

SIGMODONTINOS FÓSILES (RODENTIA, MUROIDEA, SIGMODONTINAE) DE AMÉRICA DEL SUR: ESTADO ACTUAL DE SU CONOCIMIENTO Y PROSPECTIVA

Ulyses F.J. Pardiñas¹, Guillermo D'Elía² y Pablo E. Ortiz³

¹ Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Casilla de Correo 128, 9120 Puerto Madryn, Argentina <ulyses@cenpat.edu.ar>. ² University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, USA y Laboratorio de Evolución, Facultad de Ciencias, Igúa 4225, Montevideo 11400, Uruguay. ³ Cátedra de Paleozoología II, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Miguel Lillo 205, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina.

RESUMEN. En este trabajo se presenta una revisión del conocimiento de los roedores Sigmodontinae fósiles de América del Sur. En primera instancia, se incluye una síntesis del desarrollo histórico del estudio de los sigmodontinos fósiles, desde los trabajos pioneros de P. Lund a mediados del siglo XIX, hasta el presente. En segundo lugar, se examina brevemente la diversidad sigmodontina actual y, en mayor detalle, la pasada. En el tratamiento de las formas fósiles se pone el énfasis en las paleofaunas del cono sur de Sudamérica (Argentina, Bolivia, Chile y Uruguay), ya que éstas son más diversas y mejor conocidas. Así se revisa desde el primer registro del grupo en el Mioceno tardío de la pampa argentina, hasta aquellos más abundantes y diversos del Holoceno. En tercer lugar, se sintetizan los pocos estudios filogenéticos que al incluir fósiles han intentado esclarecer las relaciones históricas de los sigmodontinos extintos. En cuarto lugar, se presenta una detallada revisión de la controversia sobre la biogeografía histórica del grupo. Las hipótesis clásicas propuestas en este contexto se analizan en torno a tres áreas temáticas: el origen geográfico del ancestro común de los sigmodontinos, el lugar de su diversificación inicial y el tiempo de invasión a América del Sur. Posteriormente, estas hipótesis son parcialmente re-evaluadas a la luz de recientes hallazgos fósiles y nuevos estudios taxonómicos y filogenéticos. En quinto lugar, se presta especial atención al uso de sigmodontinos fósiles para la reconstrucción paleoambiental del Cuaternario, con énfasis en los cambios de ideas más clásicas justamente propiciados por el estudio de estos taxones. Al final de esta contribución, se plantean las que a nuestro entender son algunas de las líneas de investigación más promisorias y aquellas que por su relevancia podrían constituir contribuciones sustanciales para lograr un conocimiento adecuado de la historia de estos roedores.

ABSTRACT. Fossil Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) of south America: state of the art and prospective. An exhaustive review of the current knowledge of fossil Sigmodontine rodents from South America is presented. First, a synthesis of the historic development of fossil sigmodontine studies is offered from P. Lund's pioneering work to the present. Second, extant sigmodontine diversity is briefly reviewed, whereas fossil diversity is reviewed more in depth. Emphasis is placed on those paleofaunas from the southern cone of South America (Argentina, Bolivia, Chile y Uruguay) as they are more diverse and more information is available about them. The review covers a range from the first record of the group in the latest Miocene of Argentinean pampas, to those more abundant and diverse records from the Holocene. Third, the few available studies that assess sigmodontine fossil phylogenetic relationships are reviewed. Fourth, a detailed rereading of the controversy about sigmodontine historical biogeography is carried out. The classic hypotheses proposed on this topic are analyzed around three issues: the geographic origin of the sigmodontine common ancestor, the placement of the original sigmodontine diversifica-

tion, and the timing of the arrival to South America. These hypotheses are partially reevaluated in light of recent fossil discoveries and taxonomic and phylogenetic studies. Fifth, special attention is given to the use of fossil sigmodontine in reconstructing Quaternary paleoenvironmental conditions. Emphasis is placed on the role of sigmodontine fossils in shaping new perspectives in this research area. Finally, research lines that, according to our judgment, are most promising to give insight to understanding sigmodontine evolutionary history are proposed.

Palabras clave: América del Sur, Sigmodontinae, registro fósil, historia, taxonomía, sistemática, paleoambientes, paleobiogeografía.

Key words: South America, Sigmodontinae, fossil record, History, Taxonomy, Systematic, Paleoenvironments, Paleobiogeography.

Para ejercitar con fertilidad la teoría, el paleontólogo no debe tomarse en esclavo de los fósiles descubiertos, y tiene que aprender a leer las páginas desaparecidas del registro de la historia de la vida.

Oswaldo Reig

INTRODUCCIÓN

Los roedores Sigmodontinae (sensu Reig, 1980) son un componente fundamental de la fauna de América del Sur, representando alrededor del 20% de las especies de mamíferos que habitan el subcontinente. En la actualidad se conocen unas 310 especies vivientes agrupadas en aproximadamente 73 géneros (Musser y Carleton, 1993, con modificaciones). De estos 73 géneros, al menos 39 tienen registro fósil para algún momento del lapso Mioceno-Holoceno. De hecho, algunos de los fósiles de sigmodontinos más antiguos que se conocen en América del Sur pertenecen a neogéneros (e.g., *Reithrodon*, *Necromys*). Adicionalmente, unos 10 géneros se conocen sólo como fósiles (incluyendo aquellos provenientes de las islas Galápagos y del archipiélago de Fernando de Noronha). El registro paleontológico de los sigmodontinos se extiende a América del Norte y a las Antillas. De particular interés son los fósiles norteamericanos, especialmente si se considera que algunos de éstos son más antiguos que cualquiera de los taxones registrados en Sudamérica, condición que ha llevado a considerarlos sigmodontinos ancestrales. Sin embargo, como se discutirá en este trabajo, su asignación a la subfamilia es tema de debate.

Si bien el estudio de los sigmodontinos fósiles comenzó a mediados del siglo XIX, hasta hace una década el conocimiento de la diversidad pasada era muy limitado, restringido a unas pocas especies y géneros. Afortunadamente, esta situación ha comenzado a revertirse en los últimos años. La exploración de nuevos yacimientos y la revisión de especímenes depositados en colecciones han permitido describir nuevos taxones (e.g., Steppan, 1996; Pardiñas, 1997; Carleton y Olson, 1999; Ortiz et al., 2000) y alcanzar un esclarecimiento significativo en la taxonomía alfa y nomenclatura (e.g., Massoia, 1980; Voss y Myers, 1991; Massoia y Pardiñas, 1993; Voss y Carleton, 1993). En forma paralela, diferentes hipótesis han sido planteadas para explicar la biogeografía histórica de los sigmodontinos en América del Sur (e.g., Hershkovitz 1972; Patterson y Pascual, 1972; Reig, 1980; Baskin, 1986). Sin lugar a dudas, los aportes de Oswaldo Reig fueron promotores de uno de los más arduos debates, durante la década de 1980, en torno al origen, patrones y tiempo de diversificación de estos roedores. A pesar de los años transcurridos, muchos de los interrogantes planteados en aquel momento siguen hoy vigentes (D'Elía, 2000).

Por otra parte, diversos investigadores se han

ocupado en estudiar la distribución y significación paleoambiental de los sigmodontinos durante el Cuaternario (e.g., Pardiñas, 1995a, 1999a, 1999b; Tonni et al., 1999b; Ortiz, 2001), proveyendo un panorama más dinámico y de más ardua interpretación de estas faunas que el tradicionalmente aceptado. Así, un voluminoso cuerpo de nuevos datos e hipótesis ha surgido en estos últimos años.

Esta contribución esta propiciada por la carencia de una síntesis sobre estos nuevos estudios, como así también por la necesidad de interpretarlos en conjunto. El objetivo central de este trabajo es, entonces, realizar una revisión del conocimiento de los roedores Sigmodontinae fósiles de América del Sur. Se ha optado por un enfoque histórico, ya que se considera que el mismo facilitará una mejor visualización de los distintos niveles de desarrollo de los diferentes tópicos, al igual que un entendimiento de la razón de estas diferencias. Aunque el énfasis de esta revisión está puesto en el más abundante y mejor estudiado registro del Cono Sur sudamericano (Argentina, Bolivia, Chile y Uruguay), también se discute el del resto del subcontinente. En este contexto, se pasa revista a la distribución geográfica y temporal del grupo, como así también a las hipótesis sobre su origen, dispersión y tiempos de diferenciación en América del Sur. Finalmente, se identifican aquellas áreas temáticas en las que la ejecución de nuevos estudios es crucial para lograr un conocimiento mas completo de este grupo de mamíferos.

La información aquí sintetizada ha sido publicada por numerosos colegas y también por los autores. Además, se presentan y discuten datos y observaciones inéditas (en parte incluidos en Pardiñas, 1999b; Ortiz, 2001; D'Elía, 2002), generados a partir de la revisión de buena parte de las colecciones existentes de sigmodontinos fósiles sudamericanos.

1. BREVE HISTORIA DEL CONOCIMIENTO DE LOS SIGMODONTINOS FÓSILES SUDAMERICANOS

A mediados del siglo pasado y en oportunidad de una síntesis del desarrollo de los estudios

paleovertebradológicos en Argentina, el destacado paleontólogo Rosendo Pascual (1960:85) escribía «Según A. Cabrera, todo país nuevo en su evolución hacia la conquista de su independencia científica y la adquisición de una ciencia nacional pasa por cuatro etapas: 1) aquella en que el país permanece cerrado...al hombre de ciencia; 2) la que corresponde al estado de país explotable por la ciencia extranjera, visitado por hombres y expediciones científicas extranjeras...cuyos resultados sólo resultan en un beneficio indirecto para el país...; 3) nace en el país una verdadera preocupación por su adelanto científico, y procura entonces atraer al investigador extranjero...y 4) una última etapa en la que el país se emancipa científicamente, tiene sus investigadores nacionales y si llama a los hombres de ciencia extranjeros impone que sean especialistas de los que carece el país». Estas cuatro grandes etapas han signado la historia del conocimiento paleontológico en América del Sur, principalmente en Argentina y, subsidiariamente, en otros países del Cono Sur sudamericano. Seguidamente, en una apretada síntesis, se destaca la sucesión de hechos que marcaron el conocimiento de los roedores sigmodontinos fósiles.

1.1. Los inicios (1839-1910)

Contra lo que podría esperarse, teniendo en cuenta la diferencia de escala y la percepción del hombre del período colonial, poco después del descubrimiento de los primeros fósiles de grandes mamíferos (hacia finales del siglo XVIII; véase Mones, 1998; Tonni et al., 1999a) es que aparecen en escena los pequeños roedores. El mérito no recaería, esta vez, en los niveles fosilíferos de Luján (Buenos Aires, Argentina), sino en las no menos ricas cuevas de Lagoa Santa, en el centro-norte brasileño (Minas Gerais). Entre 1835 y 1849, el naturalista danés Peter Lund exhumó una variada fauna de los depósitos del Pleistoceno-Holoceno en estos yacimientos, dando a conocer los primeros roedores sigmodontinos fósiles sudamericanos (Lund, 1839, 1840a, 1840b, 1842a, 1842b). Pocos años después, el geólogo Augusto Bravard haría lo propio para Argentina (Bravard, 1857), cuando en ocasión del segundo censo estadístico nacional listara, en-

tre los numerosos fósiles reunidos, al *Mus fossilis*.

La obra de Florentino Ameghino (**Fig. 1**) marca un punto de inflexión en la paleomastozoología sudamericana, permitiendo, según Pascual (1960:88) que «...la paleontología argentina [obtenga] su carta de ciudadanía». Este momento, hacia finales del siglo XIX, no sería la excepción para los sigmodontinos fósiles. Ya en 1880, Henri Gervais y un novel Ameghino listaban en su catálogo 12 especies de muroideos fósiles para Brasil –a partir de los preclaros trabajos de Lund– y otras dos, primeras éstas con una referencia taxonómica, de los depósitos cuaternarios de la pampasia (Gervais y Ameghino, 1880). En los últimos 15 años del siglo XIX tres contribuciones establecerían el panorama de los sigmodontinos fósiles que, casi sin excepciones, duraría hasta la década de 1970. Claramente, la obra más destacada y largamente olvidada fue la de Herluf Winge (**Fig. 1**), sobre la base de las colecciones reunidas en Lagoa Santa por Lund. Winge (1887) describió e ilustró magníficamente 27 especies de muroideos con registro fósil en Brasil, muchas de los cuales han demostrado, a la luz de los estudios de las últimas décadas, ser especies válidas y vivientes (e.g., Voss y Myers, 1991, Voss, 1993). Dos años después y con menor suerte, Ameghino (1889) atacó los muroideos en su clásica y monumental obra “Contribución al conocimiento de los mamífe-

ros fósiles de la República Argentina”. Previamente, el destacado zoólogo y paleontólogo Germán Burmeister había hecho lo propio en el marco de una síntesis de los sigmodontinos vivientes (Burmeister, 1879). Unos pocos años antes de la muerte de Ameghino, se sumarían al elenco algunos nuevos géneros, los primeros pre-cuaternarios como *Proreithrodon* del Plioceno argentino (Ameghino, 1908; Roverto, 1914), e incluso serían mencionados algunos de los más antiguos representantes del grupo (“*Cricetodon*” del clásico yacimiento Farola de Monte Hermoso; Ameghino, 1908). De esta manera, el fin de siglo y la primera década del XX terminarían con una pléyade de nombres, muchos referidos a taxones supuestamente extintos y escasamente conocidos.

1.2. La estasis post-ameghiniana (1911-1968)

Al igual que con el nacimiento de la obra ameghiniana, la muerte de Florentino marcó el inicio de una nueva etapa en la paleontología argentina, en este caso signada por un parcial estancamiento en las investigaciones. Entre 1911 y finales de la década de 1950, unas pocas obras permiten rastrear la saga de los sigmodontinos fósiles. Así, algunos de los discípulos más renombrados del post-ameghinismo, Carlos Rusconi y Alfredo Castellanos, describieron o mencionaron ocasionalmente taxones para el Cuaternario de Bue-

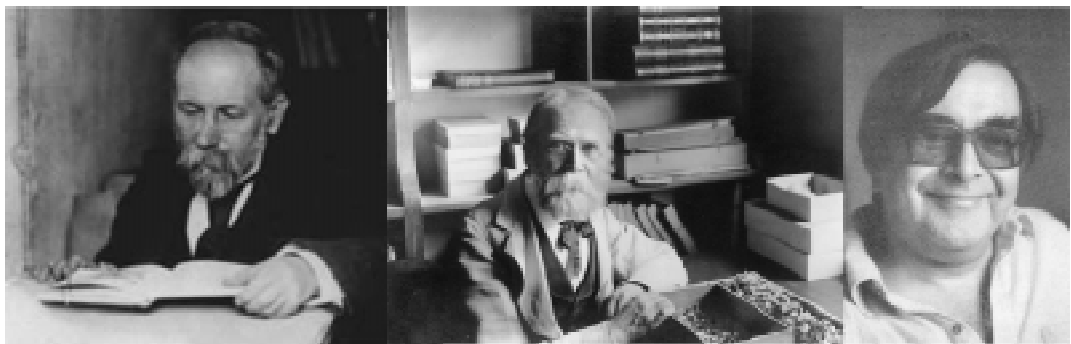


Fig. 1. Retratos de tres de los autores más influyentes en el estudio de los sigmodontinos fósiles sudamericanos (de izquierda a derecha): Florentino Ameghino (1854-1911), Herluf Winge (1857-1923) y Osvaldo Reig (1929-1992).

Portraits of three of the most important authors of studies on South American fossil sigmodontines (from left to right).

nos Aires y Córdoba (Rusconi, 1931, 1936; Castellanos, 1944). Sin embargo, es básicamente una “etapa oscura” en el conocimiento del grupo, parcialmente producto de un sesgado interés por las extraordinarias faunas paleógenas centrado en la figura descollante de George G. Simpson.

Hacia comienzos de la década de 1960, una corriente renovadora marca el despegue de la moderna paleontología sudamericana. Desde varios países, destacados especialistas daban comienzo a uno de los períodos más fructíferos de la disciplina. De este segmento son las primeras menciones de sigmodontinos fósiles del Cuaternario de Bolivia (Hoffstetter, 1963, 1968) y la puesta en valor de la obra de Lund, a través de la tarea revisionaria del brasileño Paulo Couto (1950, 1953).

También merecen destacarse los primeros intentos por un ordenamiento de la abundante nomenclatura generada en el período previo (Pisano, 1966). Entre los pioneros de estos esfuerzos es con mucho Philip Hershkovitz (1955, 1962, 1966a) quien propiciaría una revisión de los taxones fósiles (véase también Avila-Pires, 1960). Sus propuestas de sinonimia, en algunos casos certeras (e.g., *Tretomys* o *Ptyssophorus* como sinónimos de *Reithrodon*; Hershkovitz, 1955), otras veces erróneas (e.g., *Necromys* o *Bothriomys*, como sinónimos de *Calomys* y *Euneomys*, respectivamente; Hershkovitz, 1962) muestran, ante todo, un denodado interés en la búsqueda de un panorama nominal ordenado y una sólida taxonomía alfa.

1.3. La era moderna (1969-)

La obra de Osvaldo Reig (**Fig. 1**) domina los últimos 40 años del conocimiento de los roedores sigmodontinos fósiles sudamericanos y es él, sin dudas, responsable de un importante acicate, directo o indirecto, para su presente estudio. Existen menciones sobre el grupo efectuadas por un joven Reig, cuando revisara los agregados faunísticos de algunas formaciones fosilíferas pampeanas (Reig, 1952, 1958). Pero es recién en su trabajo de finales de los '60 (Reig y Linares, 1969), sobre el registro pliocénico de *Akodon*, donde se establece claramente el interés demostrado por este autor

que marcaría sus contribuciones posteriores. Éstas no se hicieron esperar; una profunda revisión de los sigmodontinos vivos y fósiles efectuada durante una estancia de trabajo en Londres cristalizaría en su tesis doctoral (Reig, 1972). Luego, en sucesivos trabajos, fue confeccionando un escenario basado en un sólido trabajo de taxonomía alfa –especialmente dedicado a los akodontinos– así como un marco biogeográfico y evolutivo integral, a escala continental, para estos roedores (Reig, 1975, 1977, 1978, 1980, 1981, 1984, 1986, 1987, 1989, 1994). Desde un punto de vista fáctico, la obra reigiana con los sigmodontinos fósiles estuvo cimentada, como con otros grupos de mamíferos a los que dedicara esfuerzo, en la labor coleccionista de Galileo Scaglia. Si es justicia reconocer la genialidad de la dupla de los hermanos Ameghino, Florentino en gabinete y Carlos en el campo, no es menos justo destacar que la minuciosa tarea de recuperación de fósiles llevada a cabo por el director del, por aquel entonces, naciente Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata, fue de fundamental importancia. La prematura muerte de Reig dejó seguramente trunca una de las etapas más fructíferas, como habría sido la resultante de una síntesis entre todo este bagaje y los nuevos aportes de la genética molecular.

Un renovado interés por las faunas cuaternarias –pero esta vez con un fuerte componente de la “Nueva arqueología” (Binford, 1981) y su caudal metodológico– dio sus frutos con los primeros hallazgos de sigmodontinos fósiles en varios países que, hasta este momento, carecían de menciones. Así, los primeros restos de Chile –principalmente de yacimientos arqueológicos del Pleistoceno tardío y Holoceno– hacen su aparición en escena (Rau y Yáñez, 1980; Tamayo y Frasinetti, 1980; Simonetti y Rau, 1989). Del mismo modo, una profunda prospección de depósitos pleistocénicos en Uruguay comienza a dar sus frutos con el descubrimiento de los primeros sigmodontinos para este país (Mones y Castiglioni, 1979; Ubilla, 1986).

La última década es profusa en hallazgos, resultado de nuevos trabajos de campo con aplicación de técnicas especiales (lavado y

tamizado de sedimento) para la recuperación de restos de microvertebrados. La base del trabajo de Reig en la región pampeana de Argentina fue efectuada con no más de, aproximadamente, 40 restos fósiles. Los trabajos de prospección que comienzan a desarrollarse en 1990 permitieron obtener muestras conformadas por cientos y miles de restos (Pardiñas, 1995a). Del mismo modo, una mayor y más fluida interacción con grupos de arqueólogos determinó el estudio de secuencias holocénicas de gran riqueza (Tonni et al., 1988; Pardiñas, 1995a, 1995c, 1999a, 1999b, 2000b). La revisión de numerosas localidades clásicas de Argentina permitió obtener nuevos materiales y la descripción de taxones extintos (Pardiñas, 1997; Stepan y Pardiñas, 1998) y novedosos agregados plio-pleistocenos (Pardiñas y Lezcano, 1995; Pardiñas y Deschamps, 1996; Tonni et al., 1996). Este énfasis también alcanzó otras regiones de Argentina; numerosos estudios fueron llevados a cabo en sitios arqueológicos patagónicos (Pearson y Pearson, 1993; Pardiñas, 1998a, 1999b). Especialmente en el Noroeste, estas tareas permitieron la puesta en valor de riquísimos yacimientos del Pleistoceno final y Holoceno (e.g., Ortiz et al., 2000; Ortiz y Pardiñas, 2001; Ortiz, 2001).

