

Micromamíferos no voladores (Rodentia y Didelphimorphia) del Holoceno de Patagonia Central (Argentina): significación paleoambiental

DANIEL EDGARDO UDRIZAR SAUTHIER¹
DANIELA DE TOMMASO²
PABLO TETA³

1. Grupo de Estudio de Mamíferos Terrestres (GEMTE), Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC- CONICET) y Facultad de Ciencias Naturales y de la Salud, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
2. Facultad Regional Chubut, Universidad Tecnológica Nacional (UTN). Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
3. División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Avenida Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina.

Recibido: 20 de octubre 2021 - Aceptado: 14 de marzo 2022 - Publicado: 15 de mayo 2023

Para citar este artículo: Daniel Edgardo Udrizar Sauthier, Daniela De Tommaso y Pablo Teta (2023). Micromamíferos no voladores (Rodentia y Didelphimorphia) del Holoceno de Patagonia Central (Argentina): Significación paleoambiental. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 23(1): 378–406.

Link a este artículo: <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.14.03.2022.398>

©2023 Udrizar Sauthier, de Tommaso y Teta



This work is licensed under

CC BY-NC 4.0



ISSN 2469-0228

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

MICROMAMÍFEROS NO VOLADORES (RODENTIA Y DIDELPHIMORPHIA) DEL HOLOCENO DE PATAGONIA CENTRAL (ARGENTINA): SIGNIFICACIÓN PALEOAMBIENTAL

DANIEL EDGARDO UDRIZAR SAUTHIER¹, DANIELA DE TOMMASO² Y PABLO TETA³

¹Grupo de Estudio de Mamíferos Terrestres (GEMTE), Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC- CONICET) y Facultad de Ciencias Naturales y de la Salud, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). U9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. dsauthier18@gmail.com

²Facultad Regional Chubut, Universidad Tecnológica Nacional (UTN). U9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. danieladetommaso@yahoo.com.ar

³División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Avenida Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. anthea@gmail.com

 DEUS: <https://orcid.org/0000-0002-3195-9893>; PT: <https://orcid.org/0000-0001-8694-0498>

Resumen. Se da a conocer la conformación de los ensambles de micromamíferos no voladores para cinco secuencias paleontológicas del Holoceno ubicadas en la cuenca del río Chubut. Con la información obtenida se propone una hipótesis ambiental para los últimos miles de años en Patagonia central. Se realizaron 13 dataciones radiocarbónicas con métodos convencionales. Entre las cinco secuencias se contabilizaron 12.644 individuos (MNI). En conjunto, se registraron al menos 18 taxones de micromamíferos. El estudio de los yacimientos nos permitió inferir que desde los 5,5 ka hasta los 4,0 ka se encontraban en la región ambientes de estepa patagónica. A partir de los 4,0 ka, especialmente en el valle inferior del río Chubut, empieza a notarse la influencia del Monte, alternando condiciones frías y húmedas con más cálidas y secas como las actuales. Los micromamíferos sugieren la existencia de dos tendencias principales durante los últimos 5,0 ka. Para buena parte del segmento temporal, se mantiene la estructura taxonómica (cuantitativa y cualitativa) con cambios sutiles en las abundancias de algunas especies. Hacia los últimos 0,15 ka se hace evidente una modificación más profunda de los ensambles, signada tanto por desapariciones locales como por incrementos o decrementos marcados de algunas especies. Las evidencias disponibles indican a las actividades antrópicas como las principales responsables de estos cambios.

Palabras clave. Micromamíferos. Holoceno. Patagonia central. Evolución ambiental. Desapariciones locales. Río Chubut.

Abstract. HOLOCENE NON-VOLANT MICROMAMMALS (RODENTIA AND DIDELPHIMORPHIA) FROM CENTRAL PATAGONIA: PALEOENVIRONMENTAL SIGNIFICANCE. We present the structure of the non-volant small mammal assemblages for five paleontological sequences from the Holocene located in the Chubut river basin. With the obtained information, an environmental hypothesis is proposed for the last thousands of years in central Patagonia. Thirteen radiocarbon dates were made with conventional methods. Among the five sequences, 12.644 individuals (MNI) were counted. Altogether, at least 18 small mammal taxa were recorded. The study of the deposits allowed us to infer that from 5.5 ka to 4.0 ka the region was covered by Patagonian steppe environments. Starting at 4.0 ka, especially in the lower valley of the Chubut river, the influence of the Monte environments begins to be noticed, alternating cold and humid conditions with warmer and drier conditions like the current ones. The small mammals suggest the existence of two main trends during the last 5.0 ka. For most of the temporal segment, we documented maintenance of the taxonomic structure (quantitative and qualitative) with subtle changes in the abundances of some species. Towards the last 0.15 ka, a deeper modification of the assemblages becomes evident, marked both by local disappearances and by marked increases or decreases of some species. The available evidence identifies anthropic activities as the main responsible for these changes.

Key words. Small mammals. Holocene. Central Patagonia. Environmental evolution. Local disappearances. Chubut River.

EL ESTUDIO de muestras fósiles de pequeños mamíferos ha demostrado ser muy útil para elaborar esquemas paleoambientales en diversas partes del mundo (e.g., Andrews, 1990; Avery, 1990, 1997; Schmitt *et al.*, 2002; Lauriol *et al.*, 2003), sobre todo para aquellas regiones en la que no existen o no se han explorado otros tipos de archivos naturales (e.g., dendrológicos, glaciológicos, palinológicos).

Para la Patagonia argentina, la mayoría de los estudios de este tipo fueron realizados hacia la porción noroeste, en áreas ecotonales entre el bosque y la estepa patagónica (i.e., Provincia Fitogeográfica [PF] Subantártica y PF Patagónica; Oyarzabal *et al.*, 2018) o entre la estepa patagónica y el Monte (PF Patagónica, Ecotono Fitogeográfico Monte-Patagonia, PF del Monte; e.g., Pearson, 1987; Pearson y

Pearson, 1993; Crivelli Montero *et al.*, 1996; Rebane, 2002; Andrade y Teta, 2003; Pardiñas *et al.*, 2005, 2011; Teta *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2012, 2015; Pardiñas y Teta, 2013; Tammone *et al.*, 2020). Durante la última década también se han generado antecedentes para sitios ubicados en el noreste de esta región (e.g., Fernández *et al.*, 2011, 2016, 2021; Andrade, 2020), mientras que para el centro y este de Patagonia las contribuciones disponibles siguen siendo escasas (Pardiñas, 1999; Pardiñas *et al.*, 2000, 2012; Teta *et al.*, 2009a). Para este último sector, además, son exiguas las reconstrucciones paleoambientales generadas a partir de otros *proxies* (e.g., dendrológicos, glaciológicos, palinológicos).

En esta contribución damos a conocer la conformación de los ensambles de micromamíferos no voladores para cinco secuencias paleontológicas del Holoceno, excavadas

en el centro-este de la Patagonia extraandina. A partir del análisis de estas secuencias se estudia la evolución de los ensambles de micromamíferos desde el Holoceno Medio hasta la actualidad en el valle medio del río Chubut. Con la información obtenida se propone una hipótesis ambiental para los últimos miles de años en Patagonia central. La justificación del estudio en simultáneo de estas cinco secuencias encuentra su razón en la proximidad geográfica de los yacimientos y la similar cobertura temporal (últimos 5,5 ka) involucrada en esos depósitos.

ÁREA DE ESTUDIO

Yacimientos paleontológicos y marco geológico

Perfil Los Altares (PLA; 43° 53' 35,2" S; 68° 23' 21,3" O, 219 msnm). Se encuentra en el valle medio del río Chubut, a 1,5 km al SE de la localidad de Los Altares, departamento

