

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

Gustavo J. Scrocchi, Claudia Szumik

— Editores —

55

Corydalus peruvianus

Patudo, perro de agua

Fátima Romero



Los estudios de la naturaleza tucumana, desde las características geológicas del territorio, los atributos de los diferentes ambientes hasta las historias de vida de las criaturas que la habitan, son parte cotidiana del trabajo de los investigadores de nuestras Instituciones. Los datos sobre estos temas están disponibles en textos técnicos, específicos, pero las personas no especializadas no pueden acceder fácilmente a los mismos, ya que se encuentran dispersos en muchas publicaciones y allí se utiliza un lenguaje muy técnico.

Por ello, esta serie pretende hacer disponible la información sobre diferentes aspectos de la naturaleza de la provincia de Tucumán, en forma científicamente correcta y al mismo tiempo amena y adecuada para el público en general y particularmente para los maestros, profesores y alumnos de todo nivel educativo.

La información se presenta en forma de fichas dedicadas a especies particulares o a grupos de ellas y también a temas teóricos generales o áreas y ambientes de la Provincia. Los usuarios pueden obtener la ficha del tema que les interese o formar con todas ellas una carpeta para consulta.

**Fundación Miguel Lillo
CONICET – Unidad Ejecutora Lillo**

Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina
www.lillo.org.ar

Dirección editorial:

Gustavo J. Scrocchi – Fundación Miguel Lillo y Unidad Ejecutora Lillo
Claudia Szumik – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Editoras Asociadas:

Patricia N. Asesor – Fundación Miguel Lillo
María Laura Juárez – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Diseño y edición gráfica:

Gustavo Sanchez – Fundación Miguel Lillo

Editor web:

Andrés Ortiz – Fundación Miguel Lillo

Imagen de tapa:

Ejemplar de *Corydalis peruvianus*. Fotografía: M. G. Cuezco

Derechos protegidos por Ley 11.723

Tucumán, República Argentina

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

G. J. Scrocchi, C. Szumik, P. N. Asesor, M. L. Juárez

— Cuerpo editorial —

55

Patudo, perro de agua *Corydalus peruvianus*

Fátima Romero

Fundación Miguel Lillo

Clase **Insecta**
Orden **Megaloptera**
Familia **Corydalidae**
Subfamilia **Corydalinae**

Megaloptera

El orden Megaloptera es uno de los más primitivos dentro del grupo de insectos que poseen metamorfosis completa y por ende son conocidos como insectos holometábolos. El desarrollo de los holometábolos consiste en varias etapas o fases de crecimiento entre el huevo y el adulto, donde el aspecto y forma de vida del individuo cambian rotundamente; estas etapas se conocen como larva, pupa y adulto (también llamado imago). Las larvas de los megalópteros viven en ambientes acuáticos de ríos, lagos y lagunas de áreas tropicales y templadas, mientras que los huevos, pupas y adultos son de vida terrestre.

Megaloptera comprende dos familias, Sialidae y Corydalidae (Engel *et al.*, 2018). Sialidae contiene aproximadamente 78 especies distribuidas en ocho géneros y se caracterizan por ser los más pequeños del orden, con una envergadura alar menor a 30 mm. La familia Corydalidae comprende aproximadamente 295 especies incluidas en 27 géneros y es conocida por ser los adultos grandes, robustos y poseer tres ojos simples (llamados ocelos). La especie que aquí tratamos pertenece a la familia Corydalidae, incluida además dentro de la subfamilia Corydalinae, cuyas especies son las

más famosas y populares porque además de su gran tamaño (pueden tener una envergadura alar de hasta 180 mm) presentan también un aspecto “feroz”. Este aspecto feroz está íntimamente relacionado con las diferencias anatómicas entre hembra y macho (se denomina dimorfismo sexual a las variaciones morfológicas entre los sexos), donde las mandíbulas de los machos son extremadamente largas y agudas dándoles esa apariencia temible (Engel *et al.*, 2018).

Corydalus peruvianus Davis, 1903

El orden Megaloptera y el género *Corydalus* fueron creados en 1802 por el entomólogo francés Pierre A. Latreille, que vivió entre fines del siglo XVIII y principios del XIX.