Esta última década también significó un sustancial aporte al conocimiento de los sigmodontinos fósiles en otros países de América del Sur. Así, en Ecuador –cuyos datos previos sobre estos roedores fósiles se restringían a unas pocas menciones sin confirmación (véase Hoffstetter, 1952)– las secuencias de La Calera y Quebrada Cuesaca dieron luz a contextos con numerosos taxones de ambientes periselváticos, incluyendo formas extintas durante el Holoceno (Fejfar et al., 1993, 1996). Los sigmodontinos fósiles de Uruguay también sufrieron un notable incremento en su diversidad conocida, con nuevos restos de formaciones del Pleistoceno tardío (Ubilla et al., 1994; Ubilla, 1996). Una tarea de revisión basada en las antiguas colecciones efectuadas por Lund en Brasil y las más recientes de Branisa en Bolivia, han permitido generar información valiosa respecto de la taxonomía y nomenclatura de varias formas (e.g., Voss y Myers, 1991; Voss y Carleton, 1993; Pardiñas y Galliari,

1998). Finalmente, un comentario aparte merece el descubrimiento de nuevos taxones fósiles en áreas isleñas, tanto en el ámbito genérico (Carleton y Olson, 1999) como específico (McFarlane y Debrot, 2001), revelando una insospechada paleodiversidad en las radiaciones de sigmodontinos de regiones insulares.

2. DIVERSIDAD Y REGISTRO FÓSIL DE LOS ROEDORES SIGMODONTINOS SUDAMERICANOS

2.1. Diversidad actual

La subfamilia Sigmodontinae es sumamente diversa y tiene una amplia distribución geográfica en las Américas, desde Tierra del Fuego hasta el sur de los Estados Unidos. Los sigmodontinos también habitan el archipiélago de las islas Galápagos y algunas de las Antillas (e.g., Curaçao, Jamaica), si bien la gran mayoría se distribuye en América del Sur continental. Las especies presentes en América Central y del Norte, mayoritariamente pertenecen a géneros que también habitan Sudamérica (e.g., *Oryzomys*, *Sigmodon*). De esta forma, de los 11 géneros que se distribuyen en Centro y Norteamérica, sólo uno, *Rheomys*, no alcanza América del Sur. Un género, *Nesoryzomys*, es endémico de las islas Galápagos. En cambio, aproximadamente 60 géneros se encuentran exclusivamente en América del Sur (Musser y Carleton, 1993, con modificaciones). Es destacable el hecho de que todavía no conocemos en toda su extensión la diversidad sigmodontina actual. No sólo nuevas especies son descritas rutinariamente (e.g. Voss et al., 2001), sino que también nuevos géneros son erigidos a partir de recientes colectas realizadas en el campo (e.g., Anderson y Yates, 2000), así como de revisiones taxonómicas basadas en colecciones de museo (e.g., González, 2000). Esta diversidad taxonómica se corresponde con una igualmente notable variabilidad morfológica y ecológica, incluyendo especies herbívoras, frugívoras, granívoras, piscívoras, animalívoras e insectívoras (Reig, 1984).

Tempranamente en la historia taxonómica de

los sigmodontinos se reconocieron grupos de géneros (e.g., “orizominos”, “tomasominos”, “akodontinos”) sobre la base de similitud fenética (e.g., Thomas, 1906a, 1906b, 1916; Tate, 1932a, 1932b). Luego, estos grupos fueron incorporados en clasificaciones formales con rango taxonómico de tribu (e.g., McKenna y Bell, 1998). El número y contenido de estos grupos ha variado enormemente. Éste es un tema muy amplio cuya cobertura no es el objetivo de esta contribución; lecturas ineludibles para el interesado son Hershkovitz (1966a), Gardner y Patton (1976), Reig (1980), Carleton y Musser (1989) y Smith y Patton (1999). Basta aquí ilustrar estos cambios con el ejemplo de los géneros *Reithrodon*, que ha fluctuado entre las tribus Sigmodontini, Phyllotini, y su propia tribu Reithrodontini (véase Pardiñas y Galliari, 2001) y *Zygodontomys*, que ha sido considerado un Oryzomyini, un Phyllotini, un Akodontini, o como un Sigmodontinae incertae sedis (véase Voss, 1991). En el ámbito tribal un claro ejemplo de estos cambios son los Thomasomyini, que desde su temprano reconocimiento (Thomas, 1906b) han fluctuado entre su consolidación formal (e.g., Steadman y Ray, 1982; McKenna y Bell, 1998) o ser subsumido en los Oryzomyini (Reig, 1980), y entre su expansión (e.g., Hershkovitz, 1966a) o su drástica reducción (Voss, 1993; Smith y Patton, 1999). Como bien puntualizó Voss (1993), estas diferencias tienen su origen en que las tribus fueron definidas en base a similitud global y no derivada, a la vez que distintos autores dieron en forma alternativa mayor o menor relevancia a determinado tipo de caracteres (e.g., morfología dentaria y/o craneana, complemento cromosómico).

Recientemente, diversos análisis filogenéticos han motivado una revisión de las concepciones tribales clásicamente aceptadas. En este sentido, el estudio efectuado por Smith y Patton (1999) marca un punto de inflexión por su carácter pionero en el uso de un extensivo muestreo taxonómico y por las múltiples nuevas hipótesis generadas. Así, hoy se cuestiona la validez de al menos una asociación supragenérica tradicionalmente reconocida (la tribu Scapteromyini), a la par que los límites y contenidos de, prácticamente, todas las tribus

son objeto de reconsideración. Igualmente, estos análisis han puesto de manifiesto la distinción de un grupo previamente no identificado (i.e., “abrotricanos”), así como la existencia de muchos géneros sin una relación filogenética cercana con ningún otro género o tribu en particular (*Delomys*, *Irenomys*, *Juliomys* y *Reithrodon*).

Se asiste a un período en el que varios grupos de trabajo, usando caracteres morfológicos y moleculares (e.g., secuencias mitocondriales y nucleares), están abocados a estudiar las relaciones filogenéticas de los sigmodontinos. Estos estudios (e.g., D’Elía, 2002), en la línea del de Smith y Patton (1999), incluyen un muestreo taxonómico amplio, incorporando en algunos casos taxones nunca antes analizados filogenéticamente. Por lo tanto, es de esperar que muchos, si no todos los grupos que se mencionan a continuación, vean alterados sus contenidos de una manera u otra.

Akodontini. Es una de las tribus más diversas y constituye la que ha sido objeto de mayores cambios recientes en su contenido. Éstos incluyen la expansión de la tribu para dar cabida a los “oximicterinos” (Reig, 1987) y a los Scapteromyini (Smith y Patton, 1999; D’Elía et al., en prensa) y la exclusión de un grupo de géneros andinos (Smith y Patton, 1999). Tal cual son acá entendidos, los Akodontini constituyen un grupo morfológicamente diverso y ampliamente distribuido en América del Sur, excepto Amazonía, ocupando gran variedad de hábitat, tanto en tierras altas como bajas. Ecológicamente, los Akodontini también constituyen un grupo diverso, con amplitud de dietas, incluyendo especies fosoriales, semiacuáticas y cursoriales.

“Abrotricanos”. Este es un grupo de seis géneros de distribución básicamente andina, tradicionalmente considerados como parte de los Akodontini (e.g., Reig, 1987). La distinción de este clado como una de las mayores secciones de la radiación sigmodontina es fuertemente apoyada por análisis filogenéticos basados en diversas fuentes de datos (Dickerman, 1992; Smith y Patton, 1993, 1999; D’Elía, 2002). Este grupo, además de carecer de una definición

formal, también acusa la falta de una diagnosis basada en caracteres morfológicos. Los "abrotrícinos" son ratones con hábitos fosoriales, adaptados a una dieta fundamentalmente carnívora, insectívora y fungívora.

Ichthyomyini. Esta tribu comprende una pequeña radiación sigmodontina distribuida en selvas tropicales de América del Sur, Central y del Norte. Esta es la única tribu con un representante genérico extra-sudamericano (*Rheomys*). Los Ichthyomyini son semiacuáticos y están especializados en depredar sobre artrópodos y pequeños vertebrados. Su particular anatomía permite distinguirlos claramente de todos los otros miembros de la subfamilia. La monografía de Robert Voss (1988) es excepcional dentro de los estudios de sigmodontinos, por el sustancial aporte sobre taxonomía alfa, distribución, preferencia de hábitat y dieta de todos los géneros reconocidos.

Oryzomyini. Ésta constituye la agrupación tribal más numerosa de la subfamilia. Sus contenidos han variado enormemente a lo largo de la historia taxonómica de los sigmodontinos. Voss y Carleton (1993) sentaron las bases para una definición de la tribu basada en apomorfías. La tribu, tradicionalmente considerada como un grupo de sigmodontinos pentalofodontes con mesolofos y mesolofidos bien desarrollados, fue posteriormente expandida para incluir los géneros tetralofodontes *Holochilus*, *Pseudoryzomys* y *Zygodontomys*. Este es el grupo de sigmodontinos de mayor distribución geográfica, alcanzando las tres Américas, las Galápagos, las Antillas y, en el pasado reciente, también la isla oceánica Fernando de Noronha. La mayoría de los Oryzomyini habitan en selvas tropicales y subtropicales, aunque algunos géneros han invadido áreas abiertas de pastizales, estepas y bosques.

Phyllotini. Ésta es la tercera tribu más diversa y, al igual que las anteriores, sus límites y contenidos han sido y son centro de numerosos cambios. Así, *Irenomys*, un género clásicamente considerado como Phyllotini, ha sido removido de la tribu (Smith y Patton, 1999).

En adición, *Reithrodon* y *Euneomys*, considerados por algunos autores como filotinos (e.g., Braun, 1993; Steppan, 1995; Steppan y Pardiñas, 1998; Ortiz et al., 2000), también deben excluirse de este clado (Smith y Patton, 1999; D'Elía, 2002). Queda aún por ponerse a prueba si el restante género viviente (*Neotomys*), integrante del denominado grupo *Reithrodon*, forma parte o no de la radiación de los Phyllotini. Los filotinos se distribuyen fundamentalmente en ambientes de pastizales, desiertos y semi-desiertos a lo largo de los Andes y tierras bajas del cono sur sudamericano. En general, son sigmodontinos de dientes hipsodontes especializados en una dieta herbívora y granívora.

Sigmodontini. Según es entendida actualmente, esta tribu es monotípica, siendo *Sigmodon* su único representante viviente. Este género se distribuye en las tres Américas (Voss, 1992). Así, los Sigmodontini constituyen la tercera y última tribu de los Sigmodontinae que habita Norteamérica. Estas ratas son herbívoras y habitantes de áreas abiertas tropicales y subtropicales a baja altitud.

Thomasomyini. Como se mencionara previamente, esta tribu ha sido objeto de diferentes opiniones, no sólo en cuanto a contenidos y límites, sino también en su distinción como unidad supragenérica. En un estudio sumamente importante por sus implicaciones teóricas y prácticas, Voss (1993) indicó que la mayoría de los estados de carácter clásicamente considerados como "caracteres tomasominos" son estados plesiomórficos y, por lo tanto, inadecuados para diagnosticar grupos. Esta opinión fue corroborada por Smith y Patton (1999), cuyos análisis filogenéticos resaltaron que los géneros *Delomys* y *Juliomys* (= *Wilfredomys pictipes*) deben removerse del clado Thomasomyini. Tal cual es aquí entendida, la tribu se distribuye en la parte tropical de América del Sur, llegando *Rhipidomys* a Panamá. Los Thomasomyini tienen molares braquiodontes y cuspidados y están adaptados a una dieta insectívora-omnívora. Algunas especies son arborícolas y otras escansoriales.

Wiedomyini. Esta tribu fue definida y diagnosticada por Reig (1980) para incluir a un único género viviente, *Wiedomys* y al extinto *Cholomys*. Análisis filogenéticos apoyan este escenario ya que *Wiedomys* no muestra relación estrecha con ningún otro género o agrupamiento supragenérico en particular (Smith y Patton, 1999; D'Elía, 2002). *Wiedomys* se distribuye en la caatinga del nordeste de Brasil.

“Líneas únicas” y taxones incertae sedis.

Tradicionalmente, se ha postulado que desde un punto de vista filogenético, ciertos géneros no se relacionarían cercanamente a ningún otro género o grupo de géneros en particular. Como forma de enfatizar su distinción filética, estos taxones han sido incluidos en tribus monotípicas (e.g., *Reithrodon* en Reithrodontini por Vorontzov, 1959), o simplemente considerados como sigmodontinos incertae sedis (e.g., *Abrawayaomys*, *Rhagomys*, *Punomys* y *Zygodontomys* para Reig, 1984; esos cuatro géneros y *Pseudoryzomys* para Musser y Carleton, 1993). Posteriormente, Voss (1993) evidenció que *Delomys*, clásicamente considerado un Thomasomyini, no puede asignarse a ningún grupo monofilético menos inclusivo que la subfamilia Sigmodontinae. Voss (1993) sugirió considerar a *Delomys* como un “plesiomorphic Neotropical murid”, sugiriendo la misma condición para otros ocho géneros. Smith y Patton (1999), en un análisis filogenético formal, corroboraron la distinción dentro de la radiación sigmodontina de *Delomys*, *Juliomys*, *Irenomys*, *Reithrodon* y *Scolomys*. Smith y Patton (1999) trataron a estos géneros como “unique lines”. Es de destacar que estos autores también corroboraron la distinción de *Sigmodon* y *Wiedomys*, por lo que su consideración tradicional como los únicos representantes vivientes de sus respectivas tribus aparece consolidada. Finalmente, cabe mencionar que los géneros *Abrawayaomys*, *Microakodontomys* y *Phaenomys*, considerados por muchos como Sigmodontinae incertae sedis (Reig, 1980; Voss, 1993; Musser y Carleton, 1993; Smith y Patton, 1999) hasta el momento no han sido incluidos en análisis filogenético alguno.

En el caso de que futuros análisis filogené-

ticos corroboren la distinción de los géneros previamente mencionados, estos podrían ser referidos a diferentes tribus monotípicas. Esta opción aparece como poco práctica dado la plétora de nuevos taxones que implicaría y el nulo significado biológico de los mismos. Más allá de estas consideraciones taxonómicas, resulta importante destacar que estos resultados indican que la diversidad de los Sigmodontinae es mayor de lo que tradicionalmente se reconoce (D'Elía, 2000).

2.2. Registro fósil

El registro paleontológico de roedores sigmodontinos en América del Sur es escaso –comparado con su diversidad actual– y está limitado al intervalo Mioceno más tardío-Holoceno (**Tabla 1**), con la mayor parte de los registros provenientes de yacimientos ubicados (**Fig. 2**) en la región central y norpatagónica de Argentina (Reig, 1978, 1987, 1994; Massoia et al., 1987; Pearson y Pearson, 1993; Pardiñas, 1995b, 1995c, 1998b, 1999a, 1999b; Pardiñas y Lezcano, 1995; Pardiñas y Deschamps, 1996; Crivelli et al., 1996; Pardiñas y Tonni, 1998; Steppan y Pardiñas, 1998). Otros sectores relevantes los constituyen el noroeste de Argentina (Ortiz et al., 2000; Ortiz y Pardiñas, 2001; Pardiñas y Ortiz, 2001; Ortiz, 2001), la región de Lagoa Santa, Brasil (Winge, 1887; Voss y Myers, 1991; Voss y Carleton, 1993), el sur de Bolivia (Hoffstetter, 1963, 1968; Marshall et al., 1984; Steppan, 1996; Pardiñas y Gallinari, 1998) y el norte de Ecuador (Fejfar et al., 1993, 1996). Existen, además, evidencias complementarias para Uruguay (Ubilla, 1996), Chile (Simonetti, 1989; Simonetti y Rau, 1989; Simonetti y Saavedra, 1994, 1997) y localidades puntuales de Brasil (e.g., Salles et al., 1999).

Los sigmodontinos más antiguos de América del Sur provienen de la región pampeana argentina (Reig, 1978; Pardiñas y Tonni, 1998) y corresponden a formas genéricas avanzadas de las tribus Phyllotini y Akodontini. *Auliscomys formosus*, uno de los sigmodontinos más antiguos conocidos (véase el punto 4.5.1.), proviene de depósitos de edad Montehermosense, Plioceno inferior (5-4 Ma; **Cuadro 1**), en tanto que *Necromys bonapartei*

TAXON	PAIS	Montehermosense	Chapadmalalense inferior	Chapadmalalense superior	Barrancalobense	Vorohuense	Sanandresense	Ensenadense	Bonaerense	Lujanense	Platense
Sigmodontinae, gen. et sp. nov. (17)	Ecuador										
<i>Phyllotis</i> sp.	Ecuador										
<i>Sigmodon</i> sp.	Ecuador										
<i>Sigmodontomys</i> sp.	Ecuador										
<i>Thomasomys</i> spp.	Ecuador										
<i>Phyllotis</i> sp.	Perú										
<i>Sigmodon</i> sp.	Perú										
<i>Akodon</i> cf. <i>A. azarae</i> (Fischer, 1829)	Uruguay										
cf. <i>Wilfredomys</i>	Uruguay										
<i>Holochilus brasiliensis</i> (Desmarest, 1819) (18)	Uruguay										
<i>Lundomys molitor</i> (Winge, 1887)	Uruguay										
<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)	Uruguay										
<i>Calomys hummelincki</i> (Husson, 1960) (19)	Venezuela										
<i>Holochilus</i> cf. <i>H. sciureus</i> Wagner, 1842	Venezuela										
<i>Oecomys</i> cf. <i>O. concolor</i> (Wagner, 1845)	Venezuela										
<i>Sigmodon</i> cf. <i>S. alstoni</i> (Thomas, 1880)	Venezuela										

- (1) Un nuevo género innominado, relacionado con *Loxodontomys* (véase Bond et al., 1998);
- (2) El registro de este taxón para el Vorohuense está basado en un material sumamente fragmentario;
- (3) Corresponde a *Akodon* cf. *A. cursor*, citado por Reig (1987);
- (4) Incluye "*Bolomys* sp. A" y "*Bolomys* sp. B" citados por Reig (1994);
- (5) Corresponde a *Oligoryzomys "longicaudatus"* registrado por Ortíz y Pardiñas (2001);
- (6) Quintana (1994) ha mencionado, pero lamentablemente nunca documentado, un registro para el género del Sanandresense;
- (7) Mencionado como *Scapteromyini* gen. et sp. indet. en Pardiñas (1999a), posiblemente, un nuevo género relacionado con *Scapteromys* y *Kunsia*;
- (8) Steppan (1996) también menciona para la fauna de Tarija un Akodontini indeterminado (*Akodon* o *Necromys*);
- (9) Previamente citado como *H. brasiliensis* (véase la discusión en Pardiñas y Galliari, 1998);
- (10) Citado como *Zygodontomys lasiurus* por Marshall y Sempere (1991);
- (11) El material reportado para Tarija y asignado a *Oxymycterus* sp. por Takai et al. (1984) debe referirse a un Phyllotini;
- (12) Estatus incierto; aquí se sigue parcialmente a Voss y Myers (1991) en el listado de los muroideos fósiles de Lagoa Santa;
- (13) Véase la discusión del estatus de *Delomys plebejus* en Voss (1992);
- (14) Referible al género *Brucepattersonius* según J. Oliveira (com. pers., 2001)
- (15) De acuerdo a Musser et al. (1998), incluye a *Calomys coronatus* Winge, 1887;
- (16) La mención de este taxón para el Ensenadense (cf. Moreno et al., 1994) requiere confirmación;
- (17) En estudio por S. Steppan y C. Mezzabotta (S. Steppan, com. pers.)
- (18) Se incluye de acuerdo a Oliveira (1992); el material referido a esta especie por Mones y Castiglioni (1979) pertenece, en realidad, a *Lundomys molitor* (Pardiñas, datos no publicados).
- (19) Las menciones para Venezuela corresponden a la información preliminar de Rincón Rincón (2002. 8 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Corrientes, Resúmenes: 53).