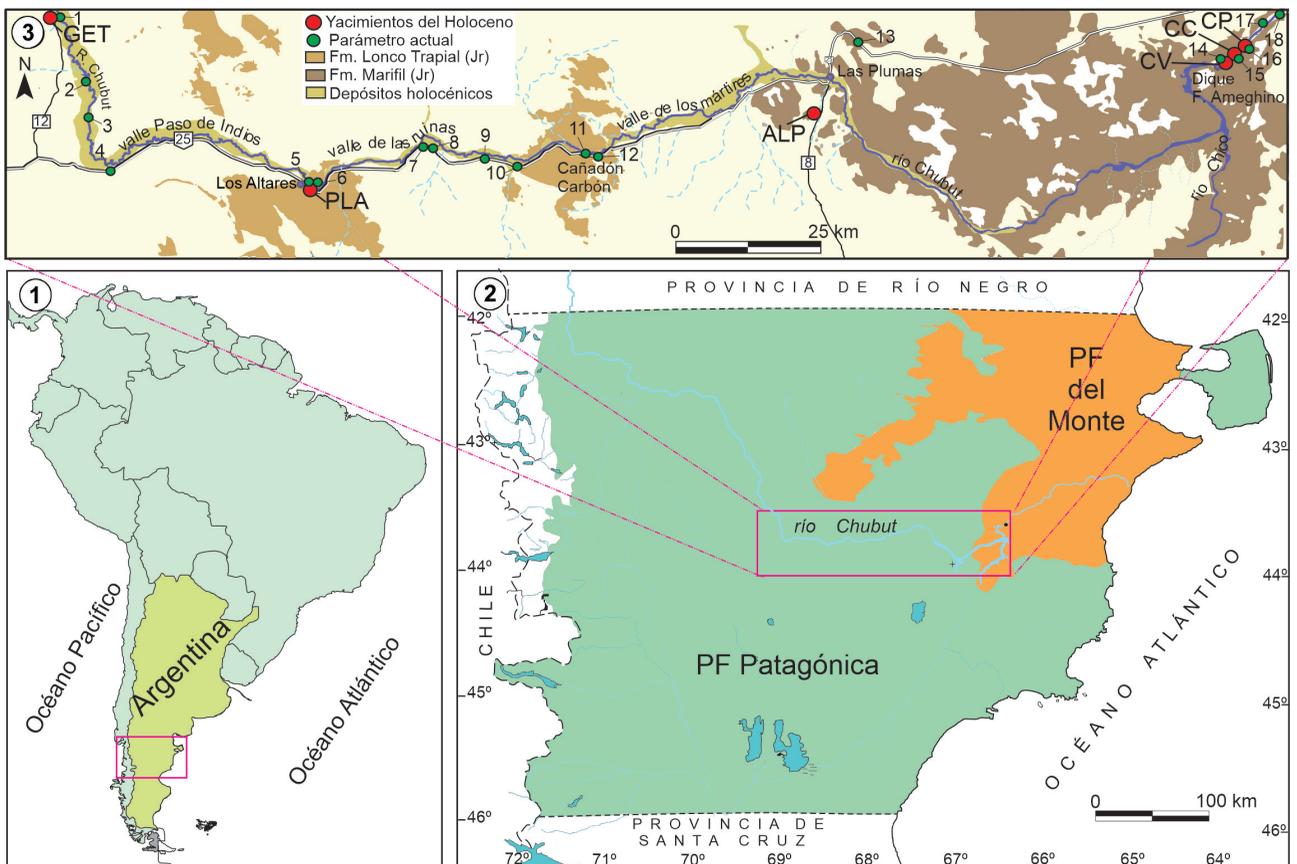


Figura 1. 1, Ubicación general del área de estudio en Argentina. 2, Regiones florísticas de la región extraandina de la Provincia del Chubut y ubicación del río Chubut. 3, Ubicación de los yacimientos paleontológicos estudiados en esta contribución (PLA, Perfil Los Altares; CV, Cueva de la Virgen; CC, Cueva Caolineria; CP, Cueva Peligro), su parámetro actual (1–18; los números se corresponden con los de la Tabla 3) y de los yacimientos paleontológicos (GET, Grieta El Torito y ALP, Alero Las Plumas) utilizados en el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS).

Paso de Indios (Fig. 1.3). Se trata de un perfil de 1,20 m de espesor (véase Figs. 2.1 y 3.1), relicto del piso de una cueva que fue dinamitada por tareas viales. Se obtuvieron tres dataciones radiocarbónicas para este sitio (Tab. 1), registrándose una edad de 2.337–2.009 años cal. AP para el nivel más inferior de la secuencia (nivel 12).

Cueva de la Virgen (CV; 43° 42' 10" S; 66° 27' 44" O, 89 msnm). Se localiza en el valle inferior del río Chubut, en las afueras de la localidad de Villa Dique Florentino Ameghino, departamento Gaiman (Fig. 1.3). La cueva se formó en la base de una grieta, en una barda de unos 35 m de altura (véase Fig. 2.3). La secuencia sedimentaria se divide estratigráficamente en dos secciones (Fig. 3.2); el componente superior se encuentra parcialmente alterado a causa de la remoción de sedimentos para la instalación de un altar religioso. Se realizaron dos dataciones radiocarbónicas para la CV (Tab. 1), obteniéndose una edad de 6.444–5.938 años cal. AP en el nivel inferior (nivel 170–180). En los niveles del componente superior existen evidencias de materiales post-colonización europea (restos de *Ovis orientalis aries*, papel periódico, objetos de metal). Una segunda excavación, consignada como "última excavación" en la Tabla 2, aportó materiales adicionales infrayacentes al nivel datado en 6.444–5.938 años cal. AP.

Cueva Caolinerá (CC; 43° 40' 48" S; 66° 25' 57" O, 80 msnm). Se encuentra localizada en el valle inferior del río Chubut, ca. 4,5 km al E de la Villa Dique Florentino Ameghino, departamento Gaiman (Fig. 1.3). Se emplaza sobre una barda, en la margen derecha (*i.e.*, sur) del río. Consta de una entrada principal, de aproximadamente 3 m de ancho, una única galería y una pequeña entrada secundaria hacia el ábside, que se abre hacia el exterior a una altura considerable (Fig. 2.2; véase Fig. 3.3 para un detalle del perfil estratigráfico). Se obtuvieron tres dataciones radiocarbónicas para CC (Tab. 1); sobre la base de estas dataciones se asumió una tasa de sedimentación relativamente constante, lo que permitió estimar que cada ca. 300 años se depositaron unos 10 cm de sedimento. A partir de este cálculo se asumió una edad de ca. 3.900 años AP para el nivel inferior de la excavación (nivel 15).

Cueva Peligro (CP; 43° 40' 18" S; 66° 24' 52" O, 88 msnm). Se ubica en el valle inferior del río Chubut, a unos 6 km al E de la Villa Dique Florentino Ameghino, departamento

Gaiman (Fig. 1). Se trata de una grieta en el frente rocoso de una barda de aproximadamente 40 m de altura, también sobre la margen derecha (*i.e.*, sur) del río. Consta de una única entrada (4,6 m de ancho) y una extensa galería (ca. 30 m; véase Fig. 2.4). En este yacimiento se excavaron dos secuencias (cuadrícula 1: CPC1, cuadrícula 2: CPC2). Los primeros niveles mostraron escaso grado de compactación, aumentando paulatinamente hacia los subyacentes. Los niveles superficiales contenían una proporción importante de guano ovino, egagrópilas parcialmente disgregadas y huesos dispersos. En los niveles subyacentes, la proporción de guano fue menor, y luego fue disminuyendo hasta que dejó de observarse. Se realizaron dos dataciones radiocarbónicas para CPC1 y tres para CPC2 (Tab. 1). La edad del nivel basal de CPC1 (nivel 33–36) corresponde a 675–549 años cal. AP; mientras que en CPC2 para el anteúltimo nivel (nivel 36–39) se obtuvo una edad de 1.267–935 años cal. AP. Si bien las excavaciones en CP no alcanzan edades tan antiguas como en los yacimientos anteriores, se trata en todos los casos de secuencias completas, colectadas con un mayor grado de resolución (*i.e.*, niveles artificiales de 3 cm, ver Materiales y Métodos), con una cantidad relativamente alta de restos de pequeños mamíferos (Tab. 2) y que abarcan los tres últimos pulsos climáticos del Holoceno: la anomalía Climática Medieval (ACM), la Pequeña Edad de Hielo (PEH) y el Calentamiento Global Actual (CGA; *eg.*, Villalba *et al.*, 2012; Abraham *et al.*, 2014; Dätwyler *et al.*, 2020; Gil *et al.*, 2020).

Las cinco secuencias paleontológicas estudiadas en este trabajo se ubican dentro de los límites de la planicie de inundación del río Chubut. El PLA se halla en el extremo oriental del valle medio del río Chubut. Aquí se desarrollan extensos y potentes afloramientos de rocas sedimentarias continentales y piroclásticas del Grupo Chubut (Cretácico), que dominan ampliamente la topografía regional (Anselmi *et al.*, 2004). Estos afloramientos se intercalan a través de discordancias angulares o incluso fallas, con rocas basálticas y andesíticas del Grupo Lonco Trapial (Jurásico); es justamente en estas rocas donde se encuentra el PLA. Sobre el río Chubut, el Grupo Lonco Trapial aflora en los alrededores de Los Altares y en Cañadón Carbón (Fig. 1.3); se trata de rocas volcánicas con numerosas diaclasas, vesículas y durezas diferenciales que propician la formación de cuevas y oquedades, que pueden ser ampliadas por acción del agua