El nombre del orden deriva del griego ‘megále’ que significa ‘grande’ y ‘ptéron’ que significa ‘ala’, mientras que el género *Corydalus* (también transcrito *corydalis*) proviene del griego que significa ‘alondra con cresta’ o ‘flor de larkspur’, aparentemente relacionada con los *corys* (cresta de casco) de los griegos.

En 1900, el profesor J. H. Comstock, eminente investigador en entomología y arcnología y un destacado educador de la Universidad de Cornell, junto con A. D. Mc Gillivray, instructor en entomología y especialista en larvas acuáticas de Coleoptera, propusieron al joven estudiante graduado K. C. Davies que realizara una monografía revisando el orden Megaloptera para el continente americano. En ese impecable trabajo, además de describir la diversidad del grupo en nuestro continente, se incluyen importantes detalles sobre su historia natural. En esa revisión, publicada en 1903, se describe *Corydalus peruvianus* sobre la base de un ejemplar macho proveniente de Guatemala y un ejemplar hembra procedente de las cabeceras del río Rimac de Perú, y por ello se nombra así a la especie. Más tarde quedó demostrado que esa hembra pertenecía a otra especie.

En Tucumán, esta especie fue mencionada por primera vez en 1927 por el sacerdote jesuita Longinos Navás, un prolífero entomólogo español del primer tercio del siglo XX.

El género *Corydalus* se distribuye desde el sur de Canadá hasta Argentina con excepción de las Antillas y está constituida por 35 especies (Ardila-Camacho, 2004), de las cuales solo ocho se encuentran presentes en Argentina y tres en Tucumán: *C. armatus*, *C. peruvianus* y *C. primitivus*.

Nombre común

En nuestra provincia se identifica a las larvas como “patudo” o “perro de agua”.



Figura 1. Larva de *Corydalus peruvianus*, vista dorsal. Potrero de las Tablas, Dpto. Lules, Tucumán. Fotografía: E. Domínguez.

Descripción

Larva.— Son acuáticas, de forma alargada, moderadamente aplanadas y de gran tamaño, alcanzando hasta 8 cm de longitud en su madurez (Figura 1). La cabeza está bien desarrollada, y puede tener patrones de coloración distintivos o ser monocromática; ojos simples (stemmata), en número variable y separados entre sí; antenas de 4 a 5 segmentos. Las piezas bucales están dirigidas hacia adelante (condición que se denomina “prognata”) y las mandíbulas son fuertes con cúspides bien desarrolladas (Costa *et al.*, 2006).

El segmento anterior del tórax (protórax) es grande y esclerosado, con patrones de coloración marcados en algunos géneros de la familia Corydalidae, los segmentos medio y posterior (meso y metatórax) son subiguales con patas bien desarrolladas cuyos tarsos no se encuentran segmentados y terminan en dos uñas (Costa *et al.*, 2006).

Se caracterizan por poseer en cada segmento abdominal (1-8), un par de filamentos laterales que poseen en su base racimos de branquias para la respiración acuática y espiráculos para el intercambio gaseoso a partir de aire atmosférico. La posibilidad de respirar oxígeno atmosférico le confiere mayor resistencia cuando el hábitat se deseca temporalmente (Contreras-

Ramos y Rosas, 2014). El segmento 10 termina en un par de falsas patas (propatas) con un filamento lateral en cada una y fuertes ganchos que le sirven de ancla para evitar ser arrastrados por el agua (Costa *et al.*, 2006).

Pupa.— La pupa es terrestre, con apéndices libres no soldados al cuerpo (pupa exarada), la cabeza es similar a la de la larva, pero con mayor desarrollo de las antenas y presencia de ojos compuestos; las mandíbulas se encuentran bien desarrolladas y dirigidas hacia adelante (Figuras 2 y 3) (Costa *et al.*, 2006). En general está inactiva, sin movimiento (quiescente), pero en algunas circunstancias se puede volver activa y, como presentan mandíbulas funcionales, puede morder especialmente cuando se siente atacada (Contreras-Ramos, 2009).

Adulto.— Los machos adultos de esta especie, aunque de tamaño variable, incluyen algunos de los especímenes más grandes del género (Figura 4).

La cabeza es robusta, aplanada, amplia y muy esclerosada, de color marrón-verdosa oscura, pero sin patrones de coloración distintivos (Figuras 5 y 6). Tiene ojos compuestos grandes, y también ocelos (ojos simples).



Figura 2. Pupa de *Corydalus peruvianus*, vista lateral. Potrero de las Tablas, Departamento Lules, Tucumán. Fotografía: C. Molineri.



Figura 3. Pupa de *Corydalus peruvianus*, vista ventral. Potrero de las Tablas, Departamento Lules, Tucumán. Fotografía: C. Molineri.



Figura 4. Macho adulto de *Corydalus peruvianus*, aspecto general, vista dorsal. Potrero de las Tablas, Dpto. Lules, Tucumán. Fotografía: M. G. Cuezco.

Lateralmente, la región por detrás de los ojos es más oscura, con una espina y una cresta poco desarrollada (Contreras-Ramos y Rosas, 2014).

El aparato bucal es de tipo masticador, con mandíbulas robustas, alargadas y con pocos dientes (2-4) en los machos, generalmente más oscuras que la cabeza, mientras que en las hembras las mandíbulas son cortas, exhibiendo un alto dimorfismo sexual (Figuras 5 y 6). Sobre este tema es interesante mencionar que ya en la décima edición de *Systema Naturae* (1758) Linnaeus (para más datos de este importante naturalista ver fascículo sobre el Puma, de Segura, 2018), describe por primera vez *Hemerobius cornutus* una especie de Pennsylvania, Estados Unidos y la caracteriza por la gran diferencia de tamaño entre las mandíbulas masculinas y femeninas.



Figura 5. Macho adulto de *Corydalus peruvianus*, detalle de la cabeza. Potrero de las Tablas, Dpto. Lules, Tucumán. Fotografía: M. G. Cuezco.

Las antenas son gruesas, subserradas, de color amarillo a amarillo-verdoso, con 51 a 56 segmentos subcilíndricos (Glorioso, 1981).

El tórax es casi cuadrado dorsalmente y no tiene un patrón de coloración distintivo. Las alas anteriores son de color uniforme, marrón claro a marrón-verdosas oscuras, con sutiles puntos blancos distribuidos en su superficie. Las alas posteriores son más pálidas y sin puntos blancos. Las patas presentan un color amarillo o marrón claro con su base oscura (Figura 7).

Historia Natural

Los adultos son crepusculares o nocturnos, de vuelo lento, generalmente no se alimentan pero a veces pueden ingerir ciertos líquidos, y su longevidad es muy corta, viviendo entre 3 y 13 días (Parfin, 1952; Glorioso, 1981). Frecuentemente, se los suele encontrar a lo largo de ríos y arroyos en una diversidad de ambientes (Contreras-Ramos, 2009).

El comportamiento de apareamiento de los adultos puede involucrar distintos tipos de interacciones entre machos, y entre machos y hembras (Parfin, 1952; Contreras-Ramos, 1999; Simonsen *et al.*, 2008; Sublett,



Figura 6. Hembra adulta de *Corydalus peruvianus*, puede apreciarse la diferencia con la cabeza del macho. Batiruana, Departamento La Cocha, Tucumán. Fotografía: M. A. Molina.



Figura 7. Macho adulto de *Corydalus peruvianus*, vista lateral. Potrero de las Tablas, Dpto. Lules, Tucumán. Fotografía: M. G. Cuezco.

2011). Previo a la cópula, los machos pueden competir entre ellos por la hembra, adoptando posturas amenazantes y llevando a cabo enfrentamientos bastante feroces con sus mandíbulas (Parfin, 1952; Simonsen *et al.*, 2008; Sublett, 2011). Al momento del cortejo, el macho vencedor puede adoptar una postura elevando la punta de su abdomen por arriba del nivel de las alas y agitar sus alas en intervalos cortos o puede acercarse a la hembra para que sus antenas y mandíbulas entren en contacto (Contreras-Ramos, 1999; Simonsen *et al.*, 2008). Un comportamiento muy común es que el macho coloque sus mandíbulas arriba de las alas de la hembra en un