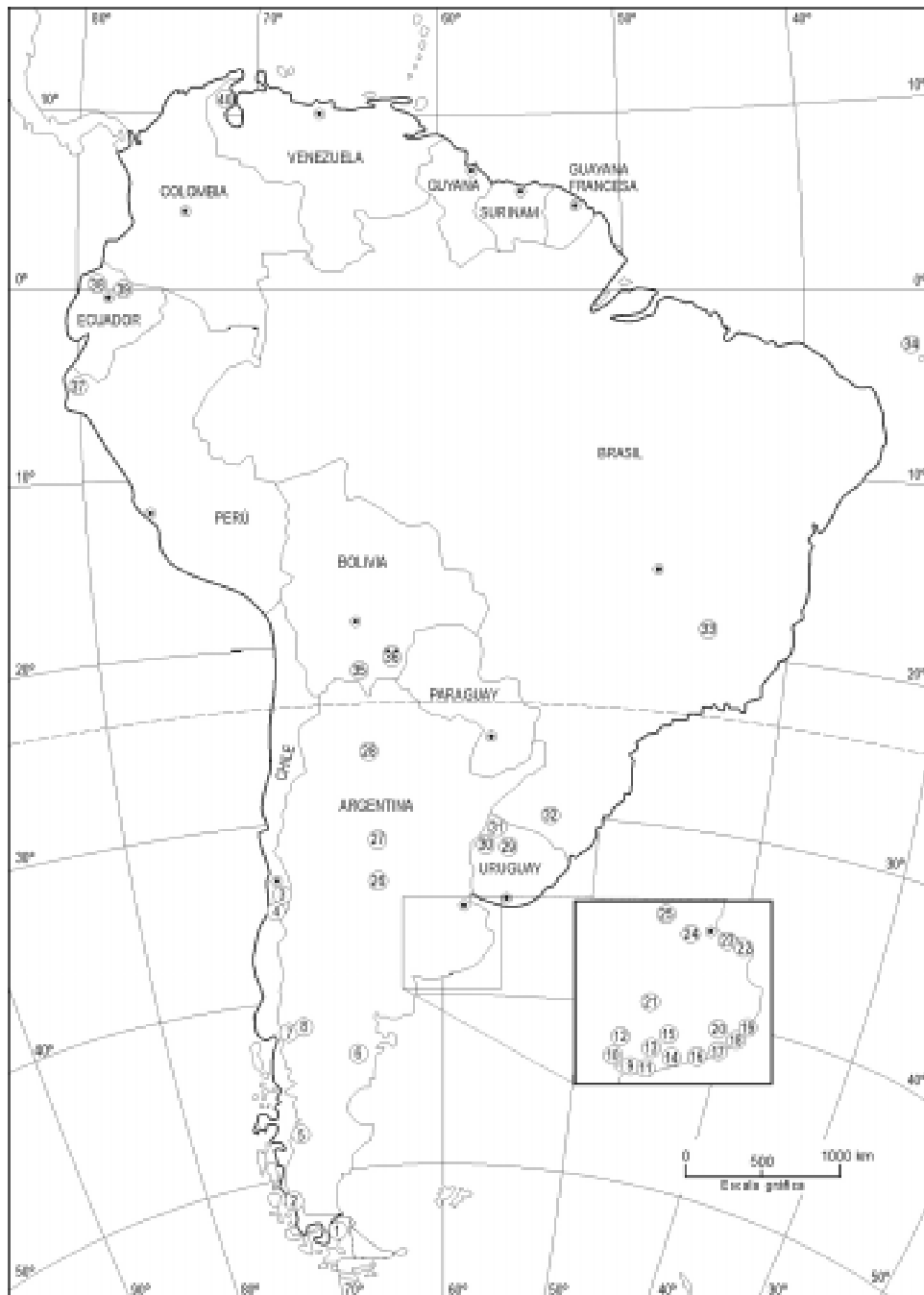


Fig. 2. Principales yacimientos sudamericanos portadores de restos de sigmodontinos fósiles (Referencias en el **Apéndice 1**).

*Main sigmodontine fossil deposits from South America (references in the **Appendix 1**).*

es del Chapadmalalense inferior, entre 4 y 3.5 Ma (Pardiñas y Tonni, 1998). Recientes prospecciones en Farola de Monte Hermoso, así como también en otras regiones centrales de Argentina, han brindado nuevos restos de sigmodontinos fósiles de esa antigüedad. El estudio de los mismos está aún en desarrollo (Bond et al., 1998; Montalvo et al., 2000) pero preanuncia un panorama más diverso, con al menos dos nuevos géneros pliocénicos extintos (**Fig. 3a**; Pardiñas, datos no publicados). Se han mencionado, además, restos de sigmodontinos (referidos al género extinto *Dankomys*) para el Plioceno de la provincia de Córdoba (Giannoncelli y Tauber, 1997; Tauber, 2000), cuya determinación precisa debe ser aún fehacientemente documentada. En depósitos del Chapadmalalense superior (Plioceno tardío) del litoral atlántico bonaerense, se incluyen formas referidas a los géneros vivientes *Abrothrix*, *Graomys* y *Reithrodon*, y un género y especie extintos, *Dankomys simpsoni* (Reig, 1978; Pardiñas, 1995a). Otras formas son conocidas para depósitos más recientes, del Barrancalobense y Vorohuense (Plioceno tardío), que incluyen los restos más antiguos para "Scapteromyini" –*Scapteromys herskovitzi*– y el registro de dos géneros extintos, *Cholomys* y *Panchomys* (**Fig. 3b**; Reig, 1980, 1994; Pardiñas, 1997). Del Piso Vorohuense provienen también restos referibles a *Reithrodon* y *Dankomys*, así como la primera ocurrencia de *Akodon* (Reig, 1987; Pardiñas, 1995a, 1999a). Los sigmodontinos en el Subpiso Sanandresense (Plioceno tardío-Pleistoceno inferior) son escasos, pero incluyen dos géneros de filotinos extintos recientemente descritos, *Olympicomys* e *Ichthyurodon* (Steppan y Pardiñas, 1998). Ya en el Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio), se observa un importante cambio en las faunas de estos roedores, estableciéndose la composición genérica y específica que caracteriza actualmente a las comunidades de sigmodontinos de la región pampeana (Pardiñas, 1995a, 1995b, 1999a, 1999b). Aquí se observan los primeros registros de *Calomys*, *Eligmodontia*, *Holochilus* y *Nectomys*, así como especies frecuentes hoy día en el ámbito pampeano (e.g., *Akodon azarae*, *Necromys benefactus*; Pardiñas, 1993,

1999a). Sin embargo, no faltan taxones extintos, como el enigmático *Noronhomys* (**Fig. 3c**; véase Pardiñas, 1999d). Es para este piso cuando ya se cuenta con evidencias complementarias para otros sectores del continente. Del Ensenadense-Bonaerense de la región de Tarija (Bolivia) se han reconocido los géneros *Kunsia*, *Oxymycterus*, *Nectomys*, *Phyllotis*, *Andinomys* y *Calomys* (Hoffstetter, 1963; Marshall et al., 1984; Marshall y Sempere, 1991); cabe aclarar que una revisión de los mismos está pendiente. De estos mismos yacimientos, Steppan (1996) describió una especie extinta de *Holochilus*, hecho que sugiere que seguramente muchos géneros de distribución, hoy día tropical o intertropical, tuvieron una alta paleodiversidad hasta ahora insospechada.

En Tucumán, norte de Argentina, se ha registrado una notable acumulación de sigmodontinos de edad Lujanense (Pleistoceno tardío). Entre las doce especies de sigmodontinos detectadas cabe mencionar a *Abrothrix illuteus*, *Necromys* cf. *N. lactens*, *Oxymycterus* cf. *O. paramensis*, *Andinomys edax*, *Neotomys ebriosus*, *Reithrodon auritus* y *Tafimys powelli* (Ortiz et al., 2000; Ortiz 2001; Ortiz y Pardiñas, 2001, Pardiñas y Ortiz, 2001). *Tafimys powelli* es un filotino euhipsodonte (**Fig. 3e**) que constituye, por un lado, el único sigmodontino con extinción en el Pleistoceno final de Argentina y, por el otro, el sigmodontino fósil conocido por la mayor cantidad y mejor calidad de restos (más de 300 entre porciones craneanas y dentarias; Ortiz, 2001). Esto último, que puede parecer trivial, cobra su real dimensión si se tiene en cuenta que, con muy escasas excepciones (e.g., *Noronhomys vespucci*; véase Carleton y Olson, 1999), los sigmodontinos extintos son descritos con uno o unos pocos restos dentarios y, subsidiariamente, craneanos fragmentarios, imposibilitando estudios de variabilidad. En el Lujanense de la región pampeana los sigmodontinos están pobremente representados. Merece citarse la ocurrencia de diversos taxones que evidencian cambios distribucionales y cuantitativos en correlato con pulsos climáticos (e.g., *Eligmodontia*, *Graomys*, *Lundomys*, *Reithrodon*; véase Tonni y Fidalgo, 1978, 1982; Pardiñas, 1999a, 1999b). Particu-

Cuadro 1

Cuadro cronológico para el Plioceno-Holoceno del cono sur de América del Sur [basado en Cione y Tonni (2001) y las referencias allí citadas; el Holoceno no está a escala].

*Pliocene to Holocene chronology from southern South America
[after Cione and Tonni (2001) and references therein; the Holocene is not at scale].*

Ma	Épocas	Zonas locales	Pisos
1 2 3 4 5 6 7	Holoceno	<i>Lagostomus maximus</i>	Platense
	Pleistoceno	<i>Equus (A.) neogaeus</i>	Lujanense
		<i>Megatherium americanum</i>	Bonaerense
		<i>Tolypeutes pampaeus</i>	Ensenadense
	Plioceno	<i>Ctenomys chapalmalensis</i>	Sanandresense
		<i>Akodon lorenzinii</i>	Vorohuense
		<i>Platygonus scagliai</i>	Barrancalobense
		<i>Paraglyptodon chapalmalensis</i>	Chapadmalalense superior
		<i>Neocavia depressidens</i>	Chapadmalalense inferior
		<i>Trigodon gaudryi</i>	Montehermosense
Mioceno			
			Huayqueriense

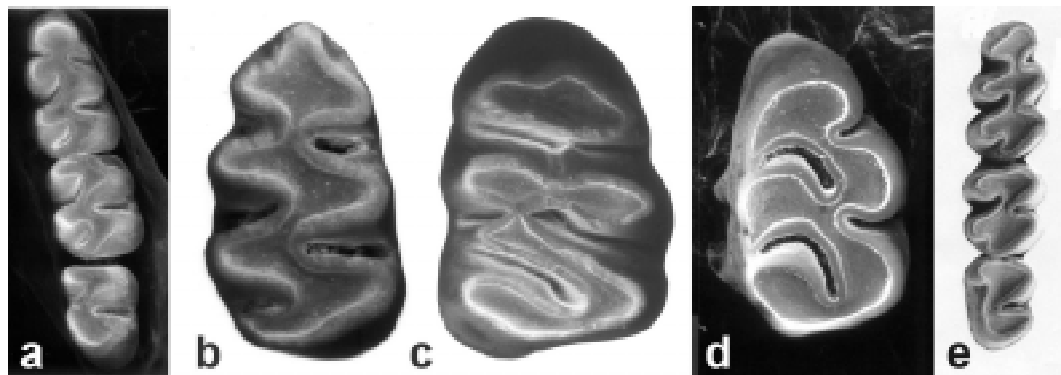


Fig. 3. Molares en vista oclusal de algunos sigmodontinos fósiles sudamericanos: **a.** Sigmodontinae gen. et sp. indet., m1-3 derechos (Farola de Monte Hermoso, Chapadmalalense superior); **b.** *Panchomys steppani*, m1 derecho (Terrazas del Marquesado, Vorohuense); **c.** *Noronhomys* sp., M1 derecho (Arroyo Zabala, Ensenadense); **d.** *Kunsia* sp., M1 derecho (Playa Constitución, Mar del Plata, Lujanense); **e.** *Tafimys powelli*, m1-3 derechos (La Angostura, Tañi del Valle, Lujanense).

Molar oclusal views of some sigmodontine fossils from South America.

larmente destacable resulta el reciente registro de una asociación del Pleistoceno tardío conformada por taxones tropicales e intertropicales (e.g., *Bibimys*, *Kunsia*, *Scapteromys*, *Holochilus*; **Fig. 3d**), en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, indicadora –por primera vez– de francas condiciones interglaciales (Pardiñas et al., 2000b).

En cuanto a riqueza y diversidad específicas, los fósiles de Lagoa Santa (Brasil) constituyen un registro sin paralelo en América del Sur. Winge (1887) documentó 27 especies de sigmodontinos, incluyendo Akodontini (e.g., *Akodon*, *Necromys*, *Blarinomys*, *Oxymycterus*, *Bibimys*, *Kunsia*), Oryzomyini (e.g., *Pseudoryzomys*, *Holochilus*, *Oligoryzomys*, *Oryzomys*), Thomasomyini (*Rhipidomys*) y Phyllotini (*Calomys*). Algunos de estos especímenes han sido revisados taxonómicamente, especialmente aquellos correspondientes a *Lundomys*, *Pseudoryzomys*, *Delomys* y *Oryzomys* (e.g., Voss y Myers, 1991; Voss, 1992; Voss y Carleton, 1993; Musser et al., 1998) y otros lo están siendo actualmente (*Juscelinomys*, J. Oliveira com. pers.; *Kunsia*, Pardiñas y D'Elía, datos no publicados). Pero la fauna –pese a su ambigua procedencia estratigráfica– carece de un estudio exhaustivo en su conjunto, el que seguramente redundaría en un aporte sustancial al

conocimiento de los micromamíferos y paleoambientes del Cuaternario tropical sudamericano (Voss y Myers, 1991).

En sedimentos del norte de Ecuador (Quebrada Cuesaca, Pleistoceno tardío; Fefjar et al., 1993, 1996), se han recuperado restos de varios sigmodontinos tropicales y andinos junto con los de un género extinto, *Copemyodon*, supuestamente relacionado con los Peromyscinae-Neotominae (Fefjar et al., 1996). El registro en Chile está básicamente restringido a yacimientos arqueológicos, como Cueva del Milodón, Monte Verde y Tres Arroyos, portadores de abundantes restos de *Abrothrix*, *Euneomys*, *Loxodontomys*, *Oligoryzomys*, *Phyllotis* y *Reithrodon* (Casamiquela y Dillehay, 1989; Simonetti y Rau, 1989; Pardiñas y Martín, datos no publicados). Para el Lujanense de Uruguay, Ubilla (1996) menciona la presencia de *Lundomys*, *Reithrodon* y *Akodon*, a los que cabe agregar el registro más antiguo para una forma tropical vinculada, sino conespecífica, con *Wilfredomys oenax*.

En el Holoceno de la región pampeana, una parte considerable del registro proviene de sitios arqueológicos y corresponde en su mayoría a taxones representados actualmente en esa región (Pardiñas, 1999b y las referencias allí citadas; Gómez et al., 1999). Se destacan por su riqueza yacimientos como Cueva Tixi

(Pardiñas, 1999b, 2000b) y Centinela del Mar (Pardiñas, 1999a, 1999b; Pardiñas y Tonni, 2000), en cuyos agregados del Holoceno más tardío se verifican asociaciones no-análogas con co-ocurrencia de formas intertropicales (*Bibimys*, *Pseudoryzomys*) y otras propias de áreas desérticas o semi-desérticas (*Eligmodontia*, *Phyllotis*). En Chile, Simonetti (1989) menciona el hallazgo de *Phyllotis*, *Abrothrix* y *Oligoryzomys* en sitios arqueológicos del Holoceno medio y tardío. Para Bolivia, en la localidad de Ñuapua (Holoceno inferior-medio), se han recuperado restos referibles a los géneros *Holochilus*, *Necromys*, *Calomys* y *Graomys* (Hoffstetter, 1968; Marshall et al., 1984; Pardiñas y Galliari, 1998). En el yacimiento de La Calera (Ecuador, Holoceno inferior) se han registrado especies no identificadas de *Thomasomys*, *Microryzomys*, *Akodon*, *Anotomys*, *Sigmodon* y *Phyllotis* (Fefjar et al., 1993, 1996). Asimismo, merece destacarse la reciente descripción del género extinto *Noronhomys*, proveniente de depósitos del Cuaternario final de Fernando de Noronha (Carleton y Olson, 1999), un archipiélago a casi 400 km de la costa nordeste de Brasil. Este país cuenta con un incomparable sistema cárstico, cuyos depósitos guardan riquísimas sucesiones faunísticas del Pleistoceno final-Holoceno, de las que hasta el momento sólo se conocen listados preliminares con profusión de taxones de abolengo brasílico (e.g., *Holochilus*, *Wiedomys*, *Oryzomys*; véase Salles et al., 1999). Las islas Galápagos (Ecuador) han tenido una rica fauna de sigmodontinos nativos (Patton y Hafner, 1983). Entre éstos descolla *Megaoryzomys*, el mayor sigmodontino conocido, cuya extinción se produjo durante el Holoceno (Steadman y Ray, 1982).

El registro de sigmodontinos fósiles en Venezuela y Perú está limitado a la mención de *Sigmodon* y *Phyllotis* (Hoffstetter, 1986; Marshall et al., 1984). Recientemente, se ha destacado en forma preliminar el hallazgo de sigmodontinos en el yacimiento peruano pleistocénico de Sacaco-Aguada de Lomas (véase Pujos y Salas, 2001). En tanto, en el resto de los países del subcontinente (Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Paraguay y

Surinam) el registro paleontológico de estos roedores es, a nuestro mejor conocimiento, inexistente.

Sintéticamente, el registro mejor conocido de sigmodontinos fósiles, aquél de la región pampeana de Argentina, muestra la siguiente sucesión de hitos: a) una paleofauna basal conformada por taxones básicamente extintos, tanto en el ámbito genérico como específico, domina los depósitos del Mioceno más tardío-Plioceno superior; b) durante el Ensenadense (Plioceno más tardío-Pleistoceno) se producen dos eventos significativos: los primeros registros para varios taxones actualmente dominantes y las últimas extinciones biológicas en la región; c) los últimos 500.000 años están jalados por importantes cambios corológicos, ensambles comunitarios sin análogo moderno (e. g., simpatría de *Bibimys* y *Eligmodontia*) y dramáticas variaciones en las frecuencias; las comunidades actuales se habrían generado en los últimos 200 años, probablemente como respuesta a los cambios ambientales debidos al impacto antrópico (actividades agropecuarias) y a los pulsos climáticos recientes (e. g., Pequeña Edad del Hielo). Estas comunidades se caracterizan por una dominancia de sigmodontinos oportunistas y una pérdida general de riqueza, procesos también verificados en otros países de latitudes medias (Chile, Sudáfrica)

3. ROEDORES SIGMODONTINOS FÓSILES Y SISTEMÁTICA

Como otros grupos de organismos, los roedores sigmodontinos adolecen de numerosos problemas taxonómicos. En la literatura paleontológica hay nombres que periódicamente han sido utilizados entre comillas por su estatus dudoso y otros que han pasado a engrosar las listas de sinónimos. Las revisiones sistemáticas comenzaron con los estudios de Burmeister (1879), quien utilizó como base de su especie *Hesperomys bravardi* al *Mus fossilis* de Bravard (1857). La detallada tarea de Winge (1887) permitió vislumbrar el valor de los pioneros trabajos de recuperación y clasificación de los sigmodontinos de Brasil, llevados a cabo por Lund. Hershkovitz (1955, 1962, 1966a), en sus revisiones de diversos grupos

de sigmodontinos vivientes, propuso sinonimias a nivel genérico y específico para los taxones mencionados o nominados por Ameghino (1889) y Winge (1887), y lo propio hizo Paula Couto (1953) con respecto a la obra de este último. Posteriormente, Reig (1978) y Massoia (1980) realizaron observaciones sobre el estado sistemático de especies nominadas por Ameghino (1889) y Winge (1887), respectivamente. Massoia (1985) efectuó una revisión parcial de los muroideos estudiados por Ameghino (1889), sobre la base, por primera vez, de un nuevo análisis de los restos originales (véase Massoia y Pardiñas, 1993). Un sustancial aporte mediante nuevos estudios de los materiales originalmente descritos por Winge y conservados en Copenhague fue iniciado por Robert Voss, clarificando la situación taxonómica y nomenclatorial de algunos sigmodontinos tropicales y subtropicales (Voss y Myers, 1991; Voss, 1992; Voss y Carleton, 1993; Musser et al., 1998). En líneas generales puede decirse que la nomenclatura empleada previamente a la década de 1970 para los Sigmodontinae fósiles ha sido prácticamente depurada mediante la revisión de los restos originales (Pardiñas, 1995b, 1999c, 2000a; **Tabla 2**).

El empleo de los sigmodontinos fósiles en la construcción de hipótesis filogenéticas formalmente planteadas reconoce escasos antecedentes, éstos básicamente generados en el último lustro y abocados al tratamiento de porciones restringidas del gran árbol de los sigmodontinos (e.g., Steppan, 1996; Pardiñas, 1997; Carleton y Olson, 1999). En esta sección se discute la disociación entre sigmodontinos fósiles y filogenias y se pasa revista a los estudios que han intentado aproximaciones conjuntas entre paleo y neoespecies.