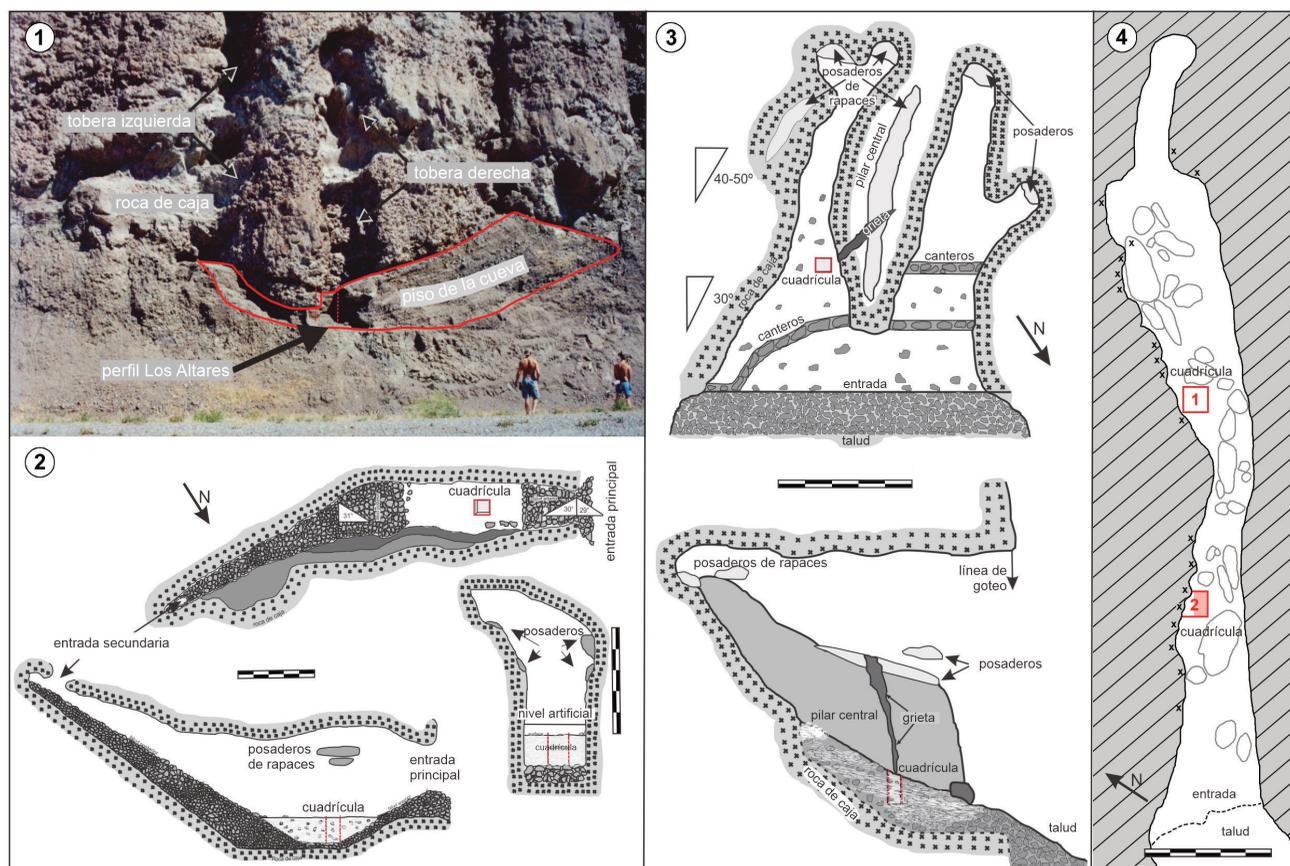


Figura 2. Yacimientos paleontológicos emplazados sobre el río Chubut (Provincia del Chubut, Argentina), estudiados en esta investigación. 1, Perfil Los Altares. 2, Cueva Caolinerá. 3, Cueva de la Virgen. 4, Cueva Peligro. Escala gráfica= 5 metros.

de escorrentía. La CV, CC y CP se ubican en el extremo occidental del valle inferior del río Chubut. En este sector el paisaje está dominado por potentes afloramientos de rocas ignimbríticas riolíticas a riodacíticas de la Formación Marifil (Jurásico) que alcanzan una altura de alrededor de 70 m por sobre el cauce del río. La roca tiene intercalaciones de lentes de caolín y gran cantidad de grietas y oquedades (Panza *et al.*, 2002).

Clima y vegetación

En líneas generales, el clima en el valle medio e inferior del río Chubut (Fig. 1) es templado frío, con características áridas-semiáridas (Paruelo *et al.*, 1998). Las temperaturas medias anuales fluctúan entre 9,1 °C y 13,3 °C para las localidades de Paso de Indios y Las Chapas, respectivamente (Coronato y del Valle, 1988; véase Fig. 1). Las precipitaciones son inferiores a los 200 mm anuales y varían entre 82 mm (Las Chapas) y 146 mm (Paso de Indios) (Coronato y del

Valle, 1988; Paruelo *et al.*, 1998). Los vientos predominantes son los del sector oeste, con ráfagas que frecuentemente superan los 100 km/h (Barros, 1977).

La vegetación está vinculada a dos PFs mayores: 1- La PF Patagónica (Oyarzabal *et al.*, 2018; Fig. 1.2), donde se encuentra el PLA, caracterizada regionalmente por el desarrollo de una estepa arbustiva con *Chuquiraga avellanadae* y eriales o peladales. En este sector, la estepa arbustiva tiene una cobertura que varía entre un 30–50%, con dos estratos muy abiertos, el superior de 100 cm y el inferior de 15–20 cm; por otro lado, el erial tiene una cobertura muy escasa, no superior al 50%, con arbustos enanos en cojín y escasas gramíneas. 2- La PF del Monte (Oyarzabal *et al.*, 2018; Fig. 1.2), donde se localizan la CV, CC y CP, está caracterizada por una estepa arbustiva con varios estratos y poca cobertura. Los estratos medio y bajo (50–150 cm) son los de mayor cobertura (ca. 40%). El estrato superior, que llega a los 200 cm, es muy disperso y presenta 10–20% de cobertura.

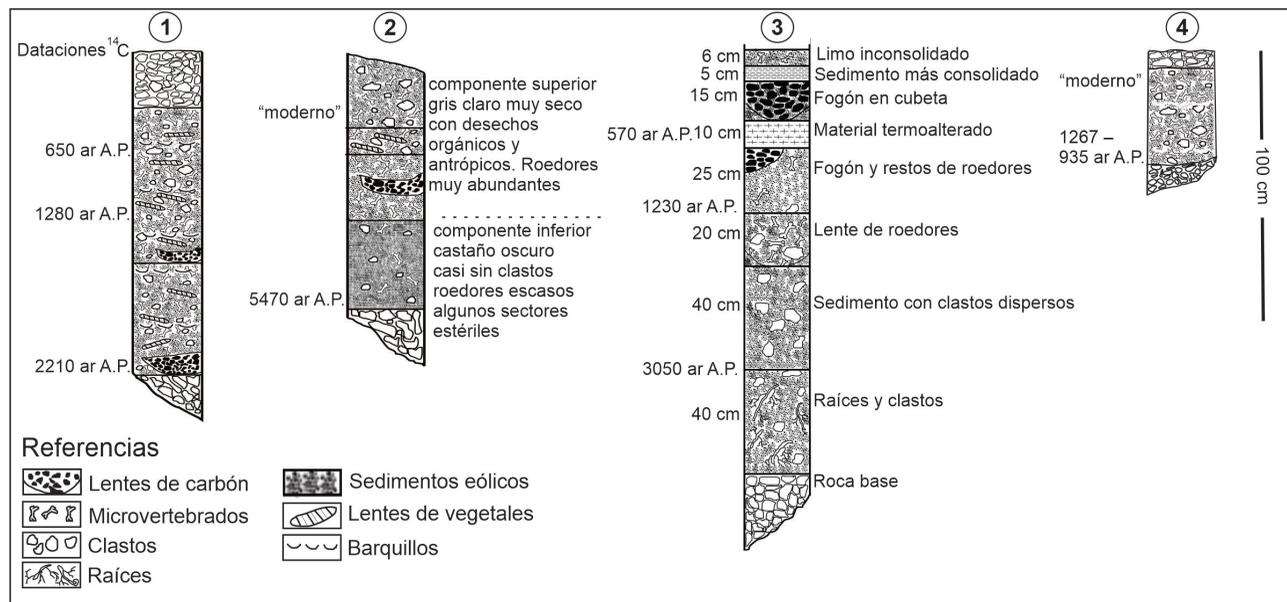


Figura 3. Perfiles estratigráficos de los yacimientos emplazados sobre el río Chubut (Provincia del Chubut, Argentina), analizados en este trabajo. 1, Perfil Los Altares. 2, Cueva de la Virgen. 3, Cueva Caolineria. 4, Cuadrícula 2 de Cueva Peligro.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las cinco secuencias paleontológicas fueron excavadas en horizontes artificiales de 10 cm (PLA, CV y CC) ó 3 cm (CPC1 y CPC2) de espesor mediante la aplicación de técnicas arqueológicas. El material sedimentario fue tamizado utilizando una malla de 2 mm de paso. Los materiales retenidos en el tamiz se dispusieron en bolsas plásticas, consignándose los datos de procedencia estratigráfica. Cada yacimiento fue relevado planimétricamente (Fig. 2) y se confeccionaron perfiles sedimentarios (Fig. 3). En gabinete se extrajeron manualmente los elementos cráneo-mandibulares y dentarios de micromamíferos. Las determinaciones taxonómicas se efectuaron hasta el menor nivel posible, sobre la base de la comparación con material actual de referencia depositado en la Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, y mediante la utilización de claves y bibliografía específica (e.g., Hershkovitz, 1962; Pearson, 1995; Pardiñas y Galliari, 2001; Pardiñas, 2009; Udrizar Sauthier *et al.* 2020); las principales diferencias y características de las especies estudiadas se muestran en la Figura 4. Para cada muestra (*i.e.*, nivel de excavación) se calculó el Número Mínimo de Individuos (MNI) por taxón, en base a la cuantificación de los elementos esqueléticos más frecuente, respetando la lateralidad (Andrews, 1990). El criterio

taxonómico adoptado en el tratamiento de las especies de micromamíferos corresponde al propuesto por Teta *et al.* (2018). Los restos fósiles fueron depositados en la Colección de Material de Egagrópilas y Afines "Elio Massoia" del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

El análisis tafonómico de los materiales estudiados se detalla en extenso en Udrizar Sauthier (2009) y de Tommaso (2021). Brevemente, se resume a continuación. Durante las tareas de campo se tuvo la precaución de ubicar las cuadrículas de excavación por debajo de los posaderos de aves rapaces; los mismos se identifican fácilmente por la acumulación de deyecciones en forma de chorreaduras blancas y de aspecto carbonático (*cf.* Pardiñas, 1999). Mientras se realizaron las excavaciones se registró la posición de los materiales, si estaban articulados, agrupados o incluidos en egagrópilas, siguiendo los lineamientos generales propuestos por Pardiñas (1999) para el estudio de acumulaciones de micromamíferos en el ámbito pampeano-patagónico. También se registraron cambios en el color y textura de los sedimentos para interpretar posibles galerías realizadas por especies fosoriales o semifosoriales, eventos de inundación, concentraciones de carbón de origen antrópico, etc. En el laboratorio, los restos óseos fueron revisados en busca de marcas de corte, de punción por dientes o de ataque ácido

por digestión, con el fin de identificar los principales agentes responsables de la acumulación de los restos óseos (cf. Andrews, 1990; Stahl, 1996; Pardiñas, 1999, 2000).

Las 13 dataciones radiocarbónicas fueron realizadas con métodos convencionales (espectrometría de centelleo líquido [LSC2]) sobre elementos orgánicos y se llevaron a cabo en el Laboratorio de Tritio y Radiocarbono (acrónimo LP) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Los fechados obtenidos

se calibraron con la curva para hemisferio sur SHCal20 (Hogg *et al.*, 2020) empleando el software OxCal 4.4 (Bronk Ramsey, 2009; Tab. 1). Además, se utilizaron materiales post colonización europea (restos metálicos, papel, huesos y heces de *Ovis orientalis aries*) como indicadores cronológicos, asumiéndose una edad no mayor a 0,15 ka para los niveles portadores.

Para la reconstrucción paleoambiental se aplicó el método de análogos modernos (Overpeck *et al.*, 1992). Este

TABLA 1 - Fechados radiocarbónicos (^{14}C AP) y edades calibradas (cal AP) para los niveles datados de los distintos yacimientos que se analizan en este trabajo

Nivel	Código	Edad Radiocarbónica (^{14}C AP)	Edad Calibrada (cal AP)	Intervalo de 2 sigma
Perfil Los Altares				
20–30 cm	LP-2030	650 ± 60	665–525	(95,4 %)
40–50 cm	LP-1864	1.280 ± 90	1.296–962	(95,4 %)
110–120 cm	LP-1837	2.210 ± 70	2.337–2.009	(95,4 %)
Cueva de la Virgen				
130–140 cm	LP-2015	"Moderno"		
170–180 cm	LP-1865	5.470 ± 110	6.444–6.420	(1,4 %)
			6.413–5.987	(91,4 %)
			5.975–5.938	(2,6 %)
Cueva Caolinera				
20–30 cm	LP-2001	570 ± 70	659–464	(95,4 %)
50–60 cm	LP-1817	1.230 ± 60	1.264–1.208	(10,9 %)
			1.180–960	(84,6 %)
110–120 cm	LP-1780	3.050 ± 70	3.373–2.997	(94,9 %)
			2.978–2.971	(0,6 %)
Cueva Peligro, Cuadrícula 1				
18–21 cm	LP-3239	460 ± 50	540–435	(69,1 %)
			410–323	(26,4 %)
33–36 cm	LP-3245	700 ± 50	675–549	(95,4 %)
Cueva Peligro, Cuadrícula 2				
18–21 cm	LP-3076	"Moderno"	-	
24–27 cm	LP-3153	880 ± 70	910–664	(95,4 %)
36–39 cm	LP-3070	1.220 ± 70	1.267–1.204	(11,3 %)
			1.182–956	(83,5 %)
			942–935	(0,7 %)

TABLA 2 - Cuantificación (MNI) de los restos de pequeños mamíferos no voladores hallados en los cuatro yacimientos estudiados en esta investigación. Para cada nivel se indica el MNI de cada especie (para cada especie, fila de arriba), porcentaje cada especie (para cada especie, fila de abajo), el total de individuos contabilizados (N), riqueza (R) y diversidad (Shannon-Wiener, H); para aquellos datados, su edad en años calibrados (ver Tab. 1)

Id NMDS											N	R	H					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10								
Perfil Los Altares																		
sup	Superficie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	22	6	1,36				
		4,55	9,09	54,55	18,18	4,55	9,09											
I	00-10 cm	1	8	3	137	3	1	7	5	1	22	25	23	4	1	245	16	1,63
		0,41	3,27	1,22	55,92	1,22	0,41	2,86	2,04	0,41	8,98	10,20	9,39	1,63	0,41			
II	10-20 cm	2	4	20	10	45	230	2	2	1	12	32	50	6	1	433	18	1,71
		0,46	0,92	4,62	2,31	10,39	53,12	0,46	0,46	0,23	2,77	7,39	11,55	1,39	0,23			
	20-30 cm (665-525 cal AP)	4	11	12	17	115	1	2	9	4	8	13	32	4	1	234	15	1,83
		1,71	4,70	5,13	7,26	49,15	0,43	0,85	3,85	1,71	0,43	5,56	13,68	1,71	0,43			
III	30-40 cm	16	16	16	26	172	4	9	2	1	4	20	34	6	3	313	13	1,64
		5,11	5,11	8,31	54,95	1,28		2,88	0,64	0,32	1,28	6,39	10,86	1,92	0,96			
IV	40-50 cm (1.296-962 cal AP)	3	2	25	24	57	276	2	1	1	10	29	69	9	2	541	18	1,76
		0,55	0,37	4,62	4,44	10,54	51,02	0,37	0,37	0,18	1,85	5,36	12,75	1,66	0,37			
	50-60 cm	4	2	29	12	48	290	1	1	7	12	21	67	8	3	529	18	1,69
		0,76	0,38	5,48	2,27	9,07	54,82	0,19	0,38	1,32	2,27	3,97	12,67	1,51	0,57			
	60-70 cm	3	2	22	14	93	253	1	12	7	8	22	89	8	3	554	15	1,76
		0,54	0,36	3,97	2,53	16,79	45,67	0,18	2,17	3,07	1,44	3,97	16,06	1,44	0,54			
	70-80 cm	7	2	17	14	61	191	2	1	4	12	17	47	5	2	398	17	1,82
		1,76	0,50	4,27	3,52	15,33	47,99	0,50	0,25	1,76	3,02	4,27	11,81	1,26	0,50			

TABLA 2 - Continuación

Id NMDs	V	80-90 cm	1	18	7	32	195	1	<i>Euneomys chinchilloides</i>	<i>Galea leucoblephara</i>	<i>Graomys griseoflavus</i>	<i>Lestodelphys halli</i>	<i>Loxodontomys micropus</i>	<i>Microcavia australis</i>	<i>Notiomys edwardsii</i>	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Reithrodon auritus</i>	<i>Thylamys pallidior</i>	<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>	N	R	H
			0,28	5,11	1,99	9,09	55,40	0,28				0,28	2,56	3,13	0,57	3,98	4,83	4,4	4,4	352	13	1,59	
		90-100 cm	1	4	5	19	107					1	3	5	1	4	13	32	4	199	13	1,59	
		100-110 cm	0,50	2,01	2,51	9,55	53,77					0,50	1,51	2,51	0,50	2,01	6,53	16,08	2,01		217	12	1,62
				3,69	1,84	9,68	52,53					0,46	2,30	2,76	0,46	3,69	4,15	16,59	1,84		140	13	1,75
VI		110-120 (2.337-2.009 cal AP)	1	5	1	17	68	1				3,57	3,57	3,57	0,71	2,86	5,71	14,29	2,86		140	13	1,75
		Cueva de la Virgen		0,71	3,57	0,71	12,14	48,57	0,71														
I		110-120 cm		31	23	57	440			5	14	2		9	32	116	52	42	2	825	13	1,65	
				3,76	2,79	6,91	53,33			0,61	1,70	0,24		1,09	3,88	14,06	6,30	5,09	0,24				
		120-130 cm		27	16	74	394			3	12	3		13	32	114	41	41	2	772	13	1,68	
				3,50	2,07	9,59	51,04			0,39	1,55	0,39		1,68	4,15	14,77	5,31	5,31	0,26				
		130-140 cm ("Moderno")	1	18	9	39	207			3	11	2		8	16	72	22	17	2	427	14	1,76	
			0,23	4,22	2,11	9,13	48,48			0,70	2,58	0,47		1,87	3,75	16,86	5,15	3,98	0,47				
II		140-150 cm	1	9	3	15	128			3	8			3	14	40	13	11		248	12	1,67	
			0,40	3,63	1,21	6,05	51,61			1,21	3,23			1,21	5,65	16,13	5,24	4,44					
III		150-160 cm		3		4	46			1	1			3	2	10	3	6		79	10	1,50	
				3,80		5,06	58,23			1,27	1,27			3,80	2,53	12,66	3,80	7,59					

TABLA 2 - Continuación

Id NMDS										N	R	H
IV	160–170 cm									117	10	1,53
V	170–180 cm (6.444–5.938 cal AP)									104	9	1,58
VI	Última excavación									144	8	1,24
Cueva Caolín												
I	00–10 cm									57	8	1,60
II	10–20 cm									229	12	1,61
	20–30 cm (659–464 cal AP)									316	12	1,70
	30–40 cm									79	12	1,86
III	40–50 cm									143	11	1,45
	50–60 cm (1.264–960 cal AP)									250	13	1,59

TABLA 2 - Continuación

Id NMDS	60-70 cm	70-80 cm	80-90 cm	90-100 cm	100-110 cm	110-120 cm (3.373-2.971 cal AP)	120-130 cm	130-140 cm	140-150 cm	Cueva Peligro, Cuadrícula 1 sup	N	R	H
<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	409	13	1,59
<i>Thylamys pallidior</i>	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	5,87	0,24	
<i>Reithrodon auritus</i>	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	5,13	5,87	0,24
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	12,22	5,13	5,87
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	3,91	12,22	5,13
<i>Notiomys edwardsii</i>											4	25	5
<i>Microcavia australis</i>	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	2,02	12,63	2,53
<i>Loxodontomys micropus</i>											5	9	6
<i>Lestodelphys halli</i>	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6,25	11,25	7,50
<i>Graomys griseoflavus</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3,33	11,67	8,33
<i>Galea leucoblephara</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3,45	10,34	6,90
<i>Euneomys chinchilloides</i>											1	2	1
<i>Eligmodontia spp.</i>	231	231	231	231	231	231	231	231	231	231	8,33	16,67	8,33
<i>Ctenomys spp.</i>	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	4,17	4,17	8,33
<i>Calomys musculus</i>	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	1	1	2
<i>Akodon iniscatus</i>	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	24	3	5
<i>Abrothrix olivacea</i>											1,92	11,54	5,77
<i>Abrothrix hirta</i>											1,67	8,33	8,33
	231	231	231	231	231	231	231	231	231	231	1,67	8,33	11,67
	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	1,92	11,54	9,62
	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	6,06	1	5	7
	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	3,03	60	10	1,48
	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	2,20	1,67	8,33	11,67
	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	0,73	1,67	8,33	11,67
	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	0,24	1,67	8,33	11,67
	231	231	231	231	231	231	231	231	231	231	1,67	8,33	11,67
	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	56,48	1,67	8,33	11,67
	122	122	122	122	122	122	122	122	122	122	1,67	8,33	11,67
	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	6,162	1,67	8,33	11,67
	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	1,67	8,33	11,67
	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	43,75	1,67	8,33	11,67
	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	1,67	8,33	11,67
	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	45,00	1,67	8,33	11,67
	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	1,67	8,33	11,67
	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	51,72	1,67	8,33	11,67
	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	1,67	8,33	11,67
	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	41,67	1,67	8,33	11,67
	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	1,67	8,33	11,67
	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	45,83	1,67	8,33	11,67
	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	1,67	8,33	11,67
	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	46,15	1,67	8,33	11,67
	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	1,67	8,33	11,67
	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	58,33	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	1,67	8,33	11,67
	36	36	36	36	36	36	36	36	36	36	1,67	8,33	11,67
	21												

TABLA 2 - Continuación

Id NMDS	15–18 cm	18–21 cm ("Moderno")	21–24 cm	21–24 cm bis	24–27 cm (910–664 cal AP)	27–30 cm	30–33 cm	33–36 cm	36–39 cm (1.267–935 cal AP)	39–42 cm	N	R	H
<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>											105	11	1,78
<i>Thylamys pallidior</i>											10	10	9,52
<i>Reithrodon auritus</i>											5	5	6
<i>Phyllotis xanthopygus</i>											4	5	5
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>											5	4	4
<i>Notiomys edwardsii</i>											4,76	3,81	4,76
<i>Microcavia australis</i>											2	2	2
<i>Loxodontomys micropus</i>											1,90	0,00	0,00
<i>Lestodelphys halli</i>											2,17	0,00	4,35
<i>Graomys griseoflavus</i>											2,17	0,00	4,35
<i>Galea leucoblephara</i>											2,56	2,56	4,27
<i>Euneomys chinchilloides</i>											5	10	16
<i>Eligmodontia spp.</i>											3,64	5,82	6,18
<i>Ctenomys spp.</i>											8	25	30
<i>Calomys musculus</i>											6,14	7,37	5,41
<i>Akodon iniscatus</i>											1,86	1,86	5,98
<i>Abrothrix olivacea</i>											2,00	6,50	8,00
<i>Abrothrix hirta</i>											6	12	10
											6,90	5,75	5,17
											3,45	3,45	6,90
											4	4	28
											11,48	7,79	5,74
											3	6	4
											3,70	7,41	4,94
											2,47	2,47	2,47
											2,47	2,47	2,47
											8,64	6,17	4,94
											51,85	5,185	5,185
											2,47	2,47	2,47
											81	11	1,76

método se basa en la abundancia de taxones, en este caso micromamíferos, con afinidades por diferentes ambientes. Dado que todas las especies encontradas en los yacimientos paleontológicos viven en la actualidad, se pudieron reseñar sus preferencias ambientales (véase Udrizar Sauthier, 2009) y extrapolarlas al pasado (Andrews, 1990). Se utilizaron indicadores de presencia-ausencia y variaciones en la abundancia relativa (sobre los valores de MNI) de las especies de micromamíferos. Como parámetro actual se utilizaron 18 muestras de micromamíferos (Tab. 3) recolectadas en los alrededores de los yacimientos (Fig. 1.3) y con el mismo origen tafonómico que las muestras fósiles.

Para cada muestra se calcularon la riqueza y diversidad (Shannon-Wiener). Se efectuó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés: *Non Metric Multidimensional Scaling*) sobre una matriz de abundancias relativas, con el objeto de evaluar conjuntamente las relaciones entre especies, niveles y localidades. Para ello, algunos niveles fueron agrupados (Tab. 2), teniendo en cuenta su posición estratigráfica, cronología y similitud (*i.e.*, índice de Bray Curtis > 0,60). Este agrupamiento consistió en promediar los valores de las abundancias relativas de cada taxón. Para el NMDS se utilizó el índice de Bray-Curtis como medida de similitud y se incluyeron en el análisis: la muestra paleontológica proveniente del yacimiento Grieta El Torito (GET, Fig.1.3; 14321-13476 cal AP; Teta *et al.*, 2009a), la muestra paleontológica proveniente del sitio Alero Las Plumas (ALP, Fig.1.3; 540-283 cal AP; Pardiñas *et al.*, 2012) y 18 muestras de egagrópilas actuales (Tab. 3; Fig. 1.3). Todos los análisis fueron realizados mediante el software R 3.3.1 (R Development Core Team, 2016), paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2014).

RESULTADOS

Aspectos tafonómicos

Si bien existen múltiples formas de incorporación de microvertebrados al registro fósil (*e.g.*, Andrews, 1990; Stahl, 1996; Pardiñas, 2000), una de las más frecuentemente involucradas es la acción trófica de aves y mamíferos depredadores. La posición de los materiales, generalmente por debajo de abundantes deyecciones de aves rapaces, la existencia de egagrópilas enteras dentro de las secuencias (particularmente en PLA y CP), las marcas de digestión

moderada en incisivos, como así también las abundancias relativas de las especies de micromamíferos, son indicios de que búhos y lechuzas fueron los principales agentes tafonómicos implicados en la génesis de las cinco secuencias estudiadas. En la cuenca del río Chubut es frecuente encontrar dos especies de estas aves, *Bubo magellanicus* (Aves, Strigidae) y *Tyto furcata* (Aves, Tytonidae). Esta última es la responsable de la mayoría de las acumulaciones de pequeños vertebrados que se encuentran actualmente en la región (Formoso *et al.*, 2016); teniendo en cuenta esta información, *T. furcata* aparece como la especie que mayor intervención habría tenido en la generación de los agregados fósiles aquí estudiados. Si bien en las cinco secuencias consideradas en este trabajo no se puede descartar el ingreso de materiales por causas eto-ecológicas (*sensu* Pardiñas, 1999, 2000), la participación de este tipo de proceso parece haber sido muy limitada. Esto está fundamentado por el hecho de que no se hallaron materiales craneanos completos, esqueletos articulados o rellenos de cuevas durante las excavaciones. El estado de conservación de los materiales es variable entre los diferentes yacimientos; por ejemplo, en los niveles inferiores de la CC y CV los restos óseos tendieron a estar muy fragmentados, mientras que en todos los niveles de PLA se encontraron muy bien conservados. No se observaron marcas de dientes o digestión profunda que puedan asimilarse con el consumo por parte de carnívoros medianos o grandes (félidos, mustélidos y cánidos; Mondini, 1994; Borrero y Martín, 1996; Montalvo *et al.*, 2007, 2008; Montalvo y Fernández, 2019). Finalmente, también se descarta que los materiales hubiesen sido ingresados por grupos humanos con la finalidad de servir como alimento, pues no se registran sobre los restos las alteraciones típicas que ocurren en esos casos (*i.e.*, patrón de alteración térmica restringido al extremo distal de huesos largos; véase Pardiñas, 2000; Teta *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2017). En las secuencias estudiadas se observaron eventos de fuego en la CC, con concentración de materiales carbonosos, presumiblemente fogones, los que produjeron alteraciones variables en los restos óseos. Las condiciones de yacencia y rubefacción del sedimento ubicado por debajo de los fogones sugieren que el material óseo fue alterado incidentalmente y no a causa de un consumo.

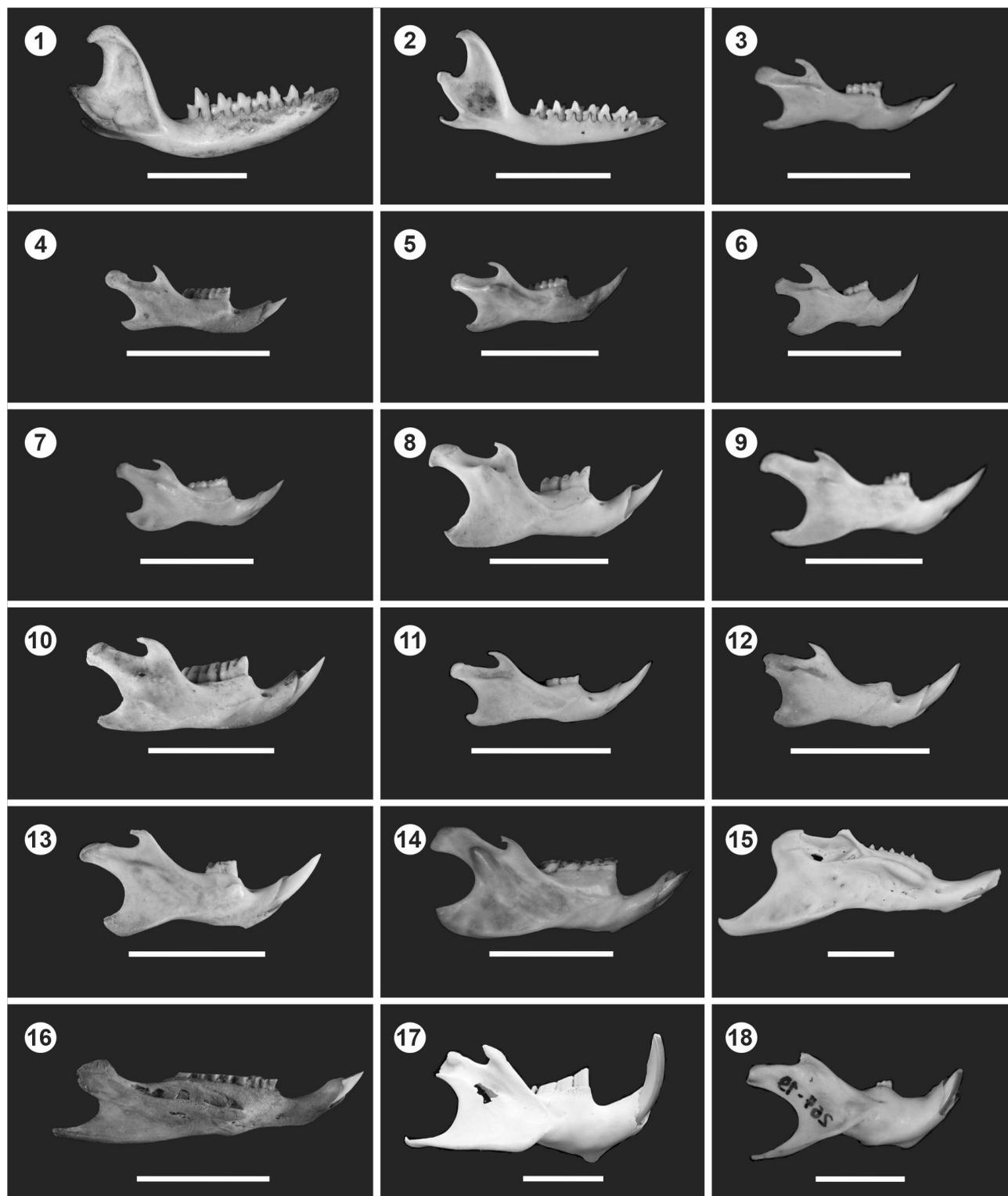


Figura 4. Mandíbulas, en vista lateral, mostrando las diferencias entre las 18 especies de micromamíferos registradas en esta investigación (para un detalle de los rasgos morfológicos diagnósticos véase Udrizar Sauthier *et al.*, 2020). 1, *Lestodelphys halli*. 2, *Thylamys pallidior*. 3, *Abrothrix hirta*. 4, *A. olivacea*. 5, *Akodon iniscatus*. 6, *Calomys musculinus*. 7, *Eligmodontia* spp. 8, *Euneomys chinchilloides*. 9, *Graomys griseoflavus*. 10, *Loxodontomys micropus*. 11, *Notiomys edwardsii*. 12, *Oligoryzomys longicaudatus*. 13, *Phyllotis xanthopygus*. 14, *Reithrodon auritus*. 15, *Galea leucoblephara*. 16, *Microcavia australis*. 17, *Ctenomys* spp. 18, *Tympanoctomys kirchnerorum*. Escala= 10 mm.

Análisis de los yacimientos paleontológicos

Entre las cinco secuencias se contabilizaron un total de 12.644 individuos (MNI). En conjunto, se registraron al menos 18 taxones de micromamíferos no voladores. Las abundancias de las especies representadas en los ensambles de las cinco secuencias aquí estudiadas se muestran en la Tabla 2.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872

Familia DIDELPHIDAE Gray, 1821

Género *Lestodelphys* Tate, 1934

Especie tipo. *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921). Pleistoceno–Reciente. Centro-oeste y sur de Argentina.

Lestodelphys halli (Thomas, 1921)

Figura 4.1

Género *Thylamys* Gray, 1843

Especie tipo. *Thylamys elegans* Waterhouse, 1839. Holoceno–Reciente. Norte y centro de Chile.

Thylamys pallidior (Thomas, 1902)

Figura 4.2

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Familia CRICETIDAE G. Fischer, 1817

Género *Abrothrix* Waterhouse, 1837

Especie tipo. *Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837). Pleistoceno–Reciente. Centro de Chile.

Abrothrix hirta (Thomas, 1895)

Figura 4.3

Abrothrix olivacea (Waterhouse, 1837)

Figura 4.4

Género *Akodon* Meyen, 1833

Especie tipo. *Akodon boliviensis* Meyen, 1833. Pleistoceno–Reciente. Sur de Perú, oeste de Bolivia y noroeste de Argentina.

Akodon iniscatus (Thomas, 1919)

Figura 4.5

Género *Calomys* Waterhouse, 1837

Especie tipo. *Calomys laucha* (Fischer, 1814). Pleistoceno–Reciente. Sudoeste de Bolivia, Paraguay y sur de Brasil hasta Uruguay y centro-este de Argentina.

Calomys musculus (Thomas, 1913)

Figura 4.6

Género *Eligmodontia* G. Cuvier, 1837

Especie tipo. *Eligmodontia typus* G. Cuvier, 1837. Pleistoceno–Reciente. Centro-sur de Argentina.

Eligmodontia spp. Cuvier, 1837

Figura 4.7

Género *Euneomys* Coues, 1874

Especie tipo. *Euneomys chinchilloides* (Waterhouse, 1839). Pleistoceno–Reciente. Centro-oeste y sur de Argentina y sur de Chile.

Euneomys chinchilloides (Waterhouse, 1839)

Figura 4.8

Género *Graomys* Thomas, 1916

Especie tipo. *Graomys griseoflavus* (Waterhouse, 1837). Pleistoceno–Reciente. Norte, centro y sureste de Argentina.

Graomys griseoflavus (Waterhouse, 1837)

Figura 4.9

Género *Loxodontomys* Osgood, 1947

Especie tipo. *Loxodontomys micropus* (Waterhouse, 1837). Pleistoceno–Reciente. Suroeste de Argentina y centro y sur de Chile.

Loxodontomys micropus (Waterhouse, 1837)

Figura 4.10

Género *Notiomys* Thomas, 1890

Especie tipo. *Notiomys edwardsii* (Thomas, 1890). Pleistoceno–Reciente. Sur de Argentina y Chile.

Notiomys edwardsii (Thomas, 1890)

Figura 4.11

Género *Oligoryzomys* Bangs, 1900

Especie tipo. *Oligoryzomys fulvescens* (Saussure, 1860). Reciente. América Central.

Oligoryzomys longicaudatus (Bennet, 1832)

Figura 4.12

Género *Phyllotis* Waterhouse, 1837

Especie tipo. *Phyllotis darwini* (Waterhouse, 1837). Holoceno-Reciente. Centro y norte de Chile.

Phyllotis xanthopygus (Waterhouse, 1837)

Figura 4.13

Género *Reithrodon* Waterhouse, 1837

Especie tipo. *Reithrodon typicus* Waterhouse, 1837. Holoceno-Reciente. Corrientes, Entre Ríos y Uruguay.

Reithrodon auritus (G. Fischer, 1814)

Figura 4.14

Familia CAVIIDAE Waterhouse, 1839

Género *Galea* Meyen, 1833

Especie tipo. *Galea musteloides* Meyen, 1833. Holoceno-Reciente. Altiplano de Bolivia, Chile y Perú.

Galea leucoblephara (Meyen, 1832)

Figura 4.15

Género *Microcavia* Gervais y Ameghino, 1880

Especie tipo. *Microcavia australis* (I. Geoffroy Saint-Hilaire y d'Orbigny, 1833). Pleistoceno-Reciente. Norte, centro y sur de Argentina.

Microcavia australis (I. Geoffroy Saint-Hilaire y d'Orbigny, 1833)

Figura 4.16

Familia CTENOMYIDAE Lesson, 1843

Género *Ctenomys* Blainville, 1826

Especie tipo. *Ctenomys brasiliensis* (Blainville, 1826). Reciente. Uruguay.

Ctenomys spp. Blainville, 1826

Figura 4.17

Familia OCTODONTIDAE Waterhouse, 1839

Género *Tympanoctomys* Yepes, 1942

Especie tipo. *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence, 1941). Holoceno-Reciente. Centro-oeste de Argentina.

Tympanoctomys kirchnerorum (Teta, Pardiñas, Udrizar

Sauthier y Gallardo, 2014)

Figura 4.18

Riqueza y abundancia de especies

PLA. Se registraron 18 especies de micromamíferos no voladores (Tab. 2; Fig. 5). Todas las especies se encontraron simultáneamente en los niveles 2, 5 y 6. La riqueza de los diferentes niveles fluctuó entre 12 (nivel 11) y 18 (niveles 2, 5 y 6); en promedio, estos valores son más elevados que los de las muestras actuales (Tabs. 2 y 3). Si bien algunas fluctuaciones menores (de una o dos especies) pueden estar vinculadas al tamaño de muestra, se puede observar que las muestras actuales tienen un elevado MNI y que aún las muestras más pequeñas de la secuencia fósil (nivel 10, MNI= 199; nivel 12, MNI= 140) tienen mayor riqueza que la registrada en la actualidad en la muestra más grande (36 km W Los Altares, MNI= 1028). La diversidad específica es mayor en las muestras fósiles que en las actuales, alcanzándose los mayores valores en los niveles 3 y 8 (Tab. 2; Fig. 5). *A. iniscatus*, *C. musculus*, *Ctenomys* spp., *Eligmodontia* spp., *M. australis*, *N. edwardsii*, *O. longicaudatus*, *P. xanthopygus* y *R. auritus* tienen un registro continuo en la secuencia (Tab. 2; Fig. 5). Prácticamente lo mismo ocurre con *T. pallidior* y *L. micropus*, las cuales solo están ausentes en un único nivel (8 y 3, respectivamente). Otras especies, como *A. hirta*, *A. olivacea*, *E. chinchilloides*, *G. leucoblephara*, *G.*

griseoflavus, *L. halli* y *T. kirchnerorum* tienen registros discontinuos (Tab. 2; Fig. 5). Los taxones dominantes en el PLA son (en orden de frecuencia) *Eligmodontia* spp., *R. auritus*, *Ctenomys* spp., *P. xanthopygus* y *A. iniscatus* y representan más del 85% de los micromamíferos registrados en el yacimiento. En las muestras actuales, los taxones dominantes son *Eligmodontia* spp., *C. musculinus*, *R. auritus*, *A. iniscatus* y *G. griseoflavus*. Todas las especies de micromamíferos vivientes están representadas en al menos uno de los niveles fósiles, mientras que el caso contrario no se verifica, poniéndose en evidencia la desaparición local de *A. hirta*, *N. edwardsii*, *O. longicaudatus*, *L. micropus* y *T. kirchnerorum*. Otros taxones, como *Ctenomys* spp., *R. auritus*, *P. xanthopygus* y *T. pallidior* redujeron sus abundancias hacia la actualidad. Taxones como *Eligmodontia* spp., *A. olivacea* y *M. australis* prácticamente no fluctuaron en su representación, en tanto que *A. iniscatus*, *C. musculinus* y *G. griseoflavus* tuvieron abruptos incrementos en los ensambles de micromamíferos vivientes (Tabs. 2 y 3; Fig. 5). El análisis de la abundancia de las dos especies de micromamíferos que más han incrementado su representación en los ensambles de micromamíferos vivientes (*G. griseoflavus* y *C. musculinus*) muestra que *C. musculinus* ya estaba presente en el valle medio del río Chubut hace 2,2 ka. Sin embargo, su representación era baja en el pasado (< 5,5%) y recién experimentó un abrupto incremento en tiempos recientes, superando el 20% de abundancia (véase Tab. 3: 20 y 22 km E Los Altares). El registro de *G. griseoflavus* en el PLA muestra una colonización más tardía (< 2 ka) de la región y con frecuencias minoritarias (< 4%) durante la mayor parte del Holoceno Tardío; recién hacia la actualidad su abundancia se incrementa (13,5% en 22 km E Los Altares).

CV. Se registraron al menos 14 especies (Tab. 2; Fig. 5); estuvieron presentes todas en simultáneo solamente en el nivel 130–140. En cuanto a riqueza y diversidad, los niveles inferiores de la secuencia tienen los menores valores de ambas variables, aunque esto podría estar influenciado por el reducido tamaño de esas muestras. *A. iniscatus*, *Ctenomys* sp., *Eligmodontia* spp., *M. australis*, *O. longicaudatus*, *P. xanthopygus*, *R. auritus* y *T. pallidior* tienen registro continuo en la secuencia, mientras que *C. musculinus* aparece solo en el componente superior (Tab. 2; Fig. 5).

Eligmodontia spp. y *P. xanthopygus* fueron los taxones dominantes en las muestras holocénicas. Se verifica la desaparición en los ensambles de micromamíferos vivientes de *A. hirta*, *L. halli* y *T. kirchnerorum*. Es interesante hacer notar la ausencia en los niveles inferiores de especies con afinidad por la PF del Monte, como *C. musculinus*, *G. griseoflavus* y *G. leucoblephara* (Tabs. 2 y 3; Fig. 5).

CC. Se registraron al menos 13 especies, las mismas que en CV, excepto por *A. hirta* (Tab. 2; Fig. 5). Todas las especies aparecieron simultáneamente en los niveles 6 y 7. El menor valor de riqueza (7) se registró en el nivel 12, posiblemente vinculado al bajo MNI de esa muestra (12 individuos). El valor de diversidad más elevado se registró en el nivel 4, mientras que el más bajo se registró en el nivel 8 (Tab. 2; Fig. 5). En la secuencia sedimentaria de la CC se observó que *Eligmodontia* spp., *Ctenomys* spp., *P. xanthopygus*, *R. auritus* y *T. pallidior* tienen registro continuo desde el nivel más antiguo (nivel 15) hasta la actualidad (Tab. 2; Fig. 5). *A. iniscatus* podría considerarse en este grupo, ya que está presente en todos los niveles, con excepción del nivel 12 (que, como se mencionó previamente, por la cantidad de restos que comporta posiblemente tenga un sesgo en su riqueza). El taxón más abundante en la secuencia fue *Eligmodontia* spp.; en los conjuntos actuales de micromamíferos continúa siendo uno de los taxones con mayores abundancias relativas, siendo su dominancia solo reemplazada por *G. griseoflavus* en algunas pocas muestras (Tab. 3). En los ensambles vivientes están ausentes dos especies de micromamíferos: *L. halli* y *T. kirchnerorum*. La primera tiene un registro discontinuo en la secuencia (Tab. 2). La segunda también tiene registro esporádico, estando representado solamente en cuatro niveles (Tab. 2). Un caso interesante es el comportamiento de *O. longicaudatus*, el cual está presente en los niveles 15 hasta el 2, pero desaparece en el nivel 1 y no se halla en muchas de las muestras actuales (Tab. 3). *A. iniscatus* y *C. musculinus* experimentan abruptos incrementos en los ensambles de micromamíferos vivientes (Tab. 3). Este hecho es aún más evidente en el caso de *G. griseoflavus*, cuya abundancia es ligeramente mayor al 4% en los ensambles del pasado, mientras que en la actualidad alcanza representaciones entre el 20% y 40% (Tab. 3). *P. xanthopygus* y *T. pallidior* mantuvieron sus abundancias relativamente estables a lo largo de la secuencia, incluso en la actualidad. *Ctenomys* spp. disminuyó

su abundancia en los ensambles de micromamíferos vivientes. Los cávidos tienen una representación bastante esporádica y minoritaria en los ensambles del pasado, alcanzando valores de abundancia cercanos al 6%.

CPC1. Se registraron 11 especies, las mismas que en CC, excepto por *L. halli* y *T. kirchnerorum* (Tab. 2; Fig. 6); estas se hallaron en simultáneo en la mayoría de los niveles. Los valores más bajos de riqueza fueron 9 y 8, correspondientes a los niveles 03-06 y Superficial, respectivamente. La mayor diversidad se obtuvo en el nivel 12-15, mientras que la menor en el nivel 27-30 (Tab. 2; Fig. 6). Todos los taxones manifestaron un registro continuo a lo largo de la secuencia, excepto los cávidos *M. australis* y *G. leucoblephara*, cuyas abundancias relativas nunca superaron el 5%; y *O. longicaudatus*, ausente en el nivel Superficial. *Eligmodontia* spp. fue el taxón de mayor representación, acompañado por *Ctenomys* spp. y *P. xanthopygus*. Hacia los niveles superiores, *G. griseoflavus* incrementó de forma considerable su abundancia relativa, incluso hasta sobrepasar a *Eligmodontia* spp. en el Superficial, situación que se verifica también en algunas muestras actuales (Tab. 3). *T. pallidior* y *C. musculus* aumentaron hacia los niveles superiores, aunque en menor medida. En cambio, *Ctenomys* spp., *R. auritus* y *O. longicaudatus*, disminuyeron su representación hacia los niveles superiores.

CPC2. Se registraron 13 especies, las mismas que en CC (Tab. 2; Fig. 6). La menor riqueza (9) se observó en los niveles superiores, aunque esto puede deberse a tamaños muestrales pequeños. La diversidad fluctuó de forma suave, con el menor valor en el nivel 09-12 y el mayor en el nivel 21-24 (Tab. 2; Fig. 6). Las mayores abundancias relativas correspondieron a *Eligmodontia* spp. y *Ctenomys* spp. Como en CPC1, *G. griseoflavus* y *T. pallidior* aumentaron su representación en los ensambles hacia los niveles superiores (el primero de forma más marcada), mientras que *Ctenomys* spp., *R. auritus* y *O. longicaudatus* disminuyeron. *L. halli* y *T. kirchnerorum* dejaron de registrarse a partir de los niveles 21-24 y 24-27, respectivamente.

Análisis multivariado

Globalmente, el NMDS (Fig. 7) muestra que los ensambles fósiles se separan de los actuales. Entre las muestras fósiles se observa mayor similitud entre los sitios emplazados actualmente en la PF del Monte, asociándose con re-

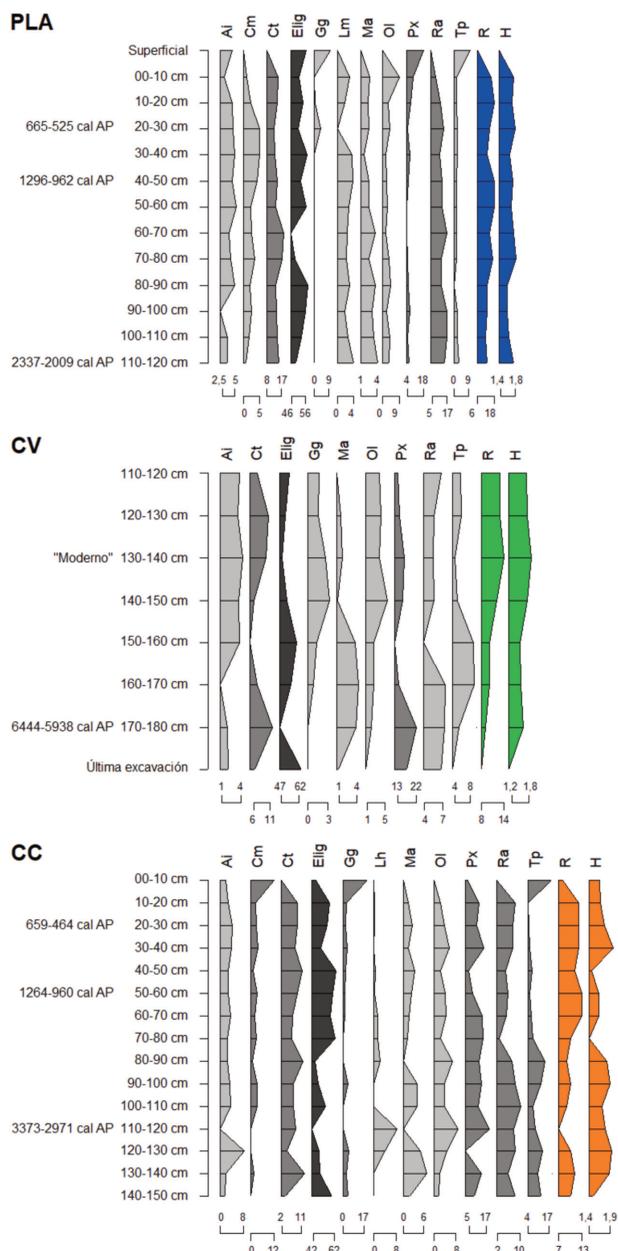
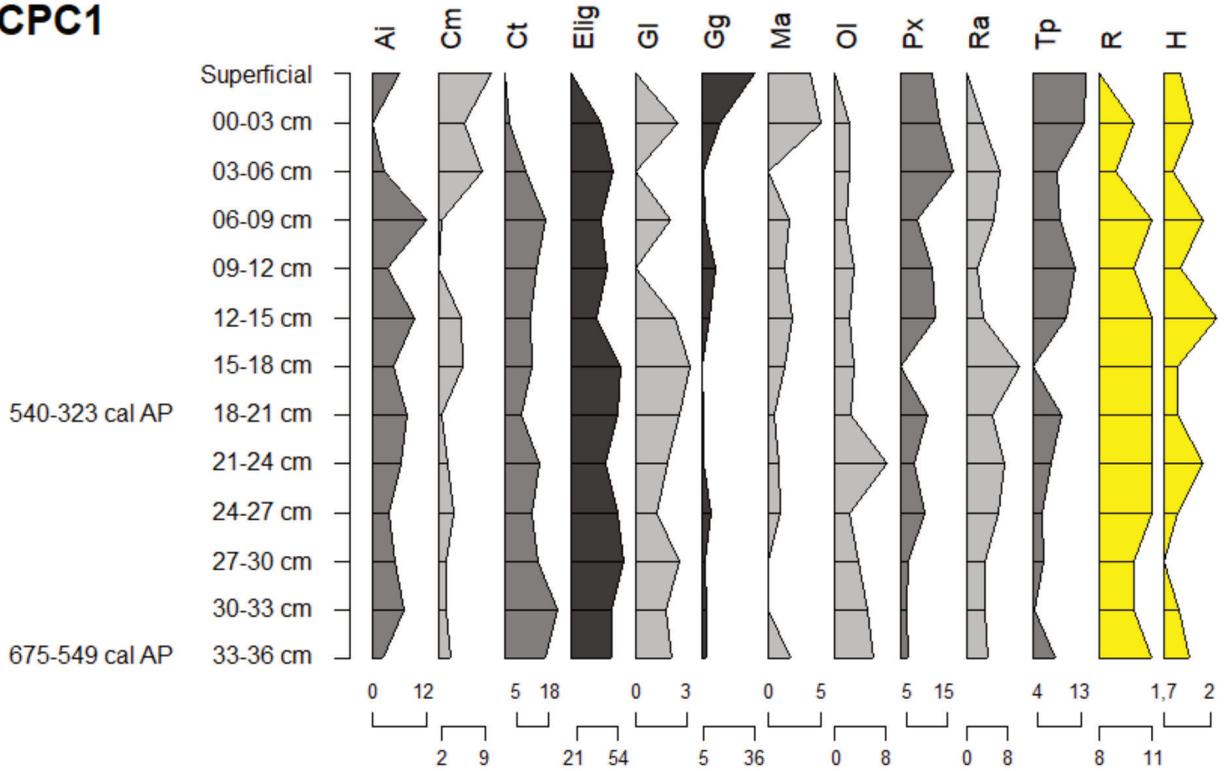


Figura 5. Descripción de Perfil Los Altares (PLA), Cueva de la Virgen (CV) y Cueva Caolineria (CC) (Provincia del Chubut, Argentina). Las curvas grises muestran los cambios en la abundancia relativa, expresada como porcentaje del número mínimo de individuos (MNI). Taxones con abundancias relativas < 3% no se muestran, < 10% en gris claro, < 25% gris, > 25% gris oscuro. Las curvas azules/verdes/naranjas muestran las variaciones en la riqueza (R) y diversidad (Shannon-Wiener, H). Abreviaturas: *Al*, *Akodon iniscatus*; *Cm*, *Calomys musculus*; *Ct*, *Ctenomys* spp.; *Elig*, *Eligmodontia* spp.; *Gg*, *Graomys griseoflavus*; *Lm*, *Loxodontomys micropus*; *Ma*, *Microcavia australis*; *Oi*, *Oligoryzomys longicaudatus*; *Px*, *Phyllotis xanthopygus*; *Ra*, *Reithrodon auritus*; *Tp*, *Thylamys pallidior*.

CPC1



CPC2

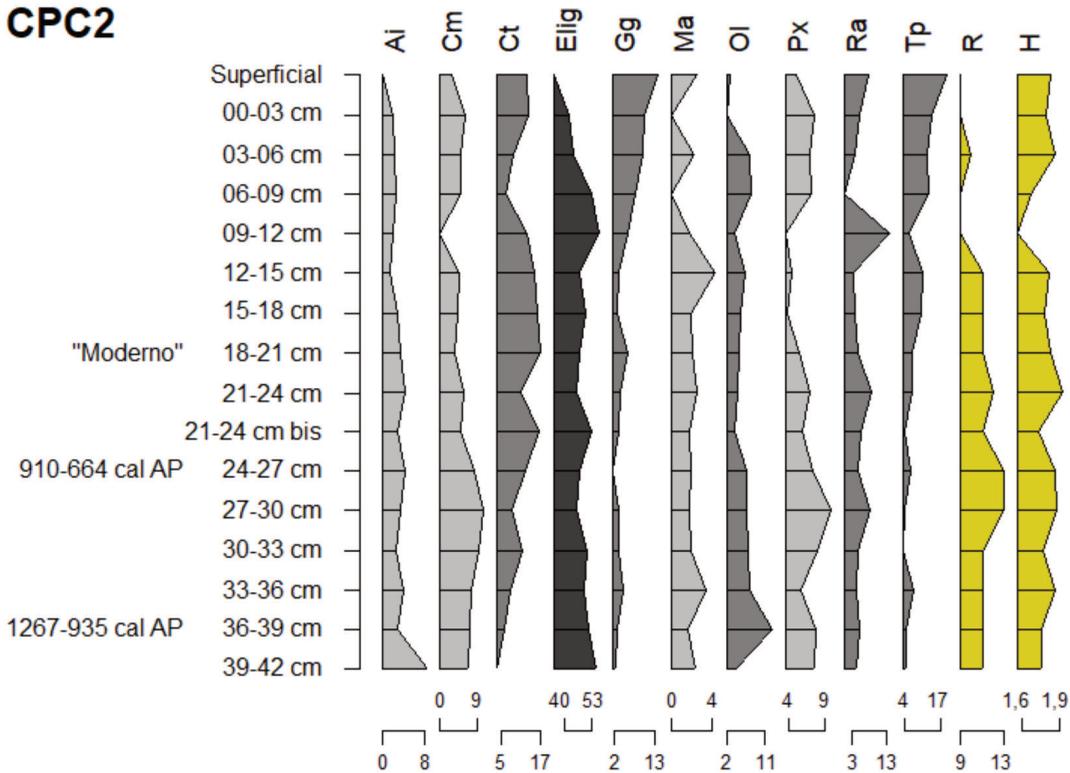


Figura 6. Descripción de Cueva Peligro, cuadrícula 1 (CPC1) y cuadrícula 2 (CPC2). Las curvas grises muestran los cambios en la abundancia relativa, expresada como porcentaje del número mínimo de individuos (MNI). Taxones con abundancias relativas <3% