

Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos pleistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal



Damián VOGLINO¹ y Ulyses F. J. PARDIÑAS²

Abstract. SIGMODONTINE RODENTS (MAMMALIA: RODENTIA: CRICETIDAE) AND OTHER MICROMAMMALS FROM NORTHERN BUENOS AIRES PROVINCE (ARGENTINA): PALEOENVIRONMENTAL RECONSTRUCTION FOR THE UPPERMOST ENSENADAN. We studied taxonomical and paleoenvironmental aspects of a micromammal assemblage recovered from Pleistocene sediments in Ramallo (33° 29' S, 60° 01' W, Ramallo county, Buenos Aires province). The bearing sediments can be referred to the uppermost part of the Ensenada Formation (Ensenadan Stage, Biozone of *Tolypeutes pampaeus*) aged little younger than 0.78 Ma. The following sigmodontine rodents were recorded: *Akodon* cf. *A. azarae* (Fisch.), *Necromys* cf. *N. benefactus* (Thos.), *Scapteromys* cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus*, *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens* (Waterh.), *Calomys* cf. *C. laucha*-*C. musculus*, *Graomys* cf. *G. griseoflavus* (Waterh.), *Reithrodon auritus* (Fisch.), and an unidentified genus. The Ramallo assemblage supports the hypothesis that the specific structure of modern sigmodontine fauna in Buenos Aires province was settled during the Ensenadan. An integral analysis including all the biotic evidences collected in the Ramallo section (rodents, marsupials, plant macrofossils, mollusks, and insects) indicates a transition from wet and warm conditions to dry and cold ones. The former conditions are suggested by the development of a *Celtis tala* Gill. ex Planch. wood, similar to those presently occurring in Ramallo area. The latter conditions are evidenced by the record of extralocal Central-Patagonian marmosines and rodents (e.g., *Lestodelphys* sp., *Microcavia* sp.) and the absence of *C. tala*. This environmental and climatic change took place above the Matuyama-Brunhes boundary, at the end of the Ensenadan stage, indicating a delay between the paleomagnetic reversion and the environmental deterioration in northeastern Buenos Aires province.

Resumen. Se estudiaron aspectos taxonómicos y paleoambientales de un agregado de micromamíferos coleccionado en sedimentos pleistocénicos de Ramallo (33° 29' S, 60° 01' O, partido de Ramallo, provincia de Buenos Aires). Los sedimentos portadores pueden referirse a la parte superior de la Formación Ensenada (Piso Ensenadense, Biozona de *Tolypeutes pampaeus*) con una edad algo más joven que 0,78 Ma. Se registraron los siguientes roedores Sigmodontinae: *Akodon* cf. *A. azarae* (Fisch.), *Necromys* cf. *N. benefactus* (Thos.), *Scapteromys* cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus*, *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens* (Waterh.), *Calomys* cf. *C. laucha*-*C. musculus*, *Graomys* cf. *G. griseoflavus* (Waterh.), *Reithrodon auritus* (Fisch.) y un género indeterminado. La composición taxonómica del agregado de Ramallo robustece la hipótesis que la estructura específica de las comunidades vivientes de sigmodontinos se alcanza, en la región pampeana, durante el Ensenadense. Un análisis integral de las evidencias paleobiológicas del perfil de Ramallo indica la transición entre condiciones cálidas y húmedas hacia otras frías y secas. Las primeras son sugeridas por el desarrollo de una comunidad característica de bosques de *Celtis tala* Gill. ex Planch. similar a la que se verifica actualmente en Ramallo. Condiciones frías y secas son evidenciadas por el registro de marmosinos y roedores extralocales de afinidades centrales y patagónicas (e.g., *Lestodelphys* sp., *Microcavia* sp.) y la ausencia de *C. tala*. Este cambio climático se verifica por arriba del límite Matuyama-Brunhes, indicando un desacople entre la reversión paleomagnética y el deterioro ambiental en el norte de la provincia de Buenos Aires.

Key words. Argentina. Pleistocene. Límite Matuyama-Brunhes. Sigmodontinae. Taxonomy. Paleoenvironments.

Palabras clave. Argentina. Pleistoceno. Matuyama-Brunhes Boundary. Sigmodontinae. Taxonomía. Paleoambientes.

Introducción

El conocimiento de las asociaciones de roedores muroideos del Ensenadense (Plioceno más superior-Pleistoceno medio, entre < 2 y < 0,78 Ma; Cione y Tonni, 2001) está fundamentalmente restringido -en

la Argentina- a localidades al sur de los 36° S. Esta situación es parcialmente consecuente con una pérdida, en el nordeste de la provincia de Buenos Aires, de los yacimientos paleontológicos clásicos (e.g., "Toscas del Río de la Plata", Puerto de Ensenada). Dicha pérdida y, más aún, un menor énfasis en su prospección durante las últimas décadas, puede atribuirse a la expansión de los ejidos urbanos o restricciones por procesos naturales (e.g., oscilaciones hidrométricas del sistema fluvial Paraná-Plata, problemas de visibilidad por cobertura vegetal).

Las primeras menciones sobre sigmodontinos de esta antigüedad en el área norte de la provincia de Buenos Aires fueron efectuadas por Ameghino (1889),

¹Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional La Plata, 122 y 60, 1900 La Plata, Argentina.

²Área Geología y Paleontología, Centro Nacional Patagónico, Casilla de Correo 128, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. ulyses@cenpat.edu.ar

quien describió restos de *Necomys conifer* Amegh., posteriormente redeterminados como *Akodon azarae* (Fischer) (véase Massoia y Pardiñas, 1993), exhumados en el conocido yacimiento de las "Toscas del río de La Plata" (exposiciones entre Capital Federal y Olivos). Las detalladas recolecciones efectuadas en esta misma localidad por Henigg hacia la década de 1930 permitieron a Rusconi (1931) describir dos nuevos muroideos, *Reithrodon olivensis* y *?Ptyssophorus rotundatus*, cuyos status taxonómicos aún permanecen inciertos (Pardiñas, 1999a). En la última década, la prospección de algunas canteras para la extracción de "tosca" en los alrededores de La Plata, ha brindado nuevos conjuntos de vertebrados fósiles. Entre éstos se destaca el de Cantera Hernández, que comporta por lo menos dos sigmodontinos, *Reithrodon auritus* y *Graomys* sp. (Tonni *et al.*, 1988, 1999b; Pardiñas, datos no publicados).

En este trabajo se estudian los aspectos taxonómicos y paleoambientales de un agregado de micromamíferos (principalmente roedores sigmodontinos) proveniente de sedimentos pleistocénicos expuestos en las barrancas del río Paraná, en la localidad de Ramallo (Buenos Aires). La combinación de la información aportada por estos roedores junto a otras evidencias bióticas (*e.g.*, moluscos, vegetales, insectos) ha permitido reconstruir, con cierto grado de detalle, la evolución paleoambiental del área en el lapso inmediatamente posterior al límite paleomagnético Brunhes-Matuyama (Ensenadense cuspidal).

Marco ambiental

La localidad de estudio se ubica 100 metros aguas arriba del puerto de Ramallo, sobre la margen derecha del río Paraná (33° 31' 30" S, 60° 00' 05" O, partido de Ramallo, provincia de Buenos Aires; figura 1). El partido de Ramallo se caracteriza por amplias lomadas eólicas (con máximas altitudes de 75 ms.n.m.) y una red hidrográfica afluyente del río Paraná, de pendiente nordeste (EASNE, 1973). La fisonomía regional ha dado origen al concepto de Pampa Ondulada (*sensu* Difrieri, 1958). Las exposiciones de sedimentos en las barrancas del río Paraná alcanzan espesores de hasta 20 m. La región se caracteriza por el dominio de tres ambientes bien diferenciados, que en un perfil perpendicular al río Paraná son la pampa ondulada, la barranca y la planicie de inundación (figura 2).

Desde un punto de vista climático, la información disponible más cercana -para el presente siglo- corresponde a la registrada por la Estación Experimental del INTA de San Pedro (33° 41' S y 59° 41' O). Para el período 1965-2002, el promedio anual de lluvias fue de 1082,3 mm y la temperatura media anual de 17° C, definiendo un clima subhúmedo-húmedo sin

defecto de agua y mesotermal B2 en la clasificación de Thornthwaite (EASNE, 1973).

La región ha sido profundamente modificada por actividad antrópica (tanto agrícola-ganadera como explotación forestal y urbanización) y por invasión de vegetación exótica, desde los inicios de la colonización española (Morello *et al.*, 2000). La inferencia fitogeográfica para momentos previos a la etapa de mayor transformación -esto es, los últimos 100 años- indica la existencia de tres unidades florísticas (Parodi, 1939, 1940; Burkart, 1957; Cabrera, 1968). En el área, en función de las diferencias topográficas y edáficas que plantean los tres ambientes previamente señalados, se generan importantes variaciones en la vegetación (figura 2), igualmente condicionadas por las grandes fluctuaciones hidrológicas (Bonetto y Wais, 1992). La planicie de inundación comporta diversas comunidades entre las que se destaca el bosque de ribera (Distrito de las Selvas Mixtas; provincia Paranense *sensu* Cabrera, 1976). Esta unidad es dominada por unas pocas especies arbóreas, principalmente por *Salix humboldtiana* Willd. y *Tessaria integrifolia* Ruiz et Pav., que se establecen en sitios con elevada tasa de cambio geomorfológico (Liotta, 2001). Otras comunidades emplazadas en este ambiente periódicamente inundable son seibales, juncales, totorales, pajonales y matorrales ribereños. Adosado contra la barranca del río Paraná se desarrolla el cordón de bosques xerófilos (denominado "talar") correspondiente al Subdistrito del Tala (provincia del Espinal; Cabrera, 1976) o reconocido como una comunidad edáfica dentro de la provincia Pampeana (Cabrera y Willink, 1980). Es integrado por varias especies de porte arbóreo como *Celtis tala* Gill. ex Planch., *Phytolacca dioica* L., *Schinus* cf. *S. longifolius* (Lindl.) Speg., *Jodina rhombifolia* H. et A., *Acacia caven* (Mol.) Mol., *Sambucus australis* Cham. et Schlecht, *Geoffroea decorticans* (Gill.) Burkart, *Acanthosyris spinescens* (Mar. et Eichl.) y, en sectores más restringidos, *Prosopis alba* Griseb. Hoy día, esta unidad se encuentra reducida a escasos parches (Faggi y Encabo, 1987; Chebez y Haene, 1991; Haene *et al.*, 1996; Voglino *et al.*, 2001), que no permiten visualizar su real expresión de principios y mediados del siglo XX (Parodi, 1940; Burkart, 1957). Finalmente, ya en el interior, dominaba gran parte de la región una estepa gramínea climática (distrito Pampeano Oriental de la provincia Pampeana; Cabrera, 1976). En la actualidad ha sido básicamente reemplazada por agroecosistemas, aunque se preservan relictos en la parte alta de las barrancas o en las proximidades de los valles de inundación de los arroyos.