La falta de inclusión de los taxones fósiles en esquemas filogenéticos es, con mucho, un subproducto claro de la conjugación de varios factores. Por un lado, la enorme diversidad de las formas vivientes y su pobre conocimiento que, en muchos casos, torna inestable cualquier intento filogenético ante la carencia de información básica (e.g., morfológica). Por el otro, el escaso conocimiento de las formas fósiles y, más aun, su condición restringida básicamente

a aspectos de su morfología dentaria. Esta situación obliga a que cuando análisis filogenéticos incluyen taxones fósiles, muchos caracteres deban codificarse como información desconocida y/o a trabajar con un limitado grupo de caracteres. Quizá esto último es lo que más ha limitado los intentos de incluir fósiles en análisis filogenéticos (e.g., Olds y Anderson, 1989; Steppan, 1995). Finalmente, no puede desestimarse un cierto desfase temporal entre el auge y popularización del enfoque cladista y la descripción-discusión de varias formas fósiles (e.g., Reig, 1972, 1978, 1980; Baskin, 1978).

Oswaldo Reig fue un preclaro impulsor de la sistemática filogenética en América del Sur y en el mundo entero, propiciando, por ejemplo, la traducción al español del libro seminal del germano Willi Hennig (1968). Sin embargo, en su último y más detallado trabajo sobre akodontinos fósiles, Reig (1987: 349) expresaba su posición diciendo "although several conceptual tools of cladistic methodology are used, I follow a syncretic evolutionary approach within which paraphyletic taxa are not rejected...Supraspecific taxa are treated as class-concepts...Taxa are also considered to be polythetic". Por lo tanto, no es de extrañar que en la mayoría de las publicaciones de Reig, a pesar de cubrir claramente temas de sistemática, no se presenten árboles filogenéticos. Así sus hipótesis filogenéticas y sus agrupaciones supraespecíficas de roedores sigmodontinos pueden considerarse "pre-cladistas", sin un sustento objetivo en el análisis formal de caracteres y sus diferentes estados. Ejemplos claros de esta prosa filogenética-biogeográfica son, por tomar uno, el origen de los "Scapteromyini" que según Reig (1984: 355) "...os Scapteromyini, que apresentam afinidade com os akodontinos no padrão de seus molares, tenham surgido da diferenciação de uma linhagem akodontina que invadiu as terras baixas do Chaco e que se expandiu em seguida em direção ao leste, adaptando-se a habitats semiaquáticos (*Bibimys*, *Scapteromys*) e semi-subterráneos (*Kunsia*)". O, específicamente con taxones fósiles "...the Upper Pliocene (*A.[brothrix] kermacki*) and Lower Pleistocene (*A.[brothrix] magnus*) species of the subgenus

Tabla 2

Sigmodontinos fósiles mencionados en Argentina previamente a 1969 y estatus taxonómico actual.

Argentinean fossil sigmodontines reported before 1969 and their current taxonomic status.

TAXONES MENCIONADOS ENTRE 1857-1969	NOMENCLATURA ACTUAL
<i>?Ptyssophorus rotundatus</i> Rusconi, 1931	<i>Nomen dubium</i>
<i>Bothriomys catenatus</i> Ameghino, 1889	<i>Graomys griseoflavus</i> (Waterhouse, 1837)
<i>Bothriomys spegazzinii</i> Ameghino (<i>in schedis</i>)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Calomys auritus</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Akodon azarae</i> (Fischer, 1829)
<i>Calomys longicaudatus</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Calomys musculus</i> (Thomas, 1913)
<i>Habrothrix arenicola</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Calomys musculus</i> (Thomas, 1913)
<i>Habrothrix internus</i> Ameghino, 1889	<i>Graomys griseoflavus</i> (Waterhouse, 1837)
<i>Hesperomys bravardi</i> Burmeister, 1879	<i>Nomen dubium</i>
<i>Hesperomys tener</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Akodon azarae</i> (Fischer, 1829)
<i>Hesperomys tener</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Calomys laucha</i> (Fischer, 1814)
<i>Holochilus multannus</i> Ameghino, 1889	<i>Holochilus brasiliensis</i> (Desmarest, 1819)
<i>Holochilus vulpinus</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1889)	<i>Holochilus brasiliensis</i> (Desmarest, 1819)
<i>Mus fossilis</i> Bravard, 1857	<i>Nomen dubium</i>
<i>Necomys conifer</i> Ameghino, 1889	<i>Necomys benefactus</i> (Thomas, 1919)
<i>Oxymycterus impexus</i> Ameghino, 1889	<i>Graomys griseoflavus</i> (Waterhouse, 1837)
<i>Proreithrodon chapadmalense</i> (<i>sensu</i> Pisano, 1966)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon chapadmalense</i> (<i>sensu</i> Rusconi, 1931)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon chapalmalense</i> Ameghino, 1908	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon chapalmalensis</i> (<i>sensu</i> Reig, 1958)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon incipiens</i> (<i>sensu</i> Pisano, 1966)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon incipiens</i> (<i>sensu</i> Rusconi, 1931)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Proreithrodon incipiens</i> Ameghino, 1909	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Ptyssophorus elegans</i> Ameghino, 1889	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Reithrodon chapalmalense</i> (<i>sensu</i> Reig, 1952)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Reithrodon chapalmalense</i> (<i>sensu</i> Rovereto, 1914)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Reithrodon fossilis</i> (<i>sensu</i> Ameghino, 1880)	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Reithrodon fossilis</i> Gervais et Ameghino, 1880	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Reithrodon olivensis</i> Rusconi, 1931	<i>Nomen dubium</i>
<i>Reithrodon typicus fossilis</i> Ameghino, 1889	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)
<i>Tretomys atavus</i> Ameghino, 1889	<i>Reithrodon auritus</i> (Fischer, 1814)

Abrothrix cannot be considered either ancestral to or more primitive than the living species of the subgenus. *Bolomys bonapartei* from the Lower Pliocene, far from representing primitive conditions in its character-states, is better interpreted as part of the spatiotemporal diversification of a relatively advanced akodontine genus” (Reig, 1987: 390-391). In-

terpretaciones más estrictamente cladistas de las ideas reigianas sobre el origen, relaciones y diversificación de los representantes de la subfamilia Sigmodontinae han sido efectuadas por algunos autores (e.g., Stepan, 1995; Engel et al., 1998; Smith y Patton, 1999). Reig (1978) también realizó inferencias filogenéticas de carácter más restringido, al evaluar las afinida-

des de ciertos taxones extintos, como *Graomys dora* del Plioceno de Mar del Plata y el género *Dankomys*. En estos casos, atendiendo a la naturaleza fragmentaria del registro fósil, las herramientas fundamentales fueron la ponderación subjetiva de similitudes y diferencias en la arquitectura molar y algunos pocos rasgos craneanos adicionales.

Las escasas aproximaciones estrictamente cladísticas destinadas a evaluar las relaciones filogenéticas de los sigmodontinos fósiles fueron posibles gracias a la existencia de un extensivo trabajo previo de evaluación de la distribución y variación de diferentes caracteres morfológicos en taxones vivientes. Este conjunto de datos parte de los trabajos pioneros de Hooper (1952, 1957; Hooper y Musser, 1964) y Carleton (1980) y los aportes posteriores desarrollados por Voss (1988, 1992), Voss y Carleton (1993), Steppan (1993, 1995), entre otros. Así, Steppan (1996) estudió la posición filogenética de la especie extinta *Holochilus primigenus*, del Ensenadense de Tarija (Bolivia), en el contexto de los Oryzomyini derivados tetralofodontes, sugiriendo su afinidad con las especies vivientes de *Holochilus* y robusteciendo así su asignación a este género. Más recientemente, Carleton y Olson (1999) trataron cladísticamente al Oryzomyini extinto *Noronhomys*, postulando su relación de grupo hermano de *Holochilus*. Lamentablemente, estos autores no incluyeron en dicho estudio a *H. primigenus*, marcando una suerte de "retroceso" en los intentos por incorporar taxones fósiles a las hipótesis filogenéticas.

Por otra parte, el trabajo revisionario de Steppan (1993, 1995) respecto a los Phyllotini permitió el análisis posterior de taxones fósiles junto a formas vivientes. El objetivo básico de estos trabajos en cuanto a su alcance filogenético fue evaluar en qué porción de la radiación de la tribu Phyllotini podían ubicarse taxones fósiles primariamente asumidos como filotinos sobre la base de similitud morfológica global. En este sentido, Pardiñas (1997) estudió la posición filogenética del género extinto *Panchomys*, del Plioceno de

Argentina, y lo mismo hicieron Steppan y Pardiñas (1998) con respecto a otros dos Phyllotini, *Olympicomys* e *Ichthyurodon*, con igual procedencia cronológica y geográfica. Un paso más allá fue dado por Ortiz et al. (2000) al incluir un cuarto filotino fósil, *Tafimys*, permitiendo la redefinición del grupo *Reithrodon* (que comprende también las formas vivientes *Reithrodon*, *Euneomys* y *Neotomys*) fuertemente corroborado por sinapomorfías cráneo-dentarias. Este estudio evidenció el valor de la inclusión de taxones fósiles al aumentar considerablemente el grado de robustez del clado (medido en valores de bootstraps). Sin embargo, análisis filogenéticos recientes, basados en secuencias de ADN mitocondrial y nuclear, sugieren que *Reithrodon* y *Euneomys* no son filotinos (Smith y Patton, 1999; D'Elía, 2002; D'Elía et al., enviado). Al mismo tiempo, no se ha recuperado un clado *Reithrodon-Euneomys* (D'Elía, 2002), aunque debe destacarse que la zona del árbol filogenético donde aparecen estos dos géneros es por demás inestable, por lo que la hipótesis de la polifilia del grupo *Reithrodon* debe de tomarse con suma cautela. Nuevos estudios, incluyendo a *Neotomys*, son necesarios para poner a prueba la hipótesis del grupo *Reithrodon*.

Sintéticamente, unos pocos taxones fósiles han sido incluidos en análisis filogenéticos formales. La gran mayoría de las asignaciones genéricas y, más aun, tribales en el campo de los sigmodontinos fósiles se efectúan fenéticamente sobre rasgos aislados de la arquitectura dentaria. En tal sentido, valga el ejemplo de la tribu Wiedomyini, erigida por Reig (1980) sobre la base de un taxón viviente (*Wiedomys pyrrhorhinos*) y de uno fósil (*Cholomys pearsoni*). La justificación de que este último sea un Wiedomyini descansa en que comparte con *Wiedomys* un rasgo dentario, entre la decena de caracteres morfológicos utilizados para definir a la tribu. Sin embargo, este rasgo también ocurre en ciertos Oryzomyini, Thomasomyini y Phyllotini. Con estos elementos, el tratamiento de *Cholomys* como un Wiedomyini debe, al menos, tomarse con cautela.

4. HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LOS ROEDORES SIGMODONTINOS

La biogeografía histórica de los sigmodontinos es uno de los temas más debatidos de toda la sistemática de los roedores Muroidea. Esta controversia tuvo sus puntos álgidos en las décadas de 1960, 1970 y 1980. En las dos primeras décadas mencionadas, los paleontólogos Bryan Patterson y Rosendo Pascual, y el neontólogo Philip Hershkovitz, sentaron las bases generales del debate. En la década de 1980, Osvaldo Reig continuó la línea de pensamiento de Hershkovitz, realizando contribuciones que resultan imprescindibles para entender el debate y que hoy constituyen lectura obligada para aquellos interesados en el tema. Posteriormente, la controversia perdió notoriedad a pesar de que los puntos en discusión no fueron resueltos.

El estudio de la biogeografía histórica de los sigmodontinos es un tema por demás complejo. Esto se debe, fundamentalmente, a la gran diversidad del grupo, a su amplia distribución y a la condición fragmentaria de su registro fósil (ver secciones precedentes). Debido a lo vasto del tema, diferentes autores se centraron en distintos niveles del mismo. Algunos investigadores se han interesado en la biogeografía histórica de todo el grupo, enfatizando los patrones y el aspecto temporal de la colonización de América del Sur. Por su parte, otros autores se focalizaron en aspectos más parciales, como la historia del grupo en cierta región (e.g., Chile central; Caviedes e Iriarte, 1989; Marquet, 1989), o de cierto taxón en particular (e.g., *Sigmodon*; Voss, 1992). En esta sección nos ocuparemos de revisar aquellas hipótesis clásicas propuestas oportunamente para explicar la biogeografía histórica de todo el grupo (**Tabla 3**), para luego evaluarlas a la luz de estudios recientes y así sintetizar el estado actual del conocimiento.

4.1. Las hipótesis clásicas

En el único punto en el que todos los autores que se han ocupado de estudiar la biogeografía histórica de los sigmodontinos (BHS de aquí en adelante) coincidieron, es en sugerir que el

grupo, o su ancestro inmediato, se originó fuera de América del Sur. Esta hipótesis se sustenta en que no se conoce ningún taxón sudamericano a partir del cual los sigmodontinos puedan haber derivado y en el hecho de que los muroideos más antiguos conocidos no son de nuestro continente (Jacobs y Downs, 1994; Lindsay, 1994). Como corolario de esta hipótesis, se desprende la necesidad de una o más invasiones de roedores sigmodontinos o “protosigmodontinos” a América del Sur. Es aquí donde comienza el debate. Éste puede dividirse en tres grandes áreas de discusión: 1) el origen geográfico de los sigmodontinos o de sus antepasados inmediatos (i.e., América Central y del Norte o el Viejo Mundo); 2) el grado de diferenciación del o de los linajes invasores (i.e., protosigmodontinos o sigmodontinos ya diferenciados); y 3) el tiempo de la/s invasión/es a nuestro continente (e.g., en caso de que se hubiesen originado en América Central y/o del Norte: antes o después del surgimiento del istmo de Panamá).

4.2. Origen geográfico

En referencia al origen geográfico de los sigmodontinos, o el de sus antecesores inmediatos, la mayoría de los autores coincidieron en sugerir América Central y/o del Norte como el lugar donde esta diferenciación ocurrió. Así, este elenco centro-norteamericano habría ingresado a América del Sur por su parte norte, para luego dispersarse y diferenciarse a través de todo el continente (e.g., Hershkovitz, 1966b; Patterson y Pascual, 1968, 1972; Savage, 1974; Mares, 1975; Baskin 1978, 1986; Marshall, 1979; Reig, 1980, 1984, 1986; Jacobs y Lindsay, 1984; Engel et al., 1998). Algunos de estos autores supusieron implícitamente este escenario sin indicar ninguna evidencia que lo apoye, para luego así centrarse en el tiempo de la invasión a Sudamérica y en el grado de diferenciación del o de los linajes invasores (ver abajo). Esta conjetura parece estar basada en la proximidad geográfica entre Sudamérica y Centro-Norteamérica, así como en la distribución geográfica de los Tylomyinae, los Neotominae y los Peromyscinae, grupos que tradicionalmente se consideran filogenéticamente cercanos a los sigmodontinos.

Tabla 3

Síntesis de algunas de las hipótesis sobre la biogeografía histórica de la subfamilia Sigmodontinae (sensu Reig, 1980). Tres aspectos fundamentales de las mismas son considerados: el lugar geográfico donde el ancestro común de los Sigmodontinae se originó, el lugar geográfico donde comenzó la radiación del grupo y el tiempo de ingreso de éste a América del Sur.

Synthesis of some hypotheses of Sigmodontinae (sensu Reig, 1980) historical biogeography. Three principal components are considered: the geographic origin of the Sigmodontinae's common ancestor, the geographic place where the initial sigmodontine radiation took place, and the time when the group entered South America

Autor	Lugar de origen del ancestro directo de los Sigmodontinae			Lugar de comienzo de la radiación de los Sigmodontinae		Entrada de los Sigmodontinae a América del Sur	
	Viejo Mundo	América Central y Norte		En América del Norte	En América del Sur	Temprana	Tardía
		Origen común con Peromyscinae	Origen independiente de Peromyscinae				
Simpson, 1950		x			x		x
Simpson, 1969, 1980				x			x
Herskovitz, 1966, 1969		x			x	x	
Herskovitz, 1972	x				x	x	
Patterson y Pascual, 1968, 1972		x		x			x
Savage, 1974						x	
Baskin, 1978, 1986		x		x			x
Marshall, 1979				x		x	
Reig, 1980, 1984, 1986			x		x	x	
Slaughter y Ubelaker, 1984	x				x	x	
Slaughter y Ubelaker, 1984			x	x			
Jacobs y Lindsay, 1984			x	x			x
Engel et al., 1998				x		x	

Entre aquellos autores que postularon que los sigmodontinos se originaron en Centro y/o Norteamérica, una fracción sugiere una estrecha relación filogenética entre Sigmodontinae y Peromyscinae (la mayoría de las veces incluyendo también a los Neotominae) y otra supone orígenes independientes para los dos grupos. Estas dos visiones tienen su base en concepciones diferentes acerca de los contenidos y límites de la subfamilia Sigmodontinae. En la primera línea de pensamiento, Baskin (1978, 1986) sugirió que el género fósil norteamericano *Copemys*, tradicionalmente considerado el antecesor de los Peromyscinae (Jacobs, 1977; Baskin, 1979), también representa el antepasado de los Sigmodontinae. Esta hipótesis se basa en considerar al taxón norteamericano *Bensonmys* como un subgénero extinto de *Calomys* y como un descendiente directo de *Copemys*. Por extensión, esta hipótesis implica que la tribu Phyllotini es la más antigua de la subfamilia Sigmodontinae (Baskin, 1978, 1986). Es de destacar que Baskin, en un trabajo coautorado (Webb et al., 1981:523), también sugirió que un fósil no especificado y reportado como estrechamente relacionado a los Oryzomyini, podría implicar que los Phyllotini derivaran de éstos. Posteriormente, Baskin (1986) describió *Abelmoschomys*, al que consideró el Sigmodontinae (s.l.) más antiguo e intermediario entre *Copemys* y *Calomys* (*Bensonmys*). Previamente, Jacobs y Lindsay (1981) describieron *Prosigmodon* del Plioceno de Chihuahua, México, según estos autores derivado de *Calomys* (*Bensonmys*) y considerado antecesor del género viviente *Sigmodon*. Por otra parte, ciertos autores, incluyendo Repenning (1967), Jacobs (1977), Reig (1980, 1984, 1986), Jacobs y Lindsay (1984) y Slaughter y Ubelaker (1984), postularon que los sigmodontinos se originaron en Centro-Norteamérica pero a partir de un antecesor independiente del linaje *Copemys-Peromyscus* (s.l.). Es decir, plantearon al menos dos invasiones de “cricétidos” al Nuevo Mundo, una que originó a los sigmodontinos y otra que originó a los Peromyscinae (si los Neotominae se hubieran originado independientemente de éstos, una tercera invasión sería necesaria). Así Repenning (1967) sugirió un origen a partir de

algún Cricetinae no identificado del Viejo Mundo, mientras Jacobs y Lindsay (1984) postularon que los sigmodontinos se originaron en América del Norte a partir de un antepasado megacricetodontino de origen asiático. Sin embargo, en una línea de razonamiento bastante diferente de las dos mencionadas anteriormente, un grupo reducido de autores (Hershkovitz, 1972, 1993; Sarich y Cronin, 1980; Slaughter y Ubelaker, 1984) propusieron que los sigmodontinos, o sus antecesores directos, habrían llegado a América del Sur directamente desde el Viejo Mundo. Esta hipótesis significa un distanciamiento mayor de la visión ortodoxa de la BHS, debido a que implica que los sigmodontinos –o sus antepasados directos– se dispersaron a través del Océano Atlántico o Pacífico para alcanzar nuestro continente.

4.3. Grado de diferenciación del linaje invasor

El segundo punto de la controversia de la BHS alude al grado de diferenciación del o de los linajes que invadieron América del Sur. El debate se centra en que el subcontinente fue invadido por el antecesor común de todos los sigmodontinos (i.e., un elenco protosigmodontino) a partir del cual se originó toda la diversidad actual, o si, por el contrario, América del Sur fue invadida por sigmodontinos ya diferenciados en otra área (e.g., Centro-Norteamérica). Este planteo equivale a preguntarse: ¿dónde tuvo lugar la diferenciación basal de los sigmodontinos?, ¿en América del Sur o fuera de ésta? Para contribuir a solucionar estos interrogantes, diversos autores han enfatizado distintos aspectos de la distribución geográfica y temporal de los sigmodontinos fósiles y vivientes. La diferencia básica radica en que algunos autores otorgan una mayor importancia a la información proveniente del registro fósil, mientras que otros hacen lo propio sobre los patrones de diversidad y distribución actual. Por ejemplo, Jacobs y Lindsay (1984:269) destacaron que “Our approach to the problem of sigmodontine ancestry relies on the geological and geographical distribution of fossils and the dental characteristics of fossil and living rodents”.

