

POSICIÓN SISTEMÁTICA DE *AKODON (ABROTHRIX) KERMACKI* Y *A. (AB.) MAGNUS* (RODENTIA, CRICETIDAE) DEL PLIO-PLEISTOCENO DEL SUDESTE DE BUENOS AIRES, ARGENTINA

PABLO TETA, ULYSES FRANCISCO JOSÉ PARDIÑAS

Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional Patagónico, CP 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. *anthea@yahoo.com.ar*, *ulyses@cenpat.edu.ar*

PABLO EDMUNDO ORTIZ

CONICET, Instituto Superior de Correlación Geológica, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina.
peortizchamb@gmail.com

ABSTRACT – SYSTEMATIC POSITION OF *AKODON (ABROTHRIX) KERMACKI* AND *A. (AB.) MAGNUS* (RODENTIA, CRICETIDAE) FROM THE PLIO-PLEISTOCENE OF SOUTHEASTERN BUENOS AIRES, ARGENTINA. The taxonomic status of the fossil sigmodontine rodents *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig 1978 and *A. (Ab.) magnus* Reig 1987 (Plio-Pleistocene, Buenos Aires Province) was revised. Based on molar morphology and other cranial traits of the type specimens, and considering the current definition of the Abrotrichini, we suggest that both taxa are not member of this tribe. These fossil forms are preliminarily referred to Akodontini, pending of further studies for a final taxonomic identity. In addition, some biogeographical considerations about the Abrotrichini evolution based on this new taxonomic scenario are presented.

Key words: Akodontini, Muroidea, fossil record, Sigmodontinae.

RESUMO – O status taxonômico dos roedores sigmodontinos fósseis *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig 1978 e *A. (Ab.) magnus* Reig 1987 (Plio-Pleistoceno, Província de Buenos Aires) foi estudado. A morfologia dos molares e outras características da anatomia craniana sugerem que ambos os táxons não são Abrotrichini, pelo menos esta tribo está composta atualmente. Preliminarmente, ambas as formas extintas são incluídas na tribo Akodontini. Entretanto, mais estudos são necessários para testar esta interpretação. Além disso, são apresentadas algumas considerações biogeográficas sobre a evolução dos Abrotrichini baseadas neste novo cenário taxonômico.

Palavras-chave: Akodontini, Muroidea, registro fóssil, Sigmodontinae.

INTRODUCCIÓN

La tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae) es uno de los clados de Sigmodontinae más recientemente diagnosticados. Su distribución es fundamentalmente andino-patagónica, con mayor diversidad de especies en el sur de Argentina y Chile (D'Elía *et al.*, 2007; Cañón-Valenzuela, 2012; Teta, 2013). El registro fósil para esta tribu incluye referencias tanto para especies vivientes como para formas extintas. Para las primeras, la totalidad de las citas se concentra en el lapso Pleistoceno tardío-Holoceno, principalmente de Patagonia y centro y sur de Chile, pero también con algunos reportes aislados para el noroeste de Argentina (*e.g.* Pardiñas, 1999; Ortiz & Pardiñas, 2001; Pardiñas *et al.*, 2002; Ortiz *et al.*, 2011; Teta *et al.*, 2006 y las referencias allí anotadas). Para las formas extintas el registro es pobre y muestra ocurrencias extralimitales a la distribución actual de la tribu (*e.g.* Reig, 1972, 1978, 1987; Ortiz *et al.*, 2012a). La

historia de las especies pliocénicas de *Abrothrix* se vincula muy estrechamente con la historia taxonómica de las tribus Akodontini y Abrotrichini, cuyo reconocimiento como linajes independientes es de reciente data (*e.g.* Smith & Patton, 1999; D'Elía *et al.*, 2007). En efecto, el género *Abrothrix* fue considerado por mucho tiempo como un subgénero de *Akodon* o incluso como un sinónimo junior de éste (*e.g.* Ellerman, 1941; Osgood, 1943; Cabrera, 1961).

Akodon (Abrothrix) kermacki fue descrito por Reig (1972, 1978) para el Plioceno del sudeste de la Provincia de Buenos Aires. Referida en un trabajo previo como *Akodon* sp. (Reig & Linares, 1969), el conocimiento de esta especie se completó en el contexto de una revisión de la tribu Akodontini, en la que Reig (1987) consignó nuevos materiales y aportó comparaciones con otras formas de lo que para ese momento se incluía bajo *Akodon (Abrothrix)*. En ese mismo trabajo, Reig (1987) describió una segunda especie fósil, *Akodon (Abrothrix) magnus*, también del Plioceno del sudeste

bonaerense. A lo largo de sus contribuciones, Reig (1972, 1978, 1987) destacó similitudes y diferencias entre *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* y los representantes vivientes de *Abrothrix* [que en su concepción incluía a las formas *A. (Ab.) hershkovitzi*, *A. (Ab.) lanosa*, *A. (Ab.) longipilis*, *A. (Ab.) sanborni* y *A. (Ab.) xanthorhina*], pero sobre todo con las formas de mayor tamaño corporal dentro de este taxón, es decir con *A. (Ab.) longipilis* e *A. (Ab.) illutea*. Para Reig (1987), al menos *A. (Ab.) kermacki* era una especie que indicaba “especialización, más que primitivéz” (Reig, 1978, p. 176) y que no representaba “una condición ancestral con respecto a cualquiera de las especies vivientes [de *Akodon (Abrothrix)*]” (Reig, 1978, p. 176). En esos mismos trabajos, Reig (1978, 1987) reconoció que algunos rasgos de estos taxones no eran típicos del subgénero *Akodon (Abrothrix)*, al menos en la concepción de la época. Por ejemplo, en su descripción de *A. (Ab.) magnus*, Reig (1987, p. 377) indicó como rasgo diagnóstico que “the ml clearly shows a metastylid, a character which has not been observed in any other specimen of *Abrothrix*”. Hay que tener en cuenta que esta asignación, así como la evaluación de los caracteres, fue realizada en el contexto de una tribu Akodontini que todavía incluía a los Abrotrichini.

Excepto por una breve mención efectuada por Pardiñas (1995), poniendo en duda la asignación genérica de *Akodon (Abrothrix) kermacki*, la situación taxonómica de estas formas no ha sido revisada. Más recientemente, un tercer taxón fósil, aparentemente referible a una nueva especie extinta de *Abrothrix*, procedente de niveles del Plioceno tardío de la Formación Uquía, provincia de Jujuy, fue sumariamente descrito e ilustrado por Ortiz *et al.* (2012a). Otros reportes recientes para Abrotrichini con edades más antiguas, como aquellos referidos por Pardiñas *et al.* (2010) para el Montehermosense, sobre la base de materiales inéditos, han sido revisados en el contexto de este trabajo y pueden ser provisoriamente descartados (P. Teta y U. Pardiñas, obs. pers.).

Nuevos trabajos de campo y la revisión de colecciones paleontológicas han resultado en el hallazgo de restos novedosos, entre los que se destacan algunos especímenes, todavía inéditos, referibles a *Akodon (Abrothrix) magnus*. Asimismo, el estudio de otros fósiles ha permitido corregir las identificaciones originales, aportando elementos para enmendar la diagnosis de taxones pobremente conocidos y redefinir relaciones genéricas y tribales. Por ejemplo, en una publicación de carácter póstumo, Reig (1994) describió una especie fósil del género *Scapteromys*, *S. hershkovitzi*, sobre la base de un fragmento craneano anterior. En el mismo trabajo, Reig (1994) incluyó en el hipodigma de este taxón a los restos de un individuo juvenil (MMP M-1079), pero advirtiendo que “the concept of *Scapteromys hershkovitzi* is based on the holotype. The other specimen is tentatively referred to the same species but it shows differences in morphology which could be an indication that we are dealing with another form” (Reig, 1994, p.108). Pardiñas (2014) estudió este ejemplar y lo reidentificó como *A. (Ab.) magnus*, permitiendo conocer por primera vez la morfología de los molares superiores de este taxón.