ángulo perpendicular al eje del cuerpo, manteniendo esta posición durante unos minutos (Parfin, 1952; Sublett, 2011). La cópula ocurre por un breve tiempo (menos de 1 minuto) y sobre una superficie vertical, donde el macho le transfiere a la hembra un espermátforo blando sin órgano intromitente (Parfin, 1952). Posterior a la copula, se observó que el macho puede frotar las alas de la hembra con sus mandíbulas (Contreras-Ramos, 1999) y también volver a colocarlas sobre las alas, pudiendo quedar en esta posición por cerca de una hora (Parfin, 1952). Probablemente, la comunicación sexual entre los adultos esta mediada por señales químicas. Durante observaciones del comportamiento reproductivo, los machos pueden emitir un fuerte olor almizclado, así también poseen unos sacos membranosos eversibles, en la parte terminal del abdomen, que podrían tener función glandular e incluso algunas especies tienen en sus antenas estructuras palpiformes que tendrían función sensorial para el reconocimiento de la feromona de la hembra (revisado de Contreras-Ramos, 1999, 2009).

Después de la cópula, las hembras requieren de algunos días para la maduración y producción de huevos. Luego, buscan un sustrato adecuado (pared rocosa, hojas, tronco, ramas), adyacente a un río o cuerpo de agua, donde oviponen varias capas (hasta cinco) de masas de huevos que contienen de 1.000 a 3.000 huevos (Evans y Neuzing, 1996). Estas masas, de aspecto de una moneda, están cubiertas por un material protector brillante, de color blanco, secretado por una glándula ubicada en el extremo del abdomen de la hembra (Brown y Fitzpatrick, 1978). La eclosión de los huevos se produce luego de 13 días, momento en el cual emergen las larvas (Evans, 1972); éstas caen o caminan al agua donde atraviesan de 10 a 12 estadios larvales durante un año.

La anatomía, fisiología y comportamiento de las larvas se relaciona con su hábitat y sus hábitos depredadores. Son acuáticas y se encuentran preferentemente en aguas limpias de ríos, arroyos, lagos y lagunas, por lo que son consideradas indicadoras de aguas poco contaminadas (oligotróficas o levemente mesotróficas) (Roldán, 1999). En general, se encuentran asociadas a sustratos como piedras, troncos, hojas y raíces. También se pueden encontrar en hábitats inusuales como huecos de árboles u ocultas en el sustrato de ríos intermitentes durante los primeros estadios larvales (Contreras-Ramos, 1998).

Son voraces depredadores, reaccionan visualmente ante la presencia de una presa abriendo sus mandíbulas que son muy prominentes (Roldán, 2003). Se alimentan de una amplia variedad de pequeños animales acuáticos, incluyendo otras larvas de insectos (Stewart *et al.*, 1973, Evans y Neuzing, 1996), también pueden practicar el canibalismo (Azam y Anderson, 1969, Azevêdo, 2003) e incluso ser necrófagos (Contreras-Ramos, 1998). Además, sirven de alimento para peces y otros macroinvertebrados (Lilly *et al.*, 1978; Buzzi y Miyazaki, 1999) constituyendo, por lo tanto, un importante componente de la cadena trófica en los ambientes acuáticos.



Distribución de *Corydalus peruvianus* en Argentina y Tucumán. En color, las provincias y departamentos donde fue mencionada la especie.

Cuando completan su desarrollo, las larvas nadan fuera del agua y construyen en las proximidades una especie de cámara o celda a una profundidad de 1 a 10 cm bajo el sustrato, o pueden hacerlo bajo piedras u hojarasca. Presentan un estado prepupal que dura entre pocos días a varias semanas, seguido por un estado pupal verdadero; entre las especies que viven en ríos intermitentes, este estado está sincronizado con los períodos de sequía. La duración del estado pupal es variable, generalmente de 8 a 24 días. Después de la emergencia del adulto, éste sale de la cámara y requiere de 20 a 60 minutos para secarse.

Distribución

Corydalus peruvianus es una de las especies de más amplia distribución del género *Corydalus*. Podemos encontrarla desde el sudeste de México, Costa Rica, Guatemala, Panamá, Colombia, Ecuador, Venezuela, Perú, Bolivia, Brasil hasta el Noroeste de Argentina. Es considerada miembro de un grupo de especies primordialmente andino. En Argentina, se encuentra en las provincias de Jujuy, Salta, Catamarca y Tucumán. En nuestra provincia se la observó en varios lugares, siempre próximos a cuerpos de agua como: Tafí del Valle, Lules, Tapia, Trancas, Burruyacu, Juan Bautista Alberdi y La Cocha, aunque es muy probable que su distribución sea mas amplia. Altitudinalmente, se la encuentra entre los 40 y los 2.700 msnm, con mayor abundancia bajo los 1000 msnm.

Categoría de conservación

No hay datos precisos sobre su categoría de conservación, pero algunas de las amenazas más fuertes para las larvas de *Corydalus* son la contaminación, la eutrofización (abundancia excesiva de nutrientes en un ecosistema acuático que produce una proliferación descontrolada de algas fitoplanctónicas) y otras formas de degradación del hábitat ribereño y de agua dulce, como consecuencia de la expansión de las áreas urbanas. Constituyen una herramienta útil para el monitoreo ambiental y en modelos de distribución al

rastrear y predecir su futuro bajo diversos escenarios de cambio climático. Siendo insectos conspicuos, todos sus estadios (larvas, pupas y adultos), también podrían ser temas apropiados para estudios de conservación de insectos y así incorporarse a las iniciativas de manejo para la protección del hábitat y la biodiversidad.

Usos para otros animales y humanos

Las especies del género *Ichthyomys* Thomas, 1893 (Sigmodontinae, Cricetidae) conocidas como ratas de agua o cangrejas poseen una dieta rica en invertebrados acuáticos, entre ellos se ha registrado las larvas de *Corydalus*. Las especies de *Ichthyomys* no están presentes en Argentina, poseen una distribución muy acotada a zonas de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (Voss, 1988).

En el noroeste de México y otras regiones América del Sur, como las comunidades de la cordillera de Perú, se utilizan las larvas de *Corydalus* como alimento (Paoletti y Dufour, 2005; Noriega Cardó y Zapata Ancha, 2008). Así también, en algunas comunidades de México utilizan las larvas como alimento para la cria de cerdos (New y Theischinger, 1993; Epperson y Short, 1987). En América del Norte, Australia y Argentina, las larvas son utilizadas por los pescadores como carnada (Contreras-Ramos, 2009).

En el sudeste de China, las larvas *Acanthacorydalis* van der Weele, 1907, otro género de Corydalidae de la Región Oriental, también son utilizadas como alimento y medicina por algunas comunidades (Cao y Liu, 2013), mientras que en Japón, las larvas deshidratadas y trituradas se utilizan como tranquilizante para niños (Glorioso, 1981).

A pesar de su aspecto atemorizante, no son venenosas, ni las larvas ni los adultos. No poseen glándulas de veneno, sin embargo, la mordedura puede ser algo dolorosa debido al tamaño de sus mandíbulas.

Bibliografía

- Azam K. M. y N. H. Anderson. 1969. Life history and habits of *Sialis rutunda* and *S. californica* in Western Oregon. *Annals of the Entomological Society of America* 62: 549–558.
- Azevêdo, C. A. S. 2003. Taxonomia e bionomia de imaturos de Megaloptera (Insecta) na Amazônia Central, Brasil. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Amazonas. 159 pp.
- Brown A. V. y L. C. Fitzpatrick. 1978. Life history and population energetics of the dobson fly, *Corydalus cornutus*. *Ecology* 59: 1091–1108
- Buzzi Z. J. y R. D. Miyazaki. 1999. Entomología Didáctica. 3a ed. Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR. 306 pp.