Aquellos que proponen una invasión directa a América del Sur desde el Viejo Mundo sugieren que el grupo se diversificó enteramente en nuestro continente. Del mismo modo, algunos de los autores (Hershkovitz, 1966b, 1969; Marshall, 1979; Reig, 1980, 1986) que postulan que los sigmodontinos tuvieron un origen norteamericano, pero independiente del linaje *Copemys*-*Peromyscinae*, coinciden en sugerir que un único linaje de sigmodontinos invadió América del Sur, para luego diversificarse en este continente. Bajo esta hipótesis los sigmodontinos (s.s.) norteamericanos representan invasiones secundarias a Norteamérica desde América del Sur. La hipótesis más elaborada, dentro de este escenario, es la de Reig (1984, 1986). Este autor, luego de rechazar la condición de *Bensonmys* como subgénero de *Calomys* (véase Reig, 1980) y basándose en sus ideas sobre los contenidos, límites y distribución geográfica de las tribus de Sigmodontinae, concluyó que una única invasión a Sudamérica era suficiente para explicar el origen de la diversidad actual de los sigmodontinos. La hipótesis de Reig se basa, en gran medida, en considerar a los *Oryzomyini* (incluyendo los *Thomasomyini*) como la tribu sigmodontina ancestral.

En clara oposición, Jacobs y Lindsay (1984), Slaughter y Ubelaker (1984), Baskin (1986) y Czaplewski (1987), considerando que los fósiles más antiguos se habían exhumado en Norteamérica, postularon que éstos representan los primeros eventos de la radiación sigmodontina. Sobre la base de este registro, era claro suponer que constituían los antecesores a partir de los cuales se originaron las líneas que posteriormente invadieron y se diversificaron en Sudamérica. Mediante esta interpretación literal del registro fósil, estos autores propusieron que las tribus de Sigmodontinae más diversas se originaron en América del Norte. De hecho, Jacobs y Lindsay (1984) establecieron que cuatro tribus de Sigmodontinae aparecen antes en Norteamérica que en Sudamérica. Estas son las tribus *Phyllotini*, representada por *Calomys* (*Bensonmys*), *Sigmodontini* (con *Prosigmodon* y *Sigmodon*), *Oryzomyini* (con *Oryzomys*) y *Akodontini* (con

Symmetrodontomys). Como ya se mencionara anteriormente y como se discutirá más adelante, la posición de estos autores es por demás controvertida, ya que la identidad sigmodontina de algunos de estos taxones no es clara. Por ejemplo, los fósiles reportados por Shotwell (1970) como *?Oryzomys* serían en realidad Neotominae (Baskin, 1986:295). Igualmente, algunas menciones para *Oryzomys*, ambigüamente citadas por diversos autores hasta en tratados recientes (e.g., Korth, 1994), parten del *Oryzomys pliocaenicus* de Hibbard (1939), que según Hershkovitz (1966b:737) fuera después considerado por el propio Hibbard como un posible *Bensonmys*.

Finalmente, Engel et al. (1998) realizaron un análisis filogenético de secuencias de ADN, interpretando la topología obtenida a la luz de los patrones de distribución de los grupos actuales. Con estos elementos apoyaron la hipótesis de Patterson y Pascual (1972) referida a una invasión multilineal de sigmodontinos a Sudamérica. D'Elía (2000) señaló los problemas de esta propuesta, debidos al limitado muestreo taxonómico (incluyendo los errores de determinación de los especímenes voucher, a juzgar por los datos aportados por Mares y Braun, 2000:275) y a las asunciones teóricas y prácticas hechas en ese estudio.

4.4. El tiempo de la(s) invasión(es) a América del Sur

El último gran aspecto del debate sobre la BHS alude al tiempo de la/s invasión/es a América del Sur. ¿Cuándo ingresaron los Sigmodontinae, o sus antecesores directos, a Sudamérica? ¿En el Mioceno, o durante el Plioceno? ¿Antes o después del surgimiento del istmo de Panamá? Reconociendo la condición fragmentaria del registro fósil, muchos de los autores han recurrido a otro tipo de evidencias, reformulando estas preguntas como ¿Cuánto tiempo es necesario para que un grupo con las características de los Sigmodontinae logre la diversidad actual en una América del Sur que no había sido previamente invadida por roedores muroideos? Para responder esta pregunta tan especial, además de la evidencia fósil, los argumentos en favor de una u otra posición descansan en especulaciones sobre tasas de diferenciación

taxonómica, ritmos de evolución morfológica y adaptativa, así como el valor competitivo de los sigmodontinos con respecto a otros muroideos y roedores caviomorfos del Nuevo Mundo.

Hooper (1949), partícipe de la idea de que la radiación sigmodontina comenzó en América del Norte, fue uno de los primeros autores en postular que estos roedores llegaron a América del Sur recién a partir del Plioceno. De manera similar, Simpson (1950, 1969), en su teoría sobre la evolución de la mastofauna sudamericana, consideró a los sigmodontinos como integrantes de su "tercer estrato", constituido por taxones que habrían invadido América del Sur una vez que se completó la formación del istmo de Panamá, como parte del llamado Gran Intercambio Biótico Americano. Es interesante destacar que Simpson (1950), en la versión original de su teoría, sugirió que la diversificación de los sigmodontinos habría ocurrido en nuestro continente. Sin embargo, luego favoreció una diversificación temprana en América del Norte. El aspecto temporal de la hipótesis de Simpson fue posteriormente desarrollado por Patterson y Pascual (1968, 1972), en un trabajo clásico sobre mamíferos fósiles sudamericanos y en la subsiguiente versión editada en un libro no menos fundamental (Keast et al., 1972). En estas dos contribuciones, Patterson y Pascual (1968, 1972) postularon un modelo en el que los sigmodontinos tuvieron su diversificación inicial en América Central y del Norte. Luego, fueron desplazados hacia el extremo sur del continente por la superioridad competitiva de los Peromyscinae y Neotominae, en correlato con cambios ambientales asociados con las glaciaciones cuaternarias. Cuando se completó el puente panameño, los sigmodontinos habrían invadido Sudamérica, región en la que sufrieron una diversificación explosiva. Patterson y Pascual en apoyo de su teoría, también argumentaron que si la invasión sigmodontina hubiese ocurrido en el Mioceno, los roedores caviomorfos se habrían visto afectados adversamente. Mares (1975), asumiendo tasas de evolución adaptativa similares entre caviomorfos y sigmodontinos, adhirió en favor de un ingreso tardío de los sigmodontinos a América

del Sur, sobre la base de su aparente limitado grado de adaptación a ambientes desérticos. Finalmente, Baskin (1978, 1986) apoyó la hipótesis avanzada por Patterson y Pascual (1972), al sugerir que la diversidad sigmodontina actual de Sudamérica no es particularmente alta para un territorio de sus características, consistente entonces con un ingreso posterior al surgimiento del istmo de Panamá.

Heshkovitz (1966b), en clara oposición a Simpson y seguidores, fue uno de los primeros autores en sugerir que los sigmodontinos invadieron América del Sur en el Mioceno. Como en ese entonces América del Sur estuvo aislada de otros continentes, esta hipótesis implica necesariamente que los sigmodontinos habrían llegado mediante dispersión oceánica. Merece notarse que en su monografía sobre los Phyllotini, Hershkovitz (1962) siguió las ideas de Simpson (1950) acerca de un arribo tardío a América del Sur. Posteriormente, lideró la hipótesis de una invasión temprana, aunque primero favoreciendo un origen centro-norteamericano (Hershkovitz, 1964, 1966b, 1969) y luego uno directo desde el Viejo Mundo (Hershkovitz, 1972, 1993). Independientemente del continente de origen, las ideas de Hershkovitz (1966b, 1969, 1972, 1993) implican que los sigmodontinos actualmente presentes en Centro y Norteamérica representan colonizaciones secundarias de taxones primariamente diferenciados en América del Sur. La hipótesis biogeográfica más detallada, incluyendo la existencia de cinco estratos de "cricétidos" en las Américas y detallando diferentes oleadas migratorias de sigmodontinos entre Sudamérica y Centro-Norteamérica, fue propuesta a mediados de los '60 (Hershkovitz, 1966b). Posteriormente, Savage (1974) apoyó la hipótesis de un ingreso temprano, destacando el carácter especulativo de los argumentos de Patterson y Pascual (1968, 1972). En la década de 1980, la hipótesis del arribo temprano encontró en Osvaldo Reig (1980, 1981, 1984, 1986, 1987) a uno de sus más fervientes cultores, viéndose así activamente involucrado en controversias con autores pertenecientes a la otra escuela (ver Reig, 1980:277 y Baskin 1986:295). Reig, al igual que Hershkovitz, quedó deslumbrado por la inmensa diversidad

de los sigmodontinos actuales, sosteniendo que ésta era reflejo de una larga historia in situ, al menos desde el Mioceno. Reig (1980) destacó que la diversidad actual de los Sigmodontinae es superior a la de los Cricetinae, un grupo del Viejo Mundo conocido desde el Mioceno y, suponiendo ritmos de diversificación similares entre ambos grupos, sostuvo que la diversificación de los primeros comenzó en el Mioceno.

4.5. Avances recientes

Durante los últimos años de la década de 1980 y durante la mayor parte de los '90 la controversia sobre la BHS prácticamente desapareció de la literatura especializada y sólo algunas menciones laterales fueron realizadas (e.g., Hershkovitz, 1993). Este estancamiento puede atribuirse a la falta de descubrimientos relevantes (e.g., algún fósil clave) y, también, a la carencia de nuevos argumentos por parte de los participantes. Otro factor que sin duda influyó fue el hecho de que los autores involucrados no incorporaron en sus planteos análisis filogenéticos explícitos para poner a prueba de forma rigurosa sus propuestas, determinando que la polémica se agotara en su propia retórica. Debe notarse también que la muerte de Reig en 1992, uno de los máximos exponentes del debate, seguramente implicó que el tema perdiese parte de su candencia. Afortunadamente, en estos últimos años una serie de nuevos estudios ha aportado valiosa información que podría ayudar a clarificar la BHS. A continuación se discuten brevemente las principales contribuciones.

4.5.1. Avances referentes a taxones fósiles.

Con relación al registro fósil, los avances más relevantes para la BHS radican en tres aspectos: hallazgos de nuevos fósiles, nuevas dataciones de material conocido y nuevas consideraciones sobre la identidad taxonómica de ciertos fósiles claves. En este sentido, el avance más importante ha sido el reciente hallazgo en la región pampeana de Argentina de un nuevo sigmodontino fósil que se erige en el representante más antiguo conocido en América del Sur para el grupo (Mioceno más tardío; Montalvo et al., 2000; Montalvo, 2002; Pardiñas et al., en preparación). Al mismo tiempo, tam-

bién es importante la rectificación de la procedencia estratigráfica de los sigmodontinos fósiles sudamericanos considerados previamente como los más antiguos. La antigüedad estimada actualmente para *Auliscomys formosus* y *Necromys bonapartei* es de 5-4 Ma y 4-3.5 Ma, respectivamente (Pardiñas y Tonni, 1998). A la par, recientes prospecciones en la localidad de Farola de Monte Hermoso (véase el punto 2.2.) demuestran una diversidad mayor para estos elencos de sigmodontinos chapadmalalenses. Estos nuevos hallazgos indican que la radiación sigmodontina comenzó en América del Sur bastante antes de lo clásicamente considerado.

También son relevantes nuevas consideraciones acerca de la identidad de los fósiles norteamericanos *Abelmoschomys*, *Bensonomys*, *Jacobsomys* y *Symmetrodontomys*. Respecto a *Bensonomys*, siguiendo la argumentación cladista de Stepan (1995), parece haber acuerdo en desechar su sinonimia respecto de *Calomys*. Si bien Martin (2000) y Martin et al. (2002) siguen considerándolo un Phyllotini, en el último tratado de taxonomía de mamíferos (McKenna y Bell, 1998) *Bensonomys* es incluido como Peromyscinae (i.e., no es un Sigmodontinae). Con respecto a *Symmetrodontomys*, antes tratado como Akodontini (Jacobs y Lindsay, 1984; Czaplewski, 1987), Martin et al. (2002) parecen considerarlo también como un Phyllotini, mientras McKenna y Bell (1998) lo incluyen en el grupo de los Peromyscinae. *Abelmoschomys*, el Sigmodontinae más antiguo según Baskin (1986), es incluido en la subfamilia Cricetodontinae por McKenna y Bell (1998). Finalmente, estos últimos autores consideran que *Jacobsomys*, un género que Czaplewski (1987) señaló como posiblemente relacionado con los sigmodontinos, no tiene ninguna afinidad en particular con éstos. Estas nuevas relaciones son importantes ya que la asignación a los Sigmodontinae de estos taxones conformaba la piedra angular para la hipótesis sobre el comienzo de la radiación sigmodontina en Norteamérica (ver arriba). Más aún, si se tiene en cuenta que los Peromyscinae no son el grupo hermano de los sigmodontinos (véase más adelante) y si *Bensonomys* y

Symmetrodontomys son Peromyscinae, estos dos géneros no pueden representar a los antecesores norteamericanos de los Sigmodontinae. Es importante notar que estas nuevas visiones taxonómicas, al igual que las viejas, están basadas en similitud global y no derivada. Ninguno de estos géneros fósiles ha sido incluido en análisis filogenéticos, por lo que la presumible condición Peromyscinae de los mismos es tan dudosa como la condición Sigmodontinae previamente establecida. Por lo tanto, las hipótesis biogeográficas derivadas de cualquiera de estas determinaciones deben de ser tomadas con suma cautela.

4.5.2. Avances referentes a las relaciones filogenéticas de los sigmodontinos. Las hipótesis biogeográficas discutidas anteriormente asumen y predicen patrones explícitos de relaciones filogenéticas entre los distintos taxones involucrados. Por ejemplo, Reig (1980, 1984, 1986) sugirió un origen independiente para Sigmodontinae y Peromyscinae, asumiendo que los Oryzomyini representan el clado basal de los sigmodontinos. En cambio, Baskin (1978, 1986) postuló un origen común de ambas subfamilias a partir de *Copemys*, considerando a *Calomys* como un sigmodontino basal. En la concepción de Hershkovitz (1966b, 1972), los sigmodontinos de América del Norte (e.g., *Oryzomys palustris*) representan formas derivadas con respecto a las especies congénicas que habitan América del Sur. Es de notar que estas relaciones entre distribución geográfica y patrones filogenéticos pueden desaparecer, o verse alteradas, si los taxones involucrados han experimentado cambios significativos en su distribución geográfica a lo largo de la historia, un hecho aparentemente común en sigmodontinos (Pardiñas, 1999a; Galliari y Pardiñas, 2000). De este modo, un enfoque de este tipo no constituiría una puesta a prueba robusta de las hipótesis (D'Elía, 2000).

Análisis filogenéticos recientes basados en secuencias de ADN (Engel et al., 1998; Smith y Patton, 1999; D'Elía, 2002; D'Elía et al., en prensa; D'Elía y Weksler, en preparación; véase también D'Elía, 2000) aportan información relevante para clarificar la BHS. Entre otras, las siguientes hipótesis filogenéticas merecen

destacarse: 1) la subfamilia Sigmodontinae (sensu Reig, 1980) constituye un grupo monofilético; 2) el grupo hermano de los Sigmodontinae sería la subfamilia Tylomyinae (sensu Reig, 1984), aunque esta relación no está fuertemente sustentada; 3) los Peromyscinae y Neotominae no serían hermanos del clado Sigmodontinae-Tylomyinae (i.e., la subfamilia Sigmodontinae sensu Carleton y Musser, 1984, no es válida); 4) el género *Sigmodon* (tribu Sigmodontini) sería el grupo hermano de los restantes Sigmodontinae vivientes; 5) los Phyllotini, incluyendo *Calomys*, representan un clado interno de la radiación sigmodontina (i.e., *Calomys* no es basal a *Sigmodon*); 6) los Oryzomyini también representan un clado interno de la radiación sigmodontina; 7) los Akodontini no son un grupo hermano de los Phyllotini ni de los Oryzomyini; 8) como los Akodontini (sensu Reig, 1987) no representan un grupo natural, a la vez que muchas líneas antiguas de sigmodontinos son endémicas de la costa Atlántica de Brasil, los enclaves geográficos de las “áreas de diferenciación original” de Reig (1984, 1986) deben ser revisados.

4.5.3. Avances en la estimación de los tiempos de divergencia: relojes moleculares. Los sigmodontinos fósiles han jugado un papel central en la estimación de tiempos de divergencia del grupo. Esto es por demás paradigmático en las teorías de los autores que proponen una diferenciación inicial de la subfamilia en Norteamérica. Al mismo tiempo, la primera aparición de un taxón en el registro fósil también puede usarse para calibrar relojes moleculares y así estimar los tiempos de diferentes eventos cladogenéticos. A continuación se discute este aspecto del uso de sigmodontinos fósiles y sus derivaciones para la comprensión de la BHS.

El uso de relojes moleculares tiene su fundamento en una observación empírica, luego explicada por la teoría neutralista de la evolución molecular, la cual sugiere que las mutaciones neutrales se acumulan a una tasa regular por generación. Por lo tanto, existiría una relación lineal entre divergencia genética y tiempo (Zuckerlandl y Pauling, 1965). Este atractivo concepto y sus derivaciones para es-

timar tiempos de divergencia han sido y son centro de gran controversia (e.g., Gillespie, 1991; Hillis et al., 1996; Rodríguez-Trelles et al., 2001). Un ejemplo sintético puede ilustrar sobre el uso de los fósiles en este contexto. Supóngase que mediante un análisis filogenético se obtuvo la siguiente topología relacionando a cuatro taxones: (((A, B) C) D), y que interesa estimar el tiempo de origen de C (i.e., la separación de A-B por un lado y de C por el otro). Supóngase también que tenemos información fósil sólo para A; este fósil nos brinda el valor más tardío posible sobre el origen de A (i.e., la separación de A de B). Es esta datación temporal la que se emplea para calibrar el reloj molecular. Si se observa o se estima que s cantidad de cambio molecular (sustituciones) se ha acumulado a lo largo de la línea que lleva desde el ancestro común de A y B hasta A, y si el fósil de A tiene t años de antigüedad, $r = s/t$ será la tasa de cambio estimada por unidad de tiempo. Posteriormente, es posible contar (o estimar) los cambios (s) a lo largo de la línea que lleva del ancestro de A-B y C hasta C y dividir este número por la tasa de cambio estimada (r) para calcular así el tiempo (t) de origen de C. Entre las preocupaciones mayores respecto al uso de relojes moleculares está el hecho de que las tasas de evolución varían entre linajes (i.e., el r estimado para A no necesariamente es el mismo de C). Sin embargo, este sería un problema menor cuando se trabaja con taxones estrechamente emparentados. Las estimaciones de tiempos de divergencia basadas en relojes moleculares tienen intervalos de confianza grandes, por lo que se debe ser cuidadoso con las interpretaciones basadas en estas estimaciones y, en especial, cuando las topologías en las que se basan no son robustas.

A partir de tres filogenias basadas en ADN mitocondrial se han estimado los tiempos de origen de varios clados de sigmodontinos, incluyendo el origen de la subfamilia (**Tabla 4**; Engel et al., 1998, Smith y Patton, 1999; Salazar-Bravo et al., 2001). Varios aspectos de estas estimaciones merecen destacarse. En general, los tiempos de divergencia estimados preceden a los indicados por el registro fósil. Por ejemplo, *Sigmodon* se estima que divergió

entre 7.4 y 12.4 Ma (Engel et al., 1998), mientras que el fósil más antiguo conocido para el género proviene de sedimentos de alrededor de 4 Ma (Lindsay y Jacobs, 1985). Estas discordancias pueden atribuirse, al menos en parte, a que la primera aparición en el registro fósil de un taxón no necesariamente coincide con su momento de origen. Algo menos obvio es que las estimaciones moleculares indican el tiempo de origen de un linaje, que no necesariamente coincide con el tiempo donde surgen las características morfológicas que permiten diagnosticar al fósil en cuestión como perteneciente a esa línea. Otro aspecto a notar es que, como sucede frecuentemente con las inferencias basadas en relojes moleculares, el rango de los valores estimados es muy amplio. Por ejemplo, Engel et al. (1998) estimaron que la subfamilia Sigmodontinae se originó entre 9 y 14.8 Ma. Más aún, cuando estos valores se consideran junto con los de Smith y Patton (1999), el tiempo estimado de origen de la subfamilia varía entre 9 y 20.1 Ma. Parte de esta variación seguramente se deba a las diferencias existentes entre los distintos estudios, incluyendo aspectos de cobertura taxonómica, genes analizados, método de estimación y calibraciones empleadas. Sería de suma utilidad el explorar cómo afectan estas diferencias a las estimaciones obtenidas. Por ejemplo, la necesidad de analizar los efectos de usar distintos puntos de calibración se pone de manifiesto en el trabajo de Salazar-Bravo et al. (2001: tabla 3, p. 178) en donde, dependiendo de la calibración empleada, la separación entre *Calomys laucha* y *C. tener* se estima en 5.7 Ma o en alrededor de 2 Ma. Del mismo modo, es llamativa la gran diferencia que existe entre el valor estimado por Engel et al. (1998) para el origen de un clado que contiene a los Phyllotini, entre 5 - 8.2 Ma y el valor estimado por Salazar-Bravo et al. (2001) para una cladogénesis interna a la tribu Phyllotini, como es la separación de *Calomys*, entre 11.4 - 13.3 Ma. Al mismo tiempo, estos dos rangos de valores son también claramente distintos del rango de 3.5 - 4.3 Ma estimado por Dickerman (1992), basado en hibridización de ADN, para la separación entre Phyllotini y Akodontini. D'Elía (2000:51) reseñó otros aspectos que

Tabla 4

Tiempos de divergencia de diferentes linajes de sigmodontinos estimados sobre la base de relojes moleculares (para detalles metodológicos véanse las publicaciones originales).

