

# ENCEFALIZACION Y TAMAÑO RELATIVO DE LOS COMPONENTES ENCEFALICOS EN *Ctenomys mendocinus* Philippi 1869 (RODENTIA: CTENOMYIDAE)

Noemí Bee de Speroni

Cátedra de Anatomía Comparada. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Vélez Sársfield 299 - 5000 Córdoba, Argentina. Tel.: 051-222284 int. 32. Fax: 54-51-244092

**RESUMEN:** Se analizó cuantitativamente el encéfalo de *Ctenomys mendocinus*. Se estimaron los Índices de Progresión (I de P) para el encéfalo y diez de sus componentes, estableciéndose relaciones desde un enfoque ecoetológico. El I de P para el encéfalo total es un valor medio dentro del rango determinado para los roedores. El índice neocortical alcanzado por *C. mendocinus* revela que es un organismo que posee un ajuste psíquico hacia las condiciones tan especiales de la vida hipogea. El cerebelo y estriado presentan un notable tamaño, en relación con las habilidades motoras desarrolladas en la construcción de sus madrigueras y con la destreza con que manipula los alimentos. Los bulbos olfatorios y rinencéfalo son regresivos, asociado esto con una dieta estrictamente herbívora. Se infiere que la complejidad de ciertas estructuras encefálicas de *C. mendocinus* estarían acorde con una mayor demanda de actividades extrasensoriales en respuesta a un habitat altamente especializado como es el subterráneo.

**ABSTRACT:** Encephalization and relative size of the encephalic components in *Ctenomys mendocinus* (Rodentia: Ctenomyidae). The brain composition of *Ctenomys mendocinus* is quantitatively analyzed. Progression Indexes (IP) were calculated for the brain and ten of its components, appointing "cociations" from an eco-ethological approach. The total brain IP is a mean value into the range settled for the whole rodents. The neocortical index value of *C. mendocinus* suggests that this species is well suited for the special conditions that underground life imposes. Both the cerebellum and striatum show a great size that can be related to its motor abilities developed to construct burrows and also with its ability for handle its food. Both the olfactory bulbs and rhinencephalon are regressive in relation to its strict herbivory. It is suggested that some encephalic components complexity in *C. mendocinus* is according with a need for increased extrasensorial activities in response to a highly specialized habitat as the subterranean is.

**Palabras clave:** Encefalización, composición cuantitativa, índices de progresión, cociaciones, *Ctenomys mendocinus*.

**Key words:** Encephalization, quantitative composition, progression indices, cociation, *Ctenomys mendocinus*.

## INTRODUCCION

Investigaciones sobre la organización cerebral en roedores de hábitos subterráneos, han demostrado que existen modificaciones en ciertas estructuras encefálicas, como respuesta adaptativa a este ambiente (Mace et al.,

1981, Nevo et al., 1988, Pirlot y Nevo, 1989, Stephan et al., 1991).

Los ctenómidos representan un extenso grupo de roedores herbívoros, constituido por alrededor de 56 especies de vida subterránea (Reig et al., 1990) que se distribuyen

irregularmente desde el nivel del mar, en las pampas argentinas, hasta los 4000 m de altura, y desde Perú y Brasil a Tierra del Fuego (Cabrera, 1961; Honacki et al., 1984).

El ambiente hipógeo, con sus peculiares caracteres físicos y bióticos, ha producido en sus habitantes numerosas modificaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas (Nevo, 1979; Contreras, 1981).

Existen diversos y variados estudios sobre taxonomía, bioquímica, citogenética, dinámica poblacional, uso del espacio y alimentación en los ctenómidos en Argentina realizados por Pearson et al. (1968), Roig y Reig (1969), Contreras (1981), Busch et al. (1989), Rosi et al. (1992), Madoery (1993).

Sin embargo poco se sabe sobre la organización encefálica de *Ctenomyidae*. De allí el interés en realizar un estudio cuantitativo encefálico en *Ctenomys mendocinus* Philippi 1869, que habita a 3000 m en Paramillos de Uspallata (32°29' S y 69°8' O, provincia de Mendoza) en el extremo sur de la Precordillera andina.