- Cao C. y X. Liu. 2013. Description of the final-instar larva and pupa of *Acanthacorydalus orientalis* (McLachlan, 1899) (Megaloptera: Corydalidae) with some life history notes. *Zootaxa* 3691: 145–152
- Contreras-Ramos, A. 1998. Systematics of the Dobsonfly genus *Corydalus* (Megaloptera: Corydalidae). Entomological Society of America. Thomas Say Publications in Entomology: Monographs, USA. 360 pp.
- Contreras-Ramos, A. 1999. Mating behavior of *Platyneuromus* (Megaloptera, Corydalidae), with life history notes on dobsonflies from Mexico and Costa Rica. *Entomological News* 110: 125–135.
- Contreras-Ramos, A. 2009. Megaloptera. Macroinvertebrados bentónicos Sudamericanos: Sistemática y Biología. Domínguez E. y Fernández H.R. (eds.) Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 233–245.
- Contreras-Ramos, A. 2011. Phylogenetic review of dobsonflies of the subfamily Corydalinae and the genus *Corydalus* Latreille (Megaloptera: Corydalidae). *Zootaxa* 2862: 1–38.
- Contreras-Ramos, A. y M. V. Rosas. 2014. Biodiversidad de Megaloptera y Raphidioptera en México. *Revista mexicana de biodiversidad* 85: 257–263.
- Costa C., S. Ide y C. E. Simonka. 2006. 11. Megaloptera. En Costa, C., S. Ide y C.E. Simonka (eds.) Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación. Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías Tercer Milenio 5: 87–92.
- Engel M. S., S. L. Winterton y L. C. V. Breitzkreuz. 2018. Phylogeny and evolution of Neuropterida: where have wings of lace taken us? *Annual Review of Entomology* 63: 531–551.
- Epperson, C.R., R.A. Short. 1987. Annual Production of *Corydalus cornutus* (Megaloptera) in the Guadalupe River, Texas. *American Midland Naturalist*, 118, 433–438.
- Evans, E. D. 1972. A study of the Megaloptera of the Pacific coastal region of the United States. PhD dissertation, Oregon State University, Corvallis, 210 pp.
- Evans E. D. y H. H. Neuzing. 1996. Megaloptera and aquatic Neuroptera. En R.W. Merritt y K. W. Cummins (eds.) Aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. pp. 298–308.
- Glorioso, M. J. 1981. Systematics of the dobsonfly subfamily Corydalinae (Megaloptera: Corydalidae). *Systematic entomology* 6: 253–290.
- Lilly C. K., D. L. Ashley y D. C. Trater. 1978. Observations on the population of *Sialis itasca* Ross in West Virginia (Megaloptera: Sialidae). *Psyche* 85: 209–247.
- New T. R. y G. Theischinger. 1993. Megaloptera (Alderflies, Dobsonflies) *Handbuch der Zoologie*, Volume 4, p. 102. Walter de Gruyter: Berlin, Germany.
- Noriega Cardó C. y S. Zapata Ancha. 2008. Recursos hidrobiológicos en la gastronomía peruana. Cuadernos de investigación turística 3. Universidad de San Martín de Porres, Lima, Perú. 296 pp.

- Paoletti M. G. y D. L. Dufour. 2005. Edible Invertebrates among Amazonian Indians: A Critical Review of Disappearing Knowledge. En Paoletti M.G. (ed.) *Ecological Implications of Minilivestock. Potencial of Insects, Rodentia, Frogs and Snails*. Science Publishers, Inc. Enfiel, USA. pp 294–342.
- Parfin, S. 1952. The Megaloptera and Neuroptera of Minnesota. *American Midland Naturalist* 47: 421–434.
- Rivera-Gasparin S. L., A. Ardila-Camacho, A. Contreras-Ramos. 2019. Bioeconomics and Ecological Services of Megaloptera Larvae (Dobsonflies, Fishflies, Alderflies) *Insects* 10, 86; 1-14 doi: 10.3390/insects10040086
- Roldán, G. 1999. Los macroinvertebrados y su valor como indicadores de la calidad del agua. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 23: 375–387.
- Roldán, G. 2003. La bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. 170 p.
- Stewart K.W., G.P. Friday, R.E. Rhame. 1973. Food habits of Hellgrammite larvae, *Corydalus cornutus* (Megaloptera: Corydalidae), in the Brazos River, Texas. *Annals of the Entomological Society of America* 66: 959–963.
- Voss R. S. 1988. Systematic and ecology of Ichthyomine rodents (Muroidea): Patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188: 259–493.