Divergence time of different sigmodontine lineages estimated via molecular clocks (for methodological details refer to the original publications).

Autores	Gen/es	Método	Calibración	Evento				
				Origen de la subfamilia Sigmodontinae	Origen de la tribu Sigmodontini	Origen de la tribu Oryzomyini	Origen de los, Akodontini “Abrotriciini” y Phyllotini	Separación de <i>Calomys</i> del resto de los Phyllotini
Engel et al., 1998	ND3, ND4L ND4	#	&	11.9 ± 2.9 Ma	10.0 ± 2.4 Ma	6.8 ± 1.6 Ma	6.6 ± 1.6 Ma	
Smith y Patton, 1999	Citocromo b (tv en tercera posición)	UPGMA	<i>Mus/Ra</i> * 10 Ma	14 Ma				
		UPGMA	Ak-Th/Nec 3.5 Ma	10 Ma				
		@ @		10.5 - 14.2 Ma 13.4 - 20.1 Ma				
Salazar-Bravo et al., 2001	Citocromo b (tv en tercera posición)	¶	<i>Mus/Ra</i> 12 Ma <i>Au/Lo</i> 4.5 Ma Ak-Th/Nec 3.7 Ma					11.4 - 13.3 Ma

Estimación del largo de los brazos (cantidad de cambios) vía máxima verosimilitud a partir de un árbol obtenido mediante el método de unión de vecinos usando la distancia KHS

@ Máxima verosimilitud con tasas de heterogeneidad

¶ Estimación estadística de la validez del reloj molecular con el test c^2

& *Calomys (Bensonmysis)* 6.5 Ma, *Akodon* 4 Ma, *Necromys* 4 Ma, *Reithrodon* 4 Ma, *Sigmodon* 3.5 Ma

* Ak = *Akodon*, Au = *Ausliscomys*, Lo = *Loxodontomys*, Ne = *Necromys*, Ra = *Rattus*, Th = *Thaptomys*, tv = transversiones

deber ser considerados con relación al uso de relojes moleculares en estudios sistemáticos de sigmodontinos.

4.6. Estado actual del conocimiento sobre la biogeografía histórica de los sigmodontinos

Aunque es claro que todavía estamos lejos de entender a la BHS en su totalidad, los aspectos considerados anteriormente han permitido avanzar en la comprensión de la misma. Más importante, estos avances indican algunas de las áreas clave en las que es necesario concentrar esfuerzos de investigación (e.g., análisis filogenéticos explícitos que incluyan a los presuntos sigmodontinos fósiles de Norteamérica). El hecho de que el grupo hermano de los sigmodontinos, la subfamilia Tylomyinae, se distribuya en las Américas, sugiere que el ancestro inmediato de los sigmodontinos debería de tener también distribución en este continente. Por lo tanto, un origen directo en el Viejo Mundo podría descartarse. Al mismo tiempo, la evidencia disponible indica que los sigmodontinos se originaron independientemente de la línea *Copemys*-*Peromyscinae*. Aunque la monofilia de la subfamilia Sigmodontinae puede interpretarse como evidencia indirecta de una radiación sudamericana, como lo sugirieron Smith y Patton (1999; ver también D'Elía, 2000), aún se necesitan más estudios para clarificar el lugar donde ocurrió la diferenciación inicial de los sigmodontinos. En este sentido, debido a que los fósiles norteamericanos *Abelmoschomys* y *Bensonmys* son más antiguos que los sigmodontinos más antiguos que se conocen de América del Sur, es clave el dilucidar si éstos son realmente sigmodontinos o no. Al mismo tiempo, también es importante determinar si *Jacobsomys* y *Symmetrodontomys* son o no sigmodontinos, contribuyendo así a establecer el número de tribus presentes en el registro fósil norteamericano. Además, el registro fósil es contundente en indicar que los sigmodontinos ingresaron a Sudamérica antes del surgimiento del istmo de Panamá (ca. 4 MA; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999 y las referencias allí citadas). Finalmente, los tiempos de divergencia estimados mediante relojes moleculares anteceden

holgadamente a las cronologías correspondientes a las primeras apariciones en el registro fósil de los grupos considerados.

5. ROEDORES SIGMODONTINOS Y PALEOAMBIENTES

El empleo de restos fósiles de micromamíferos como fuente de información sobre cambios climático-ambientales en una región determinada ha sido, en las últimas décadas, una práctica frecuente en diversas regiones del mundo. Estos análisis permitieron la construcción de esquemas paleoambientales con alto grado de detalle para algunos sectores de Estados Unidos (Semken, 1983, 1988; Barnosky, 1994; Barnosky et al., 1996; Hadly, 1996; Semken y Graham, 1996; Falk y Semken, 1998), España (Fernández Jalvo y Andrews, 1992; Fernández Jalvo, 1996), Reino Unido (Andrews, 1990), y Sudáfrica (Avery, 1982, 1990, 1991, 1997). En América del Sur, la significación paleoambiental de los pequeños mamíferos aún está en una etapa exploratoria, destacándose por los aportes recibidos las regiones pampeana y patagónica de Argentina (Pearson, 1987; Tonni et al., 1988; Pearson y Pearson, 1993; Pardiñas, 1995a, 1996, 1998a, 1999a, 1999b, 2000c; Pardiñas y Lezcano, 1995; Pardiñas y Deschamps, 1996; Pardiñas et al., 2000a). Análisis similares se han efectuado a partir de restos de sigmodontinos recuperados en otros sectores del continente, como el sur de Bolivia (Pardiñas y Galliari, 1998), noroeste de Argentina (Ortiz y Pardiñas, 2001) y la región central de Chile (Simonetti, 1989; Simonetti y Saavedra, 1997).

El valor de los roedores sigmodontinos como indicadores paleoambientales se debe, en gran parte, a tres factores. En primer lugar, la abundancia de sus restos en yacimientos arqueológicos y paleontológicos hace factible el análisis de variaciones en la composición taxonómica cualitativa y cuantitativa entre las diferentes unidades temporales de cada sucesión. En segundo lugar, gran parte del registro fósil correspondiente al Pleistoceno-Holoceno está conformado por especies vivientes, lo que permite conocer los requerimientos ambientales de los taxones exhumados en un yacimien-

to fosilífero y realizar interpretaciones paleoambientales con mayor grado de certeza. Finalmente, y quizás lo más destacable en alusión a esta problemática, debe mencionarse el carácter estenoico de muchas de las especies de sigmodontinos. Gran parte de las formas vivientes están restringidas a un hábitat específico, haciendo posible establecer una asociación cercana entre una especie y un ambiente determinado. Este hecho, extrapolado al registro paleontológico, permite definir con mayor precisión el significado paleoambiental de una muestra fósil.

El análisis de las ricas secuencias de pequeños roedores, marsupiales y, en menor medida, quirópteros, del sudeste bonaerense y de otras regiones de esa provincia (e.g., Cueva Tixi, Centinela del Mar, Balneario Menta; véase Pardiñas, 1999b; Goin, 2001), han permitido refinar los esquemas paleoambientales para los últimos 10.000 años a la par del planteo de relevantes aspectos teóricos. En efecto, el descubrimiento de agregados faunísticos caracterizados por la presencia en simpatria de especies actualmente alopatricas en el orden de cientos o miles de kilómetros (denominados “agregados no-análogos”), es de reciente data en Argentina (Tonni, 1990, 1992; Pardiñas, 1995a, 1998b). Estos agregados indican una compleja dinámica faunística para varios momentos del Holoceno, la que se correlaciona, en parte, con cambios climáticos abruptos y con la acción antrópica sobre el medio (Pardiñas, 1999b). Por ejemplo, durante los últimos 500 años encontramos en simpatria taxones subtropicales (*Bibimys* cf. *B. torresi*, *Pseudoryzomys simplex*), pampásicos (*Oxymycterus rufus*, *Akodon azarae*, *Necromys obscurus*), de ambientes semidesérticos y matorrales (*Necromys benefactus*, *Eligmodontia typus*, *Phyllotis* sp.) en conjunción con frecuencias insignificantes de taxones actualmente dominantes, como *Calomys* spp. y *Oligoryzomys* (véase Pardiñas, 1998b, 1999b, 2000b). También se han detectado agregados no-análogos involucrando especies que actualmente son alopatricas por vivir en diferentes pisos altitudinales. Durante los enfriamientos pleistocénicos, la compresión de estas franjas de vegetación provocó la re-estructuración de

las comunidades, dando por resultado ensambles sin análogo moderno. Así lo demuestra el estudio del yacimiento de La Angostura (Taffí del Valle, Tucumán, Argentina), cuyo rico depósito finipleistocénico es portador de unas 12 especies de roedores sigmodontinos, involucrando pares que en la actualidad son fuertemente alopatricos (e.g., *Neotomys ebriosus-Oxymycterus* cf. *O. paramensis*; Ortiz, 2001; Ortiz y Pardiñas, 2001).

En suma, es factible señalar a los roedores sigmodontinos como elementos significativos para inferir condiciones paleoambientales, aunque en el ámbito sudamericano este tópico se encuentre aún en una etapa incipiente de desarrollo. Claramente, es sólo cuestión de tiempo la puesta en valor de los sigmodontinos como proxy data, especialmente para regiones extraandinas, las que en muchos casos carecen de otra fuente de evidencia paleoambiental. Una gran deuda está pendiente en cuanto a la interpretación paleoambiental de los yacimientos actualmente enclavados en regiones tropicales y subtropicales de Brasil y Bolivia. Voss y Myers (1991) destacaron que la presencia en los depósitos de Lagoa Santa de ciertas especies actualmente ausentes (e.g., *Lundomys molitor*) estaría indicando, posiblemente, situaciones climático-ambientales diferentes de las actuales. Una somera evaluación del material recuperado por Lund en una de las cuevas más ricas de Lagoa Santa (Lapa de Escrivania 5) señala una composición faunística singular. El contexto aparece largamente dominado, a nivel de frecuencias, por una especie indeterminada de *Akodon* y por *Calomys expulsus*, con frecuencias subordinadas de *Holochilus* sp., *Necromys* sp. y *Kunsia tomentosus* (Pardiñas, datos no publicados). Estas dominancias posiblemente revelen el sesgo tafonómico de la muestra acumulada por estrigiformes, donde aparecen sobrerrepresentados taxones de ambientes abiertos, propicios para las actividades depredadoras de lechuzas. Es necesario efectuar una evaluación profunda de este y otros contextos de Brasil, situación que redundará en datos valiosos para la interpretación paleoambiental del Cuaternario. Claramente, un paso previo e ineludible es la clarificación taxonómica de la fauna sigmodontina viviente

de Brasil, como así también sus relaciones con las unidades vegetacionales descritas para dicho país. Este estudio ha sufrido un renovado interés en la última década (e.g., Christoff, 1997; Hershkovitz, 1998; Weksler et al., 1999; Patton et al., 2000; Gonçalves, 2001) y en estos momentos permite contar con una sólida base para encarar los análisis paleontológicos.

6. PERSPECTIVAS

Como se acaba de ver, puede decirse que el conocimiento alcanzado sobre los sigmodontinos fósiles en los albores de la presente centuria es relativamente amplio. Aunque también, como se desprende claramente de esta síntesis, que el mismo dista de ser homogéneo, existiendo grandes diferencias en los niveles de desarrollo de las distintas áreas temáticas. Que gran parte de este conocimiento se haya generado en las últimas décadas y el creciente interés en el estudio de los sigmodontinos –tanto fósiles como vivientes– permite albergar una postura optimista en cuanto a qué avances significativos seguramente serán alcanzados en un futuro cercano. A continuación enumeramos algunas de las que, a nuestro entender, son las líneas de investigación, agrupadas en tres grandes áreas, más promisorias para lograr una mejor comprensión de la historia evolutiva de este grupo de roedores.

6.1. Diversidad

Seguramente no sea equivocado afirmar que el contraste entre la asombrosa diversidad actual y la pobre de su registro fósil es, en buena medida, un artefacto generado por el conocimiento fragmentario de este último. Esto permite suponer, con toda certeza, que gran parte de la diversidad sigmodontina pretérita está aún por descubrirse. Contar con un conocimiento adecuado de los sigmodontinos fósiles es fundamental para estudiar y comprender otros aspectos de la historia del grupo. Por lo tanto, se hace necesario renovar esfuerzos en esta temática a diferentes escalas, tanto geográficas como temporales. Antecedentes recientes indican un promisorio campo de acción. Las prospecciones efectuadas en la última década en yacimientos neógenos de Buenos Aires (Ar-

gentina) han brindado restos de, al menos, una decena de nuevos taxones fósiles, incluyendo géneros y especies aún innominados. La proyección de estos valores a otras regiones de Sudamérica sugiere que numerosas formas fósiles esperan ser recuperadas y descritas.

Otra estrategia en la evaluación de la diversidad fósil de los sigmodontinos es efectuar nuevos estudios de las colecciones ya existentes. Varios de los principales agregados recuperados sólo han sido someramente analizados. Entre algunas de las colecciones más significativas, por el adecuado control estratigráfico con que cuentan, se encuentran aquellas provenientes de las cuencas de Tarija-Padcaya y Ñuapua (Bolivia; véase MacFadden y Wolff, 1981), Talara (Perú; véase Czaplewski, 1991) y Maracaibo (Venezuela). Al mismo tiempo, la revisión de las colecciones “históricas”, como las de Lagoa Santa (Museo de Copenhague y Museo de Historia Natural de Londres) o Tarija y Ñuapua (Museo de Historia Natural de París, Museo de Chicago), seguramente deparrarán novedades taxonómicas importantes para nuestra comprensión de los sigmodontinos fósiles sudamericanos. Por ejemplo, al menos cinco taxones descritos por Winge (1887), presentan un estatus taxonómico dudoso, incluyendo *Akodon clivigenis*, *Oxymycterus cosmodus*, *Oryzomys anoblepas* (posiblemente un *Oecomys*), entre otros. En este contexto, sería deseable que las revisiones que actualmente se llevan a cabo de varios de los géneros más politípicos (e.g., *Oecomys* u *Oryzomys*) contemplaran el estudio de los restos originales de estos taxones supuestamente extintos. Las palabras escritas por Musser y Carleton (1993: 501) resumiendo la situación taxonómica de los muroidea vivientes, son claramente aplicables a los Sigmodontinae fósiles “...a clear message is repeated: much alpha taxonomic uncertainty and confusion persist...a situation which warrants very basic, museum-based revisionary attention”.

Es destacable la carencia de información sobre la composición de las comunidades de Sigmodontinae de momentos pre-Pleistoceno. En efecto, si bien para el Pleistoceno medio-Holoceno se han registrado algunos conjuntos que por sus características han permitido

aproximaciones en el ámbito comunitario, todo el conocimiento para el Mio-Plioceno se restringe básicamente a restos aislados. En tal sentido, es necesario intensificar las prospecciones con la finalidad de detectar agregados numéricamente representativos.

Dentro de estos estudios de paleodiversidad, un aspecto fundamental es conocer la identidad y distribución temporal y geográfica de los sigmodontinos más antiguos. En este sentido, las prospecciones en Farola de Monte Hermoso y en sedimentos del Mioceno más tardío de la provincia de La Pampa (Argentina) han permitido recuperar nuevos restos de sigmodontinos fósiles que constituyen los más antiguos hasta ahora encontrados. El estudio de los mismos está en desarrollo y seguramente contribuirá de manera significativa a conocer las primeras radiaciones del grupo en latitudes australes de América del Sur. Sin embargo, nuestra aproximación a las paleofaunas más antiguas de sigmodontinos es aún muy fragmentaria y restringida a latitudes medias de Argentina. Debe, por lo tanto, enfatizarse la búsqueda de restos fósiles en yacimientos miocénicos y pliocénicos de otras regiones de Sudamérica. De particular interés son los yacimientos de la región andina, secuencias que suman a sus notables espesores (en algunos casos de cientos y miles de metros), una carencia total de prospecciones y un potencialmente importante registro fósil.

6.2. Sistemática

La sistemática de los sigmodontinos fósiles es bastante confusa, existiendo lagunas tanto a nivel de la taxonomía alfa como de las relaciones filogenéticas de los distintos taxones. Sólo unos pocos taxones han sido estudiados filogenéticamente en forma rigurosa. Por ejemplo, ninguno de los presuntos Sigmodontinae fósiles de América del Norte (*Abelmoschomys*, *Bensonomys*, *Jacobsonomys*, *Prosigmodon*) ha sido, a nuestro mejor saber, incluido en un análisis filogenético formal. El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas de estos fósiles es fundamental para establecer si los mismos representan parte de una radiación sigmodontina norteamericana, o si sus similitudes morfológicas se deben a convergencias.

Un aspecto crítico en los estudios tendientes a clarificar estas relaciones es la amplitud del muestreo taxonómico, el cual deberá incluir formas vivientes y fósiles tanto de las Américas como del Viejo Mundo. Debido a los relativamente pocos caracteres que se pueden obtener de los especímenes fósiles, ésta sin duda será una empresa difícil. Sin embargo, la concreción de estos estudios es fundamental para entender la historia evolutiva del grupo.

También los taxones fósiles sudamericanos deben ser sujetos a análisis filogenéticos, como un primer paso tendiente a evaluar la extensión de la radiación de los Sigmodontinae. Por ejemplo, estos estudios pueden llegar a mostrar que varios de los taxones vivientes considerados como "líneas únicas" sean, en realidad, los únicos sobrevivientes de radiaciones pasadas más importantes.

Al mismo tiempo, muchos géneros fósiles necesitan ser revisados. La descripción de especies en los géneros *Bensonomys* y *Prosigmodon* ha crecido de manera significativa en la última década (e.g., Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Martin et al., 2002). Si los análisis filogenéticos indican que estos géneros son sigmodontinos, sería altamente deseable un análisis comparado de las múltiples especies nominadas para establecer la validez y cronología de las mismas. De igual forma, también es de interés el estudio de otros taxones norteamericanos que repetidamente son referidos a la subfamilia en forma dudosa (e.g., *Oryzomys fossilis*, *O. pliocaenicus*). Este tipo de estudios, a todas luces arduo de efectuar dada la cantidad de taxones involucrados, el carácter fragmentario de muchos de los holotipos y su dispersión en diferentes museos, tendría un inmenso valor a la hora de comparaciones entre los registros de las Américas y en la evaluación del grado de diversificación de los sigmodontinos en el Hemisferio Norte.

6.3. Paleoambientes

Los sigmodontinos son buenos indicadores ambientales, particularmente importantes en regiones que carecen de otro tipo de registros paleoclimáticos. Llamativamente, su aplicación

en este campo es aún muy limitada, restringida mayormente a algunos segmentos del Pleistoceno tardío-Holoceno. Muy poco se conoce sobre la significación paleoambiental de varios agregados, como los recuperados en Tarija y Ñupua (Bolivia), La Calera (Ecuador) o Talara (Perú). Por mencionar un ejemplo, la ocurrencia en niveles pleistocénicos de Tarija (Marshall et al., 1984) de dos taxones que actualmente habitan ambientes bien diferenciados, como son *Kunsia fronto* y *Andinomys edax*, señala un interesante problema paleoambiental. El estudio de estos agregados es importante para comprender la dinámica faunística del Cuaternario. Debe notarse que para llevar a cabo este tipo de análisis es un requisito fundamental contar con una sólida taxonomía alfa.

AGRADECIMIENTOS

Esta síntesis incluye resultados obtenidos e ideas maduradas a lo largo de varios años, que se han visto beneficiadas y enriquecidas por la participación desinteresada de numerosas personas. Su mención aquí sería muy extensa y seguramente contendría omisiones. Pese a ello, queremos dejar constancia de nuestro reconocimiento a aquellos que nos han ayudado más ampliamente: Mike Carleton, Carlos Galliari, Eladio Márquez, Phil Myers, Jim Patton, Oliver Pearson, Scott Steppan, Eduardo Tonni y Robert Voss. Del mismo modo, nuestro agradecimiento a las siguientes instituciones que financiaron esta contribución: Fundación Antorchas (UFJP), Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (UFJP), Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Tucumán (PEO), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (UFJP y PEO), Facultad de Ciencias de la Universidad de la República del Uruguay (GD), The University of Michigan Museum of Zoology (GD) y Rackham Graduate School (GD). Un revisor anónimo aportó valiosas sugerencias. Finalmente, E. Tonni y Hans J. Baagøe y Birgitte Rubaek nos cedieron gentilmente las fotografías de O. Reig y H. Winge, respectivamente, que ilustran esta contribución.

LITERATURA CITADA

- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 6: 1-1027 y Atlas: 98 pls.
- AMEGHINO, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, serie 3(10):343-428.
- ANDERSON, S. y T.L. YATES. 2000. A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia. *Journal of Mammalogy*, 81:18-36.
- ANDREWS, P. 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press, Chicago. 231 pp.
- AVERY, D. 1982. Micromammals as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the southern Cape province, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 85:183-374.
- AVERY, D. 1990. Holocene climatic change in Southern Africa: the contribution of micromammals to its study. *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap*, 86:407-412.
- AVERY, D. 1991. Micromammals, owls and vegetation change in the Eastern Cape Midlands, South Africa, during the last millenium. *Journal of Arid Environments*, 20:357-369.
- AVERY, D. 1997. Micromammal and the Holocene environment of Rose Cottage cave. *South African Journal of Science*, 93:71-87.
- AVILA-PIRES, F.D. DE. 1960. Roedores coleccionados na região da Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 50:25-46.
- BARNOSKY, A.D. 1994. Defining climate's role in ecosystem evolution: clues from Late Quaternary mammals. *Historical Biology*, 8:173-190.
- BARNOSKY, A.D.; T.I. ROUSE, E.A. HADLY, D.L. WOOD, F.L. KEESING y V.A. SCHMIDT. 1996. Comparison of mammalian response to glacial-interglacial transitions in the middle and late Pleistocene. Pp. 16-33. *En: Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals* (Stewart, K.M. y K.L. Seymour, eds.). University of Toronto. xxxi + 675 pp.
- BASKIN, J.A. 1978. *Bensonmys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of Neotropical cricetines (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 59:125-135.
- BASKIN, J.A. 1979. Small mammals of the Hemphillian age White Cone local fauna, northeastern Arizona. *Journal of Paleontology*, 53:695-708.
- BASKIN, J.A. 1986. The late Miocene radiation of Neotropical sigmodontine rodents in North America. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, Special Paper, 3:287-303.
- BINFORD, L. 1981. *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York. 320 pp.
- BOND, M.; U. PARDIÑAS y S. STEPPAN. 1998. Los cricétidos (Rodentia: Cricetidae) más antiguos de la Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 18(1):155.
- BRAVARD, A. 1857. Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte, en la Hoya del Plata. Biblioteca del Diario La Prensa, Imprenta y Linotipia de J. Bernheim, Buenos Aires. Pp. 1-80.
- BRAUN, J. 1993. Systematic relationships of the tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America. *Oklahoma Museum of Natural History, Special Publications*: 1-50.
- BURMEISTER, G. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. Tome troisième: Animaux vertébrés. Première partie: mammifères vivants et éteints. Paul-Emile Coni Ed., Buenos Aires. 458 pp.

- CARLETON, M.D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-146.
- CARLETON, M.D. y G.G. MUSSER. 1984. Muroid rodents. Pp. 289-379. *En: Orders and families of Recent mammals of the world* (Anderson, S. y J.K. Jones, Jr., eds.). John Wiley and Sons, New York, 686 pp.
- CARLETON, M.D. y G.G. MUSSER. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microrozomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 191:1-83.
- CARLETON, M.D. y S. OLSON. 1999. Amerigo Vespucci and the rat of Fernando de Noronha: a new genus and species of Rodentia (Muridae: Sigmodontinae) from a volcanic island off Brazil's continental shelf. *American Museum Novitates*, 3256:1-59.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. y A. WALTON. 1992. Cricetid rodents from the Rancho El Ocote fauna, Late Hemphillian (Pliocene), state of Guanajuato. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 1:71-93.
- CASAMIQUELA, R.M. y T. DILLEHAY. 1989. Vertebrate and invertebrate faunal analysis in Monte Verde. A Late Pleistocene settlement in Chile. Volume 1. Palaeoenvironment and site context, Gould R. A., ed. Smithsonian Institution Press, Washington, 306 pp.
- CASTELLANOS, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Instituto de Fisiografía y Geología, Publicaciones*, 6(23):1-47.
- CAVIEDES, C.N. y A.W. IRIARTE. 1989. Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the palaeogeographic evidence. *Journal of Biogeography*, 16:181-187.
- CHRISTOFF, A.U. 1997. Contribuição a sistemática das espécies do gênero *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) do leste do Brasil: estudos anatômicos, citogenéticos e de distribuição geográfica. Tesis doctoral inédita, Universidade de São Paulo. vii + 163 pp.
- CIONE, A. y E. TONNI. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40(2):167-173.
- CRIVELLI MONTERO, E.; U.F.J. PARDIÑAS, M.M. FERNÁNDEZ, M. BOGAZZI, A. CHAUVIN, V. FERNÁNDEZ y M.J. LEZCANO. 1996. La Cueva Epullán Grande (provincia del Neuquén, Argentina). Informe de avance. *Præstoria*, 2:185-265.
- CZAPLEWSKI, N.J. 1987. Sigmodont rodents (Mammalia; Muroidea; Sigmodontinae) from the Pliocene (early Blancan) Verde Formation, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7:183-199.
- CZAPLEWSKI, N.J. 1991. Late Pleistocene (Lujanian) occurrence of *Tonatia silvicola* in the Talara tar Seeps, Peru. *Anales de la Academia Brasileira de Ciencias*, 62(3):235-238.
- D'ELÍA, G. 2000. Comments on recent advances in understanding sigmodontine phylogeny and evolution. *Mastozoología Neotropical*, 7:47-55.
- D'ELÍA, G. 2002. Testing patterns and processes of diversification of a South American group of land mammals (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). Tesis doctoral inédita, University of Michigan-Ann Arbor. xi + 174 pp.
- D'ELÍA, G.; U. PARDIÑAS y P. MYERS. En prensa. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position and alpha taxonomy. *En: Mammalian Diversification: from population genetics to biogeography* (Lacey, E. y P. Myers, eds.). University of California Press.
- DICKERMAN, A.W. 1992. Molecular systematics of some New World muroid rodents. Tesis doctoral inédita, University of Wisconsin-Madison. xviii + 480 pp.
- ENGEL, S.; K. HOGAN, J. TAYLOR y S. DAVIS. 1998. Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 15:35-49.
- FALK, C. y H. SEMKEN. 1998. Taphonomy of rodent and insectivore remains in North American archaeological sites: selected examples and interpretations. Pp. 285-321. *En: Quaternary paleozoology in the Northern Hemisphere* (Saunders, J.; W. Styles y G. Baryshnikov, eds.). Illinois State Museum Scientific Papers, 27. xii + 374 pp.
- FEJFAR, O.; A. BLASETTI, G. CALDERONI, M. COLTORTI, G. FICCARELLI, F. MASINI, L. ROOK y D. TORRE. 1993. New finds of cricetids (Mammalia, Rodentia) from the Late Pleistocene-Holocene of Northern Ecuador. *Documents des Laboratoire Géologique de Lyon*, 125:151-167.
- FEJFAR, O.; G. FICCARELLI, C. MEZZABOTTA, M. MORENO ESPINOZA, L. ROOK y D. TORRE. 1996. First record of a Copemyne-Peromyscine form in South America. Hypothesis on its ancestry in Palearctic. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39:137-145.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1996. Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International*, 33:21-34.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. y P. ANDREWS. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Sciences*, 19:407-428.
- GALLIARI, C.A. y U. PARDIÑAS. 2000. Taxonomy and distribution of the sigmodontine rodents of genus *Necromys* in central Argentina and Uruguay. *Acta Theriologica*, 45:211-232.
- GARDNER, A. y J. PATTON. 1976. Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. Occasional papers of the Museum of Zoology, Louisiana State University, 49:1-48.
- GERVAIS, H. y F. AMEGHINO. 1880. Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud. Librairie F. Savy Ed., París. 225 pp.
- GIANNONCELLI, R.M. y A. TAUBER. 1997. Nueva localidad fosilífera del Plioceno en la provincia de Córdoba, República Argentina. *Ameghiniana*, 34:119.
- GILLESPIE, J.H. 1991. *The Causes of Molecular Evolution*. Oxford University Press, New York. 336 pp.
- GOIN, F.J. 2001. Marsupiales (Didelphidae: Marmosinae y Didelphinae). Pp. 75-113. *En: Cueva Tixi: cazado-*

- res y recolectores de las sierras de Tandilia Oriental. 1. Geología, Paleontología y Zooarqueología (Mazzanti, D. y C. Quintana, eds.). Publicación particular sin pie de imprenta, Mar del Plata, 231 pp.
- GÓMEZ, G.; J.L. PRADO y M.T. ALBERDI. 1999. Micromamíferos del sitio Arroyo Seco 2 (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Sus implicaciones tafonómicas y paleoambientales. *Estudios Geológicos*, 55:273-281.
- GONÇALVES, P.R. 2001. Identidade e alocação taxonômica de duas formas simpátricas de *Oxymycterus* (Rodentia: Sigmodontinae) do sudeste do Brasil: uma avaliação de hipóteses sobre a diferenciação do gênero. Tesis de maestrado inédita, Museu Nacional, Rio de Janeiro, viii + 133 pp.
- GONZÁLEZ, E.M. 2000. Un nuevo género de roedor sigmodontino de Argentina y Brasil (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 12(196):1-12.
- HADLY, E.A. 1996. Influence of Late-Holocene climate on Northern Rocky Mountain mammals. *Quaternary Research*, 46:298-310.
- HENNIG, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 353 pp.
- HERSHKOVITZ, P. 1955. South American marsh rats genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. *Fieldiana: Zoology*, 37:639-673.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana: Zoology*, 46:1-524.
- HERSHKOVITZ, P. 1966a. South American swamp and fossorial rats of the scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 31:81-149.
- HERSHKOVITZ, P. 1966b. Mice, land bridges and Latin American faunal exchange. Pp. 725-51. *En: Ectoparasites of Panama* (Wenzel, R.L. y V.J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago.
- HERSHKOVITZ, P. 1969. The evolution of mammals on southern continents. VI. The Recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographical and ecological review. *Quarterly Review of Biology*, 44:1-70.
- HERSHKOVITZ, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecologic review. Pp. 311-431. *En: Evolution, mammals, and southern continents* (Keast, A.; F.C. Erk y B. Glass (eds.). State University of New York Press, Albany, 543 pp.
- HERSHKOVITZ, P. 1993. A new central Brazilian genus and species of sigmodontine rodent (Sigmodontinae) transitional between akodonts and oryzomyines, with a discussion of murid molar morphology and evolution. *Fieldiana: Zoology, new series*, 75:1-18.
- HERSHKOVITZ, P. 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with description of a new genus and six new species. *Bonner zoologische Beiträge*, 47:193-256.
- HIBBARD, C.W. 1939. Notes on additional fauna of Edson Quarry of the Middle Pliocene of Kansas. *Transactions, Kansas Academy of Science*, 42:457-462.
- HILLIS, D.M.; B.K. MABLE y C. MORITZ. 1996. Applications of molecular systematics: the state of the field and a look to the future. Pp. 515-543. *En: Molecular Systematics* (Hillis, D.M.; C. Moritz y B.K. Mable, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, 655 pp.
- HOFFSTETTER, R. 1952. Les mammifères pléistocènes de la République de l'Équateur. *Mémoires de la Société Géologique de France (nouvelle série)*, 66:1-391.
- HOFFSTETTER, R. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie): Nota préliminaire. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 35:194-203
- HOFFSTETTER, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 2e série, 40(4):823-836.
- HOFFSTETTER, R. 1986. High Andean mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. Pp. 218-245. *En: High altitude tropical biogeography* (Vuilleumier, F. y M. Monasterio, eds.). Oxford University Press, London, 649 pp.
- HOOPER, E.T. 1949. Faunal relationships of the recent North American rodents. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 72:1-28.
- HOOPER, E.T. 1952. A systematic review of harvest mice (genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 77:1-255.
- HOOPER, E.T. 1957. Dental patterns in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 99:1-59.
- HOOPER, E. y G. MUSSER. 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 123:1-57.
- ITURRALDE-VINENT, M. y R. MACPHEE. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238:1-95.
- JACOBS, L.L. 1977. Rodents of the Hemphillian age Redington local fauna, San Pedro Valley, Arizona. *Journal of Paleontology*, 51:505-519.
- JACOBS, L.L. y E.H. LINDSAY. 1981. *Prosigmodon oroscoi*, a new sigmodont rodent from the Late Tertiary of Mexico. *Journal of Paleontology*, 55:425-430.
- JACOBS, L.L. y E.H. LINDSAY. 1984. Holarctic radiation of Neogene muroid rodents and the origin of South American cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4:265-272.
- JACOBS, L.L. y W.R. DOWNS. 1994. The evolution of murine rodents in Asia. Pp. 149-156. *En: Rodents and Lagomorph families of Asian origins and diversification* (Tomida, Y.; C.K. Li y T. Setoguchi, eds.). National Science Museum Monographs, Tokio, 8, 195 pp.
- KEAST, A.; F.C. ERK y B. GLASS. 1972. *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, 543 pp.

- KORTH, W.W. 1994. The Tertiary record of rodents in North America. Plenum Pres, New York, 319 pp.
- LINDSAY, E.H. 1994. The fossil record of Asian Cricetidae with emphasis on Siwalik cricetids. Pp. 131-147. *En*: Rodents and Lagomorph families of Asian origins and diversification (Tomida, Y.; C.K. Li y T. Setoguchi, eds.). National Science Museum Monographs, Tokio, 8, 195 pp.
- LINDSAY, E.H., y L.L. JACOBS. 1985. Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. *Paleontología Mexicana*, 51:1-53.
- LUND, P.W. 1839. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. Lagoa Santa, d. 16d. Novbr. 1837. Det Kongelige Danske Videnskavernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger, 8:61-144, pls. 1-13 pls. Kjöbenhavn.
- LUND, P.W. 1840a. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa, d.12te. Septbr. 1838. Det Kongelige Danske Videnskavernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger, 8:217-272, pls. 14-24. Kjöbenhavn.
- LUND, P.W. 1840b. Tillaeg til de to Sidste Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Lagoa Santa, den 4de. April 1839. Det Kongelige Danske Videnskavernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger, 8:273-296, pls. 25-27. Kjöbenhavn.
- LUND, P.W. 1842a. Fortsatte Bemærkninger over Brasiliens Uddøde Dyrskabning. Lagoa Santa d. 27de. Marts 1840. Det Kongelige Danske Videnskavernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger, 9:1-16. Kjöbenhavn.
- LUND, P.W. 1842b. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa, den 30te. Januar 1841. Det Kongelige Danske Videnskavernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger, 9:137-208, pls. 28-38. Kjöbenhavn.
- MACFADDEN, B. y R. WOLFF. 1981. Geological investigations of Late Cenozoic vertebrate-bearing deposits in Southern Bolivia. 2 Congreso Latino-Americano Paleontología, Porto Alegre, Anales: 765-778.
- MARES, M.M. 1975. South America mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 72:1702-1706.
- MARES, M. y J. BRAUN. 2000. *Graomys*, the genus that ate South America: a reply to Steppan and Sullivan. *Journal of Mammalogy*, 81:271-276.
- MARQUET, P.A. 1989. Paleobiogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes & Iriarte. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:193-197.
- MARSHALL, L. 1979. A model of paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology*, 5:126-132.
- MARSHALL, L. y T. SEMPERE. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. Pp. 631-652. *En*: Fósiles y Facies de Bolivia. Vol. I – Vertebrados (Suaréz-Soruco, R., ed.). *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12(3-4).
- MARSHALL, L.; A. BERTA, R. HOFFSTETTER, R. PASCUAL, O. REIG, M. BOMBIN y A. MONES, 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 76 pp.
- MARTIN, R.A. 2000. The taxonomic status of *Peromyscus sawrackensis* Hibbard, 1964. *Paludicola*, 2:269-272.
- MARTIN, R.A.; H.T. GOODWIN y J.O. FARLOW. 2002. Late Neogene (late Hemphillian) rodents from the Pipe Creek Sinkhole, Grant County, Indiana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22:137-151.
- MASSOIA, E. 1980. El estado sistemático de cuatro especies de cricétidos sudamericanos y comentarios sobre otras especies congénéricas (Mammalia, Rodentia). *Ameghiniana*, 17:280-287.
- MASSOIA, E. 1985. El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889 con la revalidación del género *Necromys* (Mammalia, Rodentia, Myomorpha). *Circular Informativa, Asociación Paleontológica Argentina*, 14:4.
- MASSOIA, E.; S. TIRANTI y M. TORRES. 1987. Mamíferos pleistocenos y recientes recolectados en el arroyo Santa Catalina, Río Cuarto, Prov. de Córdoba. *Boletín Informativo, Asociación Paleontológica Argentina*, 16:12.
- MASSOIA, E. y U. PARDIÑAS. 1993. El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889. Revalidación del género *Necromys* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Ameghiniana*, 30:407-418.
- McFARLANE, D.A. y A.O. DEBROT. 2001. A new species of extinct oryzomyine rodent from the Quaternary of Curaçao, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 37(3-4):182-184.
- McKENNA, M.C. y S.K. BELL. 1998. *Classification of Mammals above the Species level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- MONES, A. 1998. Orígenes de la paleontología de vertebrados en América del Sur. *Ciencia & Ambiente (Santa Maria)*, 16:15-28.
- MONES, A. y L.R. CASTIGLIONI. 1979. Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Paläontologische Zeitschrift*, 53:77-87.
- MONTALVO, C. 2002. Taphonomic analysis of the Mio-Pliocene micromammal assemblage (Cerro Azul Formation), Caleufú, La Pampa, Argentina. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization, Valencia*, pp. 353-359.
- MONTALVO, C.; D. VERZI, S. CASADÍO, S. TIRANTI y G. VISCONTI. 2000. Hallazgo de novedosos roedores en la Formación Cerro Azul en el norte de La Pampa, Argentina. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 37(4) Suplemento, 30R.
- MORENO, P.; C. VILLAGRÁN, P. MARQUET y L. MARSHALL. 1994. Quaternary paleobiogeography of Northern and Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67:487-502.
- MUSSER, G. y M. CARLETON. 1993. Family Muridae. Pp. 501-756. *En*: *Mammal species of the World*. A

- taxonomic and geographic reference (Wilson, D.E. y D.A.M Reeder, eds.). Segunda edición, Smithsonian Institution Press, Washington. 1206 pp.
- MUSSER, G.G.; M.D. CARLETON, E.M. BROTHERS y A.L. GARDNER. 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): Diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys "capito"*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 236:1-376.
- OLDS, N. y S. ANDERSON. 1989. A diagnosis of the tribe Phyllotini (Rodentia, Muridae). Pp. 55-74. *En: Advances in Neotropical mammalogy* (Redford, K.H. y J.F. Eisenberg, eds.). FL Sandhill Crane Press, Gainesville. 614 pp.
- OLIVEIRA, E.V. 1992. Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis de maestrado inédita, Universidade Federal de Rio Grande do Sul, 118 pp.
- ORTIZ, P. 2001. Roedores del Pleistoceno superior del Valle de Tafí (provincia de Tucumán), implicancias paleoambientales y paleobiogeográficas. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, 230 pp.
- ORTIZ, P. y U. PARDIÑAS. 2001. Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del Valle de Tafí (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana*, 38(1):3-26.
- ORTIZ, P.; U. PARDIÑAS y S. STEPPAN. 2000. A new fossil phyllotine (Rodentia: Muridae) from Northwestern Argentina and the relationships of *Reithrodon* group. *Journal of Mammalogy*, 81(1):37-51.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1993. El registro más antiguo (Pleistoceno temprano a medio) de *Akodon azarae* (Fischer, 1829) (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 30:149-153.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1995a. Los roedores cricétidos. Pp. 229-256. *En: Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental* (Alberdi, M.T.; G. Leone y E. P. Tonni, eds.). Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, 425 pp.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1995b. Sobre las vicisitudes de los géneros *Bothriomys* Ameghino, 1889, *Euneomys* Coues, 1874 y *Graomys* Thomas, 1916 (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Ameghiniana*, 32:173-180.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1995c. Novedosos cricétidos (Mammalia, Rodentia) en el Holoceno de la Región Pampeana, Argentina. *Ameghiniana*, 32:197-203.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1996. El registro fósil de *Bibimys* Massoia, 1979 (Rodentia). Consideraciones sobre los Scapteromyini (Cricetidae, Sigmodontinae) y su distribución durante el Plioceno-Holoceno en la región pampeana. *Mastozoología Neotropical*, 3:15-38.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1997. Un nuevo sigmodontino (Mammalia, Rodentia) del Plioceno de Argentina y consideraciones sobre el registro fósil de los Phyllotini. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70:543-555.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1998a. Roedores holocénicos del sitio Cerro Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): tafonomía y paleoambientes. *Palimpsesto, Revista de Arqueología*, 5:66-90.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1998b. Roedores y cambios climático-ambientales durante los últimos 10.000 años en la región pampeana (Argentina). Pp: 205-208. *En: 2^{do} Congreso Argentino de Zoonosis y 1^{er} Congreso Argentino y Latinoamericano de Enfermedades Emergentes* (eds.). Temas de zoonosis y enfermedades emergentes, Buenos Aires, 427 pp.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1999a. Fossil murids: taxonomy, paleoecology, and paleoenvironments. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12:225-254.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1999b. Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, ix + 283 pp.
- PARDIÑAS, U.F.J. 1999c. El género *Proreithrodon* Ameghino, 1908 (Mammalia, Rodentia, Muridae): la azarosa historia de un roedor sudamericano. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 94(3-4):93-98.
- PARDIÑAS, U.F.J., 1999d. Un peculiar sigmodontino (Mammalia: Rodentia) en el Ensenadense de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 36 (4, Suplemento), Resúmenes:18.
- PARDIÑAS, U.F.J. 2000a. Los sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) de la colección Ameghino (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"): revisión taxonómica. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie)*, 9(61):247-254.
- PARDIÑAS, U.F.J. 2000b. Micromamíferos y paleoambientes del Holoceno en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): el caso de Cueva Tixi. *Cuaternario y Ciencias Ambientales, Publicación Especial*, 4:31-36.
- PARDIÑAS, U.F.J. 2000c. Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). *Arqueología*, 9:265-340.
- PARDIÑAS, U.F.J. y C. DESCHAMPS. 1996. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) pleistocénicos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): aspectos sistemáticos, paleozoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos*, 52:367-379.
- PARDIÑAS, U.F.J. y C. GALLIARI. 1998. Sigmodontinos (Rodentia, Muridae) del Holoceno inferior de Bolivia. *Revista Española de Paleontología*, 13(1):17-25.
- PARDIÑAS, U.F.J. y C. GALLIARI. 2001. *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814). *Mammalian Species*, American Society of Mammalogists, 664:1-8.
- PARDIÑAS, U.F.J. y M. LEZCANO. 1995. Cricétidos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del nordeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Aspectos sistemáticos y paleoambientales. *Ameghiniana*, 32:249-265.
- PARDIÑAS, U.F.J. y P.E. ORTIZ. 2001. *Neotamys ebriosus*, an enigmatic South American rodent (Muridae, Sigmodontinae): its fossil record and present distribution in Argentina. *Mammalia*, 65(2):244-250.

- PARDIÑAS, U.F.J. y E. TONNI. 1998. Procedencia estratigráfica y edad de los más antiguos muroideos (Mammalia, Rodentia) de América del Sur. *Ameghiniana*, 35:473-475.
- PARDIÑAS, U.F.J. y E.P. TONNI. 2000. A giant vampire (Mammalia, Chiroptera) in the Late Holocene from the Argentinean pampas: paleoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160:213-221.
- PARDIÑAS, U.F.J.; G.J. MOREIRA, C.M. GARCÍA-ESPONDA y L.J.M. DE SANTIS. 2000a. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:9-21.
- PARDIÑAS, U.F.J.; J. SAN CRISTÓBAL, A.L. CIONE, D. VERZI, M. TAGLIORETTI y E.P. TONNI. 2000b. Vertebrados indicadores de condiciones interglaciales en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 37(4) Suplemento, 76R-77R.
- PASCUAL, R. 1960. Panorama paleozoológico argentino: vertebrados. *Physis*, sesiones científicas de Zoología, pp. 85-103.
- PATTERSON, B. y R. PASCUAL. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology*, 43:409-451.
- PATTERSON, B. y R. PASCUAL. 1972. The fossil mammal fauna of South America. Pp. 247-309. *En: Evolution, mammals, and southern continents* (Keast, A.; F.C. Erk y B. Glass, eds.). State University of New York Press, Albany, 543 pp.
- PATTON, J.L. y M.S. HAFNER. 1983. Biosystematics of the native rodents of the Galapagos Archipelago, Ecuador. Pp. 539-568. *En: Patterns of evolution in Galapagos organisms* (Bowman, R.I.; M. Benson y A.E. Leviton, eds.). Pacific Division American Association for Advance of Science. 568 pp.
- PATTON, J.L.; M.N. DA SILVA y J.R. MALCOLM. 2000. Mammals of the Rio Jurúá: Evolutionary and ecological diversification within Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244: 1-306.
- PAULA COUTO, C. DE. 1950. Introdução, revisão, comentários e apêndice, in Lund, P. W.: *Memórias sobre a paleontologia brasileira*. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro. 589 pp. + 56 láms.
- PAULA COUTO, C. DE. 1953. *Paleontologia Brasileira: Mamíferos*. Instituto Nacional do Livro. Biblioteca Científica Brasileira, Série A-1, Río de Janeiro, 516 pp.
- PEARSON, O. 1987. Mice and the postglacial history of the Trafal valley of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 68:469-478.
- PEARSON, O. y A. PEARSON. 1993. La fauna de mamíferos pequeños cerca de Cueva Trafal I, Argentina: pasado y presente. *Præhistoria*, 1:73-89.
- PISANO, J. 1966. Cricetidae. Pp. 100-103. *En: Paleontografía Bonaerense* (Pascual, R., dir.). Fascículo IV, Vertebrata. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata. xx + 202 pp.
- PUJOS, F. y R. SALAS. 2001. Preliminary observations on a new *Megatherium* (Mammalia: Xenarthra, Megatheriidae) from the Pleistocene of the Peruvian coast. *Ameghiniana*, 38(4) Suplemento, 40R.
- QUINTANA, C. 1994. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la "Formación" San Andrés (Pleistoceno inferior), provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 31: 331-332.
- RAU, J.R. y J. YÁÑEZ. 1980. Cricétidos fósiles de la Cueva del Milodón, Chile (Mammalia, Cricetidae). *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 285:9-10.
- REIG, O.A. 1952. Sobre la presencia de mustélidos mefitinos en la Formación de Chapadmalal. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, 1(1):45-51.
- REIG, O.A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geológica Lilloana*, 2: 241-253.
- REIG, O.A. 1972. The evolutionary history of the South American cricetid rodents. Tesis doctoral inédita, College University, Londres, 451 pp.
- REIG, O.A. 1975. Diversidad, historia evolutiva y dispersión de los roedores cricétidos sudamericanos. *Acta Científica Venezolana*, 26 (suplemento 1): 7.
- REIG, O.A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology (London)*, 181:227-241.
- REIG, O.A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*, 2(8):164-190.
- REIG, O.A. 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology (London)*, 192:257-281.
- REIG, O.A. 1981. A refreshed unorthodox view of paleobiogeography of South American Mammals (Review of G.G. Simpson, 1980. *Splendid Isolation. The curious history of South American Mammals*. Yale, University Press, New Haven and London). *Evolution*, 35:1032-1035.
- REIG, O.A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7:333-365.
- REIG, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439. *En: High altitude tropical biogeography* (Vuilleumier, F. y M. Monasterio, eds.). New York y Oxford: Oxford University Press. 649 pp.
- REIG, O.A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae, Sigmodontinae). Pp. 347-399. *En: Studies in Neotropical Mammalogy* (Patterson, B.D. y R.M. Timm, eds.). *Fieldiana: Zoology, New Series*, 39. 506 pp.
- REIG, O.A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. Pp. 246-289. *En: Evolutionary biology of transient unstable populations* (Fontdevilla, A., ed.). Springer-Verlag, Berlin. 293 pp.

- REIG, O.A. 1994. New species of akodontine and scapteromyine rodents (Cricetidae) and new records of *Bolomys* (Akodontini) from the upper Pliocene and Middle Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana*, 31:99-113.
- REIG, O.A. y O.J. LINARES. 1969. The occurrence of *Akodon* in the Upper Pliocene of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 50:643-647.
- REPENNING, C.A. 1967. Palearctic-Nearctic mammalian dispersal in the Late Cenozoic. Pp. 208-311. *En: The Bering Land Bridge* (Hopkins, D.M., ed.). Stanford University Press, Stanford. 495 pp.
- RODRÍGUEZ-TRELLES, F.; R. TARRÍO y F.J. AYALA. 2001. Erratic overdispersion of three molecular clocks: GPDH, SOD, and XDH. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 98:11405-11410.
- ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25:1-247 y 31 láms.
- RUSCONI, C. 1931. Dos nuevas especies de roedores del piso ensenadense de Buenos Aires. *Notas Preliminares del Museo de La Plata*, 1(3):333-338.
- RUSCONI, C. 1936. Distribución de los vertebrados fósiles del Ensenadense. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 33(3):183-214.
- SALAZAR-BRAVO, J.; J.W. DRAGOO, D.S. TINNIN y T.L. YATES. 2001. Phylogeny and evolution of the Neotropical rodent genus *Calomys*: Inferences from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20:173-184.
- SALLES, L.O.; G.S. CARVALHO y M. WEKSLER. 1999. Lista preliminar de mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). *Publicações Avulsas do Museu Nacional (Rio de Janeiro)*, 78:1-15.
- SARICH, V.M. y J.E. CRONIN. 1980. South American mammals, molecular systematics, evolutionary clocks, and continental drifts. Pp. 399-421. *En: Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift* (Ciochon, R.L. y A.B. Chiarelli, eds.). Plenum Press, New York, 528 pp.
- SAVAGE, J.M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science, Natural History Museum, Los Angeles County*, 260:1-51.
- SEMKEN, H. 1983. Holocene mammalian biogeography and climatic change in the eastern and central United States. Pp. 182-207. *En: Late-Quaternary environments of the United States* (Wright, H., ed.). Volume 2- The Holocene. University of Minnesota Press. 295 pp.
- SEMKEN, H. 1988. Environmental interpretations of the "disharmonious" late Wisconsinian biome of southeastern North America. Pp. 185-194. *En: Late Pleistocene and Early Holocene paleoecology and archaeology of the eastern Great Lakes Region* (Laub, R.; N. Miller y D. Steadman, eds.). *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, 33. v + 316 pp.
- SEMKEN, H. y R. GRAHAM. 1996. Paleoecologic and taphonomic patterns derived from correspondence analysis of zooarcheological and paleontological faunal samples, a case study from the North American prairie/forest ecotone. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39:477-490.
- SHOTWELL, J.A. 1970. Pliocene mammals of southeast Oregon and adjacent Idaho. *Bulletin of the Museum of Natural History, University of Oregon*, 17:1-103.
- SIMONETTI, J. 1989. Small mammals as paleoenvironmental indicators: validation for species of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:109-114.
- SIMONETTI, J. y J. RAU. 1989. Roedores del Holoceno temprano de la Cueva del Milodón, Magallanes, Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural*, 315:3-5.
- SIMONETTI, J. y B. SAAVEDRA. 1994. Reemplazando fauna por tiempo: arqueofauna de El Manzano. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 22:113-119.
- SIMONETTI, J. y B. SAAVEDRA. 1997. Holocene variation in the small mammal fauna of central Chile. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63:58-62.
- SIMPSON, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38(3):361-389.
- SIMPSON, G.G. 1969. South American Mammals. Pp. 879-909. *En: Biogeography and ecology of South America* (Fittkau, E.J.; J. Illies, H. Klinge, G.H. Schwalde y H. Sioli, eds.). W. Junk, The Hague. 937 pp.
- SLAUGHTER, B.H. y J.E. UBELAKER. 1984. Relationships of South American cricetine rodents of North America and the Old World. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42:255-264.
- SMITH, M. y J. PATTON. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the Akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50:149-177.
- SMITH, M. y J. PATTON. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome *b*. *Journal of Mammalian Evolution*, 6:89-128.
- STEADMAN, D.W., y C.E. RAY. 1982. The relationships of *Megaoryzomys curioi*, an extinct cricetine rodent (Muroidea: Muridae) from the Galapagos Islands, Ecuador. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 51:1-23.
- STEPPAN, S. 1993. Phylogenetic relationships among the Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) using morphological characters. *Journal of Mammalian Evolution*, 1:187-213.
- STEPPAN, S. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology, new series*, 80:1-112.
- STEPPAN, S. 1996. A new species of *Holochilus* (Rodentia: Sigmodontinae) from the Middle Pleistocene of Bolivia and its phylogenetic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3):522-530.
- STEPPAN, S. y U. PARDIÑAS. 1998. Two new fossil muroids (Sigmodontinae: Phyllotini) from the Early Pleistocene of Argentina: phylogeny and paleoecology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:640-649.
- TAKAI, F.; B. ARÓZQUETA, T. MIZUNO, A. YOSHIDA y H. KONDO. 1984. On fossil mammals from the Tarija Department, Southern Bolivia. *Contribution*

- Research Institute of Evolutionary Biology Tokyo, 45:29-49.
- TAMAYO, M. y D. FRASINETTI. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 37:323-399.
- TATE, G.H.H. 1932a. The taxonomic history of the South and Central American akodont rodent genera: *Thalpomys*, *Deltamys*, *Thaptomys*, *Hypsimys*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Abrothrix*, *Scotinomys*, *Akodon* (*Chalcomys* and *Akodon*), *Microxus*, *Podoxomys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus*, *Notiomys*, and *Blarinomys*. American Museum Novitates, 582:1-32.
- TATE, G.H.H. 1932b. The taxonomic history of the South and Central American oryzomyine genera of rodents (excluding *Oryzomys*): *Nesoryzomys*, *Zygodontomys*, *Chilomys*, *Delomys*, *Phaenomys*, *Rhagomys*, *Rhipidomys*, *Nyctomys*, *Oecomys*, *Thomasomys*, *Inomys*, *Aepeomys*, *Neacomys* and *Scolomys*. American Museum Novitates, 581:1-28.
- TAUBER, A. 2000. Las Caleras, provincia de Córdoba, primer yacimiento fosilífero de origen cárstico de Argentina. Revista Española de Paleontología, 15:233-245.
- THOMAS, O. 1906a. A third genus of the *Ichthyomys* group. Annals and Magazine of Natural History, 7(17):421-423.
- THOMAS, O. 1906b. Notes on South American rodents. II. On the allocation of certain species hitherto referred respectively to *Oryzomys*, *Thomasomys* and *Rhipidomys*. Annals and Magazine of Natural History, 7(18):442-443.
- THOMAS, O. 1916. The grouping of the South-American Muridae commonly referred to *Akodon*. Annals and Magazine of Natural History, 8(18):336-340.
- TONNI, E.P. 1990. Mamíferos del Holoceno en la provincia de Buenos Aires. Paula-Coutiana, 4:3-21.
- TONNI, E.P. 1992. Mamíferos y climas del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. Pp. 64-78. En: El Holoceno en la Argentina (Iriondo, M., ed.). Volumen 1. Comité Argentino de investigaciones del Cuaternario. 216 pp.
- TONNI, E.P. y F. FIDALGO. 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zogeográficos relacionados. Ameghiniana, 15:235-253.
- TONNI, E.P. y F. FIDALGO. 1982. Geología y paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, provincia de Buenos Aires, República Argentina): aspectos paleoclimáticos. Ameghiniana, 19:79-108.
- TONNI, E.; S. BARGO y J. PRADO. 1988. Los cambios ambientales en el Pleistoceno tardío y Holoceno del sudeste de la provincia de Buenos Aires a través de una secuencia de mamíferos. Ameghiniana, 25:99-110.
- TONNI, E.; A. CIONE y M. BOND. 1999a. Quaternary vertebrate paleontology in Buenos Aires, Argentina. Now and then. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, 12:5-22
- TONNI, E.P.; A.L. CIONE y A. FIGINI. 1999b. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 147:257-281.
- TONNI, E.P.; D.H. VERZI, M.S. BARGO, G.J. SCILLATO-YANÉ y U.F.J. PARDIÑAS. 1996. Bioestratigrafía del Cenozoico superior continental en las barrancas costeras de Necochea y Miramar, provincia de Buenos Aires, República Argentina. 4 Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, Actas, 1:63-71.
- UBILLA, M. 1986. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Formación Sopas (Pleistoceno superior) del Uruguay. Ameghiniana, 22:185-196.
- UBILLA, M. 1996. Paleozoología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Tesis doctoral inédita, Universidad de la República, Montevideo, xi + 232 pp.
- UBILLA, M.; D. PEREA y S. MARTÍNEZ. 1994. Paleofauna del Cuaternario tardío continental del Uruguay (Fm. Sopas y Fm. Dolores). Acta Geológica Leopoldensia, 39(1):441-458.
- VORONTSOV, N.N. 1959. [The system of hamsters (Cricetinae) in the sphere of the world fauna and their phylogenetic relations]. Byulleten' Moskovskovo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii, 64:134-137 (original en ruso; se consultó la traducción inglesa).
- VOSS, R. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptative radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History, 188:259-493.
- VOSS, R. 1991. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 210:1-113.
- VOSS, R. 1992. A revision of the South American species of *Sigmodon* (Mammalia: Muridae) with notes on their natural history and biogeography. American Museum Novitates, 3050:1-56.
- VOSS, R. 1993. A revision of the Brazilian Muroid rodent genus *Delomys* with remarks on "Thomasomyine" characters. American Museum Novitates, 3073:1-44.
- VOSS, R. y M. CARLETON. 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships. American Museum Novitates, 3085:1-39.
- VOSS, R. y P. MYERS. 1991. *Pseudoryzomys simplex* (Rodentia: Muridae) and the significance of Lund's Collections from the Caves of Lagoa Santa, Brazil. Bulletin of the American Museum of Natural History, 206:414-432.
- VOSS, R.; D. LUNDE y N. SIMMONS. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. Bulletin of the American Museum of Natural History, 263:1-236.
- WEBB, S.D.; B.J. MacFADDEN y J.A. BASKIN. 1981. Geology and paleontology of the Love Bone Bed from the Late Miocene of Florida. American Journal of Science, 281:513-544.

WEKSLER, M.; L. GEISE y R. CERQUEIRA. 1999. A new species of *Oryzomys* from the *capito* group (Rodentia, Sigmodontinae) from Southeast Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125:445-462.

WINGE, H. 1887. Jordfundne og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, 1(3):200 págs. + 8 pls.

ZUCKERKANDL, E. y L. PAULING. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. Pp. 97-166. *En: Evolving Genes and Proteins* (Bryson, V. y H.J. Vogel, eds.). Academic Press, New York. xxi + 629 pp.

APÉNDICE 1

Algunos de los yacimientos que han brindado restos de sigmodontinos fósiles en América del Sur. Se indica nombre, departamento/provincia o estado y país (ver también **Fig. 1**).

South American deposits that have provided sigmodontine fossil remains. Name, department/province and country are given (see also Fig. 1).

1. Tres Arroyos, Isla Grande de Tierra del Fuego, Magallanes, Chile
2. Cueva del Milodon, Magallanes, Chile
3. El Manzano 1, Santiago, Chile
4. La Batea 1, Santiago, Chile
5. Cerro Casa de Piedra 5, Santa Cruz, Argentina
6. Lle cul, Chubut, Argentina
7. Cueva Trafal 1, Neuquén, Argentina
8. Cueva Epullán Grande, Neuquén, Argentina
9. Farola de Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina
10. Napostá Grande, Buenos Aires, Argentina
11. Camping Americano, Buenos Aires, Argentina
12. Bajo San José, Buenos Aires, Argentina
13. Quequén Salado-Indio Rico, Buenos Aires, Argentina
14. Necochea, Buenos Aires, Argentina
15. Paso Otero, Buenos Aires, Argentina
16. Miramar, Buenos Aires, Argentina
17. Chapadmalal, Buenos Aires, Argentina
18. Balneario Menta y Terrazas del Marquesado, Buenos Aires, Argentina
19. Santa Clara del Mar, Camet, Buenos Aires, Argentina
20. Cueva Tixi, Buenos Aires, Argentina
21. Fortín Necochea, Buenos Aires, Argentina
22. La Norma, Buenos Aires, Argentina
23. Ensenada, Buenos Aires, Argentina
24. Río de la Reconquista, Buenos Aires, Argentina
25. Manuel J. García, Buenos Aires, Argentina
26. Río Cuarto, Córdoba, Argentina
27. Córdoba, Córdoba, Argentina
28. La Angostura, Tucumán, Argentina
29. Curtina, Tacuarembó, Uruguay
30. Arroyo Sopas y Arroyo Cañas, Salto, Uruguay
31. Pintado. Urumbeba, Artigas, Uruguay
32. Touro Passo, Río Grande do Sul, Brasil
33. Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil
34. Isla Fernando de Noronha, Brasil
35. Tarija, Tarija, Bolivia
36. Ñuapua, Chuquisaca, Bolivia
37. Talara, Piura, Perú
38. La Calera, Carchi, Ecuador
39. Quebrada Cuesaca, Carchi, Ecuador
40. Inciarte, Zulia, Venezuela