Los objetivos de este trabajo son: a) determinar la encefalización y composición cuantitativa cerebral de diez de sus componentes; b) establecer cociaciones (*sensu* Pirlot, 1986) entre los caracteres especializados de estas estructuras y su posible relación con ciertos aspectos ecoetológicos (dieta, locomoción, sociabilidad, ritmo diario, ejecución sensorial, etc.).

## MATERIALES Y METODOS

Dos ejemplares machos de *Ctenomys mendocinus* se capturaron mediante el empleo de trampas tubo de captura viva y cepo tipo "Oneida Victor" n° 0, colocadas en las bocas activas de las cuevas de estos roedores, en Paramillos de Uspallata.

En el laboratorio se anestesiaron con éter sulfúrico y perfundieron intracardíacamente por ventrículo izquierdo con formalina (una parte de formol comercial al 40% en siete partes de agua destilada).

Se consignaron sus pesos corporales (190 g y 220 g). Posteriormente se les extrajo el encéfalo, cuyos pesos fueron de 2,33 g y 2,30

g respectivamente. Los mismos se procesaron según el método de inclusión en parafina. Se obtuvieron cortes seriados transversalmente seccionados a 10 micras, los que fueron coloreados con solución Nissl (Cressyl violet).

Se tomaron 120 fotogramas a intervalos regulares y se demarcaron 10 áreas (Pirlot y Bee de Speroni, 1987): BO, bulbos olfatorios; N, neocorteza; RH, rinencéfalo (paleocorteza, núcleo amigdalino); S, septo; St, estriado; D, diencefalo; H, hipocampo; M, mesencéfalo; C, cerebelo; O, médula oblonga.

Las técnicas empleadas para estimar los volúmenes del cerebro y sus partes se detallan en numerosos trabajos (Stephan y Pirlot, 1970, Stephan et al., 1981, Pirlot y Bee de Speroni, 1987). Estos valores son comparados con los de ciertos mamíferos del Orden Insectivora, del mismo peso corporal, denominados por Stephan (1967) "insectívoros basales" (IB), tomados como referencia, lográndose así el I de P para el encéfalo total y diez de sus componentes. El valor 100 de "insectívoros basales" es el nivel de referencia. Toda cifra por encima de éste indica progresión en el tamaño relativo, mientras que inferiores demuestran regresión. Este método permite conocer el tamaño comparativo de los encéfalos y de este modo el grado de encefalización de la especie en estudio.

El hecho de analizar sólo dos ejemplares, y al asumir que los datos carecen de valor estadístico, no se descarta el riesgo de error que esto puede acarrear. Sin embargo, de acuerdo a Stephan et al. (1981), se alcanza una mejor información si se estudian diversos géneros, que si se analizan numerosos ejemplares de una misma especie; aspecto que he considerado al comparar los valores de la bibliografía obtenidos para otras especies.

## RESULTADOS

Los datos estimados se presentan en tablas. La **Tabla 1** exhibe los Índices de Progresión para el encéfalo total y diez de sus componentes en *C. mendocinus* y se los comparan con los obtenidos en *Spalax ehrenbergi* 2n=58 (Spalacidae), super especie de Israel cuyo hábitat presenta ciertas similitudes con el de *C. mendocinus* (Pirlot y Nevo, 1989);

*Lagostomus maximus* (Chinchillidae), típico cavador de las praderas argentinas (Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo, 1988) y *Akodon azarae* (Cricetidae) (Pirlot y Bee de Speroni, 1987). La **Tabla 2** presenta la composición porcentual.

## DISCUSION

### a) Encefalización

El I de P del encéfalo de *C. mendocinus* (199), se halla a un similar nivel evolutivo que *S. ehrenbergi* (190). Estos valores junto al de *L. maximus* (233) y el de *A. azarae* (197), se consideran medios dentro del rango para roedores que va desde 92 a 388 (Pirlot y Bee de Speroni, 1987).

En concordancia con lo señalado por Pirlot y Bee de Speroni (1987) y Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo (1988) no se puede establecer una relación entre los I de P obtenidos, la ordenación sistemática tradicional y el tamaño corporal, ya que hay especies que pertenecen a una misma familia de roedores

y que se hallan en ambos extremos del rango para roedores. Por lo tanto los resultados obtenidos se analizarán considerando la alimentación, formas de desplazamiento, ritmos de actividad, sistema social de organización, formas de vida (cavícola, hipogeo, acuático, etc.), etc.