Zoogeográficamente, en el nordeste de la provincia de Buenos Aires los mamíferos revelan una región ecotonal con elementos vinculados tanto a las selvas ribereñas (Dominio Subtropical *sensu* Ringuelet, 1961)

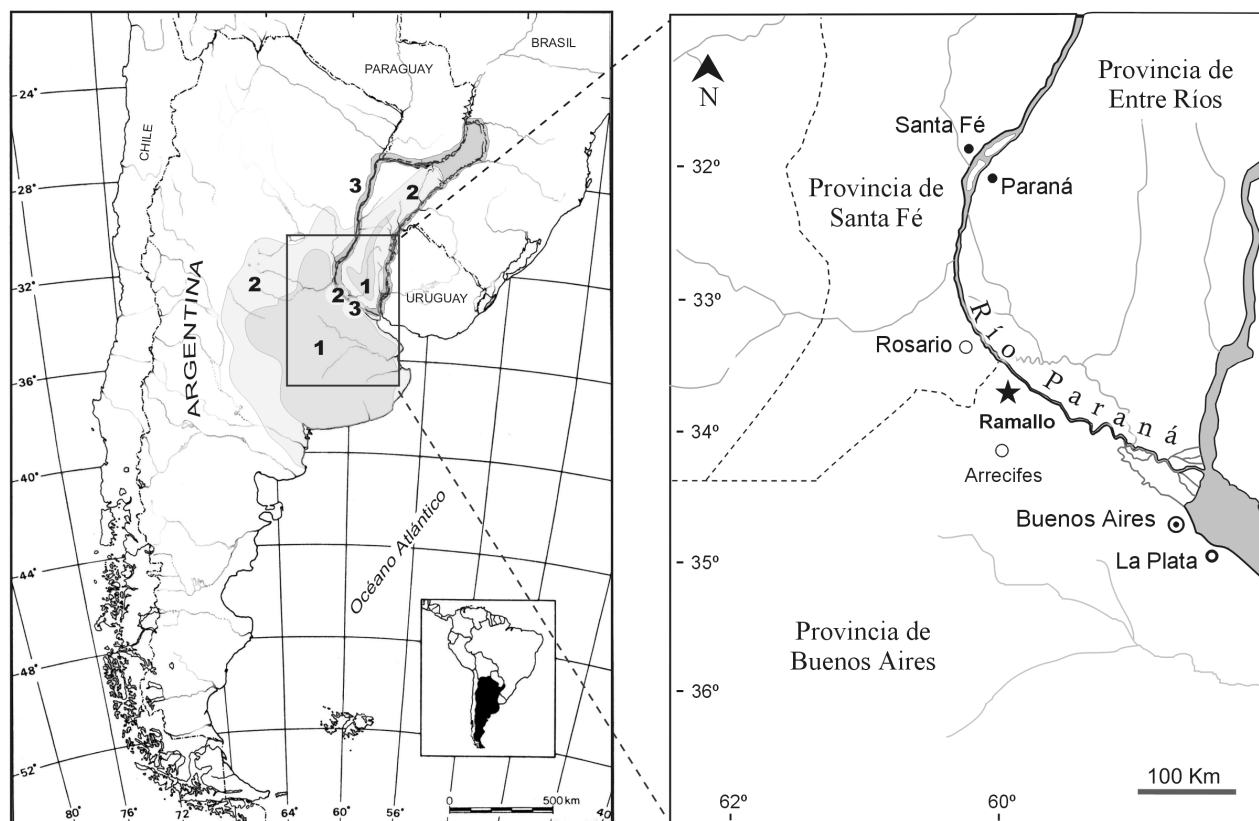


Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad de Ramallo (provincia de Buenos Aires) y unidades fitogeográficas regionales de acuerdo a Cabrera (1976): 1. provincia Pampeana; 2. provincia del Espinal; 3. provincia Paranense / *Geographic location of Ramallo (Buenos Aires Province) and regional phytogeographic units following Cabrera (1976): 1. Provincia Pampeana; 2. Provincia del Espinal; 3. Provincia Paranense.*

como al pastizal pampeano (Dominio Pampásico). Micromamíferos frecuentes en la primera unidad son los sigmodontinos *Bibimys torresi* Massoia, *Deltamys kempi* Thomas, *Holochilus brasiliensis* (Desmarest), *Oligoryzomys delticola* Thomas, *Oxymycterus rufus* (Fischer), *Scapteromys aquaticus* Thomas y el marmosino *Gracilinanus agilis* (Burmeister) (Galliari *et al.*, 1991). Los agroecosistemas se caracterizan por una fauna empobrecida, dominada por *Akodon azarae* (Fischer), *Calomys laucha* (Fischer), *C. musculinus* (Thomas), *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse) y el caviomorfo *Cavia aperea* Erxleben. Muy poco se sabe sobre la fauna de los talaes, debido a la fragmentación de los mismos y a la falta de estudios específicos. Un perfil ambiental construido sobre datos obtenidos en relevamientos mastofaunísticos integrales del área de Ramallo revela la siguiente composición de micromamíferos terrestres (figura 2): a) en la planicie de inundación se destaca, entre los roedores sigmodontinos, *S. aquaticus* como elemento más conspicuo, junto con *H. brasiliensis* y frecuencias subordinadas de *A. azarae* y *O. flavescens*; los marsupiales marmosinos están representados por *Gracilinanus agilis*; b) en los pastizales de campos altos y agroecosistemas dominan *A. azarae*, *Calomys* spp. y *Necomys benefactus* (Thomas). Otras es-

pecies frecuentes en el Delta Inferior del río Paraná, como los sigmodontinos *B. torresi*, *D. kempi*, *O. delticola* y *O. rufus*, no alcanzan en su distribución actual la región de estudio.

Estratigrafía y cronología

El perfil esquemático de la figura 3, producto del trabajo de campo de uno de los autores (D.V.), ilustra la sucesión estratigráfica de la barranca del río Paraná en el área de Ramallo. Las exposiciones presentan una altura cercana a los 15 m, estando constituidas por sedimentos limosos o franco-limosos en su parte superior, tornándose arenosos hacia la base. En todo el espesor son frecuentes los depósitos lenticulares verdosos, laminados, crotovinas y acumulaciones calcáreas de considerable desarrollo lateral.

Los sedimentos portadores (unidad sedimentaria [US] 8) del agregado de micromamíferos estudiado se encuentran hacia la base de la exposición, presentando cuatro sectores (de abajo hacia arriba, figura 3):

Sector A. Depósitos conglomerádicos integrados por clastos de "tosca" lenticulares a subredondeados, con dimensiones de apro-

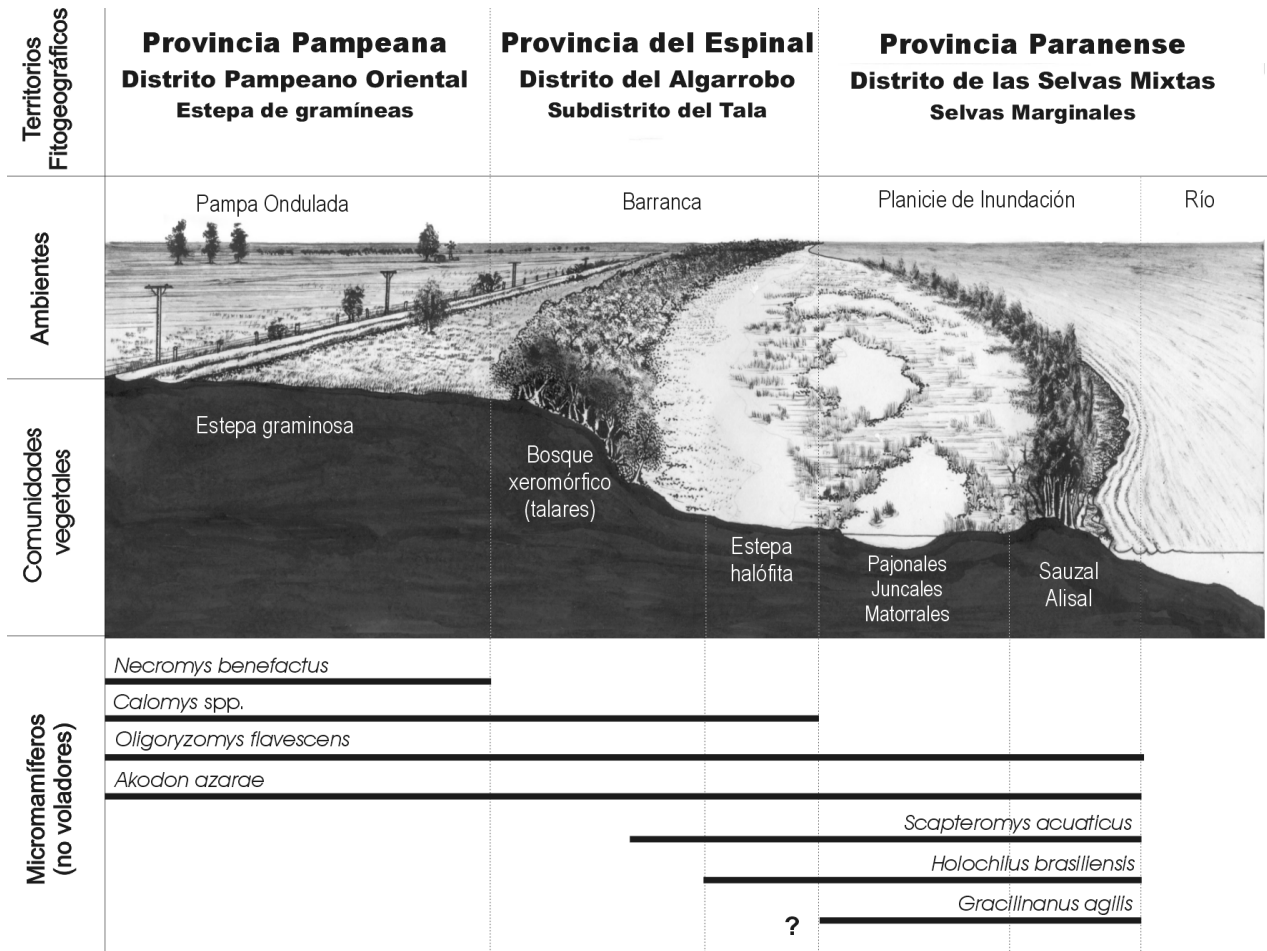


Figura 2. Perfil longitudinal esquemático, perpendicular al río Paraná en la localidad de Ramallo (Buenos Aires), mostrando las principales comunidades vegetales presentes actualmente y los micromamíferos asociados. / *Longitudinal schematic profile, perpendicular to Paraná river at Ramallo (Buenos Aires) depicting the main modern vegetational communities and associate micromammals.*

ximadamente 20 x 50 mm, contenidos por una matriz de pelitas rodadas de entre 1 y 5 mm de diámetro. Ambos elementos texturales se encuentran aglutinados por un limo arenoso, friable, con presencia de canales radiculares y una marcada porosidad. Hacia la cúspide de este sector, las dimensiones y la proporción de los clastos disminuyen gradualmente. Color 10YR 6/3 (*pale brown*). Espesor promedio 0,4 m.

Sector B. Limos arenosos, altamente porosos, tornándose francos hacia la cúspide. En algunos sectores se observan finos agregados granulares de textura arcillosa. En toda la masa se destaca su moderada resistencia a la presión entre los dedos. Presenta estructuras laminares referibles a paleocanales. El contacto con el sector C es neto. Color: hacia la base 10 YR 7/2 (*light gray*); hacia la cúspide 10 YR 6/3 (*pale brown*). Espesor promedio 1 m.

Sector C. Limos en agregados granulares finos a gruesos, presentando una débil resistencia a la presión. Se destaca la intercalación de arenas muy finas y diamicton (formando masas caóticas compuestas por pequeños clastos angulosos de limolitas, bloques de arcillitas de estructura laminar y fragmentos óseos, contenidos por una matriz pelítica). Abundantes artesas e impresiones radiculares. Se observan bioturbaciones características, representadas por tubos meniscados. Color: 10 YR 6/3 (*pale brown*); en las concentraciones de arenas 10 YR 7/3 (*very pale brown*); en las concentraciones de arcillas 10 YR 8/3 (*very pale brown*). Espesor promedio 1 m.

Sector D. Limos arenosos con presencia de vitroclastos, de masa débilmente coherente y frágil. Contiene gran cantidad de concre-

ciones de carbonato de calcio de formas redondeadas o ramificadas y bancos calcáreos de extensión regional. Color: 10 YR 7/3 (*very pale brown*) en sectores de consistencia deleznable; 10 YR 6/3 (*pale brown*) en sectores parcialmente diagenizados. Espesor promedio 1 m.

La mayor parte de los restos de roedores sigmodontinos aquí estudiados fueron coleccionados en el sector A y en la parte basal del sector B.

El sector A suprayace en discordancia erosiva a un nivel paleoedáfico (US 9; figura 3), con un espesor entre 0,8 y 1,5 m y marcada continuidad regional (180 km aproximadamente; observado en las localidades de Campana, Baradero, San Pedro, Ramallo, San Nicolás y Villa Constitución; nordeste de la provincia de Buenos Aires y sur de Santa Fe). Es destacable, en los niveles superiores de este paleosuelo y en el sector C, la presencia de materiales vítreos ("escorias"). Por su parte, el sector A (principalmente en los niveles basales) presenta acumulación de microesférulas; algunas de éstas, con diámetros de 500 a 1000 micrometros, revelan una composición básicamente carbonosa

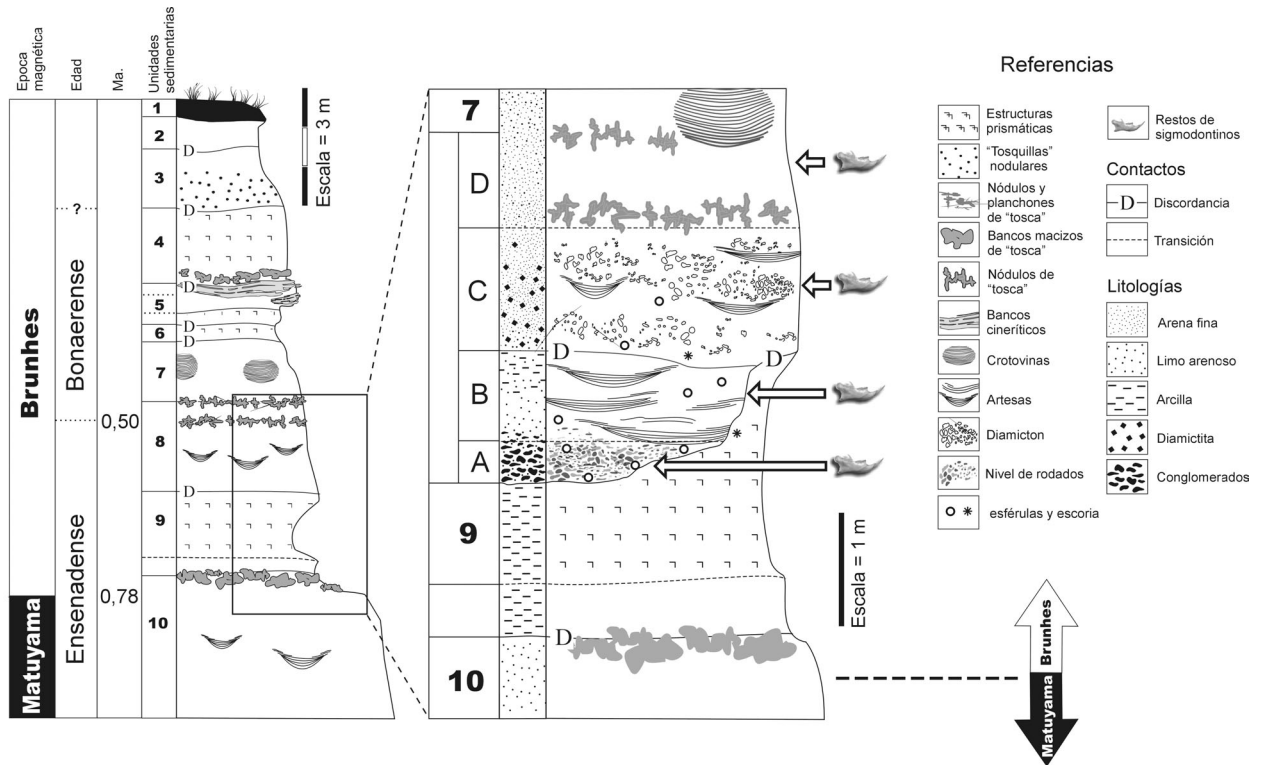


Figura 3. Perfil estratigráfico integrado de las barrancas del río Paraná en la localidad de Ramallo (Buenos Aires, Pleistoceno medio) con detalle de los niveles portadores de los restos de sigmodontinos estudiados. / Integrated stratigraphical section of río Paraná cliffs at Ramallo (Buenos Aires, Middle Pleistocene) with details of the fossil sigmodontines bearing-levels.

(Schultz y Zarate, com. pers., 1999), mientras otras, de composición desconocida, tienen aspecto hialino. Blasi y Dangavs (1996) también han hallado esférulas en sedimentos Ensenadenses del nordeste de la provincia de Buenos Aires, asociándolas a impacto meteorítico.

Existen limitados antecedentes sobre estudios estratigráficos detallados para el sector más norteño de la provincia de Buenos Aires y sur de Santa Fe (e.g., Roth, 1888; Burckhardt, 1907; Frenguelli, 1946). Nabel *et al.* (1990, 1993, 1999) encuadran los depósitos en un marco de unidades formales, en el tramo de barrancas entre San Pedro y Baradero, utilizando controles magnetoestratigráficos y litológicos. Estos autores refieren los términos inferiores y medios de la secuencia sedimentaria a la Formación Ensenada (Ensenadense), restringiendo el superior a la Fm. Buenos Aires (Bonaerense). Asimismo, destacan la importancia de un nivel paleoedáfico (geosuelo Hisisa; Nabel *et al.*, 1993), en la base del cual se encuentra el límite paleomagnético Matuyama-Brunhes (MBB), constituyendo un indicador cronomagnetoestratigráfico de carácter regional (Nabel, 1993; véase también Tonni *et al.*, 1999b).

Desde un punto de vista cronológico, los hallazgos de vertebrados fósiles en la secuencia de Ramallo y las relaciones estratigráficas estudiadas permiten aco-

tar con cierto grado de precisión la antigüedad del depósito portador de los micromamíferos aquí analizados. El nivel paleoedáfico observado en Ramallo (US 9, figura 3) corresponde al geosuelo Hisisa (Nabel *et al.*, 1990, 1993). En este contexto, el MBB -acotado mundialmente en 0,78 Ma- se ubicaría en la base del perfil de Ramallo, posiblemente debajo de la base de la US 9. El sector C (US 8; figura 3) del perfil de Ramallo es portador de restos de mamíferos extintos, entre los cuales se destacan por su utilidad bioestratigráfica *Scelidodon* sp. y *Theriodictis platensis* Mercerat. Recientemente, Prevosti y Palmqvist (2001) han revisado los hallazgos de *T. platensis*, restringiendo claramente la parte superior de su biocron al Ensenadense cuspidal. Los agregados de micromamíferos de los sectores A y B pueden ubicarse, entonces, en la parte más cuspidal de la Formación Ensenada, teniendo como cronología máxima 0,78 Ma. La edad del límite Ensenadense-Bonaerense ha sido recientemente discutida por varios autores (Cione y Tonni, 1999; Tonni *et al.*, 1999b; MacFadden, 2000). A pesar de algunas posiciones encontradas, parece existir un consenso en que este límite es más joven que 0,78 Ma y que el Ensenadense se extiende, en su porción cuspidal, en la época paleomagnética Brunhes. Cione y Tonni (1999) han fijado tentativamente el deslinde entre am-

bos pisos (*i.e.*, Ensenadense y Bonaerense) en torno a los 0,5 Ma, siendo algo más antiguo -0,6 Ma- para MacFadden (2000).

Un aspecto, que debe evaluarse en detalle, es la posible significación cronológica de la concentración de materiales vítreos y esférulas de las US 8 y 9. Diversos autores indican una relación entre reversiones magnéticas y microesférulas de vidrio, puntualizando un pico de abundancia de estas últimas en coincidencia con el MBB. El impacto de un asteroide o un cometa en el sudeste de Asia hace *ca.* 0,80 Ma (Izett y Obradovich, 1992) habría originado una dispersión de vidrio y tectitas cubriendo más del 10% de la superficie de la Tierra (Schnetzler y McHone, 1996; Wang *et al.*, 2000). En las secuencias marinas estos materiales fueron registrados inmediatamente debajo del MBB (Schneider *et al.*, 1992); pero en el loess de China se encontraron por encima de dicho límite paleomagnético. Zhou y Shackleton (1999) atribuyeron esta discrepancia a la existencia de magnetismo remanente no detectado, originado a cierta profundidad en la corteza terrestre (véase también Pillans, 2003). En este contexto, las esférulas y escorias registradas en el perfil de Ramallo, próximas al MBB, representan una potencial herramienta de correlación, cuya datación podría ser decisiva para confirmar los estudios paleomagnéticos regionales.

Material y métodos

Los restos estudiados son molares aislados y fragmentos cráneo-mandibulares obtenidos por uno de los autores (D.V.) mediante tamizado en húmedo de los sedimentos portadores. En algunos casos fueron recolectados directamente de las exposiciones. Todos forman parte de las colecciones del Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (MLP).

El criterio taxonómico y sistemático adoptado es el sustentado en Galliari *et al.* (1996) con modificaciones acordes a la literatura posterior (en el tratamiento tribal de los "Scapteromyini", se siguen los resultados de Smith y Patton, 1999 y D'Elia *et al.*, en prensa). En la descripción de los molares se sigue a Reig (1977). El contexto geocronológico y cronoestratigráfico utilizado en la discusión es el elaborado por Cione y Tonni (2001 y las referencias allí citadas). Las medidas de los molares fueron tomadas con ocular micrométrico adosado a lupa binocular Wild-M5; en todos los casos son máximas, en las series dentarias son alveolares, y se expresan en milímetros. Las fotografías fueron procesadas en el Servicio de Microscopía Electrónica del Museo de La Plata.

Otras abreviaturas utilizadas en el texto: ap, diámetro antero-posterior; M1, M2, M3, m1, m2, m3, nomenclatura para primer, se-

gundo y tercer molar superior e inferior, respectivamente; t, diámetro transversal.

Descripción del material

Roedores sigmodontinos

Tribu, gen. et sp. indet.

Material referido. MLP 00-VI-10-16, seis fragmentos de incisivos inferiores, un fragmento de incisivo superior, un fragmento de hemimandíbula edéntula, un fragmento de hemimaxilar edéntulo y un fragmento anterior de hemimandíbula derecha.

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Tribu ORYZOMYINI Vorontzov, 1959

Oligoryzomys cf. *O. flavescens* (Waterhouse)

Figura 4.A

Material referido. MLP 00-VI-10-15, M1 derecho (individuo adulto viejo).

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Descripción. Este molar presenta una corona crestada, contorno subelíptico y avanzado desgaste; el procíngulo es amplio y ha perdido todo rastro del flexo anteromediano; el anterolofa resulta coalescente con el paralofo, a la par que el mesolofa se conserva con posición transversa; el metaflexo está reducido a una metafosea; presenta cuatro raíces, la más pequeña (accesoria) de posición central con respecto al área total del diente.

Medidas. M1 ap = 1,60; M1 t = 0,84.

Comentarios. Este es uno de los géneros con situación taxonómica y nomenclatorial más compleja dentro de los sigmodontinos (Musser y Carleton, 1993). A pesar de los esfuerzos realizados por diversos autores a fin de lograr un panorama clarificado de las numerosas entidades descritas (*e.g.*, Myers y Carleton, 1981; Myers *et al.*, 1995; Bonvicino y Weksler, 1998), persisten problemas especialmente para las especies que habitan en tierras bajas tropicales y subtropicales. Desde la década de 1960 (Langguth, 1963; Massoia y Fornes, 1964a; Massoia, 1973) quedó establecida la presencia, en el nordeste de la provincia de Buenos Aires, de dos especies claramente diferenciables. Estas son *Oligoryzomys flavescens* y *O. delticola*, esta última restringida a ambientes ribereños palustres y de selva marginal. El molar aquí estudiado puede referirse a la primera a base de sus medidas.

Tribu AKODONTINI Vorontzov, 1959

Akodon cf. *A. azarae* (Fischer) Figura 4.B

Material referido. MLP 00-VI-10-12, fragmento de hemimandíbula derecha con los m1-2 y alvéolo del m3 (individuo adulto), M1 derecho aislado, sin procíngulo y m1 y m3 izquierdos aislados;

MLP 00-VI-10-23, hemimandíbula derecha con m1-3 y postcráneo asociado (individuo adulto).

Procedencia estratigráfica. Sector A (MLP 00-VI-10-12); sector B (MLP 00-VI-10-23).

Descripción. La hemimandíbula es robusta, con la proyección capsular bien desarrollada y el foramen mentoniano visible en norma dorsal. En el m1 el procíngulo está bien desarrollado, con un fléxido antero-mediano visible a ojo desnudo; el múrido anterior es ancho y las áreas de los proto- e hipocónido subtriangulares y subiguales; el mesolófido se aprecia reducido y el posterolófido conservado. El m2 presenta un protofléxido evidente, al igual que un corto cíngulo labial y los fléxidos linguales están bien desarrollados. El m3 está bien simplificado, aunque con el hipofléxido persistente.

Medidas. MLP 00-VI-10-12, hemimandíbula, m1 ap = 1,72; m1 t = 1,00; m2 ap = 1,24; m2 t = 0,96; m1-3 = 4,08. M1 t = 1,08. m1 ap = 1,80; m1 t = 1,04. m3 ap = 1,12; m3 t = 0,84. MLP 00-VI-10-23, hemimandíbula, m1 ap = 1,80; m1 t = 1,00; m2 ap = 1,36; m2 t = 1,04; m3 ap = 1,04; m3 t = 0,80.

Comentarios. A pesar de la importante cantidad de contribuciones efectuadas sobre la historia natural de esta especie (e.g., Zuleta y Bilenca, 1992; Bilenca y Krávetz, 1995, 1998), poco es lo que se ha avanzado respecto de su variabilidad geográfica y taxonomía, manteniéndose agravado el panorama tempranamente planteado por Reig (1964). En la provincia de Buenos Aires existe una variación métrica importante, parcialmente referida a la presencia de diferentes subespecies, situación que no ha sido adecuadamente contrastada con información molecular y morfológica (Pardiñas, 1999b).

Necromys cf. *N. benefactus* (Thomas) Figura 4.C

Material referido. MLP 00-VI-10-11, hemimandíbula derecha con m1 y alvéolos de los m2-3 (individuo adulto-viejo) y m1 derecho (individuo adulto); MLP 00-VI-10-9, M2 izquierdo inserto en un pequeño fragmento de hemimaxilar (individuo adulto).

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Descripción. La hemimandíbula es robusta, con el punto anterior de la diastema por debajo del plano alveolar y la cresta masetérica poco marcada, formando un reborde suavemente filoso en su extremo más anterior, a la altura del foramen mentoniano. Este último es amplio y visible en norma lateral. El m1 es de contorno subelíptico, con la corona levemente crestada; el procíngulo está comprimido en sentido antero-posterior, sin ninguna evidencia de fléxido anteromediano, prolongado por un cíngulo anterolabial; un ectostílido está presente sobre la cara anterolabial del hipocónido; el mesofléxido es amplio y conserva un mesostílido en la base; el posterolófido está convertido en fosétida; el múrido anterior

es muy ancho, provocando una continuidad entre el procíngulo y el resto del diente; se observan tres raíces, una anterior, una posterior y una accesoria sobre el borde labial, por debajo del protocónido. El M2 es de contorno subcuadrangular, con la corona plana; el hipoflexo está reducido; las áreas de los proto- e hipocónido son subiguales; el anteroloflo está presente al igual que el metaflexo; el posteroflexo se presenta reducido a una tenue foseta.

Estado. La mandíbula presenta leves signos de faceamiento por abrasión mecánica.

Medidas. MLP 00-VI-10-11, hemimandíbula, m1 ap = 2,12; m1 t = 1,28. m1 ap = 2,08; m1 t = 1,24. MLP 00-VI-10-9, M2 ap = 1,52; M2 t = 1,40.

Comentarios. La taxonomía de las especies pampeanas de este género ha sido recientemente revisada por Galliari y Pardiñas (2000). Algunos autores persisten en el empleo de *Bolomys* Thomas, cuyo carácter de sinónimo junior de *Necromys* ha sido plenamente documentado (Massoia y Pardiñas, 1993; Galliari y Pardiñas, 2000). Al respecto, Díaz (1999: 219) indica, sobre la base de una comunicación personal de Salazar-Bravo, que "solo existe un carácter diagnóstico para el género *Bolomys* y está en la mandíbula...la proyección capsular del incisivo muy desarrollada y extendida posteriormente próxima al cóndilo...". Por su parte, Díaz y Flores (en Díaz y Ojeda, 2000) plantean que *N. benefactus* debe considerarse sinónimo de *N. obscurus* (Waterh.). Son numerosos los caracteres que permiten distinguir ambas especies, tanto rasgos cráneo-dentarios como métricos y aun de morfología externa (véase Galliari y Pardiñas, 2000). La posición reduccionista de las apreciaciones de Díaz (1999) en conjugación con la tendencia demostrada por estos autores a revalidar o invalidar taxones con escaso o nulo sustento (véase Capllonch *et al.*, 1997; Pardiñas y Galliari, 1998; Díaz, 1999), contribuyen a oscurecer la taxonomía alfa de un género ya de por sí particularmente complejo. Los restos fósiles de Ramallo son referibles a *N. benefactus* sobre la base de la morfología general de la mandíbula, la forma de abanico del procíngulo del m1 y las medidas.

Scapteromys cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus* Figura 4.F

Material referido. MLP 00-VI-10-12, m1 derecho (individuo subadulto).

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Descripción. Molar alargado antero-posteriormente, de contorno subtriangular; procíngulo circular con fléxido anteromediano poco marcado y fosétida anteromediana (?) de desarrollo moderado; ectolófido coalescente con el hipocónido; protostílido desarrollado; áreas de los proto- e hipocónido subiguales, separadas por un hipofléxido extenso; mesolófido bien

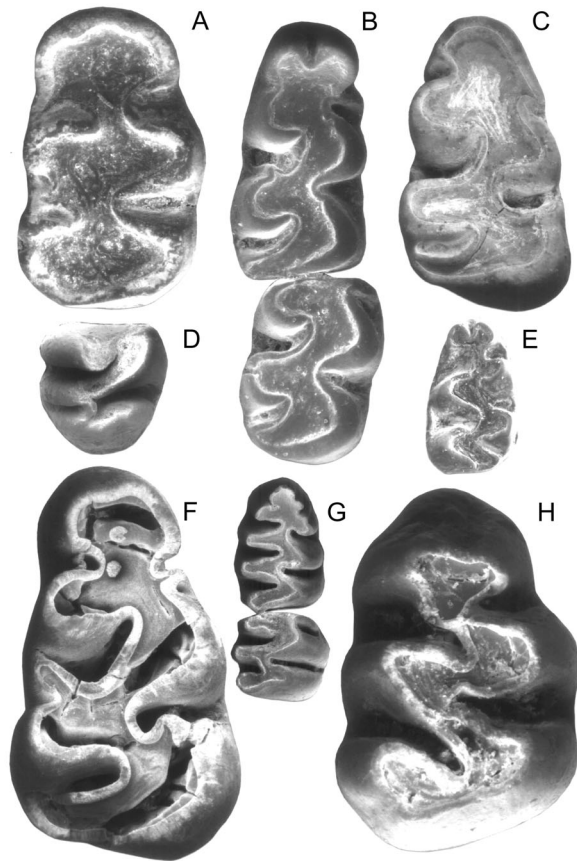


Figura 4. Vistas oclusales de los molares (diámetro antero-posterior entre paréntesis) de algunos sigmodontinos de la localidad de Ramallo (Buenos Aires; Ensenadense) / *Molar occlusal views (antero-posterior diameter in parenthesis) of some sigmodontines from Ramallo (Buenos Aires; Ensenadense)*. **A**, *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens*, M1 derecho / *Rigth M1* (MLP 00-VI-10-15) (1,60 mm); **B**, *Akodon* cf. *A. azarae*; m1-2 derechos / *Rigth m1-2* (MLP 00-VI-10-12) (m1 = 1,72 mm); **C**, *Necromys* cf. *N. benefactus*; m1 derecho / *Rigth m1* (MLP 00-VI-10-11) (2,12 mm); **D**, Phyllostini gen. et sp. indet.; m2 derecho / *Rigth m2* (MLP 00-VI-10-17) (1,44 mm); **E**, *Calomys* cf. *C. laucha-C. musculus*; m1 izquierdo / *Left m1* (MLP 00-VI-10-14) (1,44 mm); **F**, *Scapteromys* cf. *S. aquaticus-S. tumidus*; m1 derecho / *Rigth m1* (MLP 00-VI-10-12) (2,72 mm); **G**, *Reithrodon auritus*; m1-2 izquierdos / *Left m1-m2* (MLP 00-VI-10-19) (m1 = 2,52 mm); **H**, *Graomys* cf. *G. griseoflavus*; M1 derecho / *Rigth M1* (MLP 00-VI-10-8) (2,48 mm).

desarrollado, proyectado hacia el metalófido; postero-lófido roto; cuatro raíces, una anterior, una posterior y dos mediales, ubicadas una, por debajo del protocónido y la otra, muy reducida, por debajo del mesolófido.

Estado. La dentina aparece corroída en algunos sectores, existiendo un facetamiento muy leve en el área del protocónido.

Medidas. M1 ap = 2,72; m1 t = 1,64.

Comentarios. En la taxonomía de este género persisten problemas, parcialmente atribuibles a un desacople entre los estudios morfológicos y cariotípicos. Los múltiples trabajos desarrollados en la década de 1960 (e.g., Massoia y Fornes, 1964b; Hershkovitz, 1966) es-

tablecieron la existencia de una única especie, *S. tumidus* (Waterh.), con cierto grado de variabilidad morfológica. Posteriormente, sucesivos análisis citogenéticos demostraron un significativo grado de polimorfismos cromosómicos, con variantes en el complemento diploide para las poblaciones de Argentina, Uruguay y Brasil (e.g., Brum-Zorrilla *et al.*, 1972; Freitas *et al.*, 1984). Un reciente estudio (D'Elía y Pardiñas, 2004), integrando información molecular, morfológica y cariotípica y la inclusión de poblaciones paraguayas, indican la existencia de dos clados bien diferenciados, correspondiendo el empleo de los binomios *S. aquaticus* Thomas y *S. tumidus*. Independientemente de la clarificación de la taxonomía alfa del género, la referencia de restos fósiles fragmentarios, particularmente molares aislados, es ambigua a nivel específico (véase Pardiñas, 1996).

Tribu PHYLLOTTINI Vorontzov, 1959

Gen. et sp. indet. Figura 4.D

Material referido. MLP 00-VI-10-17, m2 derecho (individuo juvenil).

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Descripción. Moderadamente hipsodonte; carece de cíngulo anterolingual; la cara anterior del metalófido es bien transversa; los lófidos linguales son apenas oblicuos y cortos.

Medidas. M2 ap = 1,44; m2 t = 1,56.

Comentarios. Este diente comparte rasgos con los homólogos de *Euneomys* ssp., diferenciándose por un posterofléxido más dirigido hacia el hipocónido, un hipocónido más corto, un distofléxido menos indicado y una separación del múrido mediano menos marcada (teniendo en cuenta el grado de desgaste). Los representantes de *Euneomys* se distribuyen actualmente en la estepa patagónica y sectores andinos de Argentina y Chile, desde los 36° S hasta Tierra del Fuego (Pearson y Christie, 1991).

Calomys cf. *C. laucha-C. musculus* Figura 4.E

Material referido. MLP 00-VI-10-14, m1 izquierdo (individuo subadulto); MLP 00-VI-10-7, hemimaxilar derecho con los M1-2 (individuo juvenil).

Procedencia estratigráfica. Sector A (MLP 00-VI-10-14); sector B (MLP 00-VI-10-7).

Descripción. El m1 presenta la corona braquiodonta típicamente crestada; procíngulo dividido por un fléxido anteromediano bien marcado, determinando un conúlido labial un poco mayor que el lingual; cíngulo labial conectando, como un reborde bien desarrollado, al procíngulo con los proto- e hipocónido; tres raíces, una anterior de posición media, una posterior

levemente desplazada hacia el lado lingual y una accesoria reducida por debajo del protocónido. El M1 tiene la corona crestada; procíngulo con flexo antero-mediano bien desarrollado, cónulo lingual de mayor tamaño que el labial; patrón trilofodonte, morfología simplificada. Finalmente, en el M2 el metaflexo muy amplio en sentido antero-posterior y el anteroflexo bien evidente.

Medidas. MLP 00-VI-10-14, m1 ap = 1,44; m1 t = 0,92. MLP 00-VI-10-7, hemimaxilar, M1 ap = 1,60; M1 t = 0,88; M2 ap = 0,88; M2 t = 0,76.

Comentarios. Para la asignación al grupo informal C. *lauchia-C. musculus* de restos fragmentarios, véase la discusión en Pardiñas y Lezcano (1995).

Graomys cf. *G. griseoflavus* (Waterhouse) Figura 4.H

Material referido. MLP 00-VI-10-8, M1 derecho (individuo juvenil).

Procedencia estratigráfica. Sector A.

Descripción. Molar de corona baja y patrón trilofodonte; procíngulo con forma de triángulo, con el ápice dirigido hacia atrás y el flexo anteromediano apenas visible, parcialmente separado del resto de las estructuras oclusales del diente; áreas de los proto- e hipocono subiguales, subtriangulares; posterofoseta como remanente de un corto posterolofoseta; cuatro raíces: una anterior, una labial bien desarrollada, una posterior y una accesoria pequeña de posición lingual.

Estado. Dentina quebrada en algunos sectores.

Medidas. M1 ap = 2,48; M1 t = 1,48.

Comentarios. Diversos estudios citogenéticos y de cruzamiento (e.g., Theiler y Gardenal, 1996) indican la existencia de dos citotipos en latitudes medias de la Argentina, cuya relación con las formas nominales conocidas ha sido establecida por Tiranti (1998): *G. centralis* Thomas (2n = 42) y *G. griseoflavus* (2n = 36-38). Aún no ha sido explorada la diferenciación morfológica y morfométrica de estas formas.

Reithrodon auritus (Fischer) Figura 4.G

Material referido. MLP 00-VI-10-13, M1 izquierdo (individuo subadulto), M3 izquierdo (individuo subadulto), M2 derecho (individuo juvenil) y un fragmento de incisivo superior aislado; MLP 00-VI-10-6, fragmento de incisivo superior aislado; MLP 00-VI-10-25, hemimaxilar izquierdo edéntulo; MLP 00-VI-10-22, hemimaxilar derecho con M1-3, hemimandíbula derecha con m2-3 y fragmento anterior de hemimandíbula izquierda con alvéolo del m1 (mismo individuo); MLP 00-VI-10-19, hemimandíbula derecha con m1-2 (individuo juvenil); MLP 00-VI-10-24, hemimaxilar izquierdo con porción de placa cigomática y M1-2 y hemimaxilar derecho con M1-2 (mismo individuo); MLP 00-VI-10-26, hemimandíbula izquierda con m1-2 (individuo subadulto); MLP 00-VI-10-3, hemimaxilar izquierdo con M1-3 (individuo adulto); MLP 00-VI-10-18, hemimandíbula derecha con m1-3 (individuo adulto); MLP 00-VI-10-27, hemimandíbula derecha con incisivo y m1 (individuo sub-

adulto) y hemimandíbula derecha con m1 (individuo juvenil). Recientemente se han recuperado otros 24 restos craneanos y dentarios, aún sin numerar.

Procedencia estratigráfica. Sector A (MLP 00-VI-10-13); sector B (MLP 00-VI-10-6, MLP 00-VI-10-3, MLP 00-VI-10-19, MLP 00-VI-10-24, MLP 00-VI-10-26, MLP 00-VI-10-22, MLP 00-VI-10-27); sector C (MLP 00-VI-10-18, MLP 00-VI-10-25); sectores C y D (restos craneanos y dentarios sin numerar).

Descripción. El M1 es de corona plana, bien hipsodonte; patrón trilofodonte, áreas de los proto- e hipocono subiguales, subtriangulares; patrón radicular típico con cinco raíces, de las cuales las dos accesorias medias -labial y lingual- están bien desarrolladas. El M2 es altamente hipsodonte con escaso desgaste. El M3, de contorno levemente triangular, presenta un buen desarrollo del mesoflexo.

Medidas (media o valor único, desvío estándar y tamaño de muestra entre paréntesis). M1 ap = 3,02 ± 0,23 (4); M1 t = 2,02 ± 0,05 (4); M2 ap = 1,58 ± 0,11 (3); M2 t = 1,76 ± 0,06 (3); M3 ap = 1,73 ± 0,26 (3); M3 t = 1,57 ± 0,14 (3); M1-3 = 6,57 (2); m1 ap = 2,79 ± 0,21 (5); m1 t = 1,79 ± 0,06 (5); m2 ap = 1,73 (2); m2 t = 1,84 ± 0,04 (3); m3 ap = 1,51 (1); m3 t = 1,59 (2); m1-3 = 6,57 (1).

Estado. Un M2 (MLP 00-VI-10-13) está parcialmente digerido por acción de jugos gástricos.

Comentarios. La morfología dentaria para este género es característica e inconfundible en el conjunto de los sigmoidontinos sudamericanos. La información disponible sobre *R. auritus* ha sido compilada por Pardiñas y Galliari (2001).

Otros taxones asociados

En los ensambles estudiados también se encuentran restos de otros micromamíferos, de los cuales sólo se brinda aquí su determinación taxonómica. En el sector A se han recuperado molares aislados de los roedores caviomorfos *Cavia* sp. (MLP 00-VI-10-20) y *Ctenomys* sp. (MLP 00-VI-10-21) y un dentario edéntulo de un marsupial Marmosini indeterminado (MLP 00-VI-10-5). Los sectores C y D son portadores de restos de diversos caviomorfos, entre los cuales se han determinado numerosos especímenes de *Ctenomys* sp. (incluyendo esqueletos articulados, cráneos y mandíbulas, totalizando unos 50 especímenes), *Dolichotis* sp., *Lagostomus* sp. y *Microcavia* sp. (para este último, al menos unos 20 especímenes). En el sector D se halló un ejemplar completo articulado de *Dolichotis* cf. *D. patagonum* (Zimmermann). También procede de este sector una hemimandíbula derecha con la serie yugal completa del marmosino *Lestodelphys* sp. (MLP 00-VI-10-4).

Finalmente, es destacable en los sectores A y B el hallazgo, en asociación con los roedores fósiles, de

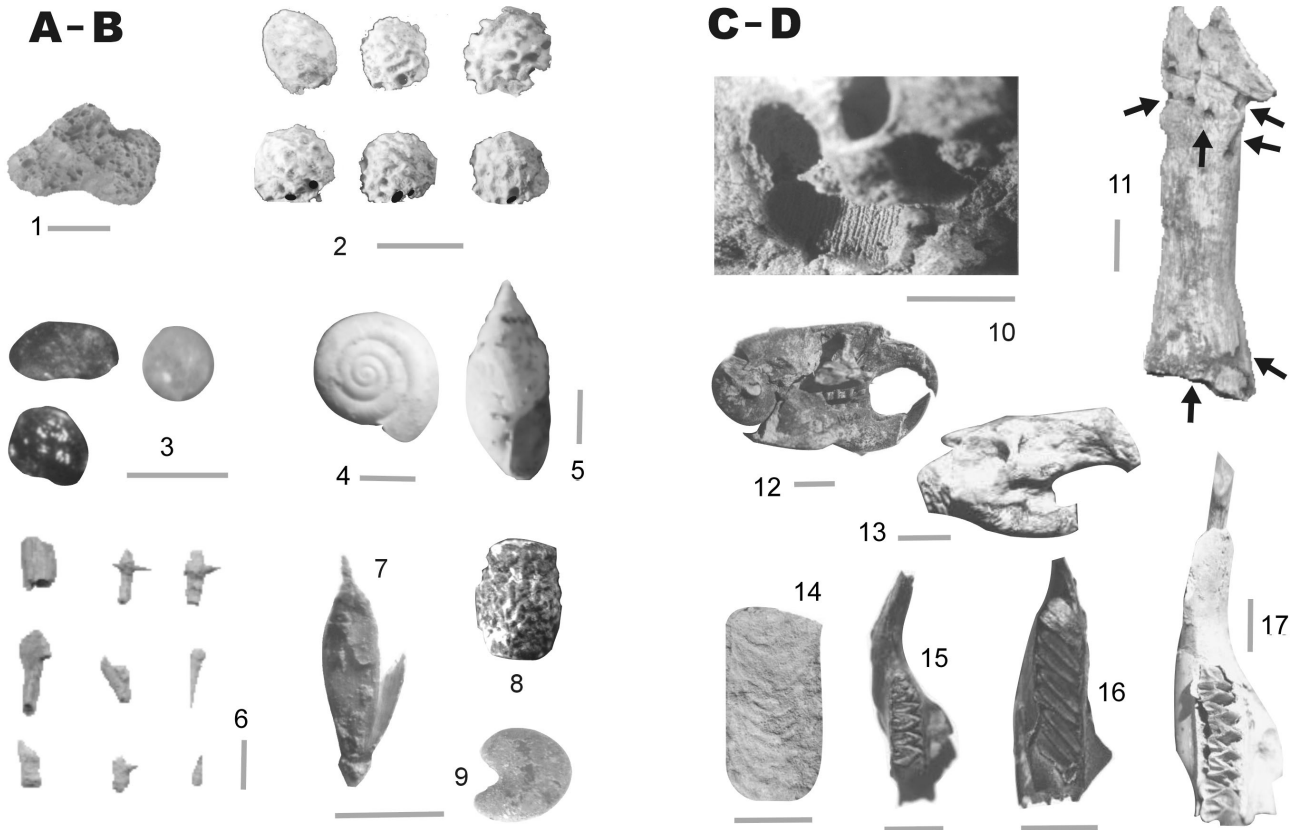


Figura 5. Algunas estructuras, icnofósiles y fósiles de la unidad sedimentaria 8 (Ramallo, Buenos Aires; Ensenadense) / *Some structures, ichnofossils, and fossils of the sedimentary unit 8 (Ramallo, Buenos Aires; Ensenadan).* Sectores / Sectors **A - B:** **1,** Fragmento vítreo "escoria" / "escoria" fragment (escala / scale bar = 5 mm); **2,** Pirenos de *Celtis tala* / pyrenes of *Celtis tala* (escala / scale bar = 7 mm); **3,** Esférulas / spherules (escala / scale bar = 1000 μ m); **4,** *Scolodonta* sp. (escala / scale bar = 3 mm); **5,** *Bulimulus* sp. (escala / scale bar = 10 mm); **6,** Fragmentos de ramas y espinas de *Celtis tala* / *Celtis tala* branch and spine fragments (escala / scale bar = 5 mm); **7,** Espiguilla de gramínea indeterminada / ear of undetermined grass (escala / scale bar = 2 mm); **8,** Semilla / seed de *Pistia stratiotes* (escala / scale bar = same as fig. 7); **9,** Semilla / seed de cf. *Malvastrum coromandelianum* (escala / scale bar = same as fig. 7). Sectores / Sectors **C - D:** **10,** Moldes de puparios de *Cochliomyia macellaria* / natural cast of *C. macellaria* pupariums (escala / scale bar = 10 mm); **11,** Fragmento óseo con bioerosión (flechas) referidas a la actividad de Dermestidae / bone fragment showing bioerosion (arrows) referred to *Dermestidae* activity (escala / scale bar = 20 mm); **12,** Cráneo de *Ctenomys* sp., vista lateral / *Ctenomys* sp. skull, lateral view (escala / scale bar = 5 mm); **13,** Cráneo de *Lagostomus* sp., vista lateral derecha / *Lagostomus* sp. skull, lateral view (escala / scale bar = 20 mm); **14,** Bioturbación en tubo meniscado / bioturbation with spreiten tube (escala / scale bar = 10 mm); **15,** Fragmento de hemimandíbula derecha de *Microcavia* sp., vista dorsal / *Microcavia* sp., right hemimandible fragment in dorsal view (escala / scale bar = 5 mm); **16,** Fragmento de hemimandíbula izquierda de *Lagostomus* sp., vista dorsal / *Lagostomus* sp., left hemimandible fragment in dorsal view (escala / scale bar = 10 mm); **17,** Fragmento de hemimandíbula derecha de *Dolichotis* cf. *D. patagonum*, vista dorsal / *Dolichotis* cf. *D. patagonum*, right hemimandible fragment in dorsal view (escala / scale bar = 10 mm).

restos de pirenos referibles a la especie *Celtis tala* (Celtidae) (figura 5). Se conservan numerosos ejemplares completos y abiertos por la zona de dehiscencia. Estos restos son fácilmente determinables por presentar ornamentaciones características para cada especie (véase Hunziker y Dottori, 1976). Los rodados del sector A son portadores de restos de ostrácos, moluscos acuáticos, peces (Siluriformes y Cipriformes), anfibios y semillas de *Pistia stratiotes* L. (figura 5). En el sector B se registraron pequeños fragmentos momificados de ramitas, conteniendo espinas de 2-5 mm de longitud, rectas y geminadas de *C. tala*. Especies acompañantes de vegetales identificados a partir de semillas son cf. *Chenopodium hircinum*

Schrad., cf. *Malvastrum coromandelianum* (L.) Garcke., cf. *Phytolacca dioica*, *P. stratiotes*, *Solanum* cf. *S. sisymbriifolium* Lam., compuestas y gramíneas no determinadas (figura 5). Otros materiales exhumados del mismo nivel corresponden a moluscos terrestres, referibles al género *Bulimulus* Leach (Bulimulidae), *Gastrocopta* Wollaston (Pupillidae) y *Scolodonta* Doering (Streptaxidae) (figura 5). Entre los restos de vegetales y de moluscos se han registrado oribátidos e insectos, algunos articulados, de las familias Curculionidae, Formicidae y ootecas asignadas al orden Blattaria. Todos estos elementos conforman una asociación característica cuya significación se discute en la reconstrucción paleoambiental.

Discusión

Biocronología

El conjunto de Sigmodontinae estudiados en Ramallo es relevante por varios motivos. En primera instancia, representa el registro más antiguo conocido para los sigmodontinos vivientes *Graomys* cf. *G. griseoflavus*, *Necomys* cf. *N. benefactus*, *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens* y *Scapteromys* cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus*. En efecto, hasta ahora todos estos roedores tenían sus biocrones restringidos al Pleistoceno más tardío (*G. griseoflavus*, *Scapteromys* cf. *S. aquaticus*-*S. tumidus*; Pardiñas *et al.*, 1996, 2000) u Holoceno tardío (*N. benefactus*, *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens*; Pardiñas, 1999a, 1999b). El agregado de Ramallo indica que, con una antigüedad algo menor a los 0,78 Ma, estas especies estaban claramente diferenciadas en el norte de la provincia de Buenos Aires. Esta situación, si bien novedosa desde un punto de vista bioestratigráfico, era presumible a partir de nuestro conocimiento del registro fósil del grupo. Los hallazgos en yacimientos del sudeste de la provincia de Buenos Aires, indicaban la aparición del elenco de neoespecies dominantes hoy día hacia el Ensenadense (*e.g.*, *Akodon azarae*, *Holochilus brasiliensis*), en concomitancia con los últimos registros de especies extintas en la región pampeana (*e.g.*, *Noronhomys* sp.). El agregado de Ramallo confirma, en conjunción con las evidencias de otras localidades paleontológicas ensenadenses (*e.g.*, Cantera Vita, Santa Clara del Mar; Pardiñas y Deschamps, 1996; Pardiñas, 2004), que el proceso de establecimiento de los roedores sigmodontinos presentes actualmente en el área se produjo mayoritariamente en el lapso 1-0,5 Ma (Pardiñas, 1995). Durante el Pleistoceno tardío-Holoceno este escenario habría sido fundamentalmente modificado por cambios ecológicos, con escasa o nula participación de procesos de extinción o especiación, al menos estos últimos detectables con una aproximación morfológica tradicional.

Reconstrucción paleoambiental integral

La conjunción de evidencias biológicas y sedimentarias obtenidas en Ramallo permite efectuar una posible reconstrucción paleoambiental del segmento involucrado en los sectores A-D de la US 8 (figura 6).

El paleosuelo reconocido regionalmente en el área norte de la provincia de Buenos Aires, cuya antigüedad puede acotarse por la reversión Matuyama-Brunhes hacia los 0,78 Ma, está indicando condiciones de estabilidad ambiental (Nabel *et al.*, 2000) y desarrollo de cobertura herbácea. Esto último se verifi-

ca especialmente en la cantidad de moldes radiculares conservados. El contacto entre el nivel paleoedáfico y los sedimentos del sector A es neto, sugiriendo la existencia de una discontinuidad cuya significación temporal es difícil de evaluar.

El depósito del sector A, con una tendencia grano-decreciente hacia el tope, indica la evolución progresiva de un cauce, con un paulatino colmatamiento o corrimiento de la cuenca. Este depósito en forma de artesa tiene una continuidad lateral de aproximadamente 500 m y un espesor variable, aunque no mayor de 1 m. En la matriz de rodados más fina se han recuperado los restos de roedores más aquellos de vegetales, moluscos e insectos. La distribución microestratigráfica de estos restos permite inferir una sucesión ambiental en relación a la evolución de este paleoambiente. Los primeros pirenos de *Celtis tala* registrados aparecen mezclados con rodados, sugiriendo una colonización temprana por esta especie de ambientes aún inestables (cf. Arturi, 1997). Posteriormente, en el sector B, el registro de numerosas semillas, incluyendo a cf. *Chenopodium hircinum*, cf. *Phytolacca dioica*, cf. *Malvastrum coromandelianum*, *Solanum* cf. *S. sisymbriifolium*, gramíneas y compuestas no determinadas, indican una progresiva complejidad del ambiente. Estas evidencias reflejan el alcance de una etapa climática del bosque, comparable a la observada actualmente en algunos sectores de Ramallo. Elementos accesorios que tienden a robustecer esta interpretación son los moluscos terrestres, *Bulimulus*, *Gastrocopta* y *Scolodonta*, que hoy día en el área ocurren vinculados a talares. Asimismo, el registro de artrópodos está en concordancia con estas inferencias (*e.g.*, la presencia de Curculionidae vinculada a la disponibilidad de semillas y leñosas; los oribátidos señalan etapas maduras en los ecosistemas terrestres). Los vegetales mencionados son característicos de la porción más septentrional del actual Subdistrito del Tala. Entre los árboles, se destaca por su cobertura *C. tala*, seguido entre otras especies arbóreas por *P. dioica* (Cabrera, 1976), mientras que *C. hircinum*, *M. coromandelianum* y *S. sisymbriifolium* integran el sotobosque. La hidrófita *Pistia stratiotes* es frecuente en los arroyos de corriente suave del Delta y de la ribera platense (Cabrera y Zardini, 1978).

Los sedimentos y taxones asociados del sector C están indicando un cambio gradual en las condiciones ambientales. A los sedimentos francos del sector B y su transición hacia una granulometría más gruesa (arenosa) en el sector C, se suma un notable empobrecimiento del registro de vegetales y roedores sigmodontinos. Con respecto a los primeros y sin dejar de considerar aspectos de preservación diferencial y de menor esfuerzo de muestreo, sólo se han determinado moldes de involucros correspondientes a cf. *Xanthium spinosum* L., una compuesta típica de am-

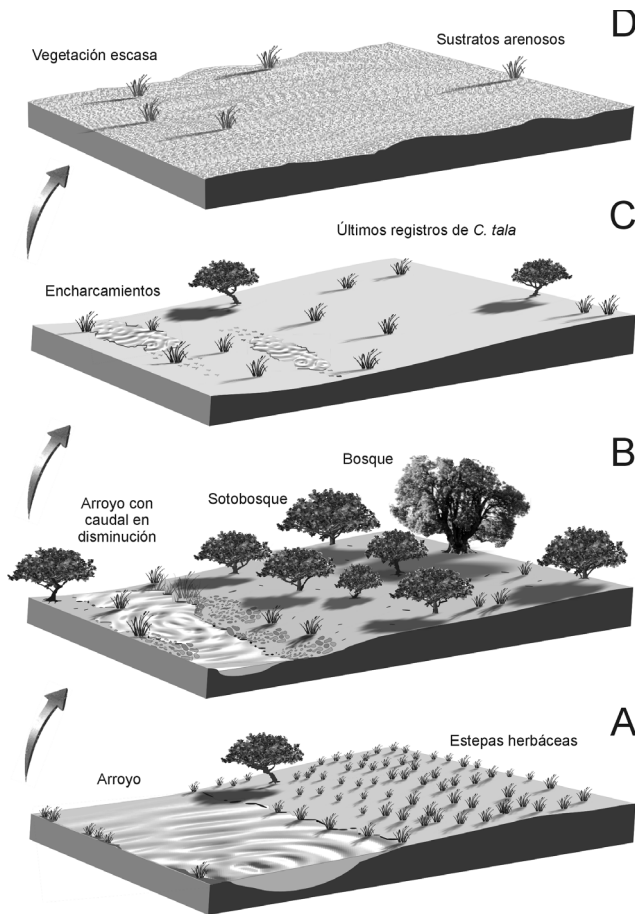


Figura 6. Reconstrucción ambiental inferida a partir de los elementos paleobiológicos coleccionados en la Unidad Sedimentaria 8 (Ramallo, Buenos Aires; Ensenadense). Las letras corresponden a los sectores reconocidos en dicha unidad. / Environmental reconstruction inferred from the paleobiological elements collected in the Sedimentary Unit 8 (Ramallo, Buenos Aires; Ensenadan). Letters refer to recognized sectors in this unit.

bientes templados. Asimismo, se observa la desaparición gradual de *C. tala* (ya ausente en el sector D). Un elemento accesorio es el hallazgo de moldes de puparios de dípteros Calliphoridae. Estos moldes fueron registrados en el sedimento que cubría los esqueletos casi completos de *Glyptodon clavipes* Owen y *Theriodictis platensis* Mercerat (Voglino y Petrulievicius, 1998). Estas evidencias, mencionadas tempranamente para el nordeste bonaerense por Bravard (1859) y Ameghino (1880), además de su valor tafonómico aportan información paleoclimática (véase más adelante).

Los micromamíferos registrados son congruentes con la interpretación paleoecológica previamente reseñada. El ensamble de sigmodontinos de los sectores A y B está integrado, teniendo en cuenta sus distribuciones actuales (figura 2), por elementos faunísticos de dos macroambientes diferentes. Por un lado, la presencia de *Scapteromys* spp. está indicando un

sector de bajíos ribereños a escala local. *Oligoryzomys* es consistente con esta inferencia. Por otra parte, un conjunto de taxones, como *Calomys* spp., *Graomys* cf. *G. griseoflavus*, *Necromys* cf. *N. benefactus* y *R. auritus* se vinculan al bosque de tala y pastizal alto. Para los sectores C y D, el deterioro ambiental se traduce en elevadas frecuencias de caviomorfos de ambientes más xéricos o asociados a suelos arenosos, como *Ctenomys* sp. y en el registro de formas extralocales, como *Dolichotis* sp. y *Microcavia* sp.

Desde un punto de vista paleoambiental, el registro de Ramallo es significativo por la presencia de especies actualmente ausentes en el área o con muy bajas frecuencias (Tabla 1). Así, en el sector A encontramos *Graomys* cf. *G. griseoflavus*. Hoy día, los registros más cercanos para *Graomys* corresponden al sur de Córdoba y este de La Pampa, asociado con formaciones arbóreas y arbustivas del Espinal (Hershkovitz, 1962; Polop *et al.*, 1985). Su ausencia en el nordeste de la provincia de Buenos Aires e, incluso, en Entre Ríos, probablemente se deba a la paulatina y casi completa degradación del anillo de bosques xerófilos por impacto antrópico, más que a causales de orden climático. Si bien *Graomys* parece vincularse más estrictamente con ambientes secos, teniendo en cuenta su rango de distribución registrado, no debe olvidarse su presencia en sectores que reciben más de 1400 mm de precipitación en promedio anual, como el Chaco húmedo (Contreras, 1982).

En el sector D encontramos tres taxones extralocales a la mastofauna del nordeste bonaerense. Dos caviomorfos, *Dolichotis patagonum* y *Microcavia* sp., presentan actualmente sus primeros registros varios cientos de kilómetros al oeste de Ramallo. Si bien las distribuciones históricas de estos mamíferos han variado sustancialmente (véase Salemme, 1983), claramente ambos se asocian a ambientes áridos y semiáridos (*e.g.*, Campos *et al.*, 2001; Tognelli *et al.*, 2001). En forma congruente, el registro de un marmosino extralocal, *Lestodelphys* sp., sugiere condiciones ambientales de estepa arbustiva y sub-arbustiva, teniendo en cuenta su restricción actual netamente patagónica (Birney *et al.*, 1996). Con este paleoambiente puede vincularse la abundancia de *R. auritus* y de *Ctenomys* sp. en los sectores C y D.

Aspectos paleoclimáticos

El conjunto de evidencias discutidas permite extrapolarse algunas variables de valor paleoclimático. El registro fósil del sector B sugiere un ambiente similar a los talares actuales del partido de Ramallo. El género *Celtis* se distribuye en regiones templadas y tropicales de ambos hemisferios y su límite austral se registra en el sudeste de la provincia de Buenos Aires,

hacia los 38° S aproximadamente (Parodi, 1940; Romanczuk y del Pero de Martínez, 1978). *Phytolacca dioica* es originario del sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y del nordeste de Argentina, siendo uno de los elementos típicos de los bosques de barranca santafesinos y bonaerenses hasta la latitud de Punta Indio (Guaglione, 1987), alcanzando los 35° S (Parodi, 1940). La hierba flotante *Pistia stratiotes* se distribuye en las regiones cálidas del globo, mientras que en la provincia de Buenos Aires es frecuente encontrarla en los arroyos del Delta y de la ribera platense (Cabrera y Zardini, 1978). Los moluscos terrestres mencionados constituyen una asociación característica de los talares, condicionados por factores edáficos (Frenquelli, 1941; Parodiz, 1946; Ringuelet, 1961, 1978). Los Bulimulidae prefieren temperaturas medias anuales entre 18 y 23 °C y están ausentes en áreas con precipitaciones anuales < 200 mm (Parodiz, 1946). Su geonemia en Argentina está comprendida entre los 22° a 38° S y los 54° y 67° O (Miquel, 1991). *Scapteromys* se asocia estrictamente, en la provincia de Buenos Aires, al corredor costero de bajíos ribereños y selva marginal, alcanzando su distribución más austral hacia los 37° S y con nula dispersión hacia el interior de la provincia (Pardiñas, 1996, 1999b). Todos estos elementos sugieren la depositación del sector B bajo condiciones climáticas muy similares a las actualmente imperantes en el área (precipitación media anual 1000 mm, temperatura media anual 17 °C).

En el sector C, se destaca el registro de *Cochliomyia macellaria*, especie a la que se han asignado los molles de puparios (*vide supra*). Esta especie se distribuye actualmente desde el sur de EE.UU. hasta la Argentina, país este último en el que ocurre principalmente en las provincias norteñas y centrales (del Ponte, 1958), aunque también ha sido registrada en Río Negro y Santa Cruz (Mariluis y Schnack, 2002). Trabajos realizados en el nordeste de la provincia de Buenos Aires indican que *C. macellaria* presenta una marcada termofilia, con picos de abundancia en los meses más cálidos y presencia restringida a la época estival (Schnack *et al.*, 1995). En base a datos de laboratorio se estimaron preferencias de entre 37 y 27 °C para las larvas de esta especie (Byrd y Butler, 1996). También del sector C se han recuperado huesos con trazas de actividad de coleópteros derméstidos, indicadoras de exposiciones subaereas de tejidos blandos bajo condiciones cálidas (Martin y West, 1995). Otro registro asociado corresponde a cf. *Xanthium spinosum*, hierba de regiones templadas y templado-cálidas (Cabrera y Zardini, 1978). El conjunto de elementos recuperados estaría indicando la depositación de este sector bajo condiciones templadas y semiáridas.

Finalmente, un deterioro climático-ambiental es evidente a partir del registro del sector D, con una caída de las precipitaciones medias por debajo de los

Tabla 1. Ramallo (Buenos Aires): estructura taxonómica comparada entre ensambles de micromamíferos ensenadenses y actuales. / Ramallo (Buenos Aires): Taxonomic structure compared between Ensenadan and modern micromammal assemblages.

	Ensenadense		Actual		
	Sectores A y B	Sectores C y D	Humedales ^a	Ecotono ^b	Campo ^c
<i>Akodon azarae</i>	-	-	28 ^c	27	62
<i>Calomys</i> spp.	-	-	1	26	91
<i>Cavia aperea</i>	-	-	3	-	2
<i>Cavia</i> sp.	-	-	-	-	-
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	-	-	-
<i>Dolichotis</i> sp.	-	-	-	-	-
<i>Graomys griseoflavus</i>	-	-	-	-	-
<i>Holochilus brasiliensis</i>	-	-	6	29	2
<i>Microcavia</i> sp.	-	-	-	-	-
<i>Necomys benefactus</i>	-	-	-	-	8
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	-	-	8	154	73
<i>Reithrodon auritus</i>	-	-	-	-	-
<i>Scapteromys aquaticus</i>	-	-	24	5	-

capturas en bajíos ribereños
análisis de egagrópilas de *Tyto alba*
mínimo de individuos

^aDatos de capturas en bajíos ribereños

^bDatos de análisis de egagrópilas de *Tyto alba*

^cNúmero mínimo de individuos

400 mm y posiblemente temperaturas medias anuales no mayores a 12°C. Estos parámetros numéricos pueden aplicarse en forma aproximada teniendo en cuenta el rango de distribución actual de *Lestodelphys halli* y su área de simpatria (*sensu* Rhodes, 1984) con *Dolichotis*, *Microcavia* y *Reithrodon*.

A partir de un enfoque interdisciplinario -combinando esfuerzos de magnetoestratígrafos, geólogos y paleontólogos- el conocimiento de las condiciones ambientales inferidas localmente en torno al MBB ha crecido significativamente en los últimos años (Nabel *et al.*, 1999, 2000; Tonni *et al.*, 1999a, 1999b). Un notable cambio, con transición de condiciones cálidas y húmedas a otras frías y secas, fue señalado sobre la base del registro sedimentológico y faunístico en el nordeste bonaerense por arriba del citado límite (Nabel *et al.*, 2000). Este cambio estaría parcialmente desacoplado con respecto a la reversión de polaridad magnética. El registro de Ramallo aquí estudiado, si bien limitado geográficamente y restringido temporalmente, es totalmente consistente en señalar y robustecer este deterioro climático. Más aún, aporta nuevas evidencias sobre el ingreso de elementos faunísticos centrales-patagónicos (*sensu* Ringuelet, 1961) hacia finales del Ensenadense, en congruencia con posibles fenómenos de compresión ambiental generados por los criómeros en área extra-pampeana. Los numerosos eventos pedogénicos que caracterizan las secuencias del Pleistoceno medio-superior en el nordeste de la provincia de Buenos Aires (*e.g.*, Imbellone y Teruggi, 1986; Teruggi e Imbellone, 1987; Tonni *et al.*, 1999b) señalan una compleja dinámica ambiental. El estudio detallado de registros paleobiológicos múltiples se presenta como una herramienta significativa para re-

construir, en depósitos continentales, la variada sucesión de ciclos climáticos (cf. MacFadden, 2000).

Agradecimientos

F. Goin determinó los restos de marsupiales marmosinos. E. Tonni contribuyó, con su lectura crítica e intercambio de ideas, a mejorar el manuscrito. F. Cremonese, R. Herrera, S. Nava y S. Torres Robles brindaron sus ayudas desinteresadas en varios aspectos; lo propio hicieron F. Prevosti, A. Oliva, A. Salazar y D. Maugeri. Este trabajo fue parcialmente solventado con fondos de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (subsidios a E. P. Tonni) y de la Fundación Antorchas (subsidio a U. Pardiñas). M. Ubilla y F. Peláez-Campomanes, quienes actuaron como revisores, contribuyeron a evitar no pocos errores. A las personas e instituciones mencionadas, el reconocimiento de los autores.

Bibliografía

- Ameghino, F. 1880. *La Antigüedad del Hombre en el Plata*. Edición del autor, París y Buenos Aires, 1001 pp.
- 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.
- Arturi, M.F. 1997. [Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el noreste de la provincia de Buenos Aires]. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional La Plata, La Plata, 163 pp. Inédito].
- Bilenca, D. y Krávetz, F. 1995. Patrones de abundancia relativa en ensamblajes de pequeños roedores de la región pampeana. *Ecología Austral* 5: 21-30.
- Bilenca, D. y Krávetz, F. 1998. Seasonal variations in microhabitat use and feeding habits of the pampas mouse *Akodon azarae* in agroecosystems of central Argentina. *Acta Theriologica* 43: 195-203.
- Birney, E., Monjeau, J., Phillips, C., Sikes, R. y Kim, I. 1996. *Lestodelphys halli*: new information on a poorly known Argentine marsupial. *Mastozoología Neotropical* 3: 171-181.
- Blasi, A. y Dangavs, N. 1996. Esferas de vidrio en sedimentos cuaternarios de la región pampeana, provincia de Buenos Aires. Argentina. *Revista del Museo de La Plata* (nueva serie), *Geología* 11: 157-166.
- Bonetto, A.A. y Wais, I.R. 1992. Las grandes planicies aluviales del sistema potámico Paraná-Paraguay. Características estructurales, funcionalidad, preservación y manejo. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Hidrobiología* 7: 1-29.
- Bonvicino, C.R. y Weksler, M. 1998. A new species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae), from Northeastern Brazil. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 90-103.
- Bravard, A. 1859. Geología de las Pampas. *Registro estadístico del Estado de Buenos Aires*, Buenos Aires, 1: 1-22.
- Brum-Zorrilla, N., Lafuente, N.C. y Kiblsky, P. 1972. Cytogenetic studies in cricetid rodent *Scapteromys tumidus* (Rodentia-Cricetidae). *Experientia* 28: 1373-1374.
- Burckhardt, C. 1907. La formación pampéenne de Buenos Aires et Santa Fe. *Revista del Museo de La Plata* 14: 146-171.
- Burkart, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana* 11: 457-561.
- Byrd, J.H. y Butler, J.F. 1996. Effects of temperature on *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae) development. *Journal of Medical Entomology* 33: 901-905.
- Cabrera, A.L. 1968. Vegetación de la provincia de Buenos Aires. En: Cabrera, A.L. (ed.). *Flora de la provincia de Buenos Aires*, INTA, Colección Científica 4: 101-122.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: L.R. Parodi (ed.), *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, Editorial Acmé, Buenos Aires, 2^a edición, 2: 1-85.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos, Serie de Biología, Monografía 13, Washington, D. C., 122 pp.
- Cabrera, A.L. y Zardini, E. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Editorial ACME, Buenos Aires, 755 pp.
- Campos, C.M., Tognelli, M.F. y Ojeda, R.A. 2001. *Dolichotis patagonum*. Mammalian Species, *American Society of Mammalogists* 652: 1-5.
- Capllonch, P., Autino, A., Díaz, M., Bárquez, R. y Goytia, M. 1997. Los mamíferos del Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina: observaciones sobre su sistemática y distribución. *Mastozoología Neotropical* 4: 49-71.
- Chebez, J.C. y Haene, E. 1991. [Un refugio natural de los bosques nativos de tala y los bajíos ribereños vecinos de Ramallo, Provincia de Buenos Aires (República Argentina)]. Informe Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 22 pp. Inédito].
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 23-51.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 40: 167-173.
- Contreras, J.R. 1982. *Graomys griseoflavus* (Waterhouse, 1837) en la Provincia del Chaco, República Argentina (Rodentia, Cricetidae). *Historia Natural* 2: 252.
- D'Elía, G. y Pardiñas, U.F.J. 2004. Systematics of Argentinean, Paraguayan, and Uruguayan swamp rats of the genus *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 85: 897-910.
- D'Elía, G., Pardiñas, U.F.J. y Myers, P. En prensa. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position and alpha taxonomy. En: E. Lacey y P. Myers (eds.) *Honoring book to James Patton*. Contributions in Zoology University of California Press, Berkeley.
- Del Ponte, E. 1958. *Manual de Entomología Médica y Veterinaria Argentinas*. Ediciones librería del Colegio, Buenos Aires, 349 pp.
- Díaz, M.M. 1999. [Mamíferos de la Provincia de Jujuy: sistemática, distribución y ecología]. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel del Tucumán, 563 p. Inédito].
- Díaz, G.B. y Ojeda, R.A. (eds.). 2000. *Libro Rojo de los mamíferos Amenazados de la Argentina*. 2000. Edición Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, 106 pp.
- Difrieri, H.A. 1958. Las Regiones Naturales. En: F. de Aparicio y H. A. Difrieri, H. A. (dirs.) *La Argentina, Suma de Geografía*. Editorial Peuser, Buenos Aires, 1: 353-471.
- EASNE, 1973. Cuenca del arroyo Ramallo y de las comprendidas entre éste y el arroyo del Tala. En: *Contribución al estudio geohidrológico del noreste de la provincia de Buenos Aires*. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, Serie Técnica, 24: 31-38.
- Faggi, A.M. y Encabo, M. 1987. Notas sobre la vegetación azonal del norte de la provincia de Buenos Aires. I. Las barrancas de Lima. *Parodiana* 5: 89-99.
- Freitas, T.R., Mattevi, M.S. y Oliveira, L.F. 1984. Unusual C-band patterns in three karyotypically rearranged forms of *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Cytogenetics Cell Genetics* 38: 39-44.
- Frenguelli, J. 1941. Rasgos principales de la Fitogeografía Argentina. *Revista del Museo de La Plata* (Nueva Serie), *Botánica* 3: 68-181.
- Frenguelli, J. 1946. Las barrancas del puerto de Rosario y las causas de su derrumbamiento. *Revista del Museo de La Plata* (Nueva Serie), *Geología* 4: 91-124.
- Galliari, C.A. y Pardiñas, U.F.J. 2000. Taxonomy and distribution

- of the sigmodontine rodents of genus *Necomys* in central Argentina and Uruguay. *Acta Theriologica* 45: 211-232.
- Galliari, C.A., Berman, W.D. y Goin, F.J. 1991. Mamíferos. En: E. P. Tonni y H. L. López (coord.) *Situación Ambiental de la provincia de Buenos Aires. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental*. Comisión Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 1: 1-35.
- Galliari C.A., Pardiñas, U. F. J. y Goin, F. J. 1996. Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical* 3: 39-67.
- Guaglione, R. 1987. Phytolaccaceae. En: *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*. Colección Científica del INTA, 6: 209-222.
- Haene, E., Berwyn, M.C., Bodrati, A., Bodrati, G., Cutellé, T., Ferrari, C., Mérida, E., Nardini, C., Nuñez, E., Rodríguez, R., Santisteban, S., Smith, M. C., Solís, M.J. y Tcharian, M. 1996. [Diagnóstico general de las Areas Naturales del Partido de Baradero (Provincia de Buenos Aires) y recomendaciones para su conservación. Informe Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, 26 pp. Inédito]
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the Phyllotine Group. *Fieldiana, Zoology* 46: 1-524.
- Hershkovitz, P. 1966. South American swamp and fossorial rats of the Scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in Murid taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 2: 81-149.
- Hunziker, A. y Dottori, N. 1976. Contribución al conocimiento sobre los talas (*Celtis*, Ulmaceae) de Argentina, con especial referencia a la región mediterránea. I. Sobre una especie austrosudamericana y sobre otra de distribución disyunta. *Kurtziana* 9: 103-140.
- Imbellone, P. y Teruggi, M. 1986. Morfología y micromorfología de toscas en paleosuelos de los alrededores de La Plata. *Ciencia del Suelo* 4: 209-215.
- Izett, G.A. y Obradovich, J.D. 1992. Laser-fusion $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages of Australasian tektites (Abstract). *Lunar and Planetary Science* 23: 593-594.
- Langguth, A. 1963. Las especies uruguayas del género *Oryzomys* (Rodentia, Cricetidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 7: 1-19.
- Liotta, J. 2001. Rasgos biológicos de *Salix humboldtiana* Willd. y régimen de pulsos de inundación. *Inter ciencia* 26: 397-403.
- MacFadden, B. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54: 121-131.
- Mariluis, J.C. y Schnack, J.A. 2002. Calliphoridae de la Argentina. Sistemática, ecología e importancia sanitaria (Diptera, Insecta). En: O. Salomon (comp.), *Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina*. Serie Enfermedades Transmisibles, Publicación Monográfica 2: 23-37.
- Martin, L.D. y West, D.L. 1995. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 113: 303-310.
- Massoia, E. 1973. Descripción de *Oryzomys fornesi*, nueva especie y nuevos datos sobre especies y subespecies argentinas del subgénero *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Serie 1, Biología y Producción Animal* 10: 21-37.
- Massoia, E. y Fornes, A. 1964a. Nuevos datos sistemáticos, biológicos y etoecológicos de *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) *delticola* Thomas (Rodentia, Cricetidae). *Delta del Paraná, Investigaciones Agrícolas* 4: 35-47.
- Massoia, E. y Fornes, A. 1964b. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae). I. Sistemática, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). *Physis* 24: 279-297.
- Massoia, E. y Pardiñas, U.F.J. 1993. El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889. Revalidación del género *Necomys* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Ameghiniana* 30: 407-418.
- Miquel, S. 1991. El género *Bulimulus* Leach, 1814 (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) en la República Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26: 93-112.
- Morello, J., Buzai, G.D., Baxendale, C.A., Rodríguez, A.F., Matteucci, S.D., Godagnone, R.E. y Casas, R.R. 2000. Urbanization and the consumption of fertile land and other ecological changes: the case of Buenos Aires. *Environment & Urbanization* 12: 119-131.
- Musser, G.G. y Carleton, M.D. 1993. Family Muridae. En: D.E. Wilson y D.A.M. Reeder (eds.), *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*, Segunda edición, Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 501-756.
- Myers, P. y Carleton, M.D. 1981. The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's "Rat sixieme ou rat a tarse noir". *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 161: 1-41.
- Myers, P., Lundrigan, B.L. y Tucker, P.K. 1995. Molecular phylogenetics of oryzomyine rodents: the genus *Oligoryzomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 372-382.
- Nabel, P. 1993. The Brunhes-Matuyama boundary in Pleistocene sediments of Buenos Aires province, Argentina. *Quaternary International* 17: 79-85.
- Nabel, P., Machado, G. y Luna, A. 1990. Criterios diagnósticos en la estratigrafía de los "sedimentos pampeanos" del noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *11º Congreso Geológico Argentino, Actas* 2: 121-124.
- Nabel, P., Camilion, M., Machado, G., Spiegelman, A. y Mormeneo, L. 1993. Magneto y litoestratigrafía de los sedimentos pampeanos en los alrededores de la ciudad de Baradero, Prov. De Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48: 193-209.
- Nabel, P., Morrás, H., Petersen, N. y Zech, W. 1999. Correlation of magnetic and lithologic features of soils and Quaternary sediments from the Undulating Pampa, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 311-323.
- Nabel, P., Cione, A. y Tonni, E. 2000. Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama-Brunhes (C1r-C1n) chronos boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162: 403-412.
- Pardiñas, U.F.J. 1995. Capítulo 11. Los roedores cricétidos. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.) *Evolución climática y biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 14: 229-256.
- 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. 1999a. Fossil murids: taxonomy, paleoecology, and paleoenvironments. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), *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, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional La Plata, La Plata, ix + 283 p. Inédito].
- Pardiñas, U.F.J. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 437-450.
- Pardiñas, U.F.J. y Deschamps, C. 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 Galliari, C.A. 1998. Comentario sobre el trabajo "Los mamíferos del Parque Biológico Sierra de San Javier,

- Tucumán, Argentina: observaciones sobre su sistemática y distribución" Capllonch *et al.*, 1997 (*Mastozoología Neotropical*, 4: 49-71). *Mastozoología Neotropical* 5: 61-62.
- Pardiñas, U.F.J. y Galliari, C.A. 2001. *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814). *Mammalian Species, American Society of Mammalogists* 664: 1-8.
- Pardiñas, U.F.J. y Lezcano, M.J. 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., Gelfo, J.N., San Cristóbal, J., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Una asociación de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Buenos Aires), *Actas* 5: 95-111.
- Pardiñas, U.F.J., San Cristóbal, J., Cione, A.L., Verzi, D.H., Taglioretti, M. y Tonni, E.P. 2000. Vertebrados indicadores de condiciones interglaciales en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 37 Suplemento Resúmenes: 76R-77R.
- Parodi, L. 1939. Los bosques naturales de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires* 7: 79-90
- Parodi, L. 1940. La distribución geográfica de los talares en la provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33-56.
- Parodiz, J. 1946. Los géneros de Bulimulinae argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 4: 359-360.
- Pearson, O.P. y Christie, M. 1991. Sympatric species of *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 26: 121-127.
- Pillans, B. 2003. Subdividing the Pleistocene using the Matuyama-Brunhes boundary (MBB): an Australasian perspective. *Quaternary Science Reviews* 22: 1569-1577
- Polop, J., Martínez, R. y Torres, M. 1985. Distribución y abundancia de poblaciones de pequeños roedores en la zona de embalse de Río Tercero, Córdoba. *Historia Natural* 5: 33-44.
- Prevosti, F. y Palmqvist, P. 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* Mercerat (Mammalia, Carnivora), basado en un nuevo ejemplar del Pleistoceno de Argentina. *Ameghiniana* 38: 375-384.
- Reig, O.A. 1964. Roedores y marsupiales del partido de General Pueyrredón y regiones adyacentes (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 203-224.
- Reig, O.A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enameled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology* (London) 181: 227-241.
- Rhodes, R.S.II. 1984. Paleoecology and regional paleoclimatic implications of the Farndalian Craigmile and Woodfordian Waubonsie mammalian local faunas, southwestern Iowa. *Illinois State Museum, Reports of Investigation* 40: 1-51.
- Ringuelet, R. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151-170.
- Ringuelet, R. 1978. Dinamismo histórico de la fauna brasílica en la Argentina. *Ameghiniana* 15: 255-263.
- Romanczuk, M. y del Pero de Martínez, M. 1978. Las especies del género *Celtis* (Ulmaceae) en la flora argentina. *Darwiniana* 21: 541-577.
- Roth, S. 1888. Beobachtungen über Entstehung und Alter der Pampasformation in Argentinien. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 40: 375-464.
- Rusconi, C. 1931. Dos nuevas especies de roedores del piso ense-nadense de Buenos Aires. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 1: 333-338.
- Salemme, M.C. 1983. Distribución de algunas especies de mamíferos en el noreste de la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana* 18: 275-285.
- Smith, M. y Patton, J. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6: 89-128.
- Schnack, J.A., Mariluis, J.C., Centeno, N. y Muzon, J. 1995. Composición específica, ecología y sinantropía de Calliphoridae (Insecta: Diptera) en el Gran Buenos Aires. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 54: 161-171.
- Schneider, D.A., Kent, D.V. y Mello, G.A. 1992. A detailed chronology of the Australasian impact event, the Brunhes-Matuyama geomagnetic polarity reversal, and global climatic change. *Earth and Planetary Science Letters* 111: 395-405.
- Schnetzler, C.C. y McHone, J.F. 1996. Source of Australasian tektites: investigating possible impact sites in Laos. *Meteoritics and Planetary Science* 31: 73-76.
- Teruggi, M. e Imbellone, P. 1987. Superposed loessic paleosols in the Upper Pleistocene-Holocene of La Plata region, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ciencia del Suelo* 5: 176-187.
- Theiler, G.R. y Gardenal, N.C. 1996. Patterns of evolution in *Graomys griseoflavus* (Rodentia, Cricetidae). II. Reproductive isolation between cytotypes. *Journal of Mammalogy* 77: 776-784.
- Tiranti, S.I. 1998. Cytogenetics of *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Sigmodontinae) in central Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 32-36.
- Tognelli, M.F., Campos, C.M. y Ojeda, R.A. 2001. *Microcavia australis*. *Mammalian Species, American Society of Mammalogists* 648: 1-5.
- Tonni, E.P., Berman, D.W. Fidalgo, F., Gentile, O. y Correa, H. 1988. La Fauna Local Hernández (Pleistoceno tardío), partido de La Plata (Provincia de Buenos Aires), y sus sedimentos portadores. 2° Jornadas Geológicas Bonaerenses, *Actas*: 67-78.
- Tonni, E.P., Cione, A.L. y Figini, A. 1999a. 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., Nabel, P., Cione, A.L., Etchichury, M., Tofalo, R., Scillato Yane, G., San Cristobal, J., Carlini, A. y Vargas, D. 1999b. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 273-291.
- Voglino, D. y Petrulevicius, J.F. 1998. Puparios fósiles de Calliphoridae (Diptera) en la provincia de Buenos Aires (Argentina). 4° Congreso Argentino de Entomología (Mar del Plata), *Resúmenes*: 89.
- Voglino, D., Herrera, R. y Maugeri, G. 2001. Reserva Natural "Vuelta de Obligado" (Ramallo, Buenos Aires): un proyecto para conservar los últimos bosques del Espinal mejor preservados y bajos ribereños asociados del extremo norte de la provincia. 1° Jornadas Argentinas sobre Reservas Naturales Urbanas (Buenos Aires), *Resúmenes*: 116-118.
- Wang J., Zhao Q., Cheng X., Wang R. y Wang P. 2000. Age estimation of the Mid-Pleistocene microtektite event in the South China Sea: A case showing the complexity of the sea-land correlation. *Chinese Science Bulletin* 45: 2277-2280.
- Zhou, L.P. y Shackleton, N.J. 1999. Misleading positions of geomagnetic reversal boundaries in Eurasian loess and implications for correlation between continental and marine sedimentary sequences. *Earth and Planetary Science Letters* 168: 117-130.
- Zuleta, G. y Bilenca, D. 1992. Seasonal shifts within juvenile recruit sex ratio of pampas mice (*Akodon azarae*). *Journal of Zoology* (London) 227: 397-404.

Recibido: 11 de setiembre de 2003.

Aceptado: 27 de mayo de 2004.