, evaluated on topotypic material, junior synonyms of *B. iheringi*). The comprehensive analysis based on morphological and molecular evidence supported the distinction of three main clades strongly supported, allowing resolving part of the previously recognized suprageneric relationships. In this context, I propose a new classification scheme by redefining generic groups. Thus, Akodontini s.s. (~ 54 spp.) is restricted to the genera *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Microxus*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys*, and *Thaptomys*; Oxymycterini (~ 18 spp.) represented by *Juscelinomys* and *Oxymycterus*, and the Scapteromyini tribe (~ 15 spp.) is characterized by *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, *Lenoxus*, and *Scapteromys*. The combined evidence also allows resolving problems of a lower taxonomic level such as the validity of *Microxus*, and justifying the permanence of *Chalcomys* and *Hypsimys* in the synonymy of *Akodon*. Regarding the parasite/host association, the review carried out showed a greater diversity of parasite fauna in host species with broader ranges of distribution (occupying different environments), and generalist habits and diets, with some exceptions (e.g., *Akodon azarae*, *A. montensis*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus rufus*, *Scapteromys aquaticus*). On the helminths diversity present in Akodontini rodents, only *Caroloxuryris boliviensis*, *Shypachia alata* and *S. carlitosi* (Oxyuridae) were identified as taxonomic tags (high host specificity), showing specific association with the main clades recovered in the proposed classification scheme. *C. boliviensis* is found in the clade contains *Oxymycterus* spp., *S. alata* is limited to the *Necromys* spp., and *Thaptomys* sp. clade while *S. carlitosi* is restricted to the clade made up of *Akodon* spp. The distribution of the parasite species considered taxonomic tags of their hosts could be explained fundamentally by the “host switching” process for *C. boliviensis*-*Oxymycterus* spp. and codivergence in *Shypacia*. The partial exploration of

codivergence events between *Trichuris* species and Akodontine rodents revealed the association of *T. navonae* with *Akodon montensis* and *Thaptomys nigrita*, however, reciprocal monophyly was not observed between the parasite individuals of both host species. Although Akodontini s.l. arose in the early Pliocene, most of the diversification events responsible for the present diversity of the group occurred during the late Pliocene-Pleistocene periods. Each of the tribes was originated in the eastern side of South America, which currently the biogeographic provinces of Chaco and Paraná and, with less probability, in the southeast of Atlantic province (Atlantic forest). Two areas of endemism restricted to high elevations were recovered in the central Andes of Argentina, Bolivia, and Peru, and southeastern South America, specifically in the Atlantic forest. These areas were fundamentally defined by *Akodon* and *Oxymycterus*, two genera with high rates of diversification. The combination of enriched character sets and the inclusion of the paleontological record, parasite/host association, and biogeographic history of Akodontini s.l. allowed to generate a new phylogenetic hypothesis for this morphologically and ecologically diverse rodents group, as well as divergent at the molecular level. This new taxonomic proposal is a first step towards reconciling the morphological, genetic, and geographical variation of taxa, resulting in the recognition of three highly cohesive generic groups (Akodontini s.s., Oxymycterini, Scapteromyini). Moreover to favoring a new classification scheme for Akodontini s.l., the information generated in this thesis exposed a series of relevant aspects that deserve to be considered in future research. First, it invites us to investigate new systems of external and internal anatomy (e.g., female genitalia, middle ear, rhinarium, turbinals), as well as other useful and little-explored sources of information in systematic approaches (e.g., parasites as taxonomic tags). At the same time, it encourages solving numerous taxonomic problems at a lower hierarchical level that will allow us to get closer to the real diversity of the group (alpha taxonomy). Finally, from the integration of all the aforementioned aspects, key questions about the evolutionary history of these tribes and the Sigmodontinae subfamily, considered one of the most successful adaptive radiations of the small mammals, can be resolved.

## ÍNDICE GENERAL

---

AGRADECIMIENTOS	i
<b>RESUMEN</b>	iv
<b>ABSTRACT</b>	viii
<b>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	1
1.1. ANTECEDENTES	1
1.2. REGISTRO FÓSIL	3
1.3. RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR: MARCADORES TAXONÓMICOS	5
1.4. BIOGEOGRAFÍA Y TIEMPOS DE DIVERGENCIA	7
1.5. PROBLEMÁTICA DE ESTUDIO	9
1.6. HIPÓTESIS	10
1.7. OBJETIVO GENERAL	11
1.8. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
1.9. ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	12
<b>CAPÍTULO 2: SISTEMÁTICA DE LOS ROEDORES DE LA TRIBU AKODONTINI</b>	13
<b>2.1. INTRODUCCIÓN</b>	13
2.1.1. ANTECEDENTES TAXONÓMICOS	13
2.1.2. COMPOSICIÓN DE LA TRIBU AKODONTINI	16
2.1.3. PARÁSITOS COMO MARCADORES DE SUS HOSPEDADORES	18
2.1.4. BIOGEOGRAFÍA	20
<b>2.2. METODOLOGÍA</b>	22
2.2.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICO	22
Selección de taxones	22
Selección de caracteres	24
Selección de taxones fósiles y caracteres	24

2.2.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS SOBRE DATOS MORFOLÓGICOS	25
Taxones vivientes y fósiles	25
2.2.3. ANÁLISIS MOLECULAR	27
Selección de taxones y loci	26
Extracción y amplificación	27
2.2.4. ANÁLISIS DESCRIPTIVOS Y FILOGENÉTICOS MOLECULARES	29
2.2.5. ANÁLISIS COMBINADO: MORFOLOGÍA Y ADN	29
2.2.6. PARÁSITOS COMO MARCADORES	30
Revisión bibliográfica	30
Parásitos como caracteres: exploración	31
Exploración de la codivergencia	31
2.2.7. BIOGEOGRAFÍA	32
Estimación de los tiempos de divergencia	32
Áreas ancestrales y áreas de endemismo	33
<b>2.3. RESULTADOS</b>	<b>34</b>
2.3.1. ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS	34
Morfología externa	34
Sistema digestivo	54
Sistema reproductor masculino	59
Cráneo	62
Dentición	97
Esqueleto postcraneano	112
2.3.2. FILOGENIA MORFOLÓGICA	116
Akodontinos actuales	116
Akodontinos actuales y fósiles	118
2.3.3. FILOGENIAS MOLECULARES Y DISTANCIAS GENÉTICAS	119
2.3.4. ANÁLISIS COMBINADO: MORFOLOGÍA Y ADN	121
2.3.5. PARÁSITOS COMO POSIBLES MARCADORES TAXONÓMICOS	122
Análisis de los taxones parásitos	122
Parásitos como caracteres: exploración	123
Ejemplo de análisis de codivergencia	124
2.3.6. BIOGEOGRAFÍA	125
Estimación de los tiempos de divergencia	125

Reconstrucción de áreas ancestrales	125
Áreas de endemismo	126
<b>2.4. DISCUSIÓN</b>	127
2.4.1. TAXONOMÍA INTEGRATIVA DE AKODONTINI	127
Evidencia morfológica	127
Evidencia molecular	135
2.4.2. EVIDENCIA COMBINADA: DECONSTRUCCIÓN DE AKODONTINI	137
Tribu Akodontini	138
Tribu Oxymycterini	140
Tribu Scapteromyini	144
2.4.3. RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR: POSIBLES EVENTOS COEVOLUTIVOS	146
2.4.4. BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA	150
<b>CAPÍTULO 3: CONSIDERACIONES FINALES</b>	155
Complejo de tribus	155
Conclusiones	162
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	164
<b>TABLAS</b>	202
<b>FIGURAS</b>	231
APÉNDICE 1. Taxonomía actual de la tribu Akodontini	264
APÉNDICE 2. Tipos de eventos coevolutivos en asociaciones parásito/hospedador	268
APÉNDICE 3. Especímenes examinados para los análisis morfológicos	269
APÉNDICE 4. Números de acceso en GenBank de las secuencias utilizadas en este estudio	279



APÉNDICE 5. Números de acceso en GenBank de las secuencias de <i>Trichuris</i> utilizadas en este estudio	293
APÉNDICE 6 Matriz de caracteres morfológicos para representantes vivientes y fósiles de la tribu Akodontini y el grupo externo	294
APÉNDICE 7. Listado de sinapomorfías morfológicas comunes	320
APÉNDICE 8. Árbol filogénico obtenido del análisis de parsimonia bajo pesos iguales	333
APÉNDICE 9. Caracteres utilizados en la matriz reducida de taxones vivientes y fósiles	334
APÉNDICE 10. Árboles filogenéticos independientes por locus	336
APÉNDICE 11. Registros de helmintos parásitos de roedores de la tribu Akodontini	341
APÉNDICE 12. Diferentes estimaciones de tiempos de divergencia (Ma.) para los principales grupos de Akodontini	352

## ÍNDICE DE TABLAS

---

Tabla 2.2.1.1. Biocrón de las formas extintas vinculadas a la tribu Akodontini

Tabla 2.2.5.1. Taxones incluidos en el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares

Tabla 2.2.7.1. Puntos de calibración utilizados en la estimación de tiempos de divergencia de los roedores de la tribu Akodontini

Tabla 2.3.3.1. Valores de divergencia genética observada intra- e interclado para los principales grupos recuperados en los análisis filogenéticos

Tabla 2.3.3.2. Valores de divergencia genética intra- e intergenérica de los 16 géneros tradicionalmente reconocidos para la tribu Akodontini

Tabla 2.3.3.3. Valores de divergencia intraespecífica

Tabla 2.3.5.1. Roedores de la tribu Akodontini y helmintofauna asociada

Tabla 2.3.5.2. Valores de divergencia intra- e interespecífica en *Trichuris*

Tabla 2.3.6.1. Estimación de tiempos de divergencia para los principales clados de Akodontini

Tabla 2.3.6.2. Información de las áreas de endemismo obtenidas para Akodontini

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

Figura 2.3.1.1. Detalle del contraste apical de la cola en vista dorsal y promontorio anal en vista ventral

Figura 2.3.1.2. Longitud promedio de la cola en los diferentes géneros de Akodontini

Figura 2.3.1.3. Rinario y estructuras asociadas, en vista frontal, nomenclatura y diversidad morfológica en Akodontini

Figura 2.3.1.4. Vista frontal del área nasolabial en Akodontini

Figura 2.3.1.5. Vista plantar mano derecha y detalle del tipo de fanera en el póllex

Figura 2.3.1.6. Variación de la lengua y caracteres asociados en akodontinos

Figura 2.3.1.7. Paladar blando con detalle de las arrugas diastémicas e interdentes y papila palatina en diferentes akodontinos

Figura 2.3.1.8. Configuraciones anatómicas internas de estómagos registradas en la tribu Akodontini

Figura 2.3.1.9. Vistas dorsal y lateral de distintas características morfológicas asociadas al área nasal de algunos akodontinos

Figura 2.3.1.10. Detalle de la osificación nasal (os rostri) presente en algunos akodontinos

Figura 2.3.1.11. Desarrollo y extensión del hueso lagrimal en vista dorsal, muescas cigomáticas y región interorbital

Figura 2.3.1.12. Morfología de los forámenes incisivos y del septo del maxilar en Akodontini

Figura 2.3.1.13. Extremos de la variación en la morfología del tubo de Eustaquio y estructuras asociadas en akodontinos en vista ventral y lateral

Figura 2.3.1.14. Morfología del foramen infraorbital en Akodontini

Figura 2.3.1.15. Continuidad entre el proceso gnático y el borde libre del premaxilar en vista lateral

Figura 2.3.1.16. Variación de la placa cigomática, inclinación y expresión del borde libre en Akodontini

Figura 2.3.1.17. Vista lateral de la región temporal mostrando la variación de la cresta posterior al proceso escamosal del arco cigomático y orientación del proceso hamular del escamoso

Figura 2.3.1.18. Morfología general de la mandíbula en los Akodontini

Figura 2.3.1.19. Variación de la morfología general del proceso condíleo en Akodontini

Figura 2.3.1.20. Vistas de algunos caracteres dentarios observados en Akodontini: borde cortante de los incisivos superiores y cúspula anterior M1

Figura 2.3.2.1. Árbol de consenso estricto obtenidos a partir del análisis cladístico de caracteres morfológicos de taxones vivientes bajo pesos iguales

Figura 2.3.2.2. Árbol de consenso estricto obtenidos a partir del análisis cladístico de caracteres morfológicos de taxones vivientes y fósiles bajo pesos iguales

Figura 2.3.3.1. Árbol de consenso obtenido a partir del análisis de cinco loci independientes concatenados mediante Inferencia Bayesiana

Figura 2.3.4.1. Árbol de consenso estricto obtenidos a partir del análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares de taxones vivientes

Figura 2.3.5.1. Representatividad de especies parásitas por grupo taxonómico de helmintos.

Figura 2.3.5.2. Representatividad de especies parásitas en cada especie hospedadora de Akodontini, por grupo taxonómico

Figura 2.3.5.3. Número de especies parásitas y hospedadoras para cada familia de helmintos registrada

Figura 2.5.5.4. Taxones parásitos presentes en roedores de la tribu Akodontini sensu lato

Figura 2.3.5.5. Marcadores taxonómicos de la tribu Akodontini sensu lato

Figura 2.3.5.6. Árboles filogenéticos enfrentados de roedores de la tribu Akodontini sensu estricto y especies de *Trichuris*

Figura 2.3.6.1. Reconstrucción del área ancestral para la tribu Akodontini s.l.

Figura 2.3.6.2. Única área de consenso de endemismo detectada para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 2° x 2°

Figura 2.3.6.3. Áreas de consenso de endemismo detectadas para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 3° x 3°

Figura 2.3.6.4. Áreas de consenso de endemismo detectadas para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 4° x 4°

# CAPÍTULO 1

---

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1. ANTECEDENTES

Con aproximadamente 443 especies vivientes (Pardiñas *et al.* 2017a y adiciones posteriores), los roedores de la subfamilia Sigmodontinae constituyen una de las radiaciones más exitosas de los Cricetidae y son un componente fundamental de la fauna de mamíferos neotropicales. Distribuidos predominantemente en América del Sur, destacan por sus historias taxonómica y biogeográfica complejas, habiendo sido objeto de diversos cambios en su contenido a través del tiempo (*e.g.*, Hershkovitz 1962, 1966, Voss 1988, Carleton y Musser 1989, Smith y Patton 1999, Stepan 1995, Weksler *et al.* 2006, D'Elía *et al.* 2007, Salazar-Bravo *et al.* 2013, Pardiñas *et al.* 2015a). De acuerdo con las clasificaciones más recientes, el número de entidades de rango tribal reconocidas en la subfamilia asciende a 12: Abrotrichini, Andinomyini, Akodontini, Euneomyini, Ichthyomyini, Neomicroxini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini y Wiedomyini (Salazar-Bravo *et al.* 2016, Pardiñas *et al.* 2017a, Pardiñas *et al.* 2021). A estas se suman unos pocos géneros de relaciones filogenéticas inciertas (*i.e.*, *Abrawayaomys*, *Chinchillula*, *Delomys*) que, hasta el momento, han resistido su ubicación en alguno de los grupos identificados y que también, desde el punto de vista morfológico, resultan singulares. Se los clasifica como Sigmodontinae *incertae sedis* y podrían constituir, cada uno, nuevas tribus (Pardiñas *et al.* 2021). Cabe acotar, además, que algunos géneros actualmente incluidos en tribus exhiben características que sugieren la necesidad de generar nuevos taxones supragenéricos (*e.g.*, *Rhagomys*, *Scolomys*; Pardiñas *et al.* en revisión).

De estos agrupamientos tribales, Akodontini es el segundo más diverso, con 16 géneros y ~87 especies (D'Elía y Pardiñas 2015, Pardiñas *et al.* 2017a) que se distribuyen en buena parte de América del Sur, aunque con escasa representación en Amazonía y virtual ausencia en gran parte del territorio chileno y altas latitudes del continente (de hecho, el registro más austral corresponde a una especie de *Akodon* y se encuentra hacia los 48° S; Pardiñas 2009).

Las primeras referencias explícitas acerca del reconocimiento de un “grupo akodontino”, debido a la similitud morfológica entre el género *Akodon* y otros taxones

del mismo rango (*e.g.*, *Abrothrix*, *Deltamys*, *Hypsimys*, *Thalpomys*, *Thaptomys*), fueron efectuadas por Thomas (1916, 1918) y retomadas por Tate (1932). Catálogos y revisiones posteriores (*e.g.*, Gyldenstolpe 1932, Ellerman 1941, Cabrera 1961), coincidieron mayormente con lo propuesto por Thomas (1916), variando en algunos casos el rango asignado a ciertos géneros (*e.g.*, Osgood 1925 con *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* o Ellerman 1941, con *Microxus* y *Zygodontomys*), así como la inclusión (*e.g.*, *Podoxymys*; Anthony 1929) o exclusión (*e.g.*, géneros que conforman Abrotrichini; D'Elía *et al.* 2007) de algunos taxones. Por largo tiempo, el nombre Akodontini fue atribuido a Vorontsov (1959: 136) quien listó algunos taxones como representantes de esta tribu (véase Reig 1972, 1980, 1987, Patton *et al.* 2015). Cazzaniga *et al.* (2019) evaluaron referencias previas y autorías dentro de Sigmodontinae, destacando la prioridad de los nombres tribales propuestos por Cockerell y Printz (en Cockerell *et al.* 1914: 359) por sobre algunas de las menciones de Vorontsov (1959). De esta forma, la autoría de la tribu Akodontini corresponde a Cockerell y Printz.

La historia taxonómica y nomenclatorial de los akodontinos no ha estado exenta de controversias y cambios sustanciales, quizás las más profundas verificadas en la subfamilia. En su concepto contemporáneo la tribu comprende 16 géneros con representantes vivientes: *Akodon*, *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Castoria*, *Deltamys*, *Gyldenstolpia*, *Juscelinomys*, *Kunsia*, *Lenoxus*, *Necromys*, *Oxymycterus*, *Podoxymys*, *Scapteromys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* (Apéndice 1). Algunos de estos integraron previamente una agrupación informal denominada “oxymycteri group” (Hooper y Musser 1964a, Hershkovitz 1966, Hinojosa *et al.* 1987), formalizada luego como Oxymycterini (Massoia 1981). Una situación similar aconteció con el “scapteromyine group” (*sensu* Hershkovitz 1966), reconocido como tribu Scapteromyini (Massoia 1980a, Massoia 1980b, Reig 1980, Pardiñas 1996).

Las investigaciones morfológicas y cariotípicas de Reig (1972, 1978, 1980, 1984, 1987) fueron pioneras y pilares en la definición moderna de la tribu Akodontini (véase también Hinojosa *et al.* 1987, Spotorno 1986, Patton *et al.* 1989, Barrantes *et al.* 1993), promoviendo la comprensión de su historia evolutiva con énfasis en el registro fósil. El advenimiento de los datos moleculares y, con esto, la generación de filogenias con mayor cobertura taxonómica y representación geográfica, permitieron discutir parte de las relaciones establecidas desde la morfología tradicional, resultando en ajustes en el contenido de la tribu. El mayor de dichos cambios implicó la segregación del denominado “componente andino” de los akodontinos (Reig 1986), hoy día la tribu

Abrotrichini (Smith y Patton, 1991, 1993, 1999; D'Elía *et al.* 2007). El vínculo entre ambos grupos era tal que incluso el género *Abrothrix* era considerado subgénero de *Akodon* (*e.g.*, Ellerman 1941, Cabrera 1961, Reig 1987).

El estudio de secuencias nucleotídicas de ADN no solo permitió separar los abrotriquinos de los akodontinos, sino también proponer que Oxymycterini (*e.g.*, Hershkovitz 1966, Barrantes *et al.* 1993, D'Elía 2003) y Scapteromyini (Massoia 1980a, Massoia 1980b, Pardiñas 1996, D'Elía 2003, D'Elía *et al.* 2005, Pardiñas *et al.* 2009a) se relacionaban estrechamente con Akodontini (un postulado que, cabe aclarar, había sido anticipado desde la morfología por Hershkovitz 1966), por lo que fueron subsumidas en dicha tribu (Smith y Patton 1999). En la actualidad, ambas tribus se tratan como sinónimos junior de Akodontini (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, D'Elía y Pardiñas (2015), aunque esta posición ha sido discutida (Pardiñas *et al.* 2020). Gran parte de estos estudios y algunos posteriores (*e.g.*, Alvarado-Serrano y D'Elía 2013, Marques-Quintela *et al.* 2014, 2017, Leite *et al.* 2015, Jayat *et al.* 2016, Jiménez y Pacheco 2016, Pardiñas *et al.* 2016, Abreu-Junior *et al.* 2021), avanzaron en la comprensión de Akodontini destacando que incluía y podría seguir incluyendo diversidad espuria (*e.g.*, *Neomicroxus*, erradicado de la tribu por Alvarado-Serrano y D'Elía 2013 y ubicado en su propia tribu por Pardiñas *et al.* 2021).

A pesar de lo valioso de estos avances, una evaluación morfológica del grupo en su concepción actual e, incluso, de forma integral, continúa siendo un desafío pendiente. El mismo es abordado en esta tesis.

## **1.2. REGISTRO FÓSIL**

El registro fósil vinculado a la tribu Akodontini ha sido, esencialmente, estudiado por Reig (1972, 1978, 1987, 1994) y subsidiariamente, por otros autores (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2002, Pardiñas *et al.* 2010, Ortiz *et al.* 2012, Teta *et al.* 2014, Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019) e incluye especies extintas y vivientes. Las primeras corresponden a formas restringidas al lapso Plio-Pleistoceno de Argentina (Reig 1972, 1987, 1994, Pardiñas 2013, Teta *et al.* 2014), mientras que los representantes vivientes provienen de formaciones del Pleistoceno Superior-Holoceno de Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador y Uruguay (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2002, Ortiz *et al.* 2000, Ortiz y Pardiñas 2001, Ortiz *et al.* 2012, Hadler *et al.* 2016, Neves *et al.* 2017, Pires *et al.* 2018, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020). Entre las extintas destacan aquellas del género *Dankomys*

(*D. simpsoni* y *D. vorohuensis*) del Plioceno del sudeste de la provincia de Buenos Aires (Reig 1978, Pardiñas *et al.* 2002) y *Necromys bonapartei* (Reig 1978), uno de los cricétidos más antiguos, restringido al Plioceno Inferior del clásico yacimiento de Farola de Monte Hermoso (Reig 1978, Pardiñas y Tonni 1998, Pardiñas *et al.* 2002). La asignación tribal de estos taxones ha sido recientemente cuestionada. Atendiendo a diferencias morfológicas, Barbière *et al.* (2016) expusieron la dificultad de considerar congénéricas a *D. simpsoni* Reig, 1978 y *D. vorohuensis* Reig, 1994 y reubicaron este último en *Chukimys*, un Reithrodontini extinto. Por su parte, Barbière (2019) excluyó a *D. simpsoni* de la tribu Akodontini y propuso su tratamiento como Phyllotini mientras que *N. bonapartei* fue considerado representante de un nuevo género de ubicación tribal incierta. Ambos resultados, de singular importancia para comprender la diversificación temprana de los sigmodontinos, permanecen inéditos.

*Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (A.) magnus* son especies descritas por Reig (1972, 1978) para el Plioceno del sudeste de la Provincia de Buenos Aires. Dadas las similitudes morfológicas referidas por el mismo autor (Reig 1972, 1978, 1987) entre estas especies y aquellas del género *Abrothrix*, ambas pasaron a ser consideradas parte del registro fósil de la tribu Abrotrichini (D'Elía *et al.* 2007). Pardiñas (1995), Teta (2013) y Teta *et al.* (2014) revisaron el material fósil disponible para estas formas descartando su inclusión en dicha tribu. Muchos de los rasgos exhibidos por *A. kermacki* y *A. magnus* son frecuentes en Akodontini (véase Pardiñas 1995, Teta *et al.* 2014). Recientemente, Barbière *et al.* (2021) detallaron que el nivel de convergencia dentaria entre ambas tribus obliga a un análisis topológico para desentrañar potenciales relaciones. Hasta el presente no se han publicado estudios detallados sobre *A. kermacki* y *A. magnus*.

Sobre la base de un fragmento anterior del cráneo, Reig (1972, 1994) describió *Scapteromys hershkovitzi* para el Plioceno medio de la provincia de Buenos Aires. Este autor adicionó en el hipodigma los restos de un individuo juvenil que Pardiñas (2013) refirió a *A. magnus*. Se han planteado dudas acerca de la ubicación genérica de *S. hershkovitzi*; de acuerdo con Pardiñas *et al.* (2009a) se trata de un nuevo género cuya morfología lo asocia a *Gyldenstolpia* y *Kunsia*.

El registro paleontológico de Akodontini incluye también especies extintas del género *Akodon*, provenientes del Pleistoceno Inferior y Medio del sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Reig 1978). Se trata de *Akodon johannis* y *A. lorenzini*, cuya evaluación es un tema pendiente desde su descripción. Ambas formas podrían



corresponder a los registros más antiguos para la tribu (situación dependiente del restudio de *A. kermacki* y *A. magnus*). También de suma importancia, ambas podrían estar representando los registros más antiguos (o no) para *Akodon*, un género por demás emblemático para la tribu.

Con respecto al registro fósil de neoespecies de akodontinos, las referencias son abundantes para el lapso Plioceno Superior-Holoceno Medio de Argentina y otras partes de América del Sur (e.g., Pardiñas *et al.* 2002, Ortiz *et al.* 2000, Ortiz y Pardiñas 2001, Ortiz *et al.* 2012, Hadler *et al.* 2016, Neves *et al.* 2017, Pires *et al.* 2018, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020). Mucho de este registro proviene del clásico yacimiento de Lagõa Santa (Minas Gerais, Brasil), cuyos depósitos contienen evidencias para numerosas formas, incluyendo *Akodon*, *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, etc. (e.g., Winge 1887, Voss y Myers 1991, Pardiñas y Teta 2013). De los géneros actualmente considerados parte de Akodontini, solo carecen de información paleontológica *Lenoxus* y *Podoxymys*, situación quizás relacionada con los ambientes donde viven estos roedores, poco favorables tanto para la fosilización como para la prospección.

### **1.3. RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR: MARCADORES TAXONÓMICOS**

El parasitismo es una de las asociaciones simbióticas más exitosa en la naturaleza. Involucra una interacción estrecha y permanente entre dos organismos (parásito y hospedador) cuyas historias de vida se encuentran sincronizadas (Graczyk y Fried 2001).

La presencia de una especie parásita en un hospedador puede ser explicada a través de filtros de encuentro y compatibilidad (Combes 2001). Así, el rango de especies hospedadoras para una especie parásita está determinado por una combinación de factores que afectan la probabilidad de encuentro (ocupar o no las mismas áreas u ocuparlas en diferentes momentos del día o estaciones del año), para finalmente establecerse en un hospedador superando sus barreras defensivas (Combes 2001, Bush *et al.* 2001). En este marco, la transmisión parasitaria es posible cuando las estrategias de comportamiento del hospedador no evitan el ingreso del huevo o de las larvas infectivas (Morand *et al.* 2006a). Por otra parte, una vez superados los filtros mencionados, la posibilidad de que un parásito colonice nuevas especies hospedadoras depende de su grado de especialización (Krasnov *et al.* 2006). De esta forma, es

frecuente encontrar similitudes en cuanto a la composición de especies parásitas presentes en especies hospedadoras emparentadas, debido a que estas presentan características fisiológicas, inmunológicas, ecológicas, comportamentales y de distribución similares (Wisnivesky 2003, Krasnov *et al.* 2006).

Pueden reconocerse como parásitos especialistas a aquellos que restringen su distribución a un único taxón hospedador o a un grupo de taxones hospedadores filogenéticamente relacionados; contra esto, los generalistas son los que se desarrollan en diferentes taxones hospedadores sin vínculo filogenético cercano (Esch y Fernández 1993, Krasnov *et al.* 2006, 2010). Esto puede ser cuantificado mediante el uso de diferentes índices de especificidad hospedatoria, algunos de los cuales consideran la taxonomía de los hospedadores (*e.g.*, Poulin y Mouillot 2003, 2005). Sin embargo, mediante una exploración general sobre el rango de hospedadores de cada taxón parásito, se puede sugerir su habilidad de dispersión y transmisión, la cual se asocia con características ecológicas actuales y evolutivas históricas de la relación parásito-hospedador (Brooks y McLennan 1993).

Por otro lado, cuando la distribución de los parásitos no puede ser mayormente explicada por la taxonomía de sus hospedadores, puede considerarse la hipótesis de especificidad ecológica (Klompen *et al.* 1995, 1996). La adaptación de un parásito puede darse a un ambiente en particular, independientemente de la distribución de sus hospedadores, en especial en los casos de parásitos que presenten alguna de las etapas de su ciclo de vida en relación con el medio o la distribución ambiental/geográfica de hospedadores intermediarios (Klompen *et al.* 1996). En este marco, se interpreta que la especificidad hospedatoria es un indicativo de patrones actuales de asociación parásito-hospedador, que puede reflejar la historia macroevolutiva de sus componentes (*e.g.*, Brooks y McLennan 1993, Page 2003). De acuerdo con esto, aunque no es condición, se espera que los casos de alta especificidad hospedatoria, reflejen relaciones de codivergencia parásito-hospedador y, por ende, niveles de congruencia entre sus filogenias (Guy *et al.* 2019, Engelstadter y Fortuna 2019). Esto, además de permitir documentar la historia de dichas asociaciones, favorece la identificación de taxones parásitos como potenciales marcadores específicos (*i.e.*, marcadores taxonómicos) de sus hospedadores.

De acuerdo con Mitter y Brooks (1983), Brooks y Mitte (1984), Brooks y McLennan (1993) y Page (2003) desde una perspectiva evolutiva, la presencia de un parásito en un hospedador puede ser el resultado de i) una asociación por descendencia

en la cual las especies han heredado la asociación desde sus ancestros y también pueden estar relacionada con la historia del área, o bien, ii) ser el resultado de una colonización desde otros hospedadores y áreas. En este contexto, pueden considerarse algunas propuestas de procesos del sistema parásito-hospedador como coespeciación, cambio de hospedador “host switching”, extinción, “missing the boat” (Apéndice 2), los cuales permiten explicar las posibles historias evolutivas que dieron lugar a la distribución actual de los parásitos entre los linajes de hospedadores (*e.g.*, Page 2003).

En cuanto a la ecología y taxonomía de la parasitofauna de los roedores Sigmodontinae, existen numerosas contribuciones al estudio de los ectoparásitos (*e.g.*, Gettinger *et al.* 2017, Lareschi *et al.* 2019) y endoparásitos (*e.g.*, Navone *et al.* 2009; Robles *et al.* 2016, Pannisse *et al.* 2017, Gómez Muñoz 2017, Cardoso *et al.* 2018, Robles *et al.* 2018, Cardoso *et al.* 2020). En las últimas décadas, si bien se reconoce un avance significativo, principalmente de la nematofauna (*e.g.*, Digiani *et al.* 2003, 2012, 2013, 2014, 2015; Digiani y Durette-Desset 2003a, 2003b, 2003c, 2007; Digiani y Kinsella 2014; Notarnicola 2004, 2005a; Notarnicola y De la Sancha 2015; Notarnicola y Navone 2011; Robles 2008, 2011; Robles *et al.* 2012, 2016, 2018; Panisse y Digiani 2018) y, en menor medida sobre platelmintos (cestodes y digeneos) y acantocéfalos (*e.g.*, Sutton y Lunaschi 1994, Lunaschi y Drago 2007, Maldonado *et al.* 2010, Guerreiro Martins *et al.* 2014, 2019; Falcón-Ordaz *et al.* 2019), son escasos los estudios abordados desde una perspectiva integrativa. En suma, hasta la fecha son muy pocas las hipótesis filogenéticas sobre grupos de helmintos que incluyen a roedores sigmodontinos como hospedadores (*e.g.*, Robles *et al.* 2014, 2018; Panisse 2015; Callejón *et al.* 2016; Guerreiro Martins 2020), limitando las posibilidades de análisis cofilogenéticos.

#### **1.4. BIOGEOGRAFÍA Y TIEMPOS DE DIVERGENCIA**

Durante largo tiempo el escenario biogeográfico propuesto para la tribu Akodontini sugirió que la mayoría de sus integrantes habría tenido un área de diversificación original ubicada en los Andes centrales (*i.e.*, noroeste de Argentina, suroeste de Bolivia y norte de Chile) desde la cual se habrían dispersado hasta ocupar el rango de distribución actual (Reig 1984, 1981, 1986). Dicha hipótesis incluía, además de los akodontinos actuales, un conjunto de géneros de distribución mayoritariamente andina que hoy día se consideran Abrotrichini (D'Elía *et al.* 2007). Bajo esta

concepción de una tribu Akodontini más diversa, con mayor número de especies de distribución predominantemente andina, esta gran área como centro de diversificación se impuso por sobre otras.

Tras la exclusión de los abrotriquinos, nuevas aproximaciones abordaron indirecta y parcialmente la historia biogeográfica de la tribu (*e.g.*, Parada *et al.* 2013, Leite *et al.* 2014, Maestri y Patterson 2016, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018), sugiriendo dos puntos de concentración de diversidad akodontina. El primero de ellos emplazado en las altas elevaciones de los Andes centrales de Argentina, Bolivia y Perú y el segundo ubicado al sureste de América del Sur, específicamente en la región de bosque Atlántico de Brasil. De acuerdo con Schenk y Steppan (2018) la tribu Akodontini habría diversificado inicialmente al este de América del Sur, correspondiendo a las actuales tierras altas y bosque Atlántico, para luego extenderse hasta su rango geográfico actual.

Las aproximaciones mencionadas se basaron exclusivamente en los taxones actuales del grupo, ignorando el registro paleontológico asociado. Considerar el registro fósil en las aproximaciones biogeográficas es fundamental para evaluar el escenario espacio temporal de un grupo, permitiendo hacer conjeturas acerca de los registros extralimitales que sugieren distribuciones pasadas más amplias en ambientes hoy alterados o disminuidos, la conectividad entre áreas, así como la diversidad diferencial de determinados taxones (*e.g.*, *Bibimys* – Pardiñas 1996, Pardiñas *et al.* 2017c; *Kunsia* – Pardiñas *et al.* 2009a, Teta *et al.* 2019). En particular para Akodontini, la correcta asignación de varios restos fósiles previamente incluidos en la tribu ha impuesto un cambio en el escenario biogeográfico que se tenía en mente hasta hace algún tiempo (Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019). Estudios recientes han demostrado que la inclusión de la información fósil en análisis biogeográficos basados en filogenias puede mejorar significativamente la estimación de las áreas ancestrales, tiempo y modo de evolución (*e.g.*, Rutschmann *et al.* 2007, Ware *et al.* 2010, Crisp *et al.* 2011, Lukoschek *et al.* 2012, Meseguer *et al.* 2015). Sin embargo, para incluir el registro fósil es indispensable conocer su posición filogenética, lo que puede ser una limitación importante ya que se debe contar con restos fósiles que provean información morfológica suficiente y filogenéticamente valiosa. En este sentido, los Akodontini constituyen un grupo de gran interés desde que i) las propuestas biogeográficas más conocidas contenían una diversidad diferente a la actual (*e.g.*, Reig 1981, 1986), ii) es el segundo grupo más diverso de la subfamilia con una amplia distribución en América del

Sur, lo que implica la ocupación de una marcada heterogeneidad ambiental (D'Elía y Pardiñas 2015) y iii) el registro fósil asociado se ha visto redefinido en la última década (Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019) y parece involucrar, al menos para algunos taxones, patrones de distribución pasada diferentes a los actuales (*e.g.*, Pardiñas 1996, Pardiñas *et al.* 2017c, Pardiñas *et al.* 2009a).

## 1.5. PROBLEMÁTICA DE ESTUDIO

La comprensión de la sistemática de Akodontini es aún pobre, como refleja parcialmente lo expuesto en las secciones previas. La gran diversidad morfológica que alberga ha sido un desafío a la hora de intentar su revisión sistemática y una diagnosis actualizada. A diferencia de otros grupos supragenéricos (*e.g.*, Oryzomyini, Phyllotini), mucha de la información disponible para los akodontinos se restringe, en forma estricta, a los campos morfológico o molecular por separado. Hasta la fecha, es la única tribu de Sigmodontinae que carece de una revisión morfológica en un contexto filogenético, que contemple ampliamente a sus miembros vivientes y fósiles. Esta carencia adquiere su cabal dimensión si se toma en cuenta que se trata de la segunda tribu más diversa de la subfamilia, después de Oryzomyini (D'Elía y Pardiñas 2015).

La monofilia de Akodontini parece estar bien corroborada, al menos sobre la base de indicadores moleculares (*e.g.*, Parada *et al.* 2013, Salazar-Bravo *et al.* 2013, Leite *et al.* 2014, Salazar-Bravo *et al.* 2016, Steppan y Schenk 2017). Sin embargo, la identificación del grupo hermano no ha sido una tarea sencilla, ni está del todo resuelta, como tampoco lo es para ninguna otra tribu de sigmodontinos (excepto, quizás, aquellos que conforman Sigmodontalia sensu Leite *et al.* 2014). La revisión de algunas formas tradicionalmente aceptadas como akodontinos ha revelado sorpresas, incluyendo su remoción a nivel tribal, tal como fuera el caso de *Neomicroxus latebricola* (Alvarado-Serrano y D'Elía 2013, Pardiñas *et al.* 2021). Pardiñas *et al.* (2009b) han destacado la similitud morfológica entre *Abrawayaomys* y Akodontini, una hipótesis respaldada por evidencia molecular (Ventura *et al.* 2013, Gonçalves *et al.* 2020), aunque no por esto, establecida.

En las últimas tres décadas el contenido de la tribu Akodontini ha variado sustancialmente, persistiendo aún numerosas problemáticas por resolver. Muchos de los cambios previamente señalados, como la remoción de los Abrotrichini, la posible pertenencia de *N. bonapartei* a otro género y tribu y de *A. kermacki* y *A. magnus* a

Akodontini, géneros con diversidad subestimada (e.g., *Blarinomys*, *Necromys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus*) o sobrestimada (e.g., *Brucepattersonius*), entre otros, exponen la necesidad de revisar y reevaluar las hipótesis filogenéticas, así como las relativas al origen y diversificación de los akodontinos.

La falta de una revisión integral y la exploración de nuevos conjuntos de caracteres favorecen plantear un abordaje combinado, que reúna diferentes fuentes de evidencia (e.g., anatomía externa, blanda, osteología, cariotipos, datos moleculares, parásitos, biogeografía) para construir una hipótesis filogenética actualizada y una clasificación consecuente con la misma.

## 1.6. HIPÓTESIS

Sobre la base de la información disponible para la tribu Akodontini, se proponen las siguientes hipótesis de trabajo:

**H1:** El esquema clasificatorio vigente para la tribu Akodontini no refleja adecuadamente las relaciones filogenéticas al no incluir géneros carentes de datos genéticos (i.e., *Gyldenstolpia*) u otros taxones cuyo conocimiento está restringido exclusivamente al campo morfológico (e.g., *S. hershkovitzi*).

**H2:** La gran diversidad morfológica de la tribu en su concepto actual, que sobrepasa aquella verificada en otras tribus de similar riqueza, señala la conformación de un posible complejo de tribus o subtribus.

**H3:** Algunos de los fósiles extintos vinculados a Akodontini no forman parte de esta agrupación tribal, por lo que la diversidad del registro fósil Plio-Pleistocénico es menor a la actualmente considerada.

**H4:** Algunos grupos de helmintos son marcadores taxonómicos de grupos genéricos de Akodontini y apoyan las propuestas clasificatorias alcanzadas desde evidencia morfológica y molecular.

**H5:** El área de diferenciación original de la tribu se ubica en el sector de tierras bajas oriental, que corresponde actualmente a los biomas de Cerrado y Bosque Atlántico Interior, donde se registra una elevada cantidad de géneros endémicos.

## 1.7. OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de la presente investigación es proveer una nueva hipótesis filogenética para los roedores de la tribu Akodontini basada en la combinación de conjuntos enriquecidos de caracteres morfológicos y moleculares, contemplando la información del registro fósil y los datos parasitológicos. Sobre esta propuesta se pretende ajustar el esquema clasificatorio en concordancia con los resultados y emplearla para explorar, en forma preliminar, la biogeografía histórica del grupo y sus procesos de diversificación.

## 1.8. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Explorar la variación morfológica de los akodontinos, concentrando la atención en nuevos conjuntos de caracteres de la morfología externa, el sistema digestivo y el postcráneo (en particular del esqueleto axial).

- Completar la amplificación de la primera porción del gen mitocondrial citocromo b (c1tb) y los genes nucleares del exón 6 del gen codificante para la matriz de la dentina (DMP1), del exón 10 del receptor de la hormona del crecimiento (GHR), del primer exón de la proteína ligada al interfotoreceptor de retinoide (IRBP) y del exón único del gen activador de la recombinación (RAG1) para la mayor cantidad de akodontinos posibles y, de esta forma, ampliar el conjunto de datos moleculares disponibles para la tribu.

- Revisar, en función de los resultados obtenidos, la clasificación actual de los akodontinos a nivel de género, en particular la plausible validez de algunas formas consideradas actualmente como sinónimos (*e.g.*, *Chalcomys*, *Hypsimys*, *Microxus*).

- Reevaluar el estatus taxonómico de las formas fósiles extintas asociadas a la tribu Akodontini en un contexto filogenético.

- Reconocer y ampliar el registro de helmintos como posibles marcadores taxonómicos de los principales grupos genéricos de Akodontini obtenidos en la(s) filogenia(s), y explorar posibles procesos de codivergencia.

- Establecer, sobre la base de la nueva hipótesis filogenética obtenida, los tiempos de divergencia de los principales clados de Akodontini, calibrando con fósiles cuyo estatus taxonómico esté revisado.

- Establecer los principales eventos de diversificación de la tribu y su potencial correspondencia con eventos geobióticos, en particular con las fases diastróficas andinas, la formación de la Diagonal Árida (Monte, Chaco, Cerrado, Caatinga) y la emergencia de áreas forestadas en la porción oriental del subcontinente.

## **1.9. ORGANIZACIÓN DE LA TESIS**

Este trabajo de tesis ha sido organizado en tres capítulos que abordan el estudio de la sistemática de los roedores de la tribu Akodontini y diversos aspectos estrechamente relacionados (*e.g.*, registro fósil, parásitos, biogeografía). El capítulo 1 es introductorio al conocimiento de la tribu, su contenido actual y la problemática de estudio, las hipótesis de trabajo y los objetivos. El capítulo 2 revisa la sistemática del grupo mediante el desarrollo de hipótesis filogenéticas alcanzadas desde diferentes conjuntos de caracteres (*i.e.*, caracteres morfológicos y moleculares), al mismo tiempo que evalúa el registro paleontológico asociado a Akodontini en un contexto filogenético que incluye taxones vivientes y extintos. En este capítulo también se repasa el estado actual del conocimiento parasitológico en la tribu, se considera la utilidad de algunos grupos de helmintos como marcadores taxonómicos de sus hospedadores akodontinos y se evalúa su posible codivergencia. Adicionalmente, se exploran y datan los principales eventos de divergencia de la tribu, las áreas de origen y las zonas de congruencia geográfica permitiendo establecer el escenario biogeográfico histórico en el cual los akodontinos han diversificado. Finalmente, el capítulo 3 condensa los principales resultados obtenidos y brinda las consideraciones finales y conclusiones de toda la evidencia analizada, se discute la congruencia entre los diferentes conjuntos de datos con énfasis en la evidencia morfológica, mayoritariamente ausente en las hipótesis filogenéticas previas a esta tesis.



## CAPÍTULO 2

---

### SISTEMÁTICA DE LOS ROEDORES DE LA TRIBU AKODONTINI

#### 2.1. INTRODUCCIÓN

##### 2.1.1 ANTECEDENTES TAXONÓMICOS

En repetidas oportunidades se ha señalado a la obra de Thomas (1916), como el primer intento en reconocer, sobre la base de similitudes morfológicas, un agrupamiento de roedores con rasgos comunes, denominado “akodont group”. En este, se consideró como miembros a los géneros *Akodon* (con *Chalcomys* como subgénero), *Abrothrix*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Thalpomys*, *Thaptomys* y *Zygodontomys*. Consecutivamente, adicionó *Deltamys*, con *D. kempi* (Thomas, 1917) e *Hypsimys*, con *H. budini* (Thomas 1918), como especies tipo, respectivamente. También reconoció la relación del grupo con otros géneros como *Blarinomys*, *Chelemys*, *Geoxus*, *Microxus*, *Lenoxus*, *Notiomys* y *Oxymycterus* (Thomas 1918, Osgood 1925).

En 1925, Osgood estableció que *Chelemys*, *Geoxus* y *Notiomys*, citados por Thomas (1918), formaban un grupo natural para el cual era necesario un único nombre genérico, correspondiendo por prioridad, *Notiomys*. Esta decisión fue criticada por Thomas (1927), quizás el único que a la fecha había trabajado en forma directa con material de *Notiomys edwardsii*. *Podoxymys* Anthony, 1929 fue adicionado al conjunto de géneros “akodontinos” delineado por Thomas. En su detallada revisión bibliográfica, Tate (1932) reconoció el rango genérico de la mayoría de los taxones señalados por Thomas (1916, 1918), incluyendo también a *Scotinomys*<sup>1</sup>. Sin embargo, mantuvo la decisión de Osgood (1925) con respecto a *Notiomys* y excluyó a *Zygodontomys* del grupo, lo cual fue secundado -muy posteriormente- por datos cariotípicos. De forma similar, Gyldenstolpe (1932) apoyó el estatus genérico de cada uno de los miembros del

---

<sup>1</sup>Aspecto que no deja de ser notable y sería luego reiterado por Vorontsov (1959). Vale la pena recordar, en este contexto, que este género de neotominos muestra una dentición similar -al menos en líneas generales- a la de los clásicos akodontinos, un rasgo parcialmente amplificado por su hipsodoncia moderada (“mesodoncia”).

“akodont group”, pero discriminó a *Chelemys*, *Geoxus* y *Notiomys* (es decir, conservando el criterio de Thomas 1927).

Ellerman (1941), por el contrario, consideró que el mejor arreglo taxonómico para la mayoría de los géneros propuestos por Thomas era ser tratados como subgéneros de *Akodon*. Siguió a Tate (1932) en relación a la exclusión de *Zygodontomys*, pero conservó a *Lenoxus*, *Microxus*, *Notiomys* y *Oxymycterus* como géneros, apoyando la propuesta de Osgood (1925). Cabrera (1961), en su monumental catálogo, siguió en gran parte el tratamiento otorgado por Ellerman (1941) respecto de los géneros del “grupo akodontino”, solo apartándose en el estatus de *Microxus*, que fue tratado como subgénero de *Akodon*. Sintéticamente, Cabrera (1961) trató a *Akodon* como un taxón conformado por nueve subgéneros, siendo el nominotípico el más diverso.

En síntesis, durante la primera mitad del siglo XX se observan diferentes posiciones en torno al rango otorgado, sea genérico o subgenérico, para varias entidades consideradas por Thomas (1916) como parte del “akodont group”. Entre los taxones discutidos estaban *Abrothrix*, *Akodon*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Deltamys*, *Hypsimys*, *Microxus*, *Thalpomys* y *Thaptomys*. Las diferentes posturas reflejan, casi huelga comentar, el cambio de paradigma sistemático entre la escuela tipológica y la evolucionista (Mayr y Ashlock 1991).

Por largo tiempo se señaló a Vorontsov (1959) como el primero en acuñar el nombre Akodontini. Este autor mencionó a *Akodon*, *Blarinomys*, *Lenoxus*, *Microxus*, *Notiomys*, *Oxymycterus*, *Podoxymys* y *Zygodontomys* como integrantes de la tribu, más un Akodontini *incertae sedis*, compuesto por *Scapteromys* y *Scotinomys*. Reig (*e.g.*, 1972, 1980) fue el primero en otorgarle el crédito a Vorontsov como autor de la tribu, tratamiento seguido en todos los trabajos posteriores (*e.g.*, Musser y Carleton 2005, Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2017a). Resulta notable que ninguno de los autores que aluden a un “grupo akodontino” o tribu Akodontini *stricto sensu* (Thomas 1916, 1989, Tate 1932, Vorontsov 1959, Reig 1972, 1980, 1987), advirtiesen la existencia del trabajo de Cockerell y Printz (en Cockerell *et al.* 1914) en el cual se acuñó el nombre de la tribu. Estos autores publicaron una clave donde establecieron un ordenamiento tribal y definieron los grupos Akodontini, Ichthyomyini y Peromyscini. La revisión exhaustiva de la literatura en torno a la descripción de Akodontini puso en evidencia que el crédito de la autoría debía ser otorgada a Cockerell y Printz (véase Cazzaniga *et al.* 2019).

Akodontini, de acuerdo a las clasificaciones más recientes (Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2017a), incluye 16 géneros vivientes, algunos de los cuales formaron parte, en ciertos momentos de la historia, de otros arreglos o grupos genéricos (ya fueren estos reconocidos o no en la actualidad). La descripción y formación de todos estos grupos estuvo basada en caracteres morfológicos. Información detallada acerca de la historia taxonómica de cada uno de los géneros que componen actualmente Akodontini puede ser revisada en Patton *et al.* (2015).

Uno de los arreglos propuestos incluyó a los géneros *Oxymycterus*, *Podoxymys*, *Lenoxus*, *Microxus* (actualmente considerado un sinónimo junior de *Akodon*) y *Abrothrix*, en el denominado “oxymycterine group” (Hooper y Musser 1964a, Hershkovitz 1966), más tarde tribu Oxymycterini (Massoia 1981). *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Geoxus*, por sus similitudes con *Oxymycterus*, también fueron tentativamente adscritos a este grupo (Hershkovitz 1966, Hinojosa *et al.* 1987, Pérez-Zapata *et al.* 1992). El advenimiento de datos moleculares derribó este agrupamiento, al menos en su concepto tradicional, demostrando su polifilia. Si bien la primera crítica fue basada en morfología (Hinojosa *et al.* 1987, Barrantes *et al.* 1993), se consolidó en base a los datos moleculares (Smith y Patton 1999, D’Elía, 2003). Mientras que *Microxus* (representado exclusivamente por *M. mimus*, véase Patton *et al.* 1989) quedó incluido en *Akodon*, *Abrothrix* y *Geoxus* se recuperaron por fuera de Akodontini (Smith y Patton 1993, 1999), siendo el “núcleo” de la actual tribu Abrotrichini (D’Elía *et al.* 2007). *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus* fueron recuperados como el grupo hermano de la división *Scapteromys* (*sensu* D’Elía 2003). La incertidumbre en cuanto a *Podoxymys* fue un enigma persistente, debido a la falta de marcadores moleculares. Con las primeras secuencias disponibles, *Podoxymys* fue recuperado en un clado fuertemente sustentado, junto a *Bibimys*, *Kunsia* y *Scapteromys* (Alarcón 2010). Sin embargo, muestreos de mayor cobertura taxonómica lo resolvieron como hermano de *Thalpomys* (Leite *et al.* 2015).

Otro de los arreglos taxonómicos involucró al denominado “scapteromyine group” (Hershkovitz 1966), luego tribu Scapteromyini (Massoia 1980a, 1980b, Pardiñas 1996, Pardiñas *et al.* 2009a). Peters (1861) fue el primero en reconocer similitudes en relación con los géneros implicados, al reunir a *Mus tomentosus* Lichtenstein, 1830 (hoy *Kunsia tomentosus*) y *Hesperomys tumidus* Waterhouse, 1839 (hoy *Scapteromys tumidus*) bajo *Scapteromys*, hasta entonces considerado subgénero de *Hesperomys*, luego posicionado como género pleno (Fitzinger 1867). El contenido de *Scapteromys* se

incrementó gracias a los sucesivos aportes de Winge (1887), Gyldenstolpe (1932) y Miranda-Ribeiro (1914). Hershkovitz (1966), además de describir *Kunsia* sobre la base de *M. tomentosus*, propuso la inclusión de ambos en un “scapteromyine group”, remarcando su similitud con los akodontinos. Ávila-Pires (1972) expandió el contenido del grupo adicionando una nueva subespecie de *Kunsia fronto* (= *Gyldenstolpia fronto*). Reig (1972) diagnosticó la tribu Scapteromyini; sin embargo, fue Massoia (1980b), el primero en darle disponibilidad al nombre al publicarlo. Este mismo autor expandió la tribu sumando el género *Bibimys*, con *B. torresi* como especie tipo, al que luego adicionaría las formas nominales *Akodon chacoensis* Shamel, 1931 y *Scapteromys labiosus* Winge, 1887 (véase Massoia 1980a, 1980b). Similar al caso de los “oxymycterinos”, los datos moleculares cambiarían este panorama. Smith y Patton (1999), con las primeras secuencias genéticas para *Scapteromys* y *Kunsia*, optaron por incluir a ambos como parte de la tribu Akodontini. Esta hipótesis fue luego expandida también para *Bibimys* (D’Elía 2003, D’Elía *et al.* 2005) y se mantiene hasta la actualidad, aunque no exenta de críticas (Pardiñas *et al.* 2020).

El contenido de la tribu Akodontini se mantuvo relativamente estable hasta la década de los 90. Posteriormente, las hipótesis filogenéticas moleculares, cada vez más frecuentes, expusieron relaciones genéricas y específicas que no habían sido visualizadas desde la morfología tradicional. Cambios profundos, como la remoción de los abrotriquinos (Smith y Patton 1999, D’Elía *et al.* 2007), considerado el “componente andino” de los akodontinos (Reig 1986), la ubicación de Oxymycterini y Scapteromyini como sinónimos junior de Akodontini y la exclusión de *Akodon latebricola* y *A. bogotensis* para integrar el nuevo género *Neomicroxus* (Alvarado-Serrano y D’Elía 2013, Cañón *et al.* 2020, Pardiñas *et al.* 2021), reflejan la necesidad de una evaluación integral de la tribu. De forma similar, cambios menores en la diversidad de algunos géneros (*e.g.*, *Brucepattersonius*, *Necromys*, *Oxymycterus*) destacan la importancia de revisiones de la taxonomía alfa de cada uno de ellos.

### **2.1.2. COMPOSICIÓN DE LA TRIBU AKODONTINI**

Bajo el esquema clasificatorio actual, con 16 géneros y casi 88 especies vivientes, Akodontini constituye el segundo grupo más diverso de la subfamilia Sigmodontinae (Pardiñas *et al.* 2017a, Abreu-Junior *et al.* 2019, Peçanha *et al.* 2019). La diversidad específica reconocida en la tribu se distribuye de la siguiente forma:

*Akodon* (~39 spp.), *Bibimys* (3 spp.), *Blarinomys* (1 sp.), *Brucepattersonius* (4 spp.), *Castoria* (1 sp.), *Deltamys* (2 spp.), *Gyldenstolpia* (2 spp.), *Juscelinomys* (2 spp.), *Kunsia* (1 sp.), *Lenoxus* (1 sp.), *Necromys* (8 spp.), *Oxymycterus* (17 spp.), *Podoxymys* (1 sp.), *Scapteromys* (3 spp.), *Thalpomys* (2 spp.) y *Thaptomys* (1 sp.).

Akodontini no sólo se distingue por su diversidad, sino también por su singularidad (aunque no necesariamente exclusividad) en varios aspectos. Es un grupo caracterizado por i) poseer una amplia distribución geográfica en América del Sur, con escasa presencia en Amazonía y virtualmente ausentes en Chile y en las altas latitudes de Argentina; ii) presentar un amplio rango de tamaños corporales que van desde ~91 mm de longitud promedio cabeza-cuerpo en *Thaptomys nigrita* hasta ~236 mm en *Kunsia tomentosus* (Pardiñas *et al.* 2017a), este último considerado el sigmodontino viviente de mayor tamaño (Pardiñas *et al.* 2017b); iii) incluir representantes con modos de vida contrastantes, desde formas cursoriales, semi-fosoriales, fosoriales, escansoriales y, quizá, semi-acuáticas (Carrizo *et al.* 2014, Coutinho y Oliveira 2017, Missagia *et al.* 2021); iv) presentar una importante variación en la morfología gruesa del estómago, con al menos tres tipos básicos principales (Carleton 1973, Pardiñas *et al.* 2020); v) presentar importante variación en la presencia de vesícula biliar (Voss 1991, Pardiñas *et al.* 2020) y vi) presentar una importante variación en la morfología de algunos rasgos craneanos clave, como es aquella de la placa cigomática o la región interorbitaria (Missagia *et al.* 2018, Pardiñas *et al.* 2021).

Las hipótesis filogenéticas actualmente vigentes para la tribu Akodontini (*e.g.*, D'Elía 2003, Leite *et al.* 2015, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018, Gonçalves *et al.* 2020, Pardiñas *et al.* 2020), están basadas exclusivamente en marcadores moleculares y, por lo general, recuperan cinco clados principales conformados de la siguiente forma: i) *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*, ii) *Juscelinomys* y *Oxymycterus*, iii) *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*, iv) *Kunsia* y *Scapteromys* y v) *Bibimys*. De estos, *Bibimys* es el único cuya posición filogenética ha resultado variable (*e.g.*, D'Elía 2003, Ventura *et al.* 2013, Leite *et al.* 2014, Steppan y Schenk 2017, Pardiñas *et al.* 2020).

La mayor parte de las aproximaciones morfológicas realizadas en akodontinos (vivientes) se enfocan en grupos supragenéricos (*e.g.*, Scapteromyini - Massoia 1980b; Oxymycterini - Hinojosa *et al.* 1987), géneros (*e.g.*, grupo *boliviensis* Myers *et al.* 1990, Jayat *et al.* 2010; *Brucepattersonius*, Hershkovitz 1998, Abreu-Junior *et al.* 2021; *Oxymycterus* Hershkovitz 1994, Oliveira 1998, Oliveira y Gonçalves 2015) o especies

(e.g., *Juscelinomys huanchacae* Emmons y Patton 2012, *Akodon kotosh* Jiménez *et al.* 2016). Hasta ahora, ningún estudio ha evaluado la sistemática del grupo desde la morfología, excepto los esfuerzos pioneros de Reig (1972, 1980, 1987), pero en un contexto y contenido claramente diferente al actual. Por el contrario, se han favorecido las filogenias basadas en marcadores moleculares, que a la fecha han brindado las únicas hipótesis genealógicas de mediana a gran cobertura (e.g., Smith y Patton 1993, 1999, D'Elia 2003, Barros *et al.* 2009, Leite *et al.* 2015, Stepan y Schenk 2017, Gonçalves *et al.* 2020, Pardiñas *et al.* 2020).

El escenario no es muy diferente cuando se piensa en el registro paleontológico vinculado a Akodontini. Los mayores aportes, efectuados fundamentalmente por Reig (1972, 1978, 1980, 1987, 1994; véase además Pardiñas *et al.* 2002, Pardiñas *et al.* 2010, Ortiz *et al.* 2012, Teta *et al.* 2014, Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019), han contribuido al conocimiento del grupo desde una perspectiva paleontológica, esclarecer ciertas asociaciones, así como documentar la presencia de restos fósiles de taxones vivientes en nuevas localidades (e.g., Ortiz *et al.* 2012, Hadler *et al.* 2016, Neves *et al.* 2017, Pires *et al.* 2018, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020). Sin embargo, no ha habido avance en torno al análisis conjunto de taxones actuales y fósiles en un contexto filogenético del grupo o la subfamilia.

### **2.1.3. PARÁSITOS COMO MARCADORES DE SUS HOSPEDADORES**

Los helmintos, especialmente los nematodos, han sido explorados desde diferentes perspectivas con el fin de detectar posibles marcadores taxonómicos de sus hospedadores. Estudios ecológicos, taxonómicos y de codivergencia coinciden en establecer que los mejores candidatos (como marcadores taxonómicos) presentan ciertas características que se asocian con un comportamiento especialista, parasitando un único grupo hospedador acotado a un determinado nivel jerárquico dentro de su sistemática (e.g., Krasnov *et al.* 2004, Krasnov *et al.* 2010, Poulin y Mouillot 2003, Poulin *et al.* 2006, Robles 2010, Catalano *et al.* 2014).

El uso de los parásitos como marcadores ha sido mencionado en la literatura para algunos grupos de vertebrados. La mayoría de estos estudios hace alusión a marcadores biológicos “biological tags” provenientes fundamentalmente de hospedadores de importancia económica (e.g., peces – Poulin 1992, Lambert 1995, MacKenzie *et al.* 2008). Desde esta perspectiva, los diferentes grupos de helmintos (con

determinados requisitos y características) pueden emplearse para comprender la biología de sus hospedadores o como complemento de otros métodos, y así aportar al conocimiento de estructuras poblacionales, dieta, comportamiento, rangos de distribución geográfica, contacto entre poblaciones, patrones filogenéticos, contaminación, entre otros (*e.g.*, Pascual y Hochberg 1996, Mackenzie 2002, Criscione *et al.* 2006, Nieberding y Olivieri 2007, Nieberding *et al.* 2010, Froeschke y von der Heyden 2014). En este sentido, los parásitos pueden constituir una herramienta muy útil para investigar diversos aspectos micro y macroevolutivos de sus hospedadores (Catalano *et al.* 2014, MacKenzie y Abaunza 2014), o como bien refieren Thomas *et al.* (1996) como indicadores de las “huellas evolutivas del hospedador”.

En aquellas especies o grupos de especies que podrían ser consideradas marcadores taxonómicos, se espera alta especificidad hospedatoria y, en algunos casos, relaciones de codivergencia parásito-hospedador, lo que se traduce en filogenias mayormente congruentes. Aunque existen métodos específicos para determinar los eventos de codivergencia (*e.g.*, Charleston 2003; Page 1994, 2003; Martínez-Aquino 2016, Calamoneri *et al.* 2019), las formas más prácticas e informativas de explorar la actual diversidad y distribución de los parásitos entre sus grupos hospedadores, implican mapearlos sobre la filogenia de sus hospedadores (*e.g.*, Robles 2010).

Tradicionalmente, la información parasitológica era incorporada como caracteres discretos en las matrices de datos de los hospedadores (*e.g.*, Brooks y McLennan 1984, 1993). A pesar de que esta metodología fue útil en el contexto de evaluar la sistemática de los grupos sobre la base de este tipo de caracteres o incluso en conjunción con otros provenientes de fuentes independientes (*e.g.*, morfología, áreas de distribución), es una práctica poco frecuente en la actualidad. Metodologías más recientes proponen la realización de cofilogenias, sobre la base de filogenias de parásitos conocidas y la comparación directa (reconciliación) con las filogenias recobradas de sus hospedadores, poniendo especial atención al patrón de diversificación de las ramas y a las potenciales asociaciones simbióticas recuperadas en algunos casos como grupos monofiléticos (nodos y grupos terminales congruentes se interpretan como casos de codivergencia) (*e.g.*, Page 2003, Baudet *et al.* 2014, Martínez Aquino 2016).

Algunas investigaciones, con hallazgos parciales de grupos parásitos o análisis sobre grupos hospedadores acotados, sugieren generar interpretaciones desde las filogenias incompletas de los parásitos y explorar su correspondencia con los clados recuperados o la propuesta sistemática de sus hospedadores, aunque sin aplicar

algoritmos o métodos probabilísticos específicos (*e.g.*, Callejón *et al.* 2010, 2016; Robles *et al.* 2018; Eberhardt *et al.* 2019). Además de la historia evolutiva conjunta de parásitos y hospedadores (codivergencia), el análisis de este tipo de vínculos permite descubrir las relaciones ecológicas e interpretar aspectos propios de los parásitos (ciclos de vida, especificidad hospedatoria) y de los hospedadores (dietas, comportamiento) que llevan a esta asociación. En este marco, Martínez-Aquino (2016) entre otros (*e.g.*, Stevens 2004; Charleston 2002, 2003; Charleston y Perkins 2006; Nieberding *et al.* 2010; Balbuena *et al.* 2013; Baudet *et al.* 2014) proporcionan una revisión de los métodos frecuentemente utilizados para estudios coevolutivos, incluyendo aquellos más sencillos como evaluar la congruencia estadística (ampliamente utilizado en filogeografía comparada – *e.g.*, Bermingham y Moritz, 1998; Lapointe y Rissler 2005) hasta enfoques basados en eventos evolutivos (*e.g.*, cambio de hospedador o “host switching”, coespeciación, duplicación, clasificación de linaje), y tiempos de divergencia (*e.g.*, Rønsted *et al.* 2005, Martínez-Aquino 2007, Martínez-Aquino *et al.* 2014).

Entre los trabajos disponibles sobre nematodes con énfasis en la tribu Akodontini, el de mayor cobertura taxonómica ha sido la tesis doctoral de Robles (2008) y otros estudios que han abordado otras tribus (*e.g.*, Digiani y Durette-Desset 2003b, Robles 2010, Robles *et al.* 2018). Entre estos, se propuso altos niveles de especificidad hospedatoria de las especies de Syphaciini (Oxyuridae) y *Trichuris* (Trichuridae), así como posibles eventos coevolutivos involucrados en la distribución de estos parásitos entre sus hospedadores. Sin embargo, a pesar del avance que esto ha significado, continúan siendo pocos los estudios que aborden análisis micro y macroevolutivos del sistema helminto-roedor sigmodontino basados en sus filogenias (Robles *et al.* 2014, 2018; Callejón *et al.* 2016).

#### **2.1.4. BIOGEOGRAFÍA**

La biogeografía de Akodontini fue mayormente explorada por Reig (1972, 1986, 1987) pero con un contenido de la tribu (taxones vivientes y fósiles) así como un paradigma sistemático diferente del concepto actual (ver D’Elía *et al.* 2007; Alvarado-Serrano *et al.* 2013; Teta *et al.* 2014, 2017; Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019). De acuerdo con Schenk y Steppan (2018) la tribu habría diversificado inicialmente al este de América del Sur, lo que actualmente correspondería a tierras altas y bosque



Atlántico, para luego extenderse hasta su rango geográfico actual. Estas aproximaciones se basaron exclusivamente en los taxones actuales del grupo, ignorando el registro paleontológico asociado. Estudios recientes han demostrado que la inclusión de la información fósil en los análisis biogeográficos basados en filogenias puede mejorar significativamente la estimación de las áreas ancestrales y su evolución (*e.g.*, Crisp *et al.* 2011, Meseguer *et al.* 2015).

En esta misma línea, el registro fósil resulta de gran utilidad para las estimaciones de tiempos de divergencia. Usualmente utilizados como puntos de calibración en filogenias moleculares, los fósiles contribuyen a constreñir determinados clados favoreciendo la evaluación del tiempo y modo de evolución de los grupos (Rutschmann *et al.* 2007, Ware *et al.* 2010, Lukoschek *et al.* 2012). Para Sigmodontinae e, indirectamente para Akodontini, existen hipótesis acerca de las edades de diversificación promedio (*e.g.*, Parada *et al.* 2013, Schenk *et al.* 2013, Vilela *et al.* 2014, Leite *et al.* 2014, Stepan y Schenk 2017, Schenk y Stepan 2018) las cuales fluctúan entre ~5 Ma. (Schenk *et al.* 2013) hasta 9.7 Ma. (Vilela *et al.* 2014) para la tribu. Las principales diferencias entre estos estudios, además de los loci empleados en las reconstrucciones filogenéticas, son los fósiles utilizados y los nodos constreñidos con ellos. Esto último ha expuesto la importancia de determinar si los fósiles en cuestión representan miembros extintos del “stem group” o del “crown group” de los taxones actuales. Entre los fósiles regularmente utilizados en las estimaciones de los tiempos de divergencia de Sigmodontinae se encuentran “*Akodon*” *kermacki* (Parada *et al.* 2013, Cañón *et al.* 2014, Leite *et al.* 2014), especie cuya asignación ha sido cuestionada, llevando a su remoción de la tribu Abrotrichini a la par que tentativamente reubicada en Akodontini (Teta *et al.* 2014, Barbière 2019). De forma similar, el registro fósil referido a *Abrothrix* proveniente de la Formación Uquía y reportado por Ortiz *et al.* (2012) se utilizó como punto de calibración en Schenk *et al.* (2013). Sin embargo, la evidencia apunta a que su asignación documentada en Teta (2013) es incorrecta<sup>2</sup>.

En este contexto, a pesar de los avances sobre la taxonomía alfa, la sistemática, la biogeografía y otros aspectos de los akodontinos, aún persisten numerosas

---

<sup>2</sup> Estos fósiles fueron estrechamente asociados con *Abrothrix illutea* en Teta (2013). Una revisión directa de este material durante 2015 por U. Pardiñas y P. Ortiz señala, sin embargo, su afinidad morfológica con algún akodontino, posiblemente *Oxymycterus*. Hasta la fecha estos resultados no han encontrado oportunidad de ser publicados (U. Pardiñas, com. pers.).

controversias e incertidumbres. Hasta ahora, la ausencia de revisiones integrales y el desacople entre estudios basados en marcadores moleculares (únicamente citocromo b e IRBP) y morfológicos, destacan la necesidad de realizar aproximaciones sistemáticas de mayor envergadura para mejorar la comprensión de la tribu. En este sentido, Akodontini es el único clado diverso de Sigmodontinae que carece de un estudio morfológico con muestreo taxonómico denso de sus taxones vivientes y extintos, en claro contraste con otros grupos especiosos de la subfamilia que han sido revisados durante las últimas décadas (*e.g.*, Ichthyomyini, cf. Voss 1988; Phyllotini, cf. Steppan 1995 y Carrizo y Catalano 2015, Thomasomyini, cf. Pacheco 2003; Oryzomyini, cf. Weksler 2006; Abrotrichini, cf. Teta 2013 y Teta *et al.* 2017). Asimismo, la escasa exploración de aspectos de la historia natural del grupo, así como de otros conjuntos de caracteres (*e.g.*, anatomía blanda, región nasolabial) o información estrechamente relacionada (*e.g.*, relación parásito-hospedador) que puedan dar cuenta de procesos evolutivos conjuntos, elevan la importancia de la presente revisión.

## 2.2. METODOLOGÍA

### 2.2.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICO

#### SELECCIÓN DE TAXONES

La revisión morfológica incluyó la evaluación de 46 especies actuales reconocidas como integrantes de la tribu Akodontini (Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2017a). Para cada taxón estudiado se trabajó con al menos 10 individuos, en su mayoría subadultos y adultos. Para evitar potencial variación interpoblacional extrema (principalmente aquellas de amplia distribución), cada vez que fue posible se seleccionaron especímenes provenientes de la misma localidad o de localidades cercanas.

En la medida de lo accesible, la selección de especies de los géneros más diversos (*i.e.*, *Akodon*, *Necromys*, *Oxymycterus*) estuvo enfocada en incluir representantes de cada clado recuperado en hipótesis moleculares previas (*e.g.*, *Akodon* – Jayat *et al.* 2010, Coyner *et al.* 2013, *Necromys* – D’Elía *et al.* 2008, Bezerra *et al.* 2020, *Oxymycterus* – Peçanha *et al.* 2019), acceso a material completo o especies no

incluidas en revisiones sistemáticas anteriores (e.g., *Bibimys torresi*, *Juscelinomys candango*, *Gyldenstolpia planaltensis*).

La monofilia de la tribu parece estar razonablemente corroborada desde el punto de vista molecular (e.g., D'Elía 2003, Leite *et al.* 2015, Stepan y Schenk 2017, Gonçalves *et al.* 2020). Evaluarla sobre la base de caracteres morfológicos implicaba un muestreo taxonómico amplio de Sigmodontinae involucrando la incorporación de numerosos caracteres y estados de caracteres que dieran cuenta, únicamente, de la variación morfológica propia de los taxones no akodontinos. Por este motivo solo se consideró como grupo externo al género *Abrawayomys* Cunha y Cruz, 1979. Esta decisión se basa en los resultados de Pardiñas *et al.* (2009b), que destacaron cierta similitud morfológica entre este género y los akodontinos, así como hipótesis moleculares posteriores (Ventura *et al.* 2013 y Gonçalves *et al.* 2020) que recobraron a *Abrawayomys* como el grupo hermano de la tribu.

Los ejemplares examinados se encuentran depositados en las siguientes colecciones de mamíferos: ARGENTINA: Centro Nacional Patagónico (CNP; Puerto Madryn), Colección Nacional de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN, Buenos Aires), Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (MMP, Mar del Plata); BRASIL: Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ, Río de Janeiro), Museu de Zoologia da Universidade do São Paulo (MZUSP, São Paulo), Museu de Zoologia “João Moojen”, Departamento de Biología Animal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa (MZUFV, Minas Gerais); COLOMBIA: Colección de mamíferos “Alberto Cadena García” de la Universidad Nacional de Colombia (ICN, Bogotá), Colección Teriológica de la Universidad de Antioquía (CTUA, Medellín), Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (IAvH, Villa de Leyva); ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: American Museum of Natural History (AMNH, Nueva York), The Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH, Washington), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ, Berkeley); VENEZUELA: Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS, Caracas). Nueve holotipos fueron incluidos en esta revisión: *A. aerosus baliolus* [FMNH20108], *A. philipmyersi* [CNP739], *A. sanctipaulensis* [FMNH94516], *Brucepattersonius soricinus* [FMNH94489], *Gyldenstolpia planaltensis* [MN21300], *Juscelinomys candango* [MN23870], *Oxymycterus amazonicus* [FMNH94524], *Oxymycterus quaestor* [FMNH26726] y *Podoxymys roraimae* [AMNH75586] (Apéndice 3).

## SELECCIÓN DE CARACTERES

El conjunto de caracteres analizados para esta tesis estuvo basado parcialmente en rasgos descritos en revisiones previas y la literatura allí citada (*e.g.*, Carleton 1980, Voss 1988, Stepan 1995, Pacheco 2003, Weksler 2006, Teta 2013, Pardiñas *et al.* 2009a, Carrizo *et al.* 2014, Carrizo y Catalano 2015, Gudinho 2016, Coutinho y Oliveira 2017) así como nuevos caracteres o definiciones producto de esta investigación. Aquellos caracteres tomados de la literatura sin modificación fueron recodificados para los Akodontini. En general, los caracteres discretos fueron priorizados sobre los continuos. Siguiendo una codificación reductiva, los caracteres compuestos fueron, en la medida de lo posible, evitados. Los caracteres autapomórficos fueron registrados para dar cuenta de la singularidad del taxón para un carácter determinado y que pudieran ser utilizados, en algunos casos, como sinapomorfias para aquellos clados compuestos por una única especie.

Para cada carácter seleccionado se determinaron los estados que reflejaban la variación de la tribu y del grupo externo. En cada caso se brindó la fuente original empleada para la descripción del carácter<sup>3</sup>, una reseña mínima sobre la condición típica del grupo, en la mayoría de los casos citando los taxones o parte de ellos que representaban cada estado y la condición observada en el grupo externo. Los taxones que presentaron más de un estado de carácter fueron codificados como polimórficos.

## SELECCIÓN DE TAXONES FÓSILES Y CARACTERES

A pesar de los resultados recientes de Barbière *et al.* (2016) y Barbière (2019), quienes revisaron la situación taxonómica de algunas de las formas fósiles vinculadas a Akodontini, la asignación tribal y genérica de estos taxones no ha sido evaluada formalmente en un contexto filogenético morfológico más amplio dentro de la tribu. La

---

<sup>3</sup> Identificar qué autor fue el primero en exponer un carácter dado no siempre es una tarea sencilla, ya que implica una profunda revisión bibliográfica que muchas veces se torna excesiva. En líneas generales, sabiendo que la lista no es exhaustiva y quizás contiene omisiones, en esta tesis se reconoce que buena parte de los caracteres que se emplean en las filogenias morfológicas de sigmodontinos han sido originalmente definidos por Michael Carleton, Guy Musser, John Wahlert y, subsidiariamente, Robert Voss y Víctor Pacheco.

exploración morfológica aquí realizada incluyó 21 especímenes de ocho taxones extintos, a saber: *Akodon johannis* MMP M-742; *A. kermacki* MLP 9111208, MMP1067, MMP 1071, MMP M-1154 MMP S-222, MMP S-321; *A. lorenzini* MMP M-1081, MMP M-867, MMP M-868; *A. magnus* MLP 95.V.194, MMP M-551, MMP M-1079; *Necromys bonapartei* PVL 2396, MDFM-0842; *Dankomys simpsoni* MMP M-1153; *D. vorohuensis* (= *Chukimys vorohuensis*) MMP 1064, MMP M-1066, MMP M-1077 y *Scapteromys hershkovitzi* MMP M-853, MMP M-853. Todos fueron considerados en su momento como parte de la radiación akodontina, provenientes del lapso Plioceno-Pleistoceno de Argentina (Tabla 2.2.1.1).

Los materiales fósiles examinados se encuentran depositados en la Colección de vertebrados fósiles del Instituto Miguel Lillo (PVL, Tucumán), la División de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP; La Plata) y en el Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (MMP, Mar del Plata).

Los caracteres morfológicos aquí empleados forman parte del mismo conjunto evaluado para los taxones vivientes de la tribu. Debido a lo fragmentario del material fósil y, por ende, las numerosas entradas faltantes e inaplicables que resultaron de su incorporación en la matriz completa, la misma fue restringida.

## **2.2.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS SOBRE DATOS MORFOLÓGICOS**

### TAXONES VIVIENTES Y FÓSILES

La selección de caracteres morfológicos originó una matriz de 183 caracteres que evaluaron la morfología externa, el sistema digestivo, el sistema reproductor masculino, el cráneo, la dentición y el esqueleto postcraneano de 46 especies de akodontinos y el grupo externo *Abrawayaomys*.

Las relaciones filogenéticas fueron evaluadas bajo Máxima Parsimonia (MP) en el programa TNT (Goloboff *et al.* 2008a), mediante el criterio de búsqueda tradicional, considerando todos los caracteres en una única matriz de datos (evidencia total). Se realizaron búsquedas heurísticas bajo pesos iguales e implicados con 500 réplicas de árboles de Wagner aplicando secuencias adicionadas al azar (“Random Addition Sequences”) y reacomodamientos de recorte de árboles (“Tree Bisection

Reconnection”); se guardaron 10 árboles por réplica. Los árboles más parsimoniosos se sintetizaron gráficamente en consensos estrictos. Los valores de soporte fueron calculados mediante el soporte de Bremer o índice de decaimiento (Bremer 1994) y remuestreos mediante 1000 pseudoréplicas empleando el método de “Symmetrical Resampling” (SR) que no está distorsionado por el peso de los caracteres (Goloboff 1993, Goloboff *et al.* 2003, Goloboff *et al.* 2008b, Goloboff *et al.* 2018). Los valores de SR se expresaron como frecuencias de grupos y diferencias de grupos (GC). En primera instancia se analizó la matriz morfológica compuesta únicamente por los taxones vivientes de Akodontini y el grupo externo (183 caracteres x 47 taxa). Al incorporar los taxones extintos, el número de entradas faltantes se incrementó considerablemente. Por este motivo, se analizó la matriz completa con los taxones vivientes y fósiles incluyendo todos los caracteres (183 caracteres x 68 taxa) y un segundo abordaje sobre una matriz morfológica reducida en la cual se mantuvieron solo aquellos caracteres presentes en al menos uno de los especímenes fósiles (74 caracteres x 68 taxa). Esto último se implementó como una forma de evaluar el impacto de las celdas vacías sobre la inferencia de las relaciones filogenéticas de los Akodontini.

Las búsquedas heurísticas bajo pesos implicados involucraron asignar más peso a aquellos caracteres con mejor ajuste, es decir, menor homoplasia. La fuerza del pesado de caracteres se asocia al valor de la constante de concavidad  $k$  (ver Goloboff 1993). A mayor  $k$ , los caracteres con homoplasia tienen menor influencia. Para evitar elegir aleatoriamente los valores de  $k$ , se utilizó el “script” *ttuiw.run* que permite escoger y comparar una secuencia de valores de concavidad (1 a 100) y mostrar al usuario los distintos árboles consenso obtenidos con estos valores (Busker 2019). Las topologías resultantes pueden diferir en las relaciones recobradas, por lo que deben ser comparadas mediante alguna metodología específica que, en este caso corresponde a la estimación de las distancias de Robinson-Foulds (puntuación de similitud) incorporada en el “script”

### 2.2.3. ANÁLISIS MOLECULAR

#### SELECCIÓN DE TAXONES Y LOCI

La evaluación de la sistemática molecular de Akodontini se basó en el análisis de secuencias de ADN de 68 de las 88 especies actualmente reconocidas (Apéndice 4). La cobertura taxonómica incluyó casi todos los géneros de la tribu con excepción de *Gyldenstolpia*, taxón para el cual no fue posible obtener muestras de tejidos, pese a reiterados intentos. La selección de los loci tuvo relación directa con la información filogenética que albergan, niveles de variación útiles para abordajes a este nivel taxonómico, cobertura taxonómica y disponibilidad de secuencias en GenBank. De esta forma, los loci que cumplieron estos requisitos fueron la primera porción del gen mitocondrial que codifica para citocromo b (citb), exón 6 del gen codificante para la matriz de la dentina (DMP1), exón 10 del receptor de la hormona del crecimiento (GHR), primer exón de la proteína de unión del interfotoreceptor de retinoide (IRBP) y exón único del gen activador de la recombinación (RAG1).

Las secuencias generadas en el presente estudio fueron obtenidas a partir de tejido proveniente de ejemplares depositados en las siguientes colecciones, proyectos y catálogos personales: Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP: Puerto Madryn, Argentina), Museu de Zoologia da Universidad Federal de Viçosa (MZUFV, Viçosa, Brasil), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo, Brasil), Museum of Southwestern Biology (NK: Albuquerque, Nuevo México, EE.UU.), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ: Berkeley, EE.UU.), Proyecto National Geographic Society NGS 7813-05 (PNG, material a ser depositado en la CNP), catálogos de campo de: Alexandre Percequillo (EEB, Estação Ecológica de Bananal), Gabriela B. Díaz (GBD; material a ser depositado en la CNP), Jorge Pablo Jayat (JPJ; material a ser depositado en la Colección de Mamíferos del Instituto Miguel Lillo) y Ulyses Pardiñas (LTU y UP; material a ser depositado en la CNP). Para complementar los análisis, también se utilizaron secuencias depositadas por otros autores en GenBank.

Para polarizar los caracteres y poner a prueba la monofilia de Akodontini, se utilizaron secuencias de todas las tribus de Sigmodontinae (*i.e.*, Abrotrichini, Andinomyini, Euneomyini, Ichthyomyini, Neomicroxini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini y Wiedomyini) y géneros incertae sedis

(i.e., *Abrawayaomys*, *Chinchillula* y *Delomys*), más otras especies de Cricetidae, Nesomyidae y Spalacidae. En resumen, el grupo externo se conformó con 85 secuencias obtenidas en su mayoría del GenBank (Apéndice 4).

#### EXTRACCIÓN Y AMPLIFICACIÓN

El ADN total fue extraído de muestras de tejido hepático o muscular preservado en alcohol al 96% mediante el uso del kit comercial Wizard Genomic DNA Purification de Promega. La amplificación se realizó vía reacción en cadena de la polimerasa (PCR, Saiki 1998) utilizando los siguientes pares de oligonucleótidos: citb MVZ05-MVZ16 (Smith y Patton 1993), DMP1 DEN12-DEN2 (Toyosawa *et al.* 1999), GHR GHREXON10-GHREND (Adkins *et al.* 2001), IRBP A1-F1 (Jansa y Voss 2000) y RAG1 S70-S142 (Steppan *et al.* 2004; Schenk *et al.* 2013) y siguiendo las condiciones de amplificación mencionadas en cada referencia. Se utilizaron reacciones de 26 microlitros (ul) por muestra con 14.75 ul de agua ultra pura, 3.5 ul de 10X Taq buffer, 1.5 ul de cada oligonucleótido (10uM), 1.5 ul de MgCl<sup>-</sup> (50mM), 0.25 ul de ADN Taq polimerasa Platinum (5U/u) y 3 ul de producto de extracción de ADN. Dependiendo del éxito de la amplificación y el locus en cuestión, en algunos casos fue necesario considerar leves modificaciones en los volúmenes de oligonucleótidos, MgCl<sup>-</sup> y temperaturas de annealing en la PCR. Para todos los experimentos fueron incluidos controles negativos. Finalmente, los productos de amplificación fueron visualizados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1%. La purificación y secuenciación de los amplicones fueron efectuadas por la compañía Macrogen (Seúl, Corea del Sur).

A fin de evitar la formación de quimeras, y cada vez que fue posible, se amplificaron los cinco fragmentos de interés para el mismo individuo. Sólo en casos puntuales, algunos de los loci fueron completados con secuencias de otros ejemplares de la misma especie, obtenidos en laboratorio o provenientes de GenBank. Para la construcción de la matriz concatenada, se prefirieron taxones con información de al menos dos de los cinco genes (Apéndice 4), sólo en algunos casos se favoreció la cobertura taxonómica por sobre la genética, por lo que se incluyeron especies que solo están representadas por un único gen, en la mayoría de los casos citb (*e.g.*, *Akodon kotosh*, *Oxymycterus wayku*).



#### 2.2.4. ANÁLISIS DESCRIPTIVOS Y FILOGENÉTICOS MOLECULARES

La matriz de datos moleculares alcanzó una longitud de 4168 caracteres (citb = 801, DMP1 = 910, GHR = 1134, IRBP = 759, RAG1 = 1240). Se calcularon las medidas de divergencia genética basadas en la distancia p individualmente para cada locus y su variación fue examinada a distintos niveles con el programa MEGA7 (Kumar *et al.* 2016). La distancia p es medida como la proporción de diferencias dada en la comparación de dos sitios nucleotídicos en particular, sin correcciones para sustituciones múltiples ni consideraciones diferenciales para transiciones y transversiones.

Las relaciones filogenéticas se reconstruyeron mediante Máxima Verosimilitud (MV, Felsenstein, 1981) e Inferencia Bayesiana (IB, Huelsenbeck *et al.* 2001) para cada locus de forma independiente y con la matriz molecular concatenada (4168 bp). La reconstrucción filogenética mediante MV se realizó en IQ-TREE versión 1.6.0 (Nguyen *et al.* 2015) disponible en el servidor de IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.* 2016, <http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>) utilizando el modelo de sustitución LG+I+G4. El sustento de los nodos se estimó con 1000 réplicas de bootstrap (BT). El análisis de IB fue realizado en MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012) con dos corridas independientes de  $10^7$  generaciones y frecuencia de muestreo cada 1000 iteraciones. El modelo de evolución utilizado incluyó seis categorías de sustitución de bases, tasa de distribución gamma y proporción de sitios invariantes (GTR+I +G). El 25% inicial de la muestra total de árboles fue descartado; los árboles restantes muestreados fueron utilizados para realizar un consenso por la regla de la mayoría y obtener los respectivos valores de apoyo probabilidad a posteriori (PP).

#### 2.2.5. ANÁLISIS COMBINADO: MORFOLOGÍA Y ADN

Para evitar el exceso de entradas faltantes generadas por la incorporación de los especímenes fósiles o numerosas secuencias de individuos de un mismo taxón, un primer análisis consideró la matriz compuesta únicamente por los taxones con información morfológica (46 akodontinos + *Abrawayaomys*) más las secuencias nucleotídicas disponibles y generadas en este estudio de los cinco loci independientes (4168bp; Tabla 2.2.5.1). En paralelo, un segundo análisis incluyó la matriz de 183

caracteres evaluados en los taxones vivientes y fósiles, combinado con las secuencias nucleotídicas disponibles (únicamente para las especies actuales).

Las reconstrucciones fueron realizadas mediante MP en el programa TNT (Goloboff *et al.* 2008a) replicando las condiciones especificadas anteriormente (ver sección 2.2.2) e IB en MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012), en función de dos esquemas de partición: i) caracteres morfológicos y ii) posición de codones de los caracteres moleculares. Para la primera partición se utilizó el modelo Mk (modelo Mkv; Lewis 2001) establecido por defecto para caracteres morfológicos, mientras que para la partición de los caracteres moleculares se utilizó el modelo de evolución GTR+I+ $\Gamma$ . De acuerdo a Abadi *et al.* (2019), el empleo de un modelo más rico en parámetros conduce a inferencias similares al obtenido por la mayoría de las estrategias de selección de modelos utilizadas actualmente (*e.g.*, TreeFinder, PartitionFinder, Criterio de Akaike, etc). Las condiciones para el análisis bayesiano (*i.e.*, número de generaciones, frecuencia de muestreo, valores de soporte) fueron las mismas que aquellas utilizadas en la reconstrucción basada en caracteres moleculares.

## **2.2.6. PARÁSITOS COMO MARCADORES**

### REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Con el objetivo de evaluar posibles candidatos que pudieran emplearse como marcadores taxonómicos de sus hospedadores, se llevó a cabo una revisión bibliográfica que permitió elaborar un listado de los helmintos presentes en la tribu Akodontini. La información recuperada fue tabulada, indicando la(s) especie(s) parásita(s), ciclo de vida, especies hospedadoras (Akodontini y Sigmodontinae), disponibilidad de secuencias nucleotídicas y referencia bibliográfica. A partir de estos datos se confeccionaron gráficos que muestran la representatividad de cada parásito en los hospedadores akodontinos. Una vez finalizada la compilación, se procedió a indicar las especies parásitas presentes en cada taxón hospedador (mapeo) sobre la filogenia molecular concatenada obtenida en secciones previas.

## PARÁSITOS COMO CARACTERES: EXPLORACIÓN

Actualmente, evaluar la distribución de los parásitos en la filogenia de sus hospedadores incluyéndolos como caracteres discretos (presencia/ausencia) en una matriz de datos, no es una práctica frecuente (Brooks y McLennan 1984, 1993). A pesar de esto, y como una forma de determinar la posible contribución de los helmintos parásitos de Akodontini en la definición de las relaciones filogenéticas de estos últimos, se realizó un ejercicio exploratorio adicionándolos en la matriz morfológica de 183 caracteres. A partir de la información recuperada de la revisión bibliográfica, se añadieron aquellos registros que tienen a los akodontinos como su único grupo hospedador, inclusive aquellos presentes en una sola especie de la tribu que podrían considerarse autapomorfias. Tras esto, se realizó un análisis de Máxima Parsimonia siguiendo las mismas condiciones especificadas en la sección 2.2.2. de Análisis filogenéticos, para luego obtener el listado de sinapomorfias comunes.

### **2.2.7. ANÁLISIS FILOGENÉTICOS SOBRE DATOS MORFOLÓGICOS**

#### EXPLORACIÓN DE LA CODIVERGENCIA

Considerando los datos de la tabla y del mapeo de especies sobre hospedadores, el segundo aspecto abordado se relaciona con la evaluación de codivergencia entre Akodontini y el/los grupo(s) de helminto(s) caracterizado(s) por: i) mostrar una determinación a nivel específico (especie nominal), ii) indicar un rango hospedatorio restringido (específico) entre los grupos de roedores sigmodontinos y contemplando el rango del género parásito y iii) presentar secuencias moleculares disponibles que permitan generar una filogenia.

Los loci empleados en la evaluación de codivergencia incluyeron los genes mitocondriales citocromo b (citb), citocromo oxidasa subunidad I (COI) y el espaciador transcrito interno (ITS2) de especímenes parásitos de Sigmodontinae disponibles en GenBank, no acotados a la tribu Akodontini (Apéndice 5). El cálculo de distancias genéticas (distancia p) y las reconstrucciones filogenéticas siguieron el mismo protocolo utilizado para el análisis independiente y combinado de las secuencias de ADN de los akodontinos mediante IB en MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012) (ver sección 2.2.4. de

Análisis descriptivos y filogenéticos moleculares). En el contexto de esta tesis y sobre la base de los resultados de la distribución de las especies parásitas en sus taxones hospedadores, como una primera aproximación de posibles eventos de codivergencia entre helmintos y Akodontini, se exploró la correspondencia entre las filogenias recuperadas mediante la comparación de las relaciones de los parásitos y sus hospedadores sin usar una metodología o algoritmo específico.

### **2.2.8. BIOGEOGRAFÍA**

Para evaluar la historia biogeográfica de la tribu Akodontini se utilizaron tres tipos de datos: i) información espacial: datos georreferenciados en grados decimales de cada espécimen, ii) filogenia molecular resuelta (sin politomías) y iii) registros fósiles revisados y corregidos para utilizar como puntos de calibración.

#### ESTIMACIÓN DE LOS TIEMPOS DE DIVERGENCIA

Los principales eventos de diversificación fueron datados mediante la estimación de tiempos de divergencia en un contexto Bayesiano. Para esto se utilizó la matriz molecular concatenada y cuatro puntos de calibración (Tabla 2.2.7.1). El análisis fue implementado en el programa BEAST v1.7.5. (Drummond *et al.* 2012) y programas asociados. Luego de la selección del mejor modelo de reloj molecular se realizaron cuatro corridas independientes de  $10^7$  generaciones con muestreo de parámetros cada 1000. Finalizadas las corridas, los archivos de salida y sus parámetros fueron examinados con el programa Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond 2007), combinadas en LogCombiner v1.7.5 donde se descartó el 25% inicial de cada muestra. Los árboles restantes y los parámetros asociados a cada nodo (*e.g.*, edad promedio de los nodos y los rangos de densidad de probabilidades a posterior) fueron condensados con el programa TreeAnnotator v.1.7.5 (Drummond *et al.* 2012). El análisis gráfico del árbol de consenso se llevó a cabo en FigTree v.1.4.0 (Rambaut 2012).

## ÁREAS ANCESTRALES Y ÁREAS DE ENDEMISMO

Para inferir las áreas ancestrales desde donde diversificó la tribu, se utilizó la regionalización de América del Sur propuesta por Morrone (2014, 2015), sobre la cual se asignó la distribución de cada taxón en estudio y la filogenia multilocus recuperada en la reconstrucción filogenética previa obtenida mediante IB (ver sección: Análisis descriptivos y filogenéticos moleculares). Con esto, se realizó un análisis estadístico de dispersión-vicarianza (S-DIVA), utilizando el Método Bayesiano Binario MCMC (BBM) disponibles en RASP versión 2.1 (Yu *et al.* 2015). En estos métodos, las frecuencias del rango ancestral por nodo se promediaron sobre el total de los árboles muestreados (Yan *et al.* 2010), con un máximo inicial de dos áreas ancestrales por nodo.

Para identificar las áreas de endemismo (AE) se llevó a cabo un análisis de endemidad (Szumik *et al.* 2002; Szumik y Goloboff 2004) sobre la base de datos georreferenciados de 2578 individuos de las especies de Akodontini, utilizando diferentes escalas de análisis o tamaños de celdas (cuadradas). Esto último tuvo como objetivo observar los efectos de la variación del tamaño de celda sobre la identificación de las AE para el grupo. Los datos básicos fueron obtenidos de revisiones bibliográficas y de material revisado en las colecciones oportunamente citadas en la sección de selección de taxones de la metodología.

La matriz de datos georreferenciados fue analizada en el programa NDM/VNDM versión 3.0 (Goloboff 2001), en el cual se aplicó el método de optimización de AE (Szumik *et al.* 2002; Szumik y Goloboff 2004). El procedimiento para la identificación de las AE consistió en evaluar la congruencia del rango de distribución de las especies a un área predefinida. Para esto, el algoritmo proporcionó un índice de endemidad (IE) cuyos valores varían entre 0 y 1, donde IE = 1 representa un taxón cuyo rango de distribución es perfectamente congruente con el área evaluada. En otras palabras, si un taxón alcanzó el valor máximo de IE significa que se encuentra en cada una de las celdas evaluadas y está ausente en el resto de la grilla.

Se analizaron celdas de 2° x 2°, 3° x 3° y 4° x 4°, considerando valores de presencia observada = 20 y asumida = 50. Una vez obtenidas las áreas de endemismo, se inspeccionaron las distribuciones de los taxones que conformaron cada área para luego utilizar áreas de consenso que resumen la información común obtenida en las hipótesis individuales resultantes. Los resultados obtenidos se compararon con la regionalización de América del Sur propuesta por Morrone (2014, 2015).

## 2.3. RESULTADOS

A continuación, se detalla el conjunto de caracteres morfológicos evaluados en la presente revisión. Se incluyeron 183 caracteres, de los cuales 39 resultaron nuevas propuestas desde la presente investigación (Apéndice 4). Los caracteres refirieron a ciertos aspectos de la morfología externa (n=45), del sistema digestivo (n=10), del sistema reproductor masculino (n=7), del cráneo (n=73), dentarios (n=34) y del esqueleto postcraneano (n=14). En la lista comentada, aquellos acompañados de un asterisco hacen referencia a los rasgos novedosos identificados en esta contribución o tipificaciones no utilizadas previamente en análisis filogenéticos de sigmodontinos.

En su mayoría, las entradas faltantes corresponden al sistema reproductor masculino, seguido de los caracteres postcraneales y del sistema digestivo (*i.e.*, lengua y arrugas palatinas).

### 2.3.1. ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

#### MORFOLOGÍA EXTERNA

#### **Carácter 1.- Contraste dorsoventral (“countershading”) en la coloración general del pelaje:**

- (0) Contraste dorsoventral inexistente (coloración dorsoventral uniforme o virtualmente uniforme).
- (1) Contraste dorsoventral débil (vientre levemente más pálido que el dorso).
- (2) Contraste dorsoventral evidente (coloración dorsoventral contrastante, con o sin línea de demarcación sobre los flancos).

Carácter modificado de Weksler (2006). La condición más extendida en Akodontini es aquella donde la coloración dorsal contrasta débilmente con la coloración del vientre (estado 1). Este mismo patrón de dorsos más oscuros con una transición gradual hacia vientres levemente más claros se observa en el grupo externo, *Abrawayaomys*.

*Akodon affinis*, *A. sanctipaulensis*, *Blarinomys breviceps*, *Necromys obscurus*, *Podoxymys roraimae* y *Thaptomys nigrita* son algunos de los akodontinos cuyo

contraste dorsoventral es virtualmente inexistente (estado 0). Por el contrario, entre los taxones con coloración dorsoventral con contraste evidente (estado 2) se encuentran *Akodon albiventer*, *Bibimys* spp. *Necromys amoenus*, *Lenoxus apicalis*, y *Scapteromys aquaticus*. En estos, la coloración del vientre varía desde blanco puro (o “nieve”) en *A. albiventer* hasta diferentes tonos de “lavado” (e.g., *Bibimys* spp.), pero siempre con el patrón de que la coloración ventral es marcadamente más clara (o pálida) que la dorsal.

**Carácter 2.- Brillo del pelaje dorsal (“glossiness”):**

- (0) Pelaje dorsal opaco o apenas brillante.
- (1) Pelaje dorsal brillante.

Carácter modificado de Voss (1988). Alude al brillo del pelaje (incluyendo iridiscencia) bajo exposición a la luz natural. Por lo general, los akodontinos presentan pelajes poco lustrosos (estado 0). Destacan ciertos taxones por presentar un brillo evidente (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys candango*, *Juscelinomys huanchacae*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys obscurus*, *Oxymycterus* spp. y *Thaptomys nigrita*). En algunos casos, hay iridiscencia (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*).

*Abrawayaomys* comparte el estado más frecuente, es decir, su pelaje es poco lustroso (estado 0).

**Carácter 3.- Contraste dorsoventral en la coloración caudal:**

- (0) Cola unicolor o apenas más pálida ventralmente.
- (1) Cola bicolor (contraste dorsoventral marcado).

Para la definición y codificación de este carácter se ha seguido a Steppan (1995). La mayor parte de los akodontinos poseen colas con coloración uniforme o ligeramente más claras en la parte ventral (e.g., *Deltamys*). El grupo externo presenta la misma condición.

Aunque la mayoría de los especímenes de *Thalpomys* muestra una línea dorsal oscura en la cola, esto no se considera como el contraste dorsoventral tipificado en este carácter. Por este motivo, *Thalpomys* fue codificado en el estado 0. Solo algunos taxones tienen colas bicolors, donde el contraste dorsoventral es conspicuo. Entre estos

se pueden mencionar especies de *Akodon* (e.g., *A. albiventer*, *A. dolores*, *A. iniscatus*, *A. toba*) y *Necromys amoenus*.

**Carácter 4.- Contraste apical en la coloración caudal:**

- (0) Sin contraste apical (coloración uniforme).
- (1) Con contraste apical (extremo caudal blanco).

Carácter modificado de Pacheco (2003). Prácticamente, todos los akodontinos poseen un patrón de coloración de la cola de tipo uniforme, desde la base hasta su extremo (estado 0). La excepción detectada es *Lenoxus apicalis*, que posee el extremo distal de color blanco, cuya extensión varía entre individuos, pudiendo cubrir desde una quinta a una tercera parte de la longitud total de la cola (Fig. 2.3.1.1).

Abrawaya y Matson (1975) hacen referencia a un ejemplar juvenil de *Blarinomys breviceps* con el extremo distal de la cola de color blanco. Solo dos de los ejemplares aquí revisados mostraron esa condición, por lo que se trata de un carácter poco recurrente que no es distintivo de la especie, contrario a lo observado en *Lenoxus apicalis*. Ocasionalmente, extremos apicales blancos se registran también en ejemplares de *Brucepattersonius iheringi*, por lo que ambos casos fueron tipificados como polimórficos para este carácter. *Abrawayaomys* exhibe el mismo patrón de coloración uniforme tipificado en el estado 0.

**Carácter 5.- Longitud de la cola:**

- (0) Longitud de la cola menor o igual a la mitad de la longitud cabeza-cuerpo (proporción  $\leq 0.5$ )
- (1) Longitud de la cola entre la mitad y el largo cabeza-cuerpo o levemente mayor (proporción  $> 0.5 \leq 1$ ).
- (2) Longitud de la cola mayor a la longitud cabeza-cuerpo (proporción  $> 1$ ).

Carácter métrico que considera el largo de la cola en función del largo combinado cabeza-cuerpo; basado en Thorington (1966). La variación observada en akodontinos permite definir tres estados de carácter, donde la condición recurrente es el estado 1. El grupo externo comparte la condición más frecuente.

Solo *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Thaptomys nigrata* tienen colas menores o iguales a la mitad de la longitud cabeza-cuerpo. En algunos



individuos de *Kunsia tomentosus*, la cola supera ligeramente la mitad de la longitud cabeza-cuerpo (condición que incrementa el promedio de la especie). No obstante, la mayoría de los ejemplares revisados exhiben colas más cortas por lo que la especie fue codificada en el estado de carácter 0. Unas pocas especies presentan colas que se acercan la longitud cabeza-cuerpo (e.g., *Brucepattersonius* spp., *Scapteromys* spp.) o la exceden notablemente (e.g., *Lenoxus apicalis*) (Fig. 2.3.1.2).

**Carácter 6.- Pilosidad de la cola (condición dorsal):**

(0) Cola moderadamente recubierta por pelos cortos o medianos; escamación visible a ojo desnudo.

(1) Cola recubierta por abundantes pelos; escamación poco perceptible u oculta.

Carácter modificado de Teta (2013). En general, los akodontinos presentan colas moderadamente pilosas en su norma dorsal, que permiten apreciar la escamación a simple vista (estado 0). Esta es la condición, entre otros, de *Akodon* spp. (e.g., *A. aerosus*, *A. affinis*, *A. mimus*, *A. spegazzinii*), *Castoria angustidens*, *Blarinomys breviceps*, *Deltamys kempi*, *Brucepattersonius* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Necomys* spp., *Oxymycterus* spp. y *Podoxymys roraimae*.

Entre los taxones que presentan colas recubiertas por abundantes pelos, ocultando las escamas subyacentes, se encuentran especies de *Akodon* (e.g., *A. albiventer*, *A. budini*), *Juscelinomys* spp., algunas especies de *Oxymycterus* (*O. rufus*), *Scapteromys* spp., *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita*. En *Abrawayaomys*, la cola tiende a estar recubierta por pelos cortos o medianos lo que no impide visualizar las escamas (estado 0).

**Carácter 7.- Hilera de pelos largos y rígidos en la cola (condición ventral):**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter referido en la literatura para *Scapteromys* (Gyldenstolpe 1932, Hershkovitz 1966) y otros taxones no akodontinos (e.g., Osburn 1903, Stein 1988, Voss 1988) de hábitos predominantemente acuáticos.

La condición general de los akodontinos y del grupo externo es carecer de esta hilera o “cercos” de pelos en la parte inferior de la cola (estado 0). *Scapteromys* es el

único Akodontini que posee pelos largos y rígidos más densos en normal ventral, similar a flequillos de natación que recuerdan lejanamente una “quilla”.

**Carácter 8.- Pelos largos libres en el extremo de la cola:**

- (0) Ausentes.
- (1) Presentes, poco conspicuos.
- (2) Presentes, conspicuos.

Carácter modificado de Pacheco (2003). La mayor parte de los akodontinos examinados presentan colas que carecen de pelos largos (en algunos casos, referidos como “pincel”) que sobrepasan el extremo de la cola (estado 0). Algunos de los taxones que presentan la condición 1 (e.g., *A. albiventer*, *A. boliviensis*, *Brucepattersonius griserufescens*, *B. soricinus*, *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp.), tienen colas moderada a densamente pilosas, en cuyos extremos se pudo observar pelos de mayor longitud.

Pardiñas *et al.* (2009a) indicó que la cola de *Scapteromys* está recubierta de pelos largos y abundantes con un leve “pincel” terminal. Bajo la caracterización de Pacheco (2003), el “pincel” de *Scapteromys* es una consecuencia de la densidad de pelos largos en la punta de la cola. La variación detectada indica que los akodontinos no poseen mechones densos de pelo apicales. La cola de *Abrawayaomys* finaliza en un mechón de pelos moderadamente conspicuo, de mayor longitud, por lo que se implementó el estado de carácter 2 para incluirlo.

**Carácter 9.- Textura de los pelos caudales:**

- (0) Suaves.
- (1) Híspidos.

Carácter que hace alusión a la textura de los pelos de la cola al tacto e inspección bajo lupa, basado en Pardiñas *et al.* (2009a). Destacan algunos taxones por presentar pelos más híspidos y queratinizados de lo que es la condición general en akodontinos, entre ellos *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Juscelinomys*, *Kunsia* y *Oxymycterus*. El grupo externo también presenta pelos algo híspidos.

**Carácter 10.- Longitud relativa de los pelos de la cola, en función del número de hileras de escamas (“anillos”) que cubren:**

- (0) 2 hileras de escamas.
- (1) 3 hileras de escamas.
- (2) > 3 hileras de escamas.

Carácter basado en Hershkovitz (1966) y Pardiñas *et al.* (2009a). La mayoría de los akodontinos revisados presentan pelos caudales que cubren 3 hileras de escamas (estado 1). De los taxones revisados, destacan *Bibimys labiosus* y *Blarinomys breviceps* por poseer pelos muy cortos que alcanzan solo 2 hileras de escamas, mientras que los pelos de *Akodon albiventer*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp. y *Kunsia tomentosus* son largos y cubren más de 3 hileras (estado 2). *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente de los akodontinos.

**Carácter 11. - Número de pelos por escama caudal:**

- (0) 2 pelos, de largo subigual.
- (1) 3 pelos, de largo subigual.
- (2) > 3, de largo decreciente hacia los bordes.

Para la interpretación y definición de este carácter se siguió a Hershkovitz (1966), Sierra de Soriano (1969) y Pardiñas *et al.* (2009a). Carácter tipificado en la región media dorsal de la cola ya que, en el sector proximal o distal, se registra mayor variación.

En su gran mayoría y al igual que el resto de los sigmodontinos (véase Pardiñas *et al.* 2009a), los akodontinos presentan el estado de carácter 1, con 3 pelos por escama, de largo subigual y distribuidos uniformemente. *Brucepattersonius soricinus* y *Oxymycterus amazonicus*, con 2 pelos de largo subigual, fueron tipificados en la condición 0.

*Kunsia tomentosus* es el único akodontino que presenta más de 3 pelos por escama, los cuales decrecen en longitud hacia los laterales (estado 2). Esta misma condición se registra en especímenes adultos de *Abrawayaomys*, con 5 a 6 pelos cortos por escama.

### **Carácter 12.- Morfología de las escamas caudales:**

(0) Escamas subcirculares.

(1) Escamas subcuadrangulares.

Carácter referido a la forma general de las escamas caudales en la región media dorsal de la cola, basado en las apreciaciones de Sierra de Soriano (1969) y Pardiñas *et al.* (2009a).

La morfología recurrente de las escamas caudales en los akodontinos es subcuadrangular de tamaño mediano (estado 2; *e.g.*, *Brucepattersonius* spp., *Castoria angustidens*, *Necromys lasiurus*, *N. obscurus*, *Thaptomys nigrita*) a grande (*e.g.*, *Lenoxus apicalis*, *Kunsia tomentosus*). El grupo externo comparte esta condición, pero las escamas son pequeñas.

Dentro de la variación de la tribu, además, es posible distinguir escamas de aspecto subcircular, que es la condición menos frecuente. *Deltamys kemp*i posee escamas subcirculares de tamaño pequeño que incluso dan la apariencia de espacio “libre” entre ellas. La disposición de las escamas entre una hilera y la subsiguiente es siempre alternada.

### **\*Carácter 13.- Tamaño relativo de los ojos:**

(0) Pequeños.

(1) Medianos.

Se evaluó el tamaño relativo de los ojos en relación al tamaño de la cabeza. Para esto se considera que la condición “media” está representada por *Akodon* (se excluye a *Akodon mimus* que posee ojos bastante más pequeños que en las demás formas putativamente congénicas). Esta es la condición más extendida en la tribu (estado 1).

En Akodontini, el extremo del tamaño pequeño de ojos está representado por *Blarinomys breviceps* y *Thaptomys nigrita*, especies que muestran adaptaciones aparentemente vinculadas a la vida fosorial (*e.g.*, orejas pequeñas, cola corta, garras desarrolladas). *Akodon mimus*, *Brucepattersonius* spp. y *Podoxymys* son taxones que presentan ojos pequeños, más no al extremo registrado en *Blarinomys* y *Thaptomys*.

Los restantes akodontinos evaluados y el grupo externo se tipifican bajo la condición 1.

**Carácter 14.- Tamaño relativo y visibilidad de las orejas:**

- (0) Orejas muy pequeñas, mayormente ocultas en el pelaje de la cabeza.
- (1) Orejas medianas, visibles en el pelaje.
- (2) Orejas grandes, visibles en el pelaje.

Carácter modificado de Voss (1988) y Pacheco (2003); evalúa el tamaño relativo de la oreja (pabellón) en relación con el tamaño de la cabeza y su grado de visibilidad en relación al pelaje de la cabeza.

Las orejas de los akodontinos son, por lo general, de tamaño mediano, de pinna redondeada, evidentes en el pelaje (estado 1). *Blarinomys breviceps* y *Thaptomys nigrita* poseen orejas muy pequeñas, mayormente ocultas en el pelaje. Por el contrario, *Akodon dolores*, *Brucepattersonius iheringi*, *Lenoxus apicalis*, algunas especies de *Oxymycterus* y *Scapteromys* spp., exhiben el estado de carácter 2, con orejas grandes, de lámina acorazonada, evidentes sobre el pelaje. El grupo externo comparte la condición más frecuente de los akodontinos.

**\*Carácter 15.- Pilosidad de las orejas:**

- (0) Orejas levemente cubiertas de pelos.
- (1) Orejas densamente cubiertas de pelos.

En su mayoría, los roedores akodontinos poseen pabellones auditivos levemente recubiertos de pelos. Taxones como *Akodon boliviensis*, *A. spegazzinii*, *Necromys lactens*, *Juscelinomys candango*, *J. huanchacae*, *Scapteromys* spp., entre otros, muestran orejas más densamente pilosas (estado 1). *Abrawayaomys* exhibe el estado de carácter 0, con orejas levemente pilosas.

**\*Carácter 16.- Pilosidad de la región supra-rinaria:**

- (0) Región supra-rinaria moderadamente cubierta de pelos cortos (“desnuda”).
- (1) Región supra-rinaria cubierta por abundantes pelos.

Para la identificación y definición de las estructuras asociadas al rinario y áreas adyacentes (caracteres 16-23, Fig. 2.3.1.3), se siguió a Brown (1971), Hill (1947, 1948) y Haidarliu *et al.* (2012, 2013). Para la apreciación de la mayoría de los caracteres asociados al rinario es necesario contar con materiales frescos o conservados en fluido.

La región supra-rinaria de los akodontinos tiende a estar cubierta por abundantes pelos (e.g., *Akodon affinis*, *A. albiventer*, *Deltamys kempi*, *Necromys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp., *Scapteromys* spp. y *Thaptomys nigrita*). En el caso de *Thaptomys*, los pelos son levemente más cortos que en los otros taxones codificados en el estado 1. Contra esto destacan *Bibimys labiosus*, *Blarinomys breviceps* y *Brucepattersonius* spp. por tener regiones supra-rinarias de apariencia desnuda, moderadamente cubierta de pelos muy cortos (estado 0) que solo es posible ver bajo magnificación. *Abrawayaomys* comparte la condición típica de la tribu.

**\*Carácter 17.- Pliegue dorsal del rinario:**

- (0) Continuo.
- (1) Dividido.

En la mayoría de los akodontinos y en el grupo externo, el pliegue dorsal del rinario es continuo. Sin embargo, en los especímenes de *Oxymycterus* aquí revisados, esta región está interrumpida por la penetración de la región supra-rinaria (estado 1) que contacta con la parte superior del rinario (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 18.- Forma del pliegue dorsal del rinario:**

- (0) Pliegue dorsal delgado, de forma alargada.
- (1) Pliegue dorsal voluminoso, en forma de “mariposa”.

La condición típica de este carácter en Akodontini es presentar un pliegue dorsal delgado y alargado (estado 0), tal es el caso de *Akodon* (e.g., *A. affinis*, *A. albiventer*, *A. dolores*, *A. iniscatus*), *Deltamys kempi*, *Necromys* (e.g., *N. lasiurus*, *N. obscurus*) y *Thaptomys nigrita*. *Oxymycterus* es tipificado con este mismo estado de carácter, sin embargo, su pliegue dorsal es levemente más destacado hacia los laterales que los otros taxones agrupados en esta condición. Por el contrario, pliegues dorsales voluminosos son observados en *Bibimys labiosus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi*, *Scapteromys* spp. y en el grupo externo (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 19.- Surco horizontal secundario del rinario:**

- (0) Ausente o superficial.
- (1) Presente y destacado.

En el rinario es posible observar dos surcos que corren en sentido paralelo al pliegue dorsal. El primero de estos está ubicado debajo del pliegue dorsal y corresponde al surco horizontal secundario. Cuando está presente, alcanza la mitad de la almohadilla o puede unirse con el surco horizontal principal (carácter 20 y 21). La condición 1 es la más frecuente, con surcos horizontales secundarios incompletos presentes y claramente distinguibles. *Abrawayaomys* exhibe la misma condición. De los especímenes revisados, solo *Akodon affinis* parece carecer de surco horizontal secundario o su expresión es muy superficial (estado 0) (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 20.- Surco horizontal principal del rinario:**

(0) Superficial.

(1) Profundo.

La condición típica de los akodontinos y del grupo externo es presentar surcos horizontales principales profundos (estado 1) que varían en su longitud, pudiendo alcanzar la mitad de la almohadilla correspondiente (condición más frecuente) o extenderse y converger con el surco horizontal secundario (ver carácter 21). Destaca *Blarinomys breviceps* por presentar un surco horizontal principal profundo de igual longitud (corto) y expresión que el surco secundario. Únicamente, *Deltamys kempi* exhibe un surco horizontal principal superficial (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 21.- Conjunción de los surcos horizontales principal y secundario del rinario:**

(0) Ausente.

(1) Convergen formando una estructura semicircular.

En algunos de los taxones con surcos horizontales principal y secundario profundos y destacados, estos convergen formando una estructura de apariencia semicircular. Tal es el caso de *Bibimys labiosus*, algunos especímenes de *Necromys lasiurus*, *Scapteromys* spp. y el grupo externo. En los restantes akodontinos, no se verifica conjunción entre ambos surcos (estado 0) (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 22.- Surco medio del rinario:**

(0) Angosto.

(1) Ancho.

La mayoría de los akodontinos presenta el estado de carácter 0. En contraste, *Bibimys labiosus*, *Scapteromys* spp. y el grupo externo exhiben surcos medios del rinario amplios que separan de forma notable los tubérculos nasales. *Deltamys kempi*, y *Necromys lasiurus* también son tipificados en esta condición; sin embargo, la expresión del surco medio en estas especies es un poco menor que en los taxones antes mencionados (Fig. 2.3.1.3).

**\*Carácter 23.- Pliegue ventral del rinario hacia los laterales:**

(0) Estrecho.

(1) Amplio.

Este carácter refiere al pliegue ubicado en la base del rinario y que se extiende hacia los laterales para formar el borde externo de las narinas externas.

En general, la porción del pliegue ventral que se encuentra directamente por debajo de los tubérculos nasales del rinario es de tamaño similar entre los akodontinos. Sin embargo, su expresión varía hacia los laterales. La condición 0 es la más frecuente observada en la tribu, representada en *Akodon* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi*, *Necromys* spp., *Oxymycterus paramensis*, *O. rufus* y *Thaptomys nigrata*. El pliegue ventral de *Bibimys labiosus*, *Scapteromys* spp. y el grupo externo se amplía notablemente hacia los laterales (estado 1). Esta condición junto a la unión de los surcos horizontales principal y secundario (carácter 21) y el surco medio amplio (carácter 22), confieren un aspecto particular al rinario, en forma de C (Fig. 2.3.1.3E).

**\*Carácter 24.- Tamaño relativo del labio superior:**

(0) Labio mediano, no bulboso.

(1) Labio grande, bulboso.

Por norma general, los akodontinos tienen labios superiores de tamaño mediano, es decir, no particularmente ostensibles (estado 0). Como excepción, las especies de



*Bibimys* poseen labios superiores de gran desarrollo y apariencia bulbosa, condición amplificada por la coloración rosada intensa que exhiben en los animales vivos o frescos (Fig. 2.3.1.4). Desde la descripción de *Bibimys*, Massoia (1980a) destaca su “hocico corto pero abultado y de tono rosado intenso”. Otros autores lo mencionan como un rasgo conspicuo que facilita su distinción en el campo (D’Elía *et al.* 2005, Gonçalves *et al.* 2005, Pardiñas *et al.* 2017c). El grupo externo comparte la condición más generalizada de los akodontinos (estado 0).

**\*Carácter 25.- Pilosidad del labio superior:**

- (0) Labio superior de apariencia casi desnuda, cubierta por pelos muy cortos.
- (1) Labio superior densamente piloso.

La condición más extendida en la tribu es tener el labio superior densamente cubierto de pelos (*e.g.*, *Akodon* spp., *Deltamys kempi*, *Necromys* spp., *Oxymycterus* spp., *Scapteromys* spp., *Thaptomys nigrita*). Por el contrario, *Bibimys labiosus* y *Blarinomys breviceps* comparten el estado 0, con el labio superior cubierto de pelos muy cortos que, a simple vista, le confieren una apariencia de “desnudo”. Destacan las especies de *Brucepattersonius* por poseer pelos más cortos que los taxones tipificados en la condición 1, sin llegar al extremo de *Bibimys* y *Blarinomys* (Fig. 2.3.1.4). En este sentido, el labio superior de *Brucepattersonius* fue codificado en el estado 0. *Abrawayaomys* se tipificó bajo la condición 1.

**\*Carácter 26.- Margen oral del labio superior:**

- (0) Cercado por pelos cortos.
- (1) Cercado por pelos medianos a largos.

En la mayoría de los akodontinos, el margen oral del labio superior está cubierto por pelos cortos (estado 0), destacando *Blarinomys breviceps* por poseer una hilera de pelos más cortos -con aspecto de “cerco”- que la norma general del grupo.

De los taxones examinados, *Bibimys labiosus*, *Brucepattersonius* spp. y *Scapteromys* spp. presentan esta área densamente cubierta por pelos blancos de mayor longitud (estado 1). Debido a la abundancia y longitud de estos pelos, en el caso de *Bibimys* se produce una clara delimitación circular del área nasolabial, excluyendo el labio inferior (Fig. 2.3.1.4.). *Abrawayaomys* presenta el estado 1.

**Carácter 27.- Longitud de vibrisas mistaciales:**

- (0) No alcanzan o alcanzan el inicio del pabellón auditivo, cuando son presionadas sobre la cabeza.
- (1) Alcanzan la mitad del pabellón auditivo o lo superan, cuando son presionadas sobre la cabeza.

Carácter modificado de Voss (1988). La mayoría de los representantes de Akodontini evaluados exhiben vibrisas mistaciales cortas, poco conspicuas, que no alcanzan el inicio del pabellón auditivo (estado 0). Las especies de *Brucepattersonius* poseen vibrisas de mayor longitud que la condición típica, alcanzando en algunos casos el inicio del pabellón auditivo. *Lenoxus apicalis* destaca por poseer vibrisas mistaciales muy largas, que exceden el pabellón auditivo al ser plegadas sobre la cabeza.

El grupo externo exhibe vibrisas largas que alcanzan la porción media del pabellón, por lo fue tipificado en la condición 1.

**Carácter 28.- Longitud de vibrisas superciliares:**

- (0) Ausentes o cortas, no alcanzan el inicio del pabellón auditivo cuando son presionadas sobre la cabeza.
- (1) Largas, cubren más de la mitad o superan el pabellón auditivo completo cuando son presionadas sobre la cabeza.

El estado de carácter más frecuente en los akodontinos es poseer vibrisas superciliares que no alcanzan el inicio del pabellón auditivo (estado 0). La condición 1 está representada en *Akodon aerosus* y *A. albiventer*, cuyas vibrisas superciliares superan la oreja en forma destacada. En *Abrawayaomys*, la longitud de las vibrisas superciliares se ajusta a la condición 1.

**Carácter 29.- Coloración dorsal patas y manos:**

- (0) Patas y manos de coloración uniforme.
- (1) Patas y manos bicolors, con el extremo distal de los dedos contrastantes.

Carácter destacado en Pardiñas *et al.* 2009a. La mayoría de los akodontinos muestran coloración dorsal uniforme en manos y patas. *Akodon albiventer*, *Necromys*

*amoenus* y *Kunsia tomentosus* presentan quirridios bicolors, en todos los casos con los extremos medio-distales de los dedos más claros y contrastantes. *Juscelinomys candango* posee pelos aislados de coloración más pálida en la superficie dorsal, aunque esto no llega a conformar el estado (1). *Lenoxus apicalis* es polimórfico para este carácter, encontrando individuos con patas y manos de coloración uniforme y otros con los extremos distales (fundamentalmente de las patas) más claros, cuya extensión varía pudiendo cubrir desde un tercio a más de la mitad de las estructuras. El grupo externo comparte la condición más frecuente (estado 0).

### **Carácter 30.- Almohadillas interdigitales de las manos:**

(0) Pequeñas y poco carnosas.

(1) Medianas a grandes y carnosas.

Carácter modificado de Teta (2013). La condición más extendida entre los akodontinos es presentar las almohadillas interdigitales (n= 3) medianas a grandes y carnosas (“fleshy”). Por el contrario, la situación menos frecuente es observada en *Blarinomys breviceps*, *Deltamys kempfi*, *Necromys amoenus*, *Oxymycterus* spp., *Scapteromys* spp. y *Thaptomys nigrata*, que presentan almohadillas pequeñas, poco carnosas (estado 0). En algunos casos, como se observa en *D. kempfi*, el relieve de estas estructuras es tan escaso que da un aspecto liso a toda la palma (Fig. 2.3.1.5).

En *Abrawayomys* se observan almohadillas interdigitales de tamaño medio, relativamente carnosas, por lo que fue tipificado en el estado 1.

### **Carácter 31.- “Sindactilia” de los dedos III y IV de la mano:**

(0) Ausente o incipiente.

(1) Moderada.

Carácter referido en la literatura para algunos akodontinos (Herskovitz 1990, Pardiñas *et al.* 2016) y el grupo externo (Pardiñas *et al.* 2015b). La sindactilia es un carácter ampliamente referido para marsupiales y se define como una condición donde los dedos II y III se encuentran reducidos y estrechamente conectados por la piel hasta al menos la base de la segunda falange (Goodric 1935).

La gran mayoría de los akodontinos aquí revisados presentan “sindactilia” moderada (estado 1, Fig. 2.3.1.5). Existe una leve tendencia a que los dígitos centrales

muestren una unión basal incipiente en *Akodon* spp. (e.g., *A. albiventer*, *A. budini*, *A. toba*), *Castoria angustidens*, *Juscelinomys* spp., *Necromys amoenus*, *Oxymycterus* spp. (i.e., *O. paramensis*, *O. quaestor*, *O. rufus*), *Scapteromys* spp. y *Thalpomys lasiotis*; mientras que en otros no hay vinculación evidente (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Thaptomys nigrita*). El grupo externo presenta “sindactilia” moderada (estado 1).

**Carácter 32.- Longitud relativa de los dígitos II y V de la mano (sin garra):**

- (0) Longitud del dedo V apenas menor o subigual a la longitud del dedo II.
- (1) Longitud del dedo V considerablemente menor que dedo II; en algunos casos dedo V “reducido”.

Para la codificación de este carácter, se siguió a Pacheco (2003). La condición general en la tribu y en el grupo externo es que la longitud del dedo V sea apenas menor que la del dedo II (estado 0). Por el contrario, en *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp., *Juscelinomys* spp. *Kunsia tomentosus*, *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita*, el dígito V es considerablemente pequeño, alcanzando aproximadamente 1/3 o menos de la longitud del dígito II (Fig. 2.3.1.5).

**Carácter 33.- Desarrollo y longitud de las garras de las manos:**

- (0) Garra corta, menor o igual a la mitad de la longitud del dedo correspondiente, frecuentemente sin quilla.
- (1) Garra mediana, menor a la longitud del dedo correspondiente, con quilla limitada a la base o hasta la mitad de la garra.
- (2) Garra larga, igual o mayor a la longitud del dedo correspondiente, con quilla que alcanza la mitad de la garra o la sobrepasa.

Para la codificación de este carácter se siguió a Stepan (1995), Pacheco (2003) y Tulli *et al.* (2015). La mayoría de los Akodontini poseen garras manuales medianas, de menor longitud que los dedos, con quilla limitada a la base o hasta la mitad de la garra (estado 1). Esta condición es la típica de especies del género *Akodon* (excepto *A. dolores*, *A. iniscatus* y *A. philipmyersi*), *Bibimys*, *Castoria*, *Deltamys*, *Lenoxus* y *Thalpomys*. Las especies estudiadas de *Necromys* (*N. lasiurus*, *N. lactens*, *N. obscurus*) exhiben garras cortas que no alcanzan la mitad de los dedos y se encuentran abiertas en la base (estado 0). *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*,

*Juscelinomys* spp. *Kunsia tomentosus*, *Oxymycterus* spp. *Podoxymys roraimae* *Scapteromys* spp. y *Thaptomys nigrita* presentan el estado 2 (Fig. 2.3.1.5). *Abrawayaomys* fue tipificado bajo el estado más frecuente para los akodontinos (estado 1).

**Carácter 34.- Ancho relativo de la base de las garras de la mano:**

- (0) Base de la garra menor o igual a la mitad del ancho del dedo.
- (1) Base de la garra congruente con el ancho del dedo.

Para la codificación de este carácter se siguió a Teta (2013). La condición más extendida en la tribu y presente también en el grupo externo corresponde a garras con base “reducida”, menor o igual a la mitad del ancho del dedo (estado 0), cuyos exponentes típicos son especies de *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, algunas especies de *Necomys* (e.g., *N. urichi*), *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita*. Entre los taxones con uñas de base amplia (estado 1) se encuentran *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys* spp., *Necomys* spp., *Oxymycterus* spp., *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp. (Fig. 2.3.1.5).

**Carácter 35.- Tipo de fanera en el póllex:**

- (0) Póllex terminado en una uña.
- (1) Póllex terminado en una garra.

Carácter modificado de Teta (2013). La mayoría de los akodontinos presentan un póllex rematado con una uña, es decir, una fanera redondeada (estado 0). Por el contrario, *Bibimys labiosus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp., *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp., muestran el póllex terminado en garra (estado 1). *Oxymycterus* se destaca por poseer el póllex muy reducido, pero, contra esto, una garra conspicua (Fig. 2.3.1.5). La tipificación de *Abrawayaomys* es el estado de carácter 0.

**Carácter 36.- Vibrisas ungueales en los dígitos de las manos:**

- (0) Virtualmente ausentes.
- (1) Presentes, cubren más de la mitad de la garra sin sobrepasar el ápice.
- (2) Presentes, sobrepasando el ápice de la garra.

Carácter modificado de Pacheco (2003) y Weksler (2006). En la mayoría de los akodontinos estudiados se observa la presencia de pelos o vibrisas ungueales en la base de las garras de la mano que no sobrepasan el ápice de la fanera (estado 1).

Algunas especies de *Akodon*, *Necromys* y *Thalpomys lasiotis* exhiben pelos ungueales largos que se extienden más allá del extremo de la uña (estado 2), mientras que *Bibimys labiosus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi* y *B. soricinus*, *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus* spp., *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp., virtualmente carecen de pelos ungueales (estado 0). El grupo externo presenta el estado 1.

### **Carácter 37.- Vibrisas ungueales en los dígitos de las patas:**

- (0) Ausentes o cortas, no sobrepasan la mitad de la garra.
- (1) Largas, cubren la garra o la sobrepasan.

Carácter modificado de Pacheco (2003) y Teta (2013). La condición típica en los akodontinos es poseer los dedos de las patas traseras con pelos ungueales que alcanzan el ápice de la garra o la sobrepasan (estado 1). *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus* spp. (excepto *O. quaestor*), *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp. se caracterizan por tener pelos ungueales ausentes o cortos que no alcanzan la mitad de la fanera. *Abrawayamys* presenta pelos ungueales abundantes y largos que sobrepasan la garra (estado 1).

### **Carácter 38.- Anillos de escamas en dedo I de la pata:**

- (0)  $\leq 2$  anillos.
- (1) 3 anillos.

Los caracteres 38-41 fueron evaluados en material preservado en fluido o a partir de pieles disecadas rehidratadas. En particular, para la interpretación de este carácter se siguió a Emmons y Patton (2005), quienes describen la presencia de anillos dermales completos o incompletos en especies de *Hylaeamys*.

La condición más frecuente en la tribu Akodontini es poseer 1 a 2 anillos dermales completos, compuesto de escamas pequeñas (estado 0). Algunas especies de *Akodon* (*A. azarae*, *A. philipmyersi*, *A. mimus*), *Oxymycterus* spp., *Necromys* (*N. lasiurus*, *N. obscurus*) y *Scapteromys* spp., entre otros, poseen 3 anillos dermales, Entre

estos, solo *Akodon azarae* tiene uno de los anillos incompleto. El grupo externo presenta 2 anillos dermales.

**Carácter 39.- Almohadillas metatarsales de los pies:**

- (0) Subiguales y redondeadas.
- (1) Desiguales, tenar alargada e hipotengar redondeada.

Carácter basado en Teta (2013). En Akodontini, la relación de las almohadillas metatarsales es poseer la tenar alargada y la hipotengar redondeada (estado 1) y, en algunos casos, ambas muy reducidas (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Oxymycterus* spp.). *Akodon dolores*, *Kunsia tomentosus*, *Podoxymys roraimae* y *Thaptomys nigrita* exhiben el estado de carácter 0 con almohadillas tenar e hipotengar redondeadas y subiguales de pequeño tamaño. En *Abrawayomyys*, la relación de las almohadillas tenar e hipotengar es la dada en la condición 1.

**Carácter 40.- Almohadillas interdigitales de las patas:**

- (0) Pequeñas, de relieve bajo.
- (1) Medianas, carnosas.

Weksler (2006) empleó tres estados combinados para describir la variación de las almohadillas plantares de Oryzomyini. Aquí, se establecen dos estados que dan cuenta de la variación de la tribu Akodontini.

La mayoría de los akodontinos y el grupo externo presentan el estado 1, con almohadillas interdigitales plantares (n= 4) medianas, carnosas y equidistantes. Sin embargo, taxones como *Blarinomys breviceps*, *Deltamys kempi*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus* y *Oxymycterus* spp., poseen almohadillas muy pequeñas con escaso relieve (estado 0).

**Carácter 41.- Superficie plantar de las patas:**

- (0) Superficie mayormente lisa, sin escamas evidentes.
- (1) Superficie escamada.

Codificación basada en Pacheco (2003), para la región libre entre las almohadillas metatarsales e interdigitales. Por lo general, la superficie plantar de los

akodontinos se encuentra cubierta de escamas (estado 1), que varían levemente en tamaño y pigmentación (e.g., escamas escasamente pigmentadas en *Deltamys* contra lo observado en *Oxymycterus*). En contraste, *Akodon albiventer*, *A. affinis*, *A. mimus*, *Bibimys labiosus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Podoxymys roraimae* y *Thaptomys nigrita* presentan superficies mayormente lisas, con pocas o ninguna escama detectable (estado 0). La superficie plantar de *Abrawayaomys* se encuentra cubierta de escamas, compartiendo la condición más frecuente con los akodontinos.

**Carácter 42.- Longitud relativa del hálux:**

- (0) Extremo distal del hálux, incluyendo garra, no sobrepasa el extremo del dedo V.
- (1) Extremo distal del hálux, incluyendo garra, alcanza o sobrepasa el extremo del dedo V.

A diferencia de la codificación de Pacheco (2003), quien evaluó el tamaño del hálux en relación con el dígito II a partir de material esquelético, aquí se estimó el tamaño relativo del hálux en relación al dedo V (considerando la garra de ambos dedos). La observación se efectuó sobre material preservado en fluido y, subsidiariamente, a partir de pieles disecadas.

Típicamente, en los akodontinos, el dedo I no sobrepasa el extremo del dedo V (estado 0). Entre los akodontinos que exhiben la condición menos frecuente (estado 1), con el dígito I alcanzando o sobrepasando el extremo del dedo V, se encuentran *Blarinomys breviceps*, *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus* spp. y *Thaptomys nigrita*. *Abrawayaomys* fue tipificado bajo la condición más frecuente (estado 0).

**Carácter 43.- Promontorio anal:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

Carácter modificado de Pacheco (2003) quien describe este rasgo como “ano protuberante”, estableciendo una relación comparativa con el tamaño del prepucio. Para Akodontini, se evaluó su presencia identificando si el ano se encuentra situado sobre una estructura circular bulbosa en la base de la cola. Este carácter no se aprecia con detalle en pieles secas, por lo que fue examinado mayoritariamente en ejemplares



frescos o conservados en fluido. Consecuentemente, para aquellos taxones en los cuales se carece de este tipo de material, fue anotado como dato faltante.

La mayoría de los taxones revisados presentan el estado de carácter 0, dado que carecen de esta estructura protuberante. Las especies de *Brucepattersonius* y *Oxymycterus* son los únicos akodontinos que poseen promontorio anal (Fig. 2.3.1.1). El grupo externo carece de esta protuberancia.

#### **Carácter 44.- Número de mamas:**

(0) 4 mamas (=2 pares).

(1) 6 mamas (=3 pares).

(2) 8 mamas (=4 pares).

Para la codificación de este carácter se siguió a Steppan (1995), adaptándose a tres estados de carácter para abarcar la variación observada en Akodontini. La ubicación anatómica de cada par de mamas sigue el esquema sugerido por Voss y Carleton (1993). Los datos fueron tomados primariamente de observaciones sobre pieles disecadas y material preservado en fluido y complementados con información disponible en la literatura (*e.g.*, Massoia y Fornes 1964, Hershkovitz 1990, Pacheco 2003, Pardiñas *et al.* 2009a, Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2017a, b).

Típicamente, los akodontinos presentan 8 mamas en posición pectoral, torácica o postaxial, abdominal e inguinal (estado 2). Existe variación en la posición del par ubicado en la región torácica o hacia la región axial. *Bibimys* constituye un caso especial pues posee una dotación mamaria diferente, con 4 mamas (estado 0), las cuales se ubican en posición abdominal e inguinal o para-vaginal (Pardiñas *et al.* 2017a). El ejemplar de *B. chacoensis* examinado por Pardiñas *et al.* (2017c) presenta, además, una mama impar para-vaginal, que no fue posible contrastar con otros individuos, por lo que no se consideró en la codificación de este carácter. *Juscelinomys huanchacae* y las especies de *Oxymycterus* aquí incluidas también poseen 2 pares de mamas (estado 0). La dotación mamaria de *Brucepattersonius* spp. y *Thalpomys lasiotis* es de 6 mamas, mientras que *Thaptomys* es polimórfico para este carácter, pues se registran hembras con 6 y 8 mamas (estados 1 y 2).

El grupo externo tiene cuatro pares de mamas (pectorales, torácicas, abdominales e inguinales).

**Carácter 45.- Par de mamas torácico:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Como se destaca en el carácter previamente reseñado, la posición del par de mamas ubicado en la región torácica resulta variable. Para establecer su localización se sigue a Pacheco (2003) quien restringe su posición a los laterales, posteriores (pero no cerca) al origen del antebrazo.

A pesar de las numerosas entradas faltantes para este carácter, la condición más representada entre los especímenes aquí revisados es la de poseer el par de mamas de ubicación torácica (*e.g.*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp., *Thaptomys nigrita*). En aquellos taxones que exhiben la condición 0 se observa la presencia de mamas axiales o postaxiales en lugar de torácicas.

### SISTEMA DIGESTIVO

**\*Carácter 46.- Bordas de la lengua:**

(0) Bordas paralelos.

(1) Bordas convergentes hacia la parte posterior.

Para la identificación y definición de los caracteres asociados a la lengua (caracteres 46-49), se utilizaron como referencias a Sonntag (1924, 1925), Vorontsov (1959), Bradley (1971) y Kilinc *et al.* (2010). Estos caracteres fueron evaluados en animales preservados en fluido.

Para el grupo externo, no fue posible acceder a material fresco o en fluido por lo que tanto aquellos de lengua como de paladar blando (*i.e.*, caracteres 46-53) se trataron como datos faltantes. La mayoría de los especímenes revisados poseen los bordes de la lengua paralelos (estado 0), mostrando la lengua alargada de igual ancho en toda su extensión. *Necromys lasiurus* y *N. obscurus* exhiben lenguas cuyos bordes convergen hacia la parte posterior, confiriéndole un aspecto espatulado (Fig. 2.3.1.6).

**\*Carácter 47.- Prominencia (torus) lingual:**

(0) Poco conspicua.

(1) Conspicua.

La condición general de los especímenes analizados es poseer prominencias linguales poco conspicuas (estado 0). De las especies aquí revisadas, solo *Akodon azarae*, *A. budini*, *A. dolores* y *Necromys lasiurus*, *N. obscurus*, *Scapteromys aquaticus* y *Thalpomys lasiotis* presentan prominencias linguales notables (estado 1), aunque difieren en la extensión de su borde anterior (Fig. 2.3.1.6).

**\*Carácter 48.- Surco semilunar:**

- (0) Superficial o de profundidad media, sin alcanzar los márgenes laterales de la lengua.
- (1) Profundo, alcanzando los márgenes laterales de la lengua.

El surco semilunar corresponde a la depresión o fisura que se forma anteriormente a la prominencia lingual. Su expresión puede ser superficial, como es el caso de algunas especies de *Akodon* (e.g., *A. iniscatus*), *Brucepattersonius iheringi*, *Oxymycterus paramensis*, *O. rufus* y *Thaptomys nigrita*, o de profundidad media, como ocurre en otras especies de *Akodon* (e.g., *A. azarae*, *A. dolores*), *Bibimys torresi*, *Deltamys kempfi*, *Thalpomys lasiotis* o *Scapteromys aquaticus*. En ambos casos, sin alcanzar los márgenes laterales de la lengua. *Necromys lasiurus* y *N. obscurus* son los únicos akodontinos examinados que exhiben la condición 1, con surcos semilunares profundos cuyos extremos alcanzan los bordes de la lengua (Fig. 2.3.1.6).

**\*Carácter 49.- Forma de la papila circunvalar:**

- (0) Circular u ovalada.
- (1) En forma de quilla.

En Akodontini -condición extendida para otros sigmodontinos (véase Lomagno 2013)- no existe variación en cuanto al número de papilas circunvalares. En todos los especímenes se observó la presencia de una papila, cuya forma puede ser circular u ovalada o en forma de quilla.

La condición más frecuente observada es poseer una papila circunvalar en forma de quilla (estado 1), presente en la mayoría de los taxones evaluados (e.g., *Akodon iniscatus*, *Bibimys torresi*, *Brucepattersonius iheringi*, *Deltamys kempfi*, *Necromys obscurus*, *Scapteromys aquaticus*, *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita*). La papila de *Oxymycterus* spp. es circular tendiendo a ovalada (Fig. 2.3.1.6).

**\*Carácter 50.- Tamaño relativo de la papila palatina:**

(0) Poco destacada.

(1) Prominente.

Para la descripción e identificación de las estructuras en el paladar blando (caracteres 50-53), se sigue la nomenclatura de Quay (1954). Estos caracteres fueron evaluados únicamente en animales preservados en fluido.

Algunos autores (*e.g.*, Carleton 1980, Pantalacci *et al.* 2008) consideran la papila palatina (o papila incisiva) como una cresta diastémica más; sin embargo, aquí es tratada como una estructura diferente cuya expresión varía entre los taxones estudiados. Myers *et al.* (1990), en su evaluación del grupo *boliviensis* de *Akodon*, siguen la terminología de Carleton (1980), pero no reconocen esta estructura como una cresta diastémica. La expresión de la papila varía entre los akodontinos, siendo la condición más frecuente el estado 0 (poco destacada), mostrando una estructura subtriangular de escaso relieve (*e.g.*, *Bibimys torresi*, *Deltamys kempi*, *Thaptomys nigrita*), que en algunos casos puede tener extensiones laterales más o menos marcadas (*e.g.*, *Oxymycterus rufus*). *Akodon iniscatus*, *Necromys obscurus* y *Scapteromys aquaticus* poseen una papila palatina prominente por lo que fueron tipificados en el estado 1 (Fig. 2.3.1.7).

**Carácter 51.- Número de arrugas diastémicas:**

(0) Dos.

(1) Tres.

Carleton (1980) denomina a estas estructuras arrugas palatinas completas para diferenciarlas de las arrugas incompletas presentes entre las series molares. La descripción de Quay (1954) no abarca estas estructuras interdentes. En general, las arrugas diastémicas varían en relieve y forma (fundamentalmente la primera cresta), encontrando una progresión entre arrugas rectas a curvadas.

La mayor parte de los akodontinos poseen dos arrugas diastémicas (estado 0) con escaso relieve, como es el caso de especies de *Akodon* (*e.g.*, *A. mimus*, *A. spegazzinii*), *Bibimys torresi*, *Brucepattersonius iheringi*, *Deltamys kempi*, o más conspicuas, como en *Oxymycterus rufus*. Destaca *Scapteromys aquaticus* por poseer tres arrugas (estado 1) de gran desarrollo (Fig. 2.3.1.7).

**\*Carácter 52.- Número de pares de arrugas interdentes:**

(0) Cuatro.

(1) Cinco.

Carácter que alude a los pares de arrugas ubicadas entre las series molares (interdentales sensu Quay 1954), siendo las primeras aquellas que se encuentran a la altura del anterocono del M1. Carleton (1980) y Myers *et al.* (1990) cuantifican estas estructuras, a las que denominan arrugas palatales incompletas.

La condición más frecuente en Akodontini es el estado 0, que implica poseer cuatro pares de arrugas interdentes, que varían en su patrón (forma y distancia entre arrugas). Solo *Akodon budini*, *A. mimus*, *Oxymycterus paramensis*, *O. rufus* y *Scapteromys aquaticus* poseen cinco pares (Fig. 2.3.1.7).

**\*Carácter 53.- Diseño de las arrugas interdentes:**

(0) Mayormente rectas.

(1) Curvas, dirigidas hacia atrás en la línea media.

Arrugas interdentes curvas e inclinadas hacia la parte posterior es la condición típica de Akodontini (*e.g.*, *Akodon boliviensis*, *A. iniscatus*, *Bibimys torresi*, *Necromys obscurus*, *Scapteromys aquaticus* y *Thaptomys nigrita*). La curvatura de las arrugas interdentes de *Oxymycterus rufus* y *Scapteromys aquaticus* es más pronunciada. En *Thalpomys lasiotis*, la primera cresta interdental tiende a curvarse mientras el trayecto de las arrugas restantes tiende a ser mayormente recto. Algunas especies de *Akodon* (*e.g.*, *A. aerosus*, *A. mimus*, *A. spegazzinii*), *Brucepattersonius iheringi* y *Deltamys kempfi*, son algunos de los akodontinos que exhiben arrugas mayormente rectas (Fig. 2.3.1.7).

**Carácter 54.- Distribución de los epitelios glandular y cornificado en el estómago:**

(0) Epitelio glandular y cornificado distribuido de forma subigual, coincidiendo aproximadamente con las principales divisiones del estómago, antrum y corpus, respectivamente (tipo A).

(1) Epitelio glandular ligeramente reducido, corpus de mayor tamaño que el antrum (subtipo A').

- (2) Epitelio cornificado ligeramente reducido, antrum de mayor tamaño que el corpus (subtipo A").
- (3) Epitelio glandular limitado a un área en forma de “disco” en la parte posterior del estómago (tipo B).
- (4) Epitelio glandular restringido a un divertículo (o “bolsillo”) en la región posterior que se conecta con el lumen del estómago a través de un pequeño orificio (tipo C).

La tipificación y terminología de este carácter es la discutida en detalle por Pardiñas *et al.* (2020), con base en aquella de Vorontsov (1967, 1979) y Carleton (1973). Los datos fueron tomados primariamente de disecciones y observaciones de material preservado en fluido y complementados con lo registrado en la literatura (*e.g.*, Carleton 1973, Vorontsov 1979, Hershkovitz 1966, 1998, Finotti *et al.* 2003, Emmons y Patton 2012, Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2020). A diferencia de los estados 3 y 4, que involucran cambios más profundos en la proporción y distribución del epitelio glandular, los estados de carácter 1 y 2 son leves modificaciones del estado 0 que implican la reducción o extensión del epitelio glandular, resultando en la división desigual del antrum y corpus (Pardiñas *et al.* 2020). Para dar cuenta de esta variación en Akodontini, se han codificado como estados diferentes.

La condición más extendida entre los akodontinos es poseer los epitelios glandular y cornificado distribuidos subigualmente, incluyendo sus modificaciones (estados 1 y 2). Entre los taxones que exhiben el estado 0 se encuentran los géneros *Akodon*, *Castoria*, algunas especies de *Necromys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*. El estado 1 está representado por *Bibimys* y *Podoxymys*, mientras que el estado 2 se encuentra en *Deltamys* y *Necromys*. Las especies de *Scapteromys* presentan el estado 3, donde el antrum y el corpus se encuentran recubiertos principalmente por epitelio cornificado mientras que el epitelio glandular está limitado a un área en forma de disco en la parte posterior del estómago (gran curvatura). Los géneros *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Juscelinomys*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Oxymycterus* tienen el epitelio glandular restringido a un divertículo (Fig. 2.3.1.8). *Abrawayaomys* comparte la condición típica (estado 0).

#### **Carácter 55.- Vesícula biliar:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

La información para este carácter está basada en observaciones de material preservado en fluido y complementada con literatura (e.g., Vorontsov 1979, Myers *et al.* 1990, Voss 1991, Gonçalves *et al.* 2005, Geise *et al.* 2004, Patton *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2017a, Pardiñas *et al.* 2020).

La condición típica de los akodontinos es poseer vesícula biliar (estado 1), tal como se verifica en los géneros *Castoria*, *Deltamys*, *Kunsia*, *Podoxymys*, *Scapteromys* y *Thalpomys*. Se desconoce este carácter para *Gyldenstolpia* y *Juscelinomys*, por lo que fueron codificados como dato faltante. En tanto, *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus* son tipificados con el estado 0.

Steppan (1995) realiza una breve referencia a la falta de vesícula biliar en *Lenoxus apicalis*; sin embargo, el autor no registra ningún individuo de esta especie en el apéndice del material revisado, aspecto que sugiere que se trata de un lapsus calami. La disección de varios ejemplares de *Lenoxus* de Bolivia, ha confirmado la falta de vesícula en este género monotípico (Pardiñas *et al.* 2020).

Para algunos taxones se registra, aparentemente, variación intra e interespecífica (e.g., *Akodon* spp., *Bibimys* spp. *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus dasytrichus*, *O. rufus*, *Thaptomys nigrata*). Por ejemplo, Pardiñas *et al.* (2017c) reportan dos especímenes (uno de *B. chacoensis* y otro de *B. torresi*) que carecen de vesícula biliar y un tercer individuo de *B. chacoensis* que posee una estructura diminuta equiparable con la vesícula biliar. Gonçalves *et al.* (2005) informan la presencia de esta estructura en especímenes de *B. labiosus*. Sin embargo, como se discute en Pardiñas *et al.* (2020) es probable que parte de esta polimorfía sea espuria. Determinar la presencia o ausencia de vesícula biliar requiere no solo de un mínimo conocimiento anatómico sino también de material bien conservado. *Abrawayaomys* posee el estado menos frecuente, careciendo de vesícula biliar (estado 0).

#### SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO

##### **Carácter 56.-Número de pares de glándulas prepuciales:**

(0) Una.

(1) Dos.

La terminología utilizada para el sistema reproductor masculino está basada en Hooper y Hart (1962), Hooper y Musser (1964a), Lidicker (1968) y Voss y Linzey

(1981). Los caracteres (56-62), fueron primariamente tomados de literatura (Hooper y Musser 1964a, Hershkovitz 1966, Carleton 1980, Voss y Linzey 1981, Díaz de Pascual y Péfaur 1982, Spotorno 1986, Spotorno 1992, Myers y Patton 1989a, b, Myers *et al.* 1990, Pacheco 2003, Bezerra 2005, Gonçalves *et al.* 2005, Teta *et al.* 2007, Pardiñas *et al.* 2015b, Patton *et al.* 2015) y contrastados, cuando fue posible, con material fresco o preservado en alcohol.

La condición más frecuente en los akodontinos es poseer un par de glándulas prepuciales (estado 0). Entre las especies con información disponible, destacan *Oxymycterus delator* y *O. rufus* por poseer dos pares (estado 1), condición también reportada como frecuente para otros sigmodontinos (*e.g.*, ictiomínos, orizomínos, filotínos). Se desconoce la condición para el grupo externo, por lo que se considera como dato faltante.

#### **Carácter 57.- Número y tamaño de glándulas prostáticas ventrales:**

(0) Un par.

(1) Dos pares de tamaño normal.

(2) Dos pares: uno de los pares de menor tamaño que la condición normal.

Las glándulas prostáticas ventrales están conformadas por un par medio y otro lateral. Entiéndase como condición "normal" lo señalado por Voss y Linzey (1981), quienes indican que los lóbulos de las glándulas prostáticas mediales suelen ser más largos que los laterales, los que a su vez son cortos y anchos.

La condición más frecuente en akodontinos (*e.g.*, *Akodon*, *Necromys*) es poseer dos pares de glándulas prostáticas ventrales, siendo una de estos de menor tamaño que la condición normal (estado 2). En estos casos, el tamaño de las glándulas prostáticas mediales es un tercio o la mitad del tamaño del par prostático lateral. *Oxymycterus delator*, *O. rufus* y *Scapteromys aquaticus* presentan dos pares de glándulas prostáticas ventrales de tamaño normal (estado 1), mientras que *Thaptomys nigrita* posee solo un par, que de acuerdo con Voss y Linzey es homologable -por posición anatómica- al par ventral lateral. No se dispone de información para el grupo externo.

#### **Carácter 58.- Papila dorsal del glande:**

(0) Simple.

(1) Compuesta o multilobulada.



En general, los akodontinos poseen papilas dorsales simples que puede ser un montículo sencillo (*e.g.*, *Bibimys labiosus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Scapteromys tumidus*), en algunos casos de menor expresión (*e.g.*, *Oxymycterus paramensis*). Hooper y Musser (1964a) señalan que *Akodon boliviensis* y *Necromys obscurus* poseen una estructura más alargada, en tanto que *N. urichi* tiene una papila amplia y profunda. Hershkovitz (1966) indica que la papila dorsal del glande en *S. tumidus* es multilobulada, condición contradicha por Bezerra (2005), quien refiere una papila simple para la especie. No se dispone de información para el grupo externo.

**Carácter 59.- Espinas en la papila dorsal:**

- (0) Ausentes.
- (1) 1 a 3 espinas.
- (2) > 3.

La condición más frecuente es la que presentan *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus paramensis* y *Scapteromys* spp., caracterizados por poseer de 1 a 3 espinas, dispuestas apical o subapicalmente. *Akodon azarae* y *A. boliviensis*) suelen presentar numerosas espinas pequeñas (estado 2), en tanto *Bibimys labiosus*, *Necromys obscurus*, *N. urichi* y *Kunsia tomentosus* carecen de espinas (estado 0). Se desconoce la condición para el grupo externo.

**Carácter 60.- Lóbulos de la uretra:**

- (0) Lóbulos cortos, no se extienden más allá de los montículos laterales del báculo.
- (1) Lóbulos largos, alcanzan o se extienden ligeramente más allá de los montículos laterales del báculo.

En los akodontinos y el grupo externo, la condición más frecuente es el estado 1, donde los lóbulos de la uretra son largos y alcanzan o se extienden ligeramente más allá del límite de los montículos laterales del báculo. *Necromys urichi* es el único taxón evaluado para el cual se reportan lóbulos cortos (estado 0).

**Carácter 61.- Espinas en los lóbulos de la uretra:**

- (0) Ausentes.
- (1) Presentes.

La mayoría de los akodontinos considerados para este carácter tienen los lóbulos de la uretra con espinas, tal es el caso de *Akodon* (*A. azarae*, *A. paranaensis*), *Necromys urichi*, *Oxymycterus paramensis*, *Oxymycterus rufus* y *Scapteromys aquaticus*. La condición 0, con lóbulos uretrales carentes de espinas, está representada por *Bibimys labiosus*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys obscurus* y *Scapteromys tumidus*. De acuerdo a Pardiñas *et al.* (2015b), *Abrawayaomys* comparte esta última condición.

**Carácter 62: Promontorio central del báculo:**

- (0) No alcanza el borde del cráter.
- (1) Se extiende más allá del borde del cráter.

Para la mayoría de los akodontinos analizados, el promontorio central del báculo se extiende más allá del borde de la abertura central o cráter (estado 1). *Deltamys kempi*, *Oxymycterus rufus*, *Thalpomys lasiotis* y el grupo externo presentan un promontorio central de mayor longitud, el cual se extiende más allá del borde del cráter (estado 1). Se desconoce la condición para el grupo externo.

CRÁNEO

**Carácter 63.- Crestas lambdoideas:**

- (0) Ausentes o poco desarrolladas.
- (1) Marcadas, bien desarrolladas.

La mayoría de los Akodontini tienen crestas lambdoideas poco desarrolladas (estado 0). Algunos de los taxones que exhiben crestas lambdoideas marcadas (estado 1) son *Akodon albiventer*, *A. spegazzinii*, *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys amoenus*, *Oxymycterus rufus* y *Scapteromys* spp. *Abrawayaomys* exhibe la condición más frecuente observada en la tribu (estado 0).

**Carácter 64.- Borde anterior de los nasales y premaxilares:**

- (0) Terminan antes o sobre el plano que define la cara anterior de los incisivos.
- (1) Moderadamente proyectados por delante de los incisivos, sin formar un “tubo” rostral.

(2) Se extienden por delante de los incisivos, formando una proyección a modo de “tubo” rostral.

Este carácter se refiere a la extensión de los premaxilares y nasales en relación al plano anterior de los incisivos y la potencial formación de un “tubo” rostral. Está basado en las descripciones de Hershkovitz (1966, 1994) y sigue la codificación de Steppan (1995) y Teta (2013).

La mayor parte de los akodontinos evaluados presentan nasales y premaxilares que terminan antes o sobre el plano que define la cara anterior de los incisivos (e.g., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Necromys* spp., *Thalpomys cerradensis*), seguido por aquellos que apenas se proyectan por delante de los incisivos, sin formar un “tubo” (estado 1, *Akodon* spp., *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempii*, *Podoxymys roraimae*). *Abrawayaomys* comparte esta condición. *Akodon mimus*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis* y las especies de *Oxymycterus* (e.g., *amazonicus*, *dasytrichus*, *rufus*, *quaestor*) presentan “tubo” rostral (estado 2, Fig. 2.3.1.9).

En algunos taxones se registran pequeñas osificaciones (os rostri, Fig. 2.3.1.10) ubicadas delante de los nasales, insertas en el cartílago nasal, pares o impares. Detectadas por Hinojosa *et al.* (1987) y reportadas luego por Hershkovitz (1994) y Pardiñas *et al.* (2009a), fueron mencionadas en *Kunsia*, *Oxymycterus*, *Scapteromys* y observadas también en *Lenoxus apicalis* en esta tesis. Hinojosa *et al.* (1987) mencionan que el espécimen de *Blarinomys breviceps* reportado por Matson y Abrawaya (1977) podría también presentar esta osificación prenasal. Los especímenes aquí revisados para esa especie no mostraron rastros de esta estructura. Al tratarse de un rasgo difícil de apreciar, dependiente en muchos casos de la preparación y limpieza del material, su presencia no fue evaluada ni cuantificada en esta revisión<sup>4</sup>.

#### **Carácter 65.- Extensión posterodorsal del premaxilar:**

(0) Premaxilar corto, finalizando anteriormente al borde posterior de los nasales.

---

<sup>4</sup> Hershkovitz (1994: 5) describe estas osificaciones, destaca su presencia irregular en varios sigmodontinos (entre los cuales indica a *Akodon kofordi*) y discute un posible papel de las mismas, al menos para *Oxymycterus*, como sostén del extremo del hocico y una posible relación con la actividad de hozar.

(1) Premaxilar largo, finalizando al mismo nivel que el borde posterior de los nasales.

Carácter modificado de Stepan (1995). Se considera un premaxilar corto cuando la sutura premaxilo-maxilar se ubica anteriormente al borde posterior de los nasales, sin contactar con este o la línea horizontal que podría trazarse en dicho margen.

La condición típica de los Akodontini es presentar premaxilar corto. Algunos de los ejemplos de esta condición son *Akodon affinis*, *A. mimus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys huanchacae*, *Lenoxus apicalis*, *Podoxymys roraimae*, entre otros. Por el contrario, entre los taxones que exhiben la condición 1 se encuentran *A. albiventer*, *A. azarae*, *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Kunsia tomentosus*, etc. *Thalpomys lasiotis* exhibe ambas condiciones por lo que se considera polimórfico para este carácter. *Abrawayaomys* es tipificado en el estado 0.

#### **Carácter 66.- Sutura premaxilo-maxilar:**

(0) Recta o casi recta.

(1) Moderadamente arqueada.

Carácter basado en la codificación de Stepan (1995) y Pacheco (2003). Por lo general, la sutura premaxilo-maxilar de los akodontinos es arqueada, de bordes bastante aserrados. Contra esto, se encuentran *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Necromys amoenus*, *N. obscurus*, *Oxymycterus rufus*, *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp., entre otros, que exhiben suturas más bien rectas (estado 0). La sutura premaxilo-maxilar en el grupo externo sigue la condición 0.

#### **Carácter 67.- Bordes externos de los nasales:**

(0) Bordes externos mayormente paralelos.

(1) Bordes externos moderadamente divergentes o divergentes hacia la mitad anterior.

Carácter modificado de Teta (2013). El estado más frecuente de la tribu y el grupo externo es poseer nasales con bordes externos expandidos hacia la mitad anterior (estado 1), existiendo un rango de variación desde moderadamente divergentes (e.g., *Akodon mimus*, *Oxymycterus rufus*, *Thaptomys nigrata*) a marcadamente divergentes (e.g., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Lenoxus apicalis*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys*

*aquaticus*). En algunas especies, la divergencia anterior de los márgenes externos se ve acentuada por la expansión de los nasales hacia los laterales (ver carácter 70, Fig. 2.3.1.9). En *Akodon sylvanus* y *Kunsia tomentosus* los bordes tienden a ser mayormente paralelos.

**Carácter 68.- Extensión posterior de los nasales:**

(0) Nasales cortos; el margen posterior no sobrepasa o alcanza la intersección maxilar-frontal-lagrimal.

(1) Nasales largos; el margen posterior se extiende más allá de la intersección maxilar-frontal-lagrimal.

Carácter modificado de Stepan (1995). En la mayoría de los akodontinos se registran nasales cortos, cuyo margen posterior no sobrepasa la intersección de los huesos maxilar, frontal y lagrimal (estado 0), o en algunos casos, solo lo alcanza. Entre los taxones que exhiben nasales largos se encuentran *Akodon affinis*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis*, *Podoxymys roraimae* y *Scapteromys* spp. *Abrawayomys* es codificado en el estado 0.

**Carácter 69.- Forma del borde posterior de los nasales (juzdado en forma conjunta):**

(0) Recto o redondeado.

(1) Acuminado.

Para la codificación de este carácter se ha seguido a Weksler (2006). La condición más extendida en los akodontinos es presentar nasales de borde posterior redondeado (e.g., *Akodon albiventer*, *Necomys* spp., *Oxymycterus rufus*, *Thaptomys nigrita*) o tendiendo a recto (e.g., *Akodon philipmyersi*, *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, Fig. 2.3.1.9). La condición 1, dada por nasales de margen posterior acuminado (agudo), se verifica en *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempi*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp. y *Thalpomys cerradensis*.

Ambas condiciones son observadas en especímenes de *Akodon mimus*, *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Thalpomys lasiotis*, por lo que se anotan

como polimórficos para el carácter. El borde posterior de los nasales en *Abrawayaomys* es acuminado (estado 1).

**\*Carácter 70.- Expansión lateral de los nasales:**

- (0) Ausente: región premaxilar anterior completamente visible en norma dorsal.
- (1) Presente: región premaxilar anterior parcial o completamente oculta en norma dorsal.

Carácter definido en esta contribución que hace referencia a la cobertura anterior de los nasales en vista dorsal, anteriormente a la fisura nasolagrimal. En Akodontini, la condición generalizada es aquella donde el premaxilar se encuentra completamente visible (estado 0) a lo largo de toda la extensión de los nasales. El grupo externo comparte este estado.

*Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempi*, *Lenoxus apicalis*, y *Oxymycterus* spp. son algunos de los akodontinos que presentan el tercio anterior de los nasales ensanchados, ocultando parte de los premaxilares en vista dorsal. En algunas otras especies de *Akodon* (e.g., *A. albiventer*, *A. lindberghi*), los nasales se expanden ligeramente sin alcanzar el grado de los taxones recientemente mencionados, cubriendo parcialmente la región premaxilar anterior (Fig. 2.3.1.9).

**Carácter 71.- Contacto óseo del lagrimal:**

- (0) Lagrimal contactando igualmente el maxilar y el frontal.
- (1) Lagrimal contactando mayormente el maxilar.
- (2) Lagrimal contactando mayormente el frontal.
- (3) Lagrimal contactando mayormente el maxilar y extendiéndose en forma notable hacia el arco cigomático.

Carácter referido en Weksler (2006) y Teta (2013). Por lo general, los akodontinos presentan lagrimales de tamaño medio que contactan en igual proporción con el maxilar y frontal (estado 0). La condición 1 es observada en *Akodon affinis*, *A. boliviensis*, *A. mimus*, *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., especies de *Necromys* (i.e., *N. lactens*, *N. obscurus*) *Thalpomys lasiotis* entre otros. Entre las especies cuyos lagrimales contactan mayormente el frontal se encuentran *Akodon azarae*, *Juscelinomys* spp. y *Oxymycterus amazonicus*.

En *Blarinomys breviceps*, el contacto de los lagrimales es destacable pues difiere de la condición típica de la tribu al presentar un lagrimal delgado y alargado que contacta principalmente con el maxilar y que se extiende notablemente hacia el arco cigomático (estado 3, Fig. 2.3.1.11). *Abrawayaomys* comparte la condición típica de la tribu.

#### **Carácter 72.- Morfología de la región interorbitaria:**

- (0) En forma de reloj de arena o ánfora, simétricamente constreñida, con bordes externos redondeados.
- (1) Convergente, constricción interorbitaria ubicada anteriormente, algunas veces con bordes externos filosos.

Carácter modificado de Teta (2013). La condición típica de la tribu es presentar regiones interorbitarias simétricamente constreñidas, que recuerdan a una clepsidra o reloj de arena (estado 0). Unos pocos akodontinos exhiben regiones constreñidas anteriormente, con bordes supraorbitarios divergentes hacia atrás y, algunas veces, netos o incluso filosos (e.g., *Necromys lasiurus*, *N. urichi*, *Thalpomys lasiotis*, Fig. 2.3.1.11). *Abrawayaomys* es codificado en el estado 0.

#### **Carácter 73.- Amplitud de la región interorbitaria:**

- (0) Región interorbitaria estrecha.
- (1) Región interorbitaria amplia.

Carácter basado en Pacheco (2003). Para la evaluación de este carácter se considera que una región interorbitaria estrecha es aquella que, en norma dorsal, permite visualizar el puente maxilar de las series molares.

La condición más extendida en el grupo es la tipificada como estado 1. De acuerdo con esta codificación, algunas especies de *Akodon* (e.g., *A. philipmyersi*, *A. spegazzinii*), *Bibimys chacoensis*, *B. torresi*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus* y *Scapteromys* spp. poseen regiones interorbitarias estrechas. La notable constricción anterior de la región interorbitaria de *Thalpomys* permite visualizar solo una parte del puente maxilar. Debido a esto, *Thalpomys* fue tipificado en la condición 1. *Abrawayaomys* fue codificado con el estado 1.

**Carácter 74.- Senos frontales:**

(0) Poco globosos.

(1) Globosos.

Carácter basado en Teta (2013). Senos frontales evidentes, pero poco globosos es la condición típica de los Akodontini. *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Necomys obscurus*, *Oxymycterus* spp. y *Thaptomys nigrita* presentan el estado 1 con senos frontales más conspicuos que, dentro de la variación de la tribu, pueden considerarse globosos (Fig. 2.3.1.11). Los senos frontales del grupo externo sobresalen moderadamente, por lo que fue codificado en el estado 0.

**Carácter 75.- Sutura frontoparietal (coronal):**

(0) Redondeada en forma de U, ocasionalmente en forma de V.

(1) En forma de W.

Carácter modificado de Steppan (1995). La mayoría de los Akodontini posee suturas coronales redondeadas en forma de U abierta (*e.g.*, *Bibimys torresi*, *Castoria angustidens*) y, en pocos taxones, en forma de U estrecha o cerrada (*e.g.*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*). Destacan *Blarinomys breviceps* por presentar una sutura frontoparietal de borde ligeramente redondeado, casi plana y *Podoxymys roraimae* cuya sutura tiende a ser un poco más aguda (en forma de V). Ambos casos son codificados en el estado 0. De los akodontinos revisados, *Scapteromys tumidus* es el único que exhibe la condición 1. *Abrawayaomys* comparte la condición típica de la tribu.

**Carácter 76.- Introgresión del parietal en el frontal ("cuernos" parietales):**

(0) Ausente o leve, el parietal no se extiende hacia el frontal o interpenetra sutilmente.

(1) Presente, el parietal forma dos extensiones laterales o "cuernos" parietales que penetran hacia el frontal.

Carácter referido en Pacheco (2003) y Pardiñas *et al.* (2009a). En algunos taxones con suturas fronto parietales más estrechas, es posible visualizar ciertos puntos



de introgresión del parietal en el frontal. La extensión de estos “cuernos parietales” puede ser variable, desde introgresión moderada a profunda.

La mayoría de los akodontinos no exhiben la presencia de “cuernos” parietales o su introgresión es muy leve (estado 0); sin embargo, están presentes en *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys amoenus*, *N. lactens* y *Scapteromys* spp. En algunos especímenes de *Akodon aerosus*, *A. affinis* y *A. spegazzinii* se observan pequeñas extensiones semejantes a “cuernos” parietales cortos por lo que fueron codificados como polimórficos. En *Abrawayamys* se observan pequeñas extensiones del parietal sobre el frontal (introgresión moderada), por lo que fue codificado en el estado 1.

#### **Carácter 77.- Tamaño relativo del interparietal:**

- (0) Corto, menor o igual que un tercio de la longitud de los parietales.
- (1) Largo, mayor que un tercio de la longitud de los parietales.

La codificación de este carácter está basada en Pacheco (2003). La longitud del interparietal fue evaluada en relación a los parietales a lo largo de la línea media sagital.

La condición más frecuente en los akodontinos es poseer interparietales cortos (estado 0). Entre ellos destacan *Blarinomys breviceps* y *Podoxymys roraimae* por sus interparietales muy reducidos que alcanzan un cuarto o menos de la longitud de los parietales. Gudinho y Ximénes (2015) destacan una reducción del interparietal con el avance de la edad en *B. breviceps*, desapareciendo en individuos viejos. Esto sugiere que podría haber algún efecto ontogenético sobre el carácter también en otros akodontinos. *Akodon aerosus*, *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp. y *Scapteromys* spp., son algunos de los ejemplos de interparietales largos. El grupo externo exhibe la condición más frecuente.

#### **Carácter 78.- Extensión posterior de los forámenes incisivos:**

- (0) Forámenes incisivos no penetran más allá del plano definido por la cara anterior del M1.
- (1) Forámenes incisivos alcanzan posteriormente el procíngulo del M1.
- (2) Forámenes incisivos alcanzan posteriormente más allá del procíngulo del M1.

Este carácter está basado en la codificación utilizada por Stepan (1995) y Pacheco (2003). La mayor parte de los akodontinos aquí evaluados exhiben el estado de carácter 2, donde los forámenes incisivos se extienden considerablemente más allá del procíngulo del M1, alcanzando el protocono en *Akodon azarae*, *A. sylvanus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Necromys* spp., *Podoxymys roraimae*, *Oxymycterus* spp. y *Thalpomys lasiotis*, entre otros.

Las condiciones menos frecuente se encuentra en taxones como *Blarinomys breviceps*, *Kunsia tomentosus* y el grupo externo, con forámenes incisivos que no penetran entre las series molares (estado 0), y *Bibimys* spp, *Deltamys kempi*, *Lenoxus apicalis*, algunas especies de *Oxymycterus* (*O. amazonicus*, *O. rufus*) y *Scapteromys* spp. con forámenes incisivos que alcanzan posteriormente el procíngulo del M1 (Fig. 2.3.1.12).

#### **Carácter 79.- Bordes externos de los forámenes incisivos:**

- (0) Bordes externos subparalelos.
- (1) Bordes externos en forma de paréntesis.
- (2) Bordes externos piriformes, ensanchados posteriormente.

Carácter modificado de Stepan (1995) y Teta (2013). Los bordes externos de los forámenes incisivos en Akodontini son, típicamente, lisos y redondeados, condición que confiere a la estructura una forma que recuerda a un paréntesis.

Solo en algunos taxones, los bordes externos suelen estar más ensanchados en su porción posterior (estado 2), tal es el caso de *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp. y *Lenoxus apicalis*. *Kunsia tomentosus*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Podoxymys roraimae* son algunos de los taxones que poseen bordes subparalelos (estado 0) (Fig. 2.3.1.12). Esta misma condición es compartida por el grupo externo.

En *Thalpomys*, la región posterior de los forámenes incisivos exhibe un desarrollo notable de la porción (septo) maxilar que le confiere un aspecto ligeramente diferente a los otros akodontinos. Sin embargo, sus bordes externos son típicamente en forma de paréntesis (estado 1).

**Carácter 80.- Longitud relativa del proceso del premaxilar (septo) en los forámenes incisivos:**

- (0) Septo del premaxilar ocupando menos de la mitad o la mitad de la longitud total de los forámenes incisivos.
- (1) Septo del premaxilar ocupando más de la mitad de la longitud total de los forámenes incisivos.

Codificación basada en Pacheco (2003). La condición más extendida es la tipificada aquí como estado 1. Entre los taxones que escapan a la misma (estado 0), se encuentran varias especies de *Akodon* (e.g., *A. azarae*, *A. budini*, *A. dolores*, *A. iniscatus*, *A. toba*), *Deltamys kempi*, *Juscelinomys* spp., *Necomys* spp., *Oxymycterus paramensis*, *O. rufus* y *Thalpomys lasiotis* (Fig. 2.3.1.12). El grupo externo comparte el estado de carácter más frecuente.

**\*Carácter 81.- Proceso (septo) del maxilar en los forámenes incisivos:**

- (0) Proceso maxilar delgado.
- (1) Proceso maxilar grueso.

Carácter determinado en esta contribución que evalúa el grosor relativo del proceso maxilar de los forámenes incisivos hasta su contacto con el septo del premaxilar. La longitud de este proceso está estrechamente relacionada con la prolongación del proceso del premaxilar, más no determina su ancho. Septos maxilares anchos ocupan gran parte de los forámenes incisivos, ocultando mayormente los turbinales.

En los Akodontini, es frecuente que el proceso del maxilar sea delgado (estado 0). *Akodon affinis*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Lenoxus apicalis*, *Necomys amoenus*, *N. urichi*. y el grupo externo tienen procesos maxilares gruesos (Fig. 2.3.1.12).

**Carácter 82.- Longitud del paladar:**

- (0) Corto (el borde anterior de la fosa mesopterigoidea traspasa el plano definido por la cara posterior del M3 o coincide con este).
- (1) Largo (el borde anterior de la fosa mesopterigoidea es posterior a dicho plano).

En este carácter se sigue la definición propuesta por Hershkovitz (1962). A pesar de que existe cierta variación continua en la longitud del paladar, es factible clasificar a los akodontinos de acuerdo con dicho esquema.

La condición dominante en la tribu es la de paladar largo (estado 1). Paladares cortos están presentes, por ejemplo, en *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys* spp., *Thaptomys nigrita* entre otros (Fig. 2.3.1.12). *Abrawayaomys* presenta paladar corto (estado 0).

### **Carácter 83.- Ancho relativo del paladar:**

(0) Paladar angosto (la distancia entre los protoconos de los M1 es menor o igual a la longitud anteroposterior del M1).

(1) Paladar ancho (la distancia entre los bordes protoconos de los M1 es mayor a la longitud anteroposterior del M1).

En este carácter se sigue a Hershkovitz (1962). La mayoría de las especies de Akodontini tienen paladares anchos, con una distancia entre los protoconos que supera ampliamente el largo máximo de los M1. Contra esto se encuentran *Akodon mimus*, *A. philipmyersi*, *A. sylvanus*, *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Scapteromys* spp. como ejemplos de paladares angostos en la tribu. *Abrawayaomys* presenta el paladar ancho (Fig. 2.3.1.12).

### **Carácter 84.- “Surcos” palatinos:**

(0) Ausentes; paladar mayormente liso.

(1) Presentes como suaves depresiones o surcos más profundos.

Carácter modificado de Weksler (2006) que destaca la presencia de “surcos” alveolares en el paladar, depresiones rectilíneas que corren paralelas a los procesos alveolares. En general, en Akodontini, la profundidad de estos surcos no alcanza la expresión registrada en otros sigmodontinos (*e.g.*, *Andinomys*, *Holochilus*).

La condición más extendida en la tribu es presentar paladares con suaves depresiones o surcos más profundos (estado 1). *Akodon albiventer*, *A. azarae*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Necromys amoenus*, *N. obscurus* y *Scapteromys* spp., son algunos de los taxones en los que se observa la presencia de “surcos” para-alveolares, moderadamente excavados, que contienen o colindan con los

forámenes palatinos posteriores. La condición menos frecuente caracterizada por paladares lisos, sin mayores accidentes, es típica de *Akodon boliviensis*, *A. mimus*, *Bibimys* spp., *Lenoxus apicalis*, entre otros. *Abrawayaomys* fue codificado con la condición 0.

**Carácter 85.- Proceso medio del palatino (“espina” del paladar):**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter basado en Stepan (1995). Una codificación diferente, a veces empleada en las descripciones es: “fosa mesopterigoidea en forma de U” o “fosa mesopterigoidea en forma de M”, haciendo alusión a la ausencia y presencia del proceso medio palatino, respectivamente (e.g., Christoff *et al.* 2016, Brito *et al.* 2017). Lo anterior no debe confundirse con poseer una fosa mesopterigoidea en forma de U o de V, debido a que esto hace referencia a los bordes de la fosa (ver carácter 88)

La mayor parte de los akodontinos y el grupo externo carecen de “espina”, presentando el borde posterior del palatino redondeado. Está presente, aunque siempre en forma poco conspicua, en *Akodon aerosus*, *Akodon lindberghi*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempfi*, *Kunsia tomentosus*, *Oxymycterus dasytrichus*, *O. rufus*, *Scapteromys aquaticus*, *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita*, entre otros. *Necromys lactens* y *Oxymycterus quaestor* resultaron polimórficos para este carácter.

**Carácter 86.- Forámenes palatinos posteriores:**

(0) Ubicados próximos a la sutura maxilo-palatina.

(1) Ubicados posteriormente a la sutura maxilo-palatina, completamente sobre el palatino.

Carácter modificado de Carleton (1980). Por lo general, en Akodontini se observa un par de forámenes palatinos posteriores (fpp) que pueden variar su ubicación. Para los taxones que poseen múltiples forámenes, la codificación refiere al par más anterior (e.g., *Abrawayaomys*).

En la mayoría de los akodontinos, los fpp son de tamaño medio y frecuentemente se ubican posteriormente a la sutura maxilo-palatina, completamente sobre el palatino. Algunos taxones poseen dos pares de fpp, siendo el par posterior de

menor tamaño (e.g., *Akodon sylvanus*, *A. mimus*, *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia planaltensis*). Excepcionalmente, *Bibimys torresi* presenta tres pares de fpp. *Akodon affinis*, *A. toba*, *Bibimys torresi*, *Castoria angustidens* y *Deltamys kempfi* son algunos de los ejemplos de la condición 0, la que es compartida por *Abrawayaomys*

**Carácter 87.- Agujeros (“pits”) palatinos posterolaterales:**

- (0) Ausentes.
- (1) Presentes.

Carácter basado en las descripciones de Pacheco (2003) y Teta (2013). En todos los casos, los agujeros palatinos posterolaterales (ppp) son simples, sin divisiones internas y ubicados en línea o detrás del borde anterior de la fosa mesopterigoidea.

El estado 1 es el típico de la tribu y también es compartido por el grupo externo. *Akodon aerosus*, *A. sylvanus*, *Juscelinomys huanchacae*, *Necromys urichi* y *Thalpomys cerradensis* poseen ppp de mayor tamaño. *Akodon iniscatus*, *A. philipmyersi*, *Bibimys* spp., y *Deltamys kempfi* representan el estado de carácter 0.

**Carácter 88.- Forma de la fosa mesopterigoidea:**

- (0) Bordes laterales posteriormente convergentes (fosa mesopterigoidea en forma de herradura).
- (1) Bordes laterales subparalelos (fosa mesopterigoidea en forma de U).

En la codificación de este carácter se siguió a Steppan (1995) y Teta (2013). La condición típica del grupo es el estado 1, al igual que en *Abrawayaomys*.

*Blarinomys breviceps* exhibe la fosa mesopterigoidea en forma de herradura. *Brucepattersonius* spp., también son tipificados con esta condición; sin embargo, la expresión del carácter es algo menos acentuada que en *Blarinomys* (Fig. 2.3.1.13).

**Carácter 89.- Ancho relativo de la fosa mesopterigoidea:**

- (0) Fosa mesopterigoidea más estrecha que las placas parapterigoideas.
- (1) Fosas mesopterigoidea y placas parapterigoideas subiguales.
- (2) Fosa mesopterigoidea más amplia que las placas parapterigoideas.

Steppan (1995) y Pacheco (2003) evalúan la amplitud de la fosa mesopterigoidea en relación al tamaño de las placas parapterigoideas al nivel de la sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides, criterio que se sigue aquí.

En la mayor parte de los Akodontini, la fosas mesopterigoidea y parapterigoideas son de anchos similares (estado 1). *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys lactens* y *N. Oxymycterus quaestor* son ejemplos de la condición 2 con la fosa mesopterigoidea más amplia que las placas parapterigoideas, mientras que *Bibimys* spp. representan al estado 0. En *Abrawayaomys*, la fosa mesopterigoidea se ajusta a la condición 2 (Fig. 2.3.1.13).

#### **Carácter 90.- Sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides:**

- (0) Ubicada anteriormente o hacia la mitad de la fosa mesopterigoidea.
- (1) Ubicada por detrás de la mitad de la fosa mesopterigoidea.

Carácter basado en la descripción de Teta (2013), quien para su codificación considera la longitud total de la fosa mesopterigoidea definida por el borde anterior de la misma y el extremo distal de los pterigoides (proceso hamular).

Frecuentemente, la sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides en los akodontinos se encuentra hacia la mitad anterior de la fosa mesopterigoidea. La sutura en *Akodon lindberghi*, *A. spegazzinii*, *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis* y *Oxymycterus* spp., se ubica muy posterior en la fosa mesopterigoidea (estado 1). El grupo externo comparte la condición menos frecuente.

#### **Carácter 91.- Vacuidades esfenopalatinas:**

- (0) Ausentes, techo de la fosa mesopterigoidea totalmente osificado.
- (1) Presentes; vacuidades como fisuras estrechas y alargadas que se extienden cercanas a la sutura entre preesfenoides y basiesfenoides.
- (2) Presentes; vacuidades amplias, que se extienden más allá de la sutura entre preesfenoides y basiesfenoides, ocupando gran parte del techo de la fosa mesopterigoidea.

Carácter modificado de Carleton (1980). La mayoría de los Akodontini posee vacuidades esfenopalatinas como fisuras estrechas (e.g., *Akodon budini*, *A. mimus*, *Bibimys torresi*., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Castoria angustidens*).

*Akodon dolores*, *Bibimys chacoensis*, *B. labiosus*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys amoenus* son algunos de los taxones que presentan la condición 2. *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp., *Thaptomys nigrita* y el grupo externo exhiben el techo de la fosa mesopterigoidea totalmente osificado (estado 0) (Fig. 2.3.1.13).

#### **Carácter 92.- Morfología general de las placas parapterigoideas:**

- (0) Triangular.
- (1) Rectangular.

Pacheco (2003) codifica de esta forma para evaluar la divergencia posterior de las placas parapterigoideas al nivel de la sutura preesfenoides-basiesfenoides y el extremo distal de los pterigoides, cuyas porciones alares son mayoritariamente conspicuas en Akodontini.

En general, los akodontinos muestran placas<sup>5</sup> parapterigoideas más bien triangulares (estado 0). Unos pocos taxones exhiben el estado 1, con placas rectangulares (e.g., *Akodon dolores*, *Deltamys kempi*, *Necromys amoenus*, *Oxymycterus* spp.). *Abrawayaomys* comparte la condición más generalizada (estado 0).

#### **Carácter 93.- Morfología general de las bullas timpánicas:**

- (0) Bullas timpánicas no infladas o moderadamente infladas, con el tubo de Eustaquio perceptible.
- (1) Bullas timpánicas infladas, con el tubo de Eustaquio reducido o indiferenciado.

Carácter basado en la codificación y descripción de Pacheco (2003) y Teta (2013). Pacheco (2013) destaca la aparente relación entre la inflación de las bullas timpánicas con el desarrollo del tubo de Eustaquio y la amplitud del basioccipital; taxones con bullas timpánicas infladas poseen tubos de Eustaquio reducidos o ausentes y un basioccipital estrecho.

Las bullas timpánicas de la mayoría de los akodontinos se encuentran moderadamente infladas (estado 0), permitiendo distinguir el tubo de Eustaquio con

---

<sup>5</sup> Aunque se emplea en español este término para referirse a las fosas parapterigoideas, la traducción literal de la denominación usual sajona es “plato”. Como fuere, son fosas que pueden estar más o menos excavadas, pero ciertamente mucho menos que la mesopterigoidea.



constricciones más o menos marcadas, dependiendo del taxón. El grupo externo comparte esta condición. Unos pocos akodontinos, como *Akodon albiventer*, *Blarinomys breviceps*, *Kunsia tomentosus* y *Necromys amoenus* presentan bullas infladas, con tubos de Eustaquio reducidos. *Blarinomys breviceps* destaca dentro de la condición 1 por su tubo de Eustaquio indiferenciado (Fig. 2.3.1.13).

**Carácter 94.- Apófisis orbicular del martillo (malleus):**

- (0) Apófisis orbicular corta, de altura y amplitud subiguales.
- (1) Apófisis orbicular alargada, mostrando generalmente una ligera constricción en su base (pedúnculo cefálico), que puede inflexionarse suavemente en el extremo.

Las descripciones de Cockerell *et al.* (1914) y Voss (1988) fueron utilizadas para definir el carácter. Las observaciones realizadas permiten clasificar la variación de las apófisis orbitales del martillo de Akodontini en dos estados, los cuales varían en el desarrollo y longitud de la estructura. En los akodontinos el proceso orbicular es siempre perpendicular al manubrio y de base ancha.

La condición más extendida en la tribu es una apófisis corta de altura y amplitud subiguales (estado 0). Sólo algunos akodontinos exhiben la condición 1, entre ellos *Akodon mimus* y *Necromys lactens*, este último polimórfico para el carácter. La condición observada en *Abrawayomys* corresponde al estado de carácter 1.

**Carácter 95.- Tubo de Eustaquio:**

- (0) Corto o indiferenciado, sin constricción que denote la formación del tubo de Eustaquio.
- (1) Mediano a largo, constricción en la región media.

Carácter que sigue parcialmente las codificaciones de Stepan (1995) y Teta (2013), sumado a las observaciones realizadas en esta investigación. La mayoría de los akodontinos exhiben tubos de Eustaquio moderadamente largos con una leve constricción en la región media entre la bulla timpánica y el extremo del tubo (estado 1). En algunos taxones, el tubo de Eustaquio es más largo y se ubica distalmente próximo al proceso hamular del pterigoides (*e.g.*, *Akodon azarae*, *Akodon mimus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys obscurus*). *Bibimys* spp., constituyen el extremo de esta condición, con un tubo de gran extensión que en algunos casos contacta

con el ala del pterigoides. *Akodon albiventer*, *Blarinomys breviceps*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys amoenus* y el grupo externo son ejemplos de taxones que presentan la condición 0 (Fig. 2.3.1.13).

**Carácter 96.- Proceso suspensorio posterior del escamoso:**

- (0) Ausente (tegmen timpánico no se superpone con el escamoso).
- (1) Presente (tegmen timpánico superpuesto al proceso suspensorio del escamoso).

La codificación de este carácter sigue a Weksler (2006). El tegmen timpánico corresponde a la porción periótica del petroso que se extiende a través del foramen lacerado y puede contactar o superponerse con el proceso suspensorio del escamoso (Voss 1988).

En la mayoría de los akodontinos, el tegmen timpánico se superpone con el escamoso mediante un proceso suspensorio (estado 1). A pesar de que los individuos de *Bibimys*<sup>6</sup> spp. aquí revisados, poseen proceso suspensorio posterior del escamoso, este no entra en contacto con el tegmen timpánico por lo que el escamoso no participa de la suspensión de la bulla. *Akodon affinis* y *A. philipmyersi* son polimórficos para este carácter (Fig. 2.3.1.13). *Abrawayamys* exhibe la condición 1 y muestra un importante solapamiento de ambas estructuras.

**Carácter 97.- Ancho bicigomático:**

- (0) No excede o supera ligeramente el ancho máximo de la caja craneana.
- (1) Excede notoriamente el ancho posterior de la caja craneana.

Carácter referido en Pardiñas *et al.* (2009a) y tipificado en esta contribución que evalúa la relación, apreciada en norma dorsal, entre el ancho bicigomático y el de la caja craneana.

La mayoría de los akodontinos tiene arcos cigomáticos que superan ligeramente el ancho de la caja craneana (estado 0). *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp. y *Oxymycterus* spp., son algunos de los taxones tipificados en el

---

<sup>6</sup> Notablemente, el proceso suspensorio de *Bibimys* spp. está conformado por el escamoso y alisfenoide en proporciones silimares. A pesar de su desarrollo, este no se superpone con el tegmen timpánico.

estado 0, pues sus arcos cigomáticos alcanzan aproximadamente el mismo ancho que el de sus cajas craneanas. En especies de mayor tamaño, como *Scapteromys aquaticus* y *S. tumidus*, la diferencia entre el ancho bicigomático y la caja craneana es más evidente, posiblemente como resultado de sus arcos cigomáticos más robustos. Sin embargo, no alcanza la notoriedad que se observa en *Gyldenstolpia planaltensis* y *Kunsia tomentosus* (estado 1). *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente.

**Carácter 98.- Ancho de la sutura parietal-supraoccipital:**

(0) Sutura estrecha.

(1) Sutura amplia.

Para este carácter se sigue a Pacheco (2003). Se considera una sutura parietal-supraoccipital estrecha cuando ésta se extiende menos de la mitad del ancho del margen posterior del parietal mientras que una sutura amplia es aquella que se extiende al menos la mitad o más del ancho del parietal.

En Akodontini, el interparietal nunca impide totalmente el contacto entre el parietal y el supraoccipital, por lo que la sutura en cuestión es siempre visible; sin embargo, el ancho del interparietal varía. Una sutura estrecha (estado 0) es la condición más extendida en el grupo. Contra esto, la condición 1 está representada, entre otros, por *Akodon lindberghi*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Podoxymys roraimae* y el grupo externo, quienes exhiben suturas amplias como resultado de interparietales estrechos. *Akodon aerosus* es polimórfico para este carácter.

**Carácter 99.- Morfología general del foramen infraorbital:**

(0) Redondeado a ovoide.

(1) Elíptico, a veces constreñido ventralmente.

Carácter que sigue la descripción de Voss (1988). Variaciones en la proporción que ocupan el ducto nasolagrimal, el nervio infraorbital y la parte infraorbital del músculo *cigomaticomandibularis*<sup>7</sup> determinan la morfología general del lumen del foramen infraorbital. Cuando el lumen adquiere una forma más bien elíptica

---

<sup>7</sup> En los pocos casos en que se han efectuado disecciones de las estructuras que atraviesan este foramen, cabe acotar.

ventralmente constreñido, sugiere una reducción del área ocupada por el ducto nasolagrimal y el músculo *cigomaticomandibularis*.

La mayoría de los akodontinos poseen forámenes elípticos (estado 1), en algunos casos constreñidos en la parte ventral (*e.g.*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp.) distinguido por la mayor proximidad de la placa cigomática al cráneo. *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp. poseen forámenes infraorbitales redondeados, mientras que *Bibimys* spp., *Juscelinomys candango* y *Podoxymys roraimae* son algunos de los taxones que presentan forámenes infraorbitales ligeramente ovoides (Fig. 2.3.1.14). *Abrawayaomys* es tipificado en el estado 1.

#### **Carácter 100.- Muestras cigomáticas:**

- (0) Muestras cigomáticas ausentes o superficiales.
- (1) Muestras cigomáticas moderadamente desarrolladas.
- (2) Muestras cigomáticas conspicuas.

Carácter basado en Voss (1988). En la definición de las muestras cigomáticas participan, entre otros elementos, tanto el borde libre de la placa cigomática como la inclinación de dicha estructura.

Por lo general, los akodontinos exhiben muestras cigomáticas moderadamente desarrolladas (estado 1). *Akodon mimus* y *Blarinomys breviceps* carecen de borde libre y sus placas cigomáticas están levemente inclinadas, mientras que *Deltamys kempi* y *Podoxymys roraimae* poseen placas cigomáticas con escaso borde libre, generando en todos estos taxones muestras cigomáticas superficiales (estado 0). *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus* y *Scapteromys* spp., presentan la condición 2 (Fig. 2.3.1.11). *Abrawayaomys* es tipificado en la condición 1.

#### **\*Carácter 101.- Proceso gnático del premaxilar:**

- (0) Pequeño o moderadamente desarrollado.
- (1) Conspicuo.

Carácter mencionado en la literatura (*e.g.*, D'Elía *et al.* 2005: figura 4) y tipificado en esta contribución.

La mayoría de los akodontinos posee procesos gnáticos moderadamente desarrollados (estado 0), aunque en algunos casos pueden ser muy pequeños (e.g., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*). *Abrawayaomys* comparte esta condición. *Akodon albiventer*, *A. mimus*, *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp. y *Lenoxus apicalis* son algunos de los akodontinos que exhiben la condición 1, siendo en las especies de *Bibimys* donde el proceso gnático alcanza su desarrollo más ostensible (i.e., una verdadera “placa” conformada anteriormente a los incisivos<sup>8</sup>, Fig. 2.3.1.15).

**\*Carácter 102.- Proceso gnático y borde libre del premaxilar sin solución de continuidad:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

Carácter tipificado a partir de las observaciones realizadas en esta investigación, que destacan la interrupción o no entre las láminas óseas que constituyen el proceso gnático y las regiones anteriores de los premaxilares (favoreciendo, en algunos casos, la formación de un “tubo” rostral).

La mayoría de los akodontinos exhiben procesos gnáticos que no se continúan con el borde libre del premaxilar (estado 0). La condición 1 se verifica en *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp. y *Lenoxus apicalis* con procesos gnáticos importantes, pero no siempre contribuyendo a la formación de un “tubo rostral”. Como aspecto destacable, las especies de *Oxymycterus*, caracterizados por el gran desarrollo del “tubo” rostral, carecen de continuidad entre el proceso gnático y el borde anterior del premaxilar. En otras palabras, existe solución de continuidad entre el proceso gnático y el resto del premaxilar (Fig. 2.3.1.15). *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente.

---

<sup>8</sup> De hecho, Elio Massoia, descubridor de *Bibimys*, destacaba como rasgo diagnóstico del género el enorme desarrollo del proceso gnático que permitía directamente levantar el cráneo tomándolo de dicha estructura con una pinza (U. Pardiñas, com. pers.).

**Carácter 103.- Cicatriz (“tubérculo”) masetérica de la placa cigomática:**

- (0) Ausente o visible como una pequeña cicatriz.
- (1) Presente, como un pequeño repliegue o protuberancia.

Carácter modificado Teta (2013). En Akodontini no se registran tubérculos masetéricos propiamente dichos, como es el caso de otros grupos de sigmodontinos (*e.g.*, Ichthyomyini; Voss 1988), sino más bien rugosidades superficiales (cicatrices) o una pequeña protuberancia ósea, a modo de un mínimo repliegue, ubicada hacia la base de la placa cigomática, cercana a su borde anterior (*e.g.*, Pardiñas y Teta 2013, Fig. 1).

En la mayoría de los akodontinos se observa el estado 0, esto es, una pequeña cicatriz de inserción del tendón del masetero superficial. Entre los taxones que poseen una protuberancia (estado 1) es posible señalar a *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempi* y *Lenoxus apicalis*. El grupo externo fue codificado con el estado 0.

**\*Carácter 104.- Foramen en la placa cigomática:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

Carácter determinado de las observaciones aquí realizadas que destaca la condición de un pequeño foramen o agujero nutricio (en ambos casos, innominado hasta donde hemos podido investigar) ubicado en la región ventral posterior de la placa cigomática. La condición más extendida es poseer esta estructura (estado 1) que, por el contrario, se encuentra ausente en *Akodon paranaensis*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempi* y algunas especies de *Oxymycterus* (*e.g.*, *O. delator*, *O. rufus*). Algunos akodontinos resultan polimórficos para el carácter (*e.g.*, *Akodon philipmyersi*, *Bibimys chacoensis*, *Brucepattersonius soricinus*, *Necromys lactens* y *Oxymycterus paramensis*). En *Abrawayamys* comparte la condición más extendida.

**Carácter 105.- Posición dorsoventral de la raíz anterior (puente antorbital) del arco cigomático:**

- (0) Baja, ubicada hacia la mitad del rostro o más abajo.
- (1) Alta, ubicada más arriba de la mitad del rostro.

Carácter modificado de Steppan (1995) y Pacheco (2003), que determina la altura de la raíz anterior del arco cigomático con relación a la altura del rostro.

La condición más extendida en la tribu es tener raíces altas (estado 1), la que es compartida por el grupo externo. *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., y *Podoxymys roraimae* exhiben la condición 0 (Figs. 2.3.1.15, 2.3.1.16).

**Carácter 106.- Ancho de la placa cigomática:**

- (0) Estrecha, menor al largo anteroposterior del M1.
- (1) Mediana, igual o mayor que el largo anteroposterior del M1.
- (2) Ancha, igual o mayor que la longitud del M1-M2.

Carácter extraído de Pacheco (2003). La mayoría de los akodontinos presentan placas cigomáticas medianas, es decir, iguales a la longitud del M1 (e.g., *Akodon aerosus*, *A. boliviensis*, *A. sanctipaulensis*, *Bibimys* spp., *Castoria angustidens*, *Deltamys kempí*, *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp., *Thalpomys lasiotis*, *Thaptomys nigrita*) o que la superan sin alcanzar la longitud del M1-M2 (i.e., *Scapteromys* spp.). *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus amazonicus* y *O. dasytrichus* representan la condición 0, mientras que *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus* y el grupo externo exhiben la condición 2 (Fig. 2.3.1.16).

**Carácter 107.- Borde “libre” (dorsal) de la placa cigomática:**

- (0) Ausente o apenas desarrollado.
- (1) Moderadamente desarrollado.
- (2) Bien desarrollado.

Carácter modificado a partir de la codificación de Teta (2013). La condición más extendida en la tribu es el estado 1, presentando bordes “libres” moderadamente desarrollados y los extremos anterodorsales de la placa cigomática redondeados o subcuadrangulares (e.g., *Akodon albiventer* vs. *A. iniscatus*). *Akodon affinis*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Deltamys kempí*, *Podoxymys roraimae* y *Thaptomys nigrita* son algunos ejemplos de taxones con borde “libre” mínimo o ausente (estado 0), mientras que *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia*

*tomentosus* y *Scapteromys* spp., representan la condición 2, con gran desarrollo del borde dorsal de la placa cigomática (Fig. 2.3.1.16). *Abrawayaomys* es tipificado en la condición 2.

**Carácter 108.- Margen anterior de la placa cigomática:**

- (0) Vertical o casi vertical.
- (1) Inclinado hacia atrás (“slanting”) desde la base.

Carácter modificado de Pacheco (2003) que sigue, entre otros, las tipificaciones originales de Thomas (1909, 1927). Aquellas placas cigomáticas que se inclinan posteriormente desde la base es lo que Thomas (1920) denominó "placa de tipo microxino", rasgo típico de *Microxus*, aunque también referido por el autor en *Oxymycterus* y otros taxones que, en la actualidad forman parte de linajes no akodontinos (*e.g.*, *Neomicroxus* - Cañón *et al.* 2020, Pardiñas *et al.* 2021).

El margen o borde anterior de la placa cigomática es vertical o casi vertical (estado 0) en la mayoría de los akodontinos aquí revisados, mientras que la condición 1, con placas cigomáticas que se apartan de la condición típica del grupo (de tipo microxino o degenerada) es observada en *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis*, *Podoxymys roraimae* y *Oxymycterus* spp. (Fig. 2.3.1.16). Como un rasgo destacable, es importante mencionar que *Kunsia tomentosus* exhibe una “espinas” cigomática que no alcanza la expresión de otros taxones no akodontinos (*e.g.*, *Reithrodon*; véase Barbière *et al.* 2016). Esta proyección dorsal también está presente en *Scapteromys*, aunque quizás no al grado observado en *Kunsia*. *Abrawayaomys* exhibe la condición más frecuente del grupo.

**Carácter 109.- Posición del margen posterior de la placa cigomática:**

- (0) Anterior o subigual al alvéolo del M1.
- (1) Posterior al alvéolo del M1, alcanzando el procíngulo.

Codificación modificada de Stepan (1995) para dar cuenta de variación presente en la tribu. Este carácter se refiere a la posición relativa del margen posterior de la placa cigomática, equivalente al margen anterior de la órbita en vista ventral, en relación con el M1. Este rasgo podría tener cierto control ontogenético.



La condición típica observada en el grupo es aquella donde el margen posterior se ubica anterior (levemente) o subigual al alvéolo del M1 (estado 0). El estado 1 está presente en *Akodon mimus*, *Brucepattersonius griserufescens*, *B. iheringi*, *Castoria angustidens*, *Lenoxus apicalis* y *Oxymycterus* spp. *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente.

**Carácter 110.- Procesos (“raíces”) maxilar y escamosal del arco cigomático:**

(0) Procesos cercanos, sin superposición.

(1) Procesos superpuestos, pero no en contacto (separados por el yugal).

Carácter modificado de Pacheco (2003) y Weksler (2006) para dar cuenta de la variación observada en la tribu. Independientemente de la longitud y grosor de los yugales, en la gran mayoría de los akodontinos, los procesos del arco cigomático no se superponen. Solo en algunos taxones como *Brucepattersonius* spp., *J. huanchacae*, *Necromys amoenus* y *N. urichi* es posible observar superposición de los procesos maxilar y escamosal, sin llegar a contacto entre los mismos (estado 1). El grupo externo es representado con el estado 0.

**Carácter 111.- Expansión dorsoventral del arco cigomático:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter descrito en Pardiñas *et al.* (2009a), destacando el ensanchamiento del arco cigomático en sentido dorsoventral que involucra el proceso descendente del maxilar y el yugal.

La condición más frecuente es el estado 0, dado por la presencia de yugales típicamente delgados y alargados y procesos maxilares no engrosados, confiriéndoles a la mayoría de los akodontinos, arcos cigomáticos de aspecto delicado. *Bibimys* spp., *Brucepattersonius iheringi*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Kunsia tomentosus* y *Scapteromys* spp., son casos típicos de la condición 1; sin embargo, el ensanchamiento involucra diferentes porciones del arco cigomático. En *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp. y *Gyldenstolpia planaltensis*, el ensanchamiento se verifica en la porción descendente del maxilar, mientras que en *Kunsia tomentosus* la expansión se ubica en la región media e involucra el proceso maxilar y el yugal. En *Scapteromys* spp., la

expansión dorsoventral es menos notable que en los taxones anteriores, se ubica más anteriormente e implica el desarrollo del proceso maxilar y del yugal. Los arcos cigomáticos de *Abrawayomya* también se encuentran expandidos dorsoventralmente (estado 1).

**Carácter 112.- Posición del foramen etmoide:**

(0) Ubicado por encima del M2.

(1) Ubicado sobre el contacto entre el M2-M3 o más posteriormente.

Carácter modificado de Pacheco (2003). La condición más extendida en la tribu es poseer el foramen etmoide sobre el contacto entre el M2-M3 o aún más retrasado (e.g., *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Necromys amoenus* y *Scapteromys* spp). Entre los taxones típicos de la condición 0 se encuentran algunas especies de *Akodon* (e.g., *Akodon aerosus*, *A. albiventer*, *A. spgazzinii*), *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus* spp., entre otros. *Abrawayomya* muestra la condición 0.

**Carácter 113.- Foramen óptico:**

(0) Pequeño.

(1) Mediano a grande.

Carácter modificado de Pacheco (2003) para reflejar la variación observada en los akodontinos. La ubicación del foramen varía dentro del grupo, encontrándose dorsal al M3 o desplazado posteriormente. No se observó una relación entre el tamaño del foramen y su ubicación, como en el carácter original de Pacheco (2003).

La condición típica de la tribu y del grupo externo es un foramen óptico de tamaño mediano a grande. *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Kunsia tomentosus* y *Lenoxus apicalis* se caracterizan por forámenes ópticos pequeños (estado 0).

**Carácter 114.- Foramen esfenofrontal:**

- (0) Foramen esfenofrontal ausente.
- (1) Foramen esfenofrontal parcial o completamente visible en norma lateral.
- (2) Foramen esfenofrontal ubicado por detrás de la escama del alisfenoide, no es visible lateralmente.

Carácter modificado de Teta (2013). El foramen esfenofrontal está presente en casi todos los akodontinos y, en la mayoría de los casos, es parcial o completamente visible en norma lateral (estado 1). *Bibimys* carece de este foramen por lo que sus especies fueron codificadas en el estado 0, en tanto el foramen esfenofrontal en *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Podoxymys roraimae*, entre otros, se ubica por detrás de la escama del alisfenoide por lo que no es visible lateralmente. *Abrawayaomys* comparte la condición típica del grupo (estado 1).

**Carácter 115.- Patrón de circulación carotídea:**

- (0) Patrón 1: Foramen estapedial, esfenofrontal y surco escamoso-alisfenoide presentes.
- (1) Patrón 2: Foramen estapedial presente, foramen esfenofrontal y surco escamoso-alisfenoide ausentes.

Para la codificación de este carácter se sigue a Carleton (1980) y Voss (1988). Dada la variación registrada en la tribu y el grupo externo, sólo se codifican los patrones de circulación 1 y 2.

Casi la totalidad de los akodontinos aquí examinados, exhiben el patrón de circulación 1, dado por la presencia de ambos forámenes y el surco escamoso-alisfenoide. *Bibimys* es el único taxón akodontino que difiere de esta condición, exhibiendo el patrón de circulación carotídea 2 (estado 1). En *Abrawayaomys*, se registra el patrón de circulación completo (estado 0).

**Carácter 116.- Foramen subescamoso:**

- (0) Ausente o muy pequeño (fisura).
- (1) Presente, de menor tamaño que el foramen postglenoideo.
- (2) Presente, subiguales en tamaño con el foramen postglenoideo.
- (3) Presente, de mayor tamaño que el foramen postglenoideo.

Codificación basada en Carleton (1980). El proceso hamular del escamoso separa el foramen postglenoideo del subescamoso (o fenestra subescamosa). Dependiendo de su grosor y curvatura, la relación de tamaño de ambos forámenes puede variar.

El foramen subescamoso en Akodontini sigue dos condiciones típicas: de menor tamaño que el foramen postglenoideo (estado 1) seguido por ambos subiguales (estado 2). En *Kunsia tomentosus* está típicamente ausente, completamente obliterado por un proceso hamular corto y robusto, mientras que en *Bibimys* spp. y *Gyldenstolpia planaltensis* es de pequeño tamaño (estado 0). En *Abrawayaomys*, el foramen subescamoso es de mayor tamaño que el postglenoideo, por lo que fue necesario adicionar un estado de carácter que describa su variación (estado 3).

**Carácter 117.- Posición relativa de los forámenes postglenoideo y subescamoso:**

- (0) Alineados horizontalmente.
- (1) Subescamoso ubicado dorsalmente postglenoideo.

Codificación basada en Teta (2013). No se observa estricta relación entre el tamaño de los forámenes (carácter 116) y su posición.

La condición típica de la tribu es que ambos forámenes se encuentren alineados horizontalmente (estado 0), donde los bordes superiores e inferiores se encuentran al mismo nivel o muy ligeramente desplazados unos de otros. Contrario a esto, el foramen subescamoso en *Akodon boliviensis*, *A. lindberghi*, *Bibimys* spp., *Deltamys kempi*, *Lenoxus apicalis*, *Thalpomys lasiotis*, entre otros, se encuentra por encima del postglenoideo, específicamente, el borde inferior del primero se ubica en línea con el borde superior del segundo. *Abrawayaomys* exhibe la condición menos frecuente (estado 1).

**\*Carácter 118.- Cresta posterior al proceso escamosal del arco cigomático:**

- (0) Cresta dorsal al proceso hamular del escamoso.
- (1) Cresta en línea con el proceso hamular del escamoso.

Carácter determinado en esta contribución que evalúa la potencial continuidad del borde posterior del proceso (“raíz”) escamosal del arco cigomático, en general expresado en forma de una suave cresta, con el proceso hamular del escamoso. En la mayoría de los casos, esto se produce cuando el proceso hamular tiende a ubicarse en sentido horizontal.

Por lo general, la “raíz” posterior del arco cigomático finaliza antes y en posición dorsal (sobre foramen postglenoideo) al proceso hamular del escamoso (estado 0). En algunos casos, como *Necromys urichi* y *Lenoxus apicalis*, el borde posterior de la raíz del arco cigomático se extiende más allá, alcanzando el foramen subescamoso. *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi* y *B. soricinus* son algunos ejemplos del estado de carácter 1 (Fig. 2.3.1.17). En el grupo externo se tipificó en la condición 0.

**Carácter 119.- Proceso hamular del escamoso:**

- (0) Corto y grueso.
- (1) Mediano a largo y delgado.

Codificación modificada de Steppan (1995). La gran mayoría de los procesos hamulares del escamoso en los akodontinos son medianos a largos y delgados, con extremos distales que pueden ensancharse (carácter 120). *Abrawayaomys* comparte esta condición. Algunos ejemplos de la condición 0 son *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, entre otros.

**Carácter 120.- Expansión distal del proceso hamular del escamoso:**

- (0) Sin expansión o apenas expandido.
- (1) Expandido, distalmente espatulado.

Carácter basado en la codificación de Pacheco (2003), que describe la forma del extremo posterior del proceso hamular del escamoso, región en la que dicha estructura contacta con la bulla timpánica y la cápsula mastoidea. La presencia y grosor del

proceso hamular parece estar directamente relacionado con la expresión del foramen (o fenestra) subescamoso (carácter 116).

La condición típica de los Akodontini es tener procesos hamulares notablemente expandidos, en forma de espátula (estructura plana, estado 1). *Akodon boliviensis*, *A. lindberghi*, *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia planaltensis*, y *Necromys lactens* son algunos de los akodontinos cuyos procesos son estrechos a lo largo de toda su extensión o solo ligeramente expandidos (estado 0). En el caso de *Kunsia tomentosus*, donde el foramen subescamoso está completamente obliterado, no es posible diferenciar el proceso hamular como una estructura independiente, por lo que el taxón es considerado como no comparable para este carácter. *Abrawayaomys* es tipificado en la condición 0.

**\*Carácter 121.- Orientación del proceso hamular del escamoso:**

(0) Vertical, con la porción distal completamente visible en norma lateral.

(1) Horizontal, con la porción distal completamente visible en norma dorsal.

Carácter definido a partir de las observaciones aquí realizadas. En general, el proceso hamular del escamoso en los Akodontini sigue la condición 0, mientras que en *Lenoxus apicalis* se torsiona quedando mayormente orientado en sentido horizontal (Fig. 2.3.1.17).

*Abrawayaomys* posee un proceso hamular levemente flexionado, sin embargo, su extremo distal es mayormente visible en norma lateral, por lo que fue codificado en el estado 0.

**\*Carácter 122.- Contacto posterior del proceso hamular del escamoso:**

(0) Con la bulla timpánica y la cápsula mastoidea.

(1) Mayormente con la cápsula mastoidea.

Carácter definido a partir de las observaciones realizadas en esta investigación. Se considera que el proceso hamular contacta con la bulla timpánica (ectotimpánico) y el mastoideo cuando su extremo distal, frecuentemente espatulado, contacta con ambas estructuras. Por el contrario, cuando contacta mayoritariamente con la cápsula mastoidea, el extremo distal del proceso hamular del escamoso se encuentra en sobre

esta estructura y, solo en algunos casos, su borde también descansa sobre el anillo ectotimpánico.

La condición más extendida en la tribu es que la porción distal del proceso hamular del escamoso contacte igualmente con la bulla timpánica y con la cápsula del mastoideo (condición 0). *Akodon aerosus*, *A. iniscatus*, *A. mimus*, *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus amazonicus*, *Scapteromys* spp., entre otros, comparten la condición 1. El grupo externo es tipificado en este mismo estado de carácter.

#### **Carácter 123.- Fenestra mastoidea:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter modificado de Weksler (2006). La presencia de una fenestra mastoidea es frecuente dentro de la tribu, sin embargo, entre los taxones que carecen de esta estructura se encuentran *Akodon budini*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Oxymycterus* spp., *Thalpomys lasiotis*, entre otros. *Bibimys chacoensis* es polimórfico para este carácter. El grupo externo comparte la condición 1, ya que exhibe una pequeña fenestra mastoidea.

#### **Carácter 124.- Barra (“strut”) del alisfenoides sobre el foramen oval accesorio:**

(0) Ausente, forámenes bucinador masticatorio y oval accesorio unidos.

(1) Presente, forámenes bucinador masticatorio y oval accesorio separados.

La codificación para este carácter sigue a Weksler (2006). La presencia de la barra del alisfenoides es la condición más frecuente en la tribu. Entre los taxones que carecen de la misma se encuentran *Akodon lindberghi*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis* (aunque en algunos ejemplares puede haber un desarrollo unilateral incipiente), *Necomys amoenus*, *Oxymycterus* spp., *Scapteromys* spp., entre otros. *Abrawayaomys* es polimórfico para este carácter.

#### **Carácter 125.- Procesos paraoccipitales (ppo):**

(0) Poco desarrollados.

(1) De desarrollo moderado a conspicuo.

Para la tipificación de este carácter se siguió parcialmente la descripción de Tinoco (2015).

La condición más generalizada en la tribu es presentar procesos paraoccipitales de escaso desarrollo, cortos y de base ancha, por lo común aplicados contra la cápsula mastoidea (estado 0). *Abrawayaomys* comparte este estado. La condición 1 se observa en *Akodon affinis*, *Blarinomys breviceps*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys lactens* y *Thalpomys lasiotis*, con ppo alargados, de gran notoriedad en vista lateral del cráneo.

**\*Carácter 126.- Morfología general de la mandíbula:**

- (0) Corta, de altura media a alta.
- (1) Alargada y baja.
- (2) Alargada y alta.

Codificación que describe la morfología general del dentario, considerando desde el punto anterior del diastema hasta la línea vertical que puede trazarse desde el proceso angular y la altura máxima del coronoides hasta la base de la mandíbula (Fig. 2.3.1.18). Desde la morfometría geométrica, Missagia *et al.* (2021) recuperan dos morfotipos mandibulares en Akodontini (insectívoro y no insectívoro).

La variación de los Akodontini se categorizó en tres estados caracterizados por mandíbulas más robustas de altura media a alta en *Akodon*, *Bibimys* spp., *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys* spp., *Thalpomys* spp., *Thaptomys nigrita*, siendo el extremo observado en *Gyldenstolpia* spp. y *Kunsia tomentosus* y de aspecto delicado en los taxones akodontinos restantes. En este último grupo de mandíbulas alargadas fue posible distinguir taxones que exhiben mayor compresión dorsoventral resultando en dentarios alargados y bajos (*e.g.*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp), contra aquellos donde la compresión es leve o nula (*e.g.*, *Blarinomys breviceps*, *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp.). La mandíbula de *Abrawayaomys* es tipificada en el estado 0.

**Carácter 127.- Punto anterior del diastema:**

- (0) Ubicado en línea al plano alveolar.
- (1) Ubicado por debajo del plano alveolar.



Carácter referido en literatura (e.g., Reig 1987, Pardiñas *et al.* 2009a, Patton *et al.* 2015) y aplicado para Akodontini. El punto más anterior del diastema, aquel donde el estuche óseo que envuelve al incisivo alcanza su máximo dorsal, generalmente se ubica en línea con la proyección del plano alveolar en la mayor parte de los akodontinos (estado 0). Por el contrario, en unos pocos taxones (e.g., *Akodon aerosus*, *A. affinis*, *A. boliviensis*, *A. spegazzinii*, *Castoria angustidens*, *Necromys amoenus*, *N. lactens*, *Thalpomys lasiotis*) este punto es ínfero a dicho plano (estado 1, Fig. 2.3.1.18). *Abrawayamys* comparte la condición menos frecuente de la tribu (estado 1).

**Carácter 128.- Foramen mentoniano:**

(0) Visible mayormente en norma lateral.

(1) Visible mayormente en norma dorsal.

Carácter modificado de Weksler (2006). En la mayoría de los akodontinos, el foramen mentoniano se abre dorsalmente, o apenas dorso-lateralmente, sobre el diastema (estado 1). *Akodon aerosus*, *Akodon budini*, *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Thaptomys nigrita* son ejemplos de la condición 0, donde el foramen mentoniano se abre cercano a la unión de la rama superior e inferior de la cresta masetérica y queda expuesto en forma lateral.

En *Abrawayamys*, la ubicación del foramen permite su visualización parcial en vista lateral; sin embargo, está obstaculizada por la unión de las ramas superior e inferior de la cresta masetérica, que forman un recorrido común de gran desarrollo. Dado esto, el grupo externo fue tipificado en el estado 1.

**Carácter 129.- Cresta masetérica:**

(0) Extremo anterior sobrepasa el nivel del m1 o alcanza el protocónido del m1.

(1) Extremo anterior no sobrepasa el nivel del m2.

Carácter basado en la codificación de Pacheco (2003) que documenta la ubicación del punto de convergencia de las ramas superior e inferior de la cresta masetérica.

Típicamente, el borde anterior de la cresta masetérica se ubica por debajo del protocónido del m1 (estado 0). Taxones como *Akodon affinis*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp. y *Podoxymys*

*roraimae*, exhiben la condición 1, esto es, parecen tener una cresta masetérica perceptiblemente más corta. En *Abrawayaomys*, tipificado en la condición 0, la cresta masetérica se ubica anterior al procíngulo del m1.

**Carácter 130.- Proyección capsular del incisivo:**

- (0) Ausente o apenas perceptible, en forma de repisa sin abultamientos notables.
- (1) Con abultamiento moderado.
- (2) Con abultamiento conspicuo.

Para la tipificación de este carácter, se sigue parcialmente a Weksler (2006). Los akodontinos no poseen proyecciones capsulares (evidencia ósea que indica la raíz del incisivo inferior) conspicuas como se observan en miembros de otras tribus (*e.g.*, Oryzomyini); sin embargo, es posible establecer tres categorías que abarcan la variación detectada.

La condición más frecuente observada en los especímenes revisados en esta tesis es poseer proyecciones capsulares mínimas o virtualmente inexistentes, con abultamientos apenas perceptibles (estado 0). Entre los taxones que exhiben este estado se encuentran *Akodon affinis*, *A. lindberghi*, *A. mimus*, *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Castoria angustidens*, *Deltamys kempfi*, *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp. Proyecciones capsulares con abultamiento moderado (estado 1) son típica en taxones como *Akodon albiventer*, *A. philipmyersi*, *Necromys amoenus*, *N. lasiurus*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp., *Thalpomys lasiotis*, *Thaptomys nigrita*, entre otros (Fig.2.3.1.18). Por su parte, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys lactens*, *N. obscurus* y el grupo externo, exhiben la condición 2.

**Carácter 131.- Posición de la raíz del incisivo:**

- (0) Ubicada debajo del proceso coronoides o próxima al borde posterior de su base.
- (1) Ubicada hacia el cóndilo mandibular.

Para este carácter se sigue a Teta (2013). La evaluación externa de la posición de la raíz del incisivo -por medio de la proyección capsular y su expresión- no permite identificar con certeza la posición de la raíz en aquellos taxones que presentan una

repisa sin abultamiento (carácter 130, estado 0), por esto fueron tipificados como no comparables.

La condición típica de la tribu es aquella acá definida como estado 0. Las proyecciones capsulares de *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys* spp. (excepto *N. urichi*), *Thalpomys lasiotis* y *Thaptomys nigrita* y el grupo externo, se ubican hacia el cóndilo mandibular (estado 1).

**Carácter 132.- Altura del proceso coronoides:**

- (0) Subigual a la del proceso condíleo.
- (1) Superando a la del proceso condíleo.

Carácter basado en la tipificación de Stepan (1995). Procesos coronoides que superan la altura del cóndilo mandibular constituyen la condición más frecuente del grupo (estado 1), encontrando entre estos taxones cuyos coronoides son ostensiblemente altos (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Lenoxus apicalis*). Por el contrario, *Akodon boliviensis*, *A. dolores*, *A. iniscatus*, *Bibimys* spp., *Castoria angustidens*, *Deltamys kempfi*, *Kunsia tomentosus*, *Oxymycterus quaestor* y *Thalpomys cerradensis*, son ejemplos de coronoides y cóndilos mandibulares subiguales (estado 0, Fig. 2.3.1.19). El grupo externo se caracteriza en esta misma condición.

**\*Carácter 133.- Proceso condíleo:**

- (0) Delgado y alargado.
- (1) Moderado a grueso, a veces corto.

La variación de Akodontini aquí observada ha permitido distinguir dos condiciones para caracterizar la morfología general del proceso condilar. Para definir estos estados se trazó una línea recta que unió los extremos de los procesos coronoides y angular y una línea perpendicular a esta que alcanzó el extremo del cóndilo mandibular (Fig. 2.3.1.19). Es así que, procesos condíleos delgados y alargados presentaron bases (medidas sobre la línea trazada) menores o iguales a la mitad de la longitud entre los procesos coronoides y angular. Contra esto, procesos gruesos superaron la mitad de esta longitud.

En general, la condición más extendida es poseer cóndilos mandibulares romos, relativamente cortos, de grosor moderado a marcado (estado 1). Destacan *Blarinomys*

*breviceps*, *Lenoxus apicalis* y *Necromys amoenus* por presentar cóndilos más delgados y alargados. El grupo externo es codificado en la condición más frecuente.

**\*Carácter 134.- Proceso angular:**

- (0) Corto, finalizando anteriormente al cóndilo mandibular.
- (1) Largo, finalizando en línea con el cóndilo mandibular.

Codificación basada en las observaciones aquí realizadas. Por lo general, cuando ambos procesos finalizan a la misma altura dan lugar a una escotadura lunar<sup>9</sup> simétrica; por el contrario, cuando el proceso angular es más corto que el cóndilo, la escotadura tiende a la asimetría.

El estado 0 es la condición más generalizada entre los akodontinos, es decir, procesos angulares cortos que definen escotaduras asimétricas (e.g., *Akodon albiventer*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Necromys amoenus*, *Podoxymys roraimae*, *Thalpomys cerradensis*, *T. lasiotis* y *Thaptomys nigrita*). Entre los taxones con procesos angulares largos se destacan *Akodon affinis*, *A. azarae*, *Bibimys* spp., *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, y *Scapteromys* spp. *Abrawayaomys* es tipificado en el estado 0, con un angular corto, ancho y subredondeado.

**\*Carácter 135.- Foramen mandibular:**

- (0) Ubicado hacia la mitad anterior de la escotadura sigmoidea, posteriormente a la base del proceso coronoides.
- (1) Ubicado hacia la mitad posterior de la escotadura sigmoidea.

Carácter codificado a partir de las observaciones realizadas en esta revisión, que registra la posición del foramen mandibular (o canal dentario), siempre ubicado por sobre la línea milohioidea. Para la identificación de las principales estructuras asociadas a la cara interna del dentario se siguió a Hershkovitz (1990) y R dule (2007, 2008).

Típicamente, el foramen mandibular de los akodontinos se ubica en la región posterior de la escotadura sigmoidea (estado 1), en algunos casos perceptiblemente

---

<sup>9</sup> También llamada semilunar, se trata de la concavidad característica del margen posterior del dentario.

retrasado (e.g., *Kunsia tomentosus*, *Necomys amoenus*). *Abrawayaomys* comparte esta condición. La condición menos frecuente se encuentra, por ejemplo, en algunas especies de *Akodon* (e.g., *A. dolores*, *A. iniscatus*, *A. mimus*), *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys huanchacae*, *Oxymycterus* spp., y *Scapteromys* spp.

## DENTICIÓN

### **\*Carácter 136.- Proporción relativa de la serie molar respecto del cráneo:**

- (0)  $\leq 5$  veces la longitud cóndilo-incisivo.
- (1)  $> 5 < 6$  veces la longitud cóndilo-incisivo.
- (2)  $\geq 6$  veces la longitud cóndilo-incisivo.

Carácter definido a partir de las observaciones realizadas en este trabajo, que explora la proporción relativa entre la longitud de la serie molar superior y la longitud cóndilo-incisivo del cráneo. De alguna manera, este carácter trata de objetivar un rasgo reconocido en roedores y tipificado con los términos de macrodoncia y microdoncia (véase Schmidt-Kittler 2006)

La mayoría de los akodontinos exhibe series molares cuya proporción fluctúa entre 5 a 6 veces la longitud cóndilo-incisivo (estado 1). *Kunsia tomentosus* es tipificado en el estado 0, mientras que *Akodon budini*, *A. philipmyersi*, *Deltamys kempi*, *Juscelinomys* spp., *Oxymycterus quaestor*, *O. rufus*, *Thalpomys lasiotis*, *Thaptomys nigrata* y el grupo externo poseen series molares proporcionalmente cortas con relación al cráneo (estado 2).

### **Carácter 137.- Altura de la corona dentaria:**

- (0) Molares braquiodontes.
- (1) Molares mesodontes.
- (2) Molares moderadamente hipsodontes.

Para este carácter se sigue a Hershkovitz (1962), más allá de la dificultad intrínseca para la exacta determinación del grado de hipsodoncia.

La ocurrencia de molares mesodontes, es decir, aquellos cuya hipsodoncia es algo mayor que la condición braquiodonta, es la más extendida en la tribu (Reig, 1987).

Entre los akodontinos que exhiben la condición 2, se encuentran *Akodon budini*, *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus* y *Scapteromys* spp. No se han detectado akodontinos que puedan ser considerados estrictamente braquiodontes, pero esta es la condición del grupo externo (estado 0).

**Carácter 138.- Topografía de la superficie oclusal:**

(0) Crestada o “bi-level”<sup>10</sup>.

(1) Plana.

Para este carácter se sigue a Hershkovitz (1962). La identificación de los estados asociados a la superficie oclusal se ve comprometida por el desgaste dentario (*i.e.*, condición etaria); por este motivo, solo se utilizaron ejemplares subadultos y adultos. Además, cambia progresivamente desde el primer hasta el tercer molar, por lo que solo se registró para el M1.

La condición más frecuente observada en la tribu es la de poseer coronas crestadas, pudiendo desgastarse en algunos casos en dos niveles (estado 0). La superficie oclusal de *Gyldenstolpia planaltensis* y *Kunsia tomentosus* tienden a ser plana. En individuos jóvenes de *Scapteromys* spp., es posible observar superficies oclusales levemente crestadas; sin embargo, con el avance del desgaste, pasa a ser fundamentalmente plana, por lo que estas especies fueron codificadas en el estado 1. El grupo externo es tipificado en la condición más frecuente de la tribu.

**Carácter 139.- Arreglo general de las cúspides principales (m1):**

(0) Opuestas.

(1) Alternas.

---

<sup>10</sup> Aunque aquí se haga referencia a “bi-level”, como también se hace en forma abundante en la literatura de sigmodontinos, posiblemente no exista un verdadero “bi-level” en la dentición de la subfamilia. Esta condición, según la definición original, implica que un molar presenta su corona (superficie cuspidal) en dos planos claramente diferenciables y de tendencia oclusal plana.

Codificación modificada de Carleton (1980) que determina el grado de oposición de las cúspides principales (*i.e.*, pares protocónido-metacónido e hipocónido-entocónido) del primer molar inferior.

En Akodontini y el grupo externo, el arreglo general es típicamente alterno (*e.g.*, *Akodon aerosus*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus* spp.). Taxones como *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp., *Thalpomys cerradensis*, entre otros, exhiben cúspides opuestas.

#### **Carácter 140.- Procumbencia de los incisivos superiores:**

- (0) Pro-odonte.
- (1) Ortodonte.
- (2) Opistodonte.

Para este carácter se sigue la descripción de Thomas (1918, 1919), considerando el plano vertical de los incisivos (“cuerda”) en relación al plano basal del cráneo<sup>11</sup>.

Incisivos ortodontes y opistodontes son las condiciones más frecuentes en el grupo. Las especies de *Bibimys* son ejemplos de opistodoncia, mientras que algunas especies de *Akodon* (*e.g.*, *A. affinis*, *A. dolores*), *Necromys* (*N. lasiurus*), *Deltamys kempi*, *Thalpomys* spp., entre otros, exhiben incisivos ortodontes. Incisivos marcadamente pro-odontes se registran en *Necromys amoenus* y *N. lactens*, mientras que el grupo externo exhibe una pro-odoncia ligera (estado 0).

#### **Carácter 141.- Coloración del esmalte de los incisivos superiores:**

- (0) Amarillenta o anaranjada pálida.
- (1) Amarilla o anaranjado intenso.

En este carácter se sigue a Teta (2013). La coloración del esmalte en los akodontinos es variable entre las especies; sin embargo, en función de su intensidad es posible identificar dos estados fundamentales. Incisivos de color amarillo o anaranjado intenso (estado 1) es la condición más extendida en la tribu, mientras que tonalidades

---

<sup>11</sup> El valor angular de esta relación se ha denominado, en homenaje a su proponente, ángulo de Thomas y fue empleado en la caracterización de algunas especies (*e.g.*, Myers 1989).

más pálidas se encuentran solo en *Necromys amoenus* y *N. lactens* (en notable coincidencia con la pro-odoncia). El grupo externo comparte la condición más frecuente.

**Carácter 142.- Fisura en la dentina del incisivo superior:**

(0) Recta.

(1) Tripartita, en forma de Y.

Carácter basado en Stepan (1995). En la mayoría de los Akodontini, la morfología de la fisura en la dentina de los incisivos superiores es recta. De los taxones aquí revisados, solo la fisura de *Kunsia tomentosus* es tripartita, resultando en un carácter autapomórfico para este taxón. *Abrawayaomys* comparte la condición más extendida en la tribu.

**Carácter 143.- Borde cortante (bisel) del par de incisivos superiores:**

(0) Recto o casi recto.

(1) En V invertida.

Para este carácter se sigue a Hershkovitz (1962: fig. 19); para aplicarlo, se debe apreciar la morfología generada por los bordes de ambos incisivos en vista frontal (Fig. 2.3.1.20). El estado 0 incluye aquellos bordes cortantes completamente rectos y aquellos que se acercan ligeramente a la forma de una V suave.

La mayoría de los akodontinos y el grupo externo poseen bordes cortantes rectos, mientras que *Brucepattersonius* spp. muestran bordes que tienden a formar una V invertida (ángulos obtusos).

**Carácter 144.- Orientación de las series molares superiores:**

(0) Subparalelas.

(1) Divergentes anteriormente.

Codificación modificada de Stepan (1995), que determina la orientación de las series molares superiores con respecto a la línea media del paladar.

Por lo general, en Akodontini, se observan series molares superiores subparalelas (estado 0). *Juscelinomys candango*, *Necromys amoenus* y *Oxymycterus*



*dasytrichus* son algunos de los akodontinos cuyas series tienden a divergir anteriormente (estado 1). Las series molares superiores de *Abrawayaomys* son subparalelas (estado 0).

**Carácter 145.- Superposición flexos labiales y linguales:**

(0) Flexos no contactan.

(1) Flexos se aproximan a la línea media, con contacto de esmalte, muro estrecho.

Carácter basado en Voss (1993) y parcialmente en Gudinho (2016). A diferencia de otros taxones (e.g., *Holochilus*, *Lundomys*, *Wiedomys*), en Akodontini los flexos no interpenetran (i.e., no sobrepasan la línea media del diente), por lo que la codificación original fue modificada para dar cuenta de la variación del grupo.

Típicamente, los flexos labiales y linguales de los akodontinos no contactan (estado 0). *Akodon boliviensis*, *A. dolores*, *A. philipmyersi*, *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys* spp. (excepto *N. amoenus*), *Oxymycterus delator* y *O. quaestor* son ejemplos de la condición 1. En *Abrawayaomys* los flexos son caracterizados en el estado 1.

**\*Carácter 146.- Cúspula anterior en el procíngulo del M1:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter identificado en esta revisión (pero véase la discusión sobre el posible origen de esta estructura en Barbière *et al.* 2019).

La mayoría de los akodontinos comparten la condición 0. Solo *Lenoxus apicalis* exhibe una cúspula (o estilo) ubicada en el borde anterior del procíngulo que se pierde por desgaste en individuos adultos viejos (Fig. 2.3.1.20). La asociación de esta estructura con alguno de los cónulos resulta discutible. *Abrawayaomys* carece de esta estructura.

**Carácter 147.- Flexo anteromediano del M1:**

(0) Ausente, procíngulo sin división.

(1) Superficial, definición moderada de los cónulos anterolabial y anterolingual.

(2) Penetrante, clara definición de los cónulos anterolabial y anterolingual.

Codificación basada en Carleton (1980). La expresión del flexo anteromediano varía con la edad (*i.e.*, desgaste), desapareciendo, en muchos casos, en especímenes adultos viejos.

El procíngulo de gran parte de los akodontinos se encuentra dividido por un flexo anteromediano superficial que define los cónulos de manera moderada (estado 1)<sup>12</sup>. Le sigue la condición 2, con flexos anteromedianos penetrantes, típico de algunas especies de *Akodon* (*e.g.*, *A. aerosus*, *A. affinis*), *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys candango*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis* y *Scapteromys* spp. *Bibimys chacoensis*, *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia* spp. y *Juscelinomys huanchacae* y *Necomys amoenus* muestran el procíngulo sin divisiones (estado 0). En general, los especímenes revisados de *Akodon mimus* tienen esbozada una leve entalladura que no alcanza a definir claramente los cónulos, sin embargo, en algunos de estos es posible distinguir una pequeña foseta en el procíngulo (carácter 149). La presencia de esta foseta permite conjeturar que *A. mimus* posee un flexo anteromediano superficial, por lo que fue codificado en el estado 1. El grupo externo resulta polimórfico para este carácter, siendo tipificado en los estados 1 y 2.

#### **Carácter 148.- Tamaño relativo de los cónulos anterolabial y anterolingual:**

- (0) Subiguales.
- (1) Cónulo anterolingual < anterolabial.
- (2) Cónulo anterolabial < anterolingual.

Carácter referido en Pacheco (2003). El flexo anteromediano, cuando está presente, divide el procíngulo del M1 en un cónulo anterolabial y uno anterolingual, los cuales resultan subiguales en el área expuesta en la mayoría de los akodontinos aquí revisados. Los taxones que carecen de un flexo anteromediano que divida el procíngulo en los respectivos cónulos, fueron codificados como no comparables.

El estado 1 está representado, por ejemplo, en *Akodon boliviensis*, *Bibimys torresi*, *Brucepattersonius iheringi*, *Thaptomys nigrita* y el grupo externo, mientras que la condición 2 donde el cónulo anterolabial es más pequeño que el anterolingual se

---

<sup>12</sup> Rasgo que, a nivel dentario, fue promotor del reconocimiento del grupo akodontino hacia comienzos del siglo XX.

observa en *Akodon affinis*, *Bibimys labiosus*, *Juscelinomys candango*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis* y *Necromys obscurus*,

**Carácter 149.- Foseta/fosétida anterior del procíngulo (M1-m1):**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter basado en Pacheco (2003) y complementado con las observaciones realizadas en este trabajo. En algunos akodontinos con flexos anteromedianos superficiales a profundos (carácter 147), el desgaste dentario moderado puede dar paso a la formación de una pequeña foseta/ida anterior en el procíngulo.

La mayoría de los taxones revisados carece de esta estructura, contra unos pocos donde se registra, entre estos, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius Iheringi*, *B. soricinus*, *Juscelinomys candango* y *Lenoxus apicalis*. *Akodon aerosus*, *A. mimus*, *Kunsia tomentosus* y *Scapteromys aquaticus* resultan polimórficos para este carácter. *Abrawayomys* comparte la condición más frecuente.

**Carácter 150.- Orientación de los flexos labiales del M1:**

(0) Mayormente dispuestos en sentido transversal.

(1) Primero orientados en sentido transversal para luego curvarse abruptamente hacia atrás.

Para esta codificación se ha seguido parcialmente a Teta (2013) y evaluado en individuos subadultos. Por lo general, los flexos en Akodontini son relativamente penetrantes sin llegar a contactar (carácter 145).

En particular, los flexos labiales de la mayoría de los taxones revisados se ajustan a la condición 1, donde se orientan primero en sentido transversal y luego posteriormente. Esto se percibe con mayor expresión en el metaflexo. Entre los akodontinos con flexos labiales mayormente transversales (estado 0) se encuentran por ejemplo *Akodon azarae*, *A. budini*, *Blarinomys breviceps*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempi*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Lenoxus apicalis*, *Necromys amoenus*, *N. lactens*, *Podoxymys roraimae* y *Thaptomys nigrita*. El grupo externo es codificado en el estado 0.

### **Carácter 151.- Anterolofos del M1:**

(0) Ausente o pequeño.

(1) Bien expresado.

Carácter basado en Pacheco (2003) y Teta (2013). Cuando el anterolofos se encuentra presente, tiende a fusionarse, merced al desgaste, con el cónulo anterolabial y, en algunos casos, contactar con el paracono; por este motivo, cuando fue posible, se verificó su presencia en individuos jóvenes.

En la mayoría de los akodontinos aquí revisados se identifican anterolofos pequeños (e.g., *Akodon affinis*, *A. lindberghi*, *A. sanctipaulensis*, *Bibimys* spp., *Necomys* spp., y *Thalpomys lasiotis*). Contra esto, taxones con anterolofos bien expresados como son *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp. (excepto *O. paramensis*), *Podoxymys roraimae*, *Thaptomys nigrita*, entre otros. El anterolofos en *Abrawayaomys* es de tamaño pequeño y fusionado con el cónulo anterolabial.

### **Carácter 152.- Mesolofos del M1:**

(0) Ausente o pequeño.

(1) Mediano, sin alcanzar el borde labial del diente.

(2) Bien expresado, alcanzando el borde labial del diente.

Carácter basado en Pacheco (2003) y Teta (2013). Por lo general, los akodontinos poseen mesolofos medianos que no alcanzan el borde labial del M1 (estado 1).

*Akodon mimus*, *A. sylvanus*, *Juscelinomys candango*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp. y *Thaptomys nigrita*, entre otros, son ejemplos de mesolofos conspicuos (estado 2), que puede unirse al mesostilo (cuando este existe o puede ser registrado) y persistir incluso en ejemplares con desgaste moderado. *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus* y el grupo externo exhiben mesolofos pequeños, más allá de que producto del desgaste y de la asociación de otras estructuras anexas<sup>13</sup>, en los ejemplares adultos aparecen como estructuras conspicuas (véase

---

<sup>13</sup> Ejemplo destacable de “estructuras híbridas” o “complejas”, tal como han discutido varios autores desde Reig (1977) hasta Barbière *et al.* (2019).

Pardiñas *et al.* 2009a). En las especies de *Necromys*, el mesolofa se encuentra virtualmente ausente (estado 0)

**Carácter 153.- Anterolofa del M2:**

- (0) Ausente o corto, alcanzando la mitad o menos de la longitud del paracono.
- (1) Largo, subigual al paracono en longitud.

Carácter modificado de Teta (2013). La mayoría de los akodontinos evaluados tiene un anterolofa corto que alcanza la mitad de la longitud del paracono (*e.g.*, *Akodon budini*, *A. dolores*, *A. spegazzinii*, *Bibimys* spp., *Castoria angustidens*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus* spp.). Anterolofos largos, subiguales en longitud al paracono (estado 1) son frecuentes en *A. aerosus*, *A. mimus*, *Brucepattersonius* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp., *Thalpomys lasiotis*, entre otros. En estos casos, ambas estructuras típicamente tienden a fusionarse con el desgaste. En *Abrawayaomys*, la longitud de su anterolofa lo incluye en el estado 1.

**Carácter 154.- Paraflexo del M2:**

- (0) Indiferenciado o poco profundo.
- (1) Persistente y profundo, alcanzando la mitad o más de la mitad del diente.

Codificación que sigue a Teta (2013). El paraflexo es evidente en taxones que poseen anterolofos largos; sin embargo, puede persistir también en algunas especies con anterolofa corto (*e.g.*, *Akodon budini*). En general, el paraflexo del M2 en la tribu y en el grupo externo se ajusta al estado 1, siendo muy marcados, profundos y amplios (supera la mitad del diámetro transversal del M2) y mayormente transversales en *Bibimys* spp., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia* spp., *Juscelinomys candango*, *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp., entre otros. Por el contrario, *Akodon boliviensis*, *A. lindberghi*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempii*, *Necromys lactens*, son algunos de los taxones que exhiben la condición 0.

**Carácter 155.- Mesolofa del M2:**

- (0) Pequeño.
- (1) Mediano, sin alcanzar el borde labial del diente.
- (2) Largo, alcanzando el borde labial del diente.

Carácter modificado de Pacheco (2003). La mayoría de los especímenes revisados presentan mesolofos medianos (estado 1), que tienden a fusionarse rápidamente con el paracono merced al desgaste. *Akodon mimus*, *Lenoxus apicalis* y *Scapteromys* spp., son algunos akodontinos con mesolofos del M2 largos (estado 2), mientras que los ejemplares de *Bibimys labiosus*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempi*, *Gyldenstolpia planaltensis*, *Kunsia tomentosus* y *Necromys* spp., aquí revisados son tipificados en el estado 0. En *Abrawayomys*, se registra la condición 1.

**Carácter 156.- Mesofoseta en M1-M2:**

- (0) Ausentes.
- (1) Presentes.

Carácter basado en Teta (2013). Las mesofosetas son el residuo interno del mesoflexo ante la fusión, producto del desgaste, entre mesolofa y paralofa/paracono. Este carácter evalúa su persistencia en subadultos y adultos. La formación y persistencia de mesofosetas en el M1-M2 se detecta en varios taxones como *Akodon aerosus*, *A. mimus* (polimórfico), *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp. (*B. iheringi* polimórfico), *Gyldenstolpia* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp., entre otros. El grupo externo comparte esta condición. En general, los akodontinos en los cuales no se observa mesofosetas en estas clases de edad, exhiben un desgaste dentario rápido y uniforme (e.g., numerosas especies de *Akodon*, *Necromys*).

**Carácter 157.- Tamaño relativo del M3:**

- (0) Menor o igual a la mitad del tamaño del M2.
- (1) Mayor a la mitad del tamaño del M2.

Carácter basado en la codificación de Carleton (1980) y Teta (2013). En la mayoría de los akodontinos, el M3 es de tamaño pequeño, subtriangular o subcilíndrico, menor o igual que la mitad del tamaño del M2 (e.g., *Akodon iniscatus*,

*Blarinomys breviceps*, *Thaptomys nigrita*). El estado de carácter 1 es observado en especies tales como *Akodon budini*, *Castoria angustidens*, *Bibimys* spp., *Gyldenstolpia planaltensis*., *Kunsia tomentosus*, y *Scapteromys* spp. *Abrawayaomys* posee un M3 de pequeño, por lo que es codificado en el estado 0.

**\*Carácter 158.- Fosetas en M3:**

(0) Ausentes.

(1) Presentes.

Carácter definido a partir de las observaciones de individuos subadultos y adultos. La simplificación del M3, sumado al temprano desgaste de su superficie oclusal, lleva en algunos casos a la formación de fosetas que persisten aún con desgaste moderado. Las fosetas que pueden formarse están dadas por la unión del anterolofa y paracono (parafoseta) o del paracono y metacono (metafoseta). Del lado lingual, el hipoflexo es típicamente corto, por lo que en muy pocos casos tiende a producir una hipofoseta (*e.g.*, *Bibimys chacoensis*).

La mayoría de los akodontinos carecen de fosetas en el M3 (estado 0). Por el contrario, *Akodon mimus*, *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia* spp., *Juscelinomys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, y *Scapteromys* spp., las muestran (estado 1) y mantienen bajo desgaste moderado. *A. lindberghi* y *Thalpomys lasiotis* son polimórficos para este carácter. *Abrawayaomys* es tipificado en el estado 1.

**Carácter 159.- Cíngulo anterolabial del m1:**

(0) Ausente.

(1) Corto, alcanzando la mitad del protocónido.

(2) Largo, alcanzando más de la mitad del protocónido.

Carácter basado en Stepan (1995). En Akodontini es frecuente observar cíngulos anterolabiales cortos que pueden alcanzar la mitad del protocónido (estado 1). La condición 2 que implica cíngulos anterolabiales largos que persisten aún con desgaste moderado es típica en taxones como *Akodon aerosus*, *A. affinis*, *A. philipmyersi*, *Bibimys* spp., *Kunsia tomentosus*, *Lenoxus apicalis*, *Necomys amoenus* y *N. obscurus*. En *Blarinomys breviceps* y el grupo externo, esta estructura se encuentra ausente. Aparentemente, *Podoxymys roraimae* comparte esta condición.

**Carácter 160.- Fléxido anteromediano del m1:**

- (0) Ausente, procíngulo indiviso.
- (1) Superficial; escasa definición de los conúlidos anterolabial y anterolingual.
- (2) Profundo; clara definición de los conúlidos anterolabial y anterolingual.

Carácter que sigue la codificación de Steppan (1995). En general, los akodontinos exhiben procíngulos del m1 con fléxidos anteromedianos superficiales que definen escasamente los conúlidos (*e.g.*, *Akodon dolores*, *Deltamys kempi*, *Necomys lasiurus*, *Thaptomys nigrita*), seguido por fléxidos anteromedianos profundos que permiten la distinción de ambos conúlidos (*e.g.*, *Akodon mimus*, *A. philipmyersi*, *Brucepattersonius* spp., *Juscelinomys candango*). Algunos de los taxones que siguen la condición 0 son *Castoria angustidens*, *Gyldenstolpia* spp. y *Podoxymys roraimae*. El grupo externo representan el estado de carácter 1.

**\*Carácter 161.- Tamaño relativo de los conúlidos anterolabial y anterolingual**

**(m1):**

- (0) Subiguales
- (1) Conúlido anterolingual < anterolabial.
- (2) Conúlido anterolabial < anterolingual.

Carácter tipificado a partir de las observaciones realizadas en esta investigación, basado en el estudio de individuos con desgaste moderado. Taxones que carecen de fléxido anteromediano que divida el procíngulo en los respectivos conúlidos fueron codificados como no comparables.

En la mayoría de los akodontinos el tamaño relativo de los conúlidos es equivalente (estado 0). *Bibimys* spp., y *Juscelinomys* spp., son ejemplos típicos de las condiciones 1 y 2, respectivamente. Notablemente, el fléxido anteromediano y los conúlidos en *J. huanchacae* persisten en individuos con mayor desgaste. *Abrawayaomys* posee un procíngulo pequeño con conúlidos subiguales.

**Carácter 162.- Mesostílido del m1:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.



Carácter tipificado a partir de las observaciones de este trabajo que dan cuenta de la presencia de un mesostílido en el borde lingual del m1, pero referido en las descripciones de Akodontini (D'Elía y Pardiñas 2015).

La presencia de mesostílido en los akodontinos es variable, encontrando taxones que poseen esta estructura (e.g., *Akodon aerosus*, *Blarinomys breviceps*, *Scapteromys* spp.) y otros que carecen de ella (e.g., *Akodon mimus*, *Kunsia tomentosus*, *Podoxymys roraimae*). Los especímenes de *Abrawayaomys* carecen de mesostílido en el m1.

### **Carácter 163.- Mesolófido del m1:**

- (0) Ausente o pequeño.
- (1) Mediano, sin alcanzar el borde labial del diente.
- (2) Bien expresado, alcanzando el borde labial del diente.

Carácter modificado de Weksler (2006) y Teta (2013). La mayoría de los akodontinos evaluados poseen un mesolófido mediano que no alcanza el borde labial (e.g., *Akodon albiventer*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp.). Mesolófidios ausentes o pequeños se verifican en *A. azarae*, *A. philipmyersi*, *Bibimys labiosus*, *Kunsia tomentosus*, *Necromys* spp., mientras que la condición 2 está presente en taxones como *Gyldenstolpia planaltensis*, *Podoxymys roraimae*, *Scapteromys* spp., entre otros. El grupo externo es tipificado en el estado 0.

### **Carácter 164.- Ectolófido/ectostílido del m1:**

- (0) Ausente.
- (1) Presente.

Carácter basado Weksler (2006) y Pacheco (2003). En algunos casos, cuando el ectolófido está presente y bien desarrollado, puede alcanzar al ectostílido.

La mayoría de los akodontinos evaluados poseen estas estructuras (estado 1). Entre los taxones que carecen de ectolófidios/ectostílidios se encuentran *Bibimys* spp., *Deltamys kempi*, *Gyldenstolpia planaltensis* y algunas especies de *Necromys* (e.g., *N. lactens*, *N. obscurus*). *Abrawayaomys* sigue la condición 0.

**Carácter 165.- Mesofosétidas en m1-m2:**

(0) Ausentes.

(1) Presentes.

Carácter referido en las descripciones de Akodontini (D'Elía y Pardiñas 2015) y tipificado en esta contribución. Las mesofosétidas observadas en los m1-m2 son el residuo del entofléxido ante la fusión, producto del desgaste de la superficie oclusal, entre el mesolófido y entolófido/entocónido. Este carácter evalúa su persistencia en ejemplares subadultos y adultos.

La condición frecuente en los akodontinos es carecer de mesofosétidas (estado 0). Entre los taxones que exhiben la condición 1 se encuentran *Bibimys chacoensis*, *Brucepattersonius* spp., *Gyldenstolpia planaltensis* y *Scapteromys* spp. En *Abrawayaomys* no se observan mesofosétidas.

**Carácter 166.- Mesolófido del m2:**

(0) Ausente o pequeño.

(1) Mediano, sin alcanzar el borde labial del diente.

(2) Largo, alcanzando el borde labial del diente.

Carácter modificado de Pacheco (2003) y Weksler (2006). La condición típica observada en Akodontini y el grupo externo es poseer mesolófidios pequeños que desaparecen rápidamente con el desgaste (estado 0). Algunos ejemplos de las otras condiciones son: *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp., y *Podoxymys roraimae* (estado 1) y *Akodon affinis*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Scapteromys* spp. (estado 2).

**\*Carácter 167.- Protofléxido del m2:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter evaluado en esta contribución. La presencia de protofléxido está estrechamente ligada al desarrollo del cíngulo anterolabial.

El estado más frecuente en la tribu y el grupo externo es poseer protofléxico en el m2. Carecer de esta estructura es típica en *A. philipmyersi*, *Juscelinomys candango*, *Necromys lasiurus* y *N. obscurus*.

**Carácter 168.- Morfología general del m3:**

- (0) Hipocónido y entocónido reducidos, m3 subtriangular o en forma de T.
- (1) Hipocónido y entocónido de similar expresión que el protocónido y metacónido, m3 en forma de S.

Carácter basado en la codificación de Teta (2013) y descripción de Pacheco (2003), que evalúa la complejidad oclusal de m3 en relación al grado de desarrollo de las principales cúspides y su disposición.

La mayoría de los akodontinos posee m3 con hipocónidos y entocónidos de expresión similar que el protocónido y metacónido (estado 1). *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi*, *Juscelinomys candango*, *Kunsia tomentosus*, algunas especies de *Oxymycterus* (e.g., *O. amazonicus*, *O. paramensis*) y *Podoxymys roraimae* son algunos de los akodontinos cuyo lóbulo posterior del m3 es muy pequeño; en consecuencia, el molar adquiere una forma subtriangular. La condición observada en el grupo externo corresponde al estado 0.

**\*Carácter 169.- Borde posterior de los M1-m1:**

- (0) Borde posterior de los M1-m1 en condición “normal”.
- (1) Borde posterior de los M1-m1 “cortado”.

Carácter basado en la descripción de Reig (1972) y tipificado en esta contribución. Este carácter hace alusión al borde posterior de los M1-m1, donde el esmalte se ve interrumpido dando el aspecto de bordes “cortados”<sup>14</sup>, esta situación se replica, en menor grado, en la parte anterior de los M2-m2. Entiéndase como condición

---

<sup>14</sup> Parece tratarse de un efecto “mecánico” de desgaste de estructuras entre primer y segundo molar, ya que el “corte” ocurre en el sector de contacto. Lo notable del caso es que constituye un carácter genérico, al menos hasta donde hemos podido indagar. Si esto tiene que ver con la compresión -en sentido antero-posterior- de la serie dentaria o del cráneo en *Thaptomys*, merece un estudio ulterior.

“normal” aquella donde los bordes en cuestión exhiben el esmalte completo, sin interrupciones. La mayoría de los akodontinos presenta la condición normal (estado 0), mientras que el estado (1) parece ser una apomorfía de *Thaptomys nigrita*. *Abrawayaomys* comparte la condición típica de la tribu.

#### ESQUELETO POSTCRANEANO

##### **Carácter 170.- Borde caudal del arco neural del atlas (vista dorsal):**

(0) Mayormente recto.

(1) Convexo.

Carácter basado en Carrizo y Catalano (2015). Gran parte de los akodontinos exhibe el borde caudal del atlas convexo, dado por la presencia de una curvatura o muesca en la región media (*e.g.*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius iheringi*, *Deltamys kempi*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus quaestor*). Bordes caudales mayormente rectos son observados en *A. affinis*, *A. lindberghi*, *Bibimys labiosus*, *Scapteromys* spp., entre otros. En *Abrawayaomys*, el borde del atlas es de tipo recto (estado 0).

##### **Carácter 171.- Proceso transversal del atlas (vista dorsal):**

(0) Pequeño.

(1) Extendido lateralmente.

Se sigue la codificación de Carrizo *et al.* (2014). Típicamente, los akodontinos muestran procesos transversos pequeños (estado 0). Solo en *Kunsia tomentosus* estas estructuras muestran un desarrollo lateral notable. *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente.

##### **Carácter 172.- Tubérculo dorsal del atlas:**

(0) Ausente.

(1) Presente.

Carácter basado en Carrizo *et al.* (2014). La mayoría de los akodontinos posee una pequeña protuberancia en la cima del arco neural del atlas (estado 1), en algunos

taxones apenas perceptible como un abultamiento redondeado (*e.g.*, *Oxymycterus rufus*); en otros, puede alcanzar mayor expresión (*e.g.*, *Oxymycterus dasytrichus*). Contrario a esto, taxones como *Akodon mimus*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempi*, *Necromys spp.*, *Thalpomys lasiotis*, *Thaptomys nigrita*, entre otros, carecen de esta prominencia. *Abrawayaomys* comparte la condición menos extendida de la tribu (estado 0).

**Carácter 173.- Forma de las facetas caudales del atlas:**

(0) Casi circular.

(1) Oval.

Carácter basado en Carrizo y Catalano (2015). Se consideran facetas casi circulares aquellas cuya proporción entre el diámetro dorsoventral y el anteroposterior alcanzan valores cercanos a 1. Por el contrario, facetas cuyo diámetro dorsoventral es mayor que el anteroposterior, son tipificadas como ovals.

La condición más frecuente en la tribu es poseer facetas caudales ovals (*e.g.*, *Bibimys spp.*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius spp.*, *Oxymycterus spp.*). Por el contrario, la condición menos frecuente, que implica facetas caudales casi circulares, se encuentra mayoritariamente en las especies de *Akodon*, *Necromys lactens*, *N. lasiurus* y *Thalpomys lasiotis* y el grupo externo.

**Carácter 174.- Altura del proceso neural del axis:**

(0) De altura y grosor moderado, en algunos casos como un tubérculo.

(1) Alto y delgado.

Carácter modificado de Steppan (1995) y Carrizo *et al.* (2014) para dar cuenta de la variación en Akodontini. El proceso neural del axis constituye el punto de inserción de los músculos implicados en los movimientos de la cabeza (*e.g.*, *obliquus capitis cranialis*, *obliquus capitis caudalis*, *rectus capitis posterior*, *spinalis capitis*), por lo que procesos neurales de mayor altura ofrecerían un área más grande para la inserción de los músculos, sugiriendo un mayor rango de movimientos (Flores 2009).

La condición recurrente en la tribu es poseer procesos neurales moderados (estado 0), como en el caso de *Akodon azarae*, *A. philipmyersi*, *Castoria angustidens*, *Deltamys kempi*, *Necromys spp.*, *Thaptomys nigrita*, entre otros. Procesos neurales altos

y delgados se observan en *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Oxymycterus* spp. y *Scapteromys* spp. *Abrawayaomys* comparte la condición más frecuente.

**Carácter 175.- Extensión posterior del proceso neural del axis:**

- (0) Ausente, no solapa con la tercera vértebra cervical.
- (1) Presente, existe solapamiento con la tercera vértebra cervical.

Carácter basado en Steppan (1995), que determina la extensión craneocaudal del proceso neural del axis en vista lateral.

La condición más extendida en los akodontinos y el grupo externo es presentar procesos neurales del axis sin extensión craneocaudal (estado 0). *Bibimys chacoensis*, *Oxymycterus amazonicus* y *O. rufus* ejemplifican la condición 1. *Scapteromys aquaticus* y *Thaptomys nigrita* son polimórficos para este carácter.

**Carácter 176.- Fosa del olecranon en el húmero:**

- (0) Abierta.
- (1) Cerrada.

Carácter basado en Coutinho y Oliveira (2017). En la mayoría de los akodontinos, la fosa del olecranon está abierta (perforada) como una vacuidad evidente o cubierta por una lámina delgada y translúcida. *Bibimys chacoensis*, *Deltamys kempi* y *Necromys lasiurus* son algunos de los taxones polimórficos para este carácter. *Abrawayaomys* se ajusta a la condición 0.

**Carácter 177.- Epicóndilo medial del húmero:**

- (0) Corto.
- (1) Largo.

Para este carácter se sigue parcialmente a Teta (2013). Se consideran epicóndilos mediales cortos aquellos que se encuentran mínimamente extendidos y cuya longitud es menor o apenas alcanzando la mitad de la longitud conjunta del *capitulum* y la tróclea. Por el contrario, la codificación de epicóndilos largos abarca estructuras que igualan o superan la mitad de la longitud del *capitulum* y la tróclea en conjunto.

Gran parte de los akodontinos poseen epicóndilos mediales cortos (e.g., *Akodon dolores*, *A. mimus*, *Deltamys kempi*, *Necromys lasiurus*, *Scapteromys* spp., *Thaptomys nigrata*). Entre los que exhiben la condición 1 se encuentran *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Kunsia tomentosus*, *Oxymycterus* spp., entre otros. En *Abrawayamys*, el epicóndilo medial del húmero es notablemente corto (estado 0).

**Carácter 178.- Extensión del *capitulum* y tróclea del húmero:**

- (0) *Capitulum* y tróclea subiguales.
- (1) Mayor extensión de la tróclea.

Carácter modificado de Coutinho y Oliveira (2017), para representar la extensión distal de ambas estructuras. En la mayoría de los akodontinos la tróclea se extiende distalmente, superando la extensión del *capitulum* (estado 1, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp, *Oxymycterus* spp.). *Akodon azarae*, *A. dolores*, *A. philipmyersi*, *Bibimys chacoensis* y el grupo externo representan la condición 0.

**Carácter 179.- Forma del proceso coracoides de la escápula:**

- (0) Corto.
- (1) Largo, en forma de gancho.

Para este carácter se sigue a Carrizo y Catalano (2015). Típicamente, el proceso coracoides en los akodontinos es corto (estado 0). *Akodon affinis*, *A. paranaensis*, *Bibimys* spp., *Deltamys kempi*, *Necromys* spp. y *Thaptomys nigrata* poseen procesos coracoides largos en forma de gancho, siendo especialmente largo en *Bibimys* spp. y largo y robusto en *N. lactens*. *Abrawayamys* exhibe la condición típica.

**Carácter 180.- Extensión del proceso acromial de la escápula:**

- (0) Subigual al coracoides.
- (1) Se extiende más allá del coracoides.

Carácter modificado de Coutinho y Oliveira (2017). La escápula de la mayoría de los akodontinos muestra un proceso acromial que se extiende más allá del coracoides (e.g., *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Necromys* spp, *Oxymycterus* spp.).

Contra esto el proceso acromial en *Bibimys chacoensis*, *Deltamys kempi*, *Thaptomys nigrita* y el grupo externo es subigual al coracoides.

**Carácter 181.- Proceso peroneal del quinto metatarsal:**

- (0) Corto, se extiende por detrás o igual a la mitad del cuboide.
- (1) Largo, se entiende más allá de la mitad o alcanzando la superficie proximal del cuboide.

Carácter modificado de Pacheco (2003), para dar cuenta de la variación en Akodontini. La mayoría de los akodontinos presentan la condición 1, con procesos peroneales que se extienden al mismo nivel (superficie proximal) del cuboide. *Akodon azarae*, *A. dolores*, *A. philipmyersi*, *Bibimys chacoensis*, *Oxymycterus paramensis*, *O. rufus* y *Thaptomys nigrita*, exhiben la condición 0. No fue posible evaluar este carácter en el grupo externo, por lo que se considera como dato faltante.

**Carácter 182.- Primera falange del dedo V:**

- (0) Corta, no se extiende más allá del extremo distal del metatarso del dedo IV.
- (1) Larga, se extiende igual o más allá del extremo distal del metatarso del dedo IV.

Carácter modificado de Pacheco (2003). La condición más habitual de la tribu es poseer la primera falange del dedo V larga, extendiéndose al mismo nivel del metatarso del dedo IV o superándolo levemente (estado 1). *Deltamys kempi*, *Necromys* spp., *Oxymycterus* spp., y *Scapteromys* spp. son tipificados en la condición 0. Sin embargo, la condición de *Oxymycterus* parece estar favorecida por un metatarso notablemente más corto que el registrado en otros taxones (ver carácter 183). No fue posible evaluar este carácter en el grupo externo, por lo que se considera como dato faltante.

**\*Carácter 183.- Metatarso del dedo V:**

- (0) Corto, subigual a la mitad del metatarso del dedo IV.
- (1) Largo, supera la mitad del metatarso del dedo IV.

Carácter establecido en esta contribución a partir de las observaciones realizadas. Procura establecer la relación de tamaño de los metatarsos de los dedos IV y V. La condición más extendida en el grupo es presentar metatarsos del dedo V largos,



que superan notablemente la longitud de su homólogo en el dedo IV (estado 1). De los taxones revisados para este carácter, solo las especies de *Oxymycterus* exhiben el estado 0. No fue posible evaluar este carácter en el grupo externo, por lo que se considera como dato faltante.

### 2.3.2. FILOGENIA MORFOLÓGICA

#### AKODONTINOS ACTUALES

El conjunto de caracteres morfológicos fue evaluado en 46 especies de akodontinos actuales y el grupo externo *Abrawayaomys*. De esta forma, la matriz morfológica final estuvo compuesta por 8601 celdas (183 caracteres x 47 taxones terminales), de las cuales 1290 (~15%) correspondieron a entradas faltantes y 0,3% a datos no comparables. La mayoría de las entradas faltantes provienen del sistema reproductor masculino, seguidas por aquellas del sistema digestivo y del postcráneo.

El análisis filogenético bajo pesos iguales produjo 10 árboles más parsimoniosos de 1055 pasos de longitud y con valores de índice de consistencia y retención de 0,211 y 0,523, respectivamente. El análisis del mismo conjunto de caracteres con una búsqueda bajo pesos implicados arrojó 19 árboles igualmente parsimoniosos con longitudes que van desde 52,3 (k=1) a 95,1 (k=100). Las relaciones filogenéticas recobradas con este tipo de búsqueda se condicen mayormente con aquellas obtenidas bajo pesos iguales (Fig. 2.3.2.1). Las principales diferencias entre las topologías recobradas se ubican en las relaciones entre clados débilmente apoyados. Los consensos estrictos suelen evidenciar mucho más estas diferencias que aquellos recuperados por regla de la mayoría al 50% (resultados no mostrados).

Las filogenias recuperadas bajo parsimonia muestran topologías de consenso poco resueltas con una politomía en la base que involucra a la mayoría de las especies de *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*. Se recuperan algunas relaciones menores entre especies de estos géneros (e.g., ((*A. boliviensis* *A. spegazzinii*) *A. albiventer*), (*A. dolores* *A. iniscatus*), ((*N. lasiurus* *N. obscurus*) *N. urichi*). Entre los clados resueltos se encuentran el grupo que reúne a las especies del género *Bibimys* ((*B. chacoensis* *B. torresi*) *B. labiosus*) y un gran clado compuesto a su vez por dos subclados. Uno de ellos reúne con muy bajo apoyo a las especies de *Juscelinomys* como

el grupo hermano de ((*Gyldenstolpia Kunsia*) *Scapteromys*), en tanto el otro agrupa a taxones con características morfológicas comunes ya referidas en la literatura y nuevas reveladas en este estudio (*e.g.*, placas cigomáticas bajas con escaso borde libre, nasales proyectados por sobre el plano que define la cara anterior de los incisivos, continuidad entre el proceso gnático y borde libre del premaxilar). En este último clado, las especies de *Oxymycterus* se vinculan, con bajo apoyo, como grupo hermano de *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis* y *Podoxymys roraimae* (Fig. 2.3.2.1).

De los clados principales antes mencionados, las especies de *Bibimys* (nodo 62), comparten 16 sinapomorfías, *Oxymycterus* (nodo 74) 6 sinapomorfías, el clado que agrupa a *Kunsia tomentosus*, *Gyldenstolpia planaltensis* y *Scapteromys* spp. (nodo 68) tiene 13 sinapomorfías involucradas, mientras que las especies de *Juscelinomys* (nodo 70) tienen 4 caracteres comunes que soportan su relación. Por último, el clado que agrupa a los akodontinos de rostro alargado y placas cigomáticas estrechas (nodo 56), comparten 7 sinapomorfías. Para más detalle ver listado de sinapomorfías comunes en Apéndice 7.

En general, los valores de soporte para las relaciones interespecíficas dentro de aquellos géneros que se recobraron monofiléticos, son altos (*e.g.*, *Bibimys* spp., *Brucepattersonius* spp., *Scapteromys* spp.). Relaciones con escaso apoyo respaldan relaciones espurias que, al parecer, no logran ser resueltas con el nivel de variación de este conjunto de caracteres (*e.g.*, los pares *A. toba* y *N. amoenus*, *A. affinis* y *D. kempfi*).

#### AKODONTINOS ACTUALES Y FÓSILES

La topología de consenso generada a partir de la matriz morfológica completa (n=183 caracteres) compuesta por los 46 taxones vivos, 21 fósiles y el grupo externo, recuperó algunas de las relaciones obtenidas con la matriz completa de taxones. La posición de los fósiles no es concluyente (Fig. 2.3.2.2). La cantidad de entradas faltantes, producto de los datos ausentes en la matriz morfológica, que suma en este caso a los taxones fósiles, supera el 38% (68 taxa x 183 caracteres = 12444 celdas).

La matriz reducida de 74 caracteres comunes (detallados en apéndice 9), implicó 5032 celdas con 1289 entradas faltantes (~25%) y 28 caracteres no comparables (0,5%). Para esta matriz (n=74), el análisis cladístico arrojó 20 árboles igualmente parsimoniosos (510 pasos). Los índices de consistencia y retención alcanzaron valores

de 0,177 y 0,568, respectivamente (Apéndice 8). El análisis de la misma matriz reducida bajo pesos implicados produjo 23 árboles más parsimoniosos (longitud = 57,7 para  $k = 1$  a 91,2 para  $k = 100$ ). Las topologías recobradas son parcialmente consistentes con aquellas obtenidas bajo pesos iguales; sin embargo, no reportan mayor información acerca de las relaciones filogenéticas entre los taxones actuales y fósiles. Solo 7 clados menores son recobrados (Apéndice 8), los que a su vez forman parte de una politomía que involucra la mayor parte de los especímenes fósiles aquí incluidos. Los valores de soporte de las relaciones recobradas tienden a ser bajos, con excepción de algunos clados. De las relaciones resueltas del consenso estricto que involucran fósiles, un individuo de *Akodon lorenzini* es el taxón hermano de *Thaptomys nigrita*, y estos a su vez de especímenes de *A. kermacki*. Otros individuos de esta última especie se vincularon con *C. angustidens* y varias especies *Akodon*. Todas estas relaciones muestran valores de soporte muy bajo.

El clado compuesto por las especies con rostro alargado (*i.e.*, *A. mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis* y *Podoxymys roraimae*), incluye también un espécimen de *A. magnus*.

### 2.3.3. FILOGENIAS MOLECULARES Y DISTANCIAS GENÉTICAS

El número de akodontinos incluidos en cada matriz independiente fue variable, siendo el marcador citocromo b el que posee mayor número de individuos y cobertura taxonómica (citb=152, DMP1=108, GHR=62, IRBP=122 y RAG1=76). La matriz concatenada (4168 pb) que contiene, en la mayoría de los casos, al menos dos de los cinco locus aquí analizados para cada taxón, está representada por 68 taxones de Akodontini y 85 que conforman el grupo externo.

Las reconstrucciones filogenéticas obtenidas de forma independiente para cada locus recuperan topologías bastante resueltas, con excepción de algunos clados que presentan politomías (Apéndice 10). La monofilia de la tribu es recuperada con alto apoyo en todos los análisis (locus: BT/PP; cit: 98/0.9, DMP1: 100/1.0, GHR: 100/1.0, IRBP: 100/0.9, RAG1: 99/0.98). A pesar del muestreo taxonómico diferencial entre algunos locus (*e.g.*, citb y DMP1), las relaciones entre los géneros son altamente consistentes.

Los análisis de MV e IB de la matriz molecular concatenada recobran la monofilia de Akodontini con gran apoyo (99/0.98) y la distinción de tres clados

principales compuestos por los géneros i) *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necomys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* (BT/PP: 100/1.0), ii) *Juscelinomys* y *Oxymycterus* (100/1.0), iii) *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys* (100/0.99). Las relaciones entre estos clados son congruentes entre ambos métodos de reconstrucción, con excepción de la relación entre los géneros *Necomys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* y la posición filogenética de *Bibimys* (Fig. 2.3.3.1). En ambos estos géneros forman parte de una politomía.

La divergencia promedio intergenérica en Akodontini fluctúa entre 14,5% para *citb* y 5,8% para el gen *GHR*. El marcador mitocondrial *citb* ha sido ampliamente utilizado como referencia del nivel de divergencia genética entre roedores y su empleo se justifica en los altos niveles de variación (útiles para problemáticas de diferente jerarquía taxonómica, sobre todo a niveles menores) y la amplia cobertura taxonómica y geográfica de las secuencias disponibles en GenBank y aquí generadas (Schrage y Mello 2020). Por este motivo, los valores de distancia *p* y las subsecuentes comparaciones lo largo de esta tesis, fueron realizadas en base a este marcador (Tablas 2.3.3.1, 2.3.3.2 y 2.3.3.3). La divergencia intraclado del grupo compuesto por los géneros *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necomys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* es de 13,24%, seguido por el clado conformado por *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys* con un valor de 13,15%. El tercer grupo que reúne a los géneros *Juscelinomys* y *Oxymycterus* alcanza valores menores que promedian ~8% (Tabla 2.3.3.1).

A nivel genérico, varios taxones de Akodontini exhiben valores altos de divergencia lo que se relaciona con la diversidad específica o variación geográfica que albergan, en algunos casos pobremente exploradas (*e.g.*, *Blarinomys*, *Castoria*). El género *Akodon* con cerca de ~38 spp. tiene una divergencia promedio de 10,53%, valor que solo es apenas superado por el género *Necomys* que contiene 8 spp. y alcanza un valor de 10,83% (Tabla 2.3.3.2). Este último valor sugiere alta diferenciación (con posible estructuración geográfica) entre algunas o todas las especies reconocidas para *Necomys*. La diferenciación entre los géneros fluctúa entre 9,9% para *Juscelinomys* y *Oxymycterus* y 18,1% entre *Kunsia* y *Podoxymys* (Tabla 2.3.3.2). Destaca, también, el alto valor de divergencia entre *Lenoxus* y *Scapteromys* (17,3%). En general, los valores de divergencia más elevados están dados entre los géneros del clado 1 y clado 3 (Tabla 2.3.3.1). Valores más bajos, cercanos al 10-12% se observan entre los géneros

*Blarinomys* y *Brucepattersonius* (10,3%), *Blarinomys* y *Lenoxus* (12,4%), *Brucepattersonius* y *Lenoxus* (12,4%) y *Castoria* y *Thaptomys* (12,7%)

Los valores de divergencia intraespecífica fluctúan entre 0,09% para *Akodon torques* y 7,44% para *A. mimus* (Tabla 2.3.3.3). Al menos 11 akodontinos exhiben valores que superan el 4%, sugiriendo estructuración genética moderada (e.g., *Castoria angustidens*, *Oxymycterus paramensis*) a pronunciada (e.g., *Akodon mimus*, *Necromys urichi*). Alternativamente y como ha sido propuesto por algunos autores (e.g., para *N. urichi*, véase D'Elía *et al.* 2008), estos valores podrían estar sugiriendo desde especies crípticas hasta ejemplares directamente mal identificados (esta última, una situación no infrecuente).

#### 2.3.4. ANÁLISIS COMBINADO: MORFOLOGÍA Y ADN

El análisis cladístico de la evidencia morfológica y molecular en forma conjunta recobró 8 árboles más parsimoniosos de 4994 pasos de longitud, e índices de consistencia 0,462 y retención 0,876. Las relaciones filogenéticas obtenidas con este set de caracteres combinado y particionado para los representantes actuales de Akodontini difiere parcialmente en la resolución de algunas de las relaciones principales con respecto a la topología recuperada con la matriz total de datos moleculares (4168 bp).

Se recuperaron siete clados con apoyo medio a alto (Fig. 2.3.4.1) mediante el análisis de Parsimonia y cuatro clados bajo Inferencia Bayesiana. Uno agrupa a los géneros *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* (98/1,0), aunque *Necromys* no se recupera monofilético. Destaca la posición de *Akodon mimus* en la base del clado que reúne a las especies de *Akodon* incluidas en el estudio. Otro, más estrechamente vinculado con el anterior, está conformado por *Juscelinomys* como hermano de *Oxymycterus* (100/1,0). Un tercer grupo incluye un clado menor compuesto por *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus* hermano de los anteriores (95/0,98). Las relaciones entre *Bibimys*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys* no aparecen del todo resueltas, sin embargo, cada género es recobrado monofilético con bastante apoyo. Que los géneros *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys* no se recuperen como un grupo natural como en la figura 2.3.3.1, puede deberse, en gran medida, al impacto de los datos faltantes de la matriz de algunos taxones (e.g., *Gyldenstolpia planaltensis* - solo caracteres morfológicos). Pruebas adicionales (no mostradas) que incluyeron la

exclusión de este tipo de taxones con numerosas entradas faltantes recuperan relaciones más resueltas como un clado formado por *Kunsia fronto* y *Scapteromys* spp., hermano de *Bibimys* en MP, en tanto la posición de este último varía en el análisis de IB mostrándose en la base de la filogenia del grupo.

El análisis de la matriz reducida que contiene a los taxones fósiles recupera parcialmente la topología arriba mencionada pues se genera una politomía que incluye a varias de estas especies. La mayor parte de los clados principales se recuperan, aunque con menor apoyo.

### **2.3.5. PARÁSITOS COMO POSIBLES MARCADORES TAXONÓMICOS**

#### ANÁLISIS DE LOS TAXONES PARÁSITOS

Se realizó una búsqueda exhaustiva y actualizada de los helmintos referidos para roedores de la tribu Akodontini (Tabla 2.3.5.1). De las 70 especies de helmintos mencionadas en la literatura para este grupo de roedores (Apéndice 11), el 4,3% corresponde a Acantocephala (n= 3), el 12,9% a Cestoda (n= 9), el 12,9% a Digenea (n=9) y el 70% a Nematoda (n= 49) (Fig. 2.3.5.1). Las especies de akodontinos con mayor número de registros fueron *Akodon azarae* y *Necromys lasiurus*, seguido por *A. montensis* y *Scapteromys aquaticus* (Tabla 2.3.5.1, Fig. 2.3.5.2).

Para la mayoría de los registros, el número de especies hospedadoras en cada familia supera al número de especies parásitas; esto refleja que una misma especie parásita se encuentra en más de un taxón de Akodontini (Fig. 2.3.5.3). La excepción es Heligmonellidae (Nematoda), en la que se registran 19 especies parásitas presentes en 9 akodontinos diferentes (Fig. 2.3.5.3, Tabla 2.3.5.1).

En la tabla 2.3.5.1 se indican cuáles son las especies de roedores que resultan hospedadoras de algún grupo de helmintos (familias), quedando así representadas 20 especies de Akodontini de las 88 contenidas actualmente en la tribu (ver también Apéndice 11) y de las cuales solo 68 fueron consideradas en la filogenia molecular resultante del presente trabajo de tesis (Fig 2.3.5.4). Del total de especies parásitas, 53 pertenecen a géneros que se vinculan únicamente a mamíferos y 37 especies restringen sus asociaciones a roedores Sigmodontinae (Tabla 2.3.5.1).

Sobre la base de la información registrada, las especies nominales *Syphacia alata*, *S. carlitosi* y *Caroloxymyris boliviensis* (Oxyuridae) y *Nematomystes rodentiphilus* (Ascaridiidae) presentan ciclo directo y una distribución acotada a la tribu Akodontini. Además, se detectan géneros acotados al orden Rodentia que podrían funcionar como marcadores taxonómicos de clados hospedadores (ver tabla 2.3.5.1, Apéndice 11). Otras especies de helmintos con ciclo directo y restringidas a los akodontinos son *Trichuris laevitestis* y *T. navonae* (Trichuridae), pero que, a diferencia de los taxones anteriormente indicados, el rango hospedatorio del género incluye diferentes órdenes de mamíferos (Carnívora, Didelphimorphia, Lagomorpha, Primates y Rodentia) por lo que no cumplen los requerimientos para ser considerados marcadores taxonómicos de la tribu Akodontini. *Levinsiniella cruzi* (Microphallidae), *Litomosoides chagasfilhoi* (Onchocercidae) y *Zonorchis oxymycterae* (Dicrocoeliidae) son helmintos de ciclo indirecto que también se encuentran restringidas a los akodontinos, y el rango hospedatorio de los géneros también se presenta en diversos órdenes, clases o familias de mamíferos.

En este sentido, solo la familia Oxyuridae aportaría con especies marcadores para el grupo de estudio de esta investigación, ya que *Syphacia alata* se encuentra en el clado que incluye a *Necromys* spp. y *Thaptomys* sp., *Syphacia carlitosi* se restringe al clado conformado por *Akodon* spp. y *Caroloxymyris boliviensis* se encuentra en el clado conformado por *Oxymycterus* spp. (Fig. 2.3.5.5). *Nematomystes rodentiphilus* está presente en *Oxymycterus* spp. y *Scapteromys aquaticus* y no presenta una asociación específica con los clados recuperados en el esquema clasificatorio propuesto en esta tesis, por lo que su empleo como marcador taxonómico podría ser discutible.

Algunas especies parásitas que poseen un rango de distribución acotado a roedores sigmodontinos, solo se registran en una especie hospedadora, descartándose su posible uso como marcadores (e.g., *Malvinema* spp. - *Scapteromys aquaticus*, *Nematomystes scapteromi* – *Scapteromys tumidus*). Ambos casos no constituyen un aporte a los resultados principales alcanzados en este estudio (i.e., 3 clados principales, Fig. 2.3.3.1).

#### PARÁSITOS COMO CARACTERES: EXPLORACIÓN

El análisis exploratorio de la contribución de los helmintos parásitos como caracteres en la definición de las relaciones de sus hospedadores akodontinos sólo

recuperó a *Caroloxymyris boliviensis* y *Nematomystes rodentiphilus* como las especies que definen, junto a otros caracteres morfológicos, el clado compuesto por *Oxymycterus paramensis* y *O. rufus*. Esto se condice parcialmente con la información recobrada tras el mapeo de la distribución de los parásitos sobre la filogenia akodontina.

#### EJEMPLO DE ANÁLISIS DE CODIVERGENCIA

El segundo aspecto abordado que implica la exploración de posibles eventos de codivergencia parásito-hospedador, revela que las reconstrucciones filogenéticas moleculares de helmintos parásitos de Akodontini son escasas. Como se desprende del análisis previo, prácticamente no hay especies candidatas a considerarse marcadores taxonómicos de hospedadores akodontinos. En este sentido, debe observarse que sólo las especies pertenecientes a Trichuridae (tabla 2.3.5.1) poseen datos moleculares o propuestas filogenéticas previas que permiten avanzar en los estudios de correspondencia de clados parásito-hospedador.

En este contexto, se explora la posible codivergencia de especies de *Trichuris* propias de especies de roedores sigmodontinos, que presentan caracterización a nivel molecular (citb, COI, ITS2) como *T. bainaie*, *T. navonae*, *T. massoi* y *T. pardinasi* (Apéndice 5).

La divergencia promedio observada en el género *Trichuris* fluctúa entre 9 % para COI e ITS2 y 10% para citb (Tabla 2.3.5.2). De los taxones evaluados, *T. pardinasi* es la especie con valores de divergencia intraespecífica más altos (citb=1,7%, COI= 2,4%, ITS2=3,8%). Contra esto, *T. massoi* alcanza un valor de 0.2% para ITS2, en tanto para citb y COI las secuencias analizadas corresponden al mismo haplotipo, por lo que la divergencia entre estas es nula. En general, la divergencia interespecífica alcanza valores altos para aquellas comparaciones que incluyen a *T. pardinasi/T. navonae* (citb y COI) y *T. bainaie/T. massoi* seguido de *T. pardinasi/T. navonae* (ITS2).

El análisis filogenético concatenado recobró cuatro clados principales fuertemente sustentados, cada uno representado por individuos de *Trichuris* de las diferentes especies asociadas a grupos hospedadores sigmodontinos específicos (Fig. 2.3.5.6). Un clado (PP= 1.0) agrupa especímenes de *T. navonae* presente en *Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita*, como el grupo hermano de *T. massoi*, especie reconocida para *Holochilus chacarius* (Oryzomyini) (PP= 0.98). Ambos clados se vinculan a *T. bainaie* (PP= 1.0) parásito de *Sooretamys angouya* (Oryzomyini). En tanto,



*T. pardinasi*, identificado como parásito de *Phyllotis bonariensis* y *P. xanthopygus* (PP= 1.0) (Phyllotini) se ubica en la base de la hipótesis propuesta. Se recobran dos subclados de *T. navonae* y *T. pardinasi* que, en el caso de la primera especie no tiene relación de correspondencia con sus especies hospedadoras, es decir, no se observa monofilia recíproca entre los individuos parásitos de *A. montensis* y *T. nigrita*. En tanto, los subclados recuperados en *T. pardinasi* se corresponden con cada una de las especies que parasitan.

Las relaciones filogenéticas recobradas entre las 4 especies de *Trichuris* analizadas no se corresponden con la configuración tribal actual de Sigmodontinae, desde que las especies parásitas de los orizominos *H. chacarius* y *S. angouya* no forman un grupo natural (Fig. 2.3.5.6).

### **2.3.6. BIOGEOGRAFÍA**

#### ESTIMACIÓN DE LOS TIEMPOS DE DIVERGENCIA

La divergencia inicial de la tribu Akodontini se sitúa en el Plioceno Inferior, hace unos ~5 Ma., en tanto la de los clados principales recuperados fluctúa entre 3,36 Ma. para el clado denominado 1 (*Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*) y 1,92 Ma. para el clado 2 (*Juscelinomys*, *Oxymycterus*). La mayoría de los eventos de divergencia entre los principales géneros ocurre durante el lapso Plioceno Superior- Pleistoceno Inferior (Tabla 2.3.6.1).

#### RECONSTRUCCIÓN DE ÁREAS ANCESTRALES

La reconstrucción de áreas ancestrales sobre la base de la regionalización de América del Sur planteada por Morrone (2014, 2015) entrega altas probabilidades de ocurrencia para algunas áreas en cada nodo. El área ancestral más probable para la tribu Akodontini se ubica en el lado oriental del continente, específicamente en las provincias biogeográficas de Chaco y Paraná y, con menor probabilidad, en la provincia Atlántica específicamente al sureste de Brasil, Paraguay y norte de Argentina (Fig. 2.3.6.1). Las áreas ancestrales determinadas para cada uno de los clados principales varían en los valores de ocurrencia recobrados para cada área; sin embargo, coinciden mayormente

con el área ancestral general reconocida para la tribu. Por ejemplo, el clado 1 (*Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*) tiene como áreas ancestrales más probables Chaco y Paraná (EF:39.9%; F: 28.9%). El clado 2 (*Juscelinomys* y *Oxymycterus*) provendría con mayor probabilidad de un área ancestral conjunta igualmente ubicada en Chaco y Paraná (EF: 43.57 %; E: 25.1%). Finalmente, el clado 3 (*Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys*) se habría originado también en esta misma área geográfica, pero con mayor probabilidad asignada a Paraná (F: 58.47%; EF: 25.16%).

Los resultados indican que la diversificación de los Akodontini *s.l.* en las regiones biogeográficas de Chaco y Paraná fue impulsada mayormente por eventos de dispersión. Asimismo, el análisis detectó que la dispersión ha jugado un papel fundamental en estructurar la distribución de taxones de cada una de las tribus propuestas en esta tesis. Solo para Oxymycterini, el análisis reveló que ambos eventos, dispersión y vicarianza, serían los responsables de su patrón de distribución actual.

#### ÁREAS DE ENDEMISMO

El análisis con celdas de 2° identificó dos AE restringidas al suroeste de América del Sur, específicamente en tierras altas de Bolivia y Perú. Dada la superposición de las AE recuperadas, el análisis de consenso arrojó solo un área común para este tamaño de celda (Fig. 2.3.6.2). Con celdas de 3° se identificaron 9 AE y 8 consensos al suroeste de América del Sur. La principal diferencia entre estas áreas de consenso es su extensión geográfica, que en algunos casos abarcó cuadrículas de Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay y Perú (Fig. 2.3.6.3B, D, E, G). La búsqueda de AE con un tamaño de celda de 4° recuperó 13 áreas de endemismo que resultaron en 12 consensos, los cuales cubren la porción suroeste de América del Sur en algunos casos con gran extensión (*e.g.*, Fig. 2.3.6.4F) y sudeste de América del Sur principalmente asociado al noreste de Argentina, Paraguay y sudeste de Brasil (Fig. 2.3.6.4). Mayores detalles se brindan en la Tabla 7. La superposición de los consensos de las áreas de endemismo permite reconocer dos AE generalizadas para la tribu Akodontini, restringidas a i) oeste de América del Sur: tierras altas de Bolivia, Perú y norte de Argentina y ii) este de América del Sur: bosque Atlántico.

## 2.4. DISCUSIÓN

### 2.4.1. TAXONOMÍA INTEGRATIVA DE AKODONTINI

#### EVIDENCIA MORFOLÓGICA

La tribu Akodontini Cockerell y Printz, 1914, en su concepto contemporáneo, incluye 16 taxones vivientes de rango genérico, de los cuales seis son monotípicos (*i.e.*, *Blarinomys*, *Castoria*, *Kunsia*, *Lenoxus*, *Podoxymys* y *Thaptomys*), tres albergan la mayor diversidad de especies (*i.e.*, *Akodon* ~38 spp., *Necromys* 8 spp, *Oxymycterus* ~17 spp.), mientras que los restantes se caracterizan por poseer de dos a cuatro especies. Esta diversidad se refleja también en aspectos de la historia natural, la morfología y la ecología de sus representantes, por lo que constituyen un grupo de gran interés.

Hasta esta tesis, las relaciones filogenéticas de los grupos mayores de Akodontini han sido evaluadas exclusivamente a partir de datos moleculares (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, Vilela *et al.* 2014, Leite *et al.* 2015, Stepan y Schenk 2018, Pardiñas *et al.* 2020) apoyando o refutando hipótesis morfológicas parciales previas (*e.g.*, Oxymycterini Hershkovitz 1966, Massoia 1981; Scapteromyini Massoia 1980b). Algo similar ha ocurrido a nivel intragenérico, donde las aproximaciones recientes basadas en ADN han predominado sobre la morfología o, en muchos casos, han dirigido las conclusiones obtenidas (*e.g.*, *Akodon* – Braun *et al.* 2008, Jayat *et al.* 2010, Coyner *et al.* 2013; *Brucepattersonius* – Abreu-Junior *et al.* 2021; *Deltamys* – Marques-Quintela *et al.* 2017; *Necromys* – D'Elía *et al.* 2008, Bezerra *et al.* 2020; *Oxymycterus* – Peçanha *et al.* 2019). Es así que la base del actual entendimiento de la tribu continúa ligada fundamentalmente a la evidencia molecular, por lo que previo al desarrollo de esta investigación, la evaluación morfológica integral del grupo era considerada una tarea pendiente.

Aunque las prospecciones morfológicas iniciales incluyeron una diversidad genérica diferente para la tribu, proporcionaron resultados valiosos para esclarecer aspectos a nivel genérico y específico (*e.g.*, distinción entre *Akodon* y *Necromys*, *Abrothrix* y *Microxus* - Reig 1972, 1978, 1987; Massoia y Pardiñas 1993). En la década de los 80, el grupo contenía siete de los 16 géneros hoy reconocidos, entre ellos *Akodon*, *Blarinomys*, *Bolomys* (= *Necromys*), *Juscelinomys*, *Lenoxus*, *Microxus* (actualmente

considerado sinónimo de *Akodon*), *Oxymycterus* (conteniendo a *iheringi* que sería posteriormente trasladado a *Brucepattersonius*) y *Podoxymys*. Reig (1987) brinda información morfológica y cariotípica de cada uno de los géneros incluidos en Akodontini; no obstante, a nivel supragenérico es Hershkovitz (1966: 90-94) quien plantea de forma explícita un esquema filogenético, aunque pre-cladista, destacando tres linajes diferentes estrechamente ligados.

Si bien el análisis cladístico de 183 caracteres morfológicos (taxones vivientes) fue pobre en su resolución y recuperó solo algunos clados dentro del grupo, estas relaciones resultaron parcialmente consistentes con hipótesis morfológicas previas (e.g., Hershkovitz 1966, Massoia 1980b, Hinojosa *et al.* 1987, Smith y Patton 1999, Pardiñas *et al.* 2009a). Parte de los géneros se recobraron monofiléticos con valores de soporte medios a altos (e.g., *Bibimys*, *Brucepattersonius*, *Juscelinomys*, *Oxymycterus*, *Scapteromys*), mientras que en los otros taxones solo se recuperaron relaciones parciales de algunas de sus especies (e.g., *Akodon boliviensis/A. spegazzinii*, *A. dolores/A. iniscatus*, *Necromys lasiurus/N. obscurus*). La semejanza morfológica (e incluso paralelismo) entre algunos de estos taxones (e.g., *Akodon*, *Necromys*) es tal que puede hipotetizarse que ha limitado el valor discriminatorio de ciertos caracteres, promoviendo al resultado aquí obtenido. El grado de similitud ha sido un tema recurrente entre los akodontinos, motivo por el que varios de estos taxones fueron considerados sinónimos (e.g., *Bolomys*, *Deltamys*, *Hypsimys*, *Microxus*, *Thalpomys*, *Thaptomys* bajo la sinonimia de *Akodon*), claramente bajo el imperio de paradigmas sistemáticos diferentes al contemporáneo.

Notablemente, la filogenia morfológica recuperó un clado formado por taxones con características únicas dentro de la tribu, más no exclusivas de un grupo genérico como lo planteó Hershkovitz (1966) y refutó Hinojosa *et al.* (1987) tras una detallada evaluación. Los taxones en cuestión (i.e., nodo 57: *Akodon mimus*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Lenoxus apicalis*, *Oxymycterus* spp., *Podoxymys roraimae*) tienden a poseer, en menor o mayor grado, nasales y premaxilares que se extienden por sobre el plano anterior de los incisivos, nasales extendidos lateralmente cubriendo la región anterior del premaxilar y placas cigomáticas estrechas y bajas cuyo margen anterior se encuentra inclinado hacia atrás desde la base. En definitiva, un conjunto de rasgos que fue asociado con el morfotipo “hocicudo” (“long-nose”), tal como discutieran recientemente Pardiñas *et al.* (2021). En particular, se destaca la posición de *A. mimus*, especie tipo del género *Microxus* que, sobre la base de evidencia

exclusivamente molecular, es considerada parte de la sinonimia de *Akodon* (véase Patton *et al.* 1989, Smith y Patton 1993, 1999, D'Elía 2003, Smith y Patton 2007, Barros *et al.* 2009). Tanto por los caracteres ya mencionados como por otros de la morfología externa (*e.g.*, ojos reducidos) y dentaria, esta especie difiere notoriamente de un *Akodon* típico, como es *Akodon boliviensis* (la especie tipo del género). Por largo tiempo *A. mimus* fue vinculada morfológicamente con dos formas andinas de pequeño tamaño ahora incluidas en el género *Neomicroxus* (Alvarado-Serrano y D'Elía 2013) y en su propia tribu Neomicroxini (Pardiñas *et al.* 2021). Es justo reconocer un pobre soporte explícito de estas asociaciones, mayormente dictadas por aspectos geográficos, ecológicos y el desconocimiento de los taxones en sí. Hipótesis moleculares previas establecieron la posición de *A. mimus* dentro del género *Akodon* a partir de un único espécimen proveniente de Yanahuaya, Puno, Perú (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003). Contra esto, estudios recientes -taxonómicamente más extensos- lo han recuperado en la base del género (*e.g.*, Machado *et al.* 2015, Maestri *et al.* 2017, Schenk y Steppan 2018), incluso también como el taxón hermano de *Deltamys* en Smith y Patton (2007). Adicionalmente, resultados en desarrollo (C. Cañón, datos inéditos) acerca de la taxonomía alfa de *A. mimus* sugieren la existencia de una especie, aún innominada, para las poblaciones de Bolivia. Esta información junto a la evidencia morfológica y molecular (mayor número de secuencias) generada en esta tesis justificaron la distinción de *A. mimus* y resaltaron la necesidad de un cambio que permitiera ajustar la clasificación al esquema filogenético recobrado. En este contexto, dos escenarios son sugeridos: i) revalidar *Microxus* para albergar la variación de esta especie o ii) regresar al esquema clasificatorio previo (*e.g.*, Ellerman 1941, Cabrera 1961, Reig 1987) con varios subgéneros dentro de *Akodon* (*i.e.*, *Akodon s.s.*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Microxus*, *Thalpomys*, *Thaptomys*). Teniendo en consideración el conocimiento actual de los taxones mencionados, optar por regresar al esquema clasificatorio de *Akodon* politípico no parece ser el escenario más parsimonioso. La evidencia (*e.g.*, ADN, cariotipos, morfología) apoya claramente la distinción de estos taxones como entidades estrechamente relacionadas pero lo suficientemente divergentes como para ser agrupadas bajo el mismo género. Ejemplos de este tipo han sido referidos para otros grupos de Sigmodontinae, tal es el caso de los abrotriquinos fosoriales incluidos tempranamente en un género *Notiomys* politípico (*e.g.*, Osgood 1925, Cabrera 1961), cuyo nivel de divergencia morfológica (y, secundariamente, molecular) ha promovido que el tratamiento actual de sus integrantes sea de rango genérico pleno (*i.e.*,

*Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys*, *Paynomys* – Teta *et al.* 2017). Un caso paralelo es el de un *Oryzomys* politípico, que fuera deconstruido en al menos 10 entidades genéricas durante las últimas dos décadas (Weksler 2006, Weksler *et al.* 2006).

En esta misma línea es posible discutir acerca de otras formas que, al igual que *Microxus*, han sido consideradas sinónimos del género *Akodon*. Tal es el caso de *Bolomys*, *Chalcomys* e *Hypsimys*, taxones acuñados por Thomas en 1916 y 1918, respectivamente. *Chalcomys* fue descrito como subgénero de *Akodon* para reunir especies de pelaje oscuro y aterciopelado, con *Akodon aerosus* como especie tipo. Thomas (1916) también incluyó a *A. meridensis*, *A. urichi* y *A. venezuelensis*, formas nominales que posteriormente fueron reunidos en el "grupo urichi" y que actualmente se consideran, sobre evidencia molecular, como sinónimos de *Necromys urichi* (véase D'Elía *et al.* 2008). *Akodon aerosus baliolus*, *A. chapmani*, *A. tolimae* fueron también considerados bajo *Chalcomys* (Gyldenstolpe 1932, Tate 1932). Por otra parte, el género *Hypsimys* fue descrito para contener a *budini* y, posteriormente, a *deceptor* (Thomas 1921), taxones caracterizados por su mayor hipsodoncia, rasgo más notable al ser comparado con las otras especies de *Akodon*. Actualmente ambas formas se consideran sinónimos y estrechamente emparentados con *Akodon siberiae* (Myers y Patton 1989a).

La escasa resolución del análisis cladístico, en particular de las relaciones entre las especies del género *Akodon*, no permite establecer certeramente la posición filogenética de estas formas. Sin embargo, información cariotípica (*e.g.*, Apfelbaum *et al.* 1993; Vitullo *et al.* 1986, Patton y Smith 1992), hipótesis moleculares previas (*e.g.*, Jayat *et al.* 2010, Coyner *et al.* 2013, Ruelas *et al.* 2019), así como las topologías y valores de distancia genética que se desprenden de esta tesis muestran que *Chalcomys* e *Hypsimys* forman parte de la radiación de *Akodon*, por lo que su reconocimiento y validez como taxones de rango genérico resulta injustificado. Las especies tipo de ambos taxones forman parte de clados resueltos bien sustentados compuestos por ((*A. aerosus* *A. baliolus*) *A. affinis*) y *A. budini* como hermano de *A. siberiae*. Bajo este escenario, *Chalcomys* e *Hypsimys* pueden mantenerse en la sinonimia de *Akodon* o bien, dada la diversidad y variación morfológica, genética y cariotípica del género, considerarlo politípico y compuesto de varios subgéneros. A diferencia del escenario planteado para *Akodon mimus*, que sugería retornar al esquema clasificatorio previo y que actualmente contendría a *Akodon s.s.*, *Castoria*, *Deltamys*, *Necromys*, *Microxus*, *Thalpomys* y *Thaptomys* como subgéneros de *Akodon*, la propuesta de considerar a *Chalcomys* e *Hypsimys* con categoría subgenérica parece más razonable. Los niveles de

divergencia morfológica y genética de estos taxones se encuentran dentro del rango de variación de *Akodon*, no así para *A. mimus*. En este sentido, una hipótesis filogenética válida para el género podría incluir el reconocimiento de varios subgéneros, posiblemente en coincidencia con los grupos de especies actualmente reconocidos (*e.g.*, Myers 1989a, b, Myers *et al.* 1990, Smith y Patton 2007, Coyner *et al.* 2013).

Recientemente, Agnolin *et al.* (2019), publicaron una serie de propuestas taxonómicas que han sido profusamente criticadas (Teta *et al.* 2020). Entre estas destaca la remoción de *Hypsimys* de la sinonimia de *Akodon* para ranquearlo como género pleno. Sin embargo, en el contexto de ese trabajo, la decisión de otorgarle rango genérico carece de fundamento, destacando la confusión general de los autores acerca de la sistemática de los Akodontini. La ausencia de una profunda revisión de los taxones involucrados (género *Akodon* y otras formas nominales) lleva a que esta propuesta no pueda ser comparada desde ningún punto de vista con la evidencia aquí generada.

Con esta problemática se vincula el debate acerca del uso de los subgéneros y su importancia en la clasificación taxonómica. A diferencia de los nombres informales empleados para definir agrupamientos claramente reconocibles y sustentados (*e.g.*, división, grupo, sección), el subgénero es una categoría taxonómica reconocida en la nomenclatura zoológica y como tal, se rige por las reglas establecidas por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), conservando la jerarquización sin entrar en conflicto con la nomenclatura binomial (*i.e.*, género y especie). El debate en torno al uso de esta categoría taxonómica es amplio (*e.g.*, Wheeler 2004, Laurin 2010, Vences *et al.* 2013, Hedges 2013, Teta 2019), existiendo acuerdo parcial en que el empleo de este nivel supraespecífico debe ser suficiente para recuperar la información filogenética y que, dependiendo del grupo taxonómico sobre el cual se aplique resulta más informativa y "estable" que en otros (Vences *et al.* 2013, Hedges 2013). No obstante, la denominación excesiva e innecesaria de subgéneros va en contra de mantener la estabilidad y utilidad del esquema clasificatorio. Teta (2019) llama al uso de subgéneros en la taxonomía de roedores; sin embargo, parece ignorar que la carencia de los mismos es casi exclusiva de la subfamilia Sigmodontinae. Si se juzgan con detenimiento otros grupos de Cricetidae, la clasificación subgenérica es recurrente (*e.g.*, *Aporodon* y *Reithrodontomys* como subgéneros de *Reithrodontomys* - Howell 1914; diversas entidades bajo *Peromyscus* - Hooper y Musser 1964b). Entre los taxones de Akodontini, el género *Akodon* supera notoriamente la diversidad de los siguientes

taxones más especiosos, *Necomys* y *Oxymycterus*<sup>15</sup>. Actualmente, se reconocen en *Akodon* cinco grupos compuestos por especies filogenética y geográficamente relacionadas: *aerosus*, *boliviensis*, *cursor*, *dolores* y *varius* (Smith y Patton 2007, Jayat *et al.* 2010, Coyner *et al.* 2013, Patton *et al.* 2015) que, de acuerdo con los criterios propuestos por Vences *et al.* (2013) podrían identificarse claramente como subgéneros. Cada uno de los grupos de especies de *Akodon*, cumple con los criterios básicos para el reconocimiento de entidades de rango subgenérico, entre ellos: ser monofilético, estar fuertemente respaldado por diferentes conjuntos de caracteres y métodos de reconstrucción filogenética (*e.g.*, grupo *aerosus*, Jiménez *et al.* 2013, Jiménez y Pacheco 2016, Ruelas *et al.* 2019) y ser fenotípicamente distinguibles.

Otro de los resultados de interés recuperado a partir de la matriz morfológica es el clado compuesto por los géneros *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*. Hasta ahora, *Gyldenstolpia* no había sido incluido en análisis filogenéticos explícitos; sin embargo, dada la similitud morfológica no sorprende<sup>16</sup> su vínculo con *Kunsia* (Pardiñas *et al.* 2009a). La mayoría de las filogenias moleculares disponibles confirman el estrecho vínculo entre *Kunsia* y *Scapteromys* (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elia 2003, D'Elia 2005, Leite *et al.* 2014, Leite *et al.* 2015, Salazar Bravo *et al.* 2016, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018) e, incluso, con *Bibimys* (Parada *et al.* 2015). Desde el punto de vista morfológico sería esperable que *Bibimys*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys* fueran parte de un mismo grupo natural (Masoia 1980b, Pardiñas 1996, Pardiñas 2009a); no obstante, la posición filogenética de *Bibimys* en la reconstrucción cladística no apoya esta hipótesis. La inestabilidad de este taxón a lo largo de la filogenia ha sido un tema recurrente que, muy probablemente, con un muestreo taxonómico y geográfico más extenso, podría superarse.

La relación entre el clado antes mencionado y el género *Juscelinomys* parecen ser más bien el resultado de caracteres poco representados en la gran diversidad de los akodontinos (*e.g.*, nodo 69: crestas lambdaideas y borde libre de la placa cigomática desarrolladas, molares moderadamente hipsodontes) y que, dada la variación del grupo,

---

<sup>15</sup> Aunque esto es peculiar en Akodontini, no lo es a nivel subfamiliar, donde se verifican otros géneros tanto o más diversos que *Akodon*, como es el caso de *Thomasomys* con unas 45 especies consideradas válidas.

<sup>16</sup> Más aún, invita a reevaluar la necesidad de una jerarquía genérica para estas especies, originalmente descritas en *Kunsia*.



resulta más parsimoniosa la agrupación entre ellos. Más allá de esto, la inclusión de *Juscelinomys candango* por primera vez en un análisis filogenético permitió corroborar la monofilia del género. Actualmente, *Juscelinomys* está conformado por dos especies típicas de ambientes de Cerrado (e.g., Redford y da Fonseca 1986, Emmons 2015, Gutiérrez y Marinho-Filho 2017), tradicionalmente vinculadas con *Oxymycterus*. *J. candango* es conocida únicamente por la serie tipo descrita por Moojen (1965) proveniente del centro de Brasil, mientras que *J. huanchacae* parece ser un taxón más abundante al este de Bolivia (Emmons 1999, Emmons y Patton 2012, Emmons 2015). Si bien ambas especies han sido comparadas morfológicamente, conjuntamente no han sido incluidas de forma explícita en análisis cladísticos. Emmons y Patton (2012) señalan cierta discordancia a nivel dentario entre ambas especies, sugiriendo mayor similitud entre *J. candango* y *Oxymycterus*. Sin embargo, en esta contribución se confirma la monofilia recíproca entre *J. candango* y *J. huanchacae* sobre la base de rasgos morfológicos. Por su parte, desde las moléculas no hay mayor duda de la cercanía filogenética entre *J. huanchacae* y *Oxymycterus*, a tal punto que el valor de divergencia genética entre ambos taxones es el menor registrado entre los akodontinos (9.9% - citb). Considerando la diversidad que alberga *Oxymycterus* (~17 especies), incluso con taxones cuya divergencia revela posibles nuevas especies (e.g., *O. paramensis*), el valor obtenido para la comparación *Juscelinomys*-*Oxymycterus* refleja el estrecho vínculo entre ambas especies. La incorporación de secuencias nucleotídicas de *J. candango* podría disipar las dudas acerca de la monofilia del género, descartando potenciales convergencias morfológicas que podrían ser aludidas como responsables del resultado aquí obtenido.

Evaluaciones de la sistemática de otros grupos genéricos numerosos de Sigmodontinae (i.e., Oryzomyini – Weksler 2006, Phyllotini – Stepan 1995, Thomasomyini – Pacheco 2003), sobre la base de caracteres morfológicos (en algunos casos combinados con moleculares), han obtenido resultados más claros en torno a ciertas relaciones entre sus taxones de estudio. No obstante, la recuperación de politomías o relaciones artificiales es frecuente desde la morfología (e.g., *Punomys kofordi* parte del clado de Akodontini, especies de *Sigmodon* hermanas de filotinos, Pacheco 2003), muchas veces resueltas desde aproximaciones moleculares o combinadas. En este sentido, el nivel de variación encontrado en Akodontini con datos morfológicos es consistente con lo reportado para los otros grupos.

Entre las hipótesis morfológicas disponibles para las otras tribus de sigmodontinos, la mayoría se ha basado exclusivamente en las relaciones de sus representantes vivientes (*e.g.*, Ichthyomyini - Voss 1988, Phyllotini - Stepan 1995, Thomasomyini – Pacheco 2003, Oryzomyini - Weksler 2006, Abrotrichini – Teta *et al.* 2017 Euneomyini – Pardiñas *et al.* 2015a, Andinomyini – Salazar Bravo *et al.* 2016, Neomicroxini – Pardiñas *et al.* 2021). A la fecha, solo Teta *et al.* (2017; véase también Teta 2013), Machado *et al.* (2014) y Mistretta *et al.* (2021) han incorporado parte del registro fósil de forma explícita en sus análisis filogenéticos de Abrotrichini y Oryzomyini. La ausencia de formas fósiles en los otros estudios se justifica esencialmente por dos motivos: i) no constituir el objetivo del estudio o ii) la pobreza del registro, fundamentalmente por estar presentes en áreas donde la fosilización es un proceso altamente improbable (*e.g.*, Ichthyomyini). Aunque las relaciones entre los taxones actuales y extintos de Akodontini no son del todo claras ni mucho menos concluyentes, la incorporación de ocho taxones (21 especímenes) al análisis filogenético fue un avance en torno a la evaluación morfológica conjunta de la evidencia. Probablemente, el número de caracteres extraídos del material fósil resultó insuficiente para evaluar las relaciones entre los representantes vivientes y extintos, recuperando vinculaciones espurias e imposibilitando sustentar o refutar totalmente las hipótesis en torno a la asignación tribal de los fósiles.

La historia evolutiva de los grupos implica el vínculo de taxones actuales y extintos. Desconocer la diversidad pasada de un grupo puede suscitar asunciones erróneas de sus relaciones actuales y biogeografía (*e.g.*, distribuciones pasadas más amplias), lo que eleva la importancia de incluir la información fósil en las hipótesis filogenéticas. Al mismo tiempo, destaca la importancia de la evaluación minuciosa de los caracteres morfológicos que puedan brindar información suficiente para definir las relaciones. Aunque el análisis cladístico de los akodontinos vivientes y fósiles no mostró resolución en torno a la posición filogenética de estos últimos, la inspección morfológica aquí realizada junto a la información proveniente de investigaciones sistemáticas y paleontológicas anteriores (*e.g.*, Reig 1987, Pardiñas 2013, Barbière *et al.* 2016, Teta *et al.* 2014, Barbière 2019) apoyaron la pertenencia de *Akodon johannis*, *A. kermacki*, *A. magnus*, *A. lorenzini* y *Scapteromys hershkovitzi* a la tribu Akodontini. Otros taxones, como *Necromys bonapartei*, *Dankomys simpsoni* y *D. vorohuensis* exhiben caracteres que contradicen su inclusión en la tribu. Tal como lo precisara Barbière *et al.* (2016) y Barbière (2019), ciertos rasgos del cráneo y dentición de *D.*

*simpsoni* lo apartan del aspecto más grácil de los akodontinos y lo vinculan más bien con el fenotipo filotino. De forma similar, *D. vorohuensis* presenta características que lo relacionan con los Reithrodontini, por lo que se supone es un integrante extinto de esta tribu bajo el género *Chukimys* (Barbrière *et al.* 2016). En relación con *N. bonapartei*, numerosos rasgos a nivel dentario han cuestionado su asignación genérica, evidencia que ha respaldado la sugerencia de Barbrière (2019) quien propuso situarlo en un nuevo género aún innominado de relaciones filogenéticas inciertas.

## EVIDENCIA MOLECULAR

El segundo abordaje llevado a cabo para evaluar la sistemática de los Akodontini implicó el análisis de un gran número de secuencias nucleotídicas de diferentes loci no ligados. Como ha sido mencionado en el texto, el entendimiento actual de la sistemática de la tribu está sustentado fundamentalmente por evidencia proveniente de marcadores moleculares. En general, los estudios publicados basados en ADN han sido consistentes en recuperar las mismas divisiones mayores de la tribu; sin embargo, esto ha sido así por el recurrente empleo del mismo conjunto de secuencias: citocromo b e IRBP (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, D'Elía 2005, Leite *et al.* 2015, Pardiñas *et al.* 2020). Aproximaciones recientes enfocadas en Sigmodontinae o Muridae (*e.g.*, Fabre *et al.* 2012, Schenk *et al.* 2013, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018), con coberturas taxonómicas y genéticas más amplias, han coincidido con estudios anteriores y han recobrado tres grandes grupos en Akodontini. Las relaciones principales entre los géneros parecen razonablemente resueltas y no hay mayor incongruencia desde el punto de vista morfológico y, mucho menos, molecular.

A diferencia del análisis filogenético basado en caracteres morfológicos, el nivel de resolución obtenido a partir de la evidencia molecular es mucho mayor. Sumado a esto, el número de taxones representados es, considerablemente, más alto. Con la excepción de *Juscelinomys candango*, *Gyldenstolpia* spp. y algunas especies de *Akodon* (*e.g.*, *A. sanctipaulensis*) y *Necromys* (*i.e.*, *N. punctulatus*), todas las especies restantes se encuentran representadas genéticamente en la base de datos GenBank, al menos por un locus.

La topología obtenida del análisis concatenado de los cinco marcadores recuperó las tres divisiones mayores o clados mencionados con anterioridad (ver Resultados). La adición de taxones poco representados en filogenias previas (*e.g.*, *Akodon mimus*,

*Bibimys torresi*, *Lenoxus apicalis*), así como el incremento del número de caracteres, mejoraron los valores de apoyo y resolvieron ciertas relaciones controvertidas (e.g., posición de *A. mimus*, parafilia de *Oxymycterus* respecto a *Juscelinomys*). El grado de divergencia genética entre los grupos principales de Akodontini osciló entre 14,97% (clado 2 vs. clado 3) y 15,87% (clado 1 vs. clado 3), alcanzando valores similares a los rangos menores recobrados entre las tribus de Sigmodontinae, por ejemplo, entre Neomicroxini y Abrotrichini-Andinomyini (15,6%, Pardiñas *et al.* 2021). Los valores más altos obtenidos de las comparaciones pareadas se verifican en Reithrodontini y varios de los grupos genéricos de Sigmodontinae (e.g., Ichthyomyini 23,28%, Wiedomyini 22,22%, Phyllotini 21,95%), seguido por 21,14% entre Euneomyini e Ichthyomyini (Pardiñas *et al.* 2021). La posición filogenética y los arreglos genéricos recobrados son el reflejo directo de la divergencia de los taxones, en este caso medido como distancia genética (distancia p). Con tal evidencia, una opción factible es considerar a los grupos genéricos de Akodontini con el mismo rango taxonómico que otros agrupamientos genéricos de la subfamilia, es decir, con categoría de tribus.

La misma problemática surge con respecto a las relaciones intragenéricas, muchas de las cuales son consistentes con la morfología y la geografía (e.g., *Akodon budini*-*A. siberiae*, *A. boliviensis*-*A. spegazzinii*, *A. aerosus*-*A. baliolus*, *Necromys* de tierras altas y tierras bajas). La estructuración geográfica recuperada en varias especies de la tribu acompañada por valores medios y altos de divergencia genética, resalta la necesidad de estudios más profundos que permitan proponer nuevas hipótesis sobre los límites y contenidos de cada uno de estos taxones. *Akodon aerosus* (4,6%), *A. affinis* (5,9%), *A. mimus* (7,4%), *A. mollis* (5,5%), *A. orophilus* (4,4%), *Blarinomys breviceps* (6,7%), *Castoria angustidens* (4,1%), *Necromys amoenus* (5,3%), *N. urichi* (7,2%), *Oxymycterus paramensis* (4,2%), *Thaptomys nigrita* (4,6%), entre otros, son algunos de los taxones que parecen albergar mayor diversidad que la reconocida actualmente. La evidencia molecular también reveló otras relaciones poco claras, como la potencial parafilia de *Oxymycterus rufus* respecto de *O. josei*, así como la relación entre *Brucepattersonius iheringi* y 3 de las formas descritas por Mares y Braun (2000, *guarani*, *misionensis*, *paradisus*), conocidas sólo por sus ejemplares tipo. Este último tópico fue recientemente abordado por Abreu-Junior *et al.* (2021). Aunque estos autores evaluaron los holotipos de los materiales referidos por Mares y Braun (2000), no incluyeron secuencias nucleotídicas de los taxones. En este contexto, es posible señalar que la diferenciación morfológica y genética de estas especies (datos inéditos -

secuencias de topotipos de *guarani*, *misionensis* y *paradisus*) es casi nula, obedeciendo más bien a variación individual-poblacional que variación específica.

Cada uno de estos casos son potenciales investigaciones en sí mismas, que con el muestreo geográfico, morfológico y genético adecuado podrían resultar en cambios del esquema taxonómico vigente para el grupo (*e.g.*, revalidación *A. baliolus* – Inche-Arroyo 2019, estructuración geográfica de *Castoria angustidens* – Barros 2017).

#### **2.4.2. EVIDENCIA COMBINADA: DECONSTRUCCIÓN DE AKODONTINI**

Los niveles de resolución obtenidos en los análisis filogenéticos a partir de la evidencia morfológica y molecular por separado resultaron notablemente diferentes. En gran medida, la incongruencia o falta de resolución entre ambas fuentes de evidencia se pudo deber a sus características intrínsecas, así como a potenciales problemas con la caracterización de los taxones. Ciertamente, parte de las ventajas de los conjuntos de datos moleculares por sobre los morfológicos se relacionan con el número de caracteres disponibles para analizar, su heredabilidad y el nivel de variación que permite dar respuesta a problemáticas a distintos niveles taxonómicos (*i.e.*, genealógicos, filogenéticos). Contra esto, los datos morfológicos son rutinariamente conjuntos de caracteres menos numerosos, con elevados niveles de homoplasia (Hillis 1987, Scotland *et al.* 2003) y, en gran medida, dependientes de la apreciación subjetiva. No obstante, resultan cruciales para conocer, identificar y diagnosticar a los taxones. Tal como queda evidenciado en las topologías aquí obtenidas, el análisis de la evidencia por separado genera árboles o relaciones subóptimas, las que fueron mejoradas desde un enfoque combinado (Wiens 1998). Es así que el análisis integral permitió resolver parte de las relaciones supragenéricas previamente reconocidas desde la morfología (Herskovitz 1966, Massoia 1980b, 1981) y confirmadas con datos de secuencias de ADN (*e.g.*, Smith y Patton 1993, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, Fabre *et al.* 2012, Leite *et al.* 2015, Steppan y Schenk 2017, Pardiñas *et al.* 2017a, 2020), así como problemáticas de menor nivel taxonómico (*i.e.*, revalidación *Microxus*). Sobre la base de la evidencia conjunta se propone reconocer con rango tribal los grupos supragenéricos detectados, tal como se detalla a continuación:

## TRIBU AKODONTINI Cockerell y Printz 1914

Género tipo: *Akodon* Meyen, 1833

Contenido: *Akodon* Meyen, 1833; *Castoria* Pardiñas, Geise, Ventura y Lessa, 2016; *Deltamys* Thomas, 1917; *Microxus* Thomas, 1909; *Necromys* Ameghino, 1889; *Podoxymys* Anthony, 1929; *Thalpomys* Thomas, 1916; *Thaptomys* Thomas, 1916.

Definición: clado compuesto por el último ancestro común de *Akodon*, *Castoria*, *Deltamys*, *Microxus*, *Necromys*, *Podoxymys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* y todos sus descendientes.

Diagnosis morfológica enmendada: tribu de la subfamilia Sigmodontinae, perteneciente al clado Oryzomyalia (sensu Steppan *et al.* 2004), que agrupa especies de tamaño pequeño (con un rango entre *Deltamys araucaria* = 16 g y *Akodon cursor* = 49 g), en el contexto de la subfamilia, con la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y suave con escaso contraste dorsoventral (excepto *Akodon albiventer* y *Necromys amoenus*); orejas medianas visibles en el pelaje (excepto *Thaptomys nigrita*); ojos de tamaño mediano (excepto en *Microxus* y *Podoxymys* que tienen ojos pequeños); cola más corta que la longitud cabeza/cuerpo (con un rango entre 0.44 en *Thaptomys* a 0.89 en *Akodon*), moderadamente cubierta de pelos aunque sin ocultar típicamente el escutelado; garras de las manos de desarrollo moderado con vibrisas ungueales que cubren más de la mitad de la garra; póllex terminado en uña (fanera redondeada); almohadillas palmares de tamaño mediano; rinario con pliegue dorsal delgado y alargado, sin divisiones; cráneo sin gran desarrollo de crestas lambdoideas; nasales y premaxilares terminando anteriormente sobre el plano que define la cara anterior de los incisivos o apenas proyectados (excepto *Microxus* cuyos nasales y premaxilares se extienden por delante de los incisivos); regiones orbitales típicamente amplias, simétricamente constreñidas con bordes redondeados, excepcionalmente con bordes filosos (*Thalpomys* y algunas especies de *Necromys*); senos frontales poco globosos (excepto *Microxus* y *Necromys obscurus*); forámenes incisivos de bordes externos mayormente paralelos que alcanzan posteriormente el procíngulo del M1; paladar largo; bullas timpánicas moderadamente infladas (excepto *A. albiventer* y *N. amoenus*), con tubos de eustaquio medianos a largos, constreñidos en la región media; tegmen timpánico superpuesto al proceso suspensorio del escamoso; foramen infraorbital elíptico, en muchos casos estrechado ventralmente; placas cigomáticas medianas

(iguales o mayores que el largo anteroposterior del M1), con borde libre moderadamente desarrollado (excepto en *Microxus* que está reducida e inclinada hacia atrás desde su base o en *Deltamys* y *Thaptomys* cuyo borde libre es muy pequeño); muescas cigomáticas de desarrollo moderado (excepto en *Microxus* cuyas muescas cigomáticas están ausentes o son muy pequeñas como resultado del escaso borde libre de la placa cigomática y su inclinación); patrón de circulación carotídea tipo 1; barra (“strut”) del alisfenoides típicamente presente (excepto en algunas especies de *Akodon* y *Necromys*); mandíbula corta, de altura media a alta; altura del proceso coronoides subigual a la del proceso condíleo; incisivos superiores mayormente ortodontes (proodontes en *N. amoenus* y *N. lactens*); molares típicamente mesodontes (levemente más hipsodontes en *A. budini*), con superficies coroneales crestadas y arreglo de las cúspides principales en un patrón alterno en el m1; M1-m1 con flexo/fléxido anteromediano superficial que define subigualmente a los cónulos/conúlidos anterolingual y anterolabial (condición ausente en *Castoria* y de mayor expresión en *Microxus*); mesolofos del M1-M2 presentes, generalmente de expresión moderada sin alcanzar el borde labial del diente (virtualmente ausentes en *Necromys*); M3 pequeño, menor o igual a la mitad del tamaño del M2; mesolófidos del m1-m2 pequeños que desaparecen rápidamente con el desgaste (virtualmente ausentes en *Necromys*); m3 típicamente en forma de S, con hipocónido y entocónido de expresión similar que el protocónido y metacónido; estómago unilocular-hemiglandular tipo A (sensu Pardiñas *et al.* 2020), con los epitelios glandular y cornificado distribuidos equitativamente o con ligeras variaciones; vesícula biliar típicamente presente (ausente en *Akodon montensis* y en algunas poblaciones de *Necromys* y *Oxymycterus*); tubérculo dorsal del atlas presente; proceso neural del axis de altura y grosor moderado; epicóndilos mediales del húmero típicamente cortos que no superan la mitad de la longitud de la tróclea y *capitulum* en conjunto (Carleton 1973, Reig 1987, Voss 1988, Carrizo *et al.* 2014, Pardiñas *et al.* 2017a, 2020, esta tesis).

Distribución geográfica: se distribuye ampliamente en América del Sur extendiéndose desde Venezuela, Colombia, Trinidad y Tobago, hasta altas latitudes de Argentina, con notables zonas de ausencia en Amazonía. Sus miembros ocupan un amplio espectro de ambientes entre otros, puna, páramo, pampa, bosques montanos tropicales y subtropicales (secos y húmedos), valles andinos montanos, pastizales húmedos, áreas de vegetación abierta del Cerrado y estepas patagónicas.

Biocrón: descartada la pertenencia de *Necromys bonapartei* como representante de Akodontini *s.l.* y considerando la incorporación de *Akodon kermacki* y *A. magnus* al registro fósil del grupo, el biocrón de la tribu se extiende desde el Plioceno Inferior (Chapadmalalense) al Holoceno en Argentina; Pleistoceno Superior al Holoceno en Bolivia, Brasil, Ecuador, Perú y Uruguay; Holoceno en Colombia, Trinidad y Tobago y Venezuela (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2002, Ortiz *et al.* 2000, Ortiz y Pardiñas 2001, Ortiz *et al.* 2012, Hadler *et al.* 2016, Neves *et al.* 2017, Pires *et al.* 2018, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020).

Comentarios: el análisis cladístico realizado en esta contribución sustenta lo señalado por Thomas (1920) con respecto a *Akodon mimus*, destacando la morfología única de este taxón en comparación con otros *Akodon*. Asimismo, corrobora su posición filogenética como el linaje hermano del género *Akodon* (Machado *et al.* 2015, Maestri *et al.* 2017, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018). En base a la evidencia conjunta se propone la revalidación de *Microxus* Thomas 1909 (especie tipo: *Oxymycterus mimus* Thomas) para contener a *mimus* y una nueva especie innominada proveniente de Bolivia (C. Cañón datos inéditos). El análisis de la variación morfológica y molecular de varios de los taxones que componen la tribu Akodontini tal como aquí se redefine, dan cuenta de quiebres geográficos profundos con poblaciones altamente divergentes, que podrían corresponder a nuevas especies o complejos de especies (*e.g.*, *Akodon aerosus*, *A. affinis*, *Castoria angustidens*, *Microxus mimus*, *Necromys amoenus*, *N. lasiurus*, *N. urichi*, *Thaptomys nigrata*). Nueva evidencia, fundamentalmente molecular, podría provocar cambios en los límites y contenido de los grupos de especies de *Akodon* y la propuesta de subgéneros.

### **TRIBU OXYMYCTERINI**

Género tipo: *Oxymycterus* Waterhouse, 1837

Contenido: *Juscelinomys* Moojen, 1965; *Oxymycterus* Waterhouse, 1837

Definición: clado compuesto por el último ancestro común de *Juscelinomys* y *Oxymycterus* y todos sus descendientes.



Diagnosis morfológica: una tribu de la subfamilia Sigmodontinae, perteneciente al clado Oryzomyalia (sensu Steppan *et al.* 2004), que agrupa especies de tamaño pequeño a mediano (*Oxymycterus hucucha* = 31 g - *O. quaestor* 100 g) en el contexto de la subfamilia, con la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y lustroso, algo hispido al tacto con escaso contraste dorsoventral; ojos medianos; orejas medianas; cola más corta que la longitud cabeza/cuerpo (0.64 *Juscelinomys* - 0.68 *Oxymycterus*) moderadamente cubierta de pelos, con escamación visible en *Juscelinomys* a mayormente oculta en especies de *Oxymycterus*; dedo V considerablemente menor que el dedo II, alcanzando 1/3 o menos de la longitud del dedo II; garras de las manos de gran desarrollo, iguales o mayores a la longitud del dedo correspondiente, típicamente con quilla y sin vibrisas ungueales; almohadillas palmares pequeñas, de escaso relieve; póllex pequeño pero con garra conspicua; rinario con pliegue dorsal alargado, interrumpido por la penetración de la región suprarinaria (condición típica de *Oxymycterus*); promontorio anal evidente en *Oxymycterus*; cráneo robusto con escaso a gran desarrollo de crestas lambdoideas; nasales y premaxilares proyectados por delante de los incisivos en *Oxymycterus*, formando un tubo rostral (rasgo craneano más notable) que se encuentra ausente en *Juscelinomys*; nasales divergentes hacia la mitad anterior con expansión lateral importante en *Oxymycterus*; región interorbital amplia y simétricamente constreñida con bordes redondeados; senos frontales típicamente globosos; forámenes incisivos largos que se extienden más allá del procíngulo del M1 y paladar típicamente corto; fosa mesopterigoidea amplia de bordes laterales subparalelos y vacuidades esfénopalatinas presentes como fisuras estrechas y alargadas; bullas timpánicas moderadamente infladas con tubos de eustaquio perceptibles, constreñidos en la región media; proceso suspensorio del escamoso y tegmen timpánico superpuestos; foramen infraorbital elíptico ventralmente estrechado; muescas cigomáticas conspicuas en *Juscelinomys* y moderadamente desarrolladas en *Oxymycterus*; placas cigomáticas medianas con borde libre presente en *Juscelinomys* y notoriamente inclinadas hacia atrás, bajas y con escaso borde libre en *Oxymycterus*; patrón de circulación carotídea tipo 1; barra (“strut”) del alisfenoide presente en *Juscelinomys*, típicamente ausente en *Oxymycterus*; mandíbula alargada; proceso coronoides supera la altura del proceso condíleo; incisivos superiores mayormente ortodontes, con algunos taxones ligeramente opistodontes; molares típicamente mesodontes con algunos casos tendiendo a hipsodoncia moderada; topografía de la superficie oclusal crestada y arreglo de las cúspides principales en un diseño opuesto en

*Juscelinomys* y alterno en *Oxymycterus*; flexo anteromediano del M1 superficial a penetrante, con cónulo anterolabial más pequeño que el anterolingual en *Juscelinomys* y subiguales en *Oxymycterus*; anterolofos bien expresados; mesolofos M1-M2 medianos, sin alcanzar el borde labial del diente; M3 pequeño, menor o igual a la mitad del M2; cíngulo anterolabial m1 corto, alcanzando la mitad del protocónido; fléxido anteromediano del m1 mayormente profundo, con clara definición de los conúlidos que tienden a ser diferentes en *Juscelinomys* (conúlido anterolabial más pequeño que el anterolingual) y subiguales en *Oxymycterus*; ectolófido/ectostílido del m1 presentes; mesolófidos medianos en m1-m2; estómago unilocular-diverticular tipo C (sensu Pardiñas *et al.* 2020) con el epitelio glandular restringido a un divertículo en la región posterior del órgano que conecta con la cavidad principal a través de un pequeño orificio; vesícula biliar típicamente presente; metatarsos del dedo V notablemente cortos que no alcanzan la longitud de su homólogo en el dedo IV (HersHKovitz 1966, Reig 1987, Voss 1988, Carrizo *et al.* 2014, Emmons y Patton 2012, Oliveira 2015, Couthino y Oliveira 2015, Emmons 2015, Pardiñas *et al.* 2020, Missaglia *et al.* 2021).

Distribución geográfica: se distribuyen en el este y el oeste de Brasil, alcanzando hacia el norte el río Amazonas; a lo largo de selvas montanas del sur de Perú, Bolivia y norte de Argentina; regiones selváticas y templadas de Paraguay y Uruguay hasta la región pampeana de Argentina. El rango de distribución de los Oxymycterini incluye ambientes de bosque tropical y subtropical, áreas de vegetación abierta alcanzando zonas de páramos en el altiplano andino.

Biocrón: Pleistoceno Inferior (Edad Ensenadense) al Holoceno en Argentina; Pleistoceno Superior al Holoceno en Brasil; Holoceno en Perú, Paraguay y Uruguay (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2002, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020).

Comentarios: la primera mención de un “oxymycterine group” fue hecha por HersHKovitz (1962: 21) como una referencia breve carente de una definición o descripción del grupo. Posteriormente, el mismo autor (1966: 86-87, nota a pie de página) construyó informalmente el grupo brindando detalles del contenido y algunas características morfológicas comunes de sus miembros. Aunque Massoia (1981) fue el primero en utilizar el nombre Oxymycterini, aludiendo al concepto original plasmado por HersHKovitz (1962), no puede otorgársele la autoría del nombre tribal. La falta de

una diagnosis o descripción formal en el trabajo original de Hershkovitz (1962) no satisface las exigencias del código de nomenclatura que en su Artículo 13.1.1 establece que “*Para estar disponibles, los nuevos nombres propuestos después de 1930 deben ir acompañados de una descripción o definición que establece en palabras los caracteres que pretenden diferenciar al taxón*”. Lo anterior es motivo suficiente para considerar a Oxymycterini como un *nomen nudum* (ver Cazzaniga *et al.* 2019), nombre al que le daremos disponibilidad a partir de los resultados obtenidos en esta contribución (Cañón *et al.* en preparación). En su concepto previo los oximicterinos incluyeron géneros (*Abrothrix*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Geoxus*, *Microxus*, *Lenoxus*, *Podoxymys* y *Oxymycterus*; véase Hershkovitz 1966, Hinojosa *et al.* 1987) asociados por compartir una serie de características morfológicas, fundamentalmente cráneodontarias (*e.g.*, nasales proyectados por delante del plano anterior de los incisivos, senos frontales inflados, placa cigomática estrecha e inclinada), que corresponden al denominado morfotipo “hocicudo” (Pardiñas *et al.* 2021). Abundante evidencia ha permitido limitar este grupo a su contenido actual (Hershkovitz 1966, Hinojosa *et al.* 1987, Smith y Patton 1999). La distinción entre los taxones vivientes que conforman Oxymycterini fue un punto de cuestionamiento debido a la parafilia de *Oxymycterus* respecto de *Juscelinomys* (*e.g.*, Jayat *etal.* 2008, Leite *et al.* 2015). La incorporación de un mayor número de taxones y caracteres en aproximaciones filogenéticas recientes han resuelto esta situación (*e.g.*, Peçanha *et al.* 2019). Permanece la incertidumbre en torno a la parafilia entre *Oxymycterus rufus* y *O. josei* (Peçanha *et al.* 2019, esta tesis), acentuando la necesidad de una revisión profunda de estos taxones ya que los valores de distancia genética entre algunos individuos de *O. rufus* superan la divergencia esperada entre *O. rufus* y *O. josei* (*e.g.*, >10% *O. rufus* provenientes de localidades de Argentina y Paraguay; resultados no mostrados). Otra de las problemáticas taxonómicas de *Oxymycterus* afecta a *O. paramensis*, taxón presente en el altiplano andino de Perú, Bolivia y norte de Argentina. Los valores de divergencia genética entre las poblaciones de Argentina, Bolivia y Perú fluctúan entre 4.2–7.1% (resultados no mostrados), sugiriendo la existencia de mayor diversidad específica. Estos resultados permitirán evaluar la validez de algunas formas consideradas actualmente como sinónimos de *O. paramensis* (*e.g.*, *akodontius*, *jacentior*). Muy recientemente, las poblaciones de *paramensis* del sudeste de Perú han sido distinguidas con un epíteto específico nuevo (U. Pardiñas, com. pers.).

## TRIBU SCAPTEROMYINI Massoia, 1980

Género tipo: *Scapteromys* Waterhouse, 1837

Contenido: *Bibimys* Massoia, 1980; *Blarinomys* Thomas, 1896; *Brucepattersonius* Hershkovitz, 1998; *Gyldenstolpia* Pardiñas, D'Elía y Teta, 2009; *Kunsia* Hershkovitz, 1966; *Lenoxus* Thomas, 1909; *Scapteromys* Waterhouse, 1837.

Definición: clado compuesto por el último ancestro común de *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia*, *Lenoxus* y *Scapteromys* y todos sus descendientes.

Diagnosis morfológica enmendada: una tribu de la subfamilia Sigmodontinae, perteneciente al clado Oryzomyalia (sensu Steppan *et al.* 2004) que agrupa especies de tamaño pequeño (*Brucepattersonius griserufescens* 24 g, *Bibimys labiosus* 25 g) a muy grande (*Kunsia tomentosus* ~430 g). Scapteromyini se estructura en dos clados principales que agrupan a i) *Brucepattersonius*, *Blarinomys* y *Lenoxus* y ii) *Bibimys*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*, cuya variación es apoyada desde la morfología y el ADN. Esta variación constituye un desafío al momento de diagnosticar a la tribu in toto. Los escapterominos se caracterizan por la siguiente combinación de caracteres morfológicos: pelaje dorsal largo a veces lustroso e iridiscente (e.g., *Blarinomys breviceps*), con contraste dorsoventral virtualmente inexistente o débil (e.g., *B. breviceps*) a evidente (e.g., *Lenoxus apicalis*, *Scapteromys* spp.); ojos medianos (excepto *Blarinomys* y *Brucepattersonius*); cola menor a la mitad de la longitud cabeza/cuerpo en *B. breviceps* a colas que igualan o superan la longitud cabeza/cuerpo (e.g., *Lenoxus*); cola moderadamente recubiertas de pelo (algo hispídas al tacto), escamación visible; garras de las manos medianas a largas (excepto *Bibimys*), alcanzando su máxima expresión con desarrollo de quilla en *B. breviceps* y *K. tomentosus*; pliegue dorsal del rinario típicamente voluminoso e indiviso (sin penetración de la región suprarinaria), en forma de “mariposa”; cráneo de complejidad robusta con crestas lambdaideas conspicuas en *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*; nasales y premaxilares proyectados más allá del plano anterior de los incisivos en *Bibimys* (ligeramente) y notoriamente en *Brucepattersonius* y *Lenoxus* (formando tubo rostral); región interorbitaria simétricamente constreñida con senos frontales globosos únicamente en *Brucepattersonius* y *Lenoxus*; introgresión del parietal en forma de cuernos parietales en *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*; forámenes incisivos

alcanzan o se extienden más allá del procíngulo del M1 con septo del premaxilar ocupando más de la mitad de los forámenes; paladar típicamente largo (excepto *Brucepattersonius*); vacuidades esfenopalatinas siempre presentes como fisuras estrechas y alargadas o amplias; bullas timpánicas moderadamente infladas con tubos de eustaquio medianos a largos, constreñidos en la región media; proceso suspensorio del escamoso presente y superpuesto en menor o mayor grado con el tegmen timpánico (puede faltar en *Bibimys* spp.); forámenes infraorbitales elípticos ventralmente ensanchados, menos en *Blarinomys* y *Brucepattersonius*; proceso gnático en continuidad con el borde libre del premaxilar; placas cigomáticas medianas a anchas con borde libre de expresión media a conspicua (excepto *Blarinomys* y *Brucepattersonius*); patrón de circulación carotídea de tipo 1 (foramen esfenofrontal ausente únicamente en *Bibimys*); mandíbula con proyección capsular conspicua en *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*; incisivos superiores mayormente ortodontes (excepto *Bibimys*); molares moderadamente hipsodontes de superficie oclusal plana en adultos de *Bibimys*, *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*; arreglo general de las cúspides principales típicamente alterno; flexos anteromedianos de definición moderada a marcada, favoreciendo la distinción entre los cónulos anterolabial y anterolingual; mesolofos de los M1-M2 medianos con mayor desarrollo en *Scapteromys*; M3 siempre con retención de fosetas, de largo mayor a la mitad del M2 (excepto *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*); fléxidos anteromedianos superficiales a profundos; conúlidos subiguales o anterolabial más pequeño que el anterolingual; mesolófidos m1-m2 presentes, de desarrollo moderado a conspicuo (e.g., *Kunsia*); m3 típicamente en forma de S, con hipocónido y entocónido de similar expresión que el protocónido y metacónido; estómago típicamente unilocular-diverticular excepto en *Bibimys* que posee estómago unilocular-hemiglandular tipo A y *Scapteromys* que posee estómago unilocular-discoglandular; vesícula biliar típicamente ausente (HersHKovitz 1966, Reig 1987, Pardiñas *et al.* 2009a, Missagia y Perini 2018, Pardiñas *et al.* 2020, Missagia *et al.* 2021, esta tesis).

Distribución geográfica: típicamente en bosques tropicales y subtropicales y humedales en la porción oriental de América del Sur, desde el sureste de Brasil, Uruguay, Paraguay y nordeste de Argentina; más raramente en Cerrado de Brasil y Bolivia y bosques montanos desde Perú hasta Bolivia.

Biocrón: *Scapteromys hershkovitzi* constituye, más allá de su incertidumbre a nivel genérico, el registro más antiguo para la tribu Scapteromyini, por lo que el biocrón del grupo se extendería<sup>17</sup> desde el Plioceno Inferior (Edad Chapadmalalense) al Holoceno de Argentina; Pleistoceno Superior al Holoceno en Brasil; Holoceno en Bolivia, Paraguay y Uruguay (e.g., Pardiñas *et al.* 2002, 2009a, Neves *et al.* 2017, Stutz *et al.* 2018, Boroni *et al.* 2020).

Comentarios: la variación contenida en Scapteromyini permite diferenciar dos grupos monofiléticos cuya divergencia promedio es superior al 10% (citocromo b). Un clado está compuesto por los géneros *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*, mientras que el otro nuclea *Gyldenstolpia*, *Kunsia* y *Scapteromys*. La posición filogenética de *Bibimys* varía dependiendo del método de reconstrucción filogenética y los caracteres utilizados; sin embargo, numerosos rasgos morfológicos lo relacionan con estos últimos taxones. La variación morfológica y genética contenida en ambos clados, así como la diferenciación entre estos, resulta evidencia suficiente para reconocerlos como subtribus (Cañón *et al.* en preparación). Smith y Patton (1999) optaron por extender Akodontini para incluir a los escapterominos; sin embargo, también señalan que otro de los arreglos posibles para mantener a Scapteromyini como un grupo de rango tribal implicaría dividir a los akodontinos en dos tribus, lo que resultaría en i) *Akodon*, *Bolomys* (= *Necromys*), *Oxymycterus* y *Thaptomys* y ii) *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*. Esta propuesta resulta consistente, desde el punto de vista morfológico, pues cada uno de estos grupos retiene características morfológicas únicas que sustentaría su distinción como grupos naturales.

### 2.4.3. RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR: POSIBLES EVENTOS

#### COEVOLUTIVOS

La información reunida en esta sección contribuye al estado del conocimiento de la helmintofauna asociada a Akodontini *sensu lato*. A su vez, expone diversos puntos

---

<sup>17</sup> El registro más antiguo correspondería a un material asignado a esta especie y estudiado por Pardiñas (2013). Sin embargo, su procedencia estratigráfica es dudosa, ya que pertenece a antiguas colecciones, efectuadas por J. Kraglievich. El holotipo de *S. hershkovitzi* es del Sanandresense (Reig 1994).

relevantes para comprender la diversidad de parásitos presentes en este grupo de roedores morfológica y ecológicamente diversos. La búsqueda bibliográfica permitió avanzar en la exploración de diferentes aspectos de los parásitos como marcadores taxonómicos de sus hospedadores. Así, puede mencionarse que i) el registro de las asociaciones nematodos-Akodontini (Robles 2008) fue superado en este estudio desde el análisis de todos los helmintos presentes en esta tribu de roedores y la actualización de sus rangos hospedatorios, ii) algunas especies pertenecientes a grupos parásitos acotados se reconocieron como marcadores de especies particulares, y otras como marcadoras de grupos de roedores, reconociendo aquellas que, en este contexto, no ofrecen mayor información y iii) desde la información disponible, se seleccionó el grupo de helmintos con el que se podría explorar la congruencia de clados entre las filogenias de estos parásitos y sus hospedadores. Cada uno de estos aspectos es discutido a continuación.

Es destacable observar que de las 88 especies de roedores Akodontini *s.l.* solo 20 presentaron algún registro helmintológico. En ese sentido, un total de 48 especies se registraron únicamente en roedores sigmodontinos y de estas, solo 28 en el orden Rodentia. La ausencia de datos en la mayoría de estas especies puede deberse a diversos factores como características intrínsecas de los grupos parásitos (ciclos de vida y especialización), que implican una distribución heterogénea relacionado a su propia diversidad y poca habilidad de dispersión y transmisión; particularidades de las especies de interés que impiden su captura para análisis parasitológico (*e.g.*, especies raras); baja abundancia y características de comportamiento de algunas de las especies de roedores resultando en pocos encuentros que favorezcan la infestación; o sesgo de muestreo relacionado con objetivos específicos de los investigadores (*e.g.*, De Ley 2006, Morand *et al.* 2006b).

El rango de hospedadores observado brinda una idea clara de los posibles marcadores a diferentes niveles taxonómicos (*i.e.*, tribu y género), permitiendo avanzar en las conclusiones esperadas en este trabajo. Estos resultados podrían ponerse a prueba en futuras investigaciones mediante índices que permiten evaluar el rango y la composición sistemática de los hospedadores, considerando la diversidad y frecuencia de los parásitos a escala local (Poulin 2007, Poulin *et al.* 2011, Krasnov *et al.* 2011).

Se observa entonces, que, en la mayoría de los casos, el número de helmintos parásitos registrados es menor al número de hospedadores. Solo en Heligmonellidae (y ligeramente en Capillariidae), una de las familias más especiosas (Durette-Desset *et al.*

2017), la relación es inversa, hallándose un gran número de especies congénicas en los taxones de roedores, siendo uno de los casos de especiación simpátrida más reconocidos en la literatura (reflejan duplicación en procesos evolutivos; *e.g.*, McCoy 2003)

Desde un punto de vista microevolutivo, la explicación de la distribución de helmintos observada, sin contemplar los sesgos mencionados arriba, debe respaldarse en la especialización (características ecológicas) del parásito a un hospedador con características particulares (Bush *et al.* 2001, Combes 2001). En este contexto, se observa que los roedores que poseen rangos de distribución más amplios (ocupando diversos ambientes), así como con hábitos y dietas más generalistas (con algunas excepciones) presentan una mayor riqueza de helmintos, en contraste con aquellos que tienen distribuciones geográficas, dietas y hábitos más acotados (*e.g.*, *Akodon azarae*, *Necromys lasiurus* versus *Blarinomys breviceps*, *Oxymycterus inca*). Lo anterior se traduce fundamentalmente en la probabilidad de encuentros entre los parásitos y hospedadores. De acuerdo con esto, hospedadores con rangos de distribución de mayor extensión resultan con mayor probabilidad de encontrar y ser colonizados por varias especies parásitas. Se suma a esto la existencia de especies simpátricas que pueden ser explotadas por los mismos grupos parásitos. Una lógica similar aplica para hospedadores con altas densidades poblacionales y dietas poco especializadas; ambos casos podrían favorecer la oportunidad de encuentros (ver Panisse 2015). Si bien esta tesis no aborda aspectos ecológicos, la composición completa de la parasitofauna de cada especie de roedor puede brindar una idea de estos aspectos y considerarse a los parásitos, en ese caso, como marcadores ecológicos de sus hospedadores (*e.g.*, Williams *et al.* 1992, MacKenzie y Abaunza. 2014).

Desde un punto de vista macroevolutivo, pueden sugerirse posibles procesos responsables de la distribución de algunas especies, principalmente aquellas detectadas como especialistas (Mitter y Brooks 1983, Brooks y Mitte 1984, Brooks y McLennan 1993, Page 2003). En este sentido, la distribución de las especies de *Syphacia* que se corresponden con los clados de *Akodon* (*S. carlitosi*) y de *Necromys-Thaptomys* (*S. alata*) se podría explicar por un proceso de codiversificación, mientras que *Caroloxymycterus boliviensis*, presente únicamente en el clado compuesto por especies de *Oxymycterus*, sugiere un posible evento de cambio de hospedador o “host switching” de un grupo cercano (aún no detectado) o bien responde a una codivergencia que ha requerido un largo período de tiempo de evolución dentro del linaje. La ausencia de los Syphaciini



(*Syphacia* y *Caroloxyrus*) en el resto de los grupos (*e.g.*, Scapteromyini), si bien puede ser reflejo de algún sesgo de muestreo, también puede deberse a procesos de “missing the boat” o extinción (*e.g.*, Page 2003). Estos resultados coinciden con el expuesto por Robles (2008) y el análisis exploratorio de los parásitos como caracteres en la filogenia de parsimonia. Otras especies sugeridas como posibles candidatas como marcadores taxonómicos de sus hospedadores (*e.g.*, *Liniscus* spp., *Rodentolepis* spp.), no mostraron correspondencia con los clados recuperados en este trabajo de tesis.

La composición y riqueza de las especies parásitas presentes en las tribus Akodontini, Oxymycterini y Scapteromyini muestra diferencias. Las composiciones de las hemintofaunas pueden ser consideradas -en conjunto- como marcadores de sus grupos hospedadores y, en este caso, de las 70 especies registradas, son escasas las compartidas entre las tribus redefinidas (*i.e.*, *Nematomystes rodentiphilus* - Oxymycterini/Scapteromyini, *Rodentolepis* cf. *akodontis* - Akodontini s.s./Oxymycterini, *Trichuris laevitestis* - Akodontini/Scapteromyini). En este sentido, diseñar estudios ecológicos para explorar y evaluar los ensamblajes parasitarios como marcadores de sus hospedadores es un desafío pendiente en este grupo de mamíferos como así también en otros grupos de vertebrados (*e.g.*, Poulin 1992, Lambert 1995, MacKenzie *et al.* 2008).

La carencia de estudios filogenéticos en la mayoría de los grupos parásitos registrados en Akodontini s.l. limita la posibilidad de realizar estudios de cofilogenia de mayor envergadura. En este marco, esta investigación avanzó en el estudio de genes concatenados del único grupo parásito presente en roedores sigmodontinos que disponía de dicha información. La exploración parcial de los clados recuperados desde cuatro especies de *Trichuris* en seis especies de roedores sigmodontinos, no mostró el grado de congruencia esperado en relación a la sistemática de los hospedadores. Este resultado ratifica lo observado por Robles *et al.* (2018). En este sentido, la cercanía de los grupos hermanos *T. navonae* y *T. massoi* podrían relacionarse con la historia de las áreas y distribución de sus hospedadores. Asimismo, deben contemplarse posibles casos de cambios de hospedador, relacionados con nichos superpuestos y susceptibilidad de los roedores, potenciales hospedadores, etc. El cambio de hospedador es un proceso mucho más frecuente de lo se considera y constituye un factor importante en la evolución de las asociaciones parásito-hospedador y la diversificación de cada uno de estos componentes (Máková *et al.* 2018), ocurriendo con mayor frecuencia en hospedadores filogenéticamente cercanos (*e.g.* Wells *et al.* 2015). Quizás esto puede explicar el caso

observado de *T. navonae*, parásito de *Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita*, ambas especies de la tribu Akodontini *s.s.*, con distribuciones parcialmente solapadas (D'Elía y Pardiñas 2015). Aunque las relaciones filogenéticas recobradas entre las otras especies de *Trichuris* muestran congruencia con cada clado hospedador, es necesario explorar procesos ecológicos y de distribución ambiental-geográfica como parte de la explicación de la historia de estas asociaciones. Aún sin utilizar algoritmos recomendados en análisis de cofilogenia, debido a la falta de información necesaria para aplicarlos, la evaluación exploratoria aquí realizada permitió reconocer la utilidad de algunos grupos parásitos como modelos de análisis coevolutivos en Sigmodontinae.

Los resultados obtenidos desde los parásitos, indican un estado preliminar y potencialmente útil que permite hipotetizar y suponer que los grupos de helmintos acotados a roedores sigmodontinos comparten parcialmente, y a diferentes escalas, la historia evolutiva de sus grupos hospedadores. Considerando solo la tribu Akodontini *s.l.*, falta una importante representación de taxones de helmintos en las especies estudiadas, limitando los estudios propuestos inicialmente en la hipótesis de trabajo. Sólo un grupo de parásitos apoya en parte y en forma débil, la propuesta clasificatoria producto del análisis concatenado sugerido.

#### **2.4.4. BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA**

La integración de diversos aspectos tales como las relaciones filogenéticas-genealógicas, los patrones de distribución geográfica, el registro fósil y los tiempos de diversificación de los linajes (“biogeografía trans-disciplinaria” sensu Antonelli *et al.* 2018, Donoghue y Moore 2003) favorece la comprensión de la historia evolutiva de los grupos, reconociendo la conexión entre los patrones biogeográficos observados y las causas subyacentes. En este sentido, la información disponible y generada en esta tesis para Akodontini *sensu lato* permitió realizar inferencias acerca de su biogeografía, considerando los cambios en la composición del grupo y el paradigma sistemático actual.

Akodontini *s.s.*, Oxymycterini y Scapteromyini se encuentran fuertemente apoyados desde la evidencia morfológica y molecular, por lo que no existe mayor cuestionamiento acerca de su distinción como grupos supragenéricos independientes (Parada *et al.* 2013, Schenk *et al.* 2013, Vilela *et al.* 2014, Leite *et al.* 2014, Stepan y Schenk 2017, Schenk y Stepan 2018, Gonçalves *et al.* 2020, Pardiñas *et al.* 2020, esta

tesis). De forma similar, las relaciones entre los géneros que conforman cada una de estas tribus han sido consistentes y poco variables entre los diferentes estudios. La única excepción a esto continúa siendo *Bibimys*, cuya posición filogenética ha sido fluctuante y que, en parte, puede deberse a diferencias en las coberturas taxonómicas y genéticas empleadas. Que *Bibimys* se asocie más estrechamente con los escapterominos parece incuestionable sobre la base de rasgos morfológicos, sobre todo aquellos asociados a la dentición, además de que comparten el mismo entorno geográfico (Hershkovitz 1966, Massoia 1980b, Pardiñas 1996, Pardiñas *et al.* 2009a).

La estimación de tiempos de divergencia respalda que, aunque Akodontini *s.l.*, Akodontini *s.s.* y Scapteromyini surgieron en el Plioceno Inferior (Oxymycterini – Pleistoceno Inferior), la mayor parte de los eventos de diversificación responsables de la diversidad actual de Akodontini *s.l.* ocurrieron durante el Plioceno Superior/Pleistoceno. Oxymycterini es el linaje más reciente. Previo a su aparición y por un lapso de tiempo de aproximadamente un millón de años, solo estaban presentes los linajes de Akodontini *s.s.* y Scapteromyini. El registro fósil asociado a estos grupos así lo respalda (*e.g.*, Reig 1978, 1987, Pardiñas 1996, Pardiñas *et al.* 2009a). En general, las edades obtenidas para la radiación de los akodontinos *s.s.*, oximicterinos y escapterominos fueron un poco más jóvenes que la mayoría de las presentadas por otros autores (ver tabla 2.3.6.1, Apéndice 12). Contra esto, las edades estimadas por Schenk *et al.* (2013), Parada *et al.* (2015), Schenk y Stepan (2018) y Parada *et al.* (2021) presentan valores promedio de divergencia que se encuentran dentro del lapso de tiempo aquí estimado. Probablemente estas discrepancias se deben a los puntos de calibración empleados para constreñir determinados nodos. La literatura es amplia al respecto, señalando la importancia de escoger “buenos” puntos de calibración, evitando con esto producir estimaciones sesgadas (*e.g.*, Near y Sanderson 2004, Rutshmann *et al.* 2007, Lukoschek *et al.* 2012, Schenk 2016).

En este marco, los cambios en el registro paleontológico de Akodontini *sensu lato* (*e.g.*, Pardiñas 2013, Teta *et al.* 2014, Barbière 2019, esta tesis) tienen implicancias mayores en al menos dos aspectos: i) la exclusión de las formas pliocénicas *Necromys bonapartei* (Edad Montehermosense), *Dankomys simpsoni* (Chapadmalalense), y *D. vorohuensis* (Edad Vorohuense) restringen el biocrón del grupo a edades más recientes, siendo entonces *Akodon kermacki* y *Scapteromys hershkovitzi* los fósiles más antiguos referidos para los akodontinos *s.l.* provenientes del Chapadmalalense, Plioceno Inferior (Barbière 2019), y ii) las estimaciones de tiempos de divergencia que utilizaron como

puntos de calibración a *A. kermacki* (stem o crown group de Abrotrichini: Parada *et al.* 2013, Cañón *et al.* 2014, Leite *et al.* 2014) y el fósil referido a *Abrothrix* por Ortiz *et al.* (2012) proveniente de la Formación Uquía (Ortiz *et al.* 2012) y empleado por Schenk *et al.* (2013) no pueden ser consideradas confiables ya que constriñen nodos con fósiles que han sido asignados a otros grupos genéricos. Considerando este último punto, las edades recuperadas en esta investigación surgieron del empleo de puntos de calibración fósiles revisados, hasta ahora sin cuestionamiento taxonómico.

El escenario biogeográfico tradicionalmente considerado para el grupo (Reig 1981, 1986) amerita un enfoque renovado desde que el contenido ha variado en las últimas dos décadas (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía *et al.* 2007, Alvarado-Serrano y D'Elía 2013). Distintos aspectos, como la descripción de nuevos géneros y especies (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2016, Marques-Quintela *et al.* 2017, Peçanha *et al.* 2019, Brandão *et al.* 2019), la evaluación de la taxonomía alfa de algunos taxones (Abreu-Junior *et al.* 2021), la adición de nuevas localidades que han redefinido algunos rangos geográficos (*e.g.*, d' Hiriart *et al.* 2015, Jayat *et al.* 2016, Abreu-Junior *et al.* 2016), así como la revisión del registro fósil asociado (*e.g.*, Pardiñas 2013, Teta *et al.* 2014, Barbière *et al.* 2016, Neves *et al.* 2017, Stutz *et al.* 2018, Barbière 2019, Boroni *et al.* 2020) han reformulado al grupo, generando nuevos datos para evaluar su biogeografía.

Con la exclusión de los Abrotrichini (Smith Patton 1999, D'Elía *et al.* 2007), el área de origen de los Akodontini *s.l.* propuesta por Reig (1981, 1986), se vio fuertemente alterada. La eliminación de varios de los taxones “endémicos” que definieron dicha área cambió la proporción de especies de distribución andina. El análisis dirigido a reconstruir las áreas ancestrales del grupo realizado en esta tesis, confirma un área de diversificación primaria ubicada en el lado oriental de América del Sur, específicamente en las provincias biogeográficas de Chaco y Paraná y una segunda ubicada en la provincia Atlántica, específicamente al sureste de Brasil, Paraguay y norte de Argentina. Estos resultados son consistentes con aproximaciones previas, a pesar de que algunas de estas consideraron escalas geográficas diferentes al efectuar la regionalización. Es así que las áreas ancestrales sugeridas han sido: América del Sur (Parada *et al.* 2013, Schenk *et al.* 2013), este de América del Sur (Maestri *et al.* 2018) y también en los Andes centrales para la mayoría de los escapterominos (Leite *et al.* 2014) y tierras altas de Brasil y bosque Atlántico (Schenk y Stepan 2018). Todas las hipótesis mencionadas, incluso la de esta tesis, sugieren directa o indirectamente que tras originarse en estas áreas “ancestrales”, múltiples eventos de dispersión y en algunos

casos vicarianza, favorecida mayormente por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, promovieron la diversificación del grupo hasta ocupar sus rangos actuales.

En relación con las áreas de endemismo recuperadas para el grupo, restringidas a altas elevaciones de los Andes centrales de Argentina, Bolivia y Perú y sureste de América del Sur, específicamente en el bosque atlántico (sureste de Brasil y Paraguay y norte de Argentina), resultaron parcialmente coherentes con la información referida por Reig (1986 Akodontini + Abrotrichini), y se condicen en su totalidad con las propuestas de Maestri y Patterson (2016) y Schenk y Stepan (2018). Las altas tasas de diversificación de *Akodon* y *Oxymycterus* los hace particularmente diversos en los Andes y la región de bosque Atlántico (Leite *et al.* 2014) constituyendo elementos sustanciales en la definición de las áreas de endemismo aquí recobradas. Las características de estas áreas geográficas las hacen particularmente idóneas para concentrar numerosos taxones endémicos (ver Ribeiro *et al.* 2011, Patterson *et al.* 2012), no sólo de pequeños mamíferos sino también de otros grupos bióticos (*e.g.*, Costa *et al.* 2000, Huges y Eastwood 2006, Upham *et al.* 2013, Carnicer *et al.* 2020).

Numerosos estudios respaldan que los procesos de diversificación de los taxones se encuentran fuertemente ligados a los cambios orogénicos y climáticos (*e.g.*, Vuilleumier 1971, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006, Hoorn *et al.* 2010, Rull 2011, Turchetto-Zolet *et al.* 2013). Sin embargo, como bien establece Rull (2011), la diversidad de un grupo no puede ser atribuida únicamente a uno o pocos eventos durante un determinado intervalo de tiempo, sino que obedece a dinámicas más complejas (ecológicas y evolutivas) iniciadas por eventos tectónicos y modificaciones paleogeográficas y conservadas por la acción del cambio climático. En este sentido, los Akodontini *s.l.* se distribuyen en un área de gran complejidad ambiental, la que ha sido afectada de manera diferencial por eventos orogénicos (*e.g.*, levantamiento andino, sistemas lacustres de Acre y Pebas) y climáticos (*e.g.*, ciclos glaciares e interglaciares), probablemente causales directos de la actual distribución del grupo y las zonas de ausencia en el continente (*i.e.*, Amazonía, mayor parte del territorio chileno, altas latitudes de Argentina). Akodontini *s.l.* surge durante el Plioceno Inferior, época signada por eventos orogénicos impulsados por reorganizaciones tectónicas y paleogeográficas y diversificó mayormente durante el Pleistoceno, etapa caracterizada por cambios climáticos cíclicos (Rull 2011, Turchetto-Zolet *et al.* 2013). Cada una de las tribus se originó en las provincias biogeográficas de Chaco y Paraná y, con menor probabilidad, en el sureste de Brasil (provincia Atlántica). Las descripciones señalan

que el norte de esta área geográfica estaba dominado por bosques abiertos mientras que en el sur se extendían sabanas de pastizales (Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006), favoreciendo la disponibilidad de nuevos nichos que promovieron la diversificación y especialización de estos roedores.

Los resultados de los análisis biogeográficos soportan la hipótesis original propuesta al inicio de esta tesis en torno a la historia evolutiva de los akodontinos *s.l.* Conociendo la diversidad y distribución geográfica de los taxones que componen las tribus, no resulta extraño suponer que el área ancestral (área de diferenciación original sensu Reig 1984, 1986) fuese recobrada en la porción suroriental de América del Sur, específicamente en las regiones fitogeográficas de Cerrado y bosque Atlántico (provincias biogeográficas Atlántica, Chaco y Paraná de acuerdo con la regionalización de Morrone 2014).

La evidencia conjunta permite inferir acerca de la historia evolutiva del grupo. Los tiempos de divergencia señalan que el “*stem group*” de Akodontini *s.l.* habría iniciado su diversificación durante el Mioceno Superior, alcanzando el Plioceno Inferior (*crown group*) en la porción suroriental del subcontinente. El escenario geográfico reinante brindó múltiples oportunidades para estos grupos de dispersar y diversificar hasta alcanzar los rangos hoy en día conocidos.

## CAPÍTULO 3

---

### CONSIDERACIONES FINALES

#### COMPLEJO DE TRIBUS

Esta investigación constituyó un primer intento de abordar, de manera integral (*sensu* Dayrat 2005), la sistemática de un grupo de roedores sigmodontinos ampliamente distribuido en América del Sur, el cual carecía a la fecha de aproximaciones filogenéticas morfológicas o combinadas explícitas que incluyeran a todos sus géneros. Debido a la gran diversidad morfológica y ecológica de los akodontinos es que la tarea de diagnosticar el grupo ha sido un desafío que pocos han abordado (*e.g.*, Reig 1987).

Hasta la década de los 90, la concepción de la tribu Akodontini involucraba solo a los taxones miembros de los grupos "akodontine" y oxymycterine" (*e.g.*, Hershkovitz 1962, 1966; Reig 1972, 1987), en tanto los Scapteromyini eran considerados como una tribu diferente (Hershkovitz 1966, Massoia 1980a, 1980b). Hershkovitz (1966: 96) reconoció a estos últimos como un grupo separado; sin embargo, también señaló que "*Scapteromyines appear to be nearest related to phyllotines and oxymycterines and together they probably arose from a common akodont stock*" avanzando, de esta forma, un esquema filogenético explícito para los principales grupos en cuestión. Diversos estudios desarrollados hacia fines del siglo XX generaron cambios mayores en el contenido y en el esquema clasificatorio del grupo (*e.g.*, Smith y Patton 1993, 1999; D'Elía 2003, D'Elía *et al.* 2007). A pesar de que Smith y Patton (1999), recuperaron los mismos clados principales referidos en esta tesis (*i.e.*, Akodontini, Oxymycterini y Scapteromyini), optaron por mantener a *Oxymycterus* (género vinculado morfológicamente con *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Lenoxus*, *Podoxymys* = oxymycterine group *sensu* Hooper y Musser 1964a, Hershkovitz 1966, Hinojosa *et al.* 1987, Pérez-Zapata *et al.* 1992) como parte de la radiación akodontina y expandir la tribu para incluir a los escapterominos. De esta forma, Oxymycterini y Scapteromyini pasaron a ser considerados sinónimos junior de Akodontini. Las revisiones ulteriores han sustentado esta propuesta clasificatoria (*e.g.*, Musser y Carleton 2005, D'Elía y Pardiñas 2015). Notablemente, Smith y Patton (1999: 104) también indicaron que "*It would be possible to keep the scapteromyines, as represented by Scapteromys and Kunsia, as a monophyletic tribal group only if the akodontines were split into two separate tribes, with Akodon, Thaptomys, Bolomys (=Necromys), and Oxymycterus in one tribe and Blarinomys, Brucepattersonius, and*

*Lenoxus in the other*". Si se hubiera seguido esta hipótesis alternativa de arreglos genéricos, Akodontini *s.l.* habría sido particionado en tres tribus, una de las cuales no ha sido sugerida nuevamente en la literatura pero que tendría suficiente justificación desde la morfología y el ADN (*i.e.*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*).

Tras estos cambios sustanciales propuestos por Smith y Patton (*i.e.*, Oxymycterini y Scapteromyini sinónimos de Akodontini, remoción de los actuales abrotriquinos), la mayor parte del debate en torno a la sistemática y taxonomía de la tribu Akodontini (*sensu lato*) ha estado centrada en resolver cuestiones taxonómicas al nivel de especie (*e.g.*, Jayat *et al.* 2010, Coyner *et al.* 2013, Marques-Quintela *et al.* 2014, 2017, Peçanha *et al.* 2019) o de género (*e.g.*, Pardiñas *et al.* 2009a, Emmons y Patton 2012, Pardiñas *et al.* 2016, Marques-Quintela *et al.* 2017, Bezerra *et al.* 2020), dejando a un lado los arreglos supragenéricos. Probablemente, los únicos avances recientes en torno a la posible división de Akodontini *s.l.* fueron planteados por Pardiñas *et al.* (2017a) quienes enfatizaron que los tres clados principales podrían interpretarse como subtribus Akodontina, Oxymycterina y Scapteromyina, esta última claramente más diversa en características morfológicas y adaptaciones ecológicas. Esta sugerencia informal fue retomada por Pardiñas *et al.* (2020), contribución en la que se sustentó esta división en tres grupos con la morfología gruesa del estómago.

Cambios más recientes en los límites y contenido de Akodontini *sensu lato* han acotado parcialmente la variación morfológica y geográfica del grupo (*e.g.*, exclusión géneros que conforman hoy día Abrotrichini y Neomicroxini), permitiendo de alguna forma reducir el universo de información que conciliar. El hecho de que los abrotriquinos y neomicroxinos fuesen considerados miembros de una misma tribu, junto a típicos akodontinos, invita a un debate más riguroso en torno a la similitud morfológica. La convergencia o paralelismo fenotípico entre ciertos taxones de Abrotrichini (*e.g.*, *Abrothrix*), Akodontini (*e.g.*, *Microxus*, *Oxymycterus*) y Neomicroxini (*Neomicroxus*), causante de un morfotipo particular, ha sido referida en la literatura como bauplan "hocicudo" ("long-nose"; véase Hershkovitz 1994; Pardiñas *et al.* 2021). Como su nombre alude, este se expresa por el desarrollo que adquiere la región anterior del cráneo. A esto se suman otros rasgos, en forma causal o casual, tanto de la morfología externa (*e.g.*, ojos pequeños) como interna (*e.g.*, placa cigomática muy baja con borde anterior redondeado). Todo apunta a que la existencia de este morfotipo "hocicudo" presente en tres tribus sin vínculo filogenético estrecho, se debería a convergencia evolutiva y, supuestamente, adquisición independiente. Tal como precisan Pardiñas *et al.* (2021), para evaluar esta hipótesis de forma certera es necesario contar con una filogenia resuelta de Sigmodontinae. En ese sentido, la concreción de esta tesis completa la revisión morfológica



(parcial o total) de todas las tribus de la subfamilia (*i.e.*, Abrotrichini - Teta *et al.* 2017, Andinomyini - Salazar Bravo *et al.* 2016, Euneomyini - Pardiñas *et al.* 2015a, Ichthyomyini - Voss 1988, Neomicroxini - Pardiñas *et al.* 2021, Oryzomyini - Weksler 2006, Phyllotini - Steppan 1995, Carrizo y Catalano 2015, Reithrodontini - Cazzaniga *et al.* 2019, Sigmodontini - Voss 1992, Thomasomyini - Pacheco 2003, Wiedomyini – Gonçalves *et al.* 2020). Con la excepción de Carrizo y Catalano (2015), las aproximaciones a este nivel taxonómico están basadas únicamente en marcadores moleculares (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elía 2003, D'Elía 2005, Fabre *et al.* 2012, Schenk *et al.* 2013, Leite *et al.* 2014, Parada *et al.* 2015, Schenk y Steppan 2018), por lo que la información recabada en las revisiones morfológicas de cada uno de estos grupos genéricos (incluyendo esta tesis) deben ser utilizadas para evaluar la sistemática de la subfamilia de manera integral. A esto se suma la importancia de explorar nuevos conjuntos de caracteres, filogenéticamente informativos, que aporten a la resolución de las relaciones entre las tribus, así como a su estructura interna. En esta línea, un aspecto que merece abordaje es si la diversificación de estos roedores estuvo acompañada por especies parásitas que puedan servir como marcadores taxonómicos de los grandes grupos o de linajes de diferente nivel taxonómico que, sumado al análisis conjunto de la evidencia morfológica y molecular, podría resolver algunas de las recurrentes politomías del grupo.

Varios autores han señalado la dificultad de evaluar las relaciones filogenéticas entre las tribus de sigmodontinos, fundamentalmente entre los Oryzomyalia. La mayoría de los estudios a este nivel han recuperado asociaciones pobremente soportadas o incluso sin resolución (*e.g.*, Fabre *et al.* 2012, Schenk *et al.* 2013, Leite *et al.* 2014, Parada *et al.* 2015, Salazar-Bravo *et al.* 2016, Steppan y Schenk 2017, Pardiñas *et al.* 2021). En general, las politomías internas de cada una de las tribus obedecen a eventos cladogenéticos rápidos, por lo que en la mayoría de los casos han sido posible resolverlas con la adición de caracteres y taxones y, en algunos casos, ampliando la representación geográfica de determinados grupos (*e.g.*, Smith y Patton 1999 versus D'Elía 2003). Este tipo de politomías suelen denominarse “blandas” debido a que son fundamentalmente temporales y artificiales (Coddington y Scharff 1996, Walsh *et al.* 1999). Por el contrario, las politomías recuperadas en Oryzomyalia representan más bien múltiples eventos de especiación simultánea, conocidas como politomías “duras” (Maddison 1989, Walsh *et al.* 1999) que, a diferencia de las anteriores, se definen como “reales” e imposibles de erradicar. En estos casos, la idea de un muestreo inadecuado de datos o taxones como responsables de la falta de resolución de las relaciones entre los linajes no resulta aplicable. Dos aspectos importantes para comprender la razón por la que muchas de las relaciones supragenéricas de Sigmodontinae permanecen sin resolver

son: i) la diversificación del grupo ha ocurrido en un lapso breve en el contexto de la familia (*e.g.*, Parada *et al.* 2013, Schenk *et al.* 2013, Vilela *et al.* 2014, Leite *et al.* 2014, Steppan y Schenk 2017, Schenk y Steppan 2018), considerándose una de las radiaciones adaptativas más exitosa de pequeños mamíferos neotropicales (*e.g.*, Maestri *et al.* 2017) y ii) la diversidad fósil de sigmodontinos que, en algunas tribus supera la actual (*e.g.*, Reithrodontini - Barbière *et al.* 2016, Barbière 2019, Ronez *et al.* 2021) y su escasa representación en análisis filogenéticos, obscurecen la interpretación de las relaciones supragenéricas. Considerar ambos aspectos es clave para comprender la evolución de Sigmodontinae y las politomías (duras) que se recuperan frecuentemente.

A pesar de que el análisis morfológico cladístico de Akodontini *s.l.* produjo una extensa matriz de caracteres, no resultó del todo concluyente respecto de las relaciones de varios de sus miembros. Sin embargo, permitió dar un paso hacia adelante en la evaluación de diferentes sistemas. Varios de los caracteres aquí referidos son novedosos en este tipo de contribuciones de roedores sigmodontinos (*e.g.*, rinario, arrugas palatinas, estómago). Un ejemplo de esto se relaciona con la morfología externa la que tradicionalmente ha considerado rasgos asociados a la coloración, caracteres vinculados a extremidades anteriores y posteriores (garras, almohadillas, escamas), cola, mamas, vibrisas, entre otras. Con todo esto, hasta ahora no se había puesto especial atención en las estructuras asociadas al área nasolabial y las especializaciones allí presentes, las cuales podrían tener alto valor filogenético y cuya variación podría vincularse con uno o más aspectos de la biología de las especies como el modo de búsqueda de alimento, dieta, hábitat, etc. (Martínez *et al.* 2018, 2020; Missaglia *et al.* 2021).

Con la escasa resolución en las relaciones filogenéticas del grupo recobradas desde los caracteres morfológicos, surgen una serie de cuestionamientos en torno a la selección y muestreo de caracteres y taxones, así como los límites propios de la morfología. Scotland *et al.* (2004) destacan la naturaleza problemática de este tipo de caracteres (*e.g.*, datos faltantes, polimorfismo, variación continua, etc.) que, de acuerdo a sus argumentos, superan sus beneficios potenciales en comparación con datos moleculares. En el contexto de esta tesis, las filogenias morfológica y molecular difieren sustancialmente en la definición de los tres clados principales y en recuperar la monofilia de algunos de los géneros (*i.e.*, *Akodon*, *Necromys*). El por qué la morfología falla en recobrar estas relaciones puede deberse a que i) los caracteres seleccionados no proporcionaron la información necesaria a este nivel taxonómico, debido fundamentalmente a la gran variación contenida en Akodontini *sensu lato* (D'Elía y Pardiñas 2015), ii) debido a esta variación, se utilizó una apreciación de la morfología de grano grueso

que impidió capturar las potenciales sinapomorfias, iii) existencia de convergencia morfológica que limitó la definición de las relaciones menores, por ejemplo entre los géneros de la tribu Akodontini *s.s.* (*e.g.*, Barbière *et al.* 2021), iv) error en la codificación de los taxones (error metodológico) y v) impacto de los datos faltantes sobre la reconstrucción filogenética (Prevosti y Chemisquy 2010). El nuevo esquema clasificatorio propuesto en esta tesis invita a una nueva evaluación morfológica de la variación de cada una de las tribus (diversidad acotada), dirigiendo el análisis a aquellos aspectos más específicos que en el contexto de Akodontini *s.l.* pudieron ser pasados por alto.

Contrario a lo sugerido en parte de la literatura (*e.g.*, Koch *et al.* 2020), la incorporación del registro fósil al análisis cladístico no mejoró la resolución de la filogenia de Akodontini *s.l.*, sino más bien incrementó el número de relaciones sin resolver y la magnitud de la politomía basal. Necesariamente, estos resultados llevan a pensar sobre cuánta información morfológica fue posible recuperar de los taxones vivientes y del registro paleontológico (que ya es fragmentario) que fuera valiosa en términos filogenéticos. Sin ir más lejos, expone la importancia de coleccionar datos morfológicos para resolver las relaciones de los taxones fósiles y sus relaciones con los taxones vivientes (Hillis y Wiens 2000, Jenner 2004, Wiens 2004), más aún cuando la información molecular ha sido la fuente de evidencia más utilizada para determinar las relaciones filogenéticas-genealógicas durante las últimas dos décadas. A esto se suma el advenimiento de técnicas de secuenciación de segunda generación (NGS, genómica) que cada día alcanzan más adeptos debido a la rápida obtención de un gran número de caracteres potencialmente inequívocos que excluyen la subjetividad del investigador para interpretar la variación (*e.g.*, Percequillo *et al.* 2021). Teniendo en cuenta el bajo nivel de resolución obtenido en el análisis cladístico de los taxones vivientes de Akodontini *s.l.*, como posible resultado de diversos aspectos discutidos en el párrafo anterior, la incorporación del registro fósil asociado al grupo no podía generar resultados muy diferentes. En general, los materiales revisados tienen un carácter muy fragmentario consistiendo, en la mayoría de los casos, de porciones hemimaxilares y hemimandíbulares con las series molares incompletas y muy rara vez restos del cráneo (*Scapteromys hershkovitzi*) o postcráneo (*Akodon johannis*).

La idea más generalizada en torno a las reconstrucciones filogenéticas es que considerar un número mayor de caracteres es crucial para obtener filogenias resueltas y precisas (*e.g.*, Hillis 1987, Wiens 2000). Contra esto, Scotland *et al.* (2003) establecieron que un enfoque más fructífero implicaría estudios anatómicos más rigurosos y críticos de menos caracteres morfológicos en el contexto de filogenias moleculares, integrando las fortalezas de

los datos morfológicos con los de datos provenientes del ADN. De acuerdo a estos autores, este enfoque es preferible por sobre la recopilación de grandes matrices de caracteres morfológicos cada vez más ambiguos y problemáticos. Aunque la opinión de Scotland *et al.* (2003) ha sido criticada (*e.g.*, Jenner 2004, Wiens 2004, Smith y Turner 2005), algunos puntos de su propuesta pueden ser considerados. En base al desarrollo y los resultados obtenidos en esta tesis, es crucial que las revisiones morfológicas deban ser rigurosas y críticas evitando la incorporación de caracteres homoplásicos. Es importante entonces como tarea inicial el estimar la señal filogenética que proveen los sistemas, siendo conscientes que la variación presente en ellos no necesariamente obedece a las mismas presiones de selección. Quizás el problema no está solo en el número de caracteres a considerar sino también en la codificación diseñada, que podría ser ambigua y oscurecer la variación real del grupo en estudio, afectando el resultado de los análisis filogenéticos. En este sentido y sobre todo tras el cambio de esquema taxonómico propuesto en esta investigación es que, una reevaluación de los caracteres aquí presentados -acotada a cada tribu- sería necesaria y potencialmente podría mejorar la resolución y precisión de ciertas relaciones de los akodontinos, oximicterinos y scapteromínos.

El análisis de la evidencia combinada corroboró mayormente las hipótesis moleculares previas y aportó algunas sinapomorfias morfológicas para definir las relaciones. Adicionalmente, la combinación de ambos conjuntos de caracteres respaldó la hipótesis inicial que sugiere que la actual clasificación genérica y tribal de los Akodontini *s.l.* no refleja adecuadamente la variación contenida. Esto llevó a redefinir tres grupos supragenéricos de largo reconocimiento por autores previos. A juzgar por la evidencia generada en esta tesis, nada contradice la hipótesis de dividir Akodontini *s.l.* en Akodontini *s.s.*, Oxymycterini y Scapteromyini. Aún más, la evidencia podría respaldar la división de Scapteromyini en dos subtribus. Este nuevo esquema clasificatorio facilita y simplifica la comprensión de la variación de cada uno de los grupos.

Ciertos autores se han mostrado reticentes de realizar modificaciones taxonómicas en Akodontini *s.l.*, un grupo que se recupera recurrentemente monofilético en las filogenias moleculares (*e.g.*, Smith y Patton 1999, D'Elia 2003). La división de Akodontini *s.l.* significa, para algunos, ir en contra de la tan mencionada economía de cambios implicando un incremento innecesario de taxones supragenéricos (*i.e.*, inflación taxonómica). El debate en torno a este tema es amplio y merecería ser evaluado en extenso en Sigmodontinae (*e.g.*, Padial y de la Riva 2006, Dubois 2008, Gippoliti y Groves 2012, Zachos *et al.* 2013). Previo a la propuesta taxonómica aquí detallada, el número de tribus reconocidas en la subfamilia

ascendía a 12. Bajo este nuevo esquema el número se incrementa a 14 (*i.e.*, Abrotrichini, Andinomyini, Akodontini, Euneomyini, Ichthyomyini, Neomicroxini, Oryzomyini, Oxymycterini, Phyllotini, Reithrodontini, Scapteromyini, Sigmodontini, Thomasomyini y Wiedomyini) más unos pocos linajes únicos (*e.g.*, *Abrawayaomys*, *Chinchillula*, *Delomys*) que, dada su peculiaridad morfológica podrían ser eventualmente considerados tribus monotípicas.

Pardiñas *et al.* (2021) realizan un ejercicio comparativo acerca del número de grupos de rango tribal esperados comparando la diversidad actual de las subfamilias Arvicolinae (29 géneros, 10 tribus) y Sigmodontinae (87 géneros, 12 tribus). La discrepancia entre los valores observados sugiere una sobreestimación de tribus en los arvicolinos mientras que lo contrario acontecería en sigmodontinos. Sin embargo, según las simulaciones de Anderson (1975), el número de categorías requeridas para un grupo de 100 taxones fluctuaría de 11 a 16, lo que sería evidencia a favor de que el número de tribus en Sigmodontinae está subestimado. En este contexto, la consideración de Akodontini, Oxymycterini y Scapteromyini en lugar de Akodontini *sensu lato* se encuentra fundamentada y no constituye un incremento innecesario de categorías taxonómicas dentro de la subfamilia. Así lo confirman numerosos rasgos morfológicos que individualizan a cada uno de estos grupos y los valores de divergencia genética (citb), que alcanzan la magnitud observada en otras tribus de Sigmodontinae.

Akodontinos, oximicterinos y escapterominos constituyen grupos bastante cohesionados y recientes en la historia de América del Sur. En general el proceso de diversificación que dio lugar a cada uno de estos linajes fue rápido y exitoso, permitiéndoles distribuirse ampliamente en el continente, incluso en ambientes muy contrastantes. El impacto diferencial de eventos orogénicos y climáticos ha moldeado y estructurado la diversidad de cada uno de estos grupos que, en tiempos más recientes han sufrido también por impacto antrópico, disminuyendo o fragmentando sus poblaciones (*e.g.*, *Bibimys*, *Kunsia* –Pardiñas *et al.* 2009a).

La división de los Akodontini *s.l.* en tres tribus diferentes numérica y, en algunos casos, geográficamente más acotadas, impone nuevos desafíos por responder. Cada uno de estos grupos constituye un reto en si mismo y, como tal, deben ser evaluados de forma integral, incluyendo idealmente a todos sus miembros vivientes y fósiles. En la práctica, la sistemática actual es capaz de reunir una serie de disciplinas (*e.g.*, anatomía, biogeografía, ecología, filogeografía, genética, genómica, paleontología) para abordar diferentes aspectos que, en su conjunto, ayudarán a proporcionar hipótesis acerca de la historia evolutiva de cada uno de estos grupos de interés (Dayrat 2005, Padial *et al.* 2010). No hay mayor duda de que

los Akodontini, Oxymycterini y Scapteromyini provienen de un único linaje (el tan mentado “stock” akodontino de P. Hershkovitz) que inició su diversificación en el Plioceno Inferior. No obstante, surgen interrogantes en torno a los procesos que influyeron sobre estos grupos para ocupar rangos que solapan muy poco con otras tribus, conquistar nichos diferentes y especiar en taxones-grupos morfológica y ecológicamente divergentes en un período de tiempo breve (aproximadamente, unos 3 Ma). A pesar de la existencia de cierto solapamiento de los rangos geográficos, es fácil distinguir las áreas de ocupación y ausencia de cada una de las tribus, dirigidas probablemente por limitaciones biológicas (*e.g.*, competencia), ambientales o ambas. Akodontini es la tribu más numerosa y geográficamente más extensa, aunque con un alto grado de paralelismo morfológico entre sus miembros. Contra esto, Scapteromyini, reúne taxones cuyas características morfológicas y adaptaciones ecológicas favorecen su distinción, a tal punto de existir una clara estructuración que sugiere dos clados fuertemente cohesionados que merecen rango subtribal. Por su parte, Oxymycterini llama la atención por varios aspectos: es la tribu más reciente y menos diversa en términos de taxones genéricos componentes. Sin embargo, destaca la diversidad del género tipo y su amplia distribución. Todo esto promueve nuevas preguntas acerca de los procesos subyacentes tras la rápida y exitosa diversificación de los akodontinos, oximicterinos y escapterominos, que deben ser vinculados con aspectos biogeográficos evolutivos y ecológicos, como ciertas tendencias dietarias (*e.g.*, omnívoras en Akodontini *s.s.*, mirmecófagas en Oxymycterini, animalívoras-carnívoras en Scapteromyini) que probablemente están motorizando la evolución de estos grupos.

## CONCLUSIONES

Considerando que Akodontini *sensu lato* era el único grupo genérico de Sigmodontinae carente de una revisión morfológica e integral en un contexto filogenético, los resultados de esta investigación suman información relevante para la comprensión de la sistemática del grupo y su nueva configuración (*i.e.*, tribus Akodontini, Oxymycterini y Scapteromyini). Entre los principales aportes derivados de este trabajo y que, en razonable medida dieron cumplimiento a los objetivos planteados en el primer capítulo, es posible señalar: i) evaluación, por primera vez para Akodontini *s.l.*, de un amplio conjunto de caracteres morfológicos (n=183) provenientes de diferentes sistemas anatómicos; ii) adición y descripción de caracteres morfológicos novedosos (*e.g.*, rinario, labio superior) o escasamente utilizados en análisis filogenéticos previos (*i.e.*, arrugas palatinas, lengua, vesícula biliar); iii)

obtención de numerosas secuencias nucleotídicas de diferentes loci (n=197), en algunos casos para taxones pobremente representados en GenBank (*e.g.*, *Akodon budini*, *A. mimus*, *A. philipmyersi*, *Bibimys torresi*, *Lenoxus apicalis*, etc.) incluyendo otros taxones de Sigmodontinae empleados como grupo externo (*e.g.*, *Abrawayaomys chebezi*, *Neomicroxus spp.*); iv) cálculos de distancias genéticas a diferentes niveles taxonómicos, que permitieron dar cuenta de divergencias profundas al interior de los grupos, revelando diversidad críptica; v) inclusión, por primera vez en un contexto filogenético, de *Gyldenstolpia planaltensis* y *Juscelinomys candango*, así como el registro paleontológico asociado a los akodontinos *s.l.*; vi) análisis integral de la evidencia morfológica y molecular disponible y generada en este estudio para todos los géneros considerados parte de Akodontini *s.l.*; vii) amplia revisión de la parasitofauna asociada a los akodontinos, oximicterinos y escapterominos que favorece un avance en el estado de conocimiento de estas asociaciones y la detección de algunos como marcadores taxonómicos de sus hospedadores; viii) identificación de las áreas de endemismo y áreas ancestrales del grupo en sentido amplio y ix) datación de los principales eventos de divergencia que llevan a los linajes tribales, mediante el empleo de puntos de calibración con fósiles revisados.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Abadi, S., D. Azouri, T. Pupko y I. Mayrose. 2019. Model selection may not be a mandatory step for phylogeny reconstruction. *Nature Communications* <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08822-w>
- Abravaya, J. P. y J. O. Matson. 1975. Notes on a Brazilian mouse *Blarinomys breviceps* (Winge). *Contributions in Science, Natural History Museum, Los Angeles*. 270:1–8.
- Abreu-Junior, E. F., M. A. de Freitas, M. J. Lapenta, N. M. Venâncio, D. P.F. de França y A.R. Percequillo. 2016. Marsupials and rodents (Didelphimorphia and Rodentia) of upper Rio Acre, with new data on *Oxymycterus inca* Thomas, 1900 from Brazil. *Check List* 12(5): 1956.
- Abreu-Junior, E. F. y A. R. Percequillo. 2019. Small mammals of the Estação Ecológica de Bananal, southeastern Atlantic Forest, Brazil, with description of a new species of *Brucepattersonius* (Rodentia, Sigmodontinae). *Arquivos de Zoologia* 50(1):1–116.
- Abreu-Junior, E. F., D. M. Henriques Jung, A. U. Christoff, V. H. Valiati, S. A. Jansa y A. R. Percequillo. 2021. Systematics of *Brucepattersonius* Hershkovitz, 1998 (Rodentia, Sigmodontinae): molecular species delimitation and morphological analyses suggest an overestimation in species diversity. *Systematics and Biodiversity* 19:1–26.
- Adkins, R.M., E.L. Gelke, D. Rowe y R. L. Honeycutt. 2001. Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes. *Molecular Biology and Evolution* 18:777–791.
- Agnolin, F. L., M. R. Derguy, I. N. Godoy y N. R. Chimento. 2019. Mamíferos argentinos: descripción de nuevas especies de las colecciones de Elio Massoia y Julio R. Contreras (Rodentia, Chiroptera, Carnivora). *Historia Natural* 9:107-181.
- Alarcón, O. 2010. Filogenia de la Tribu Akodontini (Rodentia, Muroidea, Cricetidae). Tesis de grado. Universidad de Concepción. Chile. 40 pp.
- Alvarado-Serrano, D. F. y G. D'Elía. 2013. A new genus for the Andean mice *Akodon latebricola* and *A. bogotensis* (Rodentia: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 94:995–1015.
- Anderson, S. 1975. On the number of categories in biological classifications. *American Museum Novitates* 2584:1–9.
- Anthony, H.E. 1929. Two new genera of rodents from South America. *America Museum Novitates* 383:1–6.



- Antonelli, A., M. Ariza, J. Albert, T. Andermann, J. Azevedo, C. Bacon, S. Faurby, T. Guedes, C. Hoorn, L. G. Lohmann, P. Matos-Maraví, C. D. Ritter, I. Sanmartín, D. Silvestro, M. Tejedor, H. Steege, H. Tuomisto, F. P. Werneck, A. Zizka y S. V. Edwards. 2018. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. PeerJ, DOI 10.7717/peerj.5644.
- Apfelbaum, L. I., R. C. Liascovich y O. A. Reig. 1993. Relaciones citogenéticas y genético-alozímicas entre roedores akodontinos (Cricetidae: Sigmodontinae). Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 8:62–78.
- Ávila-Pires, F.D. 1972. A new subspecies of *Kunsia fronto* (Winge, 1888) from Brazil (Rodentia, Cricetidae). Revista Brasileira de Biologia 32: 419–22.
- Barbière, F., L. E. Cruz, P. E. Ortiz y U. F. J. Pardiñas. 2016. A new genus of Sigmodontinae (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) from the Pliocene of Central Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology 36; <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1199557>
- Barbière, F. 2019. Estudio de la diversidad de sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) plio-pleistocénicos de Argentina, con énfasis en la tribu Phyllotini. Tesis de doctorado. Universidad de Tucumán. Argentina, 505 pp.
- Barbière, F., C. Ronez, P. E. Ortiz y U. F. J. Pardiñas. 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.
- Barrantes, G. E., M. O. Ortells y O. A. Reig. 1993. New studies on allozyme genetic distance and variability in akodontine rodents (Cricetidae) and their systematic implications. Biological Journal of the Linnean Society 48:283–98.
- Barros, M. C., I. Sampaio, H. Schneider y A. Langguth. 2009. Molecular phylogenies, chromosomes and dispersion in Brazilian akodontines (Rodentia, Sigmodontinae). Iheringia. Série Zoologia 99:373–80.
- Barros, P. A. 2017. Variação intrapopulacional e geográfica de *Castoria angustidens* (Winge, 1887) (Rodentia: Cricetidae) em caracteres cranianos e moleculares. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa. Brasil. 135 pp.
- Balbuena, J. A., R. Míguez-Lozano y I. Blasco-Costa. 2013. PACo: a novel Procrustes application to cophylogenetic analysis. PLoS ONE 8:e61048.
- Baudet, C., B. Donati, B. Sinimeri, P. Crescenzi, C. Gautier, C. Matias y M. F. Sagot. 2015. Cophylogeny reconstruction via and approximate Bayesian computation. Systematic Biology 64:416–431.

- Bermingham, E. y C. Moritz. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7:367–369.
- Bezerra, A. 2005. Phallic morphology of *Kunsia tomentosus* (Rodentia: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 12:227–232.
- Bezerra, A., R. Castiglia, L. G. Pereira, J. C. Moreira y C. R. Bonvicino. 2020. Molecular systematics of the genus *Necromys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) reveals two cryptic and syntopic species in western Cerrado of Brazil. *Zoologischer Anzeiger* 285:147–158.
- Bonaventura, S. M., M. J. Piantanida, L. Gurini, L. y M. I. S. Lopez. 1991. Habitat selection in population of cricetine rodents in the region Delta (Argentina). *Mammalia* 55:339–54.
- Boroni, N. L., F. A. Perini, P. Boggiani, L. H. Sapiensa Almeida, P. Mann Toledo y L. O. Salles. 2020. Quaternary sigmodontines (Mammalia, Rodentia) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Historical Biology* DOI: 10.1080/08912963.2020.1722659
- Bradley, R. M. 1971. Tongue topography. En *Handbook of Sensory Physiology IV. Chemical senses, Taste, Part 2, Chapter 1*. Beidler, L. M., Ed., Springer–Verlag, New York.
- Brandão, M. V., A. R. Percequillo, G. D’Elía, R. Paresque y A. P. Carmignotto. 2021. A new species of *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) endemic from the Brazilian Cerrado. *Journal of Mammalogy* 102(1):101–122.
- Braun, J. K., B. S. Coyner, M. A. Mares y R. A. van den Bussche. 2008. Phylogenetic relationships of South American grass mice of the *Akodon varius* group (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in South America. *Journal of Mammalogy* 89(3):768–777.
- Bremer, K. 1994. Branch support & tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.
- Brito, J., N. Tinoco, D. Chávez, P. Moreno–Cárdenas, D. Batallas y R. Ojala–Barbour. 2017. New species of arboreal rat of the genus *Rhipidomys* (Cricetidae, Sigmodontinae) from Sangay National Park, Ecuador. *Neotropical Biodiversity* 3(1): 65–79.
- Brochu, C. A. 2004. Calibration age and quartet divergence date estimation. *Evolution* 58:1375–1382.
- Brooks, D. y D. A. McLennan. 1993. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 430.
- Brooks, D. y C. Mitter. 1984. Analytical basis of coevolution. En: *Fungus/Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution*. Wheeler Q. y M. Blackwell, (Eds.). pp. 42–53 Columbia University Press, New York.
- Brown, J. C. 1971. The description of mammals 1. The external characters of the head. *Mammal Review* 1(6):151–167.

- Bush, A. O., J.C. Fernandez, G.W. Esch, y J.R. Seed. 2001. Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 576 pp.
- Busker, F. 2019. Evolución de los roedores Cephalomyidae (Hystricognathi, Caviomorpha) de Patagonia: sistemática y filogenia. Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 251pp.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Cien. Zool. 4(2): xxii + 309–732.
- Calamoneri, T., A. Monti y B. Sinaimer. 2019. Co-divergence and tree topology. *Journal of Mathematical Biology* 79:1149–1167.
- Callejón, R., M. de Rojas, P. Foronda, C. Feliú, D. Guevara, D. y C. Cutillas. 2010. Molecular evolution of *Trichuris muris* isolated from different Muridae hosts in Europe. *Parasitology Research* 107:631–641.
- Callejón, R., M. d. R. Robles, C. J. Panei y C. Cutillas. 2016. Molecular diversification of *Trichuris* spp. from Sigmodontinae (Cricetidae) rodents from Argentina based on mitochondrial DNA sequences. *Parasitology Research* 115:2933–2945.
- Cañón, C., D. Mir, U. F. J. Pardiñas, E. P. Lessa y G. D' Elía. 2014. A multilocus perspective on the phylogenetic relationships and diversification of rodents of the tribe Abrotrichini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta* 43:443–454.
- Cañón, C., J. Curay, J. Brito, J. Colmenares-Pinzón y U. F. J. Pardiñas. 2020. Alpha-taxonomy in the cricetid rodent *Neomicroxus*, a first assessment. *Therya* 11:374–389.
- Cardoso, T. C. A. de Carvalho Braga, C. E. Macabul, R. de Oliveira Simões, S. F. da Costa-Neto, A. Maldonado Júnior, R. Gentile y J. L. Luque. 2018. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 27(4): 495–504.
- Cardoso, T., S. F. Costa-Neto, C. Braga, M. Weksler, R. O. Simões, A. Maldonado Jr. , J. L. Luque y R. Gentil. 2020. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. *Community Ecology* 21:159–170.
- 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 of the Museum of Zoology, University of Michigan.157: 1–146.
- Carleton, M.D., Musser, G.G., 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microroryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 191, 1–83.
- Carnicer, C., P. V. Eisenlohr, A. T. Jácomo, L. Silveira, G. B. Alves, N. M. Tôrres y F. R. de Melo. 2020. Running to the mountains: mammal species will find potentially suitable areas on the Andes. Biodiversity and Conservation 29:1855–1869.
- Carrizo, L.V., M. J. Tulli, J. A. Dos Santos y V. Abdala. 2014. Interplay between postcranial and locomotor types in Neotropical sigmodontine rodents. Journal of Anatomy 224: 469–481.
- Carrizo, L.V. y S. A. Catalano. 2015. First phylogenetic analysis of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) combining morphological and molecular data. Cladistics 31: 593–620.
- Castro, R. 2018. Composição e estrutura das comunidades de helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Mata Atlântica do estado de Santa Catarina. Dissertação mestrado em Biodiversidade e Saúde. Instituto Oswaldo Cruz. Fundação Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. 92pp.
- Catalano, S. H., I. D. Whittington, S.C. Donnellan y B. M. Gillanders. 2014. Parasites as biological tags to assess host population structure: Guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife 3:220–226.
- Cazzaniga, N., C. Cañón y U.F.J. Pardiñas. 2019. The availability, authorships and dates of tribal names in the Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) current classification. Bionomina 15: 37–50.
- Charleston, M.A. 2002. Principles of cophylogenetic maps. En: Biological Evolution and Statistical Physics. Lassig M. y Valleriani A (Ed). Berlin: Springer Pp122–147.
- Charleston, M. A. 2003. Recent results in cophylogeny mapping. En: Advances in Parasitology: The Evolution of Parasitism: A Phylogenetic Perspective. Littewood D.T.J. (Ed). Burlington (MA): Elsevier Academic Press 54:303–330.
- Charleston, M.A. y S. L. Perkins. 2006. Traversing the tangle: algorithms and applications for cophylogenetics studies. Journal of Biomedical Informatics 39:62–71.

- Christoff, A. U., E. M. Vieira, L. R. Oliveira, J.W. Gonçalves, V.H. Valiati y P. S. Tomasi. 2016. A new species of *Juliomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) from the Atlantic Forest of Southern Brazil. *Journal of Mammalogy* 97(5):1469–1482.
- Cockerell, T. D. A., L. I. Miller y M. Printz. 1914. The auditory ossicles of American Rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 33(28): 347–380.
- Coddington, J. A. y N. Scharff. 1996. Problems with "soft" polytomies. *Cladistics* 12:139–145.
- Combes, C. 2001. Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press, Chicago 728 pp.
- Conroy, C. J. y M. van Tuinen. 2003. Extracting time from phylogenies: Positive interplay between fossil and genetic data. *Journal of Mammalogy* 84:444–455.
- Corrêa Gomes, D., R. P. da Cruz, J. J. Vicente y R. M. Pinto. 2003. Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(4): 699–707.
- Costa, N. A., R. O. Simões, R. V. Vilela, J. G. R. Souza, S. T. Cardoso, N. O. Leiner, R. Gentile y A. Maldonado. 2018. Morphological and genetic characterization of *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Nematoda: Rictulariidae) from *Necomys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Uberlândia, Brazil. *Journal of Helminthology* 92(5):618–629.
- Costa, L. P., Y. L. R. Leite, G. A. B. da Fonseca, M. T. da Fonseca. 2006. Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872–881.
- Coutinho, L.C. y J. A. Oliveira. 2017. Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *Journal of Anatomy* 231(4):543–567.
- Coyner, B. S., J. K. Braun, M. A. Mares y R. A. van den Bussche. 2013. Taxonomic validity of species groups in the genus *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *Zoologica Scripta*. 42(4):335–50.
- Criscione, C.D., B. Cooper y M.S. Blouin. 2006. Parasite genotypes identify source populations of migratory fish more accurately than fish genotypes. *Ecology* 87(4): 823–828.
- Crisp, M. D., S. A. Trewick y L. G. Cook. 2011. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology & Evolution* 26:66–72.

- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:407–415.
- d’Hiriart, S., P. E. Ortiz, C. Russo y J. P. Jayat. 2015. Range extension of *Oxymycterus wayku* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae), an endemic species from austral Yungas, and first record for Catamarca province, northwestern Argentina. *Check List* 11(5): 1738.
- De Ley, P. 2006. A quick tour of nematode diversity and the backbone of nematode phylogeny. En: Community TCeR (ed) WormBook; <http://www.wormbook.org>
- de Werk, D.F., M. Gallas, E. F. da Silveira y E. Périco. 2016. New locality records for *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) Sutton and Durette-Desset, 1991 (Nematoda: Heligmonellidae) parasitizing *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. *Check List* 12(2): 1861.
- 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* 19:307–23.
- D’Elía, G., U. F. J. Pardiñas y P. Myers. 2005. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position and alpha taxonomy. In *Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography*. eds. E. A. Lacey and P. Myers. 211–246. University of California publications in Zoology.133: v–viii + 1–383.
- D’Elía, G., U. F. J. Pardiñas, P. Teta, y J. L. Patton. 2007. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana* 71:187–94.
- D’Elía, G., U. F. J. Pardiñas, J. P. Jayat, and J. Salazar-Bravo. 2008. Systematics of *Necromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy* 89:778–790.
- D’Elía, G., Pardiñas, U.F.J., 2015. Tribe Akodontini Vorontsov 1959. En: Patton, J.L., Pardiñas, U., D’Elía, G. (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 140–279.
- Díaz de Pascual, A. y J. Pefáur. 1982. Morfología del baculum de algunos roedores cricétidos venezolanos. En *Zoología Neotropical*, ed. P. Salinas, 665– 80. Mérida, Venezuela: Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología. 1531pp.
- Digiani M. C. y M. C. Durette-Desset. 2003a. Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmonellidae) from the grey leaf-eared mouse *Graomys griseoflavus* (Sigmodontinae) in Argentina. *Parasite* 10:21-29.

- Digiani M. C. y M. C. Durette-Desset. 2003b. *Suttonema delta* n.g., n.sp. (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea) from *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Argentina. *Systematic Parasitology* 55:33–38.
- Digiani, M. C. y M. C. Durette-Desset. 2003c. Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmosomoidea: Heligmonellidae) from a Sigmodontine rodent in Argentina. *Acta Parasitologica* 48:12–18.
- Digiani, M. C. y M. C. Durette-Desset. 2007. Trichostrongylina (Nematoda) parasitic in *Phyllotis* sp. (Rodentia: Sigmodontinae) from Argentina, with description of three new species. *Parasitology International* 56: 9–18.
- Digiani, M. C. y J. M. Kinsella. 2014. A new genus and species of Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in *Delomys dorsalis* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones, Argentina. *Folia Parasitologica* 61: 473-478.
- Digiani M. C., Sutton C. A. y M. C. Durette- Desset. 2003. A new genus of Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmonellidae) from the water rat *Scapteromys aquaticus* in Argentina. *Journal of Parasitology* 89(1):124–132.
- Digiani, M. C., G. T. Navone y M. C. Durette-Desset. 2006. The systematic position of some nippostrongyline nematodes (Trichostrongylina: Heligmosomoidea) parasitic in Argentinean sigmodontine rodents. *Systematic Parasitology* 67:87–92.
- Digiani M. C., Notarnicola J. y G. T. Navone. 2012. The genus *Guerrerostrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) in cricetid rodents from the Atlantic Rain Forest of Misiones, Argentina: emended description of *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) and description of a new species. *Journal of Parasitology* 98 (5): 985–991.
- Digiani, M.C., J. Notarnicola y M.S. Paulos. 2013. *Mazzanema* n. gen. and *Mazzanema fortuita* n. comb. for *Longistriata fortuita* Freitas, Lent and Almeida, 1937 (Nematoda, Heligmonellidae), a parasite of the marsh rat *Holochilus chacarius* (Rodentia, Cricetidae) from Northern Argentina. *Journal of Parasitology* 99: 816–820.
- Diginani, M.C., J. Notarnicola y G.T. Navone. 2012. The genus *Guerrerostrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) in cricetid rodents from the Atlantic Rain Forest of Misiones, Argentina: emended description of *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) and description of a new species. *Journal of Parasitology* 98: 985–991.
- Digiani, M. C., J. Notarnicola y G. T. Navone. 2015. Rediscovery and new morphological data on two *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) coparasitic in the marsh rat *Holochilus chacarius* (Rodentia: Cricetidae) from Argentina. *Journal of Parasitology* 101:556–565.

- Donogue M. y B. R. Moore. 2003. Toward an Integrative Historical Biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43:261–270.
- Drummond, A.J., M. A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969–1973.
- Duarte, L. R., M. Gallas, E.F. da Silveira y E. Périco. 2015. First report of *Nematomystes scapteromi* (Ganzorig, Oku, Okamoto, Malgor y Kamiya, 1999) Jiménez-Ruiz y Gardner, 2003 (Nematoda, Aspidoderidae) in *Scapteromys tumidus* Waterhouse, 1837 (Rodentia, Sigmodontinae) from southern Brazil. *Checklist* 11(2): 1607.
- Dubois, A. 2008. A partial but radical solution to the problem of nomenclatural taxonomic inflation and synonymy load. *Biological Journal of the Linnean Society* 93:857–863.
- Durette-Desset, M. C. y C. A. Sutton. 1985. Contribucion al conocimiento de la fauna parasitologica argentina X. Nematodes (Trichostrongyloidea) en *Akodon azarae azarae* (Fischer) y *Reithrodon auritus* Fischer. *Revista del Museo de La Plata. Universidad Nacional de La Plata. XIV*, 151: 21-26.
- Durette-Desset M. C., A. G. Chabaud y C. A. Sutton. 1997. *Tapironema coronatum* n.gen., n.sp. (Trichostrongyloidea, Cooperiinae, Obeliscoidinae), a parasite of *Holochilus brasiliensis* and *Tapirus terrestris*. *Parasite* 4 (3): 227-232.
- Durette-Desset M.C.y Digiani M.C. 2010. Additional morphometrical data on some Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in Neotropical rodents (Cricetidae). *Parasite* 17: 107-111.
- Durette-Desset, M.C., M. C. Digiani, M. Kilani y D. Geffard-Kuriyama. 2017. Critical revision of the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea). *Mémoires du Muséum national d’Histoire naturelle. Muséum national d’Histoire naturelle. Paris*, 290 pp.
- Eberhardt, A. T., M. d. R. Robles, L. D. Monje, P. M. Beldomenico y R. Callejón. 2019. A new *Trichuris* species (Nematoda: Trichuridae) from capybaras: Morphological-molecular characterization and phylogenetic relationships. *Acta Tropica* 190: 244-252.
- Ellerman, J. R., 1941. The families and genera of living rodents, Vol. 2: Family Muridae. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Emmons, L.H. 1999. Two new species of *Juscelinomys* (Rodentia: Muridae) from Bolivia. *American Museum Novitates* 3280: 1 – 15.
- Emmons, L. H. y J. L. Patton. 2005. A new species of *Oryzomys* (Rodentia: Muridae) from Eastern Bolivia. *American Museum Novitates* 3478:1–26.



- Emmons, L. H. y J. L. Patton. 2012. Taxonomic revision of Bolivian *Juscelinomys* (Rodentia, Cricetidae) with notes on morphology and ecology. *Mammalia* 76:285–94.
- Emmons, L. H. 2015 Genus *Juscelinomys* Moojen, 1965. En: Patton J. L., Pardiñas U. F. J., D'Elía G. (Eds) *Mammals of South America (Vol. 2) – Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, 225–228.
- Engelstadter, J. y N. Z. Fortuna. 2019. The dynamics of preferential host switching: Host phylogeny as a key predictor of parasite distribution. *Evolution* 73(7): 1330–1340.
- Esch, G. W. y J. C. Fernández. 1993. *A Functional Biology of Parasitism. Ecology and evolutionary implications*. Chapman y Hall Eds. University California press, USA, 337 pp.
- Fabre, P. H., L. Hautier, D. Dimitrov y E. J. P. Douzery. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* 12:88.
- Falcón-Ordaz, J., L. García-Prieto y A.Y. Cordero-Lezama. 2019. Nematode Parasites of Rodents (Sigmodontinae) and Update of Those Recorded in Other Wild Mammals from Costa Rica. *Comparative Parasitology* 86(1):41–51.
- Fantozzi, M. C., M. d. R. Robles, F. E. Peña, L. R. Antoniazzi, P. M. Beldomenico y L. D. Monje. 2018. *Calodium hepaticum* (Nematoda: Capillariidae) in wild rodent populations from Argentina. *Parásitology Research* 117:2921–2926.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA–sequences; a Maximum–Likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17:368–376.
- Finotti, R., A. Cunha, y R. Cerqueira. 2003. Alimentação macroscópica do trato digestivo de *Abrawayaomys ruschii*. 2 Congresso Brasileiro de Mastozoología, Resumos, p. 265.
- Fitzinger, L.J. 1867. Versuch einer naturlichen Anordnung der Nagethiere (Rodentia). *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien*, 16:57-168.
- Flores, D.A. 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in Didelphid marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 320:1–81.
- Froeschke, G. y S. von der Heyden. 2014. Chapter Four - A review of molecular approaches for investigating patterns of coevolution in marine host–parasite relationships. En: *Advances in Parasitology*. D. Rollinson (Ed). Academic Press. Volume 84. Pp. 209-252.
- Geise, L., M. Weksler y C. R. Bonvicino. 2004. Presence or absence of gall bladder in some Akodontini rodents (Muridae, Sigmodontinae). *Mammalian Biology* 69:210–214.
- Gettinger, D. y S. L. Gardner. 2017. Ectoparasitic mites of the genus *Gigantolaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) associated with small mammals of the genus *Nephelomys* (Rodentia: Sigmodontinae), including two new species from Peru. *Acarologia* 57(4): 755–763.

- Gippoliti, S. y C. P. Groves. 2013. "Taxonomic inflation" in the historical context of mammalogy and conservation. *Hystrix* 23:8–11.
- Goodrich, E.S. 1935. Syndactyly in marsupials. *Proceedings of the Zoological Society of London* 105: 175–178.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9, 83–91.
- Goloboff, P. A., J. S Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. Ramírez y C. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324–332.
- Goloboff, P.A. 2001. NDM and VNDM: programs for analysis of endemism. Distributed by the author. San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K. C. 2008a. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Goloboff P. A., J. M. Carpenter, J. S. Arias y D. R. Miranda–Esquivel. 2008b. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24: 758–773.
- Goloboff, P. A., A. Torres y J. S. Arias. 2018. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics* 34: 407–437.
- Gómez, M. A. 2017. Helminthofauna de roedores sinantrópicos (Rodentia: Muroideos) de áreas urbanas y periurbanas de Corrientes. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 252 pp.
- Gonçalves, P. R., J. A. Oliveira, M. Oliveira Corrêa, y L. M. Pessoa. 2005. Morphological and cytogenetic analyses of *Bibimys labiosus* (Winge, 1887) (Rodentia, Sigmodontinae): implications for its affinities with the scapteromyine group. En *Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography*, ed. E. A. Lacey and P. Myers, 175–210. University of California publications in zoology. 133:v–viii + 1–383.
- Gonçalves, P. R., A. U. Christoff, L. F. Machado, C. R. Bonvicino, F. B. Peters y A. R. Percequillo. 2020. Unraveling Deep Branches of the Sigmodontinae Tree (Rodentia: Cricetidae) in Eastern South America. *Journal of Mammalian Evolution* 27(1):136–160.
- Graczyk, T. K. y B. Fried. 2001. Helminths biology, adaptation, transmission, and survival. Recent research development. *Microbiology* 5: 171–185.
- Guerreiro Martins, N. B., M. d. R. Robles y G. Navone. 2014. Distribución geográfica de cestodes Hymenolepididae de *Oxymycterus rufus* (Rodentia - Cricetidae) en Argentina. *Revista Argentina de Parasitología* 2(3): 14–22.

- Guerreiro Martins, N. B., M. d. R. Robles, J. I. Diaz, G. Panisse y G. T. Navone. 2019. Digenean parasites of Sigmodontinae rodents from Argentina: a list of species, new host, and geographical records. *Acta Parasitologica* 65:97–107.
- Gudinho, F., y G.E. Ximénes. 2015. The presence of the interparietal and its ontogeny in *Blarinomys breviceps* (Rodentia: Sigmodontinae). En: Livro de Resumos do XIII Congresso Brasileiro de Mastozoologia. João Pessoa: Sociedade Brasileira de Mastozoologia, pp 26.
- Gudinho, F. 2016. Análise filogenética dos Sigmodontinae *incertae sedis* da Mata Atlântica (Rodentia: Cricetidae). Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil. 143 pp.
- Gutiérrez, E. E., y J. Marinho-Filho. 2017. The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *Zookeys* 644:105–157.
- Guy, C., J. Thiagavel, N. Mideo y J. M. Ratcliffe. 2019. Phylogeny matters: revisiting ‘a comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses’. *Royal Society Open Science* 6: 181182. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181182>.
- Gyldenstolpe, N. 1932. A manual of Neotropical sigmodont rodents. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, ser. 3, band 11(3):1–164, 18 plates.
- Hadler, P., J. J. Cherem, R. Turbay, A. Alberti y U. F. J. Pardiñas. 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(1):127–144.
- Haidarliu, S., D. Golomb, D. Kleinfeld y E. Ahissar. 2012. Dorsorostral snout muscles in the rat subserve coordinated movement for whisking and sniffing. *The Anatomical Record* 295:1181–1191.
- Haidarliu, S., D. Kleinfeld y E. Ahissar. 2013. Mediation of muscular control of rhinarial motility in rats by the nasal cartilaginous skeleton. *The Anatomical Record* 296:1821–1832.
- Hedges, S. B. y S. Kumar. 2003. Genomic clocks and evolutionary timescales. *Trends in Genetics* 19:200–206.
- Hedges, S. B. 2013. Revision shock in taxonomy. *Zootaxa* 3681(3): 297–298.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zoology* 46: 1–524.

- Hershkovitz, P. 1966. South American swamp and fossorial rats of the scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 31: 81–149.
- Hershkovitz, P. 1990. Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae: Cricetidae), with the description of two species from Brazil. *Fieldiana Zoology* 57:1–35.
- Hershkovitz, P. 1994. The description of a new species of South American hocicudo or longnose mouse, genus *Oxymycterus* (Sigmodontinae, Muroidea), with critical review of the generic content. *Fieldiana Zoology* 79:1–43.
- Hershkovitz, P., 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brasil with descriptions of a new genus and six species. *Bonner zoologische Beiträge* 47: 193–256.
- Hill, O. 1947. Rhinoglyphics: Epithelial sculpture of the mammalian rhinarium. *Proceedings of the Zoological Society of London* 118:1–35.
- Hill, O. 1948. An undescribed structure in the rodent rhinarium. *Nature* 161: 276–277.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:23–42.
- Hillis, D.M. y J. J. Wiens. 2000. Molecules versus morphology in systematics: conflicts, artifacts, and misconceptions. En: Wiens, J.J. (Ed.), *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 1–19.
- Hinojosa, P., S. Anderson y J. L. Patton. 1987. Two new species of *Oxymycterus* (Rodentia) from Peru and Bolivia. *American Museum Novitates* 2898:1–17.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartin, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen y A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hooper, E. y B. Hart. 1962. A synopsis of recent north American microtine rodents. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology. University of Michigan* 120:1–68.
- Hooper, E.T. y G.G. Musser. 1964a. 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.
- Hooper, E.T. y G.G. Musser. 1964b. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. 635:1–13.

- Howell A. H. 1914. Revision of the American harvest mice (genus *Reithrodontomys*). North American Fauna 36:1–97.
- Huelsenbeck, J. P., F. Ronquist, R. Nielsen y J. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294:2310–2314.
- Hughes CE, Eastwood RJ. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:10334–10339.
- ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Inche-Arroyo, B. D. 2019. Estado taxonómico de *Akodon aerosus baliolus* (Cricetidae: sigmodontinae). Tesis de grado. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Perú. 68 pp.
- Jansa, S.A. y R.S. Voss. 2000. Phylogenetic studies on Didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP Gene Sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 7: 43–77.
- Jayat, J. P., G. D'Elía, U. F. J. Pardiñas, M. D. Miotti y P. E. Ortiz. 2008. A new species of the genus *Oxymycterus* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from the vanishing Yungas of Argentina. *Zootaxa* 1911:31–51.
- Jayat, J.P., P. E. Ortiz, J. Salazar-Bravo, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía. 2010. The *Akodon boliviensis* species group (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Argentina: species limits and distribution, with the description of a new entity. *Zootaxa* 2409: 1–61.
- Jayat, J.P., G. D'Elía, P. E. Ortiz y P. Teta. 2016. A new species of the rodent genus *Necomys* Ameghino (Cricetidae: Sigmodontinae: Akodontini) from the Chaco Serrano grasslands of northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 97(5):1321–1335.
- Jenner, R. A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53:333–342.
- Jiménez-Ruiz, A. y S.L. Gardner. 2003. The nematode fauna of long-nosed mice *Oxymycterus* spp. from the Bolivian Yungas. *Journal of Parasitology* 89(2):299–308.
- Jiménez, C. F., V. Pacheco y D. Vivas. 2013. An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. *Zootaxa* 3669(3): 223–242.
- Jiménez, C. F. y V. Pacheco. 2016. A new species of grass mouse, genus *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia, Sigmodontinae), from the central Peruvian Yungas. *Therya* 7(3): 449–464.

- Kilinc, M., S. Erdogan, S. Ketani y M. A. Ketani. 2010. Morphological study by scanning electron microscopy of the lingual papillae in the middle east blind mole rat *Spalax ehrenbergi*, Nehring, 1898). *Anatomia Histologia Embryologia* 39(6):509–515.
- Klompen, J. S. H., W. Black, J. E. Keirans y J. H. Jr. Oliver. 1996. Evolution of ticks. *Annual review of entomology* 41(1):141–161.
- Klompen, J. S. H., J. E. Keirans y L. A. Durden. 1995. Three new species of ticks (Ixodidae: Argasidae: *Carios*) in the Australasian Region, with notes on host associations. *Acarologia* 36 (1): 25–40.
- Koch, N. M. y L. A. Parry. 2020. Death is on our side: Paleontological data drastically modify phylogenetic hypotheses. *Systematic Biology* 69:1052–1067.
- Krasnov, B. R., G. I. Shenbrot, I. S. Khokhlova y A. A. Degen. 2004. Relationship between host diversity and parasite diversity: Flea assemblages on small mammals. *Journal of Biogeography* 31: 1857–1866.
- Krasnov, B. R., R. Poulin y S. Morand. 2006. Patterns of macroparasite diversity in small mammals. En: *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Morand, S., B. R. Krasnov y R. Poulin (Eds.) pp. 197-231. Springer, Tokyo.
- Krasnov, B. R. y R. Poulin. 2010. Ecological properties of a parasite: species-specific stability and geographical variation. En: *The Biogeography of Host-Parasite Interactions*. S. Morand y B. R. Krasnov (Eds.). pp. 99-113. Oxford University Press Inc., New York, USA.
- Krasnov, B. R. y R. Poulin. 2015. Relationships between parasite diversity and host diversity. En: *Parasite diversity and diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*. S. Morand, B. R. Krasnov, D. T. J. Littlewood (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. pp 27-38.
- Kumar, S., G. Stecher y K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870–187.
- Landaeta-Aqueveque, C., M. d. R. Robles, A. Henríquez, A. Yáñez-Meza, J. P. Correa, D. González-Acuña, P. E. Cattán. 2018. Phylogenetic and ecological factors affecting the sharing of helminths between native and introduced rodents in Central Chile. *Parasitology* 145(12):1570–1576.
- Lapointe, F. J. y L. J. Rissler. 2005. Congruence, consensus, and the comparative phylogeography of codistributed species in California. *The American Naturalist* 166:290–299.

- Lareschi, M., E. Savchenko y M. Urdapilleta. 2019. Ectoparasites associated with sigmodontine rodents from northeastern Argentina. *Therya* 10(2):103–108.
- Laurin, M. 2010. The subjective nature of Linnaean categories and its impact in evolutionary biology and biodiversity studies. *Contributions to Zoology*. 79: 131–146.
- Leite, R. N., S. O. Kolokotronis, F. C. Almeida, F. P. Werneck, D. S. Rogers y M. Weksler. 2014. In the Wake of Invasion: Tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE* 9(10): e110081.
- Leite, Y.L., P. J. Kok y M. Weksler. 2015. Evolutionary affinities of the ‘Lost World’ mouse suggest a late Pliocene connection between the Guiana and Brazilian shields. *Journal of Biogeography* 42: 706–715.
- Lewis, P.O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50:913–925.
- Lidicker, W. Z., Jr. 1968. A phylogeny of New Guinea rodents based on phallic morphology. *Journal of Mammalogy* 49: 609–643.
- Lomagno, V. 2013. Anatomía comparada de las rugas palatinas y lengua de roedores del oeste patagónico (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae). Tesis de grado. Universidad Nacional de Mar del Plata. 92pp.
- Lukoschek, V., J. S. Keogh y J. C. Avise. 2012. Evaluating fossil calibrations for dating phylogenies in light of rates of molecular evolution: A comparison of three approaches. *Systematic Biology* 61(1):22–43.
- Lunaschi, L. I. y F. B. Drago. 2007. Checklist of digenean parasites of wild mammals from Argentina. *Zootaxa* 1580: 35-50.
- Machado, L. F., Y. L. R. Leite, A. U. Christoff y L. G. Giiugliano. 2014. Phylogeny and biogeography of tetralophodont rodents of the tribe Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta* 43(2):119-130.
- Machado, L. F., M. Henrique Passaia, F. Pacheco Rodrigues, F. Bortolotto Peters, J. Sponchiado, V. H. Valiatis y A. U. Christoff. 2015. Molecular phylogenetic position of endangered *Wilfredomys* within Sigmodontinae (Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences and comments on Wiedomyini. *Zootaxa* 3986 (4): 421–434.
- MacKenzie, K. 2002. Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. *Parasitology* 124: S153-S163.
- MacKenzie, K., N. Campbell, S. Mattiucci. P. Ramos, A. L. Pinto y P. Abaunzae. 2008. Parasites as biological tags for stock identification of Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* L. *Fisheries Research* 89(2):136–145.

- MacKenzie, K. y P. Abaunza. 2014. Parasites as biological tags. En: Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S. (Eds.), *Stock Identification Methods: Applications in Fisheries Science*, 2nd ed. Elsevier Academic Press, Burlington MA, pp. 185–203.
- Máková, A., A. Hoblíková, V. Hypša, M. Stanko, J. Martinů y J. Kvičerová. 2018. Mysteries of host switching: Diversification and host specificity in rodent-coccidia associations. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 127:179-189.
- Maddison, W. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics* 5:365–377.
- Maestri, R. y B. D. Patterson. 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PLoS ONE* 11:e0151895.
- Maestri, R., L. R. Monteiro, R. Fornel, N. S. Upham, B. D. Patterson y T. R. O. de Freitas. 2017. The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? *Evolution* 71:610-632.
- Maldonado, A. Jr., J. Pinheiro, R. Simões y R. M. Lanfredi. 2010. *Canaania obesa* (Platyhelminthes: Dicrocoeliidae): redescription and new hosts records. *Zoologia* 27:789–794.
- Mares, M. A. y J. K. Braun. 2000. Three new species of *Brucepattersonius* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones province, Argentina. *Occasional Papers, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* 9:1–13.
- Marques-Quintela, F., G. Lopes Gonçalves, S. L. Althoff, I. J. Sbalqueiro, L. F. B. Oliveira y T. R. O. de Freitas. 2014. A new species of swamp rat of the genus *Scapteromys* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Sigmodontinae) endemic to Araucaria angustifolia Forest in Southern Brazil. *Zootaxa* 3811(2):207–225.
- Marques-Quintela, F., F. Bertuol, E. M. González, P. Cordeiro-Estrela, T. R. O. de Freitas y G. Lopes Gonçalves. 2017. A new species of *Deltamys* Thomas, 1917 (Rodentia: Cricetidae) endemic to the southern Brazilian Araucaria Forest and notes on the expanded phylogeographic scenario of *D. kempi*. *Zootaxa* 4294(1):071–092.
- Martínez-Aquino, A., F. S. Ceccarelli, L. E. Eguiarte, E. Vázquez-Domínguez y G. Pérez-Ponce de Leo. 2014. Do the Historical Biogeography and Evolutionary History of the Digenean *Margotrema* spp. across Central Mexico Mirror Those of Their Freshwater Fish Hosts (Goodeinae)? *PLoS ONE* 9(7): e101700. doi:10.1371/journal.pone.0101700
- Martínez-Aquino, A. 2016. Phylogenetic framework for coevolutionary studies: a compass for exploring jungles of tangled trees. *Current Zoology* 62(4):393–403.



- Martínez, Q., J. Clavel, J. A. Esselstyn, A. S. Achmadi, C. Grohé, N. Pirot y P. H. Fabre. 2018. Convergent evolution of an extreme dietary specialisation, the olfactory system of worm-eating rodents. *Scientific Reports* 17806:1–13.
- Martínez, Q., J. Clavel, J. A. Esselstyn, A. S. Achmadi, C. Grohé, N. Pirot y P. H. Fabre. 2020. Convergent evolution of olfactory and thermoregulatory capacities in small amphibious mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117:8958–8965.
- Massoia, E. 1980a. Descripción de un género y especie nuevos: *Bibimys torresi* (Mammalia–Rodentia–Cricetidae–Sigmodontinae–Scapteromyini). *Physis* 38:1–7.
- Massoia, E. 1980b. El estado sistemático de cuatro especies de cricétidos sudamericanos y comentarios sobre otras especies congénéricas (Mammalia–Rodentia). *Ameghiniana* 17:280–87.
- Massoia, E. 1981. Notas sobre los cricétidos mendocinos (Mammalia, Rodentia). *Historia Natural* 1:205–208.
- Massoia, E. y A. Fornes. 1964. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia–Cricetidae). I. Sistemática, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). *Physis* 24:279–297.
- Massoia, E. y U. F. J. Pardiñas. 1993. El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889. Revalidación del género *Necromys* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Ameghiniana* 30:407–418.
- Matson, J. O. y J. P. Abravaya. 1977. *Blarinomys breviceps*. *Mammalian Species* 74:1–3.
- Mayr, E. y D. Ashlock. 1991. *Principles of Systematic Zoology*, 2<sup>nd</sup> edition. McGraw- Hill, New York. 475pp.
- McCoy, K. D. Sympatric speciation in parasites – what is sympatry?. 2003. *Trends in Parasitology* 19(9):400–404.
- Meseguer, A. S., J. M. Lobo, R. Ree, D. J. Beerling y I. Sanmartín. 2015. Integrating fossils, phylogenies and niche models into biogeography to reveal ancient evolutionary history: the case of *Hypericum* (Hypericaceae). *Systematic Biology* 64:215–232.
- Miño M. H. 2008. Infection pattern of the spirurid nematode *Protospirura numidica criceticola* in the cricetid rodent *Akodon azarae* on poultry farms of central Argentina. *Journal of Helminthology* 82 (2): 153-158.
- Miño M. H., E. J. Rojas Herrera, J. Notarnicola, M. d. R. Robles y G.T. Navone. 2012. Diversity of the helminth community of the Pampean grassland mouse (*Akodon azarae*) on poultry farms in central Argentina. *Journal of Helminthology* 86(1): 46-53.

- Miño, M. H., E. Rojas Herrera y J. Notarnicola. 2013. The wild rodent *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae) as intermediate host of *Taenia taeniaeformis* (Cestoda: Cyclophyllidea) on poultry farms of central Argentina. *Mastozoología Neotropical* 20(2):407-412.
- Miño, M. H., E. J. Rojas Herrera, J. Notarnicola y K. Hodara. 2018. Helminth community from Azara's grass mouse (*Akodon azarae*) in three habitats with different land use in farming systems of Argentina. *Journal of Helminthology* 93(2): 187–194.
- Miranda–Riberiro, A. de. 1914. Mammíferos. Cebidae, Hapalidae; Vespertilionidae, Emballonuridae, Phyllostomatidae; Felidae, Mustelidae, Canidae, Procyonidae; Tapyridae; Suidae, Cervidae; Sciuridae, Muridae, Octodontidae, Coenduidae, Dasyproctidae, Caviidae e Leporidae; Platanistidae; Bradypodidae, Myrmecophagidae, Dasypodidae; Didelphyidae. Comissão de Linhas Telegráfi cas Estratégicas de Matto– Grosso ao Amazonas, Anexo 5, 49pp + appendix (3 pp.) + 25 plates.
- Missagia, R. V. y F. A. Perini. 2018. Skull morphology of the Brazilian shrew mouse *Blarinomys breviceps* (Akodontini; Sigmodontinae), with comparative notes on Akodontini rodents. *Zoologischer Anzeiger* 277:148–161.
- Missagia, R. V., B. D. Patterson, D. Krentzel y F. A. Perini. 2021. Insectivory leads to functional convergence in a group of Neotropical rodents. *Evolutionary Biology* 34(2):391–402.
- Mistretta, B. A., C. M. Giovas, M. Weksler y S. T. Turvey. 2021. Extinct insular oryzomyine rice rats (Rodentia: Sigmodontinae) from the Grenada Bank, southern Caribbean. *Zootaxa* 4951:434–460.
- Mitter C. y D. Brooks. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En *Coevolution*. Futuyma D. J. y M. Slatk, eds. Sinauer, Sunderland, M. A., pp. 65–98.
- Moojen, J. 1965. Nôvo gênero de Cricetidae do Brasil Central (Glires, Mammalia). *Revista Brasileira de Biologia* 25:281–85.
- Moraes Neto, A.H.A., R. M. Lanfredi y W. De Souza. 1997. *Litomosoides chagasfilhoi* sp. nov. (Nematoda: Filarioidea) parasitizing the abdominal cavity of *Akodon cursor* (Winge, 1887) (Rodentia: Muridae) from Brazil. *Parasitol Res* 83: 137-143.
- Morand, S., S. Bouamer y J. P. Hugot. 2006a. Nematodes. En *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Morand, S., B. R. Krasnov, y R. Poulin (Eds.) pp. 63-79. Springer, Tokyo.

- Morand S., B. R., Krasnov, R. Poulin y A. A. Degen. 2006b. Who is who and how they interact? En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R., Poulin R. eds. Springer, New York, pp. 1–9.
- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782:1–110.
- Morrone, J. J. 2015. Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa* 3936:207–236.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3rd ed., ed. D. E. Wilson y D. A. M. Reeder, 894-1531. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Myers, P. y J. L. Patton. 1989a. A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional papers of the Museum of Zoology. University of Michigan*. 720:1–28.
- Myers, P. y J. L. Patton. 1989b. *Akodon* of Peru and Bolivia— revision of the *fumeus* group (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional papers of the Museum of Zoology. University of Michigan*. 721:1–35.
- Myers, P., J. L. Patton y M. F. Smith. 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology. University of Michigan*. 177:iv + 1–104.
- Navone, G. T., J. Notarnicola, S. Nava, M. d. R. Robles, C. Galliari y M. Lareschi. 2009. arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Río de la Plata, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16 (1): 121-133.
- Navone, G. T., M. Lareschi y J. Notarnicola J. 2010. Roedores sigmodontinos y sus parásitos: aspectos generales y estado del conocimiento de esta asociación en la Región Pampeana. En: Polop J y Bush M (Eds). *Biología de roedores sigmodontinos en la región pampeana de Argentina*, Córdoba, Argentina 217-261 pp.
- Near, T. J. y M. J. Sanderson. 2004. Assessing the quality of molecular divergence time estimates by fossil calibrations and fossil-based model selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 359: 1477–1483.
- Neves, S. B., E. L. Mayer, P. Hadler y A. M. Ribeiro. 2017. Sigmodontine rodents (Rodentia, Cricetidae) from Quaternary cave deposits of Serra da Capivara, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontología* 20(2):163-178.

- Nguyen, L. T., H. A. Schmidt, A. Von Haeseler y B. Q. Minh. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32:268–274.
- Nieberding, C.M. y I. Olivieri. 2007. Parasites: proxies for host genealogy and ecology?. *Trends in Ecology & Evolution* 22(3):156-165.
- Nieberding, C., E. Jousset y Y. Desdevises. 2010. The use of co-phylogeographic patterns to predict the nature of host-parasite interactions, and vice versa. En: *The Biogeography of Host-Parasite Interactions*. Morand, S. y B. Krasnov (Eds.) Oxford: Oxford University Press Pp 59–69.
- Notarnicola, J. 2004. Taxonomía y biología de las filarias de animales silvestres y de importancia sanitaria en la República Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 186pp.
- Notarnicola, J. 2005a. Description of adult and fourth-stage larva of *Litomosoides navonae* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae), a parasite of five species of sigmodontine rodents from northeastern Argentina. *Systematic Parasitology* 62:171–183.
- Notarnicola, J. 2005b. Description of adult and fourth-stage larva of *Litomosoides navonae* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae), a parasite of five species of sigmodontine rodents from northeastern Argentina. *Systematic Parasitology* 62: 171–183.
- Notarnicola, J. y N. de la Sancha. 2015. Description of *Litomosoides ysoguanu* n. sp. (Nematoda, Onchocercidae), a parasite of the tuft-toed rice rat *Sooretamys angouya* (Fischer) (Rodentia: Cricetidae), and a first record of *L. esslingeri* Bai, Petit y Berteaux, 1989 in Paraguay. *Systematic Parasitology* 9:175–184.
- Notarnicola, J. y G. T. Navone. 2011. *Litomosoides pardinasi* n. sp. (Nematoda, Onchocercidae) from two species of cricetid rodents in Northern Patagonia, Argentina. *Parasitology Research* 108:187–194.
- Notarnicola, J., O. Bain y G. T. Navone. 2000. Two new species of *Litomosoides* (Nematoda: Filarioidea) in sigmodontines (Rodentia: Muroidea) from Río de la Plata marshland, Argentina. *Journal of Parasitology* 86 (6): 1318-1325.
- Notarnicola J., O. Bain y G. T. Navone. 2002. *Litomosoides anguyai* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae) from *Oxymycterus misionalis* in the rain forest of Misiones, Argentina. *Systematic Parasitology* 52: 129-135.
- Nunn C.L., Altizer S., Sechrest W., Jones K.E., Barton R.A., Gittleman J.L. 2004. Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *The American Naturalist* 164, S90–S103. (doi:10.1086/424608).

- Oliveira, J. A. 1998. Morphometric assessments of species groups in the South American rodent genus *Oxymycterus* (Sigmodontinae), with taxonomic notes based on the analyses of type material. Tesis de doctorado. Texas Tech University, Lubbock.
- Oliveira, J. A. y P. R. Gonçalves. 2015. Suborder Myomorpha: Family Cricetidae: Subfamily Sigmodontinae. Genus *Oxymycterus*; pp. 247–268 En *Mammals of South America*, volume 2—rodents (J. M. Patton, G. D'Elía y U. F. J. Pardiñas, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois and London, United Kingdom.
- Ortiz, P. E., S. Cirignoli, D. H. Podesta y U. F. J. Pardiñas. 2000. New records of sigmodontine rodents (Mammalia: Muridae) from high- Andean localities of northwestern Argentina. *Biogeographica* 76:133–40.
- Ortiz, P. E. y U. F. J. Pardiñas. 2001. Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Tafí (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana* 38:3–26.
- Ortiz, P.E., D. A. García López, M. J. Babot, U.F.J. Pardiñas, P. J. Alonso Muruaga y J. P. Jayat. 2012. Exceptional Late Pliocene microvertebrate diversity in northwestern Argentina reveals a marked small mammal turnover. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 361–362: 21–37.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y G. A. Cladera. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66(3), 498-532.
- Osborn, R. 1903. Adaptation to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. I. Aquatic adaptations. *The American Naturalist* 442:651–665.
- Osgood, W. H. 1925. The long-clawed South American rodents of the genus *Notiomys*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 12:112–125.
- Pacheco, V. 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Tesis de doctorado no publicada. The City University New York, New York, USA.
- Padial J.M. y I. de la Riva I. 2006. Taxonomic inflation and the stability of species lists: the perils of Ostrich's behavior. *Systematic Biology* 55: 859–867.
- Padial, J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7: 1–16.
- Page, R. D. M. 1994. Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10(2):155–173.
- Page R. D. M. 2003. *Tangled trees: Phylogeny, cospeciation, and coevolution*. Chicago University Press, Chicago, 350pp.

- Paglia, A. P., P. De Marco Junior, F. M. Costa, R. F. Pereira y G. Lessa. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12:67–79.
- Panisse, G. 2015. Patrones de diversidad de helmintos en roedores sigmodontinos de la selva Atlántica interior en Argentina. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. 184pp.
- Panisse, G. y M. C. Digiani. 2018. A new species of *Stilestrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) from the Atlantic Forest of Misiones, Argentina, parasitic in *Euryoryzomys russatus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Parásitology Research* 117:1205–1210.
- Panisse, G., M. d. R. Robles, M. C. Digiani, J. Notarnicola, C. Galliari y G. T. Navone. 2017. Description of the helminth communities of sympatric rodents (Muroidea: Cricetidae) from the Atlantic Forest in northeastern Argentina. *Zootaxa* 4337 (2): 243–262.
- Pantalacci, S., J. Prochazka, A. Martin, M. Rothova, A. Lambert, Laure Bernard, C. Charles, L. Viriot, R. Peterkova y V. Laudet. 2008. Patterning of palatal rugae through sequential addition reveals an anterior/posterior boundary in palatal development. *BMC Developmental Biology*. 8:116. doi: 10.1186/1471-213X-8-116.
- Parada, A., U. F. J. Pardiñas, J. Salazar-Bravo, G. D’Elía y R.E. Palma. 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., G. D’Elía y E. R. Palma. 2015. The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology* 15:172.
- Parada, A., J. Hanson y G. D’Elía. 2021. Ultraconserved elements improve the resolution of difficult nodes within the rapid radiation of Neotropical Sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Systematic Biology* <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab023>
- Pardiñas, U.F.J. 1995. Los roedores cricétidos. En: M.T. Alberdi; G. Leone y E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, p. 229–256 (Monografías 14).
- Pardiñas, U. F. J. 1996. El registro fósil de *Bibimys* Massoia, 1979 (Rodentia) en la Argentina. Consideraciones sobre los Scapteromyini (Cricetidae, Sigmodontinae) y su distribución durante el Plioceno-Holoceno en la región pampeana. *Mastozoología Neotropical* 3:15-38.

- Pardiñas, U. F. J. 2013. New data on *Scapteromys herskovitzi* Reig, 1994 (Rodentia: Cricetidae) from the Pliocene of Argentina. *Ameghiniana* 50:593–597. doi:10.5710/AMGH.27.09.2013.642
- Pardiñas, U. F. J. y E. Tonni. 1998. Procedencia estratigráfica y edad de los más antiguos muroideos (Mammalia, Rodentia) de América del Sur. *Ameghiniana* 35:473–75.
- Pardiñas, U.F.J., G. D’Elía y P. E. Ortiz. 2002. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical* 9: 209–252.
- Pardiñas, U. F. J. 2009. El género *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) en Patagonia: estado actual de su conocimiento. *Mastozoología Neotropical* 16(1): 135–151.
- Pardiñas, U.F.J., G. D’Elía y P. Teta. 2009a. Una introducción a los mayores sigmodontinos vivientes: revisión de *Kunsia* Hershkovitz, 1966 y descripción de un nuevo género (Rodentia: Cricetidae). *Arquivos de Museu Nacional. Rio de Janeiro.* 66:509–594.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta y G. D’Elía. 2009b. Taxonomy and distribution of *Abrawayamys* (Rodentia: Cricetidae), an Atlantic Forest endemic with the description of a new species. *Zootaxa* 2128:39–60.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta y G. D’Elía. 2010. Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. En *Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina. Enfoques y Perspectivas.* J. Polop y M. Busch (Eds.). Córdoba, Argentina: Editorial Universidad Nacional de Córdoba. 9– 36.
- Pardiñas, U. F. J. y P. Teta. 2013. Taxonomic status of *Mus talpinus* Lund (Rodentia: Sigmodontinae) from the Quaternary deposits of Lagõa Santa, Minas Gerais, Brazil and its paleoenvironmental meaning. *Mammalia* 7(3): 347–355.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta y J. Salazar-Bravo. 2015a. A new tribe of Sigmodontinae rodents (Cricetidae). *Mastozoología Neotropical* 22(1):171–186.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta, M. Lareschi y C. A. Galliari. 2015b. New data on *Abrawayamys chebezi* (Rodentia, Cricetidae), a poorly known South American sylvan rodent. *Mammalia* 80(3): 341–348.
- Pardiñas, U. F. J., L. Geise, K. Ventura y G. Lessa. 2016. A new genus for *Habrothrix angustidens* and *Akodon serrensis* (Rodentia, Cricetidae): again paleontology meets neontology in the legacy of Lund. *Mastozoología Neotropical* 23(1):93-115.
- Pardiñas U. F. J, P. Myers, L. León-Paniagua, N. Ordóñez Garza, J. Cook, B. Kryštufek, R. Haslauer, R. Bradley, G. Shenbro y J. L. Patton. 2017a. Tribe Akodontini, Pp. 179–203 En

- Handbook of the mammals of the World, volume 7. Rodents II (D. E. Wilson, T. E. Lacher, and R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Ediciones. Barcelona, Spain.
- Pardiñas, U. F. J., C. Cañón y J. Salazar-Bravo. 2017b. A matter of weight: Critical comments on the basic data analysed by Maestri *et al.* (2016). *Journal of Biogeography* 43:1192–1202.
- Pardiñas, U. F. J., D. Voglino y C. A. Galliari. 2017c. Miscellany on *Bibimys* (Rodentia, Sigmodontinae), a unique akodontine cricetid. *Mastozoología Neotropical* 24(1):241–250.
- Pardiñas, U. F. J., G. S. Libardi y C. A. Galliari. 2018. Localidades típicas de cricétidos en tierras incógnitas: Jesematathla y Waikthlatingmayalwa en el Chaco paraguayo. *Mastozoología Neotropical* 25:491–498.
- Pardiñas, U. F. J., C. Cañón, C. Galliari, J. Brito, N. Bernal Hoverud, G. Lessa y J. A. Oliveira. 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., J. Brito, J. Curay y C. Cañón. 2021. A unique cricetid experiment in the northern high-Andean Páramos deserves tribal recognition. *Journal of Mammalogy* 102:155–172.
- Pascual, S. y F.G. Hochberg. 1996. Marine parasites as biological tags of cephalopod hosts. *Parasitology Today* 12(8):324-327.
- Patterson, B. D., S. Solari y P. Velzco. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals, En: *Bones, clones, and biomes: the history and geography of Recent Neotropical mammals*. Patterson B. D. y L. P. Costa (EDS). University of Chicago Press.
- Patton, J. L., P. Myers, and M. F. Smith. 1989. Electromorphic variation in selected South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae), with comments on systematic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 54:347–359.
- Patton, J. L. y M. F. Smith. 1992. Evolution and systematics of akodontine rodent (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. En *Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú*, ed. K. R. Young, and N. Valencia, 83– 103. *Memorias del Museo de Historia Natural de Lima*. Universidad Nacional Mayor de San Marcos 21:1–227.
- Patton, J.L., U. F. J. Pardiñas y G. D’Elía (Eds). 2015. *Mammals of South America*. Volume 2, Rodents. The University of Chicago Press, Chicago, IL.



- Peçanha, W. T., F. Marques Quintela, L. E. J. Ribas, S. L. Althoff, R. Maestri, G. Lopes Gonçalves y T. R. O. de Freitas. 2019. A new species of *Oxymycterus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from a transitional area of Cerrado – Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 100(2):578–598.
- Percequillo, A. R., J. R. Prado, E. F. Abreu-Junior, J. Dalapicolla, A. C. Pavan, E. A. Chiquito, P. Brennand, S.J. Steppan, A. R. Lemmon, E. M. Lemmon y M. Wilkinson. 2021. Tempo and mode of evolution of Oryzomyine rodents (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): a phylogenomic approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 159:107–20.
- Pérez-Zapata, A., D. Lew. M. Aguilera y O. A. Reig. 1992. New data on the systematics and karyology of *Podoxymys roraimae* (Rodentia, Cricetidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57:216–24.
- Peters, W. 1861. Über einige merkwürdige Nagethiere (*Spalacomys indicus*, *Mus tomentosus* und *Mus squamipes*) des Königl. zoologischen Museums. *Abhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften*. Berlin 1860:139– 56, 2 plates.
- Pires, C., L. Ávilla y M. Weksler. 2018. Fossil cricetid rodents from the Quaternary of northern Brazil and their paleoenvironmental significance. *Ameghiniana* 55(2):162–178.
- Polo Gonzales, M. A. 2020. Nematofauna del género *Thomasomys* Coues, 1884 (Rodentia: Cricetidae) en el bosque relicto de cachil (provincia Contumazá, departamento Cajamarca, Perú). Tesis de grado. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Perú. 201pp.
- Poulin, R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal for Parasitology* 22(6):753–758.
- Poulin, R. y D. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: A new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473–480.
- Poulin, R. y D. Mouillot. 2005. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology* 91: 511–514.
- Poulin, R., B. R. Krasnov y S. Morand. 2006. Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals. En: *Micromammals and Macroparasites*. Morand, S., B. R. Krasnov y R. Poulin (Eds.) Springer, New York, pp. 233–256.
- Prevosti, F. J. y M. A. Chemisquy. 2010. The impact of missing data on real morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 26: 326–339.

- Puschell H. P., J. E. O'Reilly, D. Pisani, y P. C. J. Donoghue. 2020. The impact of fossil stratigraphic ranges on tip-calibration, and the accuracy and precision of divergence time estimates. *Palaeontology* 63:67–83.
- Quentin, J. C. 1968. Description de *Syphacia* (*Syphacia*) *alata* n. sp., oxyure parasite du rongeur cricetidae *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839). *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle 2 série 4*: 807-813.
- Quentin, J. C. 1969. Etude de nématodes *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidae sudaméricains et de leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néartiques. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle 2 série 4*:909-925.
- Quentin, J. C. 1971. Morphologie comparée des structures céphaliques et genitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Annales de Parasitologie* 46:15-60.
- Quintela, F. M., G. L. Gonçalves, S. L. Althoff, I. J. Sbalqueiro, L. F. B. Oliveira, y T. R. O. de Freitas. 2014. A new species of swamp rat of the genus *Scapteromys* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Sigmodontinae) endemic to the *Araucaria angustifolia* forest in southern Brazil. *Zootaxa* 381:207–225.
- Quay, W. 1954. The anatomy of the diastemal palate in microtine rodents. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology. University of Michigan*. 86.
- R dule , 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.
- R dule , N. 2008. Mandible morphology in mammals (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Carnivora) of Romania. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. LI: 303–325.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., 2007. *Tracer Version 1.5*. University of Oxford, Oxford. United Kingdom.
- Rambaut A. 2012. *Figtree v 1.4.0*. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Redford, K. H. y G. A. da Fonseca. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18(2):126–135.
- Reig, O. A. 1972. The evolutionary history of the South American cricetid rodents. Tesis de doctorado no publicada. University of London.
- Reig, O. A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicación 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 America del Sur. – Monogr. Naturae, MuseoMunicipal Ciencias Naturales. “Lorenzo Scaglia” 1: 1–162.
- Reig, O. A. 1984. Distribuição geográfica e histórica evolutiva dos roedores muroides sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7:333–365.
- Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404–439. En: High altitude tropical biogeography. Eds. F. Vuilleumier y M. Monasterio. Oxford University Press, London.
- 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* 39:347–400.
- 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* 31:99–114.
- Reisz, R. R. y J. Muller. 2004. Molecular timescales and the fossil record: a paleontological perspective. *Trends in Genetics* 20:237–241.
- Ribeiro M. C., A. C. Martensen, J. P. Metzger, M. Tabarelli, F. Scarano y M. J. Fortin. 2011. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. En: Zachos F. E., Habel J.C. (Eds) Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. Springer, Heidelberg, pp 405–434.
- Robles, M. d. R. 2008. Nematodes Oxyuridae, Trichuridae y Capilariidae en roedores Akodontini (Cricetidae, Sigmodontinae) de la Cuenca del Plata (Argentina): Su importancia en la interpretación de las relaciones parásito-hospedador-ambiente. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 269 pp.
- Robles, M. d. R. 2010. La importancia de los nematodos Syphaciini (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores. *Mastozoología Neotropical* 17(2): 305–315.
- Robles, M. d. R. 2011. New species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon montensis* Thomas, 1913 of the Paranaense forest in Argentina. *Journal of Parasitology*. 97:319–327.
- Robles, M. d. R. y G. T. Navone. 2006. Redescription of *Trichuris laevitestis* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon azarae* and *Scapteromys aquaticus* (Sigmodontinae: Cricetidae) in Buenos Aires province, Argentina. *Journal of Parasitology* 92(5): 1053–1057.

- Robles, M. d. R. y G. T. Navone. 2007. A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology* 93: 383-391.
- Robles, M. d. R., M. C. Carballo y G. T. Navone. 2008. A new species of *Liniscus* (Nematoda: Trichuridae) from *Oxymycterus rufus* and *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Buenos Aires province, Argentina. *Journal of Parasitology* 94(4):909–917.
- Robles, M. d. R. O. Bain y G. T. Navone. 2012. Description of a new Capillariinae (Nematoda: Trichuridae) from *Scapteromys aquaticus* (Cricetidae: Sigmodontinae) from Buenos Aires, Argentina. *Journal of Parasitology* 98(3):627–639.
- Robles, M. d. R. y G. T. Navone. 2014. New host records and geographic distribution of species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) in rodents from Argentina with an updated summary of records from America. *Mastozoología Neotropical* 21 (1): 67-78.
- Robles, M. d. R., J. Kinsella, C. Galliari y G. T. Navone. 2016. New host, geographic records, and histopathologic studies of *Angiostrongylus* spp (Nematoda: Angiostrongylidae) in rodents from Argentina with updated summary of records from rodent hosts and host specificity assessment. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 111(3): 181–191.
- Robles, M. d. R., C. Cutillas y R. Callejón. 2018. Morphological-molecular characterization and phylogenetic relationships of a new *Trichuris* species (Nematoda: Trichuridae) parasitic on *Holochilus chacarius* (Cricetidae: Sigmodontinae) from the Chaco ecoregion (Argentina). *Infection, Genetics and Evolution* 58:66–76.
- Ronez, C., R.A. Martin, T. S. Kelly, F. Barbière y U. F. J. Pardiñas. 2021. A brief critical review of sigmodontine rodent origins, with emphasis on paleontological data. *Mastozoología Neotropical* doi: 10.13140/RG.2.2.19697.30560.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard y J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61:539–542.
- Rønsted, N., G. D. Weiblen, J. M. Cook, N. Salamin, C. A. Machado y V. Savolainen. 2005. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2593–2599.
- Ruelas, D. V. Pacheco y C. F. Jiménez. 2020. Range extension and phylogenetic relationships of *Akodon josemariarguedasi* (Rodentia: Cricetidae) with comments on the *aerosus* species group. *Mammalia* 84(2):207–1213.

- Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 26(10), 508-513.
- Rutschmann, F., T. Eriksson, K. A. Salim y E. Conti. 2007. Assessing Calibration Uncertainty in Molecular Dating: The Assignment of Fossils to Alternative Calibration Points. *Systematic Biology* 56(4):591-608.
- Saiki R.K., D.H. Gelfand, S. Stoffel, S.J. Scharf, R. Higuchi, G.T. Horn, K.B. Mullis y H.A. Erlich. 1988. Primer—directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487-491.
- Salazar–Bravo, J., U. F. J. Pardiñas y G. D’Elía. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta* 42:250–261.
- Salazar–Bravo J., U.F.J. Pardiñas, H. Zeballos y P. Teta. 2016. Description of a new tribe of Sigmodontinae rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) with an updated summary of valid tribes and their generic contents. *Occasional Paper Museum Texas Tech University* 338:1–24.
- Schenk, J. J. 2016. Consequences of Secondary Calibrations on Divergence Time Estimates. *PLoS ONE* 11(1): e0148228. doi:10.1371/journal.pone.0148228
- Schenk, J. J, K. C. Rowe y S. J. Stepan. 2013. Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. *Systematic Biology* 62(6):837–864.
- Schenk, J. J. y S. J. Stepan. 2018. The role of geography in adaptive radiation. *The American Naturalist* 192(4):415-431.
- Schmidt-Kittler, N. 2006. Microdonty and macrodonty in herbivorous mammals. *Palaeontographica Abteilung a -Stuttgart-* 278(1):163–179.
- Scotland, R. W., R. G. Olmstead y J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Systematic Biology* 52(49):539-548.
- Sierra de Soriano, B. 1969. Algunos caracteres externos de cricétinos y su relación con el grado de adaptación a la vida acuática (Rodentia). *Physis* 28:471– 86.
- Simões, R. O., J. G. R., Souza, Jr. A. Maldonado y J. L. Luque. 2011. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Helminthology* 85(2): 171–8.
- Simões, R. O., Jr. A. Maldonado y J. L. Luque. 2012. Helminth communities in three sympatric rodents from the Brazilian Atlantic Forest: contrasting biomass and numerical abundance. *Revista Brasileira de Biologia* 72(4): 909–914.

- Smith, A. B. y J. J. Peterson. 2002. Dating the time of origin of major clades: Molecular clocks and the fossil record. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 30:65–88.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1991. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution* 8: 85–103.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149–177.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6:89–128.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 2007. Molecular phylogenetics and diversification of South American grass mice, genus *Akodon*. En *The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*, ed. D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar- Bravo, and J. L. Patton, 827– 58. University of California Publications in Zoology 134:v-xii + 1–981.
- Smith, N. D. y A. H. Turner. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54(1):166–173.
- Sonntag, C. F. 1924. The Comparative anatomy of the tongues of the Mammalia.X. Rodentia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 94(3):725-741.
- Sonntag, C. F. 1925. The Comparative anatomy of the tongues of the Mammalia.XII. Summary. *Proceedings of the Zoological Society of London* 95(2):701-762.
- Souza, J. G. R., R. O. Simões, S. a R. C. Thiengo, L.W. S.ima, E. M. Mota, R. Rodrigues-Silva, R. M. Lanfredi y A. Maldonado. 2009. A new metastrongilid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. *Journal of Parasitology* 95(6): 1507–11.
- Spotorno, A. 1986. Systematics and evolutionary relationships of Andean phyllotine and akodontine rodents. Tesis de Doctorado no publicada. University of California, Berkeley.
- Spotorno, A. 1992. Parallel evolution and ontogeny of simple penis among New World cricetid rodents. *Journal of Mammalogy* 73:504–514.
- Schrago, C. G. y B. Mello. 2020. Employing statistical learning to derive species-level genetic diversity for mammalian species. *Mammal Review* doi: 10.1111/mam.12192
- Stein, B. 1988. Morphology and allometry in several genera of semiaquatic rodents (*Ondatra*, *Nectomys*, and *Oryzomys*). *Journal of Mammalogy* 69(3):500-511.

- 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., R. M. Adkins y J. Anderson. 2004. Phylogeny and divergence–date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53:533–553.
- Steppan, S. J. y J. J. Schenk. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE* 12:e0183070.
- Stevens. J. 2004. Computational aspects of host-parasite phylogenies. *Briefings in Bioinformatics* 5: 339–349.
- Stutz, N.S., P. Hadler, J. J. Cherem, F. J. Fernández, U. F. J. Pardiñas y A. M. Ribeiro. 2018. Noteworthy sigmodontine (Rodentia: Cricetidae) diversity in southern Brazil as an indication of environmental change during the Holocene. *Historical Biology* 32: 649-670
- Suriano, D. M. y G. T. Navone. 1994. Three new species the genus *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda-Trichuridae) from Caviomorph and Cricetid rodents in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* 54 (1): 39-46.
- Sutton, C. A. 1983. Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina XI. Digeneos de roedores bonaerenses. *Neotropica* 29: 19-26.
- Sutton, C. A., A. Chabaud y M. C. Durette-Desset. 1980. Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica argentina VI. Sobre un nuevo Lauroiinae (Nematoda, Ascaridida). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, 4<sup>o</sup> serie, 2A* 1: 81-85.
- Sutton, C. A. y L. I. Lunaschi. 1994. Estudio sobre digeneos parásitos de roedores Cricetidae y Muridae, de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotropica* 40: 61–72.
- Szumik, C.A., F. Cuezco, P. Goloboff y A. E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 5:806–816.
- Szumik, C. y P. A. Goloboff. 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53:968–977.
- Tate, G. H. H. 1932. The taxonomic history of the South and Central American akodont rodent genera: *Thalpomys*, *Deltamys*, *Thaptomys*, *Hypsimys*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Abrothrix*, *Scotinomys*, *Akodon* (*Chalcomys* and *Akodon*), *Microxus*, *Podoxymys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus*, *Notiomys*, and *Blarinomys*. *American Museum Novitates* 582:1–32.
- Teta, P. 2013. Relaciones filogenéticas de la tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

- Teta, P., G. Cueto and O. Suárez. 2007. New data on morphology and natural history of *Deltamys kempii* Thomas, 1919 (Cricetidae, Sigmodontinae) from central- eastern Argentina. *Zootaxa* 1665:43– 51.
- Teta, P., U. F. J. Pardiñas y P. E. Ortiz. Posición sistemática de *Akodon* (*Abrothrix*) *kermackii* y *A. (Ab.) magnus* (Rodentia, Cricetidae) del Plio-Pleistoceno del sudeste de Buenos Aires, Argentina. 2014. *Revista Brasileira de Paleontología* 17(3):405–416.
- Teta, P., C. Cañón, B. D. Patterson y U. F. J. Pardiñas. 2017. Phylogeny of the tribe Abrotrichini (Cricetidae, Sigmodontinae): integrating morphological and molecular evidence into a new classification. *Cladistics* 33(2): 153–182.
- Teta, P. 2019. The usage of subgenera in mammalian taxonomy. *Mammalia* 83(3): 209–211.
- Teta, P., D. Loponte y M. Carboner. 2019. Un nuevo registro fósil para la rata gigante *Kunsia tomentosus* (Rodentia, Cricetidae) reabre la discusión sobre su localidad típica y estado de conservación. *Mastozoología Neotropical* 26(1):191-197.
- Teta, P. G. D'Elía, J. P. Jayat, P. R. Gonçalves, G. S. Libardi, J. A. de Oliveira, R. Moratelli, A. R. Percequillo, J. R. do Prado, P. E. Ortiz, N. Hurtado, M. I. Schiani, E. F. de Abreu-Junior, E. A. Chiquito, A. L. Giménez y J. Torres. 2020. On the distinction and availability of the new taxa proposed by Agnolin *et al.* 2019. *Mastozoología Neotropical* 27(1):155–171.
- Thomas, F., O. Verneau, T. de Meeús y F. Renaud. 1996. Parasites as to host evolutionary prints: Insights into host evolution from parasitological data. *International Journal of Parasitology* 26(7):677–686.
- Thomas, O. 1909. Notes on some South American mammals, with descriptions of new species. *Annals and Magazine of Natural History* 4:230– 242.
- Thomas, O. 1916. The grouping of the South–American Muridae commonly referred to *Akodon*. *Annals and Magazine of Natural History* 8:336–340.
- Thomas, O. 1917. On small mammals from the Delta of the Paraná. *Annals and Magazine of Natural History* 20:95–100.
- Thomas, O. 1918. On small mammals from Salta and Jujuy collected by Mr. E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History* 1:186– 93.
- Thomas, O. 1919. The method of taking the incisive index in rodents. *Annals and Magazine of Natural History* Series 9, 4:22, 289-290.
- Thomas, O. 1920. Report on the Mammalia collected by Mr. Edmund Heller during the Peruvian expedition of 1915 under the auspices of Yale University and the National Geographic Society. *Proceedings of the United States National Museum* 58:217–249.



- Thomas, O. 1927. On a further collection of mammals made by Sr. E. Budin in Neuquen, Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History* 19:650–658.
- Thorington, R. 1966. The biology of rodent tails: A study of form and function. *Artic Aeromedical Laboratory*. 137 pp
- Tinoco, N. 2015. Caracterización molecular, morfológica y morfométrica del complejo *Nephelomys albigularis* Tomes, 1860 (Rodentia: Cricetidae), y su distribución en el Ecuador. Tesis de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Ecuador. 90 pp.
- Toyosawa S., C. O’Huigin y J. Klein. 1999. The dentin matrix protein 1 gene of prototherian and metatherian mammals. *Journal of Molecular Evolutionary* 48:60–167.
- Trifinopoulos, J., L. T. Nguyen, A. von Haeseler y B. Q. Minh. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research* 44:W232–W235.
- Tulli M.J., L.V Carrizo y J.X. Samuels. 2015. Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical Sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalian Evolution* 23:81–91.
- Turchetto-Zolet, A. C., F. Pinheiro, F. Salgueiro y C. Palma-Silva. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* 22:1193-1213.
- Upham, N.S., R. Ojala–Barbour, J. M. Brito M., P. M. Velazco y B. D. Patterson. 2013. Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evolutionary Biology* 13: 191.
- Valente, R., M. d. R. Robles, G. T. Navone y J. I. Díaz. 2018. *Angiostrongylus* spp. in the Americas: geographical and chronological distribution of definitive hosts versus disease reports. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 113(3):143-152
- van Tuinen, M. y E. A. Hadly. 2004. Error in estimation of rate and time inferred for the early amniote fossil record and avian molecular clocks. *Journal of Molecular Evolution* 59:267-276.
- Vences, M., J. M. Guayasamin, A. Miralles y I. de la Riva. 2013. To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. *Zootaxa* 3636 (2): 201–244.
- Ventura, K., M. J. de J. Silva, L. Geise, Y. L. R. Leite, U. F. J. Pardiñas, Y. Yonenaga-Yassuda y G. D’Elía. 2013. The phylogenetic position of the enigmatic Atlantic forest-endemic spiny mouse *Abrawayaomys* (Rodentia: Sigmodontinae). *Zoological Studies* 52:55.

- Vilela, J. F., B. Mello, C. M. Voloch y C. G. Schrago. 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.
- Vuilleumier, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173:771-780.
- Vitullo, A. D., M. S. Merani, O. A. Reig, A. E. Kajon, O. Scaglia, M. B. Espinosa y A. Pérez-Zapata. 1986. Cytogenetics of South American akodont rodents (Cricetidae): new karyotypes and chromosomal banding patterns of Argentinean and Uruguayan forms. *Journal of Mammalogy* 67:69–80.
- Vorontsov, N. N. 1959. The system of hamster (Cricetinae) in the sphere of the world fauna and their phylogenetic relations. *Bulleten' Moskovskogo Obschestva Ispytatelej Prirody* 64:134–37.
- 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 Scientific Documentation Centre, 346 pp.
- Voss, R.S., 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259–493.
- Voss, R. 1991. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 210:1–113.
- Voss, R. S. y P. Myers. 1991. *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Muridae) and the significance of Lund's Collections from the Caves of Lagoa Santa, Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206:414–432.
- Voss, R. 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. 1993. A revision of the Brazilian muroid rodent genus *Delomys* with remarks on “thomasomyine” characters. *American Museum Novitates* 3073:1–44.
- Voss, R. S. and M. D. Carleton. 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.
- Voss, R.S. y A.V. Linzey. 1981. Comparative gross morphology of male accessory glands among Neotropical Muridae (Mammalia: Rodentia) with comments on systematic implications. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*. 1591–41.

- Walsh, H. E., M. G. Kidd, T. Moum y V. L. Friesen. Polytomies and the power of phylogenetic inference. *Evolution* 53(3):932-937.
- Ware, J. L., D. A. Grimaldi y M.S. Engel. 2010. The effects of fossil placement and calibration on divergence times and rates: An example from the termites (Insecta: Isoptera). *Arthropod Structure & Development* 39:204–219.
- Weksler, M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *American Museum Novitates* 3537:1–29.
- Weksler, M., A. R. Percequillo y R. S. Voss. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates* 3537:1–29.
- Wells K, R. B. O’Hara, S. Morand, J.P. Lessard y A. Ribas. 2015. The importance of parasite geography and spillover effects for global patterns of host–parasite associations in two invasive species. *Diversity and Distributions* 21:477–486.
- Wheeler, Q. D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 359: 571–583.
- Williams, H. H., K. MacKenzie y A. M. McCarthy. 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet, and phylogenetics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2:144–176.
- Wiens, J. J. 1998. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47:568–581.
- Wiens, J. J. 2000. *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction: A reply to Scotland *et al.* (2003). *Systematic Biology* 53:653–661.
- Winge, H. 1887 [1888]. Jordfunde og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagõa Santa, Minas Geraes, Brasilien: med udsigt over gnavernes indbyrdes slaegtskab. *E Museo Lundii, Kjöbenhavn* 1(3):1– 178 + 18 pls.
- Wisnivesky, C. 2003. *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional, Costa Rica, pp. 398.
- Wood, C. L. y P. T. J. Johnson. 2016. How does space influence the relationship between host and parasite diversity? *Journal of Parasitology* 102(5): 485–494.
- Wood, C. L., M. Summerside, P. T.J. Johnson. 2020. How host diversity and abundance affect parasite infections: Results from a whole-ecosystem manipulation of bird activity. *Biological Conservation* 248: 108683.

- Yan, Y., A.J. Harris y H. Xingjin. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 848–850.
- Yu, Y., A.J. Harris, C. Blairb y He X. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87:46-49.
- Zachos, F. E., M. Apollonio, E. V. Bärmannc, M. Festa-Bianchetd, U. Göhlich, J. C. Habel, E. Haringa, L. Kruckenhausera, S. Lovarig, A. D. McDevitth, C. Pertoldii, G. E. Rössnerj, M. R. Sánchez-Villagram, M. Scandurab y F. Suchentrunkn. 2013. Species inflation and taxonomic artefacts—A critical comment on recent trends in mammalian classification. *Mammalian Biology* 78: 1–6.

---

## TABLAS Y FIGURAS

---

**Tabla 2.2.1.1.** Biocrón de las formas extintas vinculadas a la tribu Akodontini.

Taxon	Referencia	PLIOCENO			PLEISTOCENO		
		Montehermosense	Chapadmalalense	Barranca Lobense	Vorohuense	Sanandresense	Ensenadense
<i>Akodon johannis</i>	Reig 1987						
<i>A. lorenzinii</i>	Reig 1987						
<i>A. (Ab.) kermacki</i>	Reig 1972, 1978						
<i>A. (Ab.) magnus</i>	Reig 1972, 1978						
<i>Dankomys simpsoni</i>	Reig 1978, 1994						
<i>Dankomys vorohuensis</i>	Reig 1972, 1978						
<i>Necomys bonapartei</i>	Reig 1978						
<i>Scapteromys herskovitzi</i>	Reig 1994						

**Tabla 2.2.5.1.** Taxones incluidos en el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares.

Especie	Morfología	Citocromo b		IRBP		GHR		RAG1		DMP1	
		N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher
1 <i>Abrawayaomys ruschii</i>	✓	JX949186	CMUFLA906	JX949182	CMUFLA906	-	-	MH057694	MZUSP34717	-	-
2 <i>Akodon aerosus</i>	✓	-	MSB265525	-	MSB265525	-	MSB265525	-	MSB265525	-	MSB265525
3 <i>Akodon affinis</i>	✓	AY196164	JLP16684	-	-	-	-	-	-	-	-
4 <i>Akodon albiventer</i>	✓	-	UP655	-	UP655	-	UP655	-	UP655	-	UP655
5 <i>Akodon azarae</i>	✓	-	PPA647	-	PPA647	-	PPA647	-	PPA647	KC857394	MSB204744
6 <i>Akodon boliviensis</i>	✓	KY753934	FMNH162747	KC953351	FMNH162747	KC953236	FMNH162747	-	-	KC857420	MVZ171607
7 <i>Akodon budini</i>	✓	-	UP693	-	UP693	-	UP693	-	UP693	-	UP693
8 <i>Akodon dolores</i>	✓	EU260472	OMNH35926	MF097707	OMNHN36058	MF074856	OMNHN36058	MF097818	OMNHN36058	KC857436	OMNH35926
9 <i>Akodon iniscatus</i>	✓	KC841337	FMNH129845	-	PNG1140	-	PNG1140	-	PNG1140	KC857380	FMNH129845
10 <i>Akodon lindberghi</i>	✓	AF184057	MN48026	-	-	-	-	-	-	-	-
11 <i>Akodon mimus</i>	✓	M35710	MVZ171752	AY277425	MVZ171512	KC953239	MVZ171752	KC953474	MVZ171752	-	MVZ171752
12 <i>Akodon paranaensis</i>	✓	EU579471	TK66311	EU649035	TK66311	-	-	-	-	-	-
13 <i>Akodon philipmyersi</i>	✓	-	LTU723	-	-	-	LTU 723	-	LTU 723	-	LTU 723
14 <i>Akodon sanctipaulensis</i>	✓	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15 <i>Akodon spegazzinii</i>	✓	KC841392	OMNH36501	MF097711	OMNHN36501	-	UP3019	MF097824	OMNHN36501	KC857445	OMNH36501
16 <i>Akodon sylvanus</i>	✓	DQ683180	JPJ590	-	-	-	-	-	-	-	-
17 <i>Akodon toba</i>	✓	-	CG406	-	CG 406	-	CG 406	MF097826	OMNHN37447	-	CG 406
18 <i>Bibimys chacoensis</i>	✓	-	CL001	AY277435	CL001	-	CL 001	-	CL 001	-	-
19 <i>Bibimys labiosus</i>	✓	DQ444329	MN62062	AY277436	MN62062	-	-	-	-	-	-
20 <i>Bibimys torresi</i>	✓	-	CNP6067	-	CNP6067	-	-	-	CNP6067	-	-
21 <i>Blarinomys breviceps</i>	✓	-	MZUFV3675	-	MZUFV3675	-	MZUFV3675	-	MZUFV3675	-	MZUFV3675
22 <i>Brucepattersonius griserufescens</i>	✓	-	MN32009	-	-	-	-	-	-	-	-
23 <i>Brucepattersonius iheringi</i>	✓	-	LTU374	-	-	-	LTU 374	-	LTU 374	-	LTU 374
24 <i>Brucepattersonius soricinus</i>	✓	AY277486	MVZ183036	AY277439	MVZ186036	-	-	-	MVZ183036	-	MVZ183036
25 <i>Castoria angustidens</i>	✓	-	LTU372	AY277429	LGVA1	-	LTU 372	-	LTU 372	-	LTU 372

Continuación		Citocromo b		IRBP		GHR		RAG1		DMP1	
Especie	Morfología	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher	N° acceso	voucher
26	<i>Deltamys kempii</i>	✓	AY195860 UP42	AY277444	MNHN4151	-	UP 42	-	UP 42	-	UP 42
27	<i>Gyldenstolpia planaltensis</i>	✓	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
28	<i>Juscelinomys candango</i>	✓	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
29	<i>Juscelinomys huanchacae</i>	✓	KY754009 USNM584508	AY277452	LHE1616	-	-	MF097871	USNM584508	-	-
30	<i>Kunsia tomentosus</i>	✓	AY275121 LHE1620	AY277455	LHE1620	KJ541041	AN428	KC953511	USNM584516	-	-
31	<i>Lenoxus apicalis</i>	✓	U03541 MVZ171512	KC953388	MVZ171512	KC953270	MVZ171512	KC953512	MVZ171512	-	MVZ171512
32	<i>Necromys amoenus</i>	✓	- MVZ172877	MF097768	MVZ172877	KC953285	MVZ172877	KC953529	MVZ172877	-	MVZ172877
33	<i>Necromys lactens</i>	✓	EU260470 OMNH34512	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
34	<i>Necromys lasiurus</i>	✓	AY273912 TK64302	AY277459	TK64302	-	MR 7	MF097894	MVZ197603	-	MR 7
35	<i>Necromys obscurus</i>	✓	- LTU806	- -	- -	-	LTU 806	-	LTU 806	-	LTU 806
36	<i>Necromys urichi</i>	✓	AY273918 AMNH257281	AY277462	AMNH257281	-	-	-	-	-	-
37	<i>Oxymycterus amazonicus</i>	✓	AF454765 MZUSP21317	- -	- -	MF074915	USNM549815	MF097910	USNM549815	-	-
38	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	✓	AF454769 MVZ183126	-	EEB806	-	-	MF097911	MVZ183127	-	-
39	<i>Oxymycterus delator</i>	✓	- MVZ192995	MF097780	MVZ197931	MF074916	MVZ197931	MF097912	MVZ197931	-	MVZ192995
40	<i>Oxymycterus paramensis</i>	✓	U03536 UMMZ160535	MF097781	OMNHN34968	MF074917	OMNHN34968	MF097914	OMNHN34968	-	-
41	<i>Oxymycterus quaestor</i>	✓	AF454773 MVZ183128	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
42	<i>Oxymycterus rufus</i>	✓	AF454775 TK49118	MF097782	OMNHN30079	MF074918	OMNHN30079	MF097915	OMNHN30079	-	-
43	<i>Podoxymys roraimae</i>	✓	KM816650 PK3335	KM816651	PK3335	-	-	-	-	-	-
4	<i>Scapteromys aquaticus</i>	✓	- LTU616	-	LTU 616	-	LTU 616	-	LTU 616	-	LTU 616
45	<i>Scapteromys tumidus</i>	✓	AY445557 MVZ183267	AY163637	MVZ183267	KC953326	MVZ183267	KC953576	MVZ183267	-	-
46	<i>Thalpomys lasiotis</i>	✓	AY310351 CRB1586	MG687429	CRB 1586	-	-	-	-	-	-
47	<i>Thaptomys nigrita</i>	✓	KY754165 MVZ183040	AY277482	MVZ183044	KC953337	MVZ183040	KC953588	MVZ183040	-	-



**Tabla 2.2.7.1.** Puntos de calibración utilizados en la estimación de tiempos de divergencia de los roedores de la tribu Akodontini.

<b>Taxón</b>	<b>Nodo al que se aplica</b>	<b>Edad estimada en Ma.</b>	<b>Referencia</b>
<i>Graomys dora</i>	Crown <i>Graomys</i>	3.27 ± 0.08	Reig 1978
<i>Scapteromys herskovitzi</i>	Stem <i>Kunsia/Scapteromys</i>	2.75 ± 0.25	Reig 1978
<i>Akodon</i> cf. <i>A. montensis</i>	Stem grupo <i>cursor</i>	0.885 ± 0.105	Reig 1987
<i>Scapteromys</i> sp.	Stem <i>S. aquaticus/S. tumidus</i>	1.86 ± 0.09	Pardiñas y Prevosti com. pers.

**Tabla 2.3.3.1.** Valores de divergencia genética observada (distancia p) intra- e interclado para los principales grupos recuperados en los análisis filogenéticos.

		Divergencia %	
		Intra	Inter
Géneros		C1	C2
Clado 1	<i>Akodon, Castoria, Deltamys, Necromys, Podoxymys, Thalpomys, Thaptomys</i>	13.24	
Clado 2	<i>Juscelinomys, Oxymycterus</i>	8.01	15.40
Clado 3	<i>Bibimys, Blarinomys, Brucepattersonius, Kunsia, Lenoxus, Scapteromys</i>	13.15	15.87 14.97

**Tabla 2.3.3.2.-** Valores de divergencia genética (distancia p) intra- e intergenérica de los 16 géneros tradicionalmente reconocidos para la tribu Akodontini. Valores de divergencia pareadas por sobre el 17% se indican en azul, mientras que los valores menores al 13% se indican en rojo; nc: no comparable.

Género	Intra	Inter															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
1 <i>Akodon</i>	10.53																
2 <i>Bibimys</i>	1.41	16.2															
3 <i>Blarinomys</i>	6.73	15.0	14.9														
4 <i>Brucepattersonius</i>	2.48	14.5	13.4	10.3													
5 <i>Castoria</i>	4.16	14.1	17.9	15.1	14.5												
6 <i>Deltamys</i>	5.23	13.7	16.4	14.9	15.2	14.7											
7 <i>Juscelinomys</i>	0.30	15.4	15.2	13.5	13.1	15.9	15.1										
8 <i>Kunsia</i>	1.53	16.8	16.1	14.6	14.3	17	15.7	15.3									
9 <i>Lenoxus</i>	1.63	15.8	15.7	12.4	12.4	16.9	14.4	14.4	14.6								
10 <i>Necromys</i>	10.83	14.8	16.8	15.6	15.1	15.3	15.1	15.4	17.2	15.5							
11 <i>Oxymycterus</i>	7.51	15.3	15.7	13.4	13.2	15.7	15.5	9.9	15.4	15.0	15.8						
12 <i>Podoxymys</i>	nc	14.1	16.4	14.9	15.4	14.7	16.2	15.5	18.1	16.5	14.8	15.0					
13 <i>Scapteromys</i>	4.11	16.8	15.7	16.1	15.0	17.1	17.2	16.3	15.0	17.3	16.4	17.5	17.4				
14 <i>Thalpomys</i>	6.23	13.8	16.0	15.3	14.8	14.7	14.3	15.8	17.1	16.9	13.9	15.5	15.0	15.5			
15 <i>Thaptomys</i>	1.38	13.6	15.6	14.9	15.1	12.7	13.9	14.4	17.9	16.6	13.4	15.4	14.4	16.8	13.9		

**Tabla 2.3.3.3.** Valores de divergencia intraespecífica. Aquellos taxones no representados en el listado, carecen de secuencias disponibles o solo cuentan con una por lo que no es posible realizar el cálculo de distancias genéticas. Valores de divergencia por sobre el 4% se indican en azul.

Especie	Distancia p	n	Especie	Distancia p	n
<i>Akodon aerosus</i>	4.6	4	<i>Bibimys chacoensis</i>	1.0	2
<i>Akodon affinis</i>	5.9	2	<i>Blarinomys breviceps</i>	6.73	8
<i>Akodon albiventer</i>	1.21	6	<i>Brucepattersonius iheringi</i>	0.61	7
<i>Akodon azarae</i>	3.92	5	<i>Brucepattersonius soricinus</i>	0.37	3
<i>Akodon boliviensis</i>	0.9	4	<i>Brucepattersonius griserufescens</i>	0.25	2
<i>Akodon budini</i>	2.6	3	<i>Castoria angustidens</i>	4.16	4
<i>Akodon caenosus</i>	0.68	10	<i>Deltamys kempii</i>	0.74	2
<i>Akodon cursor</i>	1.71	4	<i>Juscelinomys huanchacae</i>	0.3	5
<i>Akodon dayi</i>	2.59	2	<i>Kunsia tomentosus</i>	1.53	4
<i>Akodon dolores</i>	0.86	4	<i>Lenoxus apicalis</i>	1.63	3
<i>Akodon fumeus</i>	1.13	3	<i>Necromys amoenus</i>	5.13	3
<i>Akodon iniscatus</i>	0.91	3	<i>Necromys lactens</i>	2.08	6
<i>Akodon kofordi</i>	0.89	2	<i>Necromys lasiurus</i>	3.91	5
<i>Akodon lutescens</i>	1.15	3	<i>Necromys lenguarum</i>	1.27	4
<i>Akodon mimus</i>	7.44	4	<i>Necromys lilloi</i>	0.15	3
<i>Akodon mollis</i>	5.56	4	<i>Necromys obscurus</i>	0.7	3
<i>Akodon montensis</i>	1.05	4	<i>Necromys urichi</i>	7.22	6
<i>Akodon mystax</i>	0.2	6	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	2.25	4
<i>Akodon orophilus</i>	4.41	5	<i>Oxymycterus delator</i>	0.41	3
<i>Akodon paranaensis</i>	3.09	6	<i>Oxymycterus josei</i>	0.38	3
<i>Akodon philipmyersi</i>	0.52	3	<i>Oxymycterus nasutus</i>	1.58	4
<i>Akodon polopi</i>	0.42	3	<i>Oxymycterus paramensis</i>	4.25	5
<i>Akodon reigi</i>	0.68	2	<i>Oxymycterus quaestor</i>	2.17	5
<i>Akodon siberiae</i>	0.12	2	<i>Oxymycterus rufus</i>	0.52	4
<i>Akodon simulator</i>	1.6	5	<i>Oxymycterus itapeby</i>	0.42	5
<i>Akodon spegazzinii</i>	2.22	7	<i>Scapteromys aquaticus</i>	0.66	3
<i>Akodon subfuscus</i>	0.37	4	<i>Scapteromys meridionalis</i>	0.88	3
<i>Akodon sylvanus</i>	0.41	3	<i>Scapteromys tumidus</i>	0.37	3
<i>Akodon toba</i>	2.06	3	<i>Thalpomys cerradensis</i>	1.02	3
<i>Akodon torques</i>	0.09	5	<i>Thalpomys lasiotis</i>	0.21	4
<i>Akodon varius</i>	0.25	4	<i>Thaptomys nigrita</i>	1.38	3

**Tabla 2.3.5.1.** Roedores de la tribu Akodontini y helmintofauna asociada. Columna de secuencias indica su disponibilidad en GenBank para la especie parásita en cuestión, no necesariamente proveniente de hospedadores de Sigmodontinae, c/d= con datos, s/d= sin datos.

Espece hospedadora	Grupo parásito	Familia parásita	Espece parásita	Ciclo de vida	Secuencias GenBank	Rango hospedatorio de la espece parásita en Sigmodontinos	Rango hospedatorio completo de la espece parásita	Rango hospedatorio del género parásito
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus morerae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. dolores</i> , <i>A. montensis</i> , <i>D. kempi</i> , <i>N. lasiurus</i> , <i>Calomys callosus</i> , <i>Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Calodium hepaticum</i> ( <i>Capillaria hepatica</i> )	Indirecto	c/d	<i>N. lasiurus</i> , <i>N. urichi</i> , <i>O. rufus</i> , <i>Calomys callidus</i> , <i>C. venustus</i> , <i>Holochilus chacarius</i> , <i>Oligoryzomys flavescens</i> , <i>O. nigripes</i> , <i>Sigmodon hispidus</i>	Rodentia, Carnívora	Mammalia (Rodentia, Insectívora, Chiroptera, Lagomorpha, Artiodactyla, Perissodactyla, Hyracoidea, Marsupialia, Carnívora, Primates)
<i>Akodon azarae</i>	Cestoda	Anoplocephalidae	<i>Monoecocestus</i> sp.	Indirecto	-	-	-	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Canaania obesa</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis</i> , <i>A. cursor</i> , <i>Nectomys squamipes</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Sigmodontinae)

<i>Akodon azarae</i>	Digenea	Echinostomatidae	<i>Echinoparyphium scapteromae</i>	Indirecto	s/d	<i>O. rufus, S. aquaticus, A. montensis, O. nigripes, O. flavescens</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Rodentia: Cricetidae, Muridae)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Eucoleus</i> sp.	sin datos	.-	.-	.-	Aves, Mammalia
<i>Akodon azarae</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Hymenolepis</i> sp.	Indirecto	.-	<i>A. montensis, N. lasiurus, O. rufus, T. nigrita</i>	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectivora, Eulipotyphla, Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia, Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Liniscus diazae</i>	sin datos	s/d	<i>O. rufus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Insectivora Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Onchocercidae	<i>Litomosoides navonae</i>	Indirecto	s/d	<i>Holochilus chacarius, Nectomys squamipes, Oligoryzomys chacoensis, O. fornesi, O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Chiroptera, Marsupialia, Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Acantocephala	Moniliformidae	<i>Moniliformis</i> cf. <i>amini</i>	Indirecto	s/d	<i>A. dolores, N. lasiurus, O. rufus, Abrothrix olivacea</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis, N. lasiurus, O. paramensis, S. aquaticus, T. nigrita,</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)

	<i>Oligoryzomys flavescens</i>							
<i>Akodon azarae</i>	Cestoda	Taeniidae	<i>Taenia taeniaeformis</i>	Indirecto	s/d	<i>N. lasiurus</i>	Rodentia (Muridae, Cricetidae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)
<i>Akodon azarae</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Zonorchis oxymycterae</i>	Indirecto	s/d	<i>O. rufus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Didelphidae, Cricetidae)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura azarai</i>	Indirecto	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Rictulariidae	<i>Pterigodermatites (P.) azarai</i>	Indirecto	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Xenartra, Marsupialia)
<i>Akodon azarae</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. dolores</i> , <i>A. philipmyersi</i> , <i>A. cursor</i> , <i>D. kempfi</i> , <i>N. lasiurus</i> <i>O. rufus</i> , <i>O. nigripes</i> , <i>Delomys dorsalis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus azarai</i>	Directo	s/d	<i>G. griseoflavus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus stilesi</i>	Directo	s/d	<i>N. lasiurus</i> , <i>H. chacarius</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Syphacia carlitosi</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis</i> , <i>A. philipmyersi</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)

<i>Akodon azarae</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris laevitestis</i>	Directo	s/d	<i>S. aquaticus, N. lasiurus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)
<i>Akodon cursor</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Canaania obesa</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, Nectomys squamipes, Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Sigmodontinae)
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis, Cerradomys subflavus, Euryoryzomys russatus, Nectomys squamipes, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	Directo	s/d	<i>Nectomys squamipes, O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Muroidea)
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Onchocercidae	<i>Litomosoides chagasfilhoi</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Chiroptera, Marsupialia, Rodentia)
<i>Akodon cursor</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. philipmyersi, D. kempfi, N. lasiurus, O. rufus, O. nigripes,</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)



	<i>Delomys dorsalis</i>							
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis, A. abrawayaomys ruschii, O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus eta</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon cursor</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis, Euryoryzomys russatus, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes, Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon dolores</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus morerae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, D. kempi, N. lasiurus, Calomys callosus, Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon dolores</i>	Acantocephala	Moniliformidae	<i>Moniliformis cf. amini</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, N. lasiurus, O. rufus, Abrothrix olivacea</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon dolores</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis cf. akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. philipmyersi, A. cursor, D. kempi, N. lasiurus, O. rufus, O.</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)

						<i>nigripes, Delomys dorsalis</i>		
<i>Akodon montensis</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Canaania obesa</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, Akodon cursor, Nectomys squamipes, Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Sigmodontinae)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	Directo	s/d	<i>A. cursor, Cerradomys subflavus, Euryoryzomys russatus, Nectomys squamipes, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus costaricensis</i>	Indirecto	c/d	<i>O. dasytrichus, Melanomys caliginosus, Oligoryzomys fulvescens, O. nigripes, Nephelomys albigularis, Sooretamys angouya, Zygodontomys brevicauda, Sigmodon hispidus</i>	Rodentia (Cricetidae, Heteromyidae, Muridae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)

<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus lenzii</i>	Indirecto	s/d	.-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus morerae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, D. kempfi, N. lasiurus, Calomys callosus, Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Platynosomoides</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Eucoleus</i> sp.	sin datos	.-	.-	.-	Aves, Mammalia
<i>Akodon montensis</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Hymenolepis</i> sp.	Indirecto	.-	<i>A. azarae, N. lasiurus, T. nigrita, O. rufus</i>	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectívora, Eulipotyphla, Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia, Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Onchocercidae	<i>Litomosoides chagasfilhoi</i>	Indirecto	s/d	<i>A. cursor</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Chiroptera, Marsupialia, Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, N. lasiurus, O. paramensis, S. aquaticus, T. nigrita, Oligoryzomys flavescens</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)

<i>Akodon montensis</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>microstoma</i>	Indirecto	s/d	<i>N. lasiurus</i> , <i>O. quaestor</i> , <i>T. nigrita</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Muridae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Cooperiidae	<i>Tapironema coronatum</i>	Directo	s/d	<i>Euryoryzomys russatus</i> , <i>Holochilus brasiliensis</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i> , <i>Sooretamys angouya</i>	Rodentia, Ungulata	Mammalia (Rodentia, Ungulata)
<i>Akodon montensis</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Zonorchis</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Mammalia (Didelphidae, Cricetidae)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	Directo	s/d	<i>Abrawayaomys ruschii</i> , <i>A. cursor</i> , <i>O. nigripes</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus eta</i>	Directo	s/d	<i>A. cursor</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	Directo	s/d	<i>A. cursor</i> , <i>Euryoryzomys russatus</i> , <i>Oligoryzomys flavescens</i> , <i>O. nigripes</i> , <i>Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Syphacia carlitosi</i>	Directo	s/d	<i>A. azarae</i> , <i>A. philipmyersi</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Trichofreitasia lenti</i>	Directo	s/d	<i>A. simulator</i> , <i>O.</i>	Rodentia	Mammalia

						<i>nigripes, O. flavescens</i>	(Sigmodontinae)	(Rodentia)
<i>Akodon montensis</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris navonae</i>	Directo	c/d	<i>T. nigrita</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)
<i>Akodon philipmyersi</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis cf. akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. cursor, D. kempi, N. lasiurus O. rufus, O. nigripes, Delomys dorsalis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Akodon philipmyersi</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Syphacia carlitosi</i>	Directo	s/d	<i>A. azarae, A. montensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon simulator</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Guerrerostrongylus uruguayensis</i>	Directo	s/d	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Akodon simulator</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Trichofreitasia lenti</i>	Directo	s/d	<i>A. montensis, O. nigripes, O. flavescens</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Blarinomys breviceps</i>	Cestoda	Indeterminado	.-	.-	.-	.-	.-	.-
<i>Brucepattersonius</i> sp.	Nematoda	Capillariidae	<i>Eucoleus</i> sp.	sin datos	.-	.-	.-	Aves, Mammalia
<i>Deltamys kempi</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis cf. akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. philipmyersi, A. cursor, N. lasiurus O. rufus, O. nigripes, Delomys dorsalis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)

<i>Deltamys kemp</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus morera</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. montensis, N. lasiurus, Calomys callosus, Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Deltamys kemp</i>	Digenea	Microphallidae	<i>Levinseniella cruzi</i>	Indirecto	s/d	<i>O. rufus, S. aquaticus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Procyonidae, Rodentia)
<i>Deltamys kemp</i>	Acantocephala	Moniliformidae	<i>Moniliformis</i> sp.	Indirecto	s/d	.-	.-	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Deltamys kemp</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus</i> sp.	Directo	.-	<i>T. nigrita, S. aquaticus</i>	.-	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Necomys lasiurus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, s, A. cursor, A. philipmyersi, D. kemp, O. rufus, O. nigripes, Delomys dorsalis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Necomys lasiurus</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus morera</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. montensis, D. kemp, Calomys callosus, Sooretamys angouya</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)

<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Calodium hepaticum</i> ( <i>Capillaria hepatica</i> )	Indirecto	c/d	<i>A. azarae, N. lasiurus, N. urichi, O. rufus, Calomys callidus, C. venustus, Holochilus chacarius, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes, Sigmodon hispidus</i>	Rodentia, Carnivora	Mammalia
<i>Necromys lasiurus</i>	Digenea	Echinostomatidae	<i>Echinoparyphium</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Rodentia (Cricetidae, Muridae)
<i>Necromys lasiurus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Hymenolepis</i> sp.	Indirecto	.-	<i>A. azarae, A. montensis, T. nigrita, O. rufus</i>	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectivora, Eulipotyphla, Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia, Rodentia)
<i>Necromys lasiurus</i>	Cestoda	Anoplocephalidae	<i>Mathevotaenia</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Mammalia (Rodentia, Carnivora, Insectivora, "Marsupialia", Primate, Chiroptera)
<i>Necromys lasiurus</i>	Acantocephala	Moniliformidae	<i>Moniliformis</i> cf. <i>amini</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores</i> <i>O. rufus, Abrothrix olivacea</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnivora, Insectivora, Rodentia)
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Physalopteridae	<i>Physaloptera</i> sp.	Indirecto	s/d	.-	.-	Mammalia (Carnivora, Primates,

								Rodentia, Xenartra)
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Rictulariidae	<i>Pterygodermatites zygodontomys</i>	Indirecto	s/d	<i>Rhipidomys mastacalis, Thomasomys cinereus, T. pyrrhonotus, T. taczanowskii</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Chiroptera, Marsupialia, Primates, Rodentia, Xenartra)
<i>Necromys lasiurus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis cf. microstoma</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis, O. quaestor, T. nigrita, Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Cricetidae, Muridae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Necromys lasiurus</i>	Cestoda	Taeniidae	<i>Taenia taeniaeformis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae</i>	Rodentia (Muridae, Cricetidae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnívora)
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris</i> sp.	Directo	s/d	.-	.-	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnívora, "Marsupialia")
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus freitasi</i>	Directo	s/d	.-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus stilesi</i>	Directo	s/d	<i>A. azarae, H. chacarius</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Necromys lasiurus</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Syphacia alata</i>	Directo	s/d	<i>T. nigrita</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)



<i>Necomys lasiurus</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris laevitesticis</i>	Directo	s/d	<i>A. azarae, S. aquaticus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)
<i>Necomys urichi</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Calodium hepaticum (Capillaria hepatica)</i>	Indirecto	c/d	<i>A. azarae, N. lasiurus, O. rufus, Calomys callidus, C. venustus, Holochilus chacarius, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes, Sigmodon hispidus</i>	Rodentia, Carnivora	Mammalia
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	Nematoda	Angiostrongylidae	<i>Angiostrongylus costaricensis</i>	Indirecto	c/d	<i>A. montensis, Melanomys caliginosus, Oligoryzomys fulvescens, O. nigripes, Nephelomys albigularis, Sooretamys angouya, Zygodontomys brevicauda, Sigmodon hispidus</i>	Rodentia (Cricetidae, Heteromyidae, Muridae)	Mammalia (Carnivora, Insectivora, Rodentia)
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica</i>	Indirecto	c/d	<i>Oxymycterus delator, Thomasomys taczanowskii</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)

<i>Oxymycterus delator</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica</i>	Indirecto	c/d	<i>Oxymycterus dasytrichus, Thomasomys taczanowski</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus inca</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Caroloxymyris boliviensis</i>	Directo	s/d	<i>O. rufus, O. paramensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus paramensis</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Caroloxymyris boliviensis</i>	Directo	s/d	<i>O. inca, O. rufus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus paramensis</i>	Nematoda	Ascaridiidae	<i>Nematomystes rodentiphilus</i>	Directo	c/d	<i>O. rufus, O. quaestor, S. aquaticus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus paramensis</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, N. lasiurus, S. aquaticus, T. nigrita, Oligoryzomys flavescens</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus quaestor</i>	Nematoda	Ascaridiidae	<i>Nematomystes rodentiphilus</i>	Directo	c/d	<i>O. rufus, O. paramensis, S. aquaticus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus quaestor</i>	Nematoda	Onchocercidae	<i>Litomosoides anguyai</i>	Indirecto	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Chiroptera, Marsupialia, Rodentia)
<i>Oxymycterus quaestor</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis cf. microstoma</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis, N. lasiurus, T. nigrita, Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Cricetidae, Muridae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Caroloxymyris boliviensis</i>	Directo	s/d	<i>O. inca, O. paramensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Ascaridiidae	<i>Nematomystes rodentiphilus</i>	Directo	c/d	<i>O. paramensis, O. quaestor, S.</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)

						<i>aquaticus</i>		
<i>Oxymycterus rufus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>akodontis</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores, A. cursor, A. philipmyersi, D. kempi, N. lasiurus, O. nigripes, Delomys dorsalis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Calodium hepaticum</i> ( <i>Capillaria hepatica</i> )	Indirecto	c/d	<i>A. azarae, N. lasiurus, N. urichi, Calomys callidus, C. venustus, Holochilus chacarius, Oligoryzomys flavescens, O. nigripes, Sigmodon hispidus</i>	Rodentia, Carnivora	Mammalia
<i>Oxymycterus rufus</i>	Digenea	Echinostomatidae	<i>Echinoparyphium scapteromae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, S. aquaticus, A. montensis, O. nigripes, O. flavescens</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Rodentia: Cricetidae, Muridae)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Hymenolepis</i> sp.	Indirecto	.-	<i>A. azarae, A. montensis, T. nigrita, N. lasiurus,</i>	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectivora, Eulipotyphla, Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia, Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Digenea	Microphallidae	<i>Levinseniella cruzi</i>	Indirecto	s/d	<i>D. kempi, S. aquaticus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Procyonidae,

								Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Liniscus diazae</i>	sin datos	s/d	<i>A. azarae</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Insectivora Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Onchocercidae	<i>Litomosoides oxymycteri</i>	Indirecto	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Chiroptera, Marsupialia, Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Acantocephala	Moniliformidae	<i>Moniliformis cf. amini</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. dolores N. lasiurus, Abrothrix olivacea</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Carnívora, Insectívora, Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Pseudocapillaria</i> sp.	sin datos	-	-	-	Vertebrados
<i>Oxymycterus rufus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Suttonema delta</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Oxymycterus rufus</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Zonorchis oxymycterae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Didelphidae, Cricetidae)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Malvinema carolinae</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Malvinema frederici</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Malvinema scapteromys</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Malvinema victoriae</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Malvinema yagoi</i>	Directo	s/d	-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Ascaridiidae	<i>Nematomystes rodentiphilus</i>	Directo	c/d	<i>O. paramensis, O. quaestor, O. rufus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus</i>	Directo	s/d	-	Rodentia	Mammalia

<i>aquaticus</i>			<i>talaverensis</i>				(Sigmodontinae)	(Rodentia: Cricetidae)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Acantocephala	cf. Plagiorhynchidae	Acantocefalo gen. et sp. Indet	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Mammalia (Carnivora, "Marsupialia", Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Capillaria alainchabaudi</i>	sin datos	s/d	.-	Rodentia (Sigmodontinae)	Vertebrados
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Cestoda	Davaineidae	Cestode gen. et sp. Indet	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectivora, Lagomorpha, Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Digenea	Echinostomatidae	<i>Echinoparyphium scapteromae</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, O. rufus, O. nigripes, O. flavescens</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Rodentia: Cricetidae, Muridae)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Digenea	Echinostomatidae	<i>Echinostoma platensis</i>	Indirecto	s/d	.-	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Carnivora, Marsupialia, Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Capillariidae	<i>Echinocoleus</i> sp.	Sin datos	.-	.-	.-	Aves, Mammalia
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Digenea	Microphallidae	<i>Levinseniella cruzi</i>	Indirecto	s/d	<i>D. kempfi, O. rufus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Aves, Mammalia (Procyonidae, Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, N. lasiurus, O. paramensis, T. nigrita, Oligoryzomys</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)

	<i>flavescens</i>							
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus</i> sp.	Directo	.-	<i>D. kempfi, T. nigrita</i>	.-	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Digenea	Dicrocoeliidae	<i>Zonorchis</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Aves, Mammalia (Didelphidae, Cricetidae)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Digenea	Zygocotylidae	<i>Zygocotyle lunata</i>	Indirecto	c/d	.-	Aves, Mammalia	Aves, Mammalia (Artiodactyla, Rodentia)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris laevitestis</i>	Directo	s/d	<i>A. azarae, N. lasiurus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)
<i>Scapteromys tumidus</i>	Nematoda	Aspidoderidae	<i>Nematomystes scapteromi</i>	Directo	s/d	.-	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Scapteromys tumidus</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> sp.	Indirecto	s/d	.-	.-	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Oxyuridae	<i>Syphacia alata</i>	Directo	s/d	<i>N. lasiurus</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Hymenolepis</i> sp.	Indirecto	.-	<i>A. azarae, A. montensis, N. lasirus, O. rufus</i>	.-	Aves, Mammalia (Chiroptera, Insectivora, Eulipotyphla, Dasyuromorpha, Diprotodontia, Peramelemorpha, Rodentia)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Nippostrongylinae</i> sp.	Directo	.-	.-	.-	Mammalia (Rodentia:)

								Cricetidae, Muridae)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Spiruridae	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Indirecto	s/d	<i>A. azarae, A. montensis, N. lasiurus, O. paramensis, T. nigrita, Oligoryzomys flavescens</i>	Rodentia (Cricetidae)	Mammalia (Rodentia)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Rictulariidae	<i>Pterygodermatites</i> sp.	Indirecto	.-	.-	.-	Mammalia (Rodentia, Xenartra)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Cestoda	Hymenolepididae	<i>Rodentolepis</i> cf. <i>microstoma</i>	Indirecto	s/d	<i>A. montensis, O. quaestor, N. lasiurus, Oligoryzomys nigripes</i>	Rodentia (Muridae)	Mammalia (Rodentia, Chiroptera)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Heligmonellidae	<i>Stilestrongylus</i> sp.	Directo	.-	<i>D. kempfi, S. aquaticus</i>	.-	Mammalia (Rodentia: Cricetidae)
<i>Thaptomys nigrita</i>	Nematoda	Trichuridae	<i>Trichuris navonae</i>	Directo	c/d	<i>A. montensis</i>	Rodentia (Sigmodontinae)	Mammalia (Rodentia, Primates, Lagomorpha, Didelphiomorpha, Carnivora)

**Tabla 2.3.5.2** Valores de divergencia (%) intra- e interespecífica en *Trichuris*.

<b>Especie</b>	<b>Intra</b>	<b>Inter</b>		
<b>Citocromo b</b>	<b>10</b>	<i>T. baina</i>	<i>T. massoi</i>	<i>T. navonae</i>
<i>T. baina</i>	0.3			
<i>T. massoi</i>	0.0	13.4		
<i>T. navonae</i>	1.3	11.4	12.5	
<i>T. pardinasi</i>	1.7	15.2	16.7	15.3
<b>COI</b>	<b>9</b>			
<i>T. baina</i>	0.3			
<i>T. massoi</i>	0.0	10.9		
<i>T. navonae</i>	1.6	10.0	9.9	
<i>T. pardinasi</i>	2.4	10.2	14.2	13.1
<b>ITS2</b>	<b>9</b>			
<i>T. baina</i>	1.5			
<i>T. massoi</i>	0.2	14.4		
<i>T. navonae</i>	2.7	8.1	14.1	
<i>T. pardinasi</i>	3.8	14.6	9.9	13.0

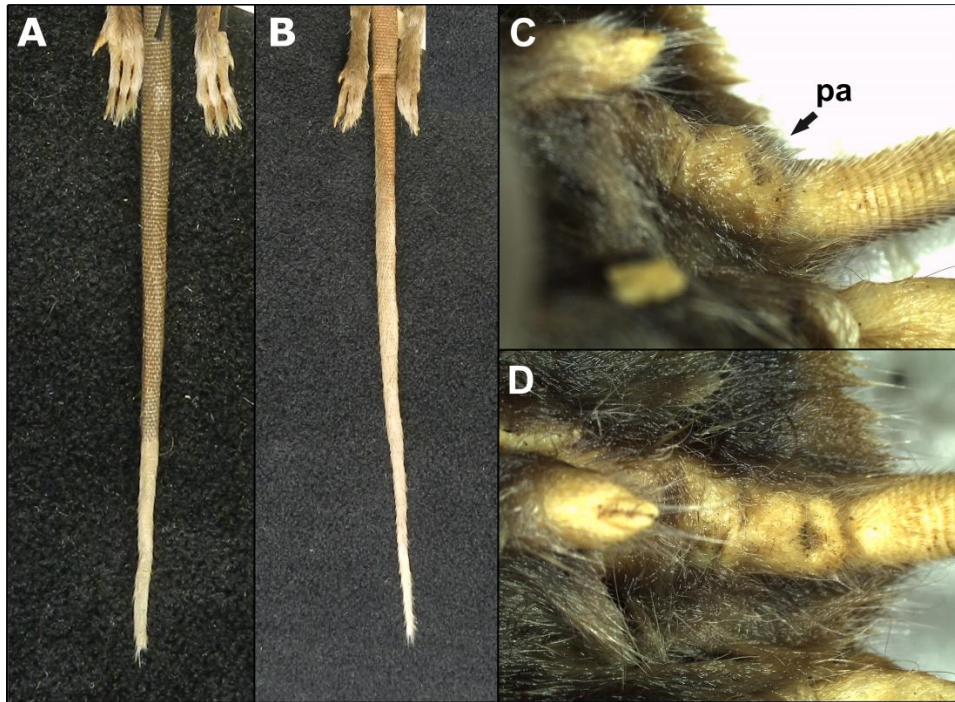


**Tabla 2.3.6.1.** Estimación de tiempos de divergencia para los principales clados de Akodontini mostrados en las figuras 2.3.3.1 y 2.3.4.1.

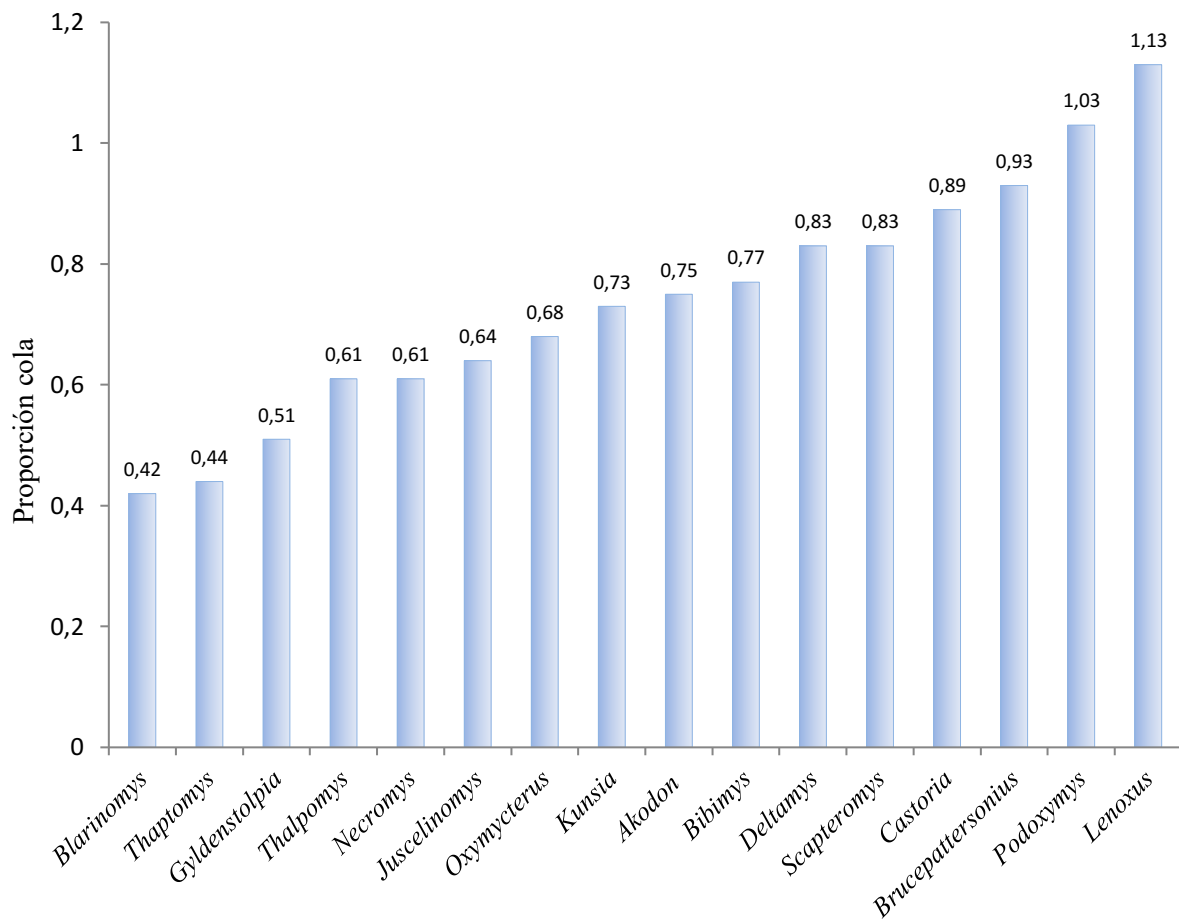
<b>Linaje</b>	<b>Millones de años</b>	
	<b>Promedio</b>	<b>95% HPD</b>
Tribu Akodontini <i>s.l.</i>	5,18	4,39 – 5,93
Dicotomía: clado 1+2 y clado3	4,44	3,73 – 5,18
Clado 1 + Clado 2	4,09	3,46 – 4,11
Clado 1	3,36	2,79 – 3,90
Clado 2	1,92	1,31 – 2,67
Clado 3	3,30	2,68 – 4,19

**Tabla 2.3.6.2.** Información de las áreas de endemismo obtenidas para Akodontini. Se indica el tamaño de las celdas utilizadas, número de AE recuperadas, número de áreas consenso generadas, índice de endemividad, ubicación de áreas consenso y composición de especies de las AE con valores de aporte superiores a 0.6.

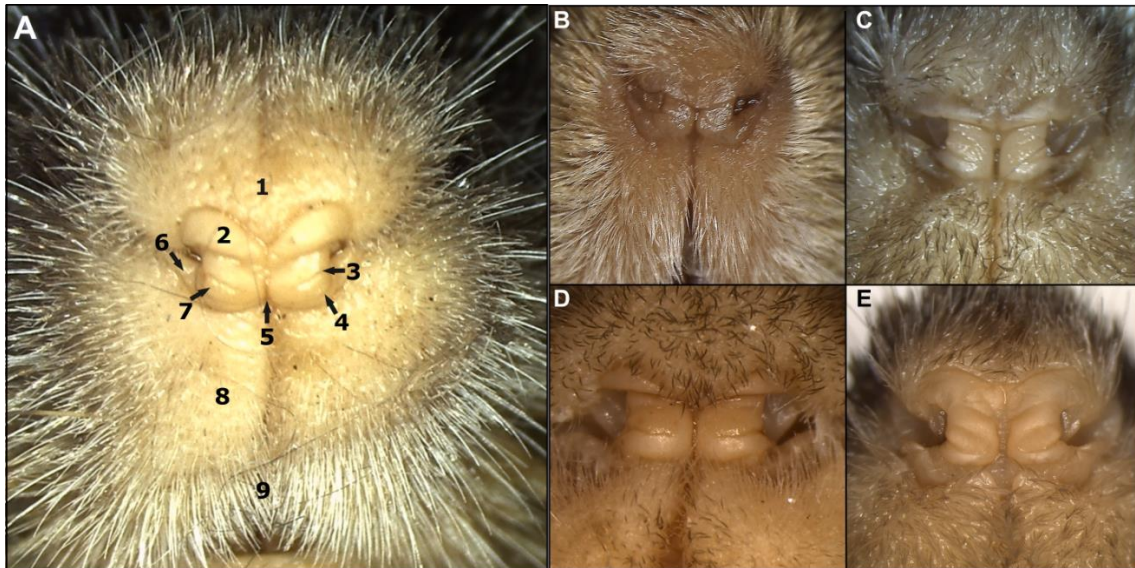
Celda	Áreas	Consensos	IE	América del sur	Especies endémicas (aporte > 0.6)
2° x 2°	2	1	5.25	Suroeste	<i>A. lutescens</i> (0.889) <i>A. kofordi</i> (0.778) <i>A. mimus</i> (0.778) <i>L. apicalis</i> (0.667)
3° x 3°	9	8	9.02	Suroeste	<i>A. budini</i> (0.900) <i>A. boliviensis</i> (0.607) <i>A. caenosus</i> (0.714) <i>A. fumeus</i> (0.700) <i>A. kofordi</i> (1.000) <i>A. lutescens</i> (0.750) <i>A. pervalens</i> (0.800) <i>A. sylvanus</i> (0.700) <i>A. mimus</i> (0.875) <i>N. amoenus</i> (0.667) <i>N. lactens</i> (0.650) <i>L. apicalis</i> (0.875) <i>O. juliacae</i> (0.900) <i>O. hiska</i> (0.833) <i>O. nigrifrons</i> (0.875)
4° x 4°	13	11	11.46	Suroeste	<i>A. aerosus</i> (0.667) <i>A. boliviensis</i> (0.688) <i>A. budini</i> (0.667) <i>A. fumeus</i> (0.833) <i>A. juninensis</i> (0.800) <i>A. mimus</i> (0.800) <i>A. siberiae</i> (0.700) <i>A. torques</i> (0.800) <i>A. varius</i> (0.917) <i>N. amoenus</i> (0.625) <i>O. hiska</i> (0.700) <i>O. inca</i> (0.800) <i>O. juliacae</i> (0.700)
4° x 4°	13	11	6.04	Sureste	<i>A. montensis</i> (0.735) <i>A. paranaensis</i> (0.808) <i>B. labiosus</i> (0.708) <i>B. breviceps</i> (0.633) <i>B. iheringi</i> (0.813) <i>B. soricinus</i> (0.750) <i>C. angustidens</i> (0.731) <i>O. paramensis</i> (0.625) <i>O. quaestor</i> (0.808) <i>S. tumidus</i> (0.875) <i>T. nigrata</i> (0.733)



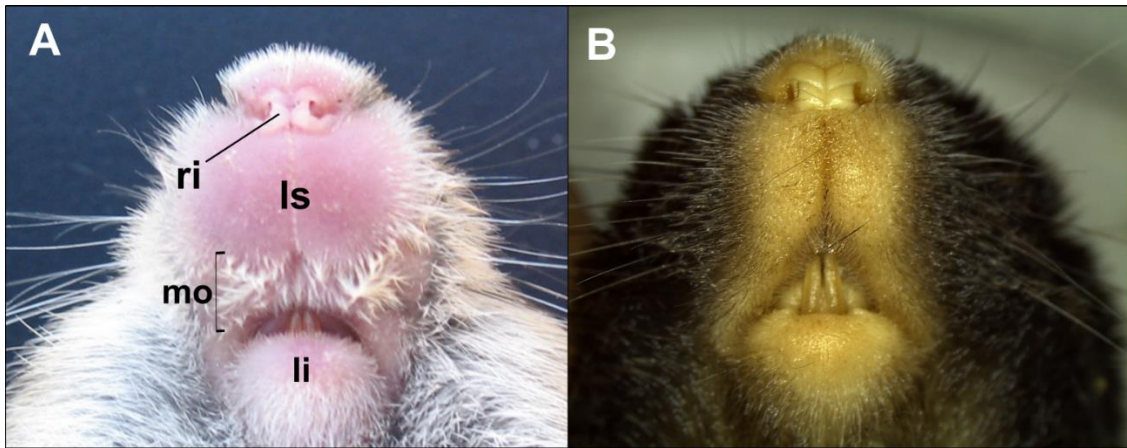
**Figura 2.3.1.1.** Detalle del contraste apical de la cola en vista dorsal (carácter 4) y promontorio anal en vista ventral (carácter 43). Abreviaturas: pa= promontorio anal. Ejemplares figurados: A-B. *Lenoxus apicalis* (AMNH 16065, AMNH 16554) y C-D. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 1972).



**Figura 2.3.1.2.** Longitud de la cola en función del largo combinado cabeza-cuerpo (carácter 5) en los diferentes géneros de Akodontini. Las medidas fueron tomadas de las etiquetas y complementadas con bibliografía.

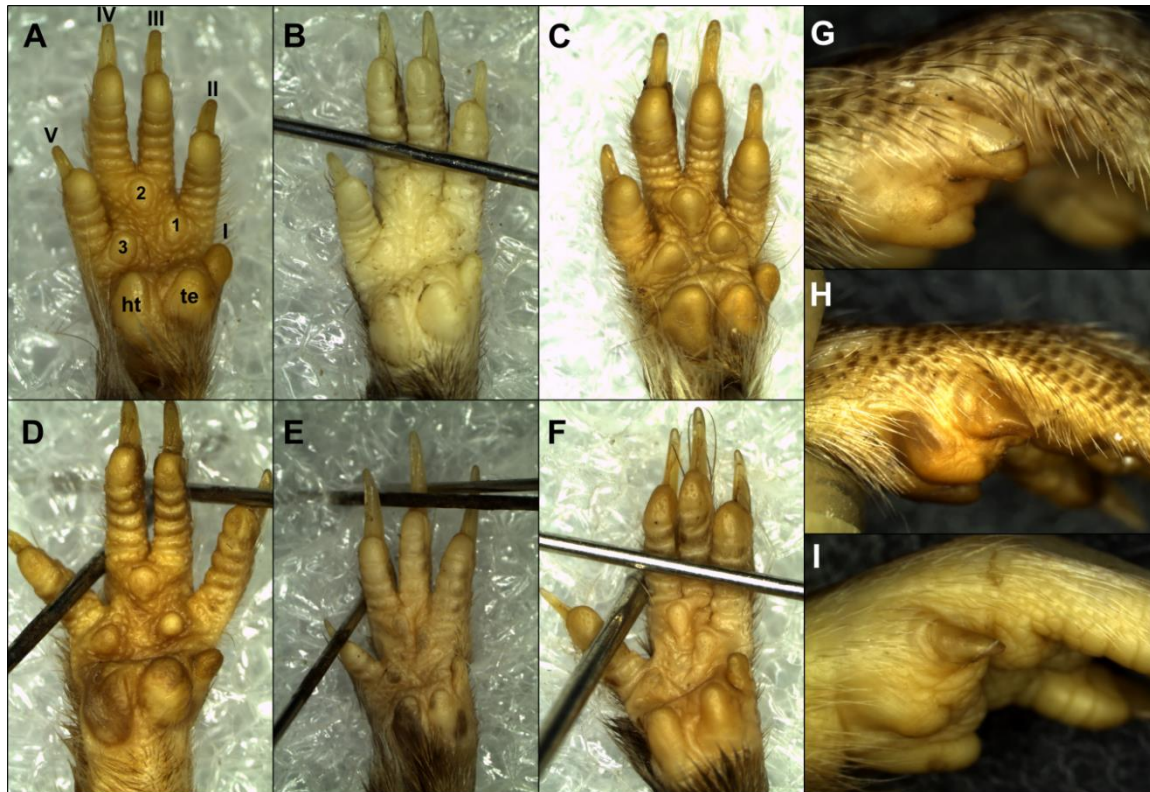


**Figura 2.3.1.3.** Rinario y estructuras asociadas, en vista frontal, nomenclatura y diversidad morfológica en Akodontini (caracteres 16-23). Abreviaturas: 1 = región suprarinaria, 2 = pliegue dorsal, 3 = surco horizontal secundario, 4 = surco horizontal principal, 5 = surco medio, 6 = pliegue ventral, 7 = tubérculo nasal, 8 = labio superior y 9 = margen oral del labio. Ejemplares figurados: A. *Bucepattersonius iheringi* (CNP 5506), B. *Akodon iniscatus* (CNP 781), C. *Necromys lasiurus* (CG 450), D. *Oxymycterus rufus* (CG 398) y E. *Scapteromys aquaticus* (CG 437)

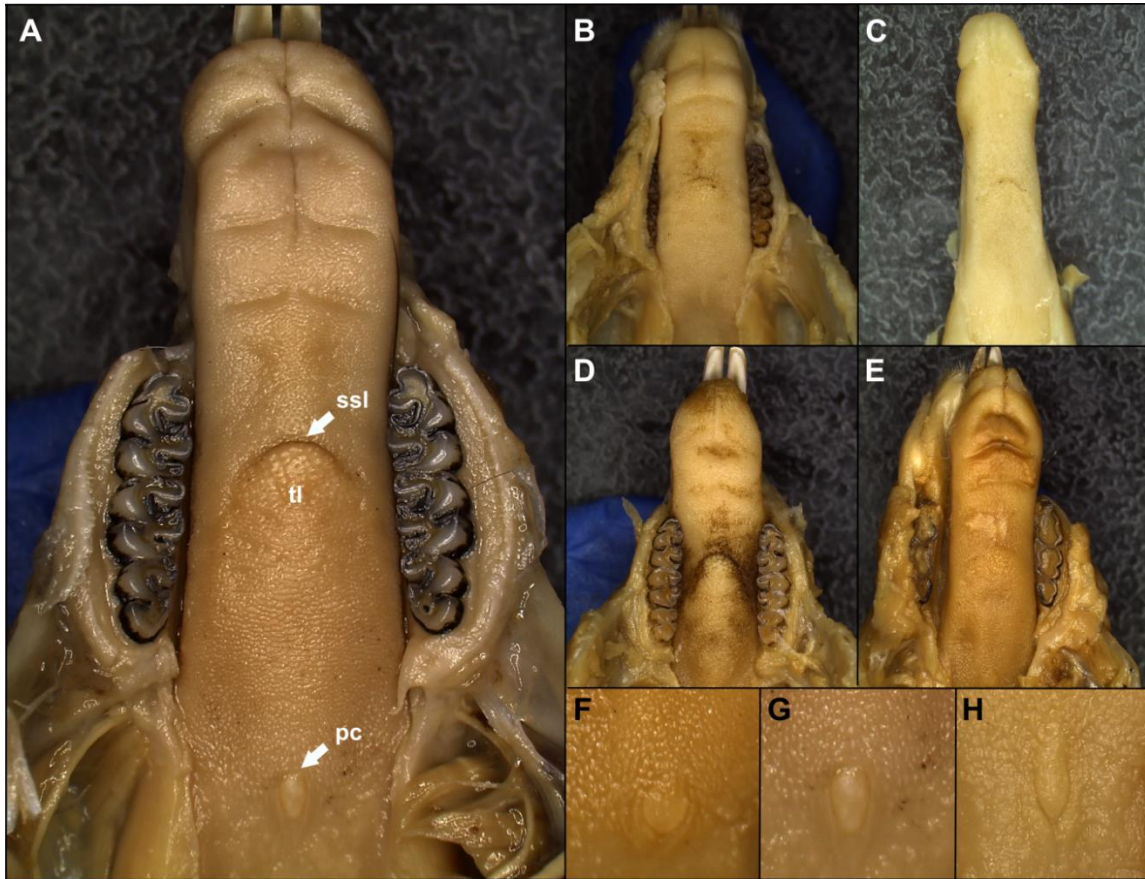


**Figura 2.3.1.4.** Vista frontal del área nasolabial en Akodontini (caracteres 24-26). A. Labio superior bulboso y margen oral cercado por pelos largos y B. Labio superior de desarrollo normal, cercado por pelos cortos. Abreviaturas: li = labio inferior, ls = labio superior, mo = margen oral y ri = rinario. Ejemplares figurados: A. *Bibimys chacoensis* (CNP1891), B. *Blarinomys breviceps* (ARA045).



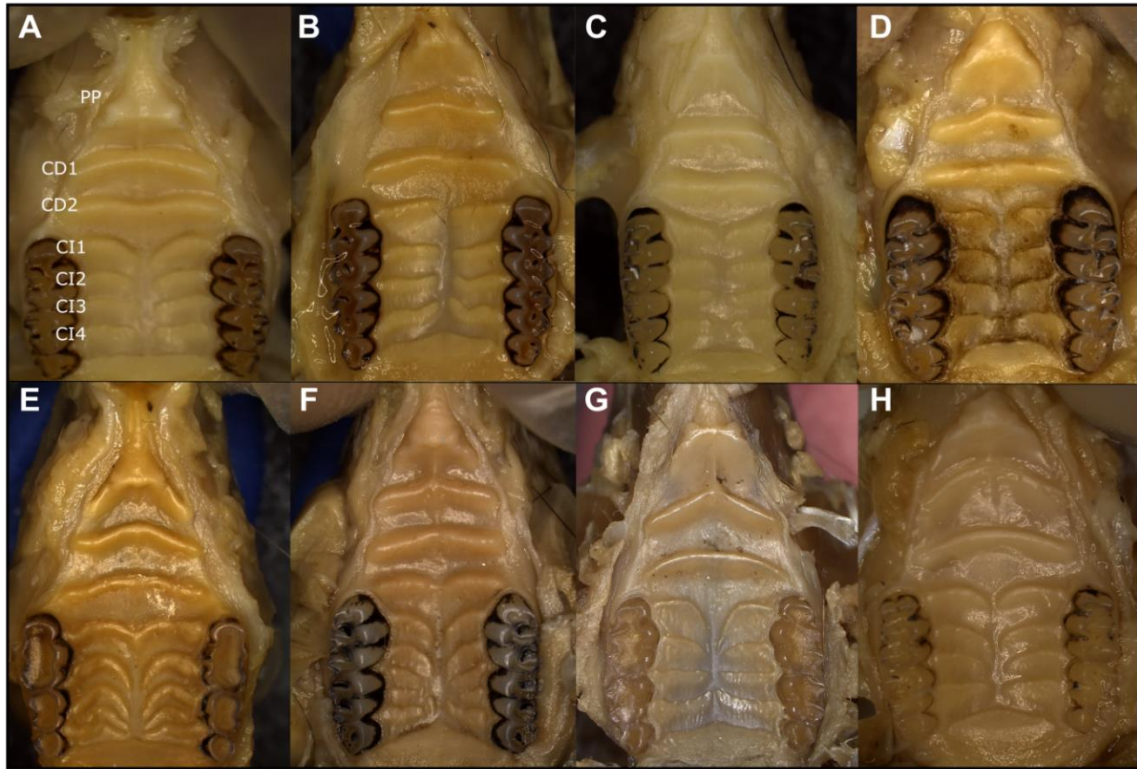


**Figura 2.3.1.5.** Vista plantar mano derecha y detalle del tipo de fanera en el póllex (caracteres 30-35). Abreviaturas: I-V= dígitos, almohadillas 1-3= interdigitales, ht= hipotenar, te= tenar. Ejemplares figurados: A. *Akodon azarae* (UP 352), B. *Deltamys kemp* (CNP 6293), C. *Necromys obscurus* (CNP6032), D. *Necromys urichi* (MACN 187), E. *Oxymycterus rufus* (CNP 4983), F. *Thaptomys nigrita* (ROB 159). Detalle del tipo de fanera en el póllex (carácter 35): póllex terminado en una uña G. *Deltamys kemp* (CNP 6293), póllex terminado en una garra H. *Oxymycterus rufus* (CNP4983) e I. (*Scapteromys aquaticus* (CNP 1957)).

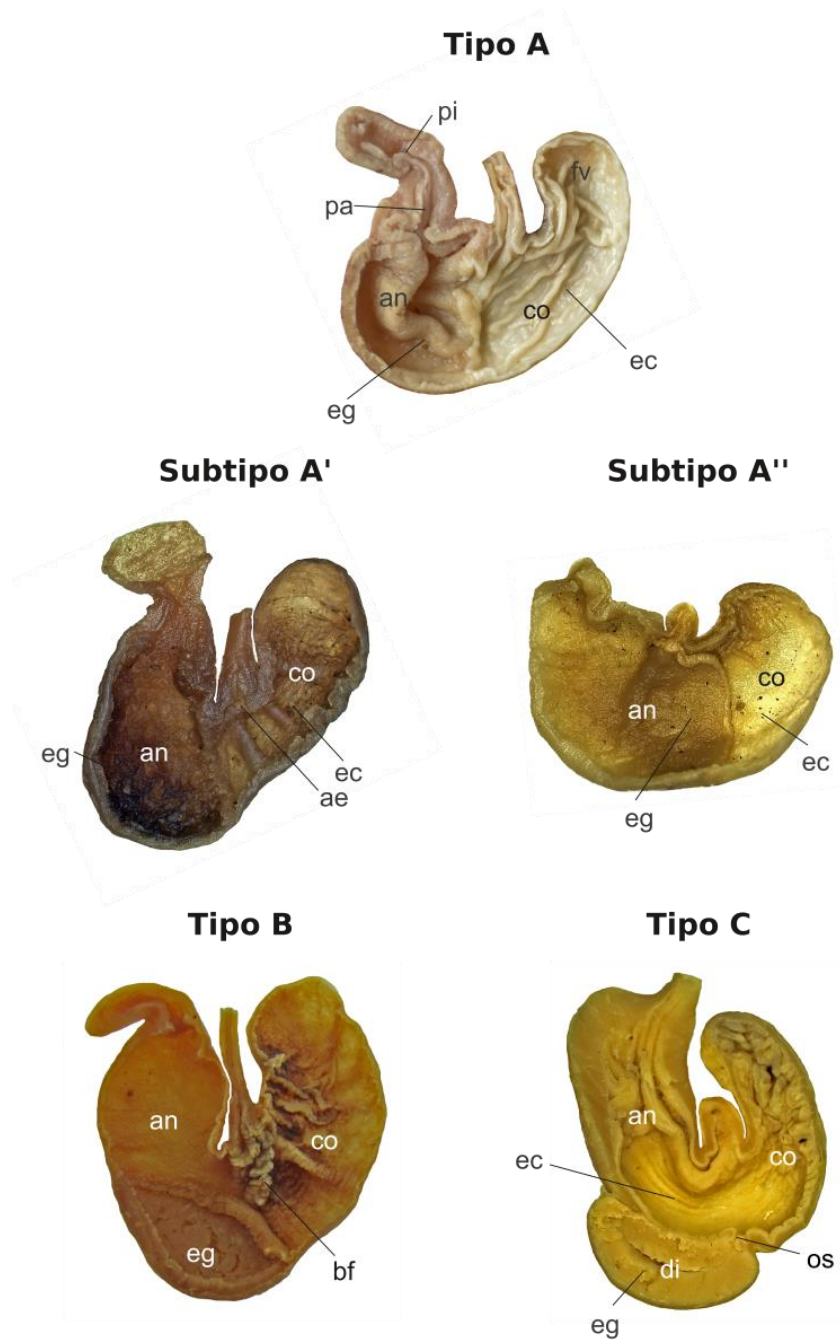


**Figura 2.3.1.6.** Variación de la lengua y caracteres asociados en akodontinos (caracteres 46-49). Abreviaturas: pc= papila circunvalar, ssl= surco semilunar, tl= torus lingual. Ejemplares figurados: A. *Scapteromys aquaticus* (CG 443), B. *Akodon iniscatus* (CNP 2311), C. *Bibimys torresi* (CNP 6067), D. *Necromys obscurus* (UP 356) y E. *Oxymycterus rufus* (UP 309). Detalle de la morfología de la papila circunvalar: F. Circular u ovalada (*Oxymycterus rufus* – UP 309); G-H. En forma de quilla G. *Scapteromys aquaticus* (CG 443, H. *Thaptomys nigrita* (ROB 159).

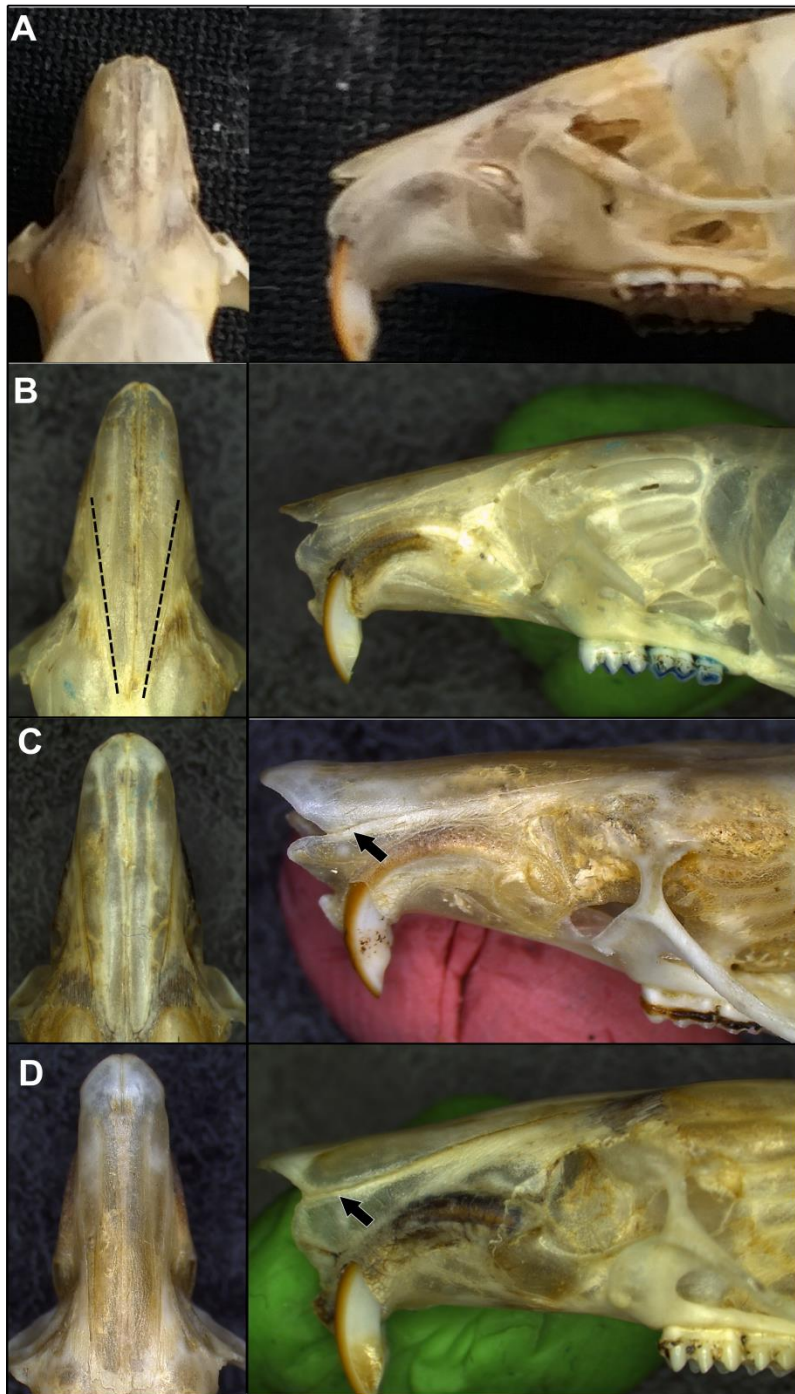




**Figura 2.3.1.7.** Paladar blando mostrando arrugas diastémicas (CD) e interdentes (CI) y papila palatina (PP) en diferentes akodontinos (caracteres 50-53). Ejemplares figurados: A. *Akodon iniscatus* (CNP 2311), B. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 1973), C. *Deltamys kempi* (CNP 6295), D. *Necomys obscurus* (UP 356), E. *Oxymycterus rufus* (UP 309), F. *Scapteromys aquaticus* (CG 443), G. *Thalpomys lasiotis* (MN 75703) y H. *Thaptomys nigrita* (ROB 159).

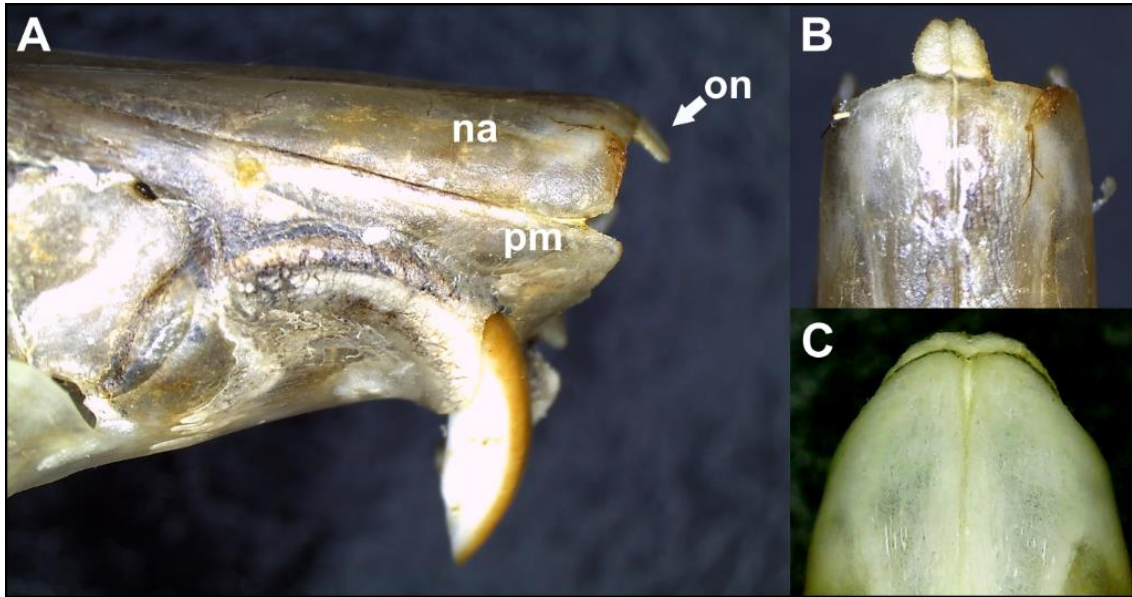


**Figura 2.3.1.8.** Configuraciones anatómicas internas de estómagos (se muestran las mitades dorsales en vista interna) registradas en la tribu Akodontini (carácter 54). Abreviaturas: an = antrum, bf = bordering fold, co = corpus, di = divertículo, ec = epitelio cornificado, eg = epitelio glandular, pa = pars pilórica, pi = píloro. Modificado de Pardiñas *et al.* 2020.

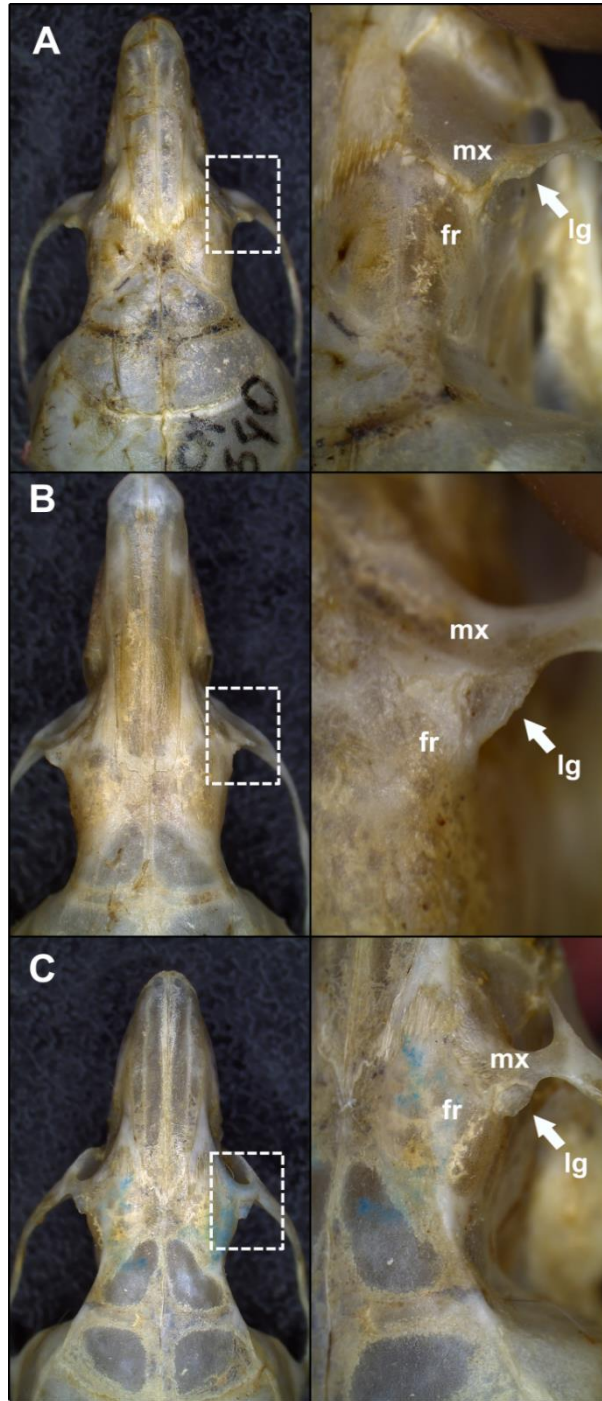


**Figura 2.3.1.9.** Vistas dorsal y lateral de distintas características morfológicas asociadas al área nasal de algunos akodontinos. Proyección anterior de los nasales, bordes externos y expansión lateral (caracteres 64, 67, 69, 70), en vista dorsal (izquierda) y lateral (derecha). Ejemplares figurados: A. *Thaptomys nigrita* (CNP 3526), B. *Microxus mimus* (MVZ 171745), C. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 3732) y D. *Lenoxus apicalis* (MVZ 171512).

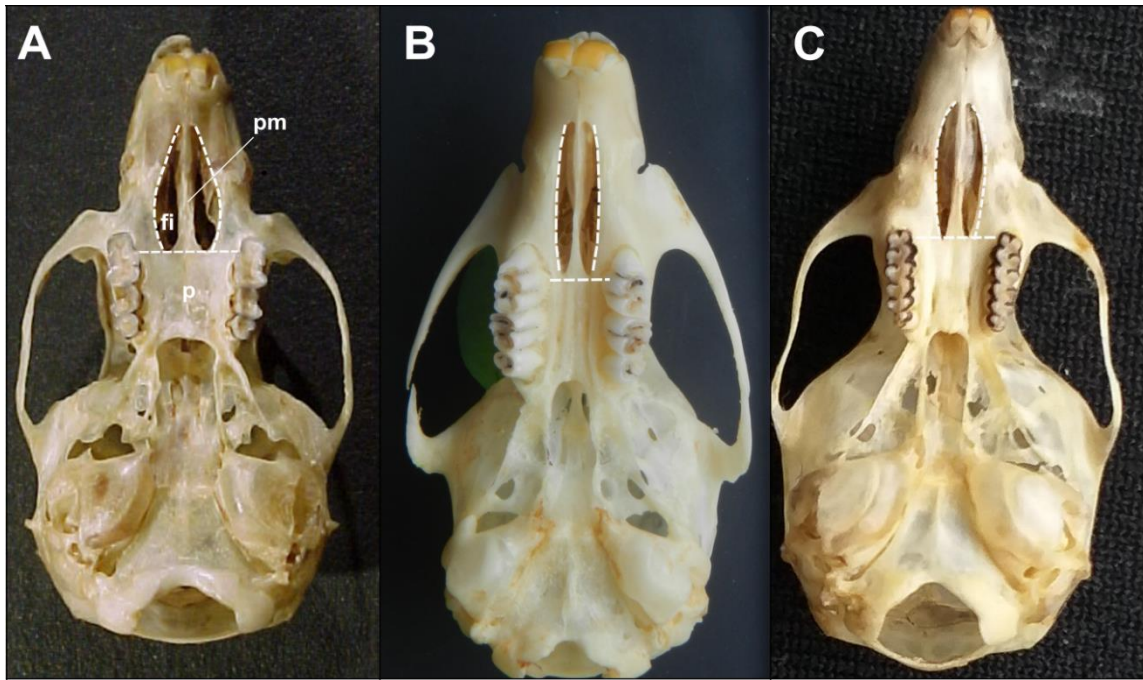




**Figura 2.3.1.10.** Osificación nasal (os rostri) presente en algunos akodontinos (carácter 64), figurada en una vista lateral del rostro (A) y en su extremo anterior en vista dorsal (B y C). Abreviaturas: na= nasal, on= osificación nasal, pm= premaxilar. Ejemplares figurados: A. *Oxymycterus rufus* (CNP 4941) y B. *Lenoxus apicalis* (AMNH 16555).

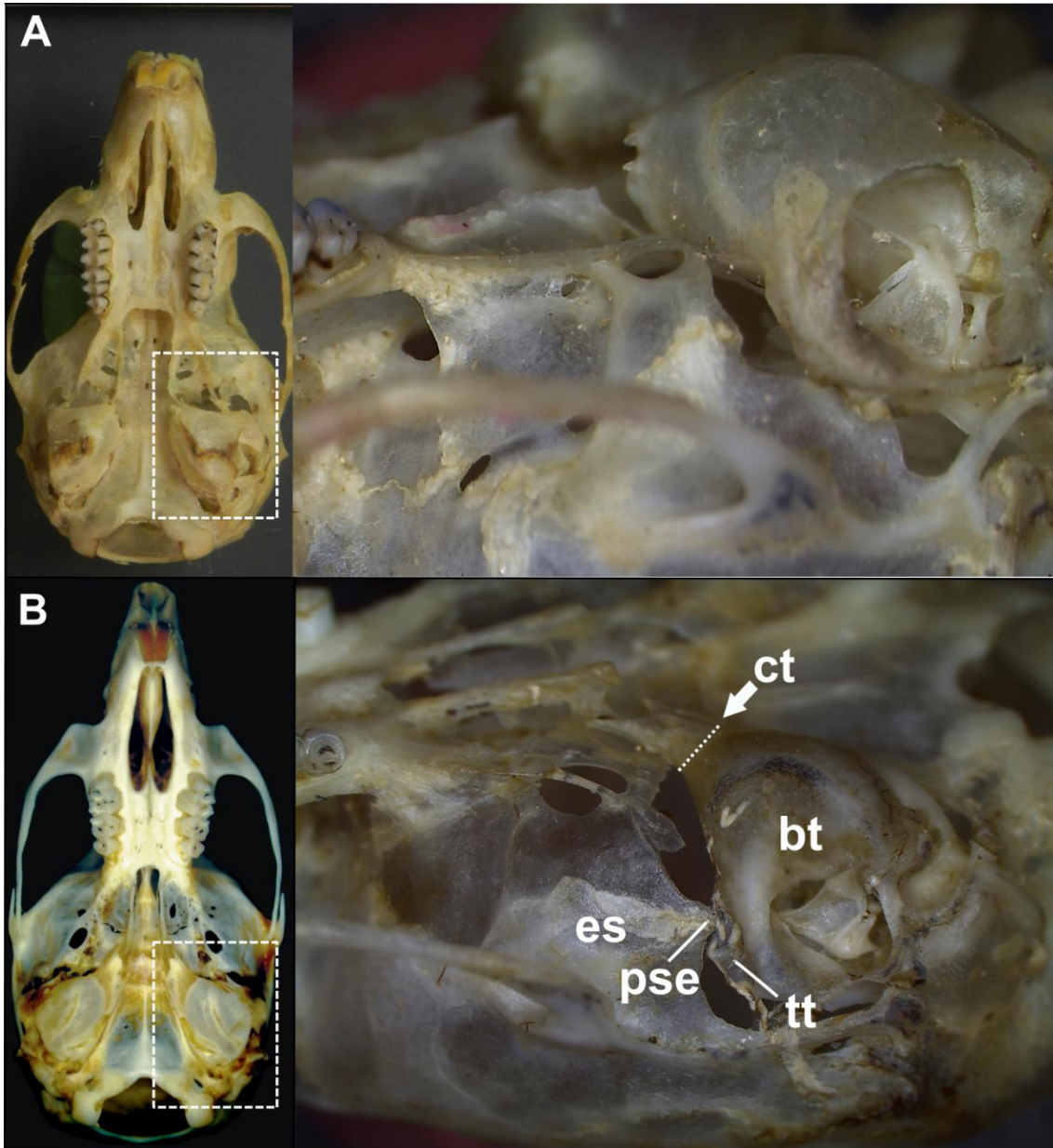


**Figura 2.3.1.11.** Desarrollo y extensión del hueso lagrimal en vista dorsal, muescas cigomáticas y región interorbital (caracteres 71, 72, 74, 100). Abreviaturas: fr= frontal, lg= lagrimal, mx= maxilar. Ejemplares figurados: A. *Blarinomys breviceps* (CM 2640), B. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 3732) y *Castoria angustidens* (CNP 5277).

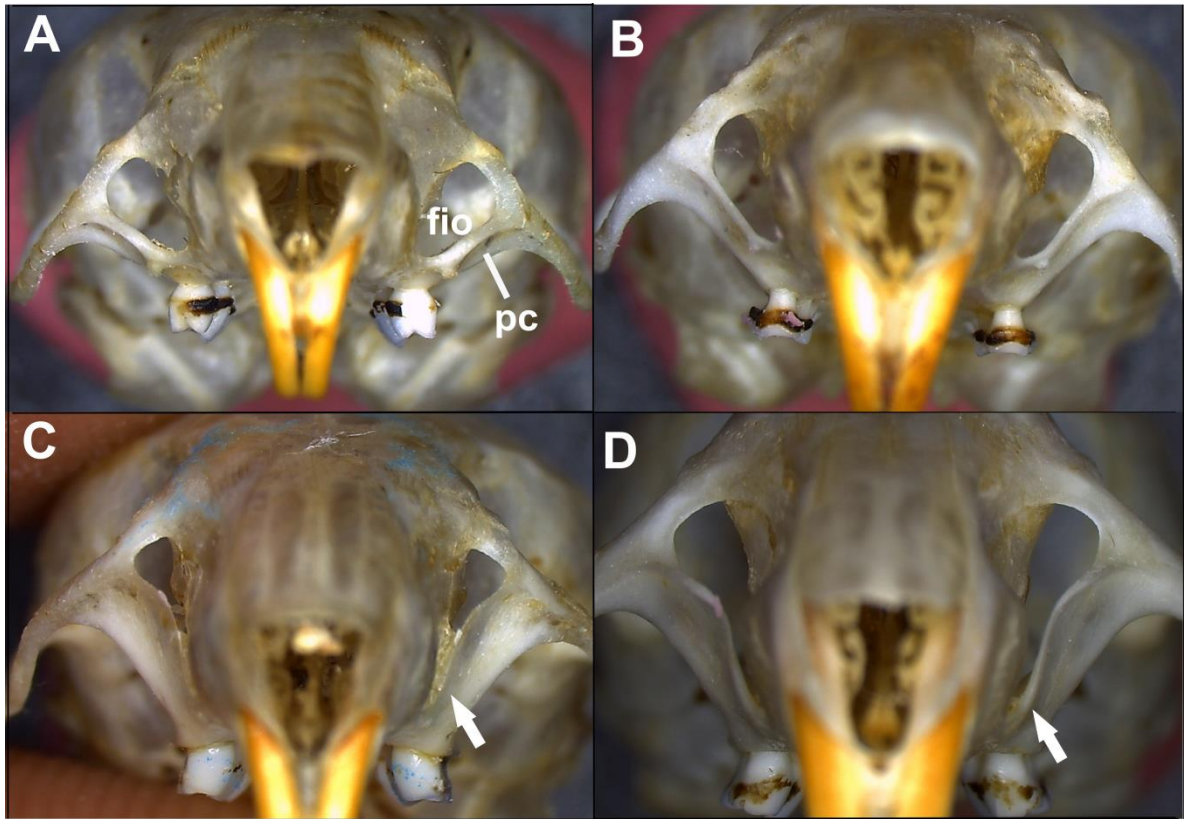


**Figura 2.3.1.12.** Morfología de los forámenes incisivos y del septo del maxilar (caracteres 78-83) y de la fosa mesopterigoidea (caracteres 88-89). Abreviaturas: fi = forámenes incisivos, p = paladar, pm = proceso del maxilar. Ejemplares figurados: A. *Blarinomys breviceps* (CM 2640), B. *Gyldenstolpia planaltensis* (MACN 23616) y C. *Thaptomys nigrita* (CNP 3526).



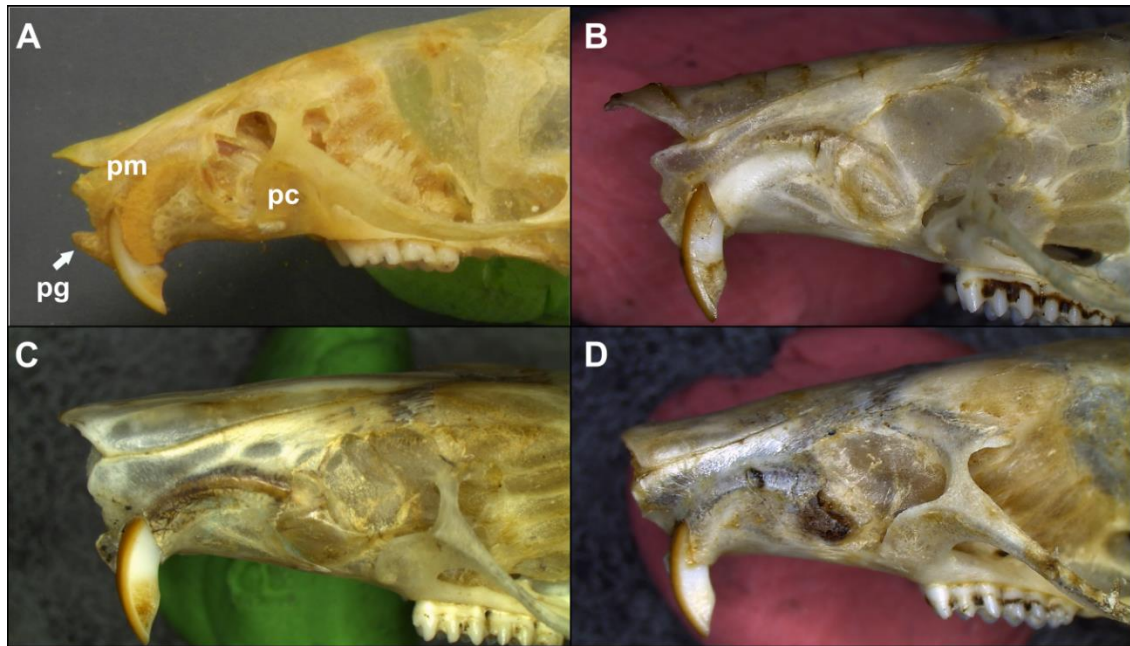


**Figura 2.3.1.13.** Extremos de la variación en la morfología del tubo de Eustaquio y estructuras asociadas en akodontinos (caracteres 95-96), vista ventral (A, B) y lateral (C, D). Variación en forma y tamaño de la fosa mesopterigoidea y vacuidades esfenopalatinas (caracteres 88-89, 91). Abreviaturas: bt= bulla timpánica, ct= constricción Tubo de Eustaquio, es= escamoso, pse= proceso suspensorio del escamoso, tt= tegmen timpánico. Ejemplares figurados: A. *Blarinomys breviceps* (MZUSP 34369) y B. *Bibimys torresi* (CNP 6067).

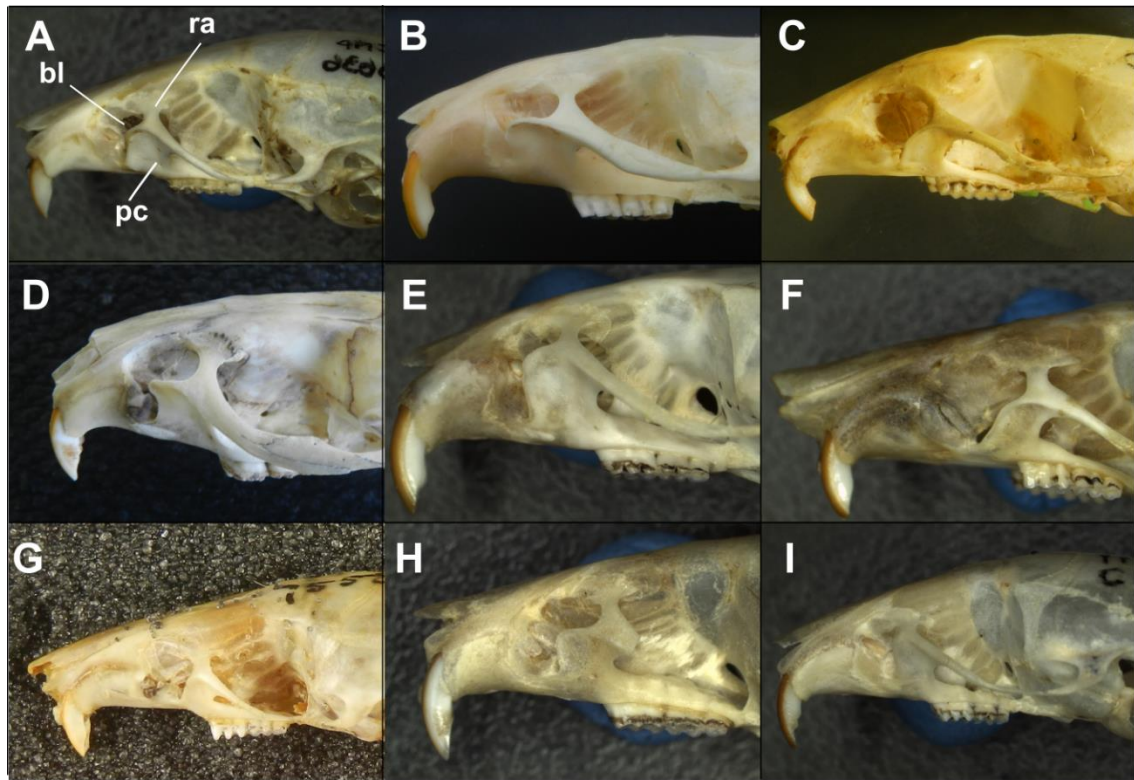


**Figura 2.3.1.14.** Morfología del foramen infraorbital en Akodontini (carácter 99). A-B foramen redondeado u ovide, C-D elíptico, estrechado ventralmente. Abreviaturas: fio = foramen infraorbital, pc= placa cigomática. Ejemplares figurados: A. *Blarinomys breviceps* (CM 2640), B. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 3732), C. *Castoria angustidens* (CNP 449) y D. *Scapteromys aquaticus* (CNP 5298).

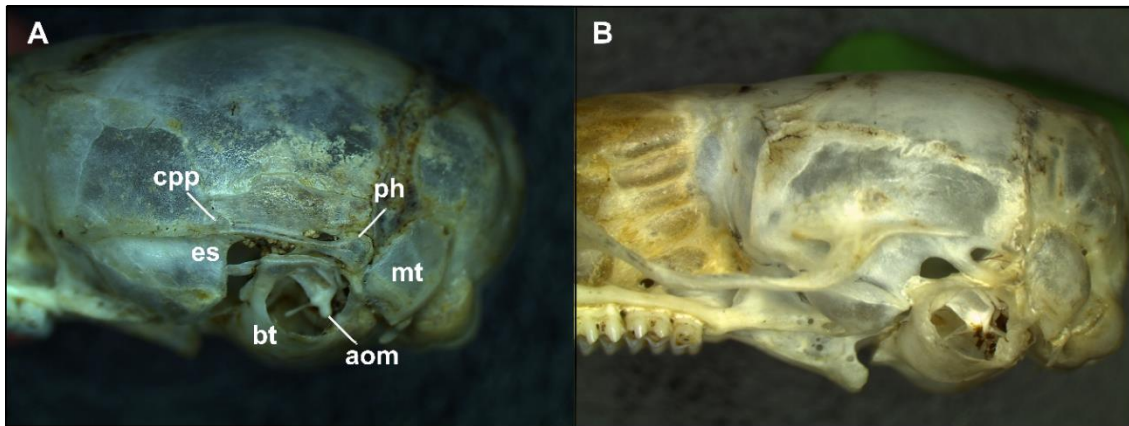




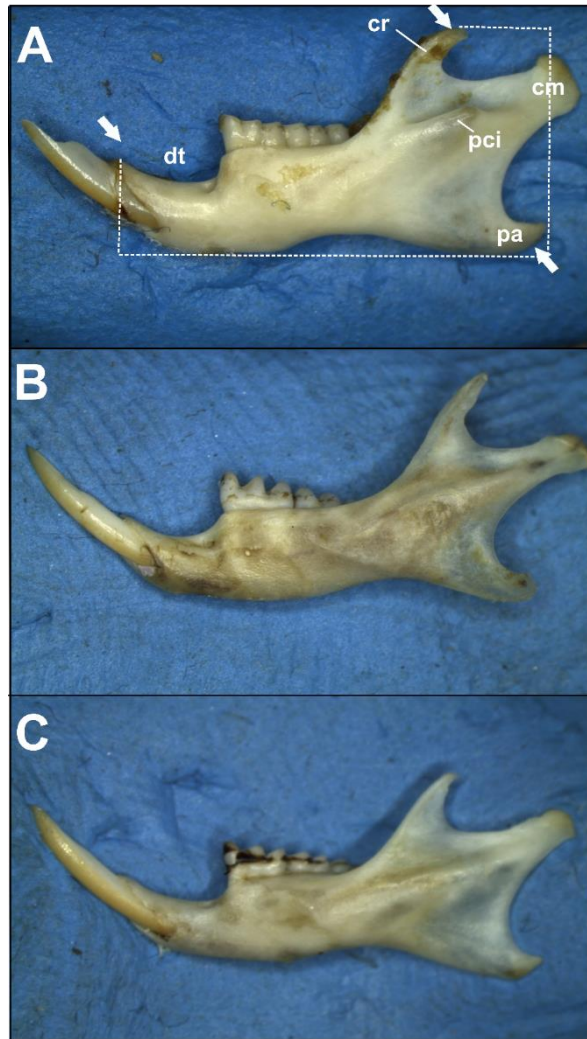
**Figura 2.3.1.15.** Continuidad entre el proceso gnático y el borde libre del premaxilar en algunos akodontinos (vista lateral) (caracteres 101-102) y posición dorsoventral de la raíz anterior de arco cigomático (carácter 105). Abreviaturas: pc= placa cigomática, pg= proceso gnático, pm= premaxila. A-C = proceso gnático en continuidad con el premaxilar, D= ausencia de continuidad entre ambas estructuras. Ejemplares figurados: A. *Bibimys labiosus* (MZUSP 33053), B. *Blarinomys breviceps* (CM 2640), C. *Lenoxus apicalis* (MVZ 171512) y *Oxymycterus rufus* (CNP 4950).



**Figura 2.3.1.16.** Variación de la placa cigomática, inclinación y expresión del borde libre en Akodontini (caracteres 105-108). Abreviaturas: bl= borde libre, pc= placa cigomática, ra= raíz anterior del arco cigomático. Ejemplares figurados: A. *Akodon azarae* (CNP 3876), B. *Gyldenstolpia planaltensis* (MACN 23616), C. *Juscelinomys candango* (MN 23870), D. *Kunsia tomentosus* (VCC 114), E. *Necromys obscurus* (CNP 3036), F. *Oxymycterus rufus* (CNP 4986), G. *Podoxymys roraimae* (AMNH 75586), H. *Scapteromys aquaticus* (CNP 4343) e I. *Thaptomys nigrita* (CM1110). Imágenes sin relación de tamaño.

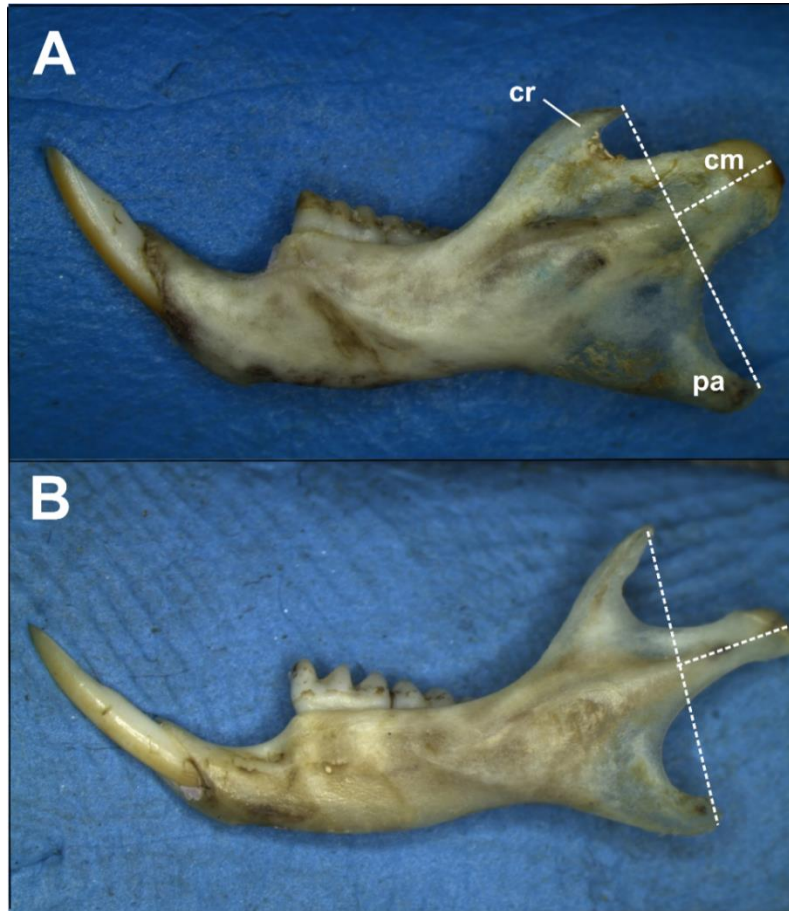


**Figura 2.3.1.17.** Vista lateral de la región temporal mostrando la variación de la cresta posterior al proceso escamosal del arco cigomático y orientación del proceso hamular del escamoso (caracteres 118, 121). A. cresta en línea con el proceso hamular de escamoso cuyo extremo distal se observa completamente en norma lateral, B) cresta dorsal al proceso hamular con extremo distal visible mayormente en norma dorsal. Abreviaturas: aom= apófisis orbicular del martillo, bt = bulla timpánica, cpp = cresta posterior al proceso escamosal del arco cigomático, es = escamoso, mt = mastoideo, ph = proceso hamular del escamoso. Ejemplares figurados: A. *Bibimys chacoensis* (CNP 1891) y B. *Lenoxus apicalis* (MVZ 171515).

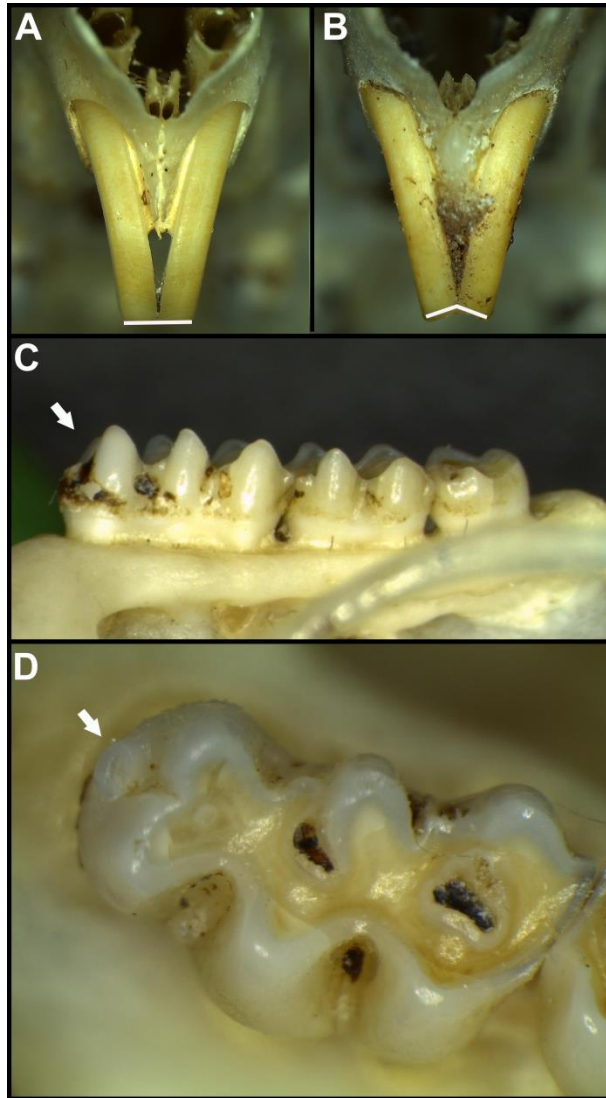


**Figura 2.3.1.18.** Morfología general de la mandíbula en los Akodontini y caracteres asociados (carácter 126-128, 130). Mandíbula A. corta, de altura media a alta, B. alargada y alta, C. alargada y baja. Abreviaturas: cr= coronoides, cm= cóndilo mandibular, dt= diastema, pa= proceso angular pci= proyección capsular del incisivo. Ejemplares figurados: A. *Akodon albiventer* (CNP 3636), B. *Blarinomys breviceps* (CM 2460) y C. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 1933).

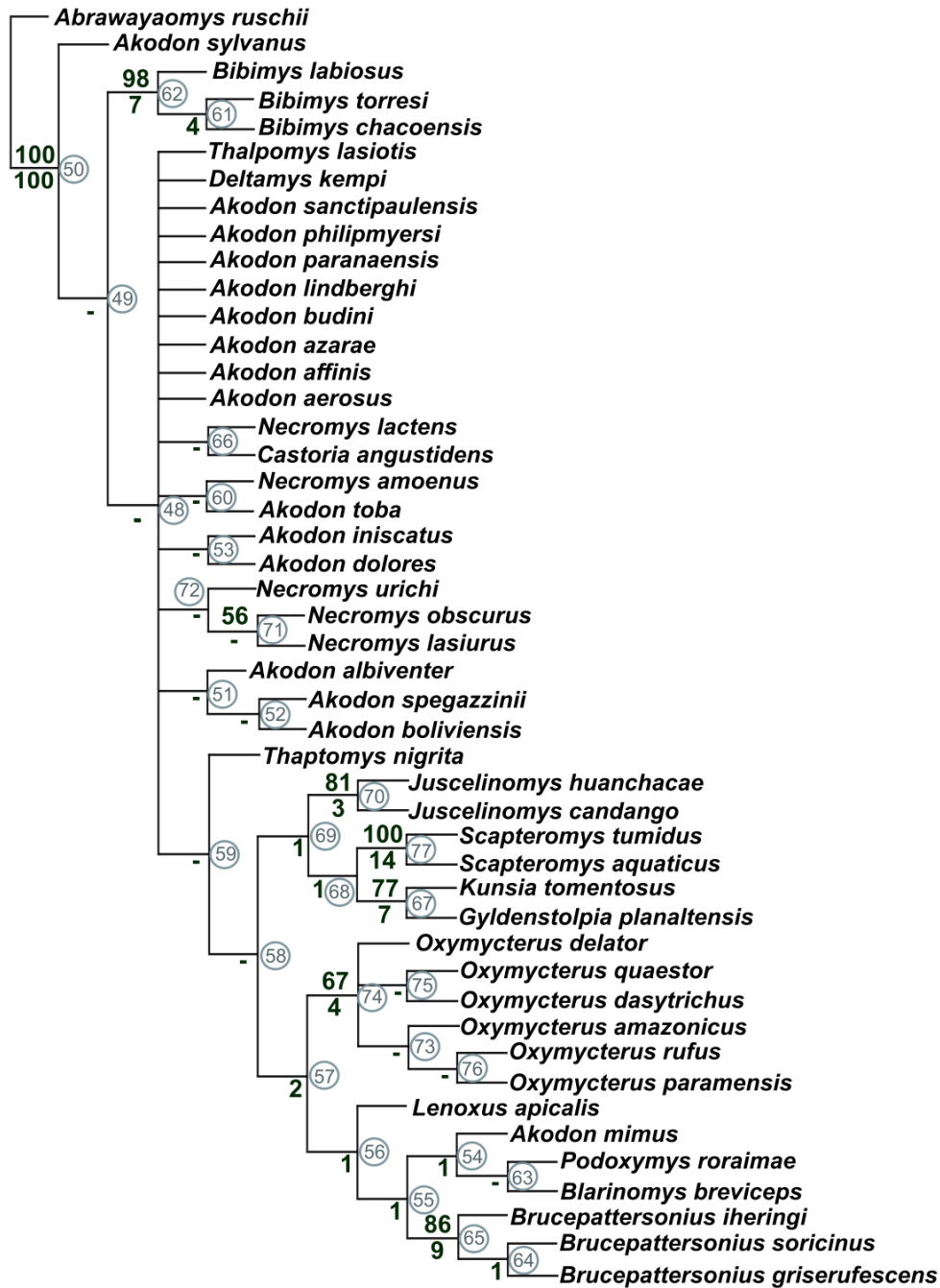




**Figura 2.3.1.19.** Variación de la morfología general del cóndilo mandibular en Akodontini y su relación con el coronoides (caracteres 132-134). A) Moderado a grueso, a veces corto y B) delgado y alargado. Abreviaturas: cr= coronoides, cm= cóndilo mandibular, pa= proceso angular. Ejemplares figurados: A. *Bibimys chacoensis* (CNP 1891) y B. *Blarinomys breviceps* (CM 2640).



**Figura 2.3.1.20.** Vistas de algunos caracteres dentarios observados en Akodontini (caracteres 143, 146). Arriba: borde cortante de los incisivos superiores, en vista frontal: A = recto, B = en V invertida; C-D Cúspula anterior izquierda del M1 en *Lenoxus apicalis*. Ejemplares figurados: A. *Oxymycterus paramensis* (CNP 4975) y B. *Brucepattersonius iheringi* (CNP 3006).

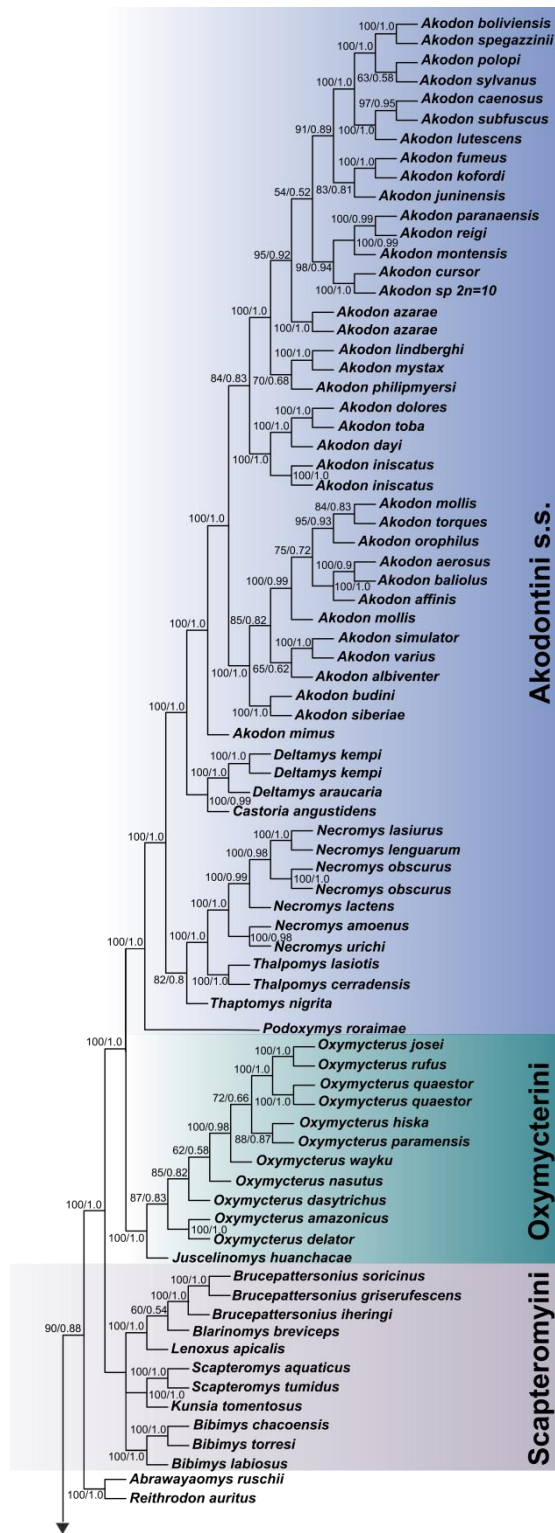


**Figura 2.3.2.1.** Consenso estricto de los 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis cladístico de los caracteres morfológicos en 46 taxones akodontinos vivos y el grupo externo *Abrawayaomys* bajo pesos iguales. Valores asociados a los nodos indican bootstrap y soporte de Bremer. Solo aquellos valores de bootstrap >50 son reportados. – indican relaciones que no fueron recobradas en el cálculo del soporte de Bremer, por lo que no cuentan con apoyo. Círculos y números de color azul hacen referencia al número de nodo relacionado con el listado de sinapomorfias (ver Apéndice 7).

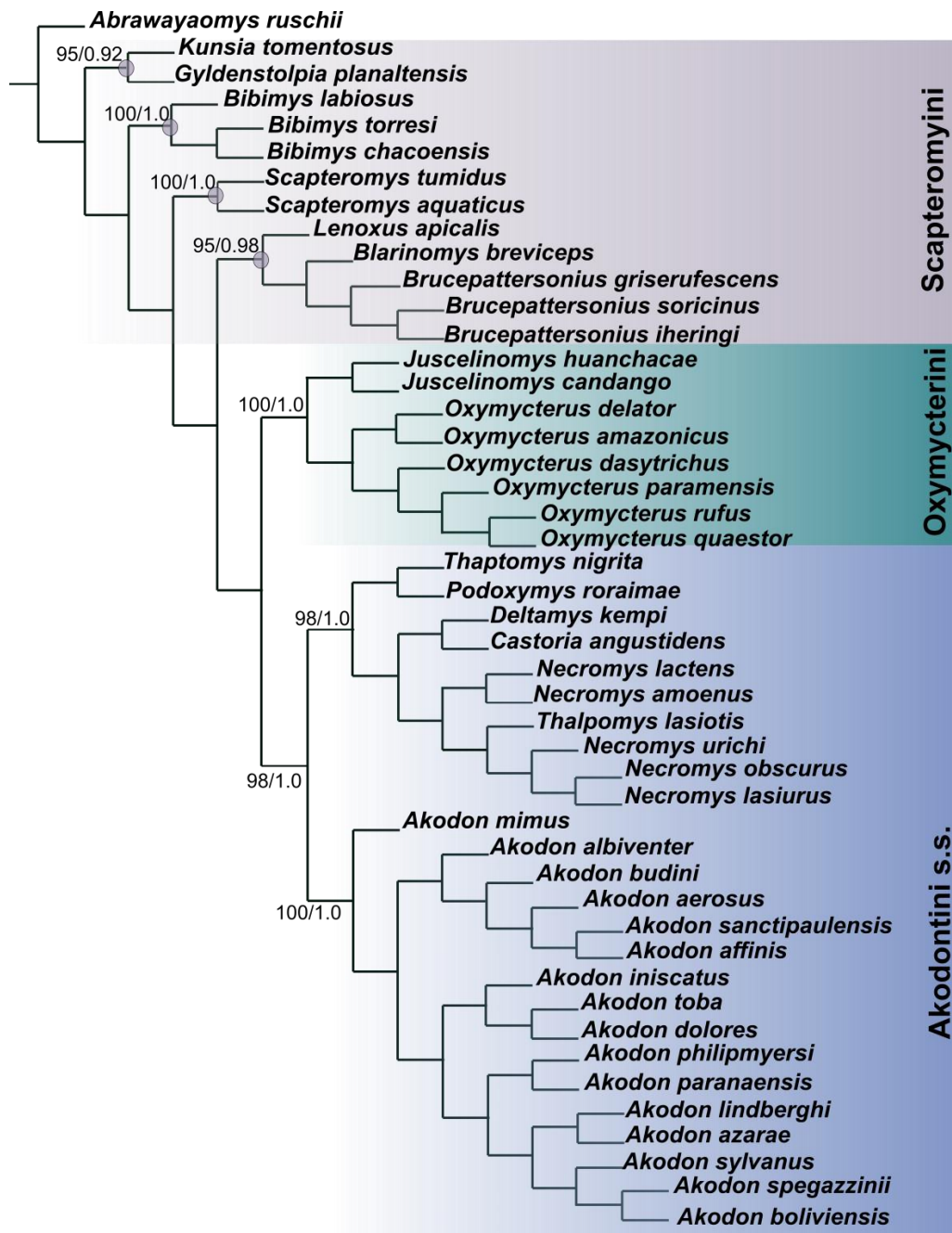


**Figura 2.3.2.2.** Consenso estricto de los 20 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis cladístico de los caracteres morfológicos en 46 taxones akodontinos vivos, 21 fósiles y el grupo externo *Arawayaomys* bajo pesos iguales. Valores asociados a los nodos indican bootstrap y soporte de Bremer. Solo aquellos valores de bootstrap >50 son reportados. – indican relaciones que no fueron recobradas en el cálculo del soporte de Bremer, por lo que no cuentan con apoyo.

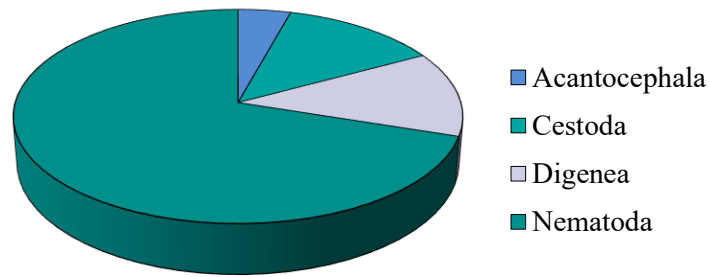




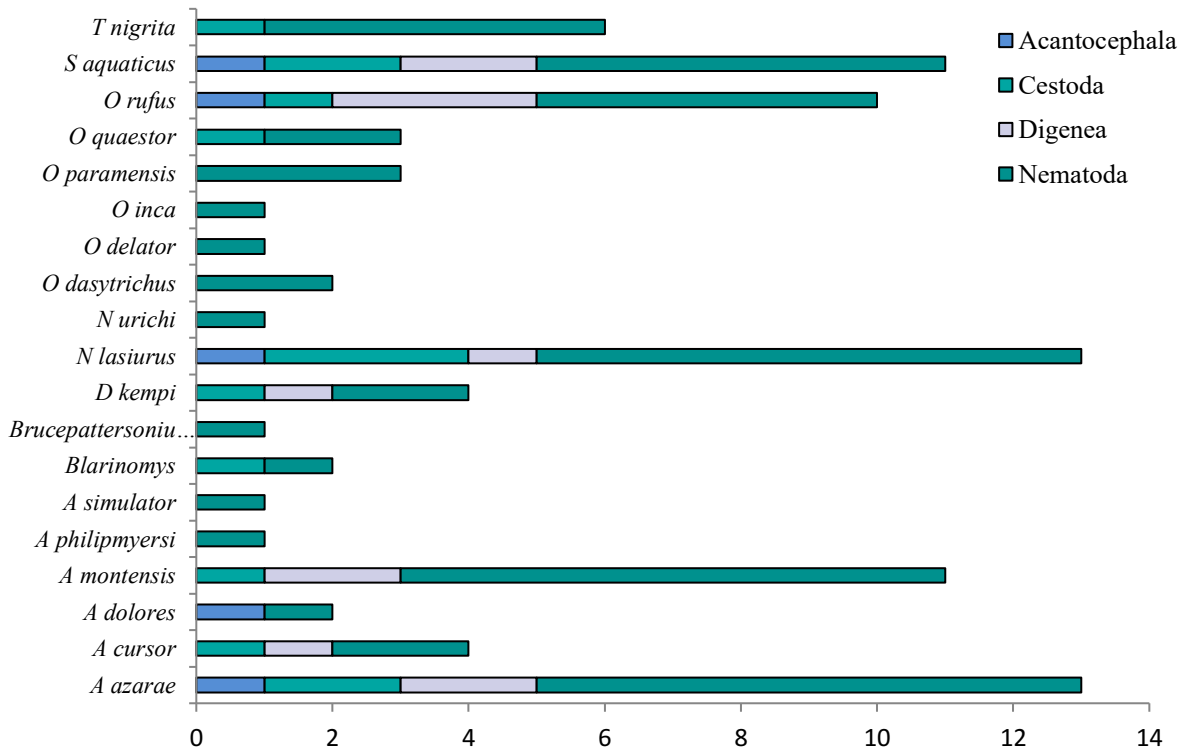
**Figura 2.3.3.1.** Árbol de consenso resultante del análisis concatenado de cinco loci independientes mediante Inferencia Bayesiana. Los recuadros de colores delimitan los clados principales dentro del grupo. Los valores de soporte se indican sobre los nodos (BT/PP).



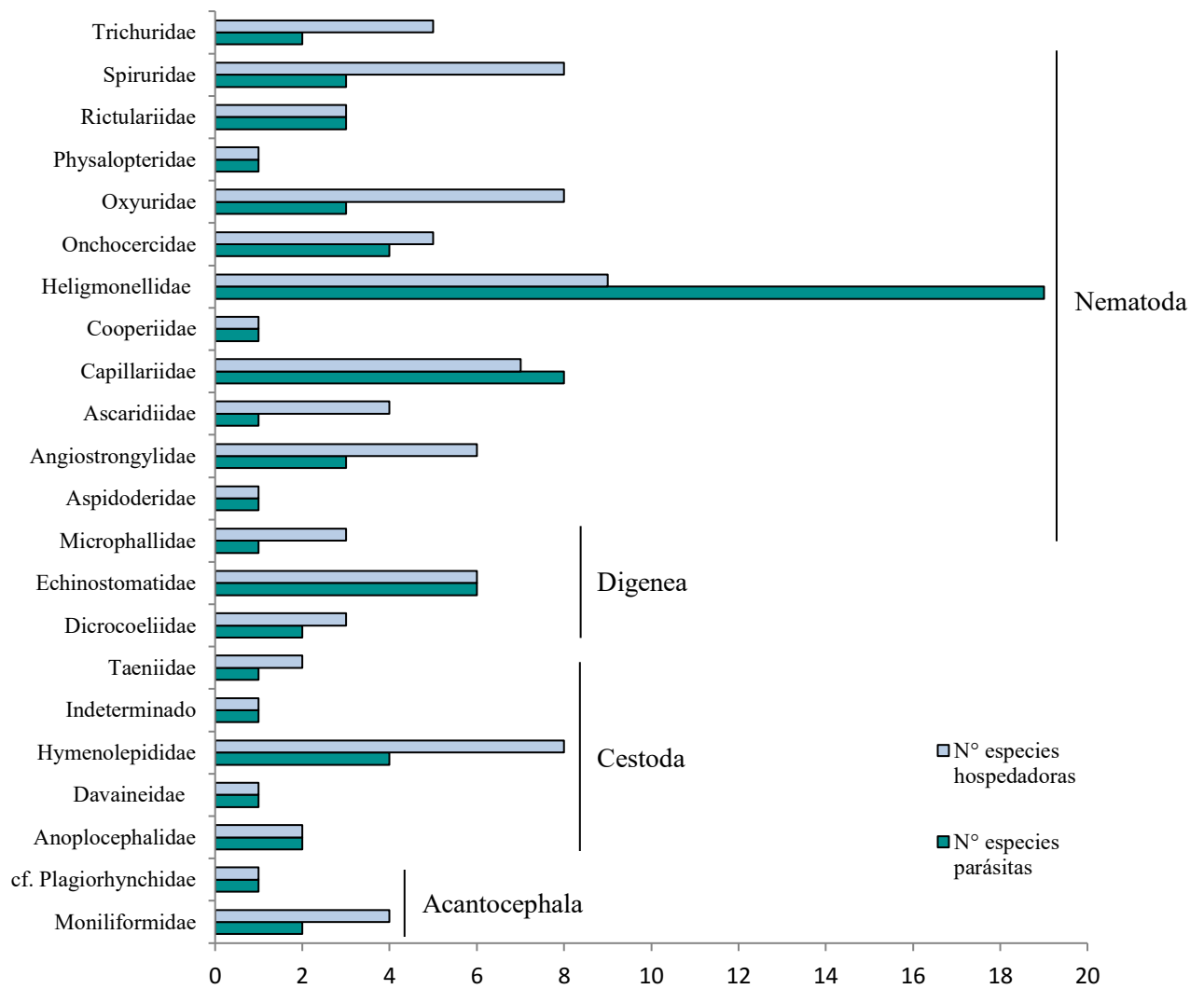
**Figura 2.3.4.1.** Consenso estricto de los ocho árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis combinado de la evidencia morfológica y molecular de 46 taxones akodontinos y el grupo externo *Arawayaomys*. Los valores de soporte sobre los nodos indican “bootstrap” y probabilidad posterior.



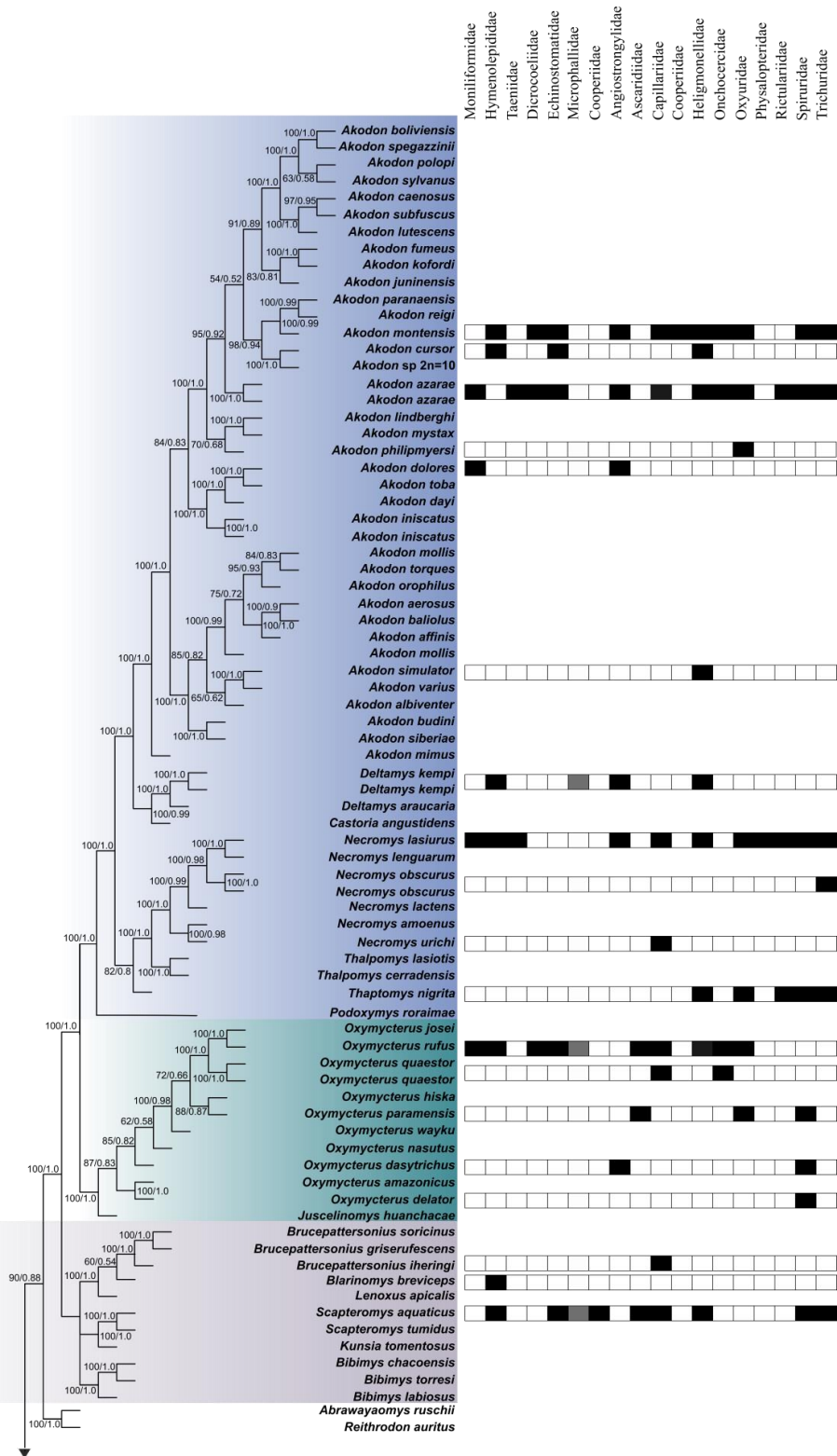
**Figura 2.3.5.1.** Representatividad de especies parásitas por grupo taxonómico de helmintos.



**Figura 2.3.5.2.** Representatividad de especies parásitas en cada especie hospedadora de Akodontini, por grupo taxonómico.



**Figura 2.3.5.3.** Número de especies parásitas y hospedadoras para cada familia de helmintos registrada.

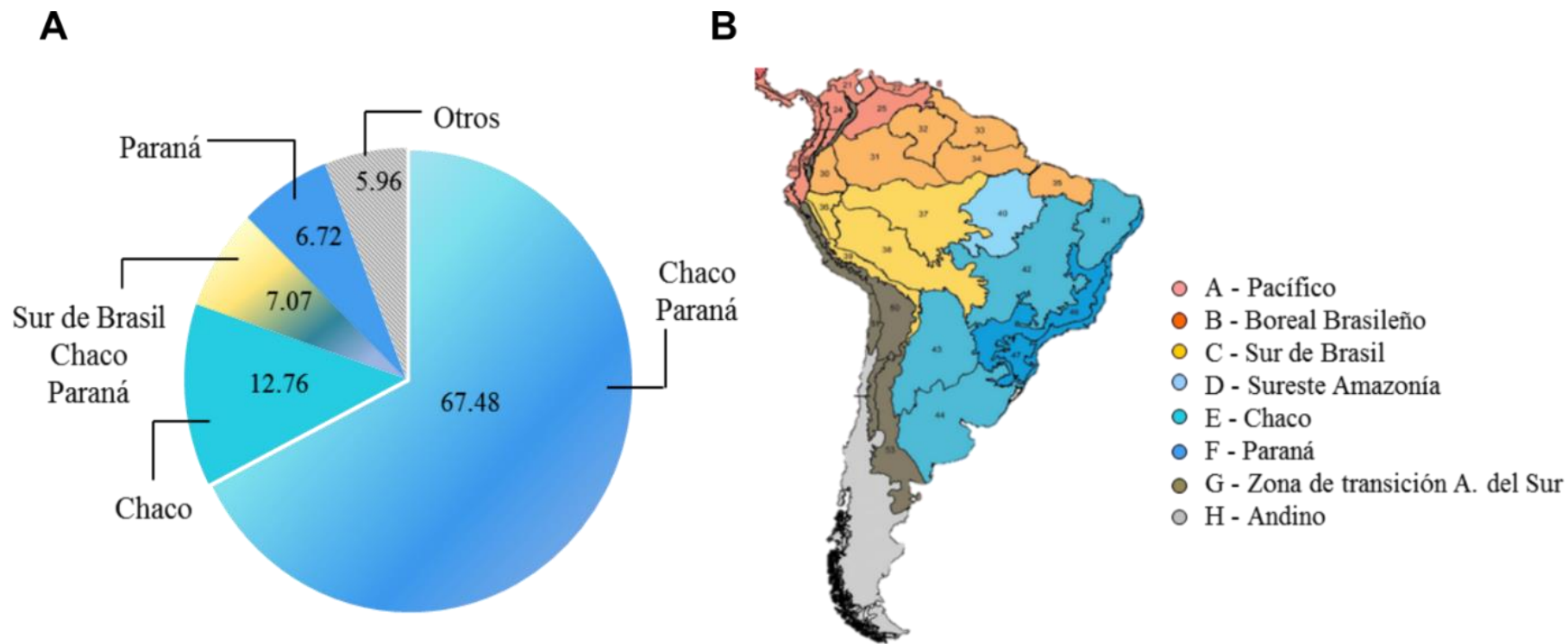


**Figura 2.3.5.4.** Taxones parásitos presentes en roedores de la tribu Akodontini *sensu lato*. Los recuadros de colores delimitan los clados principales dentro del grupo. □: ausencia, ■: presencia.







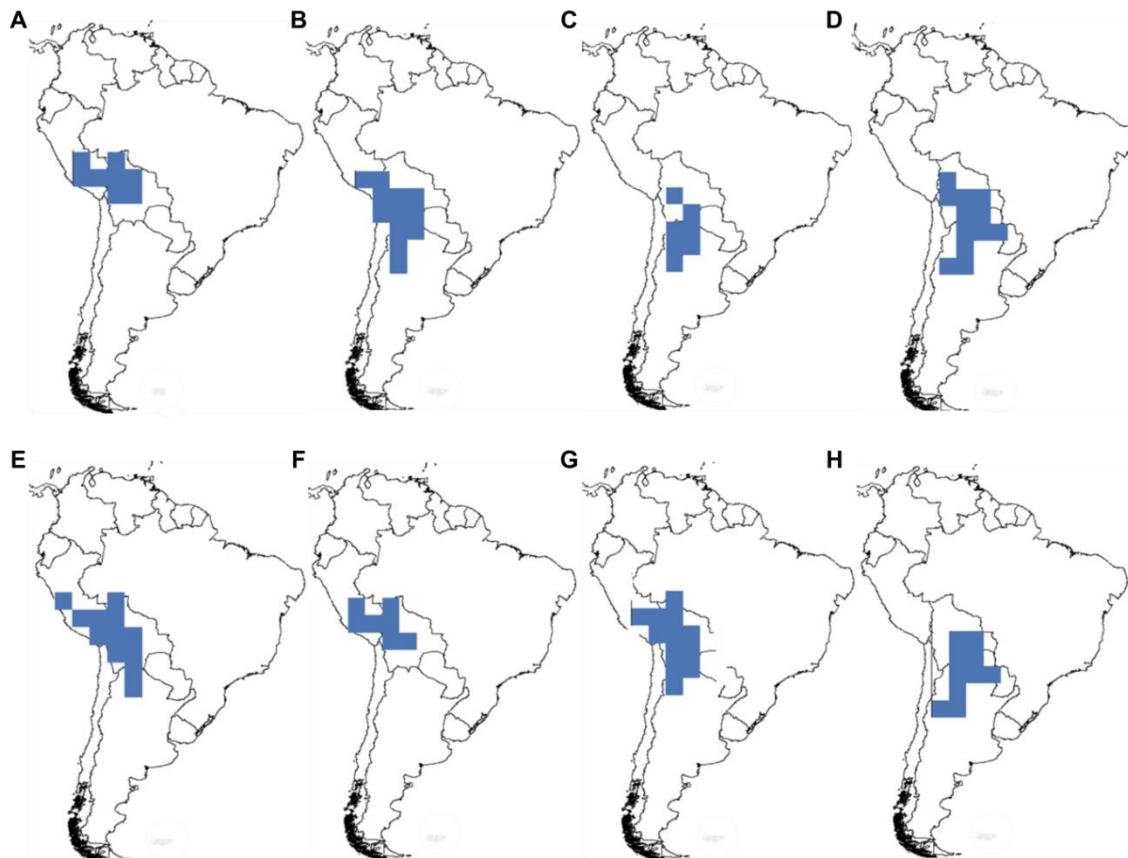


**Figura 2.3.6.1.** Reconstrucción del área ancestral para la tribu Akodontini *sensu lato*. A) Probabilidad (expresada en porcentaje) de ocurrencia del área ancestral por provincia biogeográfica, B) Regionalización de Morrone (2014) con las provincias biogeográficas utilizadas para el análisis.

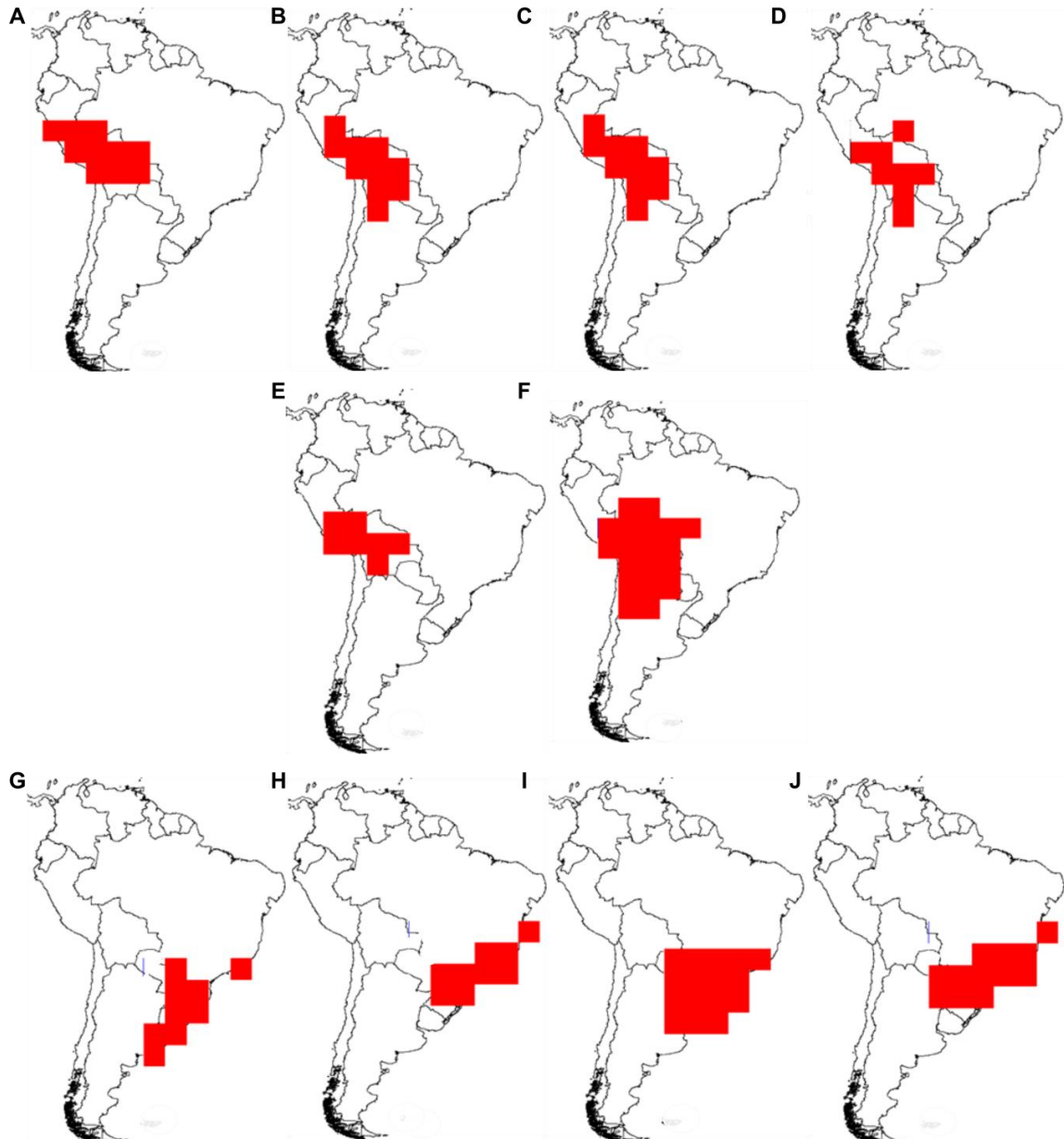




**Figura 2.3.6.2.** Única área de consenso de endemismo detectada para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 2° x 2°. Área de endemismo ubicada al oeste de Sudamérica (Bolivia, Perú).



**Figura 2.3.6.3.** Áreas de consenso de endemismo detectadas para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 3° x 3°. Áreas de endemismo ubicadas al oeste de Sudamérica (Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay, Perú).



**Figura 2.3.6.4.** Áreas de consenso de endemismo detectadas para Akodontini por NDM/VNDM utilizando celdas de 4° x 4°. Áreas de endemismo ubicadas al suroeste (A-F) y sudeste (G-J) de Sudamérica (Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay, Perú, Uruguay).

---

## APÉNDICES

---

## APÉNDICE 1

Taxonomía actual de la tribu Akodontini basado en Pardiñas *et al.* 2017a (con adiciones de acuerdo a Abreu-Junior *et al.* 2019, Peçanha *et al.* 2019, Brandão *et al.* 2021 y Abreu-Junior *et al.* 2021).

Familia Cricetidae Fischer, 1817

Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843

Tribu Akodontini Cockerell y Printz, 1914

*Akodon* Meyen, 1833

*Akodon aerosus* Thomas, 1913

*Akodon affinis* (Allen, 1912)

*Akodon albiventer* Thomas, 1897

*Akodon azarae* (Fischer, 1829)

*Akodon boliviensis* Meyen, 1833

*Akodon budini* (Thomas, 1918)

*Akodon caenosus* Thomas, 1918

*Akodon cursor* (Winge, 1887)

*Akodon dayi* Osgood, 1916

*Akodon dolores* Thomas, 1916

*Akodon fumeus* Thomas, 1902

*Akodon iniscatus* Thomas, 1919

*Akodon josemariarguedasi* Jiménez, Pacheco y Vivas, 2013

*Akodon juninensis* Myers, Patton y Smith, 1990

*Akodon kadiweu* Brandão, Percequillo, D'Elía, Paresque y Carmignotto, 2021

*Akodon kofordi* Myers y Patton, 1989

*Akodon kotosh* Jiménez y Pacheco, 2016

*Akodon lindberghi* Hershkovitz, 1990

*Akodon lutescens* Allen, 1901

*Akodon mimus* (Thomas, 1901)

*Akodon mollis* Thomas, 1894

*Akodon montensis* Thomas, 1913

*Akodon mystax* Hershkovitz, 1998

*Akodon orophilus* Osgood, 1913

*Akodon paranaensis* Christoff, Fagundes, Sbalqueiro, Mattevi y Yonenaga- Yassuda, 2000

*Akodon pervalens* Thomas, 1925

*Akodon philipmyersi* Pardiñas, D'Elía, Cirignoli y Suárez, 2005

*Akodon polopi* Jayat, Ortiz, Salazar- Bravo, Pardiñas y D'Elía, 2010

*Akodon reigi* González, Langguth y Oliveira, 1998

*Akodon sanctipaulensis* Hershkovitz, 1990

*Akodon siberiae* Myers y Patton, 1989

*Akodon simulator* Thomas, 1916

*Akodon spegazzinii* Thomas, 1897

*Akodon subfuscus* Osgood, 1944

*Akodon surdus* Thomas, 1917

*Akodon sylvanus* Thomas, 1921

*Akodon toba* Thomas, 1921

*Akodon torques* (Thomas, 1917)

*Akodon varius* Thomas, 1902

*Bibimys* Massoia, 1980

*Bibimys chacoensis* (Shamel, 1931)

*Bibimys labiosus* (Winge, 1887)

*Bibimys torresi* Massoia, 1980

*Blarinomys* Thomas, 1896

*Blarinomys breviceps* (Winge, 1887)

*Brucepattersonius* Hershkovitz, 1998

*Brucepattersonius griserufescens* Hershkovitz, 1998

*Brucepattersonius iheringi* (Thomas, 1896)

*Brucepattersonius nebulosus* Abreu-Junior, Vilela, Christoff, Valiati y Percequillo, 2019

*Brucepattersonius soricinus* Hershkovitz, 1998

*Castoria* Pardiñas, Geise, Ventura y Lessa, 2016

*Castoria angustidens* (Winge, 1887)

*Deltamys* Thomas, 1917

*Deltamys araucaria* Marques-Quintela, Bertuol, González, Cordeiro-Estrela, Freitas y Gonçalves, 2017

*Deltamys kempii* Thomas, 1917

*Gyldenstolpia* Pardiñas, D'Elía y Teta, 2009  
*Gyldenstolpia fronto* (Winge, 1887)  
*Gyldenstolpia planaltensis* (Avila-Pires, 1972)  
*Juscelinomys* Moojen, 1965  
*Juscelinomys candango* Moojen, 1965  
*Juscelinomys huanchacae* Emmons, 1999  
*Kunsia* Hershkovitz, 1966  
*Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830)  
*Lenoxus* Thomas, 1909  
*Lenoxus apicalis* (Allen 1900)  
*Necomys* Ameghino, 1889  
*Necomys amoenus* (Thomas 1900)  
*Necomys lactens* (Thomas 1918)  
*Necomys lilloi* Jayat, D'Elía, Ortiz y Teta, 2016  
*Necomys lasiurus* (Lund, 1840)  
*Necomys lenguarum* (Thomas, 1898)<sup>18</sup>  
*Necomys obscurus* (Waterhouse, 1837)  
*Necomys punctulatus* (Thomas, 1894)  
*Necomys urichi* (Allen y Chapman, 1897)  
*Oxymycterus* Waterhouse, 1837<sup>19</sup>  
*Oxymycterus amazonicus* Hershkovitz, 1994  
*Oxymycterus caparaoe* Hershkovitz, 1998  
*Oxymycterus dasytrichus* (Schinz, 1821)  
*Oxymycterus delator* Thomas, 1903  
*Oxymycterus hiska* Hinojosa, Anderson y Patton, 1987

---

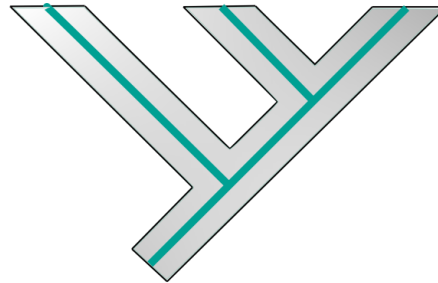
<sup>18</sup> Si bien *N. lenguarum* se mantiene en diversos catálogos y compilaciones, en rigor de lo que se sabe de esta forma nominal, todo sugiere que se trata de un sinónimo junior de *N. lasiurus* (véase Pardiñas *et al.* 2018). Esto resulta independiente de que exista un clado, de distribución netamente chaqueña, que deba ser diferenciado específicamente, en cuyo caso se debería acuñar un nuevo nombre.

<sup>19</sup> A la fecha en que se ha concluido este manuscrito de tesis, una nueva especie del género *Oxymycterus* se encuentra en proceso de publicación. Se trata de una nueva entidad propuesta para denominar a las poblaciones tradicionalmente referidas como *Oxymycterus paramensis* en las cordilleras peruanas de Vilcabamba y Vilcanota (U. Pardiñas, com. pers.).

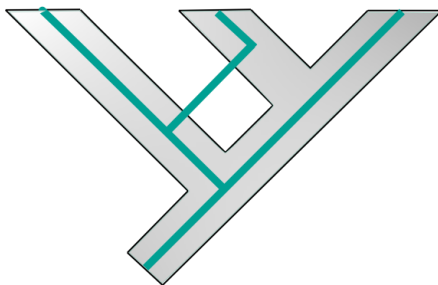
*Oxymycterus hucucha* Hinojosa, Anderson y Patton, 1987  
*Oxymycterus inca* Thomas, 1900  
*Oxymycterus itapeby* Peçanha, Marques-Quintela, Ribas, Althoff, Maestri, Gonçalves y Freitas, 2019  
*Oxymycterus josei* Hoffmann, Lessa y Smith, 2002  
*Oxymycterus juliacae* Allen, 1900  
*Oxymycterus nasutus* (Waterhouse, 1837)  
*Oxymycterus nigrifrons* Osgood, 1944  
*Oxymycterus paramensis* Thomas, 1902  
*Oxymycterus quaestor* Thomas, 1903  
*Oxymycterus rufus* (Fischer, 1814)  
*Oxymycterus wayku* Jayat, D'Elía, Pardiñas, Miotti y Ortiz, 2008  
*Podoxymys* Anthony, 1929  
*Podoxymys roraimae* Anthony, 1929  
*Scapteromys* Waterhouse, 1837  
*Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920  
*Scapteromys meridionalis* Marques-Quintela, Gonçalves, Althoff, Sbalqueiro, Barbosa y Freitas, 2014  
*Scapteromys tumidus* (Waterhouse, 1837)  
*Thalpomys* Thomas, 1916  
*Thalpomys cerradensis* Hershkovitz, 1990  
*Thalpomys lasiotis* Thomas, 1916 (Winge, 1887)  
*Thaptomys* Thomas, 1916  
*Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829)

## APÉNDICE 2

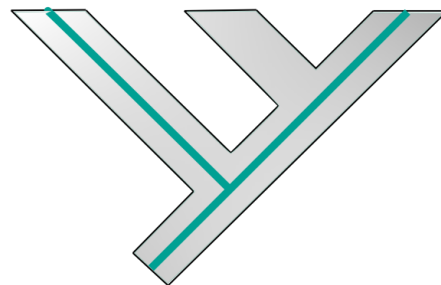
Tipos de eventos coevolutivos en asociaciones parásito-hospedador. Adaptado de Page (2003).



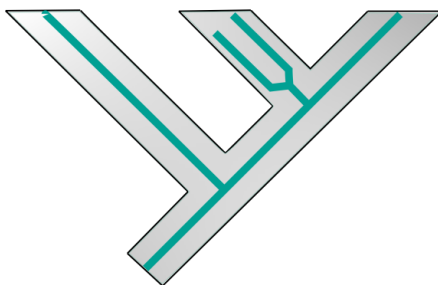
**Coespeciación**



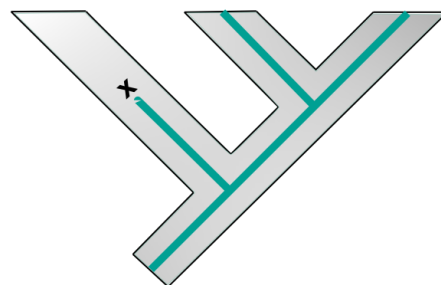
**Cambio de hospedador**  
Host switching



**"Missing the boat"**



**Duplicación**



**Extinción**

■ Hospedador  
■ Parásito



### APÉNDICE 3

Especímenes examinados en el presente estudio. Los acrónimos de las instituciones en las que se encuentra depositado el material son los siguientes: ARGENTINA: Centro Nacional Patagónico (CNP; Puerto Madryn), Colección Nacional de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN, Buenos Aires), Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata (MLP; La Plata), Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (MMP, Mar del Plata) y Colección de vertebrados fósiles del Instituto Miguel Lillo (PVL, Tucumán); BRASIL: Museu Nacional do Rio de Janeiro [MNRJ, Río de Janeiro], Museu de Zoologia da Universidade do São Paulo (MZUSP, São Paulo), Museu de Zoologia, Departamento de Biología Animal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa (MZUFV, Minas Gerais); COLOMBIA: Colección de mamíferos “Alberto Cadena García” de la Universidad Nacional de Colombia (ICN, Bogotá), Colección Teriológica de la Universidad de Antioquía (CTUA, Medellín), Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (IAvH, Villa de Leyva); ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: American Museum of Natural History (AMNH, Nueva York), The Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH, Washington) y Museum of Vertebrate Zoology (MVZ, Berkeley); VENEZUELA: Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS, Caracas). \* Material tipo.

#### *Abrawayaomys chebezi* (n=1)

**ARGENTINA.**- Misiones: i) Parque Provincial Urugua-í (CNP 3631).

#### *Abrawayaomys ruschii* (n=7)

**BRASIL.** – Minas Gerais: i) São Sebastião das Águas Claras, Macacos (MN 73415), ii) Vicosa, 6 Km SW, Mata Da Prefeitura, Station G-63 (USNM 552416), Rio de Janeiro: Angra dos Reis, Aldeia Sapucaí, Terra Indígena de Bracuí (MN 67557), São Paulo: i) Capão Bonito, Ribeirão Grande (MZUSP 35264, 35265, 35266, 35267),

#### *Akodon aerosus* (n=15)

**PERÚ.**- Cusco: i) 72 km NE (by road) Paucartambo (MVZ 166777, 166778, 166781, 166782, 166787, 166789, 166791, 170064), Junin: Chanchamayo, 3 miles southwest of San Ramón (AMNH 231305, 231308, 231311, 231312), Puno: i)

Carabaya, Santo Domingo, Inca Mines (FMNH 20108\*), ii) San Román, Juliaca, Inca Mines (AMNH 16540, 16545).

*Akodon affinis* (n=14)

**COLOMBIA.-** Antioquía: i) Medellín, Santa Elena, El Llano (CTUA 3837); ii) Don Matías, Colón, El Chupadero (CTUA 3871, 3872, 3873, 3874, 3876); iii) Santa Rosa de Osos, Guanacas, Reserva Bosques de Niebla (CTUA 4807, 4808), iv) Retiro, 4 Km. al sur del municipio, vereda Puente Pelaez, finca Cañaverel antiguamente parte de la finca El Sinu (ICN 16089, 16090), Pereira: i) Vereda La Pastora, cañon de La Cascada (ICN 12893), Valle del Cauca: i) 4 km NW San Antonio (MVZ 124076, 124077), ii) Salento, W Quindío (USNM 199581).

*Akodon albiventer* (n=15)

**ARGENTINA.-** Jujuy: i) Cochinoca (MZUSP1033), ii) 0.5 mi E Tilcara (MVZ 119934), iii) NOA 9. Sierra de Zenta, Humauaca (CNP 6059, 6065),

**CHILE.-** Tarapacá: Putre i) 1 mi W (NMNH 541637, 541638, 541639), ii) 5 mi W (NMNH 541646, 541647), iii) ca 2 km S (by air) (FMNH 129988, 129990, 129994, 129995), iv) Arica, ca 72 km E & Chapiquina, 10 km S & Putre, 22 km S (FMNH 129978, 129981).

*Akodon azarae* (n=15)

**ARGENTINA.-** Buenos Aires: i) General Pueyrredón. Arroyo de las Brusquitas (CNP 3090, 3108, 3124, 3136, 3143, 3164), ii) Sierra de la Ventana, Parque Provincial Ernesto Tornquist (CNP 3767, 4536, 4539, 4542), iii) Villarino, EEA INTA Hilario Ascasubi, linde norte (CNP 3155, 3095, 3096, 3114, 3115).

*Akodon boliviensis* (n=13)

**PERÚ.-** Puno: i) 4 km E Juli (MVZ 115669, 115670), ii) Masacruz (MVZ 115671), iii) 3.6 km W Munani (MVZ 173023, 173024, 173025, 173026, 173027, 173028), iv) 4.5 km NE (by road) San Antonio (MVZ 173387, 173389, 173390, 173391).

*Akodon budini* (n=13)

**ARGENTINA.-** Jujuy: i) Camino San Francisco-Pampichuela (CNP 5379), ii) NOA12. San Francisco (CNP 3037, 5505, 6039), iii) NOA 6, Río Lozano, 3 km aguas arriba ruta 9, León (CNP 6043), iv) W Montañas de Yala (FMNH 23 353, 23356, 23357, 23362, 2336, 23367, 23370, 39467).

*Akodon dolores* (n=14)

**ARGENTINA.-** Chubut: Playa Fracasso (CNP 833, 1418), Neuquén: i) Chos Malal, 1 km aguas abajo puente RN 40 sobre río Neuquén (CNP 3855, 3868, 4610, 4717, 4811, 4997), Collón Curá, Ea. Santa Teresa, Piedra del Aguila (CNP 4859, 4933), Río Negro: i) Puerto Lobos (CNP 3872, 4998), ii) Establ. El Cóndor, 500 m tranquera, boca del río Negro (CNP 3849, 4900).

*Akodon iniscatus* (n=12)

**ARGENTINA.-** Chubut: i) Paso de Indios, Los Altares (CNP 1030, 1226, 1253, 1417, 1462, ii) Pico Salamanca (CNP 2296, 2311), Río Negro: Puerto Lobos (CNP 4870, 4871, 4876, 4880, 4881).

*Akodon lindberghi* (n=7)

**BRASIL.-** Distrito Federal Brasilia: Fundacion Zoo-Botanica (FMNH 128292, 128293, 128294, 128295, 128296, 128297, 128298).

*Akodon mimus* (n=17)

**BOLIVIA.-** Cochabamba: Capinota, Corani (AMNH 268797, 268798, 268799, 268800), La Paz: i) Cotapata, Santa Barbara (AMNH 264916, 264917, 264918, 264920, 264921), ii) Bolivia, La Paz, Inquisivi, Pongo (FMNH 53984, 53985), Santa Cruz: 1) Caballero, 11 kilometers by road northwest of Torrecillas (AMNH 275471).

**PERÚ:** Puno: Agualani, 9 km N Limbani (MVZ 171745, 171746, 171747, 171751, 173815).

*Akodon paranaensis* (n=12)

**BRASIL.-** Paraná: Piraquara (MZUSP 29088, 290089, 29090, 29092, 29093, 29095), Río de Janeiro: Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Abrigo Rebouças (MN 69735, 69741), Río Grande do Sul: Aratiba (MZUSP 29119, 29120, 29121, 29126).

*Akodon philipmyersi* (n=10)

**ARGENTINA.-** Misiones: i) Estancia Santa Inés, Ruta N° 105 km 10 (CNP 739\*, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748).

*Akodon sanctipaulensis* (n=11)

**BRASIL.-** São Paulo: i) Primeiro Morro (94514, 94515, 94516\*, 94517, 94518, 94519, 94765), ii) Morretinho (FMNH 94520), iii) Itapetininga (NMNH 484227, 484230, 484521).

*Akodon spegazzinii* (n=14)

**ARGENTINA.-** Catamarca: ) Ambato, Las Chacritas, aproximadamente 28 km al NNW de Singuil, sobre Ruta Provincial N° 1 (CNP 1493), ii) Mogote Las Trampas, aproximadamente 15 km al NW de Chumbicha, 2300 m (CNP 1492). San Juan: Parque Nacional San Guillermo (CNP 3245, 3246), Tucumán: i) Carapunco, km 81 de la Ruta Provincial N° 307 (CNP 1491), ii) La Cruz, Cumbre del Taficillo, Parque Biológico Sierra de San Javier, 1907 m (CNP 1490), ii) Caleu Caleu (FMNH 30181, 30183, 30184, 30189, 30190, 30191, 30192, 34997).

*Akodon toba* (n=9)

**ARGENTINA.-** Santiago del Estero: Amamá (CNP 5325), ii) (CNP 5373, 5376).

**PARAGUAY.-** Presidente Hayes: i) 8 km NE of Juan de Zalazar (MVZ 192862, 192879), ii) Trans-Chaco Hwy, km 412; Experimental Farm, 2 km W Cruze Pioneros-Pioneros (FMNH 164178, 164179, 164180, 164183).

*Akodon sylvanus* (n=2)

**ARGENTINA.-** Jujuy: i) La Antena, Sierra del Centinela, al S de El Fuerte, 2350 m (CNP 1482), ii) La Herradura, 12 km al SW de El Fuerte, sobre Ruta Provincial N° 6, 1428 m. (CNP 1485).

*Bibimys chacoensis* (n=6)

**ARGENTINA.-** Chaco: i) 7 km S Puerto Las Palmas (CNP 1891), ii) Cancha Larga (CNP 756), iii) Las Palmas, Rio Quia (NMNH 236239), Misiones: El Dorado

(CNP 761), iv) Estancia Santa Inés, Ruta N° 105 km 10 (CNP 762), v) Leandro N. Alem (CNP 792).

*Bibimys labiosus* (n=10)

**BRASIL.-** Minas Gerais: i) Poços de Caldas (MZUSP CAP 009, 023, 098, 114, 115, 116, MZUSP 33053, 33236), ii) Viçosa (MN 62061, 62062).

*Bibimys torresi* (n=1)

**ARGENTINA.-** Buenos Aires: Delta del Paraná (CNP 6067).

*Blarinomys breviceps* (n=12)

**BRASIL.-** Bahía: i) Una, Vila Brasil (MZUSP 34369), Espirito Santo: i) Castelo, 3 km nordeste de Forno Grande (MN 29446, 29450, 29453, 29464), ii) Aracruz, Microbacias (Aracruz SA) (MN37029), Rio de Janeiro: i) Valença, Santuário Serra Concórdia (MN 68882), ii) Visconde de Mau, Fazenda Marimbondo (MN 70224, 70225, 70226), iii) Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Brejo da Lapa (MN 71774), iv) Terezopolis, Fazenda Boa Fe, E Rio (NMSM 304577).

*Brucepattersonius griserufescens* (n=5)

**BRASIL.-** Minas Gerais: i) Alto Caparaó: Parque Nacional de Caparaó, 1.4 km N 1.75 km W Pico da Bandeira, Terreirão (FMNH 230354, 230355, 230356), ii) Parque Nacional do Caparaó, Pico da Bandeira (MN 32016, 32017).

*Brucepattersonius iheringi* (n=12)

**ARGENTINA.-** Misiones: i) Caingúas, Alrededores del asentamiento aborigen Kaaguy Poty, 1 km al NNO de la intersección de la Ruta Provincial 7 y el arroyo Cuña Pirú (CNP 972, 1973, 3006), ii) Parque Provincial Urugua-í (CNP 3728, 3732, 4825, 5506, 5507), iii) Parque Provincial Moconá, sendero de la Gruta (CNP 2331), iv) Refugio Moconá (CNP 1999), v) RP2, 6 km NE arroyo Paraíso (CNP 1933), vi) Salto El Paraíso (CNP 1932).

*Brucepattersonius soricinus* (n=9)

**BRASIL.-** São Paulo: i) Salesópolis, Estacao Biologica de Boraceia, 3 km E, 28 km SE Biritiba-Mirim (MVZ 183036, 191469, 183037), ii) Ribeirao Fundo (FMNH

94480\*), iii) Primeiro Morro (FMNH 94448, 94470, 94474, 94505), iv) Morretinho (FMNH 94499).

*Castoria angustidens* (n=10)

**ARGENTINA.-** Misiones: i) 6 km N Arroyo el Paraíso (CNP 449).

**BRASIL.-** Minas Gerais: Caparaó, Terreirão (MN 69584, 69597, 69654, 69655, 69657, 69666, 69673), Paraná: Piraquara (MZUSP 29127, 29128).

*Deltamys kempfi* (n=12)

**ARGENTINA.-** Buenos Aires: i) Berisso, La Balandra, Club de Pesca La Terraza (CNP 581, 893, 3086, 3087, 4141, 5239, 5355, 5371, 6293, 6294), ii) Delta del Paraná (CNP 4345,4346).

*Gyldenstolpia planaltensis* (n=10)

**BRASIL.-** Distrito Federal, Brasília: i) Jardim Zoológico de Brasília (MACN 23616, MN 21300\*, MN 21835, 21839, 21842, 21845, 21846, 21847, 21849, 21850).

*Juscelinomys candango* (n=9)

**BRASIL.-** Distrito Federal, Brasília: i) Terrenos da Fundação Zoobotânica de Brasília (MN 23870\*, 23871, 30026, 30027, 30028, 30029, 30030, 30031, 30032).

*Juscelinomys huanchacae* (n=5)

**BOLIVIA.-** Santa Cruz: Velasco, Parque Nacional Kempff Mercado i) Mangabalito (USNM 584508, 584509), ii) Los Fierros (USNM 584510, 584511, 584512).

*Kunsia tomentosus* (n=9)

**BOLIVIA.-** Santa Cruz: i) Parque Nacional Noel Kempff Mercado a) Campamento “Huanchaca II” (VCC 114), b) Mangabalito (USNM 584518-LHE 1620), ii) Serrania Huanchaca (MHNNKM-LHE 1405), Beni: i) San Joaquín (FMNH 122710, USNM 364760), ii) 15 km N de San Joaquín (FMNH 122711).

**BRASIL.-** Goiás, Mineiros, Parque Nacional das Emas (MN 62567, 62569, 62570).

*Lenoxus apicalis* (n=23)

**BOLIVIA.-** La Paz: i) Larecaja, Nequejahuirá (AMNH 72621, 72604, 72605, 72610, 72611, 72622, 72624), ii) Sud Yungas, Río Unduavi (AMNH 264855).

**PERÚ.-** Puno: i) Sandía, Santo Domingo (AMNH 16065), ii) Carabaya, Santo Domingo, Inca Mines (FMNH 20106), iii) Carabaya, Santo Domingo (FMNH 52612, 52613), iv) Ocanaque, 10 mi N Limbani (MVZ 116112), v) Ocanaque, 6 mi N Limbani (MVZ 116666), vi) 14 km W Yanahuaya (MVZ 171511, 171512, 171513, 171514, 171515, 171516, 171517, 172656, 172567).

*Necromys amoenus* (n=18)

**BOLIVIA.-** Cochabamba: i) Arani, 9.5 km by road SE of Rodeo, 2.5 km by road to ENTEL antena, 3875 msnm (AMNH 260890, 260903, 260904, 260905, 260906).

**PERÚ.-** Puno: i) 5 miles northwest of Puno (AMNH 213566), ii) 11 km W and 12 km S Ananea (MVZ172893), iii) 12 km S Santa Rosa [de Ayaviri], iv) Hacienda Collacachi (FMNH 49673, 49674, 49675, 49676, 49677, 49678), Cusco: 20 km N (by road) Paucartambo, km 100 (MVZ 171563, 172881, 172882, 172883, 72885).

*Necromys lactens* (n=7)

**ARGENTINA.-** Jujuy: i) Bárcena, aproximadamente 3 km al S, sobre Ruta Nacional Nº 9, 1808 msnm (CNP 1486), ii) NOA 6, Río Lozano, 3 km aguas arriba ruta 9, León (CNP 1487, 6040), iii) 1 mi W León (MVZ 119940), iv) Mountains W of Yala (FMNH 23366), Salta: Abra de Ciénaga Negra, app. 3 km al SE, 3090 m (CNP 1487).

**BOLIVIA.-** Tarija: Narvaez, ca 10 km by road W (FMNH 162771).

*Necromys lasiurus* (n=17)

**ARGENTINA.-** Buenos Aires: Parque Provincial Ernesto Tornquist, Sierra de la Ventana (CNP 4537, 4540, 4571, 4581, 4582, 4583, 4588, 4421), Corrientes: i) Estación Biológica Ctes (ex Caprim) (CNP 3079, 3080, 4671), ii) Finca La Adelita, Laguna Paiva (CNP 3040, 3057, 3061, 3069), Formosa: Estación de Animales Silvestres Guaycolec, Ruta Nacional 11, km 1201 (CNP 3749, 5011).

*Necromys obscurus* (n=9)

**ARGENTINA.-** Buenos Aires: i) Balcarce, INTA-Balcarce (CNP 3053), ii) General Alvarado, Arroyo de las Brusquitas (CNP 3039, 3047, 3054, 3056, 3066, 3067), iii) Estación San José (CNP 6031, 6033).

*Necromys urichi* (n=12)

**COLOMBIA.-** Cesar: Valledupar, Villanueva, Sierra Negra (NMNH 280759, 280761, 280762, 280766, 280769).

**VENEZUELA.-** Mérida: (ICN 15143, 15144), Sucre: Arismendi, Finca Vuelta Larga, 9.7 km, by road, SE Guaraunos (AMNH 257293, 257299, 25730, 257301), Localidad no registrada (MACN 188)

*Oxymycterus amazonicus* (n=11)

**BRASIL.-** Mato Grosso: Aripuana (NMNH 546007, 546008, 546009, 546010, 546011, 546012, 546013, 546014, 546015), Pará: Rio Tapajos, Fordlandia (FMNH 94523, 94524\*).

*Oxymycterus dasytrichus* (n=12)

**BRASIL.-** Pernambuco: Caruaru, i) Fazenda Caruaru (MN 33145, 33147, 33148), ii) Sítio Serra dos Cavalos (MN 33144), Rio Grande do Sul: (MZUSP 24166), Río de Janeiro: i) Angra dos Reis (MN 24930), ii) Nova Friburgo (MZUSP 2771), iii) Teodoro Sampaio, Serra do Diabo (MZUSP 8837, 8838, 8857, 8864, 8894).

*Oxymycterus delator* (n=12)

**BRASIL.-** São Paulo: Reserva Biológica do Alto Paranapiacaba (MZUSP 35157), Tocantins: UHE Peixe (MZUSP 35158).

**PARAGUAY.-** Canindeyu: 13.3 km N (by road) Curuguaty (MVZ 192992, 193002, 193024, 192991, 192993, 192994, 192995, 192997, 192998, 192999).

*Oxymycterus paramensis* (n=12)

**ARGENTINA.-** Jujuy: NOA12. San Francisco (CNP 850, 852, 5250).

**BOLIVIA.-** Cochabamba: Carrasco (AMNH 264209, 264210, 264211).

**PERÚ:** Cusco: Ollantaytambo (NMNH 194699, 194700, 194701, 194702, 194704, 195115).



*Oxymycterus quaestor* (n=13)

**ARGENTINA.-** Misiones: Arroyo Paranay-Guazu (=R Paranay) (FMNH 26756\*)

**BRASIL.-** Santa Catarina: i) Colonia Hansa (FMNH 34354, 34355), ii) Joinville (FMNH 34377, 34383), São Paulo: Varjao (NMNH 484400, 484401, 484402, 484403, 484404, 484405), Rio de Janeiro: i) Teresópolis, Vale das Antas (MN 67494), ii) Petrópolis, Rodovia BR040, Km 79, sentido Juiz de Fora (MN 79597).

*Oxymycterus rufus* (n=17)

**ARGENTINA.-** Corrientes: i) Reserva Santo Domingo 20 km al N de Paso de los Libres (CNP 5003, 5060), ii) Finca La Adelita, Laguna Paiva (CNP 4954), iii) Estación Biológica Ctes (ex Caprim) (CNP 4941, 4983, 4985), Entre Ríos: Estancia Santa Ana de Carpinchorí (CNP 4945, 4951, 4952, 4955, 4964), Buenos Aires: Parque Provincial Ernesto Tornquist, Sierra de la Ventana (CNP 3799, 3809, 3846, 3292, 3297, 4587).

*Podoxymys roraimae* (n=6)

**VENEZUELA.-** Bolívar: i) Gran Sabana, Monte Roraima (AMNH 75582, 75583, 75584, 75585, 75586\*), (MHNLS 8860).

*Scapteromys aquaticus* (n=16)

**ARGENTINA.-** Chaco: i) 7 km S Puerto Las Palmas (CNP 4146), ii) Selvas del Río de Oro (CNP 713, 716), Buenos Aires: i) Berriso (CNP 715, 718, 719, 720, 725), ii) Punta Lara (MN 62304, 62305, 62306, 62307, 62308, 62309, 623010, 623011).

*Scapteromys tumidus* (n=11)

**URUGUAY.-** Canelones: i) Balnearios, Salinas (FMNH 122712, 122713), ii) Arroyo Mosquitos, R8 km 59 (MN 32855), San José: i) Puerto de Arazati (MZUSP 10070), ii) Rio Santa Lucia (FMNH 122714), Treinta y Tres, 16 kilómetros al sur suroeste de la desembocadura del río Tacuari (AMNH 206315, 206316, 206317, 206318, 206320, 206321)

*Thalpomys lasiotis* (n=7)

**BRASIL.-** Distrito Federal: Brasília, i) Laboratório Universidade de Brasília (MN 60198), ii) Brasília, Fundacion Zoo-Botanica (FMNH 128326, 128327), iii)

Parque Nacional de Brasília (MN 75700, 75703), Rio de Janeiro: i) Seropédica, Biotério da Área de Biología, UFRRJ (MN 60200, 60201).

*Thaptomys nigrita* (n=12)

**ARGENTINA.-** Misiones: i) Balneario Municipal Aristóbulo del Valle sobre A° Cuña Pirú (CNP 1791, 1826, 1827, 1828, 1832, 1839, 1929, 1931), ii) San Pedro, Refugio Moconá (CNP 1938, 3008, 3010, 3011).

## APÉNDICE 4

Números de acceso en GenBank y vouchers de los especímenes incluidos en los análisis filogenéticos y cálculos de distancias genéticas (citb). \*  
Secuencias generadas en este estudio.

	Citb		DMP1		GHR		IRBP		RAG1	
	N° acceso	Voucher	N° acceso	Voucher	N° acceso	Voucher	N° acceso	Voucher	N° acceso	Voucher
<i>Akodon aerosus</i>	-	-	-	-	KC953235	MVZ172847	KC953350	MVZ172847	KC953471	MVZ172847
<i>Akodon aerosus</i>	KC841346	FMNH174951	KC857388	FMNH174951	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon aerosus</i>	KC841410	TTU84936	KC857452	TTU84936	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon aerosus</i>	KT965001	TTU85216	-	-	KT950891	TTU85216	KT950916	TTU85216	-	-
<i>Akodon aerosus</i>	-	MSB265525 *	-	MSB265525 *	-	MSB265525 *	-	MSB265525 *	-	MSB265525 *
<i>Akodon affinis</i>	-	JEC 172	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon affinis</i>	MK419958	JLP16689	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	KC841341	FMNH162731	KC857383	FMNH162731	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	KC841342	FMNH162741	KC857384	FMNH162741	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	KC841357	MSB67115	KC857399	MSB67115	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	KC841385	OMNH30017	KC857430	OMNH30017	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	-	SAC30 *	-	-	-	-	-	SAC30 *	-	-
<i>Akodon albiventer</i>	-	UP655 *	-	UP655 *	-	UP655 *	-	UP655 *	-	UP655 *
<i>Akodon azarae</i>	-	-	-	-	-	-	MF097705	TTU49098	MF097816	TTU49098
<i>Akodon azarae</i>	DQ444328	GD264	-	-	-	-	AY277422	GD264	-	-

<i>Akodon azarae</i>	-	JT1 *	-	-	-	JT1 *	-	-	-	JT1 *
<i>Akodon azarae</i>	KC841351	MSB200115	KC857393	MSB200115	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon azarae</i>	KC841352	MSB204744	KC857394	MSB204744	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon azarae</i>	-	PPA647 *	-	-	-	PPA647 *	-	PPA647 *	-	PPA647 *
<i>Akodon boliviensis</i>	KC841361	MSB67141	KC857403	MSB67141	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon boliviensis</i>	KC841367	MSB68571	KC857410	MSB68571	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon boliviensis</i>	KY753934	FMNH162747	-	-	KC953236	FMNH162747	KC953351	FMNH162747	-	-
<i>Akodon boliviensis</i>	M35691	MVZ171607	KC857420	MVZ171607	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon budini</i>	-	UP693 *	-	UP693 *	-	UP693 *	-	UP693 *	-	UP693 *
<i>Akodon caenosus</i>	KC841333	CML3306	KC857377	CML3306	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841344	FMNH162756	KC857386	FMNH162756	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841356	MSB63579	KC857398	MSB63579	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841359	MSB67134	KC857401	MSB67134	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841362	MSB67144	KC857404	MSB67144	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841387	OMNH34355	KC857432	OMNH34355	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841391	OMNH36486	KC857444	OMNH36486	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	KC841406	OMNH38619	KC857451	OMNH38619	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon cursor</i>	KC841339	FMNH141622	KC857382	FMNH141622	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon cursor</i>	KF815391	MN78918	-	-	-	-	KF815410	MN78918	-	-
<i>Akodon dayi</i>	-	-	-	-	MF074855	USNM584504	MF097706	USNM584504	MF097817	USNM584504
<i>Akodon dayi</i>	-	-	KC857374	AMNH262745	-	-	-	-	-	-

<i>Akodon dolores</i>	-	-	-	-	MF074856	OMNHN36058	MF097707	OMNHN36058	MF097818	OMNHN36058
<i>Akodon dolores</i>	AY273904	UPPY16	-	-	-	-	AY277423	UPPY16	-	-
<i>Akodon dolores</i>	EU260472	OMNH35926	KC857436	OMNH35926	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon dolores</i>	EU260474	OMNH35928	KC857438	OMNH35928	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon dolores</i>	EU260475	OMNH35927	KC857437	OMNH35927	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon fumeus</i>	-	-	-	-	MF074857	TTU14547	MF097708	TTU14547	MF097819	TTU14547
<i>Akodon fumeus</i>	KC841332	AMNH260580	KC857372	AMNH260580	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon fumeus</i>	KC841371	MSB70703	KC857414	MSB70703	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon fumeus</i>	KC841375	MSB87113	KC857418	MSB87113	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon iniscatus</i>	-	-	-	-	MF074858	OMNHN23611	MF097709	OMNHN23611	MF097820	OMNHN23611
<i>Akodon iniscatus</i>	AY273917	MVZ182655	-	-	-	-	AY277424	MVZ182655	-	-
<i>Akodon iniscatus</i>	KC841337	FMNH129845	KC857380	FMNH129845	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon iniscatus</i>	-	PNG1140 *	-	-	-	PNG1140 *	-	PNG1140 *	-	PNG1140 *
<i>Akodon josemariarguedasi</i>	MK419965	MUSM42522	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon josemariarguedasi</i>	MK419973	MUSM46177	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon juninensis</i>	M35698	MVZ173038	KC857422	MVZ173038	-	-	-	-	MF097821	MVZ173038
<i>Akodon kofordi</i>	KC841365	MSB68528	KC857408	MSB68528	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon kofordi</i>	KY753935	MVX171670	-	-	KC953237	MVZ171670	KC953352	MVZ171670	KC953472	MVZ171670
<i>Akodon kotosh</i>	MK419960	MUSM18951	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon kotosh</i>	MK419962	MUSM18961	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon lindberghi</i>	AF184057	MN48026	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Akodon lutescens</i>	KC841358	MSB67133	KC857400	MSB67133	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon lutescens</i>	KC841370	MSB70519	KC857413	MSB70519	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon lutescens</i>	KY753936	MVZ173248	-	-	KC953238	MVZ173248	-	-	KC953473	MVZ173248
<i>Akodon mimus</i>	M35710	MVZ171752	-	MVZ171752 *	KC953239	MVZ171752	AY277425	MVZ171512 *	KC953474	MVZ171752
<i>Akodon mimus</i>	-	MSB236507 *	-	MSB236507 *	-	MSB236507 *	-	MSB236507 *	-	MSB236507 *
<i>Akodon mimus</i>	-	MVZ171747 *	-	MVZ171747 *	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon mimus</i>	-	MSB234964 *	-	MSB234964 *	-	MSB234964 *	-	MSB234964 *	-	MSB234964 *
<i>Akodon mollis</i>	-	-	-	-	MF074859	TTU104487	-	-	MF097822	TTU104487
<i>Akodon mollis</i>	KC841350	MSB196736	KC857392	MSB196736	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon mollis</i>	KC841372	MSB70722	KC857415	MSB70722	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon mollis</i>	KC841373	MSB70738	KC857416	MSB70738	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon mollis</i>	KC841376 a	MSB92704	KC857419	MSB92704	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon montensis</i>	KC841363	MSB67433	KC857406	MSB67433	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon montensis</i>	KC841364	MSB67439	KC857407	MSB67439	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon montensis</i>	KF815436	MN78725	-	-	-	-	KF815409	MN78725	-	-
<i>Akodon montensis</i>	-	UP1034 *	-	UP1034 *	-	UP1034 *	-	UP1034 *	-	UP1034 *
<i>Akodon mystax</i>	AY273907	MN48070	-	-	-	-	AY277428	MN48070	-	-
<i>Akodon orophilus</i>	KC841335	FMNH129235	KC857378	FMNH129235	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon orophilus</i>	KC841336	FMNH129237	KC857379	FMNH129237	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon paranaensis</i>	EU579471	TK66311	-	-	-	-	EU649035	TK66311	-	-

<i>Akodon philipmyersi</i>	-	LTU723 *	-	LTU723 *	-	LTU723 *	-	-	-	LTU723 *
<i>Akodon polopi</i>	-	AC09 *	-	AC09 *	-	AC09 *	-	AC09 *	-	AC09 *
<i>Akodon reigi</i>	EF621305	GD624	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon siberiae</i>	AY273909	NK12801	-	-	-	-	AY277430	NK12081	-	-
<i>Akodon simulator</i>	EU260481	OMNH30004	KC857428	OMNH30004	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	-	UP3019 *	-	UP3019 *	-	UP3019 *	-	UP3019 *	-	UP3019 *
<i>Akodon spegazzinii</i>	AY196165	UPAC008	-	-	-	-	AY277431	UP AC008	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	KC841379	OCGR4105	KC857423	OCGR4105	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	KC841392	OMNH36501	KC857445	OMNH36501	-	-	MF097711	OMNHN36501	MF097824	OMNHN36501
<i>Akodon spegazzinii</i>	KC841393	OMNH37288	KC857446	OMNH37288	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	KC841395	OMNH37398	KC857447	OMNH37398	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	KC841396	OMNH37431	KC857448	OMNH37431	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon subfuscus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	MF097825	MUSN_LAC89
<i>Akodon subfuscus</i>	M35694	MVZ172969/70	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon sylvanus</i>	DQ683180	JPJ590	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon sylvanus</i>	DQ683181	JPJ925	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon toba</i>	AY273910	TK66486	-	-	-	-	AY277433	TK66486	-	-
<i>Akodon toba</i>	-	CG406 *	-	CG406 *	-	CG406 *	-	CG406 *	-	CG406 *
<i>Akodon toba</i>	KC841374	MSB80493	KC857417	MSB80493	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon torques</i>	KC841345	FMNH172222	KC857387	FMNH172222	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon torques</i>	KC841347	FMNH174966	KC857389	FMNH174966	-	-	-	-	-	-

<i>Akodon torques</i>	KC841348	FMNH175011	KC857390	FMNH175011	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon torques</i>	KC841349	FMNH175033	KC857391	FMNH175033	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon torques</i>	M35700	MVZ17120	KC857421	MVZ17120	KC953240	MVZ171720	AY277432	MVZ171720	KC953475	MVZ171720
<i>Akodon varius</i>	-	-	KC857373	AMNH262675	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon varius</i>	EU260478	NK21723	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bibimys chacoensis</i>	-	CL001 *	-	-	-	CL001*	AY277435	CL001 *	-	CL001*
<i>Bibimys chacoensis</i>	-	LTU596 *	-	-	-	LTU596 *	-	LTU596 *	-	LTU596 *
<i>Bibimys labiosus</i>	DQ444329	MN62062	-	-	-	-	AY277436	MN62062	-	-
<i>Bibimys torresi</i>	-	CNP6067 *	-	-	-	-	-	CNP6067 *	-	CNP6067 *
<i>Blarinomys breviceps</i>	AY275112	CIT1391	-	-	-	-	AY277437	CIT1391	-	-
<i>Blarinomys breviceps</i>	-	MZUFV3675 *	-	MZUFV3675 *	-	MZUFV3675 *	-	MZUFV3675 *	-	MZUFV3675 *
<i>Brucepattersonius griserufescens</i>	MN32009	MN32009								
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	KY753956	MVZ183250	-	MVZ183250	KC953247	MVZ183250	AY277438	MVZ183250	-	MVZ183250
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	CG136 *	-	CG136 *	-	CG136 *	-	-	-	CG136 *
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	CG140 *	-	-	-	CG140 *	-	-	-	CG140 *
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	CG151 *	-	-	-	-	-	-	-	CG151 *
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	CG152 *	-	-	-	CG152 *	-	-	-	CG152 *
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	LTU374 *	-	LTU374 *	-	LTU374 *	-	-	-	LTU374 *
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	LTU872 *	-	-	-	LTU872 *	-	-	-	-



<i>Brucepattersonius iheringi</i>	-	UP728 *	-	-	-	UP728 *	-	-	-	-
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	AY277486	MVZ183036 *	-	MVZ183036 *	-	-	AY277439	MVZ186036	-	MVZ183036 *
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	KF815439	MN78954	-	-	-	-	KF815412	MN78954	-	-
<i>Castoria angustidens</i>	-	-	-	-	MH057719	MZUFV1150	-	-	MH057696	MZUFV1150
<i>Castoria angustidens</i>	AY273908	LGVA1	-	-	-	-	AY277429	LGVA1	-	-
<i>Deltamys kempii</i>	AY195862	MNHN4151	-	-	-	-	AY277444	MNHN4151	-	-
<i>Deltamys kempii</i>	-	UP42 *	-	UP42 *	-	UP42 *	-	UP42 *	-	UP42 *
<i>Juscelinomys huanchacae</i>	AY275118	LHE1616	-	-	-	-	AY277452	LHE1616	-	-
<i>Juscelinomys huanchacae</i>	AY275119	LHE1617	-	-	-	-	AY277453	LHE1617	-	-
<i>Juscelinomys huanchacae</i>	KY754009	USNM584508	-	-	-	-	-	-	MF097871	USNM584508
<i>Kunsia tomentosus</i>	-	-	-	-	-	-	KC953386	USNM584516	KC953511	USNM584516
<i>Kunsia tomentosus</i>	AY275121	LHE1620	-	-	-	-	AY277455	LHE1620	-	-
<i>Lenoxus apicalis</i>	-	-	-	MSB236074 *	-	MSB236074 *	-	MSB236074 *	-	MSB236074 *
<i>Lenoxus apicalis</i>	-	MSB240453 *	-	MSB240453 *	-	MSB240453 *	-	MSB240453 *	-	-
<i>Lenoxus apicalis</i>	-	MVZ172657 *	-	MVZ172657 *	-	-	-	-	-	MVZ172657 *
<i>Lenoxus apicalis</i>	U03541	MVZ171512 *	-	MVZ171512 *	KC953270	MVZ171512 *	KC953388	MVZ171512 *	KC953512	MVZ171512 *
<i>Necromys amoenus</i>	-	-	-	-	KC953285	MVZ172877 *	MF097768	MVZ172877 *	KC953529	MVZ172877 *
<i>Necromys amoenus</i>	-	JPJ1318 *	-	-	-	-	-	JPJ1318 *	-	JPJ1318 *
<i>Necromys amoenus</i>	-	MVZ172877 *	-	MVZ172877 *	-	MVZ172877 *	-	MVZ172877 *	-	MVZ172877 *
<i>Necromys lactens</i>	EF531647	JPJ630	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Necromys lactens</i>	EF531648	JPJ721	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Necromys lasiurus</i>	-	-	-	-	-	UP231 *	-	UP231 *	-	UP231 *
<i>Necromys lasiurus</i>	AY273912	TK64302	-	-	-	-	AY277459	TK64302	-	-
<i>Necromys lasiurus</i>	-	MR7 *	-	MR7 *	-	MR7 *	-	MR7 *	-	-
<i>Necromys lenguarum</i>	KF815437	MN69989	-	-	-	-	KF815415	MN69989	-	-
<i>Necromys lilloi</i>	KX255687	MACN26687	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Necromys lilloi</i>	KX255688	MACN26688	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Necromys lilloi</i>	KX255689	MACN26689	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Necromys obscurus</i>	-	LTU806 *	-	LTU806 *	-	LTU806 *	-	-	-	LTU806 *
<i>Necromys urichi</i>	AY273918	AMNH257281	-	-	-	-	AY277462	AMNH257281	-	-
<i>Necromys urichi</i>	AY273919	AMNH257287	-	-	-	-	AY277463	AMNH257287	-	-
<i>Oxymycterus amazonicus</i>	-	-	-	-	MF074915	USNM549815	-	-	MF097910	USNM549815
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	-	EEB806 *	-	-	-	-	-	EEB806 *	-	-
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	KY754090	MVZ183127	-	-	-	-	-	-	MF097911	MVZ183127
<i>Oxymycterus delator</i>	-	-	-	-	MF074916	MVZ197931	MF097780	MVZ197931	MF097912	MVZ197931
<i>Oxymycterus delator</i>	-	MVZ192995 *	-	MVZ192995 *	-	-	-	MVZ192995 *	-	MVZ192995 *
<i>Oxymycterus hiska</i>	-	-	-	-	KC953306	MVZ171518 *	KC953430	MVZ171518 *	KC953554	MVZ171518 *
<i>Oxymycterus hiska</i>	U03542	MVZ171518	-	MVZ171518 *	-	MVZ171518 *	AY277467	MVZ171518 *	-	MVZ171518 *
<i>Oxymycterus itapeby</i>	MK331133	MHNCI5140	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus itapeby</i>	MK331134	MHNCI5141	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus itapeby</i>	MK331135	MHNCI1704	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus itapeby</i>	MK331136	MHNCI3593	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Oxymycterus itapeby</i>	MK331137	MHNCI3595	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus josei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	MF097913	MVZ193035
<i>Oxymycterus josei</i>	AF175288	MVZ183264	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus josei</i>	AF175289	MVZ183265	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus josei</i>	MK331138	MVZ193036	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxymycterus nasutus</i>	-	-	-	-	KC953307	MVZ182701	AY277468	MVZ182701	KC953555	MVZ182701
<i>Oxymycterus paramensis</i>	-	-	-	-	MF074917	OMNHN34968	MF097781	OMNHN34968	MF097914	OMNHN34968
<i>Oxymycterus paramensis</i>	-	UP701 *	-	-	-	UP701 *	-	UP701 *	-	UP701 *
<i>Oxymycterus rufus</i>	-	-	-	-	-	ROB131 *	-	-	-	ROB131 *
<i>Oxymycterus rufus</i>	-	-	-	-	MF074918	OMNHN30079	MF097782	OMNHN30079	MF097915	OMNHN30079
<i>Oxymycterus rufus</i>	AY275126	UPAC004	-	-	-	-	AY277469	UP_AC04	-	-
<i>Oxymycterus rufus</i>	AY275127	UP033	-	-	-	-	AY277470	UP33_CNP5248	-	-
<i>Oxymycterus rufus</i>	-	CG398 *	-	-	-	CG398 *	-	-	-	CG398 *
<i>Oxymycterus rufus</i>	-	PY02 *	-	PY02 *	-	-	-	PY02 *	-	-
<i>Podoxymys roraimae</i>	KM816650	PK3335	-	-	-	-	KM816651	PK3335	-	-
<i>Scapteromys aquaticus</i>	AY275131	BAL509	-	-	-	-	AY277475	BAL509	-	-
<i>Scapteromys aquaticus</i>	AY275132	UMMZ174991	-	-	-	-	AY277476	UMMZ174991	-	-
<i>Scapteromys aquaticus</i>	-	LTU616 *	-	LTU616 *	-	LTU616 *	-	LTU616 *	-	LTU616 *
<i>Scapteromys meridionalis</i>	KF536937	H10	-	-	-	-	-	-	-	JR358 *
<i>Scapteromys tumidus</i>	AY275133	MVZ183269	-	-	-	-	AY277477	MVZ193269	-	-
<i>Scapteromys tumidus</i>	AY445557	MVZ183267	-	-	KC953326	MVZ183267	AY163637	MVZ183267	KC953576	MVZ183267

<i>Thalpomys cerradensis</i>	AY273915	MZUSP30400	-	-	-	-	AY277480	MZUSP30400	-	-
<i>Thalpomys cerradensis</i>	AY273916	MZUSP30397	-	-	-	-	AY277481	MZUSP30397	-	-
<i>Thalpomys lasiotis</i>	AY310351	CRB1586	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalpomys lasiotis</i>	AY310352	CRB1588	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thaptomys nigrita</i>	AF108666	MVZ183044	-	-	-	-	AY277482	MVZ183044	-	-
<i>Thaptomys nigrita</i>	KY754165	MVZ183040	-	-	KC953337	MVZ183040	-	-	KC953588	MVZ183040
<i>Thaptomys nigrita</i>	-	LTU395 *	-	-	-	LTU395 *	-	LTU395 *	-	LTU395 *
<b>Grupo externo</b>										
<i>Abrawayaomys chebezi</i>	KR069109	CG184 *	-	-	-	CG184 *	-	CG184 *	-	-
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	JX949186	CMUFLA906	-	-	-	-	JX949182	CMUFLA906	-	-
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	JX949187	BO27	-	-	-	-	JX949183	BO27	-	-
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	JX949188	MZUSP 32319	-	-	-	-	JX949184	MZUSP32319	-	-
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	JX949189	MN67557	-	-	-	-	JX949185	MN67557	-	-
<i>Abrothrix hirta</i>	U03530	MVZ154494	-	-	KC953233	MVZ154494	KC953347	?	KC953469	MVZ154494
<i>Aegialomys xantheolus</i>	EU074632	TK135790	-	-	-	-	EU273420	TK135790	-	-
<i>Aepeomys lugens</i>			-	-	-	-	DQ003722	MNHN4350	-	-
<i>Amphinectomys savamis</i>	EU579480	MV97005	-	-	-	-	AY163579	?	-	-
<i>Andalgalomys pearsoni</i>	JQ434418	MSB80512	-	-	-	-	JQ434398	MSB80512	-	-
<i>Andinomys edax</i>	JQ434419	MSB70545	-	-	-	-	JQ434399	MSB70545	-	-
<i>Arvicola terrestris</i>	AY275106	MVZ155884	-	-	-	-	AY277407	MVZ155884	-	-
<i>Auliscomys sublimis</i>	JQ434421	MSB75260	-	-	-	-	JQ434402	MSB75260	-	-

<i>Baiomys musculus</i>	EF989933	ROM97641	-	-	EF989735	ROM97641	KC953360	ROM_JM48_3	KC953479	ROM_JM48_3
<i>Calassomys apicalis</i>	JQ434425	GDE2012	-	-	-	-	KX431561	MG2650	-	-
<i>Calomys laucha</i>	AY033190	NK72376	-	-	-	-	JQ434404	MSB80539	-	-
<i>Cricetus cricetus</i>	AJ490302	?	-	-	KC953253	MVZ155880	AY277410	MVZ155880	KC953488	MVZ155880
<i>Delomys sp.</i>	KF317031	JFV226	-	-	-	-	KC953369	MVZ182789	-	-
<i>Drymoreomys albimaculatus</i>	EU579487	MVZ182088	-	-	-	-	EU649042	MVZ182088	-	-
<i>Eligmodontia typus</i>	AF108692	MVZ182681	-	-	-	-	AY277445	MVZ182681	-	-
<i>Eremoryzomys polious</i>	EU579483	FMNH129243	-	-	-	-	AY163624	FMNH129243	-	-
<i>Euneomys chinchilloides</i>	AY275115	UPLB018	-	-	KC953259	LB018	AY277446	UPLB018	KC953498	LB018
<i>Euryoryzomys maonnelli</i>	GU126538	AMNH272669	-	-	-	-	AY163620	AMNH272678	-	-
<i>Galenomys garleppi</i>	JQ434423	AMNH262814	-	-	-	-	JQ434410	AMNH262814	-	-
<i>Geoxus valdivianus</i>	AY275116	CAV001	-	-	-	-	AY277448	CAV001	-	-
<i>Graomys griseoflavus</i>	AY275117	UP278	-	-	-	-	AY277449	UP278	-	-
<i>Handleyomys alfaroi</i>	EU579489	TK93700	-	-	-	-	EU649044	TK93700	-	-
<i>Handleyomys intectus</i>	EU579490	CADV088	-	-	-	-	AY163584	ICN16093	-	-
<i>Holochilus brasiliensis</i>	GU126517	GD081	-	-	-	-	AY163585	GD081	-	-
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	EU579499	MHNLS8061	-	-	-	-	AY163621	MHNLS8061	-	-
<i>Irenomys tarsalis</i>	U03534	MVZ155839	-	-	KC953268	MVZ155839	AY277450	MVZ155839	AY294962	MVZ155839
<i>Isthmomys pirrensis</i>	DQ836298	?	-	-	EF989747	ROM116309	EF989847	ROM116309	-	-
<i>Juliomys ossitenuis</i>	EF127517	MN69752	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juliomys pictipes</i>	-	-	-	-	KC953269	MVZ182079	KC953385	MVZ182079	KC953510	MVZ182079

<i>Loxodontomys micropus</i>	AY275122	EPU001	-	-	KC953273	EPU001	AY277457	EPU001	-	-
<i>Lundomys molitor</i>	JQ966241	MCNU2302	-	-	-	-	JQ966805	MCNU2302	-	-
<i>Melanomys caliginosus</i>	EU340020	TK135894	-	-	-	-	KC953397	-	-	-
<i>Mesocricetus auratus</i>	AM904612	MauCytb06	-	-	-	-	AY163591	?	-	-
<i>Microrhynchomys minutus</i>	AF108698	MVZ173975	-	-	KC953276	MVZ:173975	AY163592	MVZ166666	KC953522	MVZ173975
<i>Microtus californicus</i>	EF506105	MVZ216595	-	-	-	-	KC953401	MVZ207423	-	-
<i>Myospalax aspalax</i>	AF326272	?	-	-	-	-	AY326097	MSB100576	-	-
<i>Neacomys spinosus</i>	EU579504	MVZ155014	-	-	-	-	AY163597	MVZ155014	-	-
<i>Nectomys squamipes</i>	GU126522	FMNH141632	-	-	-	-	EU273419	TK63841	-	-
<i>Neomicroxusbogotensis</i>	MT240520	UIS-MZ1596 *	-	-	-	-	MT249798	UIS-MZ1596 *	-	-
<i>Neomicroxusbogotensis</i>	MT240522	UIS-MZ1299 *	-	-	-	-	MT249797	UIS-MZ1299 *	-	-
<i>Neomicroxus latebricola</i>	HQ731490	QCAZ4167	-	-	-	-	KF437367	QCAZ4167	-	-
<i>Neomicroxus latebricola</i>	-	MECN3727 *	-	-	-	MECN3727 *	-	MECN3727 *	-	-
<i>Neomicroxus latebricola</i>	-	MECN3734 *	-	MECN3734 *	-	MECN3734 *	-	MECN3734 *	-	-
<i>Neotoma floridana</i>	AF294344	TK52115	-	-	-	-	KC953411	OSU_OK107	-	-
<i>Neotomys ebriosus</i>	JQ434424	MSB87134	-	-	-	-	JQ434413	MSB87134	-	-
<i>Nephelomys albigularis</i>	EU579505	AMNH268125	-	-	-	-	AY163614	AMNH268125	-	-
<i>Nesomys rufus</i>	AF160592	Nruf508	-	-	-	-	AY326099	FMNH151915	-	-
<i>Nesoryzomys swarthi</i>	EU340014	ASNHC10003	-	-	-	-	AY163601	ASNHC10003	-	-
<i>Neusticomys monticolus</i>	KF359515	ACUNHC900	-	-	-	-	KR105605	QCAZ6531	-	-
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	AY195801	TK101875	-	-	KC953296	MSB45815	KC953421	MSB45815	MF097905	MSB45815

<i>Oecomys concolor</i>	JF693876	MVZ155005	-	-	-	-	KC953424	MVZ:192947	-	-
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	GU126529	AMNH257262	-	-	-	-	AY163611	AMNH257262	-	-
<i>Onychomys leucogaster</i>	EF989959	ROM114892	-	-	EF989759	ROM114892	EF989860	ROM114892	-	-
<i>Oryzomys palustris</i>	GU126539	TTU75311	-	-	-	-	AY163623	TTU75311	-	-
<i>Ototylomys phyllotis</i>	AY009789	FN32783	-	-	-	-	KC953429	ROM35529	-	-
<i>Paynomys macronyx</i>	U03533	MVZ155800	-	-	KC953252	MVZ155800	AY277441	MVZ155800	-	-
<i>Peromyscus leucopus</i>	EF989979	ROM101861	-	-	EF989779	ROM101861	EF989880	ROM101861	-	-
<i>Phaenomys ferrugineus</i>	KM065876	CM3400	-	-	-	-	KM065877	CM3400	-	-
<i>Phodopus sungorus</i>	AJ973390	?	-	-	-	-	KC953439	?	-	-
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	U86833	MFS1324	-	-	-	-	AY163632	MVZ182703	AY963253	MFS1324
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	GU126547	GD065	-	-	-	-	AY163633	GD065	-	-
<i>Punomys kofordi</i>	JQ434426	VPT 1890	-	-	KC953318	VPT1890	JQ434414	VPT1890	KC953565	VTP1890
<i>Reithrodon auritus</i>	EU579474	MVZ182704	-	-	-	-	AY163634	MVZ182704	-	-
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	EF990003	ROM114901	-	-	EF989803	ROM114901	EF989904	ROM114901	-	-
<i>Rhagomys longilingua</i>	KY754141	?	-	-	F074926	FMNH175218	DQ003723	FMNH175218	-	-
<i>Rheomys sp.</i>	KJ921706	KU159017	-	-	-	-	KC953451	ROM101294	-	-
<i>Rhipidomys maonneli</i>	AY275130	MVZ160082	-	-	-	-	AY277474	MVZ160082	-	-
<i>Salinomys delicatus</i>	EU377608	OMNH23602	-	-	MF074929	OMNHN23602	JQ434415	OMNH23602	MF097940	OMNHN23602
<i>Scolomys ucayalensis</i>	EU579518	AMNH272721	-	-	MF074930	AMNH272721	AY163638	AMNH272721	MF097941	AMNH272721
<i>Scotinomys teguina</i>	AF108705	UMMZ3373	-	-	-	-	AY277415	MVZ191230	-	-
<i>Sigmodon hispidus</i>	AF425227	TK90616	-	-	-	-	AY277479	NK27055	-	-

<i>Sigmodontomys alfari</i>	EU074635	USNM449895	-	-	KC953332	USNM449895	AY163641	USNM449895	-	-
<i>Sooretamys angouya</i>	GU126534	MNRJ50234	-	-	-	-	KC953456	MVZ192961	-	-
<i>Tanyuromys aphantus</i>	JF693877	KU161003	-	-	-	-	JF693878	KU161003	-	-
<i>Tapecomys wolffsohni</i>	U86834	MSB67270	-	-	-	-	KC953460	MSB63364	AY963185	MSB67270
<i>Thomasomys aureus</i>	U03540	MVZ170076	-	-	KC953338_	MVZ170076	AY277483	MVZ170076	KC953589	MVZ170076
<i>Transandinomys talamancae</i>	GU126544	USNM449894	-	-	-	-	KC953465	MSB91815	-	-
<i>Tylomys nudicaudus</i>	DQ179812	TK41551	-	-	-	-	AY163643	ROM103590	-	-
<i>Wiedomys cerradensis</i>	KF317057	MN67022	-	-	MH057724	MN67022	-	-	MH057703	MN67022
<i>Wiedomys cerradensis</i>	KF815445	MN71267	-	-	-	-	KF815422	MN71267	-	-
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	AY275134	MVZ197567	-	-	-	-	AY277485	MVZ197567	-	-
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	GU126549	AMNH257321	-	-	-	-	AY163645	AMNH257321	-	-



## APÉNDICE 5

Números de acceso en GenBank de los especímenes de *Trichuris* spp. incluidos en el análisis de codivergencia.

<b>Especie</b>	<b>Citocromo b</b>	<b>Citocromo oxidasa</b>	<b>ITS2</b>
<b><i>Grupo interno</i></b>			
<i>Trichuris baina</i>	LN899574	HG934465	HG934431
	LN899575	HG934466	HG934432
	LN899576	HG934467	HG934433
	LN899582	LN899586	LT549472
<i>Trichuris massoi</i>	LT221888	LT221884	LT221880
	LT221889	LT221885	LT221881
	LT221890	LT221886	LT221882
<i>Trichuris navonae</i>	LN899565	HG934457	HG934434
	LN899566	HG934458	HG934435
	LN899567	HG934459	HG934436
	LN899568	HG934460	HG934437
	LN899569	HG934461	HG934438
	LN899570	HG934462	HG934439
	LN899571	HG934463	HG934440
	LN899572	HG934464	HG934441
	LN899573	----	HG934442
	LN899584	----	HG934443
----	----	HG934444	
<i>Trichuris pardinasi</i>	LN899577	HG934451	HG934445
	LN899578	HG934452	HG934446
	LN899579	HG934453	HG934447
	LN899580	HG934454	HG934448
	LN899581	HG934455	HG934449
	----	HG934456	----
<b><i>Grupo externo</i></b>			
<i>Trichuris arvicolae</i>	LM994698	FR851284	FR849660
<i>Trichuris muris</i>	LM994701	HE653130	FN543175

APÉNDICE 6

Matriz de caracteres morfológicos (n=183) para representantes vivientes y fósiles de la tribu Akodontini y el grupo externo.

*Abrawayaomys ruschii*

1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	2
1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1
1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2
1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0
1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1
2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
1	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0
1	0	1	1	0	3	1	0	1	0	0
1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0
1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0
0	1	0	[12]	1	0	0	0	0	1	1
0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	?	?	?				

*Akodon aerosus*

1	0	0	0	1	0	0	0	?	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	1	0	1	1	0	1
0	0	1	1	?	1	1	?	0	0	2
0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1
?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1
1	0	0	0	0	0	1	1	0	[01]	1
2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
2	0	0	0	0	0	1	1	0	[01]	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0
1	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	2	0	[01]	1	1	1	1	1
1	1	0	1	2	2	0	1	1	1	0
0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon affinis*

0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	1
1	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0
0	0	?	?	0	0	0	1	1	1	1
0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?

?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	1	1	0	1	0	1	0	0	[01]	0
2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
1	0	0	1	0	?	1	[01]	?	?	?
0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?
0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0
1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1
1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	2	2	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	2	1	0	1	2	1	0
2	1	1	0	0	0	1	?	?	?	0
1	1	1	?	?	?	?				

*Akodon albiventer*

2	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1
1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1
0	0	2	1	0	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1
0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1
1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon azarae*

1	0	0	0	1	0	0	0	?	1	1
1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?
?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	[01]
0	2	?	2	?	1	1	0	1	1	1
1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0
1	?	1	0	0	1	1	0	1	0	1
1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0
0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	1	1				

*Akodon boliviensis*

1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1
1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	?	?	0	1	1	0	1
0	0	1	1	?	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	0	0	0	1	?	1
0	2	0	2	1	0	1	1	1	1	1
1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0
1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0
0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon budini*

1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1
1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	?
?	0	1	0	1	0	0	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1
1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
1	?	?	0	2	0	0	1	1	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
1	0	1	1	2	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	?	?				

*Akodon dolores*

1	0	1	0	1	1	0	0	?	1	1
1	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?
?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1
0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0

0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0
1	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0
1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	1	1				

*Akodon iniscatus*

1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	?
?	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0
1	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0
0	1	0	2	0	0	1	0	1	0	1
1	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	1	1				

*Akodon lindberghi*

1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	1
0	0	1	1	?	1	1	1	0	0	2
0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1
1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1
1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0
0	?	0	0	0	0	1	0	0	-	1
0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	[01]	1	2	0	1	1	1	0
0	1	1	0	0	0	0	1	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon mimus*

1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	1
1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	?	1	0	1

0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	?
?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1
0	?	?	?	?	?	?	0	2	0	1
1	0	[01]	1	1	0	1	1	0	0	0
2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
2	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0
0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0
0	1	0	1	0	2	0	0	1	1	0
[01]	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1
1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	1	0	[01]	1	1	2	1	1
2	[01]	0	1	2	2	0	0	1	1	0
0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	?	?	1	1				

*Akodon paranaensis*

1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	?	0	1
1	0	1	1	?	1	1	?	?	0	2
0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	0	1	?	1	1	0	1	0	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0
1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
1	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0
0	0	0	2	0	0	1	1	1	1	1
1	1	0	0	2	2	0	?	1	1	0
1	1	0	0	1	0	0	0	?	?	0
0	0	1	1	?	?	?				

*Akodon philipmyersi*

1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	0	?	0
0	?	?	1	1	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1
1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
1	0	2	1	0	0	1	[01]	0	0	1
1	0	0	0	[01]	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
0	1	1	0	0	0	1	0	0	-	1
1	0	1	0	2	0	1	2	1	0	0
0	1	0	2	0	0	1	1	0	1	1
1	0	0	1	2	2	0	1	0	1	0

0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	1	1				

*Akodon sanctipaulensis*

0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	1
0	0	1	1	?	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	1
0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0
0	1	0	2	0	0	1	0	1	1	1
1	0	0	1	2	1	0	1	1	1	0
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon spegazzinii*

1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	?
?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	[01]	0
2	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
2	1	2	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0
0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	1	1				

*Akodon toba*

1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1
0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1

1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1
1	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0
0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0
0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	0	2	1	0	?	0	?	0
0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon sylvanus*

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1
0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	0
0	1	0	2	0	0	1	1	2	1	1
1	0	0	1	2	2	0	0	0	1	0
0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
0	1	0	0	1	1	1				

*Bibimys chacoensis*

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	[01]
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1
1	1	1	0	[01]	1	1	1	0	0	0
1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
1	[01]	[01]	0	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	2	2	0	0	2	1	0	0
0	1	0	0	-	0	1	0	0	1	1
?	1	1	1	2	2	1	?	1	0	1
1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	[01]
0	0	1	0	0	1	1				

*Bibimys labiosus*



2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0
1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	[01]
?	?	0	0	?	0	?	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1
0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1
0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
1	?	1	0	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	1	2	0	0	2	1	?	0
0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1
0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	1	?	?	1
0	1	1	?	?	?	?				

*Bibimys torresi*

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	[01]
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	1
0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	1	2	0	0	2	1	0	0
1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	?
1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Blarinomys breviceps*

0	1	0	[01]	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0
?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0
1	1	1	1	3	0	1	1	0	0	0
0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0
1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
0	1	0	2	0	1	0	1	1	0	1
1	1	1	1	2	0	0	1	0	-	1

0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	1
0	0	0	1	0	1	0	?	1	0	1
1	1	0	1	0	1	0	1	?	?	0
?	?	0	0	1	0	1	1	1	0	?
1	1	0	1	?	?	?				

*Brucepattersonius griserufescens*

1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
1	1	0	1	0	1	1	1	0	?	1
1	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0
?	?	?	?	?	?	?	0	2	0	1
1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	0
2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	[01]
1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0
0	?	0	0	1	0	1	1	0	-	1
1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1
0	0	0	2	2	0	1	1	1	1	1
1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1
1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
1	1	0	1	1	1	1				

*Brucepattersonius iheringi*

1	0	0	[01]	1	0	0	0	1	1	1
1	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0
0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1
1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0
?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	1
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0
1	2	1	0	0	1	0	1	1	1	0
2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0
0	1	0	0	1	0	1	1	0	-	1
1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1
0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1
1	[01]	0	1	1	2	0	0	1	1	1
1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
1	1	0	1	1	1	1				

*Brucepattersonius soricinus*

1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
1	0	1	1	0	1	1	1	0	?	1
1	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0

?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	1
1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
2	2	1	0	0	1	0	1	1	1	0
2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
0	1	1	1	[01]	0	0	0	1	0	1
1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0
0	1	0	0	1	0	1	1	0	-	1
1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1
0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1
1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1
1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
1	1	0	1	1	1	1				

*Castoria angustidens*

1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1
0	0	0	1	?	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	0	[01]	0	0	0	1	1	0	0	0
2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0
0	1	1	1	0	1	1	0	0	-	0
1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0
0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
1	1	0	1	?	?	?				

*Deltamys kempii*

1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	2
?	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1
?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1
1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0
1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	[01]
0	1	1	0	1	0	1				

*Gyldenstolpia planaltensis*

1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1
1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	1	?	?	2
1	?	1	0	?	1	0	0	0	0	2
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	0	?	?	?	?	1	0	0	0
1	0	[01]	0	0	0	0	0	0	1	1
2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
2	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0
1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0
1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0
0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	1
0	1	1	1	1	0	-	0	2	0	1
2	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Juscelinomys candango*

1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1
?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	0	?	?	0	0	0	1	0	1	2
1	1	1	0	?	1	0	0	1	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0
1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0
2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0
0	1	1	2	0	2	1	0	0	1	0
1	?	1	1	2	0	1	0	0	-	1
1	0	?	2	2	0	0	1	1	0	0
1	0	0	2	2	1	0	1	2	1	1
1	0	0	1	1	2	2	0	1	1	0
1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Juscelinomys huanchacae*

1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	1
1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	0	?	?	0	0	0	1	0	1	2
1	1	1	0	0	1	0	0	1	?	0
0	?	?	?	?	?	?	?	?	4	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	1	0	2	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1

0	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0
1	?	1	1	2	0	1	0	0	-	1
1	0	0	2	?	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	-	0	?	1	?	0	?
1	1	0	1	?	1	2	?	?	1	?
?	?	1	0	0	0	1	1	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Kunsia tomentosus*

1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	2
1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	1	1	0	1	2
1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	2
0	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1
?	?	0	0	1	0	1	1	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1
2	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1
2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0
1	0	0	2	0	0	-	0	0	-	0
0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0
1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0
0	1	0	2	2	[01]	0	0	0	1	1
0	1	1	1	2	1	0	0	0	?	0
0	?	0	0	1	1	1	1	?	?	0
1	1	0	?	?	?	?				

*Lenoxus apicalis*

2	1	0	1	2	0	0	1	0	1	1
1	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?
?	0	?	?	1	0	[01]	1	1	0	1
1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0
?	?	?	?	?	?	?	0	2	0	0
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1
2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1
0	?	0	1	2	0	1	1	0	-	1
0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	1
2	1	0	1	2	1	0	?	1	1	0
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Necromys amoenus*

2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	1

0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1
1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1
1	1	1	2	0	2	0	0	1	1	0
0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1
0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	-	0	0	0	1	1	1
0	0	0	0	2	1	2	0	1	1	0
0	?	1	0	0	0	0	1	?	?	0
1	1	1	?	?	?	?				

*Necromys lactens*

1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
2	1	0	0	0	1	0	[01]	1	1	1
2	1	0	0	0	[01]	1	1	1	0	1
1	0	0	0	[01]	1	1	2	0	0	0
0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0
0	1	1	1	0	1	1	0	2	1	1
1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
0	?	1	0	1	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	1	0	1				

*Necromys lasiurus*

1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	?
?	1	1	2	?	?	?	?	?	2	[01]
0	2	0	1	?	?	?	0	0	0	1
1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0
0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	0	-	0	1	0	0	0	1
0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0

0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	[01]
0	1	1	1	1	0	1				

*Necromys obscurus*

0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	?
?	1	1	2	1	1	0	0	1	2	1
0	2	0	0	?	?	?	0	0	0	1
1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1
0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
0	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	1
0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
1	1	1	1	1	0	1				

*Necromys urichi*

1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	1
?	?	0	0	0	1	?	0	0	0	1
1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
2	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
1	0	2	1	0	0	1	1	0	1	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1
0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1
0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
0	1	1	0	1	0	1	1	?	?	?
?	?	1	1	?	?	?				

*Oxymycterus amazonicus*

1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
1	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2
1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
1	?	?	?	?	?	?	?	?	4	?
?	?	?	?	?	?	?	0	2	0	0
1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1
1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	1

2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	?
0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	0	0	0	1	0	0	1	0	-	1
1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
1	?	0	0	1	1	0	1	1	1	0
1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0
1	1	0	1	?	?	?				

*Oxymycterus dasytrichus*

1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2
1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
1	?	?	?	?	?	?	?	?	4	[01]
?	?	?	?	?	?	?	0	2	0	0
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
2	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0	-	1
1	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0
1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1
1	0	0	1	1	2	0	1	1	1	0
1	1	0	0	1	0	1	1	?	?	0
1	1	0	1	?	?	?				

*Oxymycterus delator*

1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2
1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
1	?	?	?	?	0	?	?	?	4	1
1	1	?	?	?	?	?	0	2	0	0
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
0	1	1	1	0	2	[01]	0	0	1	0
1	0	[01]	0	1	0	1	1	0	-	1
1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	0
1	1	0	1	?	?	?				

*Oxymycterus paramensis*



1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	1	1	4	1
?	?	0	1	?	1	1	0	2	0	0
1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	[01]	1	1	1	1	1	0
0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0
1	0	0	0	1	0	0	1	0	-	1
1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0
1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
1	1	0	1	0	0	0				

*Oxymycterus quaestor*

1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?
?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0
1	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1
?	?	?	?	?	?	?	0	2	0	0
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0
2	1	1	0	0	1	1	[01]	1	1	1
2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0
0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
0	0	0	0	1	0	1	1	0	-	0
1	1	0	2	1	0	1	2	1	0	0
0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0
1	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0
1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
1	1	0	1	?	?	?				

*Oxymycterus rufus*

1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2
1	0	0	0	0	0	0	1	1	4	[01]
1	1	?	1	1	1	1	1	2	0	1
1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
0	1	1	1	0	2	1	0	0	1	0
1	0	0	0	1	0	0	1	0	-	1

1	0	0	2	1	0	1	2	1	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
1	1	0	0	1	2	0	?	0	1	0
0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0
1	1	0	1	0	0	0				

*Podoxymys roraimae*

0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	?	1	0	2
1	1	0	0	?	0	1	0	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1
?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1
1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0
2	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1
1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	?
?	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0
0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1
1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1
1	?	0	0	0	0	-	0	2	1	0
1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Scapteromys aquaticus*

2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1
1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2
1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?
?	0	1	0	1	1	1	1	1	3	1
?	?	1	1	?	1	1	1	0	0	1
1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0
1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1
1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0
0	0	0	2	0	[01]	1	1	2	1	1
2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
2	1	1	0	0	0	1	1	1	[01]	0
0	1	0	1	1	0	1				

*Scapteromys tumidus*

2	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1
1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2
1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1

0	1	[01]	1	?	0	1	1	0	0	1
1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1
2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0
1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0
1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1
1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0
0	0	0	2	0	1	1	1	2	1	1
2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
2	1	1	0	0	0	1	1	1	?	0
0	1	0	1	1	0	1				

*Thalpomys lasiotis*

1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	?	0	1	0	1	1
0	0	2	1	?	?	1	1	0	0	1
?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
?	?	?	?	?	?	?	0	0	[01]	1
1	0	[01]	0	1	1	1	0	0	0	0
2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
1	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1
1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	2	0	2	1	0	0	1	0
0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0
1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
1	0	0	[01]	1	0	-	1	0	1	0
0	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Thaptomys nigrita*

0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1
1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	[12]
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	[01]
0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?
1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
0	0	1	2	0	1	0	0	1	1	0
1	?	1	0	0	0	0	0	1	1	1
1	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0
0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1
1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
1	1	1	1	1	0	0	1	0	[01]	0
0	1	0	0	0	1	1				









?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?
?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	1	0	?	1	?	0
1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon (Abrothrix) magnus* MMPM551

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	0	1	0	1	?	?
?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
?	?	?	?	2	1	2	1	1	?	0
1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Akodon (Abrothrix) magnus* MMPM1079

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?
?	1	?	1	0	0	0	0	1	0	0
0	0	?	?	1	1	1	?	1	?	0
1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Necromys bonapartei* PVL2396



?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?
?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	0	?	?	0	?	0
0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Necomys bonapartei* MDFM0842

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	0	?	?	0	?	0
0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Dankomys simpsoni* MPM1153

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?
?	?	?	1	0	0	0	?	0	0	1
0	0	0	?	?	1	0	?	0	?	0
0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?				

*Dankomys vorohuensis* MMP1064

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	1	0	0	?	?
?	?	1	?	1	1	1	?	?	?	?
?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0
0	0	?	?	0	1	1	?	0	0	0
0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0
0	1	?	?	?	?	?				

*Dankomys vorohuensis* MMPPM1066

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?
?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
?	?	?	?	1	1	0	?	0	?	0
0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0
0	1	?	?	?	?	?				

*Dankomys vorohuensis* MMPPM1077

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

*Scapteromys herskovitzi* MMPM853

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
1	0	0	0	?	0	1	0	?	?	?
2	1	0	0	1	1	1	?	1	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
2	0	?	?	?	1	2	2	0	0	?
?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?
0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1
0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

*Scapteromys herskovitzi* MACNPV10003

?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	0	1	?	2	2	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	0	0	0	0	2	0	?
?	?	1	?	2	1	1	?	?	?	?
0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1
0	1	?	?	1	1	0	?	1	?	?
1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

## APÉNDICE 7

Sinapomorfías y apomorfías morfológicas comunes recuperadas a partir de los 10 árboles más parsimoniosos del análisis cladístico bajo pesos iguales. Los caracteres y sus estados se indican en la sección de resultados. El número de los nodos se indican en el árbol consenso (Fig. 2.3.2.1).

### *Abrawayaomys ruschii*

Todos los árboles: Sin autapomorfías.

### *Akodon aerosus*

Todos los árboles: Carácter 27 0 → 1, Carácter 28 0 → 1, Carácter 63 0 → 1, Carácter 74 0 → 1, Carácter 77 0 → 1, Carácter 89 1 → 2, Carácter 127 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 120 1 → 0, Carácter 156 0 → 1, Carácter 166 1 → 0

### *Akodon affinis*

Todos los árboles: Carácter 125 0 → 1, Carácter 129 0 → 1, Carácter 148 0 → 2, Carácter 163 01 → 2

Algunos árboles: Carácter 1 1 → 0, Carácter 17 0 → 1, Carácter 19 1 → 0, Carácter 32 0 → 1, Carácter 38 1 → 0, Carácter 41 1 → 0, Carácter 68 0 → 1, Carácter 69 0 → 1, Carácter 81 0 → 1, Carácter 86 1 → 0, Carácter 92 0 → 1, Carácter 100 1 → 0, Carácter 104 1 → 0, Carácter 107 1 → 0, Carácter 112 1 → 0, Carácter 116 2 → 1, Carácter 119 1 → 0, Carácter 122 0 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 139 1 → 0, Carácter 147 1 → 2, Carácter 150 0 → 1, Carácter 151 1 → 0, Carácter 152 0 → 1, Carácter 153 1 → 0, Carácter 154 1 → 0, Carácter 155 1 → 0, Carácter 158 1 → 0, Carácter 160 2 → 1, Carácter 162 0 → 1, Carácter 166 01 → 2, Carácter 170 1 → 0, Carácter 172 0 → 1, Carácter 177 0 → 1, Carácter 178 0 → 1

### *Akodon albiventer*

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 2, Carácter 10 1 → 2, Carácter 27 0 → 1, Carácter 28 0 → 1, Carácter 29 0 → 1, Carácter 36 1 → 2, Carácter 70 0 → 1, Carácter 81 0 → 1, Carácter 93 0 → 1, Carácter 95 1 → 0, Carácter 116 1 → 2

Algunos árboles: Carácter 147 1 → 2, Carácter 160 2 → 1

*Akodon azarae*

Todos los árboles: Carácter 65 0 → 1, Carácter 70 0 → 1, Carácter 71 0 → 2, Carácter 134 0 → 1, Carácter 151 01 → 1

Algunos árboles: Carácter 92 0 → 1, Carácter 127 0 → 1, Carácter 159 2 → 1, Carácter 163 01 → 0

*Akodon boliviensis*

Todos los árboles: Carácter 65 0 → 1, Carácter 83 1 → 0, Carácter 117 0 → 1, Carácter 120 1 → 0, Carácter 148 0 → 1, Carácter 151 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 53 0 → 1, Carácter 64 0 → 1

*Akodon budini*

Todos los árboles: Carácter 15 0 → 1, Carácter 23 0 → 1, Carácter 27 0 → 1, Carácter 34 0 → 1, Carácter 52 0 → 1, Carácter 136 1 → 0, Carácter 137 1 → 2, Carácter 154 1 → 0, Carácter 157 0 → 1, Carácter 181 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 85 0 → 1, Carácter 123 1 → 0, Carácter 139 1 → 0

*Akodon dolores*

Todos los árboles: Carácter 14 1 → 2, Carácter 39 1 → 0, Carácter 63 0 → 1, Carácter 69 0 → 1, Carácter 76 0 → 1, Carácter 91 1 → 2, Carácter 152 1 → 0, Carácter 154 1 → 0, Carácter 155 1 → 0, Carácter 160 2 → 1

Algunos árboles: Carácter 64 1 → 0

*Akodon iniscatus*

Todos los árboles: Carácter 47 1 → 0, Carácter 50 0 → 1, Carácter 53 0 → 1, Carácter 84 1 → 0, Carácter 87 1 → 0, Carácter 112 0 → 1, Carácter 147 1 → 2, Carácter 150 0 → 1

*Akodon lindberghi*

Todos los árboles: Carácter 74 0 → 1, Carácter 90 0 → 1, Carácter 124 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 8 0 → 1, Carácter 64 1 → 0, Carácter 70 0 → 1, Carácter 71 1 → 0, Carácter 85 0 → 1, Carácter 92 0 → 1, Carácter 98 0 → 1, Carácter 103 0 → 1, Carácter 120 1 → 0, Carácter 132 0 → 1, Carácter 133 1 → 0, Carácter 147 1 → 2,

Carácter 152 0 → 1, Carácter 154 1 → 0, Carácter 155 1 → 0, Carácter 159 2 → 1, Carácter 160 12 → 2, Carácter 162 0 → 1, Carácter 163 01 → 1, Carácter 170 1 → 0

*Akodon mimus*

Todos los árboles: Carácter 34 1 → 0, Carácter 35 1 → 0, Carácter 38 0 → 1, Carácter 54 4 → 0, Carácter 68 1 → 0, Carácter 71 0 → 1, Carácter 79 2 → 1, Carácter 94 0 → 1, Carácter 116 1 → 2, Carácter 126 2 → 0, Carácter 155 1 → 2, Carácter 166 1 → 0, Carácter 172 1 → 0, Carácter 173 1 → 0, Carácter 174 1 → 0, Carácter 177 1 → 0

*Akodon paranaensis*

Todos los árboles: Carácter 34 0 → 1, Carácter 78 2 → 1, Carácter 102 0 → 1, Carácter 114 1 → 2, Carácter 135 1 → 0, Carácter 168 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 71 01 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 80 1 → 0, Carácter 84 1 → 0, Carácter 85 01 → 0, Carácter 91 0 → 1, Carácter 104 1 → 0, Carácter 120 1 → 0, Carácter 130 0 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 136 1 → 2, Carácter 156 0 → 1, Carácter 158 1 → 0, Carácter 166 01 → 1

*Akodon philipmyersi*

Todos los árboles: Carácter 33 1 → 0, Carácter 87 1 → 0, Carácter 137 1 → 2, Carácter 152 01 → 0, Carácter 163 01 → 0, Carácter 167 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 31 1 → 0, Carácter 64 1 → 0, Carácter 73 1 → 0, Carácter 84 1 → 0, Carácter 92 0 → 1, Carácter 122 01 → 0, Carácter 136 1 → 0, Carácter 140 1 → 2, Carácter 145 0 → 1, Carácter 166 01 → 0, Carácter 179 1 → 0

*Akodon sanctipaulensis*

Todos los árboles: Carácter 82 1 → 0, Carácter 128 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 1 1 → 0, Carácter 8 0 → 1, Carácter 15 0 → 1, Carácter 71 01 → 1, Carácter 81 0 → 1, Carácter 85 01 → 0, Carácter 116 12 → 2, Carácter 119 01 → 1, Carácter 122 01 → 0, Carácter 133 1 → 0, Carácter 140 1 → 2, Carácter 145 0 → 1, Carácter 160 12 → 1, Carácter 166 01 → 1

*Akodon spegazzinii*

Todos los árboles: Carácter 3 1 → 0, Carácter 6 1 → 0, Carácter 73 1 → 0, Carácter 89 0 → 2, Carácter 89 0 → 1, Carácter 90 1 → 2, Carácter 121 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 9 1 → 0, Carácter 82 0 → 1

*Akodon toba*

Todos los árboles: Carácter 9 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 83 1 → 0, Carácter 84 1 → 0, Carácter 85 0 → 1, Carácter 97 0 → 1, Carácter 106 1 → 2, Carácter 116 2 → 1, Carácter 131 1 → 0, Carácter 155 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 119 1 → 0

*Akodon sylvanus*

Todos los árboles: Carácter 67 1 → 0, Carácter 117 1 → 0, Carácter 150 0 → 1, Carácter 151 0 → 1, Carácter 152 0 → 2, Carácter 155 0 → 1, Carácter 160 1 → 2

Algunos árboles: Carácter 73 1 → 0, Carácter 164 0 → 1

*Bibimys chacoensis*

Todos los árboles: Carácter 136 1 → 2, Carácter 147 1 → 0, Carácter 150 0 → 1, Carácter 153 0 → 1, Carácter 160 1 → 2, Carácter 165 0 → 1

*Bibimys labiosus*

Todos los árboles: Carácter 71 1 → 0, Carácter 100 1 → 0, Carácter 170 1 → 0

*Bibimys torresi*

Todos los árboles: Carácter 91 2 → 1, Carácter 144 0 → 1, Carácter 159 2 → 1

*Blarinomys breviceps*

Todos los árboles: Carácter 2 0 → 1, Carácter 5 1 → 0, Carácter 14 1 → 0, Carácter 32 0 → 1, Carácter 40 1 → 0, Carácter 41 0 → 1, Carácter 42 0 → 1, Carácter 63 0 → 1, Carácter 65 0 → 1, Carácter 66 1 → 0, Carácter 71 0 → 3, Carácter 78 2 → 0, Carácter 88 1 → 0, Carácter 93 0 → 1, Carácter 95 1 → 0, Carácter 104 1 → 0, Carácter 118 0 → 1, Carácter 120 1 → 0, Carácter 121 0 → 1, Carácter 122 0 → 1, Carácter 125 0 → 1, Carácter 128 1 → 0, Carácter 133 1 → 0, Carácter 137 1 → 2, Carácter 143 0 → 1, Carácter 162 0 → 1

*Brucepattersonius griserufescens*

Todos los árboles: Carácter 36 1 → 0, Carácter 84 0 → 1, Carácter 117 0 → 1, Carácter 148 1 → 2, Carácter 149 1 → 0

*Brucepattersonius iheringi*

Todos los árboles: Carácter 27 0 → 1, Carácter 104 1 → 0, Carácter 168 1 → 0

*Brucepattersonius soricinus*

Todos los árboles: Carácter 11 1 → 0, Carácter 35 1 → 0, Carácter 109 1 → 0

*Castoria angustidens*

Todos los árboles: Carácter 9 0 → 1, Carácter 36 1 → 0, Carácter 74 0 → 1, Carácter 83 1 → 0, Carácter 102 0 → 1, Carácter 109 0 → 1, Carácter 110 0 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 147 1 → 0, Carácter 157 0 → 1, Carácter 160 1 → 0, Carácter 179 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 64 0 → 1, Carácter 71 1 → 0, Carácter 80 0 → 1

*Deltamys kempi*

Todos los árboles: Carácter 12 1 → 0, Carácter 30 1 → 0, Carácter 37 1 → 0, Carácter 40 1 → 0, Carácter 54 0 → 2, Carácter 79 1 → 0, Carácter 128 1 → 0, Carácter 136 1 → 2

Algunos árboles: Carácter 8 0 → 1, Carácter 20 1 → 0, Carácter 32 0 → 1, Carácter 64 01 → 1, Carácter 68 0 → 1, Carácter 69 0 → 1, Carácter 70 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 78 2 → 1, Carácter 85 01 → 1, Carácter 86 1 → 0, Carácter 87 1 → 0, Carácter 91 02 → 0, Carácter 97 0 → 1, Carácter 100 1 → 0, Carácter 103 0 → 1, Carácter 104 1 → 0, Carácter 107 1 → 0, Carácter 122 01 → 0, Carácter 154 1 → 0, Carácter 159 2 → 1

*Gyldenstolpia planaltensis*

Todos los árboles: Carácter 147 2 → 0, Carácter 160 1 → 0

*Juscelinomys candango*

Todos los árboles: Carácter 99 1 → 0, Carácter 116 1 → 2, Carácter 117 0 → 1, Carácter 144 0 → 1, Carácter 149 0 → 1, Carácter 160 1 → 2, Carácter 168 1 → 0, Carácter 169 0 → 1



*Juscelinomys huanchacae*

Todos los árboles: Carácter 110 0 → 1, Carácter 147 2 → 0, Carácter 153 1 → 0

*Kunsia tomentosus*

Todos los árboles: Carácter 5 1 → 0, Carácter 6 1 → 0, Carácter 11 1 → 2, Carácter 29 0 → 1, Carácter 39 1 → 0, Carácter 65 0 → 1, Carácter 67 1 → 0, Carácter 77 1 → 0, Carácter 85 0 → 1, Carácter 91 1 → 2, Carácter 93 0 → 1, Carácter 95 1 → 0, Carácter 112 1 → 0, Carácter 113 1 → 0, Carácter 136 1 → 0, Carácter 142 0 → 1, Carácter 159 1 → 2, Carácter 163 2 → 0, Carácter 166 2 → 0, Carácter 168 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 78 2 → 0

*Lenoxus apicalis*

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 2, Carácter 4 0 → 1, Carácter 5 1 → 2, Carácter 8 0 → 1, Carácter 9 1 → 0, Carácter 27 0 → 1, Carácter 112 1 → 0, Carácter 117 0 → 1, Carácter 121 0 → 1, Carácter 125 0 → 1, Carácter 133 1 → 0, Carácter 135 0 → 1, Carácter 146 0 → 1, Carácter 155 1 → 2

*Necomys amoenus*

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 2, Carácter 8 0 → 1, Carácter 29 0 → 1, Carácter 30 1 → 0, Carácter 42 0 → 1, Carácter 79 1 → 0, Carácter 81 0 → 1, Carácter 93 0 → 1, Carácter 95 1 → 0, Carácter 96 1 → 0, Carácter 110 0 → 1, Carácter 111 0 → 1, Carácter 124 1 → 0, Carácter 133 1 → 0, Carácter 141 1 → 0, Carácter 144 0 → 1, Carácter 147 1 → 0, Carácter 161 0 → 2, Carácter 163 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 71 1 → 0, Carácter 132 0 → 1, Carácter 153 0 → 1

*Necomys lactens*

Todos los árboles: Carácter 33 1 → 0, Carácter 65 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 84 1 → 0, Carácter 89 1 → 2, Carácter 90 0 → 1, Carácter 97 0 → 1, Carácter 135 1 → 0, Carácter 141 1 → 0, Carácter 145 0 → 1, Carácter 164 1 → 0, Carácter 173 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 31 0 → 1, Carácter 63 0 → 1, Carácter 76 0 → 1, Carácter 107 1 → 2, Carácter 130 0 → 2, Carácter 132 0 → 1

*Necromys lasiurus*

Todos los árboles: Carácter 21 0 → 1, Carácter 22 0 → 1, Carácter 59 0 → 1, Carácter 82 1 → 0, Carácter 91 2 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 147 1 → 0, Carácter 168 1 → 0, Carácter 173 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 112 1 → 0, Carácter 177 1 → 0

*Necromys obscurus*

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 0, Carácter 2 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 74 0 → 1, Carácter 78 2 → 1, Carácter 89 1 → 0, Carácter 127 1 → 0, Carácter 130 1 → 2, Carácter 159 1 → 2, Carácter 164 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 71 0 → 1, Carácter 72 1 → 0, Carácter 123 0 → 1, Carácter 177 01 → 1

*Necromys urichi*

Todos los árboles: Carácter 30 1 → 0, Carácter 81 0 → 1, Carácter 84 1 → 0, Carácter 98 0 → 1, Carácter 110 0 → 1, Carácter 124 1 → 0, Carácter 172 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 119 1 → 0, Carácter 131 1 → 0, Carácter 153 0 → 1

*Oxymycterus amazonicus*

Todos los árboles: Carácter 11 1 → 0, Carácter 71 0 → 2, Carácter 84 0 → 1, Carácter 100 1 → 0, Carácter 106 1 → 0, Carácter 119 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 42 1 → 0, Carácter 172 1 → 0

*Oxymycterus dasytrichus*

Todos los árboles: Carácter 106 1 → 0, Carácter 144 0 → 1, Carácter 150 0 → 1, Carácter 168 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 89 2 → 1, Carácter 145 1 → 0

*Oxymycterus delator*

Algunos árboles: Carácter 82 0 → 1, Carácter 89 2 → 1, Carácter 104 1 → 0, Carácter 134 0 → 1, Carácter 172 1 → 0

*Oxymycterus paramensis*

Todos los árboles: Carácter 14 2 → 1, Carácter 15 0 → 1, Carácter 151 1 → 0

*Oxymycterus quaestor*

Todos los árboles: Carácter 31 1 → 0, Carácter 77 1 → 0, Carácter 84 0 → 1, Carácter 92 1 → 0, Carácter 132 1 → 0, Carácter 136 1 → 2, Carácter 154 1 → 0, Carácter 158 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 37 0 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 162 1 → 0

*Oxymycterus rufus*

Todos los árboles: Carácter 6 0 → 1, Carácter 8 0 → 1, Carácter 44 0 → 2, Carácter 63 0 → 1, Carácter 64 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 77 1 → 0, Carácter 89 2 → 1, Carácter 91 0 → 1, Carácter 92 1 → 0, Carácter 98 0 → 1, Carácter 109 1 → 0, Carácter 117 0 → 1, Carácter 136 1 → 2, Carácter 140 1 → 2, Carácter 163 1 → 0, Carácter 166 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 156 0 → 1

*Podoxymys roraimae*

Todos los árboles: Carácter 9 1 → 0, Carácter 39 1 → 0, Carácter 54 4 → 1, Carácter 79 2 → 0, Carácter 84 0 → 1, Carácter 91 1 → 0, Carácter 103 1 → 0, Carácter 113 0 → 1, Carácter 119 1 → 0, Carácter 130 0 → 1, Carácter 149 1 → 0, Carácter 158 1 → 0

*Scapteromys aquaticus*

Todos los árboles: Carácter 85 0 → 1

*Scapteromys tumidus*

Todos los árboles: Carácter 75 0 → 1, Carácter 116 1 → 2

*Thalpomys lasiotis*

Todos los árboles: Carácter 6 0 → 1, Carácter 32 0 → 1, Carácter 85 01 → 1, Carácter 136 1 → 2, Carácter 155 01 → 1, Carácter 160 12 → 0, Carácter 162 0 → 1, Carácter 173 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 36 1 → 2, Carácter 72 0 → 1, Carácter 112 1 → 0, Carácter 117 0 → 1, Carácter 119 01 → 0, Carácter 123 1 → 0, Carácter 125 0 → 1, Carácter 150 0 → 1, Carácter 153 01 → 1

*Thaptomys nigrita*

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 0, Carácter 5 1 → 0, Carácter 13 1 → 0, Carácter 14 1 → 0, Carácter 30 1 → 0, Carácter 39 1 → 0, Carácter 96 1 → 0, Carácter 98 0 → 1, Carácter 107 1 → 0, Carácter 128 1 → 0, Carácter 131 0 → 1, Carácter 136 1 → 2, Carácter 148 0 → 1, Carácter 161 0 → 1, Carácter 169 0 → 1, Carácter 180 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 9 1 → 0, Carácter 78 2 → 1, Carácter 85 0 → 1, Carácter 112 1 → 0, Carácter 158 1 → 0

Nodo 48

Todos los árboles: Carácter 9 1 → 0, Carácter 18 1 → 0, Carácter 21 1 → 0, Carácter 26 1 → 0, Carácter 89 0 → 1, Carácter 137 2 → 1, Carácter 145 1 → 0, Carácter 158 1 → 01

Algunos árboles: Carácter 122 1 → 01, Carácter 159 2 → 12, Carácter 182 1 → 0

Nodo 49

Todos los árboles: Carácter 82 0 → 1, Carácter 90 1 → 0, Carácter 95 0 → 1, Carácter 153 1 → 0, Carácter 179 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 139 1 → 0

Nodo 50

Todos los árboles: Sin autapomorfías.

Nodo 51

Todos los árboles: Carácter 63 0 → 1, Carácter 71 01 → 1, Carácter 89 1 → 0, Carácter 127 0 → 1

Nodo 52

Todos los árboles: Carácter 15 0 → 1, Carácter 31 0 → 1, Carácter 84 1 → 0, Carácter 132 1 → 0, Carácter 145 0 → 1, Carácter 154 1 → 0, Carácter 155 1 → 0, Carácter 162 0 → 1, Carácter 166 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 158 1 → 0

Nodo 53

Todos los árboles: Carácter 33 1  $\rightarrow$  0, Carácter 89 1  $\rightarrow$  0, Carácter 132 01  $\rightarrow$  0, Carácter 135 1  $\rightarrow$  0, Carácter 140 1  $\rightarrow$  2, Carácter 145 0  $\rightarrow$  1

Nodo 54

Todos los árboles: Carácter 15 0  $\rightarrow$  1, Carácter 82 0  $\rightarrow$  1, Carácter 124 0  $\rightarrow$  1

Nodo 55

Todos los árboles: Carácter 2 1  $\rightarrow$  0, Carácter 13 1  $\rightarrow$  0, Carácter 16 1  $\rightarrow$  0, Carácter 77 1  $\rightarrow$  0, Carácter 91 0  $\rightarrow$  1, Carácter 92 1  $\rightarrow$  0, Carácter 98 0  $\rightarrow$  1, Carácter 99 1  $\rightarrow$  0, Carácter 105 1  $\rightarrow$  0, Carácter 106 1  $\rightarrow$  0, Carácter 107 1  $\rightarrow$  0, Carácter 119 0  $\rightarrow$  1

Nodo 56

Todos los árboles: Carácter 32 1  $\rightarrow$  0, Carácter 33 2  $\rightarrow$  1, Carácter 68 0  $\rightarrow$  1, Carácter 102 0  $\rightarrow$  1, Carácter 103 0  $\rightarrow$  1, Carácter 113 1  $\rightarrow$  0, Carácter 149 0  $\rightarrow$  1

Algunos árboles: Carácter 122 1  $\rightarrow$  0

Nodo 57

Todos los árboles: Carácter 6 1  $\rightarrow$  0, Carácter 31 0  $\rightarrow$  1, Carácter 64 0  $\rightarrow$  2, Carácter 70 0  $\rightarrow$  1, Carácter 84 1  $\rightarrow$  0, Carácter 108 0  $\rightarrow$  1, Carácter 109 0  $\rightarrow$  1, Carácter 124 1  $\rightarrow$  0, Carácter 129 0  $\rightarrow$  1

Nodo 58

Todos los árboles: Carácter 34 0  $\rightarrow$  1, Carácter 35 0  $\rightarrow$  1, Carácter 52 0  $\rightarrow$  1, Carácter 54 0  $\rightarrow$  4, Carácter 77 0  $\rightarrow$  1, Carácter 89 1  $\rightarrow$  2, Carácter 92 0  $\rightarrow$  1, Carácter 126 0  $\rightarrow$  2, Carácter 135 1  $\rightarrow$  0, Carácter 172 0  $\rightarrow$  1, Carácter 174 0  $\rightarrow$  1

Algunos árboles: Carácter 119 1  $\rightarrow$  0

Nodo 59

Todos los árboles: Carácter 2 0  $\rightarrow$  1, Carácter 32 0  $\rightarrow$  1, Carácter 33 1  $\rightarrow$  2, Carácter 41 1  $\rightarrow$  0, Carácter 74 0  $\rightarrow$  1, Carácter 173 01  $\rightarrow$  1

Algunos árboles: Carácter 3 1  $\rightarrow$  0, Carácter 53 0  $\rightarrow$  1, Carácter 79 1  $\rightarrow$  0, Carácter 80 01  $\rightarrow$  1, Carácter 91 012  $\rightarrow$  0, Carácter 153 01  $\rightarrow$  1, Carácter 160 12  $\rightarrow$  1

Nodo 60

Todos los árboles: Carácter 3 0 → 1, Carácter 152 01 → 1

Algunos árboles: Carácter 63 0 → 1, Carácter 76 0 → 1, Carácter 107 1 → 2, Carácter 159 12 → 2

Nodo 61

Todos los árboles: Carácter 156 0 → 1, Carácter 163 0 → 1, Carácter 166 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 64 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 86 1 → 0, Carácter 92 0 → 1

Nodo 62

Todos los árboles: Carácter 44 2 → 0, Carácter 54 0 → 1, Carácter 77 0 → 1, Carácter 96 1 → 0, Carácter 101 0 → 1, Carácter 102 0 → 1, Carácter 114 1 → 0, Carácter 115 0 → 1, Carácter 116 2 → 0, Carácter 118 0 → 1, Carácter 119 1 → 0, Carácter 134 0 → 1, Carácter 135 1 → 0, Carácter 140 1 → 2, Carácter 157 0 → 1, Carácter 161 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 78 2 → 1, Carácter 87 1 → 0

Nodo 63

Todos los árboles: Carácter 1 1 → 0, Carácter 33 1 → 2, Carácter 36 1 → 0, Carácter 37 1 → 0, Carácter 64 2 → 1, Carácter 89 2 → 1, Carácter 109 1 → 0, Carácter 114 1 → 2, Carácter 139 1 → 0, Carácter 153 1 → 0, Carácter 168 1 → 0

Nodo 64

Todos los árboles: Carácter 8 0 → 1, Carácter 71 0 → 1

Nodo 65

Todos los árboles: Carácter 26 0 → 1, Carácter 41 0 → 1, Carácter 85 0 → 1, Carácter 88 1 → 0, Carácter 110 0 → 1, Carácter 111 0 → 1, Carácter 126 2 → 1, Carácter 137 1 → 2, Carácter 143 0 → 1, Carácter 148 0 → 1, Carácter 165 0 → 1

Nodo 66

Todos los árboles: Carácter 15 0 → 1, Carácter 82 1 → 0, Carácter 120 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 92 01 → 0, Carácter 125 0 → 1, Carácter 154 1 → 0

Nodo 67

Todos los árboles: Carácter 97 0 → 1, Carácter 106 1 → 2, Carácter 116 1 → 0, Carácter 122 1 → 0, Carácter 126 2 → 0, Carácter 131 0 → 1, Carácter 132 1 → 0, Carácter 135 0 → 1, Carácter 145 0 → 1, Carácter 151 1 → 0, Carácter 152 2 → 0

Nodo 68

Todos los árboles: Carácter 8 0 → 1, Carácter 73 1 → 0, Carácter 74 1 → 0, Carácter 76 0 → 1, Carácter 82 0 → 1, Carácter 83 1 → 0, Carácter 91 0 → 1, Carácter 111 0 → 1, Carácter 134 0 → 1, Carácter 138 0 → 1, Carácter 157 0 → 1, Carácter 163 1 → 2, Carácter 166 1 → 2

Nodo 69

Todos los árboles: Carácter 15 0 → 1, Carácter 63 0 → 1, Carácter 107 1 → 2, Carácter 137 1 → 2

Algunos árboles: Carácter 45 1 → 0

Nodo 70

Todos los árboles: Carácter 71 0 → 2, Carácter 80 1 → 0, Carácter 136 1 → 2, Carácter 161 0 → 2

Nodo 71

Todos los árboles: Carácter 34 0 → 1, Carácter 38 1 → 0, Carácter 54 0 → 2, Carácter 158 0 → 1, Carácter 167 1 → 0

Algunos árboles: Carácter 36 1 → 2, Carácter 131 01 → 1

Nodo 72

Todos los árboles: Carácter 33 1 → 0, Carácter 53 0 → 1, Carácter 145 0 → 1

Algunos árboles: Carácter 83 1 → 0, Carácter 139 01 → 1, Carácter 150 0 → 1

Nodo 73

Todos los árboles: Carácter 128 1 → 0, Carácter 150 0 → 1, Carácter 158 1 → 0, Carácter 168 1 → 0

Nodo 74

Todos los árboles: Carácter 30  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 36  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 38  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 41  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 126  $2 \rightarrow 1$ , Carácter 153  $1 \rightarrow 0$

Algunos árboles: Carácter 56  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 145  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 162  $0 \rightarrow 1$

Nodo 75

Todos los árboles: Carácter 140  $1 \rightarrow 2$ , Carácter 160  $1 \rightarrow 2$

Algunos árboles: Carácter 117  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 122  $1 \rightarrow 0$

Nodo 76

Todos los árboles: Carácter 31  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 80  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 160  $1 \rightarrow 2$

Algunos árboles: Carácter 69  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 82  $0 \rightarrow 1$

Nodo 77

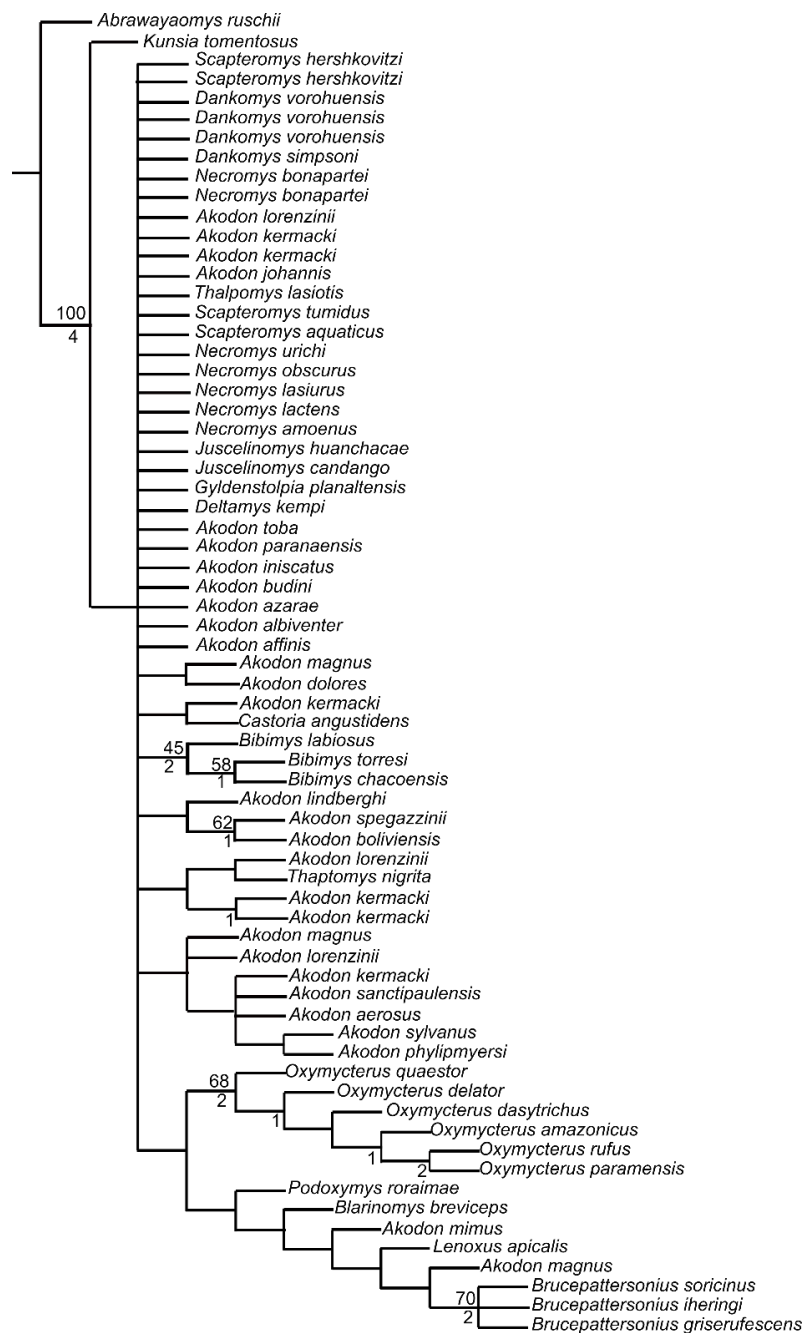
Todos los árboles: Carácter 1  $1 \rightarrow 2$ , Carácter 2  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 7  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 14  $1 \rightarrow 2$ , Carácter 30  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 36  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 41  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 54  $4 \rightarrow 3$ , Carácter 68  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 89  $2 \rightarrow 1$ , Carácter 119  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 124  $1 \rightarrow 0$ , Carácter 150  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 161  $0 \rightarrow 1$ , Carácter 162  $0 \rightarrow 1$

Algunos árboles: Carácter 78  $2 \rightarrow 1$



## APÉNDICE 8

Consenso estricto de los 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis cladístico de los caracteres morfológicos en 46 taxones akodontinos vivos, 21 fósiles y el grupo externo *Abrawayaomys* bajo pesos iguales con la matriz reducida de 74 caracteres. Valores asociados a los nodos indican bootstrap y soporte de Bremer. Solo aquellos valores de bootstrap >50 son reportados. – indican relaciones que no fueron recobradas en el cálculo del soporte de Bremer, por lo que no cuentan con apoyo.



## APÉNDICE 9

Caracteres utilizados en la matriz reducida (n=74) de taxones vivientes y fósiles.

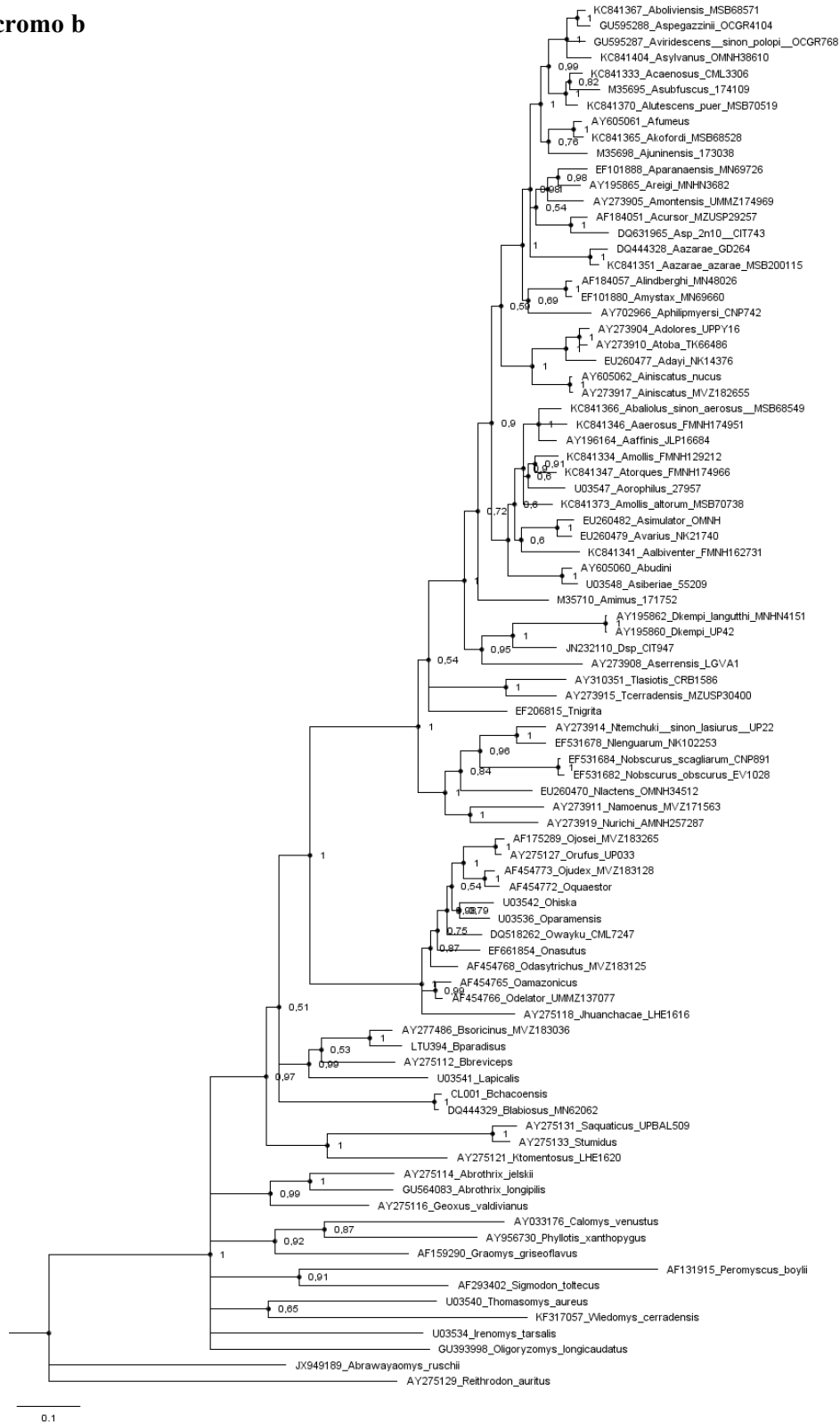
<b>Sistema (n)</b>	<b>Carácter</b>
Cráneo (n=37)	<p>Carácter 65: Extensión posterodorsal del premaxilar</p> <p>Carácter 66: Sutura premaxilo-maxilar</p> <p>Carácter 67: Bordes externos de los nasales</p> <p>Carácter 68: Extensión posterior de los nasales</p> <p>Carácter 69: Forma del borde posterior de los nasales</p> <p>Carácter 70: Expansión lateral de los nasales</p> <p>Carácter 72: Morfología de la región interorbitaria</p> <p>Carácter 73: Amplitud de la región interorbitaria</p> <p>Carácter 74: Senos frontales</p> <p>Carácter 78: Extensión posterior de los forámenes incisivos</p> <p>Carácter 79: Bordes externos de los forámenes incisivos</p> <p>Carácter 80: Longitud relativa del proceso del premaxilar (septo) en los forámenes incisivos</p> <p>Carácter 81: Proceso (septo) del maxilar en los forámenes incisivos</p> <p>Carácter 82: Longitud del paladar</p> <p>Carácter 83: Ancho relativo del paladar</p> <p>Carácter 84: “Surcos” palatinos</p> <p>Carácter 86: Forámenes palatinos posteriores</p> <p>Carácter 99: Morfología general del foramen infraorbital</p> <p>Carácter 100: Muecas cigomáticas</p> <p>Carácter 101: Proceso gnático del premaxilar</p> <p>Carácter 103: Cicatriz (“tubérculo”) masetérica de la placa cigomática</p> <p>Carácter 104: Foramen en la placa cigomática</p> <p>Carácter 105: Posición dorsoventral de la raíz anterior (puente antorbital) del arco cigomático</p> <p>Carácter 106: Ancho de la placa cigomática</p> <p>Carácter 107: Borde “libre” (dorsal) de la placa cigomática</p> <p>Carácter 108: Margen anterior de la placa cigomática</p> <p>Carácter 109: Posición del margen posterior de la placa cigomática</p> <p>Carácter 112: Posición del foramen etmoide</p> <p>Carácter 113: Foramen óptico</p> <p>Carácter 126: Morfología general de la mandíbula</p> <p>Carácter 127: Punto anterior del diastema</p> <p>Carácter 128: Foramen mentoniano</p> <p>Carácter 129: Cresta masetérica</p> <p>Carácter 130: Proyección capsular del incisivo</p> <p>Carácter 131: Posición de la raíz del incisivo</p> <p>Carácter 132: Altura del proceso coronoides</p> <p>Carácter 135: Foramen mandibular</p>

Dentición (n=29)	<p>Carácter 137: Altura de la corona dentaria</p> <p>Carácter 138: Topografía de la superficie oclusal</p> <p>Carácter 139: Arreglo general de las cúspides principales (m1)</p> <p>Carácter 144: Orientación de las series molares superiores</p> <p>Carácter 145: Superposición flexos labiales y linguales</p> <p>Carácter 146: Cúspula anterior en el procíngulo del M1</p> <p>Carácter 147: Flexo anteromediano del M1</p> <p>Carácter 148: Tamaño relativo de los cónulos anterolabial y anterolingual</p> <p>Carácter 149: Foseta/fosétida del procíngulo (M1-m1):</p> <p>Carácter 150: Orientación de los flexos labiales del M1</p> <p>Carácter 151: Anterolofa del M1</p> <p>Carácter 152: Mesolofa del M1</p> <p>Carácter 153: Anterolofa del M2</p> <p>Carácter 154: Paraflexo del M2</p> <p>Carácter 155: Mesolofa del M2</p> <p>Carácter 156: Mesofoseta en M1-M2</p> <p>Carácter 157: Tamaño relativo del M3</p> <p>Carácter 158: Fosetas en M3</p> <p>Carácter 159: Cíngulo anterolabial del m1</p> <p>Carácter 160: Fléxido anteromediano del m1</p> <p>Carácter 161: Tamaño relativo de los conúlidos anterolabial y anterolingual (m1)</p> <p>Carácter 162: Mesostílido del m1</p> <p>Carácter 163: Mesolófido del m1</p> <p>Carácter 164: Ectolófido/ectostílido del m1</p> <p>Carácter 165: Mesofosétidas en m1-m2</p> <p>Carácter 166: Mesolófido del m2</p> <p>Carácter 167: Protofléxido del m2</p> <p>Carácter 168: Morfología general del m3</p> <p>Carácter 169: Borde posterior de los M1-m1</p>
Esqueleto postcraneano (n=8)	<p>Carácter 170: Borde caudal del arco neural del atlas (vista dorsal)</p> <p>Carácter 171: Proceso transversal del atlas (vista dorsal):</p> <p>Carácter 172: Tubérculo dorsal del atlas</p> <p>Carácter 173: Forma de las facetas caudales del atlas</p> <p>Carácter 176: Fosa del olecranon en el húmero</p> <p>Carácter 177: Epicóndilo medial del húmero</p> <p>Carácter 178: Extensión del <i>capitulum</i> y tróclea del húmero</p> <p>Carácter 179: Forma del proceso coracoides de la escápula</p>

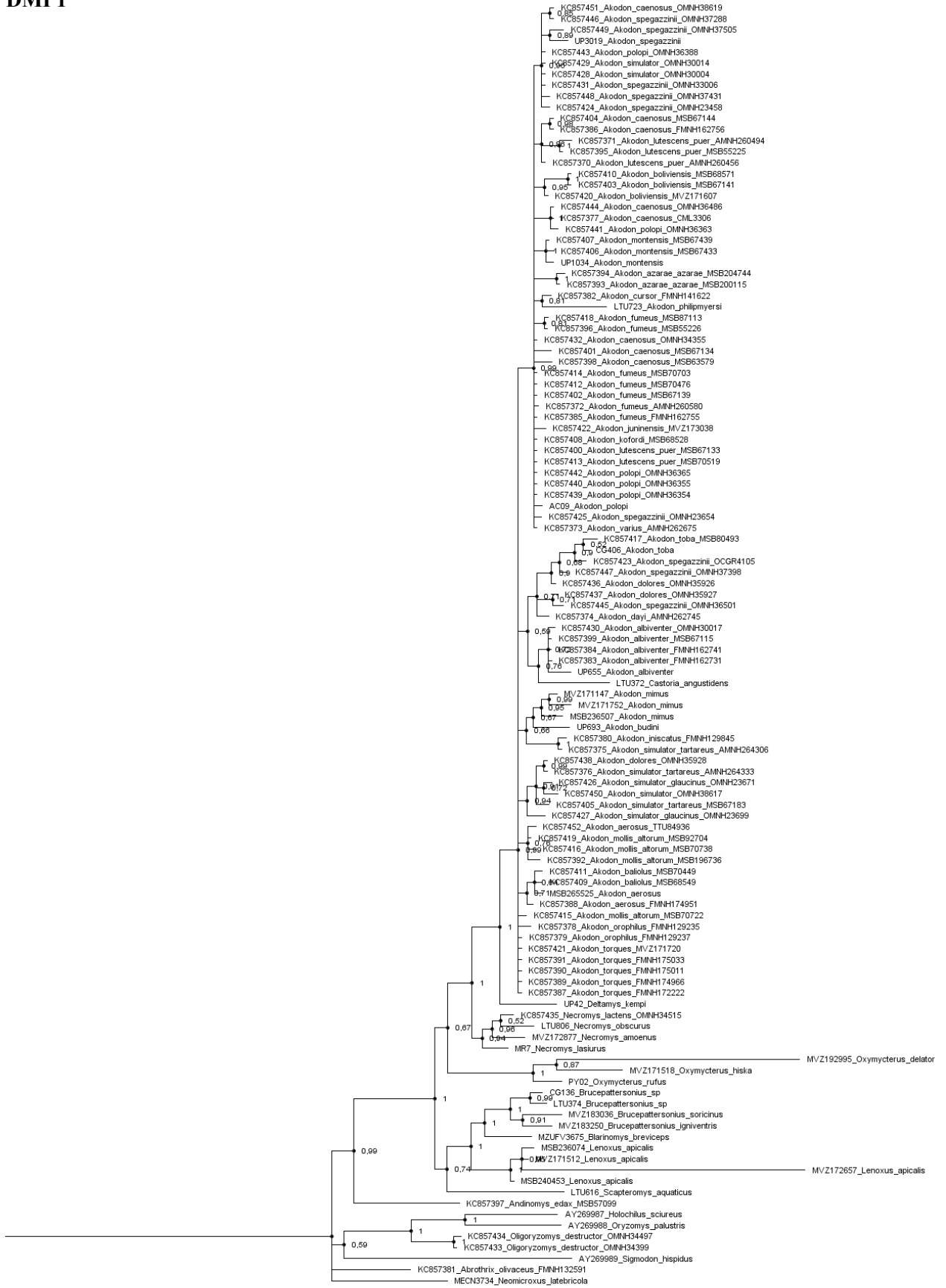
## APÉNDICE 10

Árboles filogenéticos independientes obtenidos de los genes: citocromo b, DMP1, GHR, IRBP, RAG1.

### Citocromo b



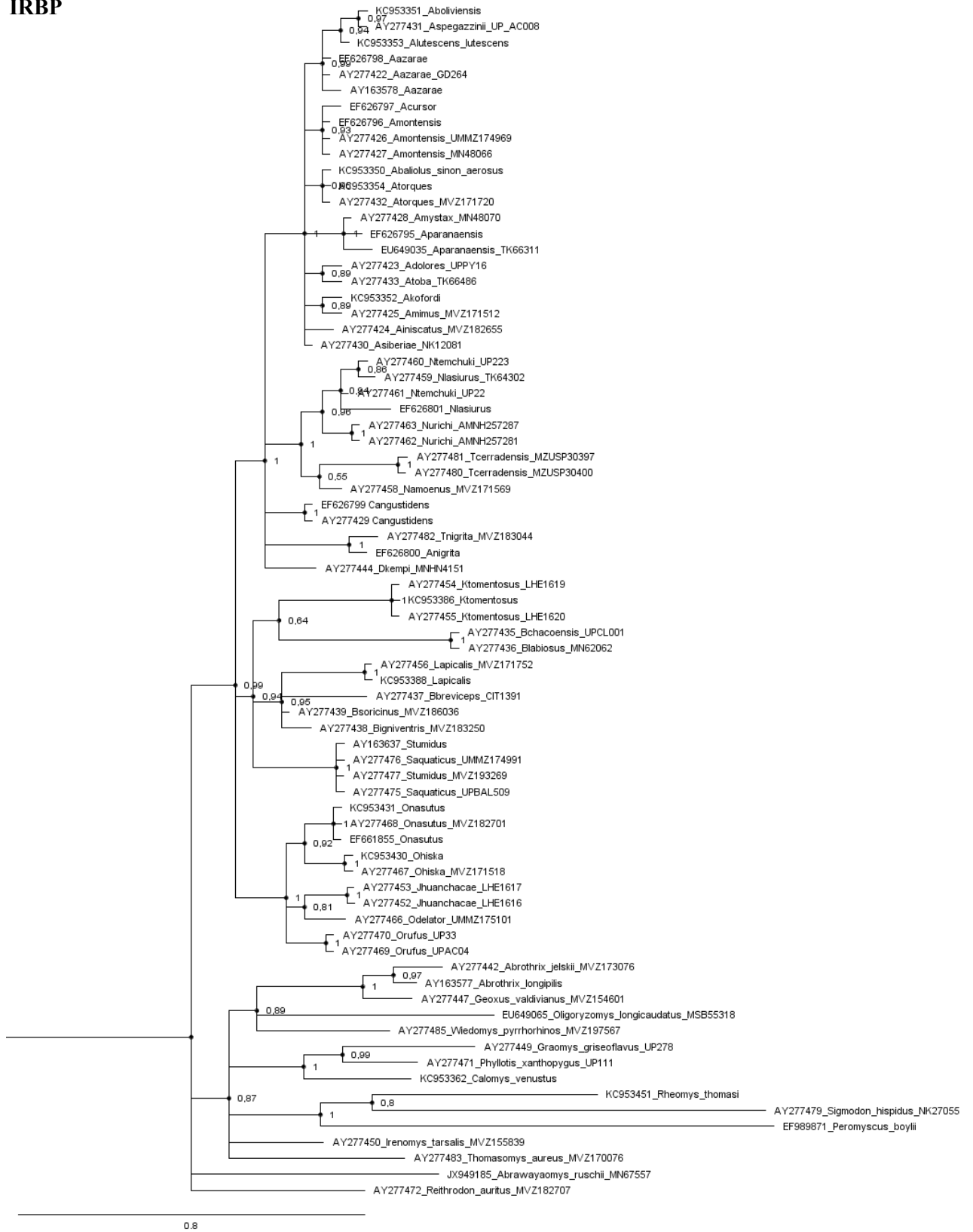
0.1



GHR



IRBP



# RAG1





APÉNDICE 11

Registros de helmintos parásitos de roedores de la tribu Akodontini.

Especie	Autor especie	Hospedadores Akodontini	Otros hospedadores	Referencia
<b>ACANTHOCEPHALA: Moniliformidae</b>				
<i>Moniliformis</i> cf. <i>amini</i>	Guerreiro Martins, Robles y Navone, 2017	<i>Akodon azarae</i> <i>Akodon dolores</i> <i>Necomys lasiurus</i> <i>Oxymycterus rufus</i>	<i>Abrothrix olivacea</i>	Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2017
<i>Moniliformis moniliformis</i>	(Bremser, 1811)	<i>Necomys lasiurus</i>		Gómez Muñoz 2017 Costa <i>et al.</i> 2019
<b>ACANTHOCEPHALA: cf. Plagiorhynchidae</b>				
Acantocefalo gen. et sp. Indet		<i>Scapteromys aquaticus</i>		Guerreiro Martins 2020
<b>CESTODA: Anoplocephalidae</b>				
<i>Monoecocestus</i> sp.		<i>Akodon azarae</i>		Guerreiro Martins 2020
<i>Mathevotaenia</i> sp.		<i>Necomys lasiurus</i>		Guerreiro Martins 2020
<b>CESTODA: Davaineidae</b>				
Cestode gen. et sp. Indet		<i>Scapteromys aquaticus</i>		Guerreiro Martins 2020
<b>CESTODA: Hymenolepididae</b>				
<i>Hymenolepis</i> sp.		<i>Akodon azarae</i> <i>Akodon montensis</i> <i>Necomys lasiurus</i> <i>Oxymycterus rufus</i> <i>Thaptomys nigrita</i>		Guerreiro Martins 2020

<i>Rodentolepis</i> cf. <i>akodontis</i>	Rego, 1967	<i>Akodon cursor</i> <i>Akodon montensis</i> <i>Necromys lasiurus</i> <i>Oxymycterus rufus</i> <i>Deltamys kempi</i>	<i>Delomys dorsalis</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Simões <i>et al.</i> 2012 Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2014 Panisse <i>et al.</i> 2015, 2017 Gómez Muñoz 2017 Castro 2018 Costa <i>et al.</i> 2019 Cardoso <i>et al.</i> 2018 Cardoso <i>et al.</i> 2020 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<i>Rodentolepis</i> cf. <i>microstoma</i>	(Dujardin, 1845)	<i>Akodon montensis</i> <i>Necromys lasiurus</i> <i>Oxymycterus quaestor</i> <i>Thaptomys nigrita</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Guerreiro Martins 2020
<i>Rodentolepis</i> sp.		<i>Scapteromys aquaticus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009 Navone <i>et al.</i> 2010
<b>CESTODA: Indeterminado</b>				
Cestoda 1		<i>Blarinomys breviceps</i>		Cardoso <i>et al.</i> 2020
<b>CESTODA: Taeniidae</b>				
<i>Taenia taeniaeformis</i>	(Batsch, 1786)	<i>Akodon azarae</i>  <i>Necromys lasiurus</i>		Miño <i>et al.</i> 2012, 2013, 2018 Gómez Muñoz 2017 Costa <i>et al.</i> 2019 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<b>DIGENEA: Dicrocoeliidae</b>				

<i>Platynosomoides</i> sp.		<i>Akodon montensis</i>		Panisse <i>et al.</i> 2017
<i>Zoonorchis oxymycterae</i>	Sutton, 1983	<i>Akodon azarae</i> <i>Oxymycterus rufus</i>		Sutton 1983 Navone <i>et al.</i> 2009
<b>DIGENEA: Echinostomatidae</b>				Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<i>Canaania obesa</i>	Travassos, 1944	<i>Akodon azarae</i> <i>Akodon cursor</i> <i>Akodon montensis</i>	<i>Nectomys squamipes</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019 Maldonado <i>et al.</i> 2010 Cardoso <i>et al.</i> 2020
<i>Echinoparyphium scapteromae</i>	Sutton, 1983	<i>Akodon azarae</i> <i>Oxymycterus rufus</i> <i>Scapteromys aquaticus</i>	<i>Oligoryzomys flavescens</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Navone <i>et al.</i> 2009 Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<i>Echinoparyphium</i> sp.		<i>Necromys lasiurus</i>		Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<i>Echinostoma platensis</i>	Sutton y Lunaschi, 1994	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Sutton y Lunaschi 1994 Navone <i>et al.</i> 2009 Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<i>Zoonorchis</i> sp.		<i>Scapteromys aquaticus</i>		Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<i>Zygocotyle lunatum</i>	(Diesing, 1836)	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Guerreiro Martins <i>et al.</i> 2019
<b>DIGENEA: Microphallidae</b>				
<i>Levinseniella cruzi</i>	Travassos, 1921	<i>Deltamys kempfi</i> <i>Oxymycterus rufus</i> <i>Scapteromys aquaticus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
<b>NEMATODA: Aspidoderidae</b>				
<i>Nematomystes scapteromi</i>	(Ganzorig, Oku, Okamoto, Malgor y Kamiya, 1999)	<i>Scapteromys tumidus</i>		Duarte <i>et al.</i> 2015

**NEMATODA:  
Angiostrongylidae**

<i>Angiostrongylus costaricensis</i>	Morera y Céspedes, 1971	<i>Akodon montensis</i> <i>Oxymycterus dasytrichus</i>	<i>Melanomys caliginosus</i>	Robles <i>et al.</i> 2016
			<i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i> <i>Nephelomys albigularis</i> <i>Sooretamys angouya</i> <i>Zygodontomys brevicauda</i> <i>Sigmodon hispidus</i>	Valente <i>et al.</i> 2018
<i>Angiostrongylus lenzii</i>	Souza <i>et al.</i> 2009	<i>Akodon montensis</i>		Souza <i>et al.</i> 2009 Valente <i>et al.</i> 2018
<i>Angiostrongylus morerae</i>	Robles, Navone y Kinsella, 2008	<i>Akodon azarae</i>	<i>Calomys callosus</i>	Robles <i>et al.</i> 2008
		<i>Akodon dolores</i>	<i>Sooretamys angouya</i>	Robles <i>et al.</i> 2012
		<i>Akodon montensis</i>		Panisse 2015
		<i>Deltamys kempii</i> <i>Necromys lasiurus</i>		Robles <i>et al.</i> 2016 Valente <i>et al.</i> 2016

**NEMATODA: Ascaridiidae**

<i>Nematomystes rodentiphilus</i>	Sutton, Chabaud y Durette-Desset, 1980	<i>Oxymycterus paramensis</i>		Sutton <i>et al.</i> 1980
		<i>Oxymycterus quaestor</i>		Jiménez <i>et al.</i> 2003
		<i>Oxymycterus rufus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
		<i>Scapteromys aquaticus</i>		

**NEMATODA: Capillariidae**

<i>Calodium hepaticum (Capillaria)</i>	Bancroft, 1893	<i>Akodon azarae</i>	<i>Calomys callidus</i>	Robles <i>et al.</i> 2012
--	----------------	----------------------	-------------------------	---------------------------

hepatica)

*Necromys lasiurus*

*Calomys venustus*

Fantozzi *et al.* 2018

*Necromys urichi*

*Holochilus chacarius*

*Oxymycterus rufus*

*Oligoryzomys  
flavescens*

*Oligoryzomys nigripes*

*Sigmodon hispidus*

*Capillaria alainchabaudi*

Robles, Bain y Navone, 2012

*Scapteromys aquaticus*

Robles *et al.* 2012

*Eucoleus* sp.

*Akodon azarae*

Robles 2008

*Eucoleus* sp.

*Akodon montensis*

Panisse *et al.* 2017

*Eucoleus* sp.

*Brucepattersonius* sp.

Panisse *et al.* 2017

*Echinocoleus* sp.

*Scapteromys aquaticus*

Robles 2008

Navone *et al.* 2009

*Liniscus diazae*

Robles, Carballo y Navone,  
2008

*Akodon azarae*

*Oxymycterus rufus*

Robles *et al.* 2008

*Pseudocapillaria* sp.

*Oxymycterus rufus*

Robles 2008

Navone *et al.* 2009

#### NEMATODA: Cooperiidae

*Tapironema coronatum*

Durette-Desset, Chabaud y  
Sutton, 1997

*Akodon montensis*

*Euryoryzomys russatus*

*Holochilus brasiliensis*

*Oligoryzomys nigripes*

*Sooretamys angouya*

Durette Desset *et al.* 1997

Panisse *et al.* 2017

#### NEMATODA: Heligmonellidae

<i>Guerrerostrongylus uruguayensis</i>	Sutton and Durette-Desset, 1991	<i>Akodon simulator</i>	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Sutton y Durette-Desset 1991 Digiani <i>et al.</i> 2006
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	(Travassos, 1937)	<i>Akodon cursor</i>	<i>Cerradomys subflavus</i>	Corrêa Gomes <i>et al.</i> 2003
		<i>Akodon montensis</i>	<i>Euryoryzomys russatus</i>	Digiani <i>et al.</i> 2012
			<i>Nectomys squamipes</i>	de Werk <i>et al.</i> 2016
			<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Pannise <i>et al.</i> 2017
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	(Travassos 1937)	<i>Akodon cursor</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Castro 2018
			<i>Nectomys squamipes</i>	Corrêa Gomes <i>et al.</i> 2003
<i>Malvinema carolinae</i>	Digiani, Sutton y Durette-Desset, 2003	<i>Scapteromys aquaticus</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Pannise <i>et al.</i> 2017
				Digiani <i>et al.</i> 2003
<i>Malvinema frederici</i>	Digiani, Sutton y Durette-Desset 2003	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
				Digiani <i>et al.</i> 2003
<i>Malvinema scapteromys</i>	(Suriano y Navone 1996)	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
<i>Malvinema victoriae</i>	Digiani, Sutton y Durette-Desset, 2003	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Digiani <i>et al.</i> 2006
				Digiani <i>et al.</i> 2003
<i>Malvinema yagoi</i>	Digiani y Durette-Desset 2003	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
				Digiani y Durette-Desset 2003a
<i>Nippostrongylinae sp.</i>		<i>Thaptomys nigrita</i>		Pannise <i>et al.</i> 2017
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	(Travassos, 1918)	<i>Akodon cursor</i>	<i>Abrawayaomys ruschii</i>	Corrêa Gomes <i>et al.</i> 2003

		<i>Akodon montensis</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Simões <i>et al.</i> 2012 Cardoso <i>et al.</i> 2020 Pansse <i>et al.</i> 2017
<i>Stilestrongylus azarai</i>	Durette-Desset y Sutton, 1985	<i>Akodon azarae</i>	<i>Graomys griseoflavus</i>	Durette Desset y Sutton 1985 Digiani y Durette-Desset 2003a Navone <i>et al.</i> 2009 Miño <i>et al.</i> 2018
<i>Stilestrongylus eta</i>	(Travassos, 1937)	<i>Akodon cursor</i> <i>Akodon montensis</i>		Durette-Desset y Digiani 2010 Simões <i>et al.</i> 2012
<i>Stilestrongylus freitasi</i>	Durette-Desset, 1968	<i>Necromys lasiurus</i>		Costa <i>et al.</i> 2019
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	Souza <i>et al.</i> 2009	<i>Akodon cursor</i> <i>Akodon montensis</i>	<i>Euryoryzomys russatus</i> <i>Oligoryzomys flavescens</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i> <i>Sooretamys angouya</i>	Simões <i>et al.</i> 2012 Pansse <i>et al.</i> 2017 Castro 2018
<i>Stilestrongylus</i> sp.		<i>Deltamys kempfi</i> <i>Scapteromys aquaticus</i> <i>Thaptomys nigrita</i>		Navone <i>et al.</i> 2009 Pansse <i>et al.</i> 2017 Cardoso <i>et al.</i> 2020
<i>Stilestrongylus stilesi</i>	Freitas, Lent y Almeida, 1937	<i>Akodon azarae</i> <i>Necromys lasiurus</i>	<i>Holochilus chacarius</i>	Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<i>Stilestrongylus talaverensis</i>	Digiani y Durette-Desset 2003	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Digiani y Durette-Desset 2003a
<i>Suttonema delta</i>	Digiani y Durette-Desset	<i>Oxymycterus rufus</i>		Digiani y Durette-Desset

	2003			2003b Navone <i>et al.</i> 2009 Gómez Muñoz 2017 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<i>Trichofreitasia lenti</i>	Sutton y Durette-Desset, 1991	<i>Akodon montensis</i> <i>Akodon simulator</i>	<i>Oligoryzomys flavescens</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Digiani <i>et al.</i> 2006 Pannise <i>et al.</i> 2017 Castro 2018 Cardoso <i>et al.</i> 2020
<b>NEMATODA: Onchocercidae</b>				
<i>Litomosoides anguyai</i>	Notarnicola, Bain y Navone, 2002	<i>Oxymycterus quaestor</i>		Notarnicola <i>et al.</i> 2002
<i>Litomosoides navonae</i>	Notarnicola, 2005	<i>Akodon azarae</i>	<i>Holochilus chacarius</i> <i>Nectomys squamipes</i> <i>Oligoryzomys chacoensis</i> <i>Oligoryzomys fornesi</i> <i>Oligoryzomys nigripes</i>	Notarnicola 2005b Pannise <i>et al.</i> 2017
<i>Litomosoides oxymycteri</i>	Notarnicola, Bain y Navone, 2000	<i>Oxymycterus rufus</i>		Notarnicola, Bain y Navone 2000 Navone <i>et al.</i> 2009 Gómez Muñoz 2017 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<i>Litomosoides chagasfilhoi</i>	Moraes Neto, Lanfredi y de Souza, 1997	<i>Akodon cursor</i>		Castro 2018



		<i>Akodon montensis</i>	Moraes Neto, Lanfredi y de Souza 1997
<b>NEMATODA: Oxyuridae</b>			
<i>Caroloxuris boliviensis</i>	Jiménez-Ruiz y Gardner, 2003	<i>Oxymycterus inca</i> <i>Oxymycterus paramensis</i> <i>Oxymycterus rufus</i>	Jiménez <i>et al.</i> 2003 Robles 2008, 2010
<i>Syphacia alata</i>	Quentin, 1968	<i>Necromys lasiurus</i> <i>Thaptomys nigrata</i>	Quentin 1968, 1969, 1971 Robles 2007, 2008, 2010 Pannise <i>et al.</i> 2017 Gómez Muñoz 2017 Costa <i>et al.</i> 2019 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<i>Syphacia carlitosi</i>	Robes y Navone 2007	<i>Akodon azarae</i> <i>Akodon montensis</i> <i>Akodon philipmyersi</i>	Robles y Navone 2007 Robles 2008, 2010 Navone <i>et al.</i> 2009 Miño <i>et al.</i> 2012, 2018 Pannise <i>et al.</i> 2017 Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
<b>NEMATODA: Physalopteridae</b>			
<i>Physaloptera</i> sp.		<i>Necromys lasiurus</i>	Costa <i>et al.</i> 2019
<b>NEMATODA: Rictulariidae</b>			
<i>Pterigodermatites (P.) azarai</i>	Sutton, 1984	<i>Akodon azarae</i>	Miño <i>et al.</i> 2018
<i>Pterigodermatites</i>	Quentin, 1967	<i>Necromys lasiurus</i>	<i>Rhipidomys mastacalis</i> Gómez Muñoz 2017

<i>zygodontomys</i>			<i>Thomasomys cinereus</i>	Costa <i>et al.</i> 2018, 2019
			<i>Thomasomys pyrrhonotus</i>	Gómez Muñoz <i>et al.</i> 2020
			<i>Thomasomys taczanowskii</i>	Polo Gonzales 2020
<i>Pterygodermatites</i> sp.		<i>Thaptomys nigrata</i>		Cardoso <i>et al.</i> 2020
<b>NEMATODA: Spiruridae</b>				
<i>Protospirura azarai</i>	Sutton, 1984	<i>Akodon azarae</i>		Miño <i>et al.</i> 2012
		<i>Akodon azarae</i>	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Quentin <i>et al.</i> 1968
		<i>Akodon montensis</i>		Jiménez <i>et al.</i> 2003
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	Quentin y Rodríguez de Almeida, 1968	<i>Necomys lasiurus</i>		Costa <i>et al.</i> 2019
		<i>Oxymycterus paramensis</i>		Navone <i>et al.</i> 2009
		<i>Scapteromys aquaticus</i>		Miño <i>et al.</i> 2008, 2012, 2018
		<i>Thaptomys nigrata</i>		Cardoso <i>et al.</i> 2020
<i>Protospirura numidica</i>	Seurat, 1914	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	<i>Thomasomys taczanowskii</i>	Costa <i>et al.</i> 2018
		<i>Oxymycterus delator</i>		Polo Gonzales 2020
<b>NEMATODA: Trichuridae</b>				
		<i>Akodon azarae</i>		Suriano y Navone 1994
		<i>Necomys lasiurus</i>		Robles y Navone 2006
<i>Trichuris laevitesticis</i>	Suriano y Navone, 1994	<i>Scapteromys aquaticus</i>		Robles 2008
				Navone <i>et al.</i> 2009
				Miño <i>et al.</i> 2012, 2018
				Robles y Navone 2014
<i>Trichuris navonae</i>	Robles, 2011	<i>Akodon montensis</i>		Robles 2008

*Necomys lasiurus*  
*Thaptomys nigrita*

Robles 2011  
Robles y Navone 2014  
Panisse 2015  
Panisse *et al.* 2017  
Castro 2018  
Costa *et al.* 2019

---

APÉNDICE 11

Diferentes estimaciones de tiempos de divergencia (Ma.) para los principales grupos de Akodontini. En algunos casos, los valores de Akodontini s.s., Oxymycterini y Scapteromyini fueron obtenidos directamente de las filogenias calibradas, por lo que son valores aproximados.

Autores	Loci	Puntos calibración	Akodontini s.l.	Akodontini s.s.*	Oxymycterini*	Scapteromyini*
Parada <i>et al.</i> 2013	Citb, IRBP	<i>Akodon kermacki</i> <i>Sigmodon</i> spp. <i>Kraglievichimys formosus</i>	7.36 (5.62 – 9.29)	~ 4.4	~ 2	~ 6.6
Schenk <i>et al.</i> 2013	Citb, IRBP, RAG1, GHR	<i>Elymys</i> earliest "Zapodidae" Dipodoidea: Gerbillinae <i>Pogonomys</i> : Murinae <i>Acomys</i> sp. <i>Apodemus</i> Rhizomyinae/Spalacidae <i>Reithrodontomys</i> 1a ocurrencia <i>Onychomys</i> <i>Prosigmodon</i> - Sigmodontini <i>Reigomys primigenus</i> <i>Reithrodon</i> <i>Necromys</i> : <i>Necromys</i> / <i>Thaptomys</i> <i>Kraglievichimys formosus</i>	~ 5	~ 4	<~ 2	<~ 5
Vilela <i>et al.</i> 2013	Citb, IRBP, ADH1, COX1	<i>Mus</i> / <i>Rattus</i> <i>Armintomys tullbergi</i> <i>Eucrietodon atavus</i> <i>Sigmodon</i> spp <i>Reitrodon auritus</i> , <i>Necromys bonapartei</i> <i>Akodon kermacki</i>	9.7 (8.2 - 11.11)	----	----	----
Leite <i>et al.</i> 2014	Citb, IRBP	<i>Paronychomys</i> spp. <i>Prosomys mimus</i> <i>Mesocricetus primitivus</i> <i>Cricetus kormosi</i>	6.1 (5.1 - 7.2)	~ 3.8	~ 2	~ 5.5

		<i>Cricetus lophidens</i> <i>Prosigmodon oroscoi</i> <i>Scapteromys herskovitzi</i> <i>Oxymycterus cf. rufus</i> <i>Akodon kermacki</i> <i>Auliscomys sp.</i> <i>Calomys laucha</i> <i>Oligoryzomys cf. flavescens</i> <i>Holochilus brasiliensis, Reigomys primigenus</i>				
Parada <i>et al.</i> 2015	Citb, IRBP	<i>Sigmodon sp.</i> <i>Kraglievichimys formosus</i> <i>aff Abrothrix</i>	5.78 (4.86 - 6.75)	~ 4.3	~ 2.5	~ 5.1
Schenk y Steppan 2018	Citb, BRCA1, GHR, IRBP, RAG1	<i>Prosigmodon - Sigmodontini</i> <i>Reigomys primigenus</i> <i>Reithrodon</i> <i>Necromys: Necromys/Thaptomys</i> <i>Kraglievichimys formosus</i>	~ 6	~ 3.8	~ 2.3	~ 5
Parada <i>et al.</i> 2021	Genoma: Elementos ultraconservados	<i>División Mus/Rattus</i> <i>Kraglievichimys formosus</i> <i>Prosigmodon oroscoi</i>	~ 5	~ 2.4	---	~ 3.5 - 4
Este estudio	Citb, DMP1, IRBP, RAG1, GHR	<i>Graomys doraе</i> <i>Scapteromys herskovitzi</i> <i>Akodon cf. A. montensis</i> <i>Scapteromys sp.</i>	5.18 (4.39 - 5.93)	3.36 (2.79-3.9)	1.92 (1.31-2.67)	3.3 (2.68-4.19)