### b) Composición cerebral:

#### Neocorteza:

Es un importante centro de integración de funciones senso-motrices, memoria y de aprendizaje.

El I de P neocortical es un buen indicador del nivel evolutivo alcanzado por las especies de mamíferos. Su valor está estrechamente correlacionado con el I de P para el encéfalo total (Pirlot y Bee de Speroni, 1987, Pellegrini de Gastaldo y Bee de Speroni, 1991).

El I de P neocortical de *C. mendocinus* (552) es semejante al de *S. ehrenbergi* (561) y *A. azarae* (499) e inferior al de *L. maximus* (756).

Al igual que la gran mayoría de los micromamíferos subterráneos (Nevo, 1979),

**Tabla 1:** Composición cuantitativa cerebral (índices de progresión). n, tamaño muestral; ET, encéfalo total; BO, bulbos olfatorios; N, neocorteza; RH, rinencéfalo; S, septo; D, diencéfalo; St, estriado; H, hipocampo; M, mesencéfalo; C, cerebelo; O, médula oblonga.

*Quantitative brain composition (progression indices). n, number of individuals; ET, total brain; BO, bulbus olfactorius; N, neocortex; RH, rhinencephalon; S, septum; D, diencephalon; St, striatum; H, hippocampus; M, mesencephalon; C, cerebellum; O, medulla oblongata.*

ESTRUCTURAS ENCEFALICAS	<i>Ctenomys mendocinus</i>	<i>Spalax* ehrenbergi</i>	<i>Lagostomus** maximus</i>	<i>Akodon*** azarae</i>
n	2	1	1	1
ET	199	190	233	197
BO	30	66	23	94
N	552	561	756	499
RH	63	103	82	121
S	113	136	115	107
D	232	332	358	294
St	480	360	273	230
H	201	154	189	183
M	204	263	215	187
C	253	362	214	185
O	126	221	208	149

\* Tomado de Pirlot y Nevo (1989).

\*\* Tomado de Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo (1988).

\*\*\* Tomado de Pirlot y Bee de Speroni (1987).

también *C. mendocinus* selecciona el lugar y la calidad del suelo donde iniciará la construcción de sus cuevas. Se sabe que en Ctenomidae los túneles constan de una galería principal muy larga con varias salidas secundarias (entre 5 y 20), habiendo desarrollado una singular técnica para mantenerlas cerradas (confecciona tapones de tierra), manteniendo así en su interior un microclima, caracterizado por un atenuamiento de las oscilaciones térmicas del exterior (Contreras, 1981).

En las cuevas de *C. mendocinus* sólo vive un individuo y, en la época de cría, convive la hembra con sus crías en una cámara tapiada con pastos (Rosi *et al.*, 1992).

La actividad epígea de estos animales es cíclica, salen cada dos o tres horas afuera para comer y llevar alimento al interior de sus cuevas (Madoery, com. pers.).

El desarrollo neocortical alcanzado por *C. mendocinus* revela que es un organismo con un ajuste psíquico hacia las condiciones tan especiales de la vida hipógea.

Bulbos olfatorios y Rinencéfalo:

Los BO constituyen los centros primarios

del sistema olfatorio, habiéndose determinado en los mamíferos la existencia de una estrecha relación entre el tamaño relativo de los BO y las diversas estrategias alimentarias (Pirlot, 1989).

El I de P de los BO en *C. mendocinus* (30) es bajo, como también en *L. maximus* (23), ambas especies son regresivas con respecto a esta estructura. Esto está en concordancia con la dieta herbívora de estos roedores.

*C. mendocinus* consume gramíneas de los géneros *Stipa* sp., *Elymus* sp. y *Poa* sp., herbáceas del género *Sphaeralcea* sp. y arbustos como *Artemisia* sp. y *Bredemeyera* sp. (Madoery, 1993)

Los valores del RH son levemente regresivos en *C. mendocinus* (63) y *L. maximus* (82), en tanto *S. ehrenbergi* (103) y *A. azarae* (121) se hallan ligeramente por encima de la línea basal. En este trabajo el RH no se puede relacionar estrictamente con la olfacción, puesto que incluye al núcleo amigdalino en su demarcación, el cual es parte del sistema límbico.

**Tabla 2:** Composición cerebral en porcentajes de volúmenes. n, tamaño muestral; BO, bulbos olfatorios; N, neocorteza; RH, rinencéfalo; S, septo; D, diencéfalo; St, estriado; H, hipocampo; M, mesencéfalo; C, cerebelo; O, médula oblonga; ET, encéfalo total.

*Brain composition in percentages. n, number of individuals; BO, bulbus olfactorius; N, neocortex; RH, rhinencephalon; S, septum; D, diencephalon; St, striatum; H, hippocampus; M, mesencephalon; C, cerebellum; O, medulla oblongata, ET, total brain.*

ESTRUCTURAS ENCEFALICAS	<i>Ctenomys mendocinus</i>	<i>Lagostomus* maximus</i>	<i>Akodon** azarae</i>
n	2	1	1
BO	1,53	1,04	4,78
N	35,66	44,43	31,20
RH	5,46	5,58	11,19
S	0,92	0,69	0,97
D	11,44	11,04	11,18
St	8,67	4,82	5,28
H	7,93	5,39	8,22
M	5,69	4,31	5,93
C	15,87	13,01	10,37
O	8,11	9,59	10,80
ET	100,00	100,00	100,00

\* Tomado de Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo (1988)

\*\* Tomado de Pirlot y Bee de Speroni (1987)

Se carece de los volúmenes porcentuales de *S. ehrenbergi*

\* From Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo (1988)

\*\* From Pirlot y Bee de Speroni (1987)

Percentages volumes are lacking for *S. ehrenbergi*.

### Hipocampo:

Las cuatro especies exhiben cifras que indican que han alcanzado un mismo nivel evolutivo (**Tabla 2**).

El H es un área importante del sistema límbico, circuito nervioso relacionado con funciones muy complejas, tales como reacciones emotivas, estímulos endógenos generales y el cortejo, como así también con la atención, vigilancia y memoria (Hassler, 1964).

El cortejo y copulación en *C. mendocinus* es poco conocido, puesto que el mismo se realiza en el interior de sus cuevas. La agresividad de esta especie se agudiza durante la época del cortejo y apareamiento (Rosi *et al.*, 1992).

### Estriado:

El St es predecesor de la N y ambos han permanecido relacionados desde un punto de vista funcional. El St está involucrado en el control postural y con los movimientos semiautomáticos, siendo un facilitador del sistema piramidal e inhibidor del extrapiramidal (Stephan *et al.*, 1991).

El alto valor del I de P del St en *C. mendocinus* (480), se interpreta como una adaptación a la vida fosorial (cavícola), y con las habilidades motoras desarrolladas en la construcción de sus cuevas.

### Cerebelo:

El tamaño del cerebelo es un buen indicador de las posibilidades funcionales del sistema motor (equilibrio corporal, coordinación espacial y temporal de la postura y el tono muscular). El índice cerebelar de *C. mendocinus* (253) es inferior al de *S. ehrenbergi* (312), presentándose la cifra menor en *A. azarae* (185).

El desarrollo del cerebelo de *C. mendocinus* se podría relacionar con la habilidad de este roedor para cavar, empleando sus extremidades anteriores provistas de largas uñas, removiendo la tierra, la cual se acumula en el abdomen, para luego, con movimientos sincrónicos de los miembros posteriores, arrojarla a 15 cm de distancia. A medida que la tierra oblitera la galería, los tucos hacen una corta marcha atrás para desalojarla. Los incisivos son utilizados eventualmente para mover

obstáculos (Camin com. pers.). Poseen una gran agilidad para mover los miembros delanteros en el manipuleo de tallos herbáceos, los que trozan en pedazos pequeños con sus incisivos, desechando las hojas, luego rotan con los miembros anteriores y los dientes los tallos para ingerir solamente la corteza (Madoery, com. pers.).

### Mesencéfalo y Médula oblonga:

Estas estructuras contienen la mayoría de los nervios craneales y son esenciales para las funciones básicas de la vida.