En este trabajo se revisó la situación taxonómica de las formas fósiles plio-pleistocénicas referidas por Reig (1978, 1987) como *Akodon (Abrothrix)*. Estos taxones resultan clave por su empleo en la calibración de filogenias moleculares (*e.g.* Parada *et al.*, 2013). Por un lado, se presentan nuevos materiales referibles a *A. (Ab.) magnus* que permiten construir una diagnosis enmendada y ampliar su descripción. Seguidamente, se discute la ubicación tribal de las formas *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* a partir de una reevaluación de las evidencias morfológicas disponibles y de un análisis integral de los Abrotrichini (*cf.* Reig, 1987; Teta, 2013). Finalmente, se efectúan una serie de consideraciones biocronológicas y biogeográficas a la luz de las nuevas hipótesis taxonómicas planteadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se revisaron todos los restos disponibles de Abrotrichini fósiles, incluyendo los hipodigmas de *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus*. Además, se estudió el ejemplar MMP M-1079, originalmente referido por Reig (1994) como *Scapteromys hershkovitzi* y reidentificado por Pardiñas (2014) como *A. (Ab.) magnus*. Los materiales estudiados están alojados en los siguientes repositorios de Argentina: Colección de Vertebrados Fósiles del Instituto Miguel Lillo (PVL, Tucumán), Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (MLP; La Plata), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN; Buenos Aires) y Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (MMP; Mar del Plata).

Como material comparativo se emplearon ejemplares actuales depositados en colecciones biológicas (véase un detalle en el Apéndice 1). La nomenclatura utilizada en la descripción de las estructuras dentarias corresponde a aquella propuesta por Reig (1977), con modificaciones que siguen a Hershkovitz (1993). El marco geocronológico corresponde a Cione & Tonni (1995).

Todos los materiales fueron estudiados bajo lupa binocular. Los especímenes depositados en el MMP estaban en general pobremente preparados y recubiertos de sustancias preservantes que dificultaron su examen y documentación fotográfica. Las medidas expresadas en milímetros fueron tomadas con ocular micrométrico adosado a lupa binocular (en los molares sólo se indican diámetros máximos y para las series yugales, la longitud alveolar) o con calibre digital. **Abreviaturas:** **I/i**, incisivos y molares superiores e inferiores, respectivamente; **MA**, millones de años; **mm**, milímetros.

PALEONTOLOGÍA DESCRIPTIVA

Orden RODENTIA Bowdich, 1821
 Familia CRICETIDAE Fischer, 1817
 Subfamilia SIGMODONTINAE Wagner, 1843

Akodon (Abrothrix) kermacki Reig, 1978
 (Figuras 1-3)

- 1969 *Akodon* sp. Reig & Linares, p. 643.
 1972 *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig, p. 212.
 1978 *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig, Reig, p. 173.
 1995 *Necromys kermacki* Pardiñas, p. 232.
 2002 *Abrothrix kermacki* Pardiñas, D'Elía & Ortiz, p. 218.

Material referido. MMP S-321 (holotipo): hemimandíbulas izquierda y derecha casi completas con i y m1-3, maxilar izquierdo y derecho con M1-3, coleccionados por G.J. Scaglia en el estrato IX de la Formación Chapadmalal (*sensu* Kraglievich, 1952), 500 m al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP S-222: hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G.J. Scaglia en el estrato VIII o IX de la Formación Chapadmalal, 650 m al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1067: fragmento anterior de hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G.J. Scaglia y E. Prina en el estrato IX de la Formación Chapadmalal, en la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1071: fragmento anterior de hemimandíbula derecha con i y m1-3, coleccionada por G.J. Scaglia en los niveles inferiores de la Formación Barranca de los Lobos, en los acantilados al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MLP 62.VII.27.84: fragmento anterior de hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G.J. Scaglia en asociación con el holotipo (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos

Aires, Argentina); MMP M-1154: hemimandíbula derecha incompleta con i y m1-3; coleccionada por G.J. Scaglia en asociación con el holotipo (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina).

Diagnosis. Un miembro de la subfamilia Sigmodontinae, caracterizado por la siguiente combinación de rasgos: tamaño mediano (serie molar superior ~5,4 mm); mandíbula robusta, con la proyección capsular bien desarrollada; incisivos robustos y anchos; M1 con procíngulo corto y ancho, fuertemente inclinado hacia el lado lingual y con flexo anteromediano poco profundo pero conspicuo; M3 sin evidencias de mesofoseta, con flexos linguales cortos, pero evidentes; m2 proporcionalmente corto, igual o menor en su longitud anteroposterior que el m3 (Figuras 1-3) (modificada de Reig, 1987).

Diagnosis. (modified from Reig, 1987): a member of the subfamily Sigmodontinae, characterized by the following combination of traits: size medium (upper molar row ~5,4 mm); mandible robust, with the capsular projection well developed; lower incisors robust and wide; M1 with a short and wide, noticeably oblique procingulum, with a visible, although weakly developed, anteromedian flexus; M3 without evidences of mesofossetus, with well defined lingual flexi; m2 proportionally short, subequal or less in its anteroposterior longitude than the m3 (Figures 1-3).

Descripción. Este taxón fue detalladamente descrito por Reig (1972, 1978, 1987), a cuya lectura remitimos. Sus rasgos principales se anotan arriba, en la diagnosis de la especie.

Comentarios. *Akodon (Abrothrix) kermacki* se diferencia de otras especies del género *Abrothrix* en varios rasgos dentarios, incluyendo la presencia de un flexo anteromediano bien

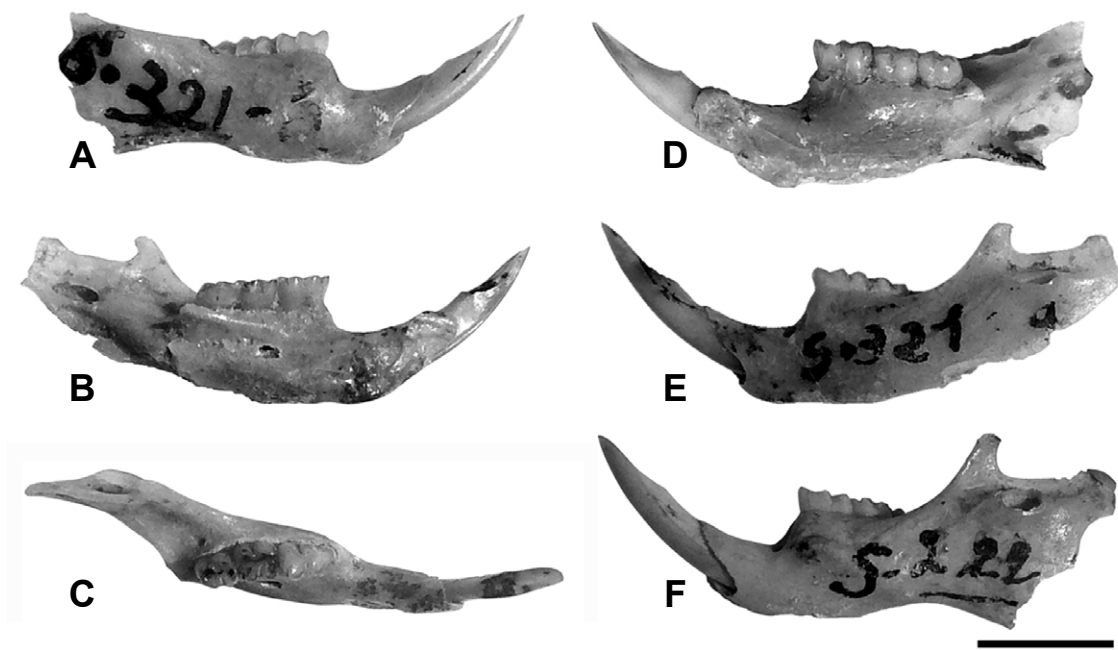


Figura 1. *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig: **A,D**, hemimandíbula izquierda, MMP S-321, holotipo, en vista labial y lingual; **B,E,C**, hemimandíbula derecha, MMP S-321, holotipo, en vista lingual, labial y dorsal; **F**, hemimandíbula izquierda, MMP S-322, en vista labial. Escala = 5 mm.

Figure 1. *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig: **A,D**: left hemimandible, MMP S-321, holotype, in labial and lingual views; **B, E, C**: right hemimandible, MMP S-321, holotype, in lingual, labial and dorsal views; **F**: left hemimandible, MMP S-322, in labial view. Scale = 5 mm.

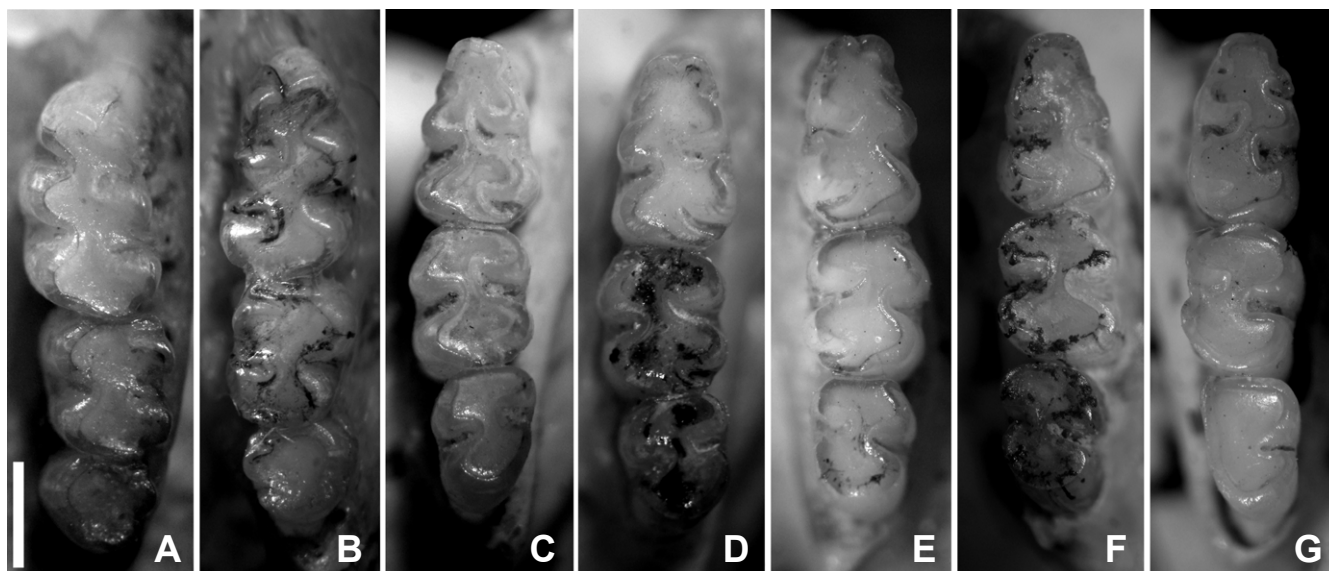


Figura 2. *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig: series molares superiores, **A**, izquierda; **B**, derecha (MMP S-321, holotipo) e inferiores; **C,D**, izquierdas (MMP S-222, MMP S-321); **E-G**, derechas (MMP S-321, MMP M-1154, MMP M-1071) en vista oclusal. Escala = 1 mm.

Figure 2. *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig: upper molars, **A**, left; **B**, right (MMP S-321, holotype); lower molars; **C,D**, left (MMP S-222, MMP S-321); **E-G**, right (MMP S-321, MMP M-1154, MMP M-1071) in occlusal view. Scale bar = 1 mm.

evidente en el M1, la orientación oblicua del procíngulo, la longitud del m3 igual o mayor que la del m2 y la ausencia de una mesofoseta en el M3 (Figura 3). La presencia de esta estructura en el M3 es típica de *Abrothrix*, donde se presenta invariablemente en todas las especies, ocupando una posición subcentral en el diente. Asimismo, *A. (Ab.) kermacki* posee una mandíbula más robusta, de diastema proporcionalmente más corta, con una proyección capsular para el incisivo muy desarrollada, a diferencia de las especies de *Abrothrix* donde esta estructura es menos conspicua (véase Reig, 1987 para un análisis detallado de este rasgo y una comparación entre *A. (Ab.) kermacki* y algunas especies de *Abrothrix*).

Distribución geográfica y estratigráfica. Plioceno medio a Pleistoceno más inferior (Chapadmalalense Superior-Barrancalobense); conocida únicamente para el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina (Reig, 1978, 1987).

Akodon (Abrothrix) magnus Reig, 1987
(Figuras 3-5; Tabla 1)

1987 *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig, p. 377.
1994 *Scapteromys hershkovitzi* Reig, p.107 (*partim*).
1995 *Abrothrix magnus* Pardiñas, p. 233.
2002 *Abrothrix kermacki* Pardiñas, D'Elía & Ortiz, p. 218.

Material referido. MMP M-551 (holotipo): hemimandíbula derecha con i y m1 y hemimandíbula izquierda con i y m1-2, ambas sin procesos, coleccionadas por G.J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué en cercanías de Baliza San Andrés (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1079: hemimandíbula derecha con i y m1, hemimandíbula izquierda con i y m2, ambas sin la rama ascendente, hemimaxilar derecho con M1-2

y alvéolo del M3 y hemimaxilar izquierdo con M1-3 y parte de la placa cigomática, todos los restos pertenecientes a un mismo individuo; coleccionados por Prina y G.J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué (parte inferior), 500 m al sur del arroyo Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1368: hemimandíbula derecha con i y m1-3, sin rama horizontal y con el borde inferior del ramus ausente, coleccionado por G.J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué, 500 m al sur de la "Bajada del Vivero" (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MACN 19559: fragmento anterior de hemimandíbula derecha con la porción anterior del i y m1-2, rota por detrás del m2, coleccionada por C. Quintana en sedimentos de la Formación Vorohué en cercanías del arroyo Lobería (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); MLP 95-V-19-4, hemimandíbula derecha con i y m1-2, rota posteriormente al m2 y con borde inferior del ramus incompleto, coleccionado por M. Lezcano en sedimentos de la Formación Vorohué en la bajada sur de Terrazas del Marquesado (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina); PVL 616 (Colección Rusconi 472): fragmento de hemimandíbula derecha con i y m1-3, sin rama ascendente y con el borde del ramus parcialmente completo, coleccionado por C. Rusconi en el "Chapadmalense" entre Golf y Las Brusquitas (partido de General Alvarado, Provincia de Buenos Aires, Argentina); El espécimen MACN 17257, una hemimandíbula izquierda incompleta con i y m1-2 coleccionada por J.L. Kraglievich en sedimentos de la Formación San Andrés (partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina), no pudo ser hallado en la colección de paleontología de este repositorio y se supone perdido (anteriormente, visto por UP en esa colección).

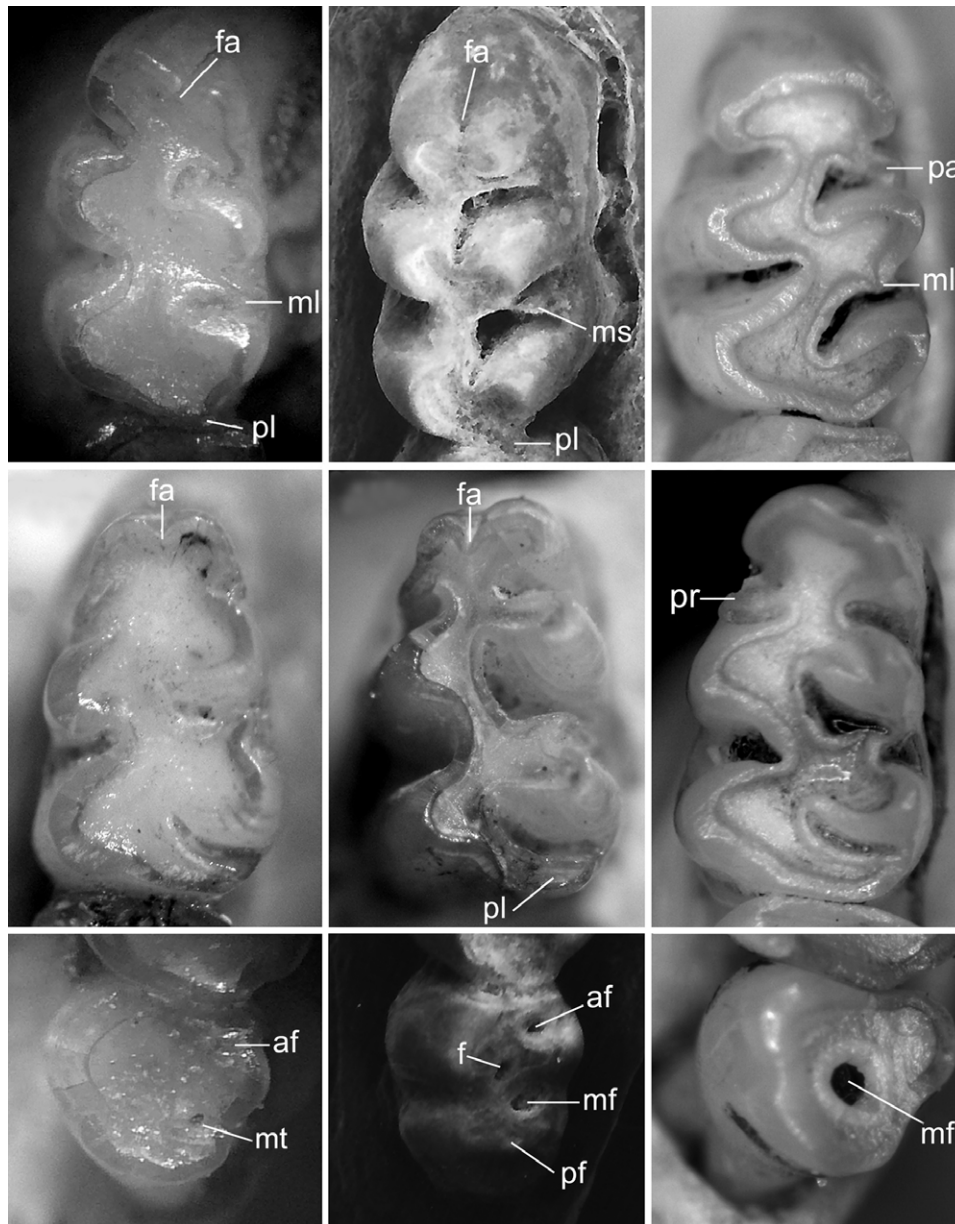


Figura 3. Primer (fila de arriba) y tercer (fila de abajo) molar superior y primer molar inferior (fila del medio) izquierdos de *Akodon (Abrothrix) kermacki* (columna izquierda, MMP S-321, holotipo), *A. (Ab.) magnus* (columna central, MMP M-1079, MMP M-551) y *Abrothrix longipilis* (columna derecha, UACH 1159). **Abreviaturas:** af, anteroflexo; f, foseta subcentral; fa, flexo/ido anteromediano; mf, mesofoseta; ml, mesolofa; ms, mesostilo; mt, metaflexo; pa, parastilo; pf, posterofoseta; pl, posterolofa/ido; pr, protostilido.

Figure 3. First (upper row) and third (bottom row) left upper molar and left lower first molar (middle row) *Akodon (Abrothrix) kermacki* (left column, MMP S-321, holotype), *A. (Ab.) magnus* (central column, MMP M-1079, M-551 MMP) and *Abrothrix longipilis* (right column, UACH 1159). **Abbreviations:** af, anteroflex; f, sub-fossa; fa, flex/id anteromedial; mf, mesofossete; ml, mesoloph; ms, mesostyle; mt, metaflex; pa, parastyle; mp, posterofossete; pl, posteroloph/id; pr, protostylid.

Diagnosis enmendada. Un miembro de la subfamilia Sigmodontinae, caracterizado por la siguiente combinación de rasgos (aquellos para los molares superiores y maxilar se basan en un ejemplar juvenil): tamaño mediano (serie molar superior ~5,9 mm); placa cigomática baja y angosta; mandíbula robusta, pero alargada; diastema igual o apenas mayor que la longitud combinada del m1-2; M1 con flexo anteromediano conspicuo, que divide al procíngulo en dos cónulos subcirculares, opuestos y subiguales; M3 subcilíndrico, con varias fosetas

que se vinculan con la posición del anteroflexo, mesoflexo y un posteroflexo vestigial, más una foseta redondeada y de ubicación central que se dispone entre el anteroflexo y la mesofoseta; m1 con fléxido anteromediano bien marcado, determinando un cónulo lingual suboval y oblicuamente orientado y otro redondeado y apenas más pequeño de posición labial; posterolólido primero orientado posteriormente y luego transversalmente; m3 comparativamente grande y de aspecto sigmoide (Figuras 3-5).

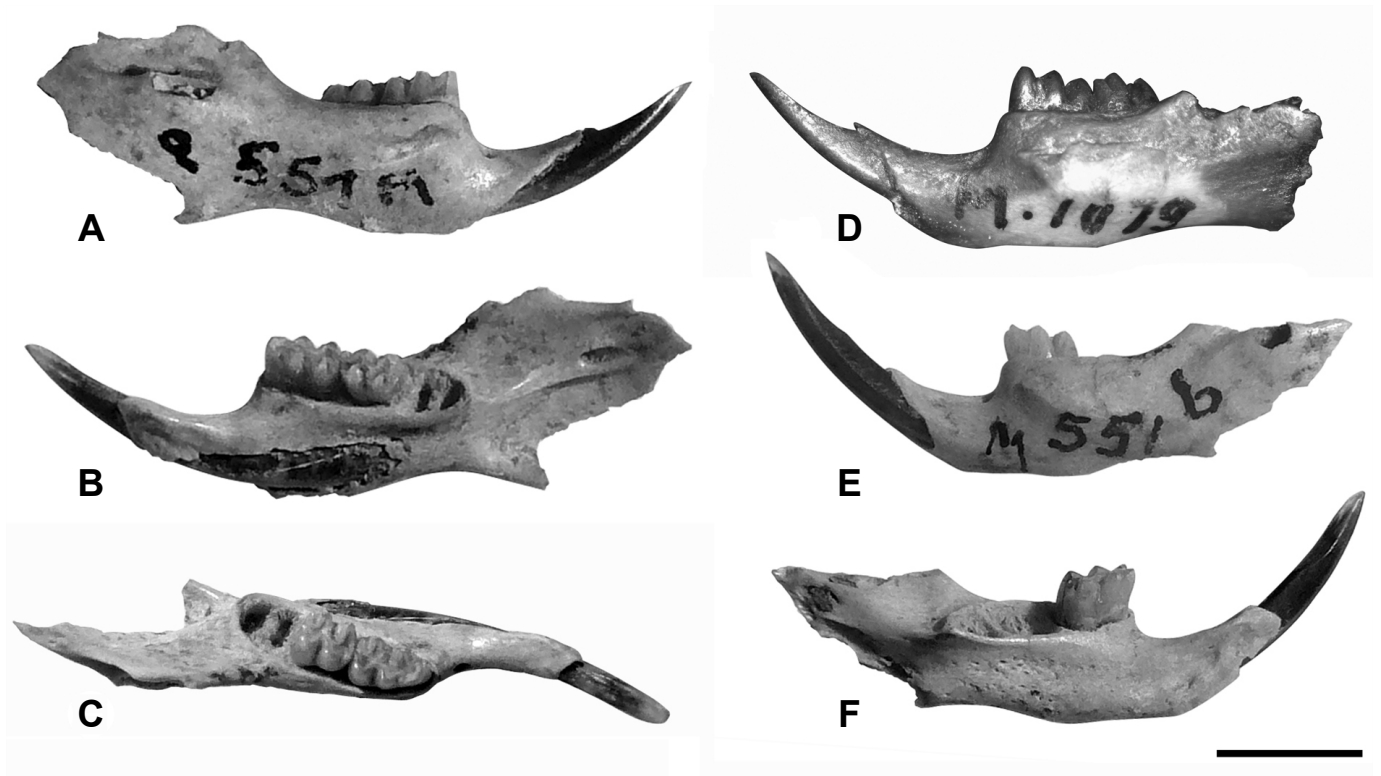


Figura 4. Hemimandíbulas de *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig: vistas labial (A, derecha; E, izquierda), lingual (B, derecha; G, izquierda) y dorsal (C, derecha) del holotipo (MMP M-551) y vista lingual de la hemimandíbula izquierda del ejemplar MMP M-1079 (D). Escala = 5 mm.

Figure 4. Hemimandibles of *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig: labial (A, right; E, left), lingual (B, right; G, left) and dorsal (C, right) views of holotype (MMP M-551) and left hemimandible of MMP M-1079 specimen (D) in lingual view. Scale bar = 5 mm.

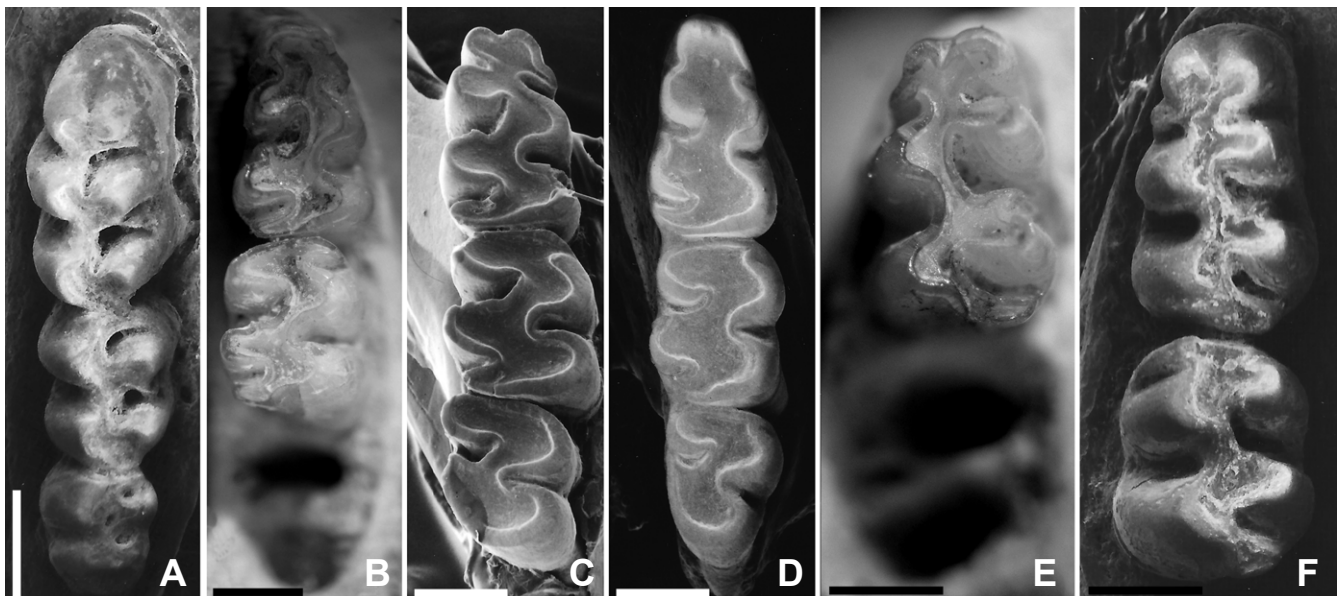


Figura 1. *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig: A, molares superiores derechos, MMP M-1079; B,C,D, molares inferiores izquierdos, MMP M-551 (holotipo), PVL 616, MMP S-321; E,F, molares inferiores derechos, MMP M-551 (holotipo), MMP M-1079, en vista oclusal. Escala = 1 mm.

Figure 1. *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig: A, right upper molars, MMP M-1079; B,C,D, left lower molars, MMP M-551 (holotype), PVL 616, MMP S-321; E,F, right lower molars, MMP M-551 (holotype), MMP M-1079, in occlusal view. Scale = 1 mm.

Tabla 1. Medidas (mm) para ejemplares de *Akodon (Abrothrix) magnus* (Plioceno, Argentina). ¹Medidas tomadas de Reig (1987: Tabla 1).**Table 1.** Measurements (mm) for specimens of *Akodon (Abrothrix) magnus* (Pliocene, Argentina). ¹Measurements taken of Reig (1987: Tabla 1).

	MMP M-551 (derecha) ¹	MMP M-551 (izquierda)	MMP M-136	MMP M-1079	MMP S-407 ¹	MLP 95-V- 19-4	MACN 19559	MACN s/n	MACN s/n
Largo m1	2,42	2,46	2,24	2,4	2,32	2,36	2,4	2,62	2,51
Ancho m1	1,55	1,67	1,52	1,6	1,47	1,48	1,56	1,66	1,67
Largo m2	1,93	-	1,92	1,88	1,8	1,92	1,84	-	1,92
Ancho m2	1,61	-	1,52	1,6	1,52	1,6	1,6	-	1,68
Largo m3	-	-	-	-	1,8	-	-	-	-
Ancho m3	-	-	1,28	-	1,25	-	-	-	-
Largo M1	-	-	-	2,84	-	-	-	-	-
Ancho M1	-	-	-	1,64	-	-	-	-	-
Largo M2	-	-	-	1,8	-	-	-	-	-
Ancho M2	-	-	-	1,6	-	-	-	-	-
Largo M3	-	-	-	1,4	-	-	-	-	-
Ancho M3	-	-	-	1,4	-	-	-	-	-
Longitud alveolar M1-3	-	-	-	5,96	-	-	-	-	-
Longitud alveolar m1-3	6,4	6,36	-	6,15	6,14	-	-	-	-
Ancho placa cigomática	-	-	-	2,7	-	-	-	-	-
Ancho incisivo	0,87	0,96	0,8	0,74	0,77	0,9	0,94	-	-
Profundidad incisivo	1,36	1,36	1,3	1,12	1,34	1,46	1,59	-	-
Largo diastema	4,22	4,31	4,31	4,15	4,2	4,3	4,22	-	-
Altura ramus bajo m1	3,96	3,94	-	4	4,48	-	-	-	-

Emended diagnosis. A member of the subfamily Sigmodontinae, characterized by the following combination of traits (those traits for the upper molars and maxillae are based on a juvenile individual): size medium (upper molar row ~5,9 mm); zygomatic plate low and narrow; mandible robust and long; diastema equal or slightly larger than the combined length of m1-2; M1 with a conspicuous anteromedian flexus, that divides the procingulum in two subcircular, nearly opposite and subequal, conules; M3 subcylindrical, with several fossetes linked to the position of the anteroloph, mesoflexus, and a vestigial posteroloph, plus a fourth fossete, rounded and centrally placed, disposed between the anteroflexus and the mesofossetus; m1 with an anteromedian flexid well marked, determining a subovate lingual conule obliquely oriented and another rounded and slightly smaller labially placed; posterolophid first oriented posteriorly and then transversally; m3 comparatively large and sigmoid shaped (Figuras 3-5).

Descripción. La morfología de los molares superiores y maxilar se conoce sólo para un ejemplar juvenil; en este individuo, la placa cigomática es baja y angosta, con los bordes anterior y posterior rectos y subparalelos; el paladar es corto (*sensu* Hershkovitz, 1962), determinado por forámenes incisivos largos que penetran entre las series molares hasta

el nivel del protocono en el M1 y una fosa mesopterigoidea cuyo borde anterior se ubica sobre el plano posterior del M3.

El ramus de la mandíbula es relativamente bajo y alargado, aunque robusto; la diastema es poco profunda, apenas más larga que la longitud combinada del m1-2 y su punto más anterior se sitúa aproximadamente al nivel del plano alveolar; el foramen mentoniano es grande y redondo, se ubica sobre la pared póstero-labial de la diastema y es bien visible en norma dorsal y sólo parcialmente visible en norma lateral; la cresta masetérica está moderadamente desarrollada, alcanzando por adelante el procíngulo del m1 y disponiéndose por encima del foramen mentoniano (Figura 4); las ramas inferior y superior se unen a la altura del hipocónido o hipofléxido del m1 y se continúan como un reborde único; el proceso coronoides nace en la cara posterior del m2 y se eleva gradualmente sin ocluir lateralmente la visual del m3.

La corona de los molares superiores son crestadas; las cúspides principales son de contornos redondeados y se ubican opuestamente; el M1 es proporcionalmente largo y estrecho, con el procíngulo reducido y parcialmente dividido por un flexo anteromediano que es delgado sobre el borde del diente y se ensancha como una foseta sobre el fondo; esta estructura confluye con un anteroflexo estrecho, pero que penetra más allá de la línea media del diente, aislando al

cónulo labial; el cónulo lingual es subcircular y mayor que el labial; el anterolofio es muy delgado y se une a un parastilo poco evidente; el paraflexo y el metaflexo son penetrantes y sobrepasan la línea media, su orientación es primero transversa, pero sobre la mitad del diente se inflexionan profundamente hacia atrás; el paracono se une al mesostilo a través de un paralófulo poco diferenciado; el M2 es subrectangular, aunque algo más estrecho posteriormente; el metacono es apenas más corto que el paracono y el protocono es más pequeño que el hipocono; un paralófulo es evidente en relación al paracono; los flexos labiales son semejantes a los del M1, tanto en su penetración como orientación; el posteroflexo se expresa como una posterofoseta superficial pero persistente; el hipoflexo es amplio pero poco penetrante; el M3 es subcilíndrico, apenas más largo en sentido anteroposterior; el anteroflexo, el mesoflexo y el posteroflexo están reducidos a fosetas subcirculares de tamaño desigual; una cuarta foseta, subcentral, se ubica entre el anteroflexo y la mesofoseta; el hipoflexo es poco penetrante, pero bien evidente sobre la cara lateral del diente (Figuras 3-4).

Los incisivos inferiores son robustos, con el esmalte anaranjado, la carilla de desgaste extensa y la fisura de dentina alargada; los molares tienen el esmalte grueso y tendencia al crestado; el m1 presenta un procíngulo reducido, con conúlidos subiguales y subcirculares, determinados por la presencia de un fléxido anteromediano marcado pero poco profundo; la expresión del protofléxido es moderada, enmarcado anteriormente por un cíngulo anterolabial corto en algunos especímenes; el hipofléxido es amplio anteroposteriormente, con el fondo levemente dirigido hacia adelante; las áreas de los proto- e hipocónido son subiguales; el metalófidio es transverso y apenas globoso; el entolófidio es oblicuo y sobresale lingualmente con respecto a los demás lófidios del mismo lado; el mesolófidio se expresa variablemente según el individuo; el mesofléxido es amplio en sentido anteroposterior, penetrando más allá de la línea media del diente; el múrido posterior está bien delimitado por un distofléxido, determinando un posterolófidio apenas oblicuo, de contorno espatulado y moderadamente largo; el m2 es más largo que ancho; el protofléxido está bien expresado aunque es corto; el hipofléxido es amplio en sentido anteroposterior, con el fondo dirigido levemente hacia adelante; el distofléxido está bien marcado; los meta- y entolófidio son subiguales y casi transversos; el mesolófidio es más corto que en el m1; el posterolófidio tiene forma de espátula y se proyecta posteriormente; el m3 es grande y moderadamente sigmoide, sin evidencias de protofléxido o con una leve muesca en su lugar; el hipofléxido es penetrante, transverso y estrecho en sentido anteroposterior; el metalófidio es redondeado y el mesofléxido corto, moderadamente amplio en sentido anteroposterior y con el fondo suavemente dirigido hacia delante; el m1 presenta una raíz anterior grande, una posterior y una accesoria labial de posición media; m2 y 3 presentan dos raíces, una anterior y otra posterior, bien desarrolladas, de contorno oval y comprimidas anteroposteriormente (Figura 5).

Comentarios. A diferencia de las otras especies incluidas en *Abrothrix*, *Akodon (Abrothrix) magnus* posee una mandíbula

proporcionalmente más robusta, con la diastema relativamente más corta, igual o apenas mayor que la longitud combinada del m1-2. En el M1 persiste un flexo anteromediano conspicuo, que divide al procíngulo en dos cónulos subcirculares, opuestos y subiguales. El M3 es subcilíndrico, con una figura oclusal compleja, incluyendo varias fosetas que se vinculan con las posiciones del anteroflexo, mesoflexo y un posteroflexo vestigial, más una foseta redondeada y de ubicación central que se dispone entre el anteroflexo y la mesofoseta. En el m1 se destaca un fléxido anteromediano bien marcado que determina un cónulo lingual suboval y oblicuamente orientado y otro redondeado y apenas más pequeño de posición labial y un posterolófidio que primero toma una orientación posterior y luego tuerce transversalmente. Al menos en el holotipo, hay un metastilido reducido, pero evidente. Comparativamente, el m3 es grande y de aspecto sigmoide (Figura 5).

Distribuciones geográfica y estratigráfica. Plioceno superior (Vorohuense) del sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina (Reig, 1987). Restos referibles a este taxón fueron recientemente recuperados en la localidad de Nono, Córdoba, en sedimentos pliocénicos de la Formación Cura Brochero (P. Teta, U. Pardiñas y L. Cruz, obs. pers.).

DISCUSIÓN

Posición tribal de *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus*

Varios de los caracteres referidos como diagnósticos de *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* plantean dudas razonables sobre su ubicación en *Abrothrix*. En ambos taxones, la morfología de los molares presenta rasgos que no se verifican en ninguna otra especie de ese género. Las características del M3 son elocuentes en este sentido, por cuanto en *Abrothrix* este diente es subcilíndrico, casi sin trazas de flexos, excepto por la presencia de una mesofoseta relativamente grande, redondeada y de posición central. Tanto *A. (Ab.) kermacki* como *A. (Ab.) magnus* poseen un M3 de figura oclusal más o menos compleja, con los flexos labiales moderadamente a bien marcados y, al menos en el caso de *A. (Ab.) magnus*, también con una clara indicación de hipoflexo. Del mismo modo, ambos taxones poseen procíngulos en los que se destacan flexos/idos anteromedianos poco profundos pero conspicuos, como aquellos que típicamente se registran en Akodontini. Llamativamente, casi todos estos rasgos fueron advertidos por Reig (1972, 1978, 1987) quien, en las comparaciones con otras especies, los consideró como parte de la variabilidad morfológica de *Abrothrix*. Esta situación supone cierta contradicción de parte de Reig (1987, p. 358), ya que este autor, en su definición del subgénero *Akodon (Abrothrix)*, consideró que el flexo/ido anteromediano sería un rasgo "obsolete or completely absent". Sin embargo, puesto en el contexto de lo que Reig (1978, 1987) entendía por *Akodon*, o más en general, de su concepción de Akodontini (englobando *Abrothrix*), la inclusión de *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* en un subgénero del primero resultaba una opción razonable y coherente con su marco epistemológico (Reig, 1987, p. 364). Aún así, no queda claro porqué este

autor minimizó algunas diferencias entre estos taxones y la noción que el mismo tenía de *Akodon* (*Abrothrix*) (e.g. la presencia de un metastilido en el m1 de *A. (Ab.) magnus*, un rasgo que según Reig, 1987 "...has not been observed in any other specimen of *Abrothrix*" o la ya discutida presencia de flexo/ido anteromediano en el M1/m1).

Con las evidencias disponibles, pero sin evaluarlas en el contexto de un estudio filogenético formal, es difícil expedirse sobre la ubicación taxonómica de *Akodon* (*Abrothrix*) *kermacki* y *A. (Ab.) magnus*. En principio, y a juzgar por las marcadas diferencias morfológicas (véase una comparación detallada en Reig, 1987, p. 377), ambas formas podrían corresponder a dos géneros distintos. La ubicación tribal de ambas especies, descartada su inclusión en Abrotrichini, merece un mínimo comentario. Al menos preliminarmente, consideramos que tanto "*A. (Ab.) kermacki*" como "*A. (Ab.) magnus*" (el uso de las comillas, de aquí en adelante, indica la incertidumbre en relación a la posición genérica de estos fósiles) serían representantes de la tribu Akodontini. Esta hipótesis se fundamenta en varios rasgos de la morfología dentaria, incluyendo la presencia de un flexo/ido anteromediano en el M1/m1; mesolofolofido reducido y usualmente fusionado al paralofolofido; posterolofolofido coalescente con el metalofolofido; posteroflexo reducido a obsoleto; placa cigomática moderadamente desarrollada y baja; paladar ancho y corto y forámenes incisivos largos (Reig, 1987, p. 364). Aunque algunas de estas características se repiten también en la tribu Abrotrichini, la combinatoria de estados que se presenta en "*A. (Ab.) kermacki*" y "*A. (Ab.) magnus*" no ha sido registrada en ninguno de los géneros de esa tribu, al menos vivientes (Teta, 2013); a su vez, la morfología de ciertas estructuras (e.g. de los primeros y terceros molares superiores) son por completo atípicas para Abrotrichini, pero muy frecuentes en Akodontini (cf. Reig, 1987).

Biocrón de la tribu Abrotrichini y biogeografía

Si se descarta la hipótesis de que tanto "*Akodon* (*Abrothrix*) *kermacki*" como "*A. (Ab.) magnus*" serían representantes plio-pleistocénicos de Abrotrichini, el resto fósil de edad más antigua que efectivamente pertenece a esa tribu es el recientemente referido como aff. *Abrothrix* para la Formación Uquía (Plioceno medio-Pleistoceno temprano; Ortiz *et al.*, 2012a,b). En efecto, el análisis cladístico de cien de caracteres morfológicos y dos genes, uno mitocondrial y el otro nuclear, sugiere que el taxón identificado como aff. *Abrothrix* es hermano de *Ab. jelskii* (Teta, 2013). Esta no es una situación trivial, ya que "*A. (Ab.) kermacki*" -con edad en ~3.25 MA- fue utilizado como punto de calibración de relojes moleculares para el grupo corona del género (e.g. Parada *et al.*, 2013). Por el contrario, una calibración más precisa debería considerar que la separación entre *Ab. jelskii* y aff. *Abrothrix* habría ocurrido hacia el Plioceno medio-superior y que, en consecuencia, la separación de los dos clados principales de Abrotrichini habría acontecido en forma previa a ese momento. Para Parada *et al.* (2013), la edad para el grupo corona de Abrotrichini se remontaría al Plioceno, mientras que para otras tribus de Sigmodontinae se extendería al Mioceno.

Rodríguez-Serrano *et al.* (2008), utilizando como punto de calibración la división de *Akodon*/*Necromys* (basada en el fósil *Necromys bonapartei*; otro taxón de situación taxonómica incierta (U. Pardiñas, obs. pers.), estimaron un origen para Abrotrichini en ~5 MA (transición Mioceno/Plioceno) y un proceso posterior de radiación entre 3.5 y 2.5 MA.

Desde un punto de vista biogeográfico, la presencia en el norte de Argentina de una especie fósil de *Abrothrix* hipotéticamente vinculada con *Ab. jelskii* es consistente con la distribución de este último taxón, que actualmente ocupa la Puna y Cordillera de los Andes desde las provincias de Jujuy y Salta, hasta el centro de Perú (Sanborn, 1947; Jayat *et al.*, 2013). Un segundo aspecto destacable de la hipótesis taxonómica que aquí se propone es que no habría registros extra-limitales para *Abrothrix*, tal como se infería del esquema propuesto por Reig (1978, 1987). En la concepción de este autor (Reig, 1986), tanto *Akodon* (*Abrothrix*) como *Chelemys* y *Notiomys* (incluyendo *Geoxus*) se habrían diferenciado en algún lugar de la Cordillera de los Andes al sur de los 25° de latitud, como resultado de un evento austral de dispersión de la tribu Akodontini a través de esta cadena montañosa y desde un "área de diferenciación original" (ADO, sobre el significado y alcance de este concepto, véase Reig, 1986) ubicada en la Puna del norte de Argentina y Chile y sur de Bolivia (Reig, 1986, p. 426). Secundariamente, *Abrothrix* se habría desplazado por las tierras bajas al este de la Patagonia para alcanzar durante el Plioceno el sudeste de la región Pampeana (Reig, 1986). Para Reig (1978), esta hipótesis era consistente con otros registros de pequeños mamíferos pliocénicos en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, incluyendo elementos actualmente típicos del área andina meridional, como los roedores caviomorfos *Pithanotomys* (para Reig, 1986, un sinónimo junior de *Aconaemys*) y *Abrocoma* y previamente, para el Montehermosense, de marsupiales cenolestidos (Reig, 1978, p. 176). Más recientemente, Rodríguez-Serrano *et al.* (2008) han invocado escenarios dispersivos similares para explicar la presencia de "*A. (Ab.) kermacki*" y "*A. (Ab.) magnus*" en la región pampeana. Estos autores mencionan al menos otros dos eventos de dispersión para el género *Abrothrix*, uno que habría originado la distribución actual del género entre el centro de Chile y Tierra del Fuego y un segundo que habría generado los taxones andinos *Ab. andina* y *Ab. jelskii*, alcanzando por el norte el centro de Perú.

Para Reig (1986), los Andes australes habrían actuado como un ADO secundaria de la tribu Akodontini. En la concepción taxonómica actual, esta hipótesis no se altera mayormente, pudiéndose considerar que esta región geográfica funcionó como ADO primaria de la tribu Abrotrichini. Tal y como lo sugieren Rodríguez-Serrano *et al.* (2008), el aislamiento de los bosques templados del sur de América del Sur, que empezó con el establecimiento de la Diagonal Árida sudamericana hace 5 MA, seguramente jugó un papel principal en la diversificación de este grupo. Para estos autores, el aislamiento de esta formación florística habría ocurrido conjuntamente con la diferenciación de un ancestro fosorial, adaptado a ambientes boscosos a ecotonales, que dio origen a este clado.

La situación de “*Akodon (Abrothrix)*” *kermacki* y “*A. (Ab.)*” *magnus* resulta en un signo de advertencia sobre el estatus taxonómico de otras formas fósiles, que desde su descripción no han sido revisadas. El panorama sistemático de los Sigmodontinae ha cambiado substancialmente en los últimos 25 años, especialmente en cuanto a los límites y contenidos de distintas tribus (e.g. Smith & Patton, 1999; D’Elía, 2003; Weksler, 2006; Weksler *et al.*, 2006; Salazar-Bravo *et al.*, 2013); contra esto, ninguna de las especies descritas por Reig (1978, 1987, 1980, 1994) ha sido revisada desde una perspectiva moderna o en un contexto filogenético explícito (Pardiñas *et al.*, 2002). Sin embargo, algunas de estas formas [e.g. “*A. (Ab.)*” *kermacki*, *N. bonapartei*] han sido repetidamente utilizadas para calibrar relojes moleculares (e.g. Smith & Patton, 1999; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2008; Parada *et al.*, 2013). Así, las implicancias de una reevaluación de aquellos taxones descritos durante las décadas de 1970-1990 (e.g. Reig, 1978, 1987, 1980, 1994) no sólo se limitan a los aspectos taxonómicos, sino también biogeográficos y cronológicos, jugando un papel fundamental en la discusión sobre la evolución de este grupo de mamíferos en América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a S. Bargo y M. Reguero (MLP), G. D’Elía (UACH), A. Dondas (MMP), D. Flores (MACN) y A. Kramarz (MACN) por facilitar el ingreso a las colecciones biológicas a su cuidado y por el préstamo de materiales. Dos revisores anónimos contribuyeron con sus comentarios a mejorar la claridad de este manuscrito. Este trabajo fue financiado con fondos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 2011, #164) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2008, #0547).

REFERENCIAS

- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Parte II. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciencias Zoológicas*, **4**:309-732.
- Cañón Valenzuela, C. 2012. *Sistemática molecular de los roedores de la tribu Abrotrichini (Cricetidae: Sigmodontinae)*. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Tesis de Maestría, 111 p.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 1995. Una nueva escala bioestratigráfica y cronológica para el Cenozoico tardío de la parte austral de América del Sur. In: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, p. 47-74 (Monografías 14).
- D’Elía, G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, **19**:307-323. doi:10.1016/S0748-3007(03)00071-9
- D’Elía, G.; Pardiñas, U.F.J.; Teta, P. & Patton, J.L. 2007. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, **71**:187-194.
- Ellerman, J.R. 1941. *The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae*. London, British Museum of Natural History, 690 p.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zoology*, **46**:1-524.
- Hershkovitz, P. 1993. A new central Brazilian genus and species of sigmodontine rodent (Sigmodontinae) transitional between akodonts and oryzomyines, with a discussion of muroid molar morphology and evolution. *Fieldiana, Zoology*, **75**:1-18.
- Jayat, J.P.; Ortiz, P.E. & González, R.F. 2013. First record of *Abrothrix jelskii* (Thomas, 1894) (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in Salta province, northwestern Argentina: filling gaps and distribution map. *Check List*, **9**:902-905.
- Ortiz, P.E.; García López, D.A.; Babor, M.J.; Pardiñas, U.F.J.; Alonso Muruaga, P.J. & Jayat, J.P. 2012a. Exceptional Late Pliocene microvertebrate diversity in northwestern Argentina reveals a marked small mammal turnover. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **361-362**:21-37. doi:10.1016/j.palaeo.2012.07.012
- Ortiz, P.E.; Jayat, J.P. & Pardiñas, U.F.J. 2011. Fossil sigmodontine rodents of Northwestern Argentina: taxonomy and paleoenvironmental meaning. In: J.A. Salfity & R.A. Marquillas (eds.) *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, SCS Publisher, p. 301-316.
- Ortiz, P.E.; Jayat, J.P. & Stepan, S.J. 2012b. A new fossil phyllotine (Rodentia, Sigmodontinae) from the late Pliocene in the Andes of northern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**:1429-1441. doi:10.1080/02724634.2012.707998
- Ortiz, P.E. & Pardiñas, U.F.J. 2001. Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Tafi (Tucuman, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana*, **38**:3-26.
- Osgood, W.H. 1943. *The mammals of Chile*. Chicago, Field Museum of Natural History, 268 p.
- Parada, A.; Pardiñas, U.F.J.; Salazar-Bravo, J.; D’Elía, G. & Palma, R.E. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**:960-968. doi:10.1016/j.ympev.2012.12.001
- Pardiñas, U.F.J. 1995. Los roedores cricétidos. In: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, p. 229-256 (Monografías 14).
- Pardiñas, U.F.J. 1999. *Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la Región Pampeana (sector Este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Tesis de doctorado, 283 p.
- Pardiñas, U.F.J. 2014. New data on *Scapteromys hershkovitzi* Reig, 1994 (Rodentia: Cricetidae) from the Pliocene of Argentina. *Ameghiniana*, **50**:593-597. doi:10.5710/AMGH.27.09.2013.642
- Pardiñas, U.F.J.; D’Elía, G. & Ortiz, P.E. 2002. Sigmodontinos Fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical*, **9**:209-252.

- Pardiñas, U.F.J.; Teta, P. & D'Elía, G. 2010. Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. In: J. Polop & M. Busch (eds.) *Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina*, Editorial Universidad Nacional de Córdoba, p. 9-36.
- Reig, O.A. 1972. *The evolutionary history of the South American cricetid rodents*. University of London, Ph.D. Thesis, 451 p.
- Reig, O.A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology*, **181**:227-241. doi:10.1111/j.1469-7998.1977.tb03238.x
- Reig, O.A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*, **2**:164-190.
- Reig, O.A. 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology*, **192**:257-281. doi:10.1111/j.1469-7998.1980.tb04233.x
- Reig, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.) *High altitude tropical biogeography*, Oxford University Press, p. 404-439.
- Reig, O.A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Fieldiana, Zoology*, **39**:347-400.
- Reig, O.A. 1994. New species of Akodontine and Scapteromyine rodents (Cricetidae) and new records of *Bolomys* (Akodontini) from the upper Pliocene and middle Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana*, **31**: 99-114.
- Reig, O.A. & Linares, O.J. 1969. The occurrence of *Akodon* in the Upper Pliocene of Argentina. *Journal of Mammalogy*, **50**:643-647.
- Rodríguez-Serrano, E.; Palma, R.E. & Hernández, C.E. 2008. The evolution of ecomorphological traits within the Abrotrichini (Rodentia: Sigmodontinae): a bayesian phylogenetics approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**:473-480. doi:10.1016/j.ympev.2008.05.012
- Salazar-Bravo, J.; Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*, **42**:250-261. doi:10.1111/zsc.12008
- Sanborn, C.C. 1947. Geographical races of the rodent *Akodon jelskii* Thomas. *Fieldiana, Zoology*, **31**:133-142.
- Smith, M.F. & Patton, J.L. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution*, **6**:89-128. doi:10.1023/a:1020668004578
- Teta, P. 2013. *Relaciones filogenéticas de la tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Tesis de Doctorado, 174 p.
- Teta, P.; Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. 2006. "Abrotrichinos". In: R.M. Barquez; M.D. Díaz & R.A. Ojeda (eds.) *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución*, Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, p. 192-197.
- Weksler, M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomyine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **296**:1-149.
- Weksler, M.; Percequillo, A.R. & Voss, R.S. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, **3537**:1-29.

Received in March, 2014; accepted in December, 2014.

Apéndice 1. Listado de los especímenes recientes de *Abrothrix* estudiados. **Abreviaturas:** **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; **CNP**, Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina; **UACH**, Colección de Mamíferos de la Universidad Austral, Valdivia, Chile; **MVZ**, Museum of Vertebrate Zoology, California, Estados Unidos.

Appendix 1. List of recent *Abrothrix* specimens studied. **Abbreviations:** **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; **CNP**, Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina; **UACH**, Colección de Mamíferos de la Universidad Austral, Valdivia, Chile; **MVZ**, Museum of Vertebrate Zoology, California, USA.

Abrothrix andina (n = 16): ARGENTINA: Mendoza, Plaza de Mula, ladera del Aconcagua (C 3500, 3501, 3502, 3503, 3504, 3505). CHILE: Parinacota, Parinacota (UACH 006, 007, 009, 010), Putre (UACH 3588, 4207, 4209), Tarapacá, Chungará, Lago Chungará (UACH 2275, 2277, 2876).

Abrothrix hirta (n = 45): ARGENTINA: Chubut, 1 km E Lago Blanco (CNP 1286, 1365), Sierra de Tepuel, Cañadón de La Madera (CNP 2690, 2802, 2835, 2860, 2862), Extremo W-SW Lago Blanco (CNP 374, 378, 502, 1208, 1257); Santa Cruz, Estancia Cerro Ventana (CNP 2789), Estancia La Ensenada (1769, 2698, 2712, 2720, 2728, 2736, 2822, 2823, 2825), extremo E Lago Burmeister (CNP 2762), Río Ecker, 500 m aguas abajo casco Estancia Casa de Piedra, Santa Cruz (CNP 2691). CHILE: Los Lagos, Osorno, Puyehue, Pampa Frutilla (UACH 3731, 3732, 3734), Valle La Picada (UACH 1858, 1876, 1877, 1878, 1879, 1880, 1881, 1882, 4078, 4079, 4081, 4082, 4084, 4085, 4086, 4089, 4092, 4093).

Abrothrix illutea (n = 13): ARGENTINA: Catamarca: Andalgalá (MACN 50.434); Las Chacritas, aprox. 28 km NNW of Singuil, sobre Ruta Provincial N° 1, 1888 m (CNP 1484, 1488); Tucumán: aprox. 10 km S of Hualinchay, sobre el camino a Lara, 2300 m (CNP 1483, 1489), Cerro Tafi Viejo, 1000 m (MACN 33.239, 3270), El Naranjal (MACN 17539); Quebrada de Los Sosa (MACN 17458); Cerro de Vipos, 1000 m (MACN 3240, 3241, 12355, 12511).

Abrothrix jelskii (n = 7): ARGENTINA: Jujuy, Sierra de Zenta (MACN 27.75, 27.76, 27.77, 27.130, 31.116). PERÚ: Puno, 4,5 km NE (MVZ 173062, 173063).

Abrothrix lanosa (n = 9): ARGENTINA: Tierra del Fuego, Bahía Zaratiegui (CNP 1374, 1376, 1384), Laguna Verde (CNP 1377, 1380, 1383), Ushuaia, CADIC (CNP 1394, 1396, 1398).

Abrothrix longipilis (n = 20): CHILE: Coquimbo, La Serena, Comuna de Elqui, Fundo El Salitre (UACH 2667, 2669), Parque Nacional Fray Jorge (UACH 1159, 1161, 1163, 1166, 1168, 1170, 1172, 1174, 1176, 2474, 2676, 2678, 2680, 1163, 1168, 1171, 1172, 1175, 1176), Quebrada de Las Vacas (UACH 2671, 2670, 2672); Valparaíso, Parque Nacional La Campana (UACH 5618, 5619, 5620).

Abrothrix olivacea (n = 28): ARGENTINA: Chubut, Estancia Talagapa (CNP 1017, 1216), Pico Salamanca (CNP 2154, 2156, 2157, 2163); Santa Cruz, 4 km W Punta Quilla, s/RP 288 (CNP 2556, 2557), Estancia Cerro del Paso (CNP 2543, 2553), Estancia Cerro Ventana (CNP 2541, 2552), Estancia Don Braulio (CNP 2560), Río Gallegos (CNP 3458); Tierra del Fuego, Estancia Harberton (CNP 2632, 2671), Glaciar Le Martial (CNP 2551, 2563), Laguna Kosovo (CNP 2535), Puesto río Milna (CNP 2565), Río Grande, Estancia María Luisa (CNP 2531), Estancia San Martín (CNP 2545, 2546, 2550), Ushuaia, CADIC (CNP 1394, 2530, 2538, 2580).

Abrothrix sanborni (n = 16): CHILE: Los Lagos, Chiloé, Cocauque (UACH 2106, 2107, 2108, 2109, 2111). CHILE: Los Lagos, Osorno, Valle La Picada (UACH 1432, 1435, 2080, 2081, 2082, 2083, 2087, 2089, 2091, 2094, 2096).