

***Tympanoctomys*: 75 años de historia. Estado actual del conocimiento del género**

Agustina A. OJEDA, Andrea del Pilar TARQUINO-CARBONELL, Leandro M. VÉLEZ
& Ricardo A. OJEDA

Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad, Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA), CCT Mendoza. CONICET. Av. Ruiz Leal s/n Parque General San Martín, Mendoza, CP 5500 Argentina, e-mail: agustinao@mendoza-conicet.gob.ar

Abstract: This contribution is a tribute to José Yepes on the 75th anniversary of his description of the genus *Tympanoctomys*, and the 90th anniversary of his admission to the Argentine Museum of Natural Sciences “Bernardino Rivadavia”. Viscacha rats are the epitome of South American rodents adapted to desert habitats, and are a true model, not only to present different specialized attributes for life in xeric environments, but also as one of the mammals with the highest chromosomal number. In this chapter, we present an overview of the state of knowledge of the genus and related species, regarding aspects such as distribution, ecology, genetic and conservation. Perspectives focus on gaps and unresolved issues that are fascinating and promising research lines.

Key words: José Yepes, Octodontids, Rodents, Viscacha Rats

Resumen: Esta contribución es un homenaje a José Yepes por los 75 años transcurridos desde que describiera el género *Tympanoctomys*, y por los 90 años de su ingreso al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Las ratas vizcacha son el epitome de roedores sudamericanos adaptados al desierto, y han constituido un verdadero modelo, no solo por presentar distintos atributos especializados para la vida en ambientes xéricos, sino también como uno de los mamíferos con mayor número cromosómico. En este capítulo brindamos un panorama global sobre el estado del conocimiento del género y las especies relacionadas, en áreas como, distribución, ecología, genética y conservación. Las perspectivas se enfocan sobre los vacíos y preguntas en temas aún no resueltos y que constituyen líneas fascinantes y promisorias para investigar y profundizar.

Palabras clave: José Yepes, Octodóntidos, Roedores, Ratas Vizcachas

INTRODUCCIÓN

Abocado al estudio de las faunas locales, distribución y sistemática, José Yepes es el primero en sintetizar la distribución geográfica y taxonomía de los octodóntidos de Argentina (1930, 1942; véase García, 2018 para una síntesis biográfica de Yepes), complementando así el conocimiento de esta familia con los trabajos previos de Wolfsohn en Chile (1928a, 1928b). No obstante a pesar del limitado material de ejemplares científicos con el que contaba para sus descripciones taxonómicas (muchas de ellas basadas en material fotográfico) e interpretaciones sobre distribución, José Yepes pudo caracterizar el sustrato zoogeográfico de las especies de octodóntidos de Argentina y categorizarlas según el hábitat que ocupan, “fisiografía regional” y amplitud de su distribución (Yepes, 1942).

Los octodóntidos pertenecen a una familia de roedores endémicos del sur de América del Sur (Reig, 1981; Mares & Ojeda, 1982). Actualmente, la familia se compone de 16 especies agrupadas en 6 géneros, 3 de ellos monotípicos (*Octodontomys*, *Octomys*, y *Spalacopus*) y 3 politípicos (*Tympanoctomys*, *Aconaemys*, y *Octodon*) (Verzi *et al.*, 2015). La distribución de la familia Octodontidae se encuentra restringida a ambos lados de los Andes en Argentina, Bolivia y Chile, entre los 15° y 40° lat S. A lo largo de su estrecho rango de distribución, abarca una gran variedad de hábitats, desde áreas costeras en el centro de Chile, hasta regiones preandinas y andinas, y desde hábitats desérticos, semidesérticos y mediterráneos, a bosques húmedos (Gallardo *et al.*, 2007). En contraste con su relativa baja riqueza específica (seis géneros y 16 especies) el grupo presenta una amplia diversidad eco-morfo-

lógica, que incluye desde especies terrestres “generalistas” a especies fosoriales y subterráneas “especialistas” (Mares & Ojeda, 1982; Contreras *et al.*, 1987, Ojeda *et al.*, 2015). Esta diversidad eco-morfológica estaría asociada a una subdivisión geográfica dentro de la familia, en donde las formas escansoriales (*Octodon*), subterráneas (*Spalacopus*) y fosoriales (*Aconaemys*) se encuentran mayormente del lado oeste de los Andes, en la región central de Chile; mientras que las formas más adaptadas a ambientes xéricos, como el saxícola (*Octomys*) y el fosorial (*Tympanoctomys*), residen del lado oriental de los Andes, en Argentina. Existe además una forma escansorial (*Octodontomys*) que se distribuye en zonas pre-andinas del Monte y la Puna del noroeste de Argentina, sur de Bolivia y noreste de Chile (Contreras *et al.*, 1987; Ojeda *et al.*, 2013; Ojeda *et al.*, 2015; Ojeda, 2016).

Dentro de los octodóntidos se destaca el género *Tympanoctomys*, descrito por J. Yepes (1942), un año después de que Lawrence (1941) describiera la especie *Octomys barrerae*. El nombre [*Tympanoctomys*] deriva de la palabra griega ‘tympanom’ que refiere al hiperdesarrollo de las bullas timpánicas del cráneo, ‘octo’ del latín, referido a los molares en forma de ocho (carácter presente en todos los miembros de la familia) y la palabra griega ‘mys’ = ratón.

Tympanoctomys es endémico de las regiones áridas del centro oeste de Argentina en los biomas del desierto del Monte y Patagonia, principalmente en ambientes salitrosos (salares), dunas y matorrales asociados a vegetación halofítica (Justo *et al.*, 1985; Ojeda *et al.*, 1996; Díaz *et al.*, 2000; Ojeda, 2016). Representa uno de los géneros de roedores sudamericanos más adaptados a ambientes desérticos (Mares, 1975; Bozinovic & Contreras, 1990; Mares, 1993; Ojeda *et al.*, 1996; Mares *et al.*, 1997a; Díaz & Ojeda, 1999; Ojeda *et al.*, 1999; Ojeda & Tabeni, 2009). Dentro de sus adaptaciones eco-morfo-fisiológicas se destacan: orina concentrada, riñones especializados, heces secas, bullas auditivas infladas, coloración pálida, actividad nocturna y hábito cavador (Ojeda & Tabeni, 2009). *Tympanoctomys* presenta el mayor número diploide (2n) conocido para mamíferos y un tamaño genómico que es el doble de sus relativos más cercanos, características que llevaron a postularlo como el primer caso de mamífero poliploide (Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2003; Gallardo *et al.*, 2004b). Sin embargo esto es aún motivo de continuos debates y revisiones (Svartman *et al.*, 2005; Gallardo *et al.*, 2006; Suárez-Villota *et al.*, 2012, Evans *et al.*, 2017), los cuales detallaremos más adelante.

al., 2017), los cuales detallaremos más adelante.

Tympanoctomys es un género politípico que incluye cuatro especies vivientes, *T. aureus* “rata vizcacha dorada”, *T. barrerae* “rata vizcacha colorada”, *T. kirchnerorum* “rata vizcacha de Kirchner” ó rata vizcacha patagónica”, *T. loschalchalersorum* “rata vizcacha de los chalchaleros” y una especie extinta *T. cordubensis*. Inicialmente dos de estas especies fueron descritas como géneros distintos (*Pipanaoctomys aureus* y *Salinoctomys loschalchalersorum*) (Mares *et al.* 2000). Sin embargo, revisiones y estudios recientes sugieren que el género *Tympanoctomys* incluiría a *Pipanaoctomys* y *Salinoctomys* (Díaz *et al.*, 2015; Suárez-Villota *et al.*, 2016), mientras que otros autores sugieren mantener ciertas distinciones entre ellos (Ojeda, 2016; Evans *et al.*, 2017) (ver más abajo). En esta revisión consideraremos a *Tympanoctomys* formado por cuatro especies: *T. aureus*, *T. barrerae*, *T. kirchnerorum* y *T. loschalchalersorum*.

Distintos atributos ecológicos y biogeográficos, tales como rangos geográficos reducidos, distribución en parches, especialización en hábitat, dieta y bajas densidades poblacionales, aumentan la vulnerabilidad de las poblaciones, es así que las poblaciones de varias especies de ratas vizcacha se encuentran en estado de amenazadas o casi amenazadas (Ojeda *et al.*, 2012; Ojeda, 2016). Las amenazas más graves para estos octodóntidos son las actividades humanas como la agricultura, la producción ganadera, la deforestación y la minería, las cuales pueden causar extinciones locales (Ojeda *et al.*, 2012; Ojeda, 2016). Para el caso de *T. barrerae*, estudios genéticos han detectado algunas poblaciones diferenciadas genéticamente y que podrían tener implicaciones importantes para la conservación y el manejo de la rata vizcacha (Ojeda, 2010).

En esta revisión nos enfocaremos en los avances y estudios que se han venido desarrollando en los últimos años en áreas como la ecología, genética y conservación del género *Tympanoctomys*, y se destacarán algunas futuras líneas de investigación para estos roedores especialistas del desierto.

HISTORIA DEL GÉNERO

Los primeros registros de *Tympanoctomys* provienen de Ameghino en el año 1889, en ese entonces considerado *Phitanotomys cordubensis* de la provincia de Córdoba, con una procedencia estratigráfica poco exacta, aunque probablemente del Pleistoceno medio. Es

recién en el año 1941 cuando se realizaron las primeras descripciones de poblaciones vivientes de *Tympanoctomys* y en particular correspondientes a la especie *T. barrerae*, en ese entonces considerada como *Octomys barrerae* (Lawrence, 1941). Estos ejemplares fueron colectados en la localidad de La Paz, provincia de Mendoza, y la especie fue nombrada en honor al parasitólogo J. M. de la Barrera, quien estudió el ectoparásito *Parapsyllus barrerae* (Siphonaptera) únicamente encontrado en este roedor. Un año después, en 1942, José Yepes realizó comparaciones de este material tipo con ejemplares de *Octomys mimax* y de otros roedores octodóntidos y describió el género *Tympanoctomys*, basado principalmente en la morfología de las bullas timpánicas, la cual se extiende más del 45% de la longitud del cráneo (Yepes, 1942; Ojeda et al., 1989; Díaz et al., 2000). Hasta el año 2007 solo se conocían registros de *T. barrerae* provenientes de ocho localidades asociadas a ambientes salitrosos, medanosos y llanuras arbustivas del Monte y ecotono Monte-Patagonia (Justo et al., 1985; Ojeda et al., 1996; Díaz et al., 2000). Es recién en el año 2007 cuando a partir de varias campañas de investigación realizadas en años previos, se registran nuevas localidades, ampliando su distribución hacia el norte en la provincia de San Juan, y hacia el sur en las provincias de Neuquén y La Pampa (Ojeda et al., 2007). Previamente, Verzi et al. (2002) revisaron el material tipo colectado por Ameghino (1889) asignado a *P. cordubensis*, y lo compararon con nuevo material procedente del Pleistoceno de la localidad de Mar de Plata, Buenos Aires, y concluyeron que ambos ejemplares pertenecen al género *Tympanoctomys* descrito anteriormente por Yepes, como nueva combinación que llamaron *T. cordubensis*.

En el año 2009, Udrizar-Sauthier y colaboradores asignaron material craneal fósil a *T. barrerae*, proveniente del Holoceno tardío de Patagonia en tres secuencias estratigráficas halladas en cercanías del río Chubut, provincia de Chubut. Ese mismo año, se registraron poblaciones vivientes de *Tympanoctomys* en la misma provincia y fueron asignadas a *T. barrerae*, notando tan solo algunas diferencias morfológicas a nivel del esperma en relación a las poblaciones de *T. barrerae* localizadas al norte de la distribución (Gallardo et al., 2009). Posteriormente, estudios filogenéticos y filogeográficos, utilizando marcadores mitocondriales, mostraron que las poblaciones de Patagonia son altamente divergentes con respecto a las poblaciones del centro-oeste de la distribución (Gallardo et al., 2013). Es así que

basados en evidencias moleculares y morfológicas, Teta et al. (2014) describieron una nueva especie, *Tympanoctomys kirchnerorum*, con ejemplares de la localidad de Chubut, incrementando de esta forma la diversidad del género y significancia biogeográfica de la región patagónica para la familia Octodontidae. El material paleontológico de *Tympanoctomys* más recientemente registrado fue hallado en la provincia de Río Negro, Cueva Galpón, perteneciente al Holoceno tardío (Fernández et al., 2016). Este último hallazgo sugiere una extinción a nivel regional, cuyas causas posibles son objeto de controversia (Teta et al., 2014; Fernández et al., 2016).

Desde la descripción original de *Tympanoctomys* al día de hoy, se han propuesto algunos cambios taxonómicos a nivel de género y especies relacionadas. Inicialmente *Pipanacoctomys aureus* y *Salinoctomys loschalchalersorum* fueron descritos como géneros distintos y emparentados a *T. barrerae*, sobre la base de diferencias en caracteres morfológicos (Mares et al., 2000). Rápidamente, algunos autores cuestionaron las diferencias morfológicas encontradas entre estos taxones y sugirieron incluir a *P. aureus* y *S. loschalchalersorum* como especies dentro del género *Tympanoctomys* (Barquez et al., 2002; Díaz & Verzi, 2006).

Estudios a nivel molecular reflejan que la similitud genética encontrada entre *S. loschalchalersorum* y *T. barrerae* indicaría un tiempo de divergencia reciente (Upham & Patterson, 2015). En esta misma línea, Suárez-Villota et al., (2016) mediante el uso de marcadores moleculares mitocondriales y nucleares (12S rRNA y GHR), pusieron a prueba la monofilia de estas especies llegando a la conclusión de que *Pipanacoctomys* y *Salinoctomys* no se diferencian de *Tympanoctomys*. De este modo el género incluiría 3 especies: *T. barrerae*, *T. kirchnerorum* y *T. aureus*, ya que *Salinoctomys* estaría incluido en la diversidad de lo que se conoce como *T. barrerae*, presentando distancias genéticas muy bajas entre ellos (0-0.6%) (Suárez-Villota et al., 2016; véase por ejemplo Fariña Torres et al., 2018). De modo tal que en las últimas revisiones, el escenario taxonómico con mayor apoyo considera al género *Tympanoctomys* formado por 4 especies actuales: *T. aureus*, *T. barrerae*, *T. loschalchalersorum* y *T. kirchnerorum* (Díaz et al., 2015; Pérez, 2013). Asimismo, estudios morfológicos recientes apoyan esta idea y muestran que si bien *T. loschalchalersorum* comparte algunos atributos morfológicos con *T. barrerae*, son en general morfológicamente distintos como para ser

reconocidos como especies diferentes (Pérez *et al.*, 2017). Otros autores (Upham & Patterson, 2015; Evans *et al.*, 2017) sugieren mantener la distinción entre los géneros para resaltar la divergencia molecular encontrada principalmente entre los géneros *Tympanoctomys* y *Pipanoctomys*. Por otro lado, Ojeda (2016), sostuvo que dada la falta de una descripción formal del nuevo escenario taxonómico (4spp), debe continuarse con la idea original de tratar a estos géneros por separados. Finalmente, todo lo mencionado anteriormente deja en evidencia la necesidad de una revisión integral del género y ratas vizcachas.

DISTRIBUCIÓN Y ADAPTACIONES ECOLÓGICAS, COMPORTAMENTALES Y FISIOLÓGICAS

Distribución

El género *Tympanoctomys* es endémico de las ecorregiones áridas del desierto del Monte, La Payunia y Patagonia en Argentina. El rango geográfico de las especies vivientes se extiende entre los 28°- 43° latitud sur y 67°- 69° de longitud oeste (Fig. 1). La rata vizcacha colorada, *T. barrerae*, tiene el mayor rango geográfico y su distribución se extiende a través de las ecorregiones del Monte (de Valles y bolsones, Septentrional), y La Payunia, a modo de “parches” poblacionales. Por otro lado la rata vizcacha patagónica, *T. kirchnerorum*, tiene un rango geográfico menor y restringido a la ecorregión de Patagonia (Teta *et al.*, 2014; Ojeda, 2016; Tarquino-Carbonell *et al.*, 2016). La rata vizcacha dorada, *T. aureus*, y la rata vizcacha de los chalchaleros, *T. chalchalerosorum*, se las conoce solamente de las localidades tipo ubicadas en el departamento de Pomán, Salar de Pipanaco, provincia de Catamarca y en el departamento de Chamental, provincia de La Rioja, respectivamente (Mares *et al.*, 2000). Algunos estudios han sugerido que el éxito de la colonización en ambientes xéricos y el amplio rango geográfico de *T. barrerae*, en comparación con las otras especies, se deba a un conjunto de atributos comportamentales, ecomorfológicos y fisiológicos que le confieren una mejor utilización de ambientes de salares y recursos hipersalinos (Mares *et al.*, 1997b, Ojeda *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2007; Ojeda *et al.*, 2013).

Hábitat, dieta, sistema de cuevas y actividad espacial

T. barrerae se distribuye principalmente en cuencas salinas o salares, y hábitats medanosos (Ojeda *et al.*, 1996; Mares *et al.*, 1997a) dominado

por vegetación halofítica de baja altura (aproximadamente 1m). En general, el ambiente de las cuencas salitrosas está constituido en su “anillo” externo por una estructura arbórea con los géneros *Prosopis* y *Geoffroea*, y arbustos como *Larrea* y *Lycium*, mientras que el centro del salar está dominado por quenopodiáceas arbustivas como *Heterostachys ritteriana*, *Suaeda divaricata*, *Atriplex* sp. y *Allenrolfea vaginata*, esta última ocupando la parte más central del salar (Ojeda *et al.*, 1996). Los ambientes de dunas o médanos de arena están dominados principalmente por *Atriplex patagonia* y *Prosopis flexuosa* (Ojeda *et al.*, 1996). El hábitat de *T. kirchnerorum* es un terreno arenoso y dominado por especies vegetales de la estepa patagónica como *Chuiriraga avellanadae*, *Atriplex*, *Prosopis* y *Schinus johnstonii* (Asteraceae) (León *et al.*, 1998). Por último, el hábitat de *T. aureus* y *T. loschalchalerosorum* consiste en matorrales perisalinos asociados al Salar de Pipanaco y Salinas Grandes, respectivamente, con un sustrato principalmente arenoso y altamente salitroso (Mares *et al.*, 2000).

Las especies son estrictamente herbívoras y con alta especialización hacia una dieta compuesta principalmente de vegetación halofítica. Los únicos trabajos sobre dieta han sido realizados en *T. barrerae* donde se observa que se alimenta principalmente de *Atriplex*, *Allenrolfea*, *Heterostachys* y *Suaeda* y de gramíneas en menor proporción (Tabla 1). Dietas similares, basadas en consumo de plantas halofíticas (ej. *Atriplex*) han sido reportadas en otros roedores especialistas de desierto, como la rata canguro, *Dipodomys microps* (Norteamérica) y la rata obesa, *Psammomys obesus* del norte de África (Mares *et al.*, 1997b).

Para alimentarse, *T. barrerae* limpia la superficie de hojas del género *Atriplex* mediante un manojito de cerdas rígidas ubicado detrás de los incisivos superiores para remover el exceso de sal en la epidermis vegetal y así reducir su ingesta (Mares *et al.*, 1997a; Berman, 2003). Estudios comportamentales sobre el proceso de limpieza de las hojas han mostrado que el tiempo de “pelado” de las hojas de *Atriplex* es menor que el registrado para las especies convergentes *D. microps* y *P. obesus* (Giannoni *et al.*, 2000). Esta diferencia en el tiempo de “pelado” podría estar explicada por el uso de sus cerdas ubicadas detrás de los incisivos, que actuarían como un “segundo par” de incisivos inferiores (Giannoni *et al.*, 2000). Sobre la dieta y comportamiento de forrajeo de las otras especies del género no hay estudios específicos, aunque probablemente el mayor porcentaje de su alimen-

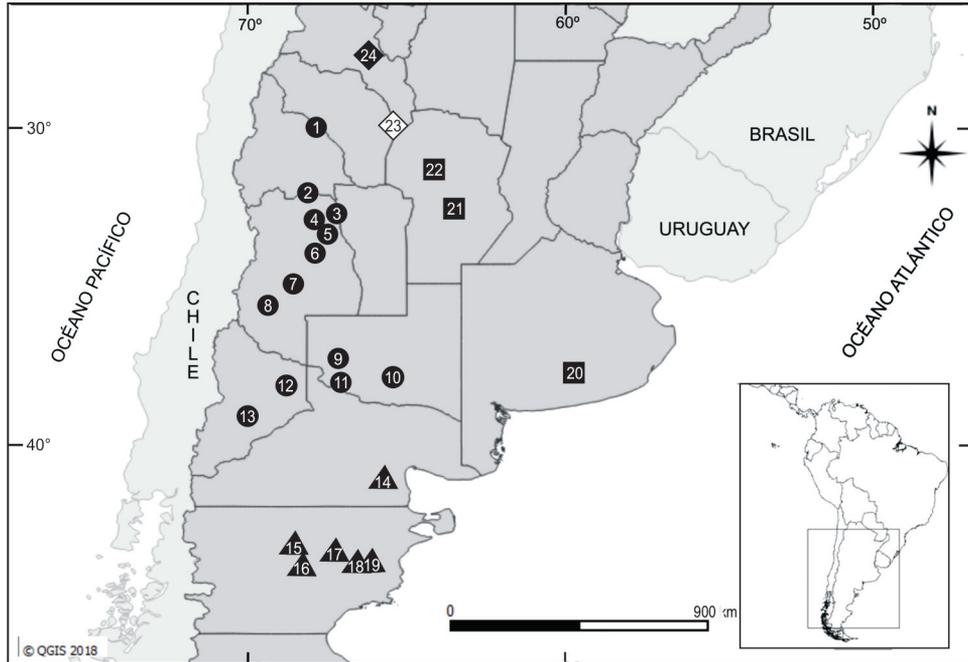


Fig. 1. Localidades conocidas del género *Tympanoctomys*. Los círculos corresponden a localidades de *T. barrerae*, los cuadrados corresponden a registros de *T. cordubensis* y los triángulos a *T. kirchnerorum*. El rombo negro representa *T. aureus* y el rombo blanco a *T. loschalchalerosorum*. 1) Valle de la Luna, 2) Guanacache, 3) Arroyito, 4) Las Catitas, 5) La Paz (tipo), 6) Nacuñan, 7) Nihuil, 8) Malargüe, 9) Gran Salitral, 10) Lihué Calel, 11) Casa de Piedra, 12) Añelo, 13) Puente Picún Leufú, 14) Cueva Galpón, 15) La Porfía (tipo), 16) Los Altares, 17) Cueva de la Virgen, 18) Cueva Caolineria Dique Ameghino, 19) Las Plumas, 20) Córdoba (tipo), 21) Alfa Corral, 22) Mar del Plata, 23) Salinas Grandes, 24) Salar de Pipanaco.

tación consista en quenopodiáceas (Ojeda, 2016).

Las ratas vizcacha construyen sistemas de madrigueras o cuevas en forma de montículos, con varias entradas conectadas por galerías internas a distintas profundidades (Ojeda et al., 1996; Mares et al., 1997a; Torres et al., 2003; Teta et al., 2014; Ojeda, 2016). Los primeros trabajos sobre la ecología de *T. barrerae* describieron que sus madrigueras cuentan con túneles de dos o tres niveles interconectados que dan lugar a cámaras centrales que servirían para el descanso y almacenamiento del alimento (Fig. 2A; Ojeda et al., 1996; Mares et al., 1997a). La dinámica de las madrigueras es poco conocida pero algunos estudios sugieren que el número y orientación de las entradas estaría asociado a la estacionalidad. Así, se ha reportado un mayor número de entradas orientadas hacia la luz solar directa en la estación invernal e indirecta en verano (Fig. 2B; Torres et al., 2003). Estudios en marcha en esta especie reportan una mayor proporción de entradas hacia el este, particularmente en la estación húmeda (Tarquino et al., en prep.).

T. barrerae es una especie solitaria y ocurre

en bajas densidades poblacionales. Si bien no está cuantificada, observaciones no sistematizadas sugieren una fuerte reducción poblacional en los bordes de distribución. Estudios en curso en poblaciones del norte de Mendoza estiman un área de acción en promedio de 921 m² (Tarquino et al., en prep). Este es un valor bajo a intermedio comparado con los rangos de área de acción de otras especies de octodóntidos, teniendo en cuenta la variedad de ecorregiones que ocupan las especies de la familia en todo el cono sur (Tabla 2). Trabajos en curso muestran que los machos pueden moverse durante la noche hasta 87m. Asimismo no se han registrado individuos compartiendo madrigueras (Tarquino et al., en prep.), lo que coincide con estudios previos sobre la especie (Ojeda et al., 1996; Mares et al., 1997a). Respecto a las otras especies del género, aún no se cuenta con información detallada sobre estos aspectos.

En cuanto a algunos aspectos reproductivos y de comportamiento de las crías, podemos mencionar que las hembras de *T. barrerae* en cautiverio tienen en promedio cuatro camadas por año.

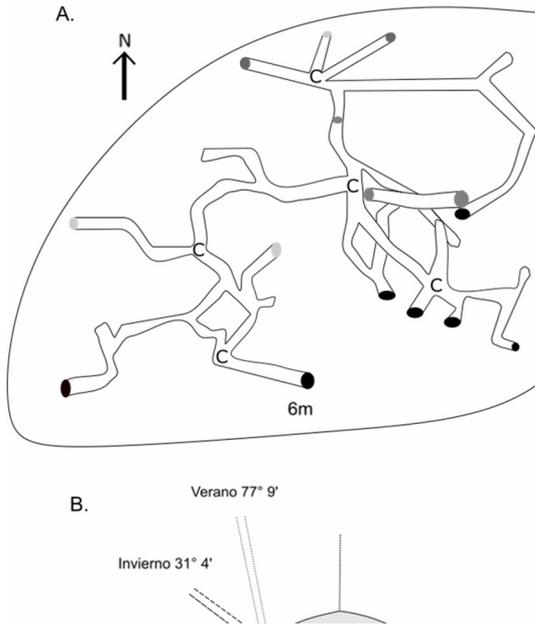


Fig. 2. Estructura de madrigueras de *T. barrerae*. **A.** Estructura interna mostrando diferentes niveles de las madrigueras (primer nivel: gris más claro, segundo nivel: gris intermedio, tercer nivel: negro) (modificado de Ojeda *et al.* 1996; Mares *et al.* 1997a). **B.** Incidencia del sol en la madriguera con respecto a las entradas apuntando hacia el norte (modificado de Torres *et al.* 2003).

Las crías (una o dos por camada) son precoces, con pelo y nacen con los ojos cerrados y pesan 4 g al nacer. Al día 5 pesan 8 g y abren los ojos en el día 6. Los juveniles comienzan a consumir plantas en el día 10, aunque aún no haya destete. Además se ha observado que los juveniles limpian las hojas de *Atriplex* tal como hacen sus madres (Díaz *et al.*, 2000; Ojeda, 2016). Actualmente no se conocen datos reproductivos ni poblacionales de las otras especies.

Fisiología y concentración renal

T. barrerae muestra una alta especialización para la vida en ambientes áridos (Díaz & Ojeda, 1999). La morfología renal presenta una médula desarrollada y una papila elongada lo que confiere una alta capacidad para concentrar orina. Los estudios a nivel de fisiología renal han arrojado valores máximos de concentración de orina de 7080 mosm/l, similar o superior a lo observado en otros roedores adaptados a desiertos del mundo como es el caso de *Dipodomys microps* (5540 mosm/l) y *Psammomys obesus* (6340 mosm/l) (Díaz & Ojeda, 1999; Ojeda *et al.*, 1999).

GENÉTICA DEL MAMÍFERO CON EL GENOMA MÁS GRANDE

El género *Tympanoctomys* es único entre los mamíferos del desierto, no sólo por el conjunto de adaptaciones eco-morfo-fisiológicas que presenta, sino también por las características únicas y sobresalientes de su genoma. Desde su descubrimiento y a lo largo de su historia hubo importantes contribuciones y hallazgos en esta área.

T. barrerae, presenta un complemento cromosómico ($2n=102$, $FN=200$) y un tamaño genómico ($2C=16,8$ pg ADN), siendo los valores más altos reportados para mamíferos (Contreras *et al.*, 1990; Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2003). Todos sus cromosomas son bibracriados, excepto el cromosoma (Y) que es acrocéntrico, y presentan bloques de heterocromatina centromérica (Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2004b). Este incremento en el número diploide acompañado de un aumento en el tamaño genómico y aumento de tamaño de algunas células por el denominado “efecto gigas” (ej. espermatozoide, hepáticas y linfocitos) llevaron a proponer a *T. barrerae* como el primer mamífero poliploide “tetraploide” (Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2004b), y cuya condición tetraploide habría sido adquirida vía hibridación (Gallardo *et al.*, 2007; Suárez-Villota *et al.*, 2012). Esta idea generó grandes debates en los últimos años (Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2003; Gallardo *et al.*, 2004b; Svartman *et al.*, 2005; Gallardo *et al.*, 2006; Evans *et al.*, 2017), y sobre lo cual discutiremos más adelante. Respecto a *T. kirchnerorum*, se ha reportado el mismo número cromosómico y morfología similar a la de *T. barrerae* (Teta *et al.*, 2014). Mientras que *T. aureus* presenta un complemento cromosómico $2n = 92$ y 44-45 pares de cromosomas bibracriados. Gallardo *et al.*, (2004b), argumentaron que el cariotipo de *T. aureus* es un derivado tetraploide, como el de *T. barrerae*. Por último en la especie *T. loschalchalerosorum* se desconoce su complemento cromosómico.

Dos hipótesis han prevalecido para explicar el mecanismo de la gran expansión del genoma de *T. barrerae*. **1)** Origen del gran genoma como consecuencia de una duplicación completa del genoma (Gallardo *et al.*, 1999; Gallardo *et al.*, 2003; Gallardo *et al.*, 2004a; Gallardo *et al.*, 2004b; Gallardo *et al.*, 2006; Gallardo *et al.*, 2007; Suárez-Villota *et al.*, 2012), **2)** Origen del gran genoma como consecuencia de una gran expansión y acumulación de elementos repetitivos (Contreras *et al.*, 1990; Svartman *et al.*, 2005;

Evans et al., 2017). Las primeras evidencias a favor de la condición tetraploide en *T. barrerae* fueron presentadas por Gallardo et al., (1999) donde mostraron que el tamaño genómico de este roedor ($2C=16,8$ pg) es aproximadamente el doble de sus parientes más cercanos *O. mimax* ($2C=7,6$ pg) y *O. gliroides* ($2C=8,2$ pg), sugiriendo un posible origen por duplicación genómica de alguno de estos parientes. Otra evidencia a favor de esta hipótesis es el aumento de tamaño observado en algunos tipos de células, denominado “efecto gigas”, que estaría vinculado a un evento de poliploidía (Gallardo et al., 1999). Años más tarde, Gallardo et al. (2004b) propone a *T. aureus* como poliploide, basado en su tamaño genómico (~16 pg) y aumento de tamaño en sus células somáticas y sugiere que la poliploidía de *T. barrerae* se habría originado por hibridación mediante la fusión de gametas de *T. aureus* y *O. mimax*. Más específicamente, la poliploidía de *T. barrerae* se propuso a partir de la comparación de su número cromosómico ($2n=102$), respecto a los de *T. aureus* ($2n=92$) y *O. mimax* ($2n=56$), y a partir de esta comparación se sugirió un evento de hibridación entre una gameta haploide de *T. aureus* ($n=46$) y una gameta no reducida ($2n$) de *O. mimax* ($2n=56$), dando así origen a la alotetraploidía de *T. barrerae* ($2n=102$).

El primer trabajo en rechazar esta idea fue de Svartman et al., (2005), quienes a partir de evidencia citogenética molecular y bandeo G, concluyeron que el gran tamaño del genoma es producto de una amplificación y expansión de secuencias altamente repetitivas. Mediante el uso de sondas moleculares de un especie emparentada y diploide *O. degus* ($2n=58$), realizaron hibridación *in situ* con los cromosomas de *T. barrerae*, dando como resultado que las sondas solo marcaron un par de cromosomas ortólogos de *T. barrerae*, indicio que consideraron como evidencia de diploidía. Por último, mediante la utilización de bandeo G, encontraron un fuerte heteromorfismo entre cromosomas homólogos de *T. barrerae*, y presencia de heterocromatina en los brazos cromosómicos, que no habían podido identificarse con la utilización de bandeo C en trabajos previos (Gallardo et al., 1999, 2004a). Es así que los autores concluyeron que la sola evolución y amplificación de secuencias repetitivas resultaría el mecanismo más plausible para explicar el gran aumento observado en el genoma de *T. barrerae* (Svartman et al., 2005). Cabe resaltar que años antes, Contreras et al., (1990), mediante la técnica de bandeo C, detectó gran cantidad de heterocromatina en los brazos cromosómicos,

sugiriendo que la evolución y amplificación del genoma en *T. barrerae* se habría dado por fisiones en tándem de cromosomas junto con la expansión de secuencias repetitivas a partir de cromosomas telocéntricos.

Posteriormente, Gallardo et al., (2006), mediante técnicas de citogenética molecular e hibridación con cromosomas de *T. barrerae*, y utilizando además sondas de un gen nuclear específico (*Hox8*) y una región de ADNr, detectaron presencia de 4 señales de hibridación con cada sonda utilizada, resultados que utilizaron para reafirmar la condición tetraploide de *T. barrerae*. Suarez-Villota et al., (2012), continuando con esta línea, y a partir del uso de sondas moleculares, tanto de *O. mimax* como de *T. aureus*, (supuestos ancestros que dieron origen a la alotetraploidía de *T. barrerae*) encontraron que una región del genoma de *T. barrerae* hibridó con aquel de *T. aureus*, y otra región del genoma de *T. barrerae* con aquel de *O. mimax*, interpretando estos resultados como evidencia de alotetraploidía en *T. barrerae*.

Finalmente, el trabajo más reciente referido a esta controversia fue publicado por Evans et al. (2017), quienes con técnicas de secuenciación masiva analizaron secuencias de transcriptomas enteros y secuencias genómicas de *T. barrerae* y *O. mimax*, para explorar así el origen del enorme genoma en *Tympanoctomys*. En su trabajo, los autores pusieron a prueba las dos hipótesis en boga, utilizando para ello sus resultados y la evidencia previa. Los autores demostraron que alrededor de la mitad del genoma en *T. barrerae* es diverso y con secuencias altamente repetitivas, siendo muchas de estas secuencias especie-específica, y no encontraron pruebas sólidas para apoyar la idea de una duplicación completa del genoma. Este trabajo, en general, apoya las conclusiones de Svartman et al. (2005), de que la expansión del genoma en *T. barrerae* se debió a la expansión de elementos altamente repetitivos. Estos autores proponen además, que el gran genoma de *T. barrerae* pudo haberse originado por 1) evolución por expansión de un mosaico diverso de secuencias repetitivas, y 2) una distribución no uniforme de estos elementos en el genoma.

Finalmente, tanto la confirmación de la poliploidía como de la evolución por expansión de secuencias repetitivas representan mecanismos de dinámica genómica de enorme interés biológico, no solo porque permitirán lograr un mejor entendimiento del funcionamiento de los grandes genomas en mamíferos, sino también por las implicancias evolutivas en la radiación de

Tabla 1. Proporción de ítems alimenticios, obtenidos a partir de trabajos sobre dieta de *T. barrerae* en diferentes localidades de Mendoza, Argentina (Ojeda *et al.* 1996, Torres-Mura *et al.*, 1989).

Localidad	La Paz	Arroyito	Trintrica
Ítem alimenticio			
<i>Heterostachys ritteriana</i>	0.96	0.6	-
<i>Atriplex</i> sp.	-	0.06	0.7
<i>Allenrolfea vaginata</i>	0.0	0.02	-
<i>Suaeda divaricata</i>	0.44	0.03	-
<i>Portulaca grandiflora</i>	-	0.04	-
<i>Alternanthera nodifera</i>	-	0.35	-
<i>Prosopis</i> sp.	-	0.02	0.1
<i>Cressa nudicaulis</i>	-	0.1	-
<i>Bougainvillea spinosa</i>	-	-	0.03
No identificado	2.3	<0.01	0.2

estos organismos, y también por la posible asociación existente entre el gran tamaño genómico de *Tympanoctomys* y la extrema adaptación exhibida en sus hábitats, dieta, comportamiento y ecofisiología.

Aspectos filogenéticos y filogeográficos

La disponibilidad de herramientas moleculares permitió otros avances dentro del área genética-molecular, incluyendo los estudios filogenéticos y filogeográficos que se realizaron en *Tympanoctomys* y taxas relacionados de la familia Octodontidae. Entre los primeros trabajos se destacan los estudios de patrones de variación en alozimas (Köhler *et al.*, 2000) y métodos de hibridación de ADN (Gallardo & Kirsch, 2001) para resolver las relaciones filogenéticas dentro de los octodóntidos. Más adelante, Honeycutt *et al.* (2003), analizaron secuencias nucleotídicas de genes mitocondriales (12s ARN) y nucleares (receptor de hormona del crecimiento [GHR]) para investigar las relaciones filogenéticas del mismo grupo. Estos tres primeros estudios evaluaron los patrones de variación genética y relaciones filogenéticas dentro de la familia y coinciden en identificar un clado que contiene a los especialistas del desierto (*Tympanoctomys* y *Octomys*) separados y genéticamente diferenciados de las formas chilenas (*Octodontomys*, *Octodon*, *Aconaemys*, *Spalacopus*). Asimismo, Honeycutt *et al.* (2003), propuso que la gran diversificación de octodóntidos ocurrió en respuesta a eventos climáticos y geológicos que sucedieron en el Mioceno y durante el Plio-Pleistoceno.

Posteriormente, Opazo, 2005, realizó una reevaluación de los tiempos de divergencia y concluyendo que *T. barrerae* y *P. aureus* (actual-

mente *T. aureus*) forman un grupo hermano que comienzan a divergir aproximadamente hace $1,74 \pm 0,59$ Ma, durante el Plio-Pleistoceno. Años más tarde, Upham & Patterson (2012) utilizaron las mismas secuencias publicadas, y agregaron al estudio dos nuevos genes nucleares: el Factor de von Willebrand (vWF), y el gen activador de recombinación (RAG1). Estos autores arribaron a conclusiones similares a Opazo (2005), aunque con algunas diferencias en las estimaciones de tiempos de divergencia. En un trabajo posterior, Upham & Patterson (2015) incluyeron secuencias de *Salinoctomys* y como resultado mostraron que un grupo contiene a *Pipanaoctomys* como hermano de *Tympanoctomys* y *Salinoctomys*, en donde los tiempos de divergencias entre estos últimos es muy reciente ($\sim 0,7$ Ma).

El último aporte en lo que refiere a filogenia molecular es el trabajo de Suárez-Villota *et al.* (2016), utilizaron las secuencias nucleotídicas ya reportadas y agregaron muestras de *T. kirchnerorum*, *S. loschalchalersorum* (*T. loschalchalersorum*), *O. pacificus* y *A. porteri*. Estos autores propusieron que *Tympanoctomys* incluiría 3 especies: *T. barrerae*, *T. kirchnerorum* y *T. aureus* y que lo que se consideraba *S. loschalchalersorum* quedaría incluido dentro de la diversidad de *T. barrerae*, dada las bajas distancias genéticas que los separan (0-0.6%) (Suárez-Villota *et al.*, 2016). Además propusieron que durante periodos interglaciales durante el Pleistoceno podría haberse diferenciado la especie aislada *T. kirchnerorum* (Suárez-Villota *et al.*, 2016).

Con la intención de ahondar en aspectos genéticos y filogeográficos de *T. barrerae*, Ojeda (2010) estudió la variación y estructura genética de las poblaciones, a lo largo del rango de distribución de la especie, utilizando secuencias de

Tabla 2. Datos promedio del área de acción de *Tympanoctomys* (machos y hembras) y otras especies de la Familia Octodontidae. *Área de acción de *Octodon degus* puede variar estacionalmente

Especie	Ecorregión	Área de acción (m ²)		Cita
		♀	♂	
<i>Octomys mimax</i>	Monte	12,370	18,595	Campos <i>et al.</i> (2013)
<i>Tympanoctomys aureus</i>	Monte	-	-	-
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	Monte	921.06	1110.4	Tarquino-Carbonell <i>et al.</i> en prep.
<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>	Estepa pata- gónica	-	-	-
<i>Tympanoctomys loschalchalerosorum</i>	Monte y Chaco	-	-	-
<i>Octodontomys gliroides</i>	Puna y pre- puna	600	140	Rivera <i>et al.</i> (2014)
<i>Octodon degus</i> *	Matorrales áridos y semiáridos	140	140	Quirici <i>et al.</i> (2010)
<i>Octodon lunatus</i>	Matorrales costeros y chilenos	100,833	237,360	Sobrero <i>et al.</i> (2014)
<i>Octodon bridgesi</i>	Matorrales chilenos	1,242	1,242	Muñoz-Pedrerros (1992)
<i>Octodon pacificus</i>	Matorral- Bosque esclé- rofilo	-	-	-
<i>Spalacopus cyanus</i>	Matorral- Andino	40.3	40.3	Torres Mura & Contreras (1998)
<i>Aconaemys porteri</i>	Bosque Valdiviano- Andino	-	-	-
<i>Aconaemys fuscus</i>	Matorral	-	-	-
<i>Aconaemys sagei</i>	Matorral	-	-	-

ADN mitocondrial (región control). Este trabajo mostró que las poblaciones de *T. barrerae* presentan distintos niveles de diversidad genética a lo largo de su distribución, siendo las poblaciones del norte y sur más diversas que las del centro. A su vez, las poblaciones de *T. barrerae* mostraron una moderada a alta diferenciación genética entre sí, siendo las poblaciones centrales las más diferenciadas y las que presentan haplotipos únicos y no compartidos con el resto. La distinción genética de estas poblaciones centrales podría tener importantes implicancias para la conservación y el manejo de la rata de vizcacha colorada (Ojeda, 2010). Finalmente, Gallardo *et al.*, (2013) analizaron otros genes mitocondriales (citocromo b (*cit b*) y citocromo oxidasa I (*COI*)), e incorporaron individuos de la población periférica y aislada de la provincia de Chubut, hasta ese momento identificados como *T. barrerae*. Este estudio llegó a conclusiones similares a las de Ojeda (2010), aunque con algunas diferencias en cuanto a las estimaciones de diversidad genéti-

ca, posiblemente producto de un mayor esfuerzo de muestreo. Los resultados de Gallardo *et al.*, (2013) mostraron que la población de Chubut, el registro más austral para el género, es la más divergente con respecto al resto de las poblaciones. Posteriormente, en base a estas evidencias moleculares y complementando con datos morfológicos, Teta *et al.*, (2014) describen una nueva especie para el género, *T. kirchnerorum*, proveniente de la provincia de Chubut.

ESTADO DE CONSERVACIÓN

Las evaluaciones del estado de conservación del género *Tympanoctomys*, han cambiado a lo largo del tiempo, producto de un avance en el conocimiento de la distribución y de sus poblaciones, particularmente de la rata vizcacha colorada, *T. barrerae*. En las primeras evaluaciones, *T. barrerae* fue clasificada como amenazada dentro de la categoría de vulnerable (Díaz & Ojeda, 2000). Evaluaciones más recientes (Ojeda *et al.*,

2012; Roach, 2016), la clasifican como especie “casi amenazada”. Este cambio de categoría de “vulnerable” a “casi amenazada” desde la última evaluación, obedece a un mejor entendimiento de sus poblaciones y abundancias relativas, según el criterio experto, a lo largo de su rango geográfico. En particular, se amplió el área de distribución (nuevos registros poblacionales) registrando nuevos datos de presencia de la especie. Por otro lado, *T. aureus* y *T. loschalchalersorum*, se encuentran clasificadas como especies “amenazadas” por la UICN, debido a que el área de extensión de ocurrencia es <100Km² y su área de ocupación < 10Km² y todos los registros provienen de una única localidad. Para el caso de *T. aureus*, la principal amenaza es la pérdida de hábitat debido a la expansión de plantaciones de olivos. Finalmente, la especie recientemente descrita, *T. kirchnerorum*, aún carece de evaluación y categorización formal tanto por parte del Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de Argentina (Ojeda et al., 2012), como de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN). Sin embargo, el único registro de ocurrencia (localidad tipo), sumado a extinciones locales (Holoceno tardío) en el Valle del Río Chubut (Udrizar Sauthier et al., 2009; Pardiñas et al., 2012) y la extensa explotación petrolera en la ecorregión patagónica son factores que permiten considerar a *T. kirchnerorum* como un microendemismo con alto riesgo de extinción en el corto plazo.

En líneas generales la vulnerabilidad de las poblaciones a las extinciones locales está determinada por los atributos intrínsecos de su historia natural (ej. historia de vida, demografía, ecología, fisiología, comportamiento), del paisaje (ej. heterogeneidad, conectividad de hábitats, otros) y contingencias (catástrofes, anomalías climáticas, otros). La figura 3 (modificada de Wiens, 1989) esquematiza la vulnerabilidad de poblaciones distribuidas en parches y, como en el caso de las ratas vizcacha, combinada con una fuerte especialización de hábitat y dieta. De modo sintético, el rango geográfico restringido a las tierras áridas, sumado a la baja abundancia poblacional y ocurrencia preponderante en cuencas salinas distribuidas a modo de parches de distinto tamaño y proximidad, conforma una combinación de atributos, que asociados a contingencias naturales (ej. precipitaciones extremas, vulcanismo, incendios) o antrópicas (ej. incendios, explotación petrolera, gasífera, sobrepastoreo de ganado en bordes de salitrales, incendios), expone a las poblaciones de las ratas vizcacha a procesos dinámicos de extinción local. Estos aspectos, sumados

a la singularidad genética encontrada en algunas de sus poblaciones (ej. centro de distribución de *T. barrerae*; Ojeda, 2010), son elementos de gran relevancia para el diseño de estrategias de conservación de especies, cuyas poblaciones se distribuyen a modo de parches, poco abundantes y especialistas de hábitat y dieta.

SÍNTESIS Y PERSPECTIVAS

Si bien, como hemos resumido en este trabajo, se conocen diversos aspectos de las relaciones evolutivas, genéticas, distribución y ecología general de *Tympanoctomys*, particularmente de *T. barrerae*, aún quedan importantes vacíos y líneas de investigación por explorar acerca de la biología de las especies de este género. Uno de los desafíos que tenemos es lograr su mantenimiento en bioherio. Esto permitiría, al igual que con otras especies modelo de desierto (ej. *Psammomys obesus*) avanzar en el conocimiento de aspectos básicos de pautas comportamentales, historia de vida, gestación, cuidado parental, relaciones intraespecíficas y medición de parámetros fisiológicos ante distintas condiciones experimentales.

No hay dudas de que uno de los aspectos que estimulan nuevas investigaciones está relacionado con el tamaño del genoma y las posibles consecuencias de esta gran expansión, que podría tener algún valor adaptativo en *Tympanoctomys* y que aún desconocemos. Algunos trabajos han sugerido una probable vinculación entre la evolución de este gran genoma y el desarrollo de la alta tolerancia a una dieta hipersalina (Gallardo et al., 2007; Evans et al., 2017). Por otro lado la comprensión de la dinámica de los elementos repetitivos del genoma y su conexión con los rearrreglos cromosómicos que ocurrieron en el ancestro de *T. barrerae*, son aspectos por resolver acerca del genoma más grande hallado en mamíferos (Evans et al. 2017).

Desde una perspectiva biogeográfica aun existen salinas en el ecotono entre la región del Monte -Patagonia con hábitats similares a los que habitan las ratas vizcacha, y que aún no han sido explorados y en donde podrían existir núcleos poblacionales a modo de parches aislados de una población más ampliamente distribuida en el pasado.

En cuanto a la conservación de las poblaciones “aisladas”, existen grandes vacíos en el conocimiento de la dinámica poblacional o metapoblacional (colonización y extinción) de los parches o cuencas salinas, el grado de conectividad o aislamiento de estos parches, su diversidad genética



Fig. 3. Atributos de vulnerabilidad de *Tympanoctomys*. Algunos de estos atributos son potenciales y tentativamente listados (adaptado de Wiens, 1989).

y también de las abundancias relativas a lo largo del rango geográfico, particularmente en aquellas poblaciones de *Tympanoctomys* que ocupan los bordes o límites de distribución. Investigaciones en marcha sobre ecología espacial y genética del paisaje en *T. barrerae* nos permitirán entender aspectos fundamentales de su abundancia poblacional, dinámica de movimiento y estructura espacial en paisajes heterogéneos. Esto nos permitirá indagar sobre qué rasgos particulares del ambiente podrían estar moldeando la distribución espacial actual de la variación genética, entre otros. Estos trabajos sobre diversos aspectos de la biología de las especies son los que proporcionarán los fundamentos para establecer prioridades respecto a qué poblaciones de las ratas vizcachas conservar, y finalmente contribuir a un mejor diseño de planes de conservación de especialistas del desierto y biodiversidad de las tierras áridas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Guillermo Cassini y Pablo Teta, por la invitación a participar de este volumen especial en homenaje al Dr. José Yepes. A todos los autores de las diferentes instituciones que con sus artículos, presentaciones en congresos e investigaciones han aportado al conocimiento del estado del arte del género que

aquí discutimos. A todas las organizaciones gubernamentales y no gubernamentales (subsidios y proyectos otorgados) que han hecho posible el financiamiento total ó parcial de estas investigaciones; sin su ayuda sería imposible conocer aspectos básicos de este grupo en particular y trabajar haciendo ciencia en Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba, 6, 1-1027.
- Barquez, R., D.A. Flores, M.M. Díaz, N.P. Giannini, D.H. Verzi. 2002. Análisis filogenético preliminar de los octodóntinos vivos basado en caracteres morfológicos. *Abstract. XVII Jornadas Argentinas de Mastozoología*. Mar del Plata, Argentina, XX pp.
- Berman, S.L. 2003. A desert octodontid rodent, *Tympanoctomys barrerae*, uses modified hairs for stripping epidermal tissue from leaves of halophytic plants. *Journal of Morphology* 257(1): 53-61.
- Bozinovic, F. & L.C. Contreras. 1990. Basal rate of metabolism and temperature regulation of two desert herbivorous octodontid rodents: *Octomys mimax* and *Tympanoctomys barrerae*. *Oecologia* 84(4): 567-570.
- Campos, V.E. & S.M. Giannoni. 2013. Habitat selection by the viscacha rat (*Octomys mimax*, Rodentia: Octodontidae) in a spatially heterogeneous landscape. *Mammalia* 78(2): 223-227.
- Contreras, L.C., J.C. Torres-Mura & A.E. Spotorno. 1990. The largest known chromosome number for

- a mammal, in a South American desert rodent. *Experientia* 46(5): 506-508.
- Contreras, L.C., J.C. Torres-Mura & J.L. Yáñez. 1987. Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Fieldiana Zoology, New Series* 39: 401-411.
- Diaz, G.B. & R.A. Ojeda. 1999. Kidney structure and allometry of Argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments* 41(4): 453-461.
- Diaz, G.B. & R.A. Ojeda. 2000. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos), Mendoza, 106 pp.
- Diaz, G.B., R.A. Ojeda, M.H. Gallardo & S.M. Giannoni. 2000. *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian Species* 1-4.
- Diaz, M.M. & D.H. Verzi. 2006. Familia Octodontidae. En: Barquez R.M., M.M. Díaz, R.A. Ojeda (eds.), *Mamíferos de Argentina Sistemática y Distribución*, pp. 231-236, SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos).
- Diaz, M., R. Barquez & D. Verzi. 2015. Genus *Tympanoctomys*. In: Patton, J. L., U. F. J. Pardiñas & G. D'Elia (eds.), *Mammals of South America*, Vol. 2: Rodents, pp. 1043-1048, University of Chicago Press.
- Evans, B.J., N.S. Upham, G.B. Golding, R.A. Ojeda & A.A. Ojeda. 2017. Evolution of the Largest Mammalian Genome. *Genome Biology and Evolution* 9(6): 1711-1724.
- Fariñas Torres, T., Pardiñas U.F.J. & Chemisquy, M.A. 2018. "Los Mamíferos de La Rioja", ocho décadas después de Yepes. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 20(1): 123-135. Doi: 10.22179/REVMACN.20.555
- Fernández, F.J., P. Teta, E. Mange, L. Prates, L.G. Venanzi & U.F. Pardiñas. 2016. Micromamíferos del sitio arqueológico Cueva Galpón (Río Negro, Argentina): Aspectos tafonómicos y reconstrucción paleoambiental para el Holoceno Tardío en Norpatagonia oriental. *Arqueología* 22: 105-124.
- Gallardo, M., R. Ojeda, A. González & C. Ríos. 2007. The Octodontidae revisited. In: D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo & J.L. Patton (eds.), *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*, pp. 695-720, University of California Publications in Zoology.
- Gallardo, M.H., J. W. Bickham, R.L. Honeycutt, R.A. Ojeda & N. Köhler. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature* 401(6751): 341.
- Gallardo, M.H., J.W. Bickham, G. Kausel, N. Köhler & R.L. Honeycutt. 2003. Gradual and quantum genome size shifts in the hystricognath rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 16(1): 163-169.
- Gallardo, M.H., O. Garrido, R. Bahamonde & M. Gonzalez. 2004a. Gametogenesis and nucleotypic effects in the tetraploid red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Biological Research* 37 (4 Suppl A): 767-775.
- Gallardo, M.H., G. Kausel, A. Jiménez, C. Bacquet, C. González, J. Figueroa, N. Köhler & R. Ojeda. 2004b. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 82(4): 443-451.
- Gallardo, M.H., C.A. Gonzalez & I. Cebrian. 2006. Molecular cytogenetics and allotetraploidy in the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Genomics* 88(2): 214-221.
- Gallardo, M.H. & J.A.W. Kirsch. 2001. Molecular Relationships Among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution* 8(1): 73-89.
- Gallardo, M.H., E.Y. Suárez-Villota, J.J. Nuñez, R.A. Vargas, R. Haro & N. Köhler. 2013. Phylogenetic analysis and phylogeography of the tetraploid rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae): insights on its origin and the impact of Quaternary climate changes on population dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* 108(2): 453-469.
- Gallardo, M.H., D.E. Udrizar Sauthier, A.A. Ojeda & U.F. Pardiñas. 2009. Discovery of desert-adapted *Tympanoctomys barrerae* in central Patagonia, Argentina. *Mammalia* 73(2): 158-161.
- García, S. 2018. La trayectoria del zoólogo José Yepes: Colecciones, viajes y zoogeografía en las décadas de 1930 y 1940. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 20(1): 71-81. Doi: 10.22179/REVMACN.20.579
- Giannoni, S.M., C.E. Borghi & R.A. Ojeda. 2000. Feeding behaviour of *Tympanoctomys barrerae*, a rodent specialized in consuming *Atriplex* leaves. *Journal of Arid Environments* 46(2): 117-121.
- Honeycutt, R.L., D.L. Rowe & M.H. Gallardo. 2003. Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26(3): 476-489.
- Justo, E. R., C. I. Montalvo & J. M. De Santis. 1985. Nota sobre la presencia de *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence 1941) en La Pampa (Rodentia: Octodontidae). *Historia Natural, Argentina* (28): 2.
- Köhler, N., M.H. Gallardo, L.C. Contreras & J. C. Torres-Mura. 2000. Allozymic variation and systematic relationships of the Octodontidae and allied taxa (Mammalia, Rodentia). *Journal of Zoology* 252(2): 243-250.
- Lawrence, B. 1941. A new species of *Octomys* from Argentina. *Proceedings of the New England Zoological Club* 18: 4.
- León, R. J. C., D. Bran, M. Collantes, J. M. J. Paruelo & A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. En: M. Oesterheld, M. R. Aguiar, & J. M. Paruelo (eds.), pp. 125-144, *Ecosistemas patagónicos. Ecología Austral* 8:75-308: 20.
- Mares, M.A. 1975. South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72(5): 1702-1706.
- Mares, M.A. 1993. Desert Rodents, Seed Consumption, and Convergence. *BioScience* 43(6): 372-379.
- Mares, M.A., J.K. Braun, R. M. Barquez & M.M. Díaz. 2000. Two new genera of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 203: 1-27.

- Mares, M.A., J.K. Braun & R. Channell. 1997a. Ecological observations on the octodontid rodent, *Tympanoctomys barrerae*, in Argentina. *The Southwestern Naturalist* 42(4): 488-493.
- Mares, M.A. & R.A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath Rodents. In: M.A., Mares. & H.H. Genoways (eds.), *Mammalian biology in South America*, pp. 393-432, Pymatuning Laboratory of Ecology, Special Publication Series, 6. University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania, USA.
- Mares, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science* 255: 976-979.
- Mares, M.A., R.A. Ojeda, C.E. Borghi, S.M. Giannoni, G.B. Díaz & J.K. Braun. 1997b. How Desert Rodents Overcome Halophytic Plant Defenses. *BioScience* 47(10): 699-704.
- Muñoz-Pedrerros, A. 1992. Ecología de la asociación de micromamíferos presentes en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 417-428.
- Ojeda, A.A., A. Novillo, R. Ojeda & S. Roig. 2013. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology* 4: 285-293.
- Ojeda, A.A. 2010. Phylogeography and genetic variation in the South American rodent *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy* 91(2): 302-313.
- Ojeda, A.A. 2016. Family Octodontidae. Viscacha rats, degus, rock rats and coruro. In: D.E, Wilson, T.E. Lacher, Jr & R.A. Mittermeier (eds.), *Handbook of The Mammals of the World* 6,I, pp. 536-551, Lynx Editions, Barcelona.
- Ojeda, A.A., M.H. Gallardo, F. Mondaca & R.A. Ojeda. 2007. Nuevos registros de *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical* 14(2): 260-270.
- Ojeda, R., J. Gonnet, C.E. Borghi, S. Giannoni, C. Campos & G. Díaz. 1996. Ecological observations of the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* in desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical* (3)183-191.
- Ojeda, R., C.V. & G.B. Díaz. 2012. *Libro Rojo de los Mamíferos Amenazados de la Argentina*, Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM. 193 pp.
- Ojeda, R.A., C.E. Borghi, G.B. Díaz, S.M. Giannoni, M.A. Mares & J.K. Braun. 1999. Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments* 41(4): 443-452.
- Ojeda, R.A., V.G. Roig, E. Cristaldo & C. Moyano. 1989. A new record of *Tympanoctomys* (Octodontidae) from Mendoza province, Argentina. *The Texas Journal of Science* 41(3-4): 333.
- Ojeda, R.A. & S. Tabeni. 2009. The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments* 73(2): 173-181.
- Ojeda, R.A., A. Novillo & A.A. Ojeda, 2015. Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. In: A. Vasallo & D. Antenucci (eds.), *Biology of caviomorph rodents: Diversity and Distribution*, pp.121-138, SAREM. Serie A Vol 1.
- Opazo, J. 2006. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37(3): 932-7.
- Pardiñas, U.F.J., D.E. Udrizar Sauthier & P. Teta. 2012. Micromammal diversity loss in central-eastern Patagonia over the last 400 years. *Journal of Arid Environments* 85(Supplement C): 71-75.
- Pérez, M. J. 2013. Descripción del postcráneo de *Tympanoctomys loschalchalerosorum* y una comparación intragenérica (Rodentia: Octodontidae). Tesis de licenciatura (52 pp.) en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Pérez, M. J., R.M. Barquez & M.M. Díaz. 2017. Morphology of the limbs in the semi-fossorial desert rodent species of *Tympanoctomys* (Octodontidae, Rodentia). *ZooKeys* 710: 77-96.
- Quirici, V., R.A. Castro, L. Ortiz-Tolhuysen, A.S. Chesh, J.R. Burger, E. Miranda, A. Cortés, L.D. Hayes & L.A. Ebersperger. 2010. Seasonal variation in the range areas of the diurnal rodent Octodon degus. *Journal of Mammalogy* 91(2): 458-466.
- Reig, O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur, Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia Mar del Plata. Argentina, XX pp.
- Rivera, D.S., S. Abades, F.D. Alfaro & L. A. Ebersperger. 2014. Sociality of *Octodontomys gliroides* and other octodontid rodents reflects the influence of phylogeny. *Journal of Mammalogy* 95(5): 968-980
- Roach, N. 2016. *Tympanoctomys barrerae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22586A78323698. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T22586A78323698>.
- Sobrero, R., A.L. Prieto & L.A. Ebersperger. 2014. Activity, overlap of range areas, and sharing of resting locations in the moon-toothed degu, *Octodon lunatus*. *Journal of Mammalogy* 95(1): 91-98.
- Suárez-Villota, E., R. Vargas, C. Marchant, J. Torres, N. Köhler, J. Núñez, R. de la Fuente, J. Page & M. Gallardo. 2012. Distribution of repetitive DNAs and the hybrid origin of the red vizcacha rat (Octodontidae). *Genome* 55(2): 105-117.
- Suárez-Villota, E. Y., C.A. González-Wevar, M.H. Gallardo, R.A. Vásquez & E. Poulin. 2016. Filling phylogenetic gaps and the biogeographic relationships of the Octodontidae (Mammalia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 96-101.
- Svartman, M., G. Stone & R. Stanyon. 2005. Molecular cytogenetics discards polyploidy in mammals. *Genomics* 85(4): 425-430.
- Tarquino-Carbonell, A. d. P., A.A. Ojeda & R.A. Ojeda. 2016. Modelos predictivos de distribución geográfica en *Tympanoctomys* (Rodentia-Octodontidae). Abstract. XXIX Jornadas Argentinas de Mastozoología de la SAREM, XX pp.
- Teta, P., U.F.J. Pardiñas, D.E.U. Sauthier & M.H. Gallardo. 2014. A new species of the tetraploid vizcacha rat *Tympanoctomys* (Caviomorpha, Octodontidae) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalogy* 95(1): 60-71.
- Torres-Mura, J.C., M.L. Lemus & L.C. Contreras. 1989. Herbivorous Specialization of the South American Desert Rodent *Tympanoctomys barrerae*. *Journal of Mammalogy* 70(3): 646-648.

- Torres-Mura JC, & L. C. Contreras. 1998. *Spalacopus cyanus*. *Mammalian Species* 594: 1–5.
- Torres, M.R., C.E. Borghi, S.M. Giannoni & A. Pattini. 2003. Portal Orientation and Architecture of Burrows in *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy* 84(2): 541-546.
- Udrizar Sauthier, D.E., U.F.J. Pardiñas & E.P. Tonni. 2009. *Tympanoctomys* (Mammalia: Rodentia) en el Holoceno de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 46: 203-207.
- Upham, N. S. & B. D. Patterson. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63(2): 417-429.
- Upham, N.S. & B.D. Patterson. 2015. Evolution of caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree. En: A.I. Vassallo & D. Antenucci (Eds.), *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*, pp. 63–120. SAREM, series A, Buenos Aires.
- Verzi, D.H., E.P. Tonni, O.A. Scaglia & J. O. San Cristóbal. 2002. The fossil record of the desert-adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Paleoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179(1): 149-158.
- Verzi, D.H., Diaz, M.M., Barquez, R.M. 2015. Family Octodontidae. In: J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas, G. D'Elia (Eds.), *Mammals of South America*. Volume 2, Rodents, pp. 1023-1024, University of Chicago Press, Chicago.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3(4): 385-397.
- Wolfsohn, J.A. 1928a. Los octodóntidos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* XXXI: 97-101.
- Wolfsohn, J.A. 1928b. Observaciones sobre octodóntidos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* XXXI: 176-181.
- Yepes, J. 1930. Los roedores octodontinos con distribución en la zona cordillerana de Chile y Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* XXXIV: 321-331.
- Yepes, J. 1942. Zoogeografía de los roedores octodóntidos de Argentina y descripción de un género nuevo. *Revista Argentina de Zoogeografía* 2: 69-81.

Doi: 10.22179/REVMACN.20.556

Recibido: 15-X-2017

Aceptado: 3-V-2018