El mesencéfalo está relacionado con la visión y la audición. El I de P de *C. mendocinus* (204), como el de *L. maximus* (215) y *S. ehrenbergi* (263) se hallan en un similar nivel evolutivo. El tamaño alcanzado en *C. mendocinus* se asocia con el buen desarrollo de los cólicos anteriores y posteriores observados en esta especie. Esto está en concordancia, por un lado con el sistema de comunicación sonora, ya que los Ctenomidae emiten vocalizaciones de tono fuerte en rápida sucesión, separados por intervalos de silencio, el característico "tuc-tuc"; y por el otro con la visión, este roedor detecta a sus predadores con la vista (Pearson *et al.*, 1968).

Finalmente la cifra de la médula oblonga de *C. mendocinus* (126) podría asociarse con el buen desarrollo del sistema táctil, estos roedores poseen largas vibrisas, las que no sólo se encuentran en el hocico (empleadas en la alimentación), sino que también están en el dorso (utilizadas para ubicarse en el interior de las galerías). En los dedos de las manos y los pies, se implanta un fuerte cepillo lateral de cerdas rígidas, con una doble función de pala, para remover la arena, y de escobilla, para el aseo del pelaje (Contreras, 1981).

### c) Composición porcentual:

La composición porcentual aporta conocimientos acerca de la importancia funcional, o sea representa el porcentaje de materia con que cuenta un individuo para realizar una determinada función, es por lo tanto un indicador fisiológico.

Los porcentajes de la **Tabla 2** muestran la importancia relativa de la función de cada

componente cerebral, tomándose como referencia el encéfalo total.

Las bajas cifras porcentuales estimadas para los BO y RH revelan la escasa importancia de la olfacción en *Ctenomys*, cuya dieta es estrictamente vegetariana, al igual que en *Lagostomus*. A diferencia de *Akodon*, que presentan una cifra mayor (4,78%) debido a que ingiere, además de vegetales, oligoquetos y coleópteros (Pirlot y Bee de Speroni, 1987).

El volumen relativo del componente neocortical muestra ligeras variaciones porcentuales entre *Ctenomys* (35,66%) y *Akodon* (31,20%), mientras que *Lagostomus* presenta un valor superior (44,43%) lo cual se relaciona con su sistema de organización más complejo, en donde existen jerarquías y roles más o menos definidos de comportamientos (Bee de Speroni y Pellegrini de Gastaldo, 1988).

No se observan notables diferencias en los porcentajes del S, D y M entre *Ctenomys* y las especies comparadas.

El tamaño relativo del St de *Ctenomys* revela ser superior al de las otras dos especies debido a su actividad fosaríal y habilidades motrices.

El H de *Ctenomys* (7,93%) y *Akodon* (8,24%) exhibe un valor porcentual similar, mientras que la menor cifra se presenta en *Lagostomus* (5,39%). No se pueden hacer mayores comentarios sobre esta estructura por los motivos ya expresados anteriormente.

El valor porcentual del C de *Ctenomys* (15,87%) es mayor al de los otros dos roedores, en concordancia con las actividades motrices desplegadas en la construcción de las cuevas y con la habilidad exhibida al manipular los alimentos.

*C. mendocinus* es un roedor que presenta interesantes adaptaciones neuroanatómicas, las cuales le permiten vivir en las condiciones tan peculiares que impone la complejidad del hábitat hipógeo (escasa luminosidad, poca concentración de oxígeno y elevada de dióxido de carbono, baja productividad, etc.).

Tales adaptaciones son:

a) escaso desarrollo de los BO y RH, estructuras relacionadas con el sentido de la olfacción, el cual es de poca importancia en estos roedores vegetarianos;

b) índices de progresión del St, C y O elevados, lo que concuerda con las habilidades motoras que presenta esta especie en la construcción de sus cuevas, en el manipuleo de los alimentos y el extraordinario automatismo que presenta en sus respuestas;

c) los valores neocorticales se relacionan con sus hábitos solitarios y nocturnos y con la seguridad que le brindan sus madrigueras para el cuidado de sus crías, contra las inclemencias del tiempo, ataques de predadores, etc.;

d) el I de P del M concuerda con el buen desarrollo de la visión y el sistema de comunicación sonoro.

Por lo tanto este trabajo es un aporte original sobre la composición cuantitativa neuroanatómica de una especie del amplio género *Ctenomys*, que presenta más de medio centenar de especies diferentes, cuyo verdadero rango taxonómico parece incierto.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Georg Baron, de la Universidad de Montreal, por la lectura crítica del manuscrito y a los revisores anónimos por los comentarios y sugerencias.

A las Biólogas A.M. de Pellegrini de Gastaldo y L. Madoery por la captura de los ejemplares y procesamiento del material por la primera y suministro de datos ecoetológicos por la segunda. A Fernando Carezzano por su colaboración en el procesamiento del material y tipeado del manuscrito.

## LITERATURA CITADA

BEE de SPERONI, N. de y A. PELLEGRINI de GASTALDO. 1988. Encefalización y composición cerebral en tres roedores sudamericanos. *Dolichotis patagonum*, *Lagostomus maximus* y *Calomys musculinus*. *Physis*, 46(111):31-39.

- BUSCH, C., A.I. MALIZIA, O.A. SCAGLIA y O.A. REIG. 1989. Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 70:204-208.
- CABRERA, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas (Buenos Aires) 4: i-xxii + 309-732 pp.
- CONTRERAS, J.R. 1981. El tunduque: Un modelo de ajuste adaptativo. *Serie Científica*: 22-25.
- HASSLER, R. 1964. Zur funktionellen Anatomie des limbischen Systems. *Nervenarzt*, 35:386-396.
- HONACKI, H.J., K.E. KINMAN y J.W. KOEPL. 1984. *Mammal species of the world. The Association of Systematic Collections*, Lawrence, Kansas, 694 pp.
- MACE, G.M., P.H. HARVEY y T.H. CLUTTON-BROCK. 1981. Brain size and ecology in small mammals. *The Zoological Society of London*, 193: 333-354.
- MADOERY, L.A. 1993. Composición botánica de la dieta del tuco-tuco (*Ctenomys mendocinus*) del pie de monte precordillerano. *Ecología Austral*, 3: 49-55.
- NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:269-308.
- NEVO, E., P. PIRLOT y A. BEILES. 1988. Brain size diversity in adaptation and speciation of subterranean mole-rats. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 26:467-479.
- PEARSON, O., N. BINSZTEIN, L. BOIRY, C. BUSCH, M. DI PACE, G. GALLOPIN, P. PENCHASZADEH y M. PIANTANDA. 1968. Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de tuco-tucos (*Ctenomys talarum*). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 13:47-80.
- PELLEGRINI de GASTALDO, A. y N. BEE de SPERONI. 1991. Composición cuantitativa cerebral en *Hydrochoerus hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) desde una perspectiva ecoetológica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 22(1):11-17.
- PIRLOT, P. 1986. Understanding taxa by comparing brain. *Perspectives in Biology and Medicine*, 29:499-509.
- PIRLOT, P. 1989. *Brains and behaviours*. Orbis, Canadá, i-x + 360 pp.
- PIRLOT, P. y N. BEE de SPERONI. 1987. Encephalization and brain composition in South-American rodents. *Mammalia*, 51:305-320.
- PIRLOT, P. y E. NEVO. 1989. Brain organization and evolution in subterranean mole rats. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 27:58-64.
- REIG, O.A., C. BUSH, M.O. ORTELLS y J.R. CONTRERAS. 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. *En: NEVO, E. y O.A. REIG (eds.). Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*: 71-96. Alon. R. Liss Inc., New York.
- ROIG, V.G. y O.A. REIG. 1969. Precipitin test relationships among Argentinian species of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33:665-672.

- ROSI, M.I., S. PUIG, F. VIDELA, L.A. MADOERY y V.G. ROIG. 1992. Estudio ecológico del roedor subterráneo *Ctenomys mendocinus* en la precordillera de Mendoza. II Ciclo reproductivo y estructura etaria. Revista Chilena de Historia Natural, 65:221-233.
- STEPHAN, H. 1967. Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der "Basalen insektivoren". Zoologischer Anzeiger, 179:177-199.
- STEPHAN, H., G. BARON y H.D. FRAHM. 1991. Insectivora. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, 573 pp.
- STEPHAN, H., H. FRAHM y G. BARON. 1981. New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. Folia Primatologica, 35:1-29.
- STEPHAN, H. y P. PIRLOT. 1970. Volumetric comparison of brain structures in bats. Zeitschrift Fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 8:200-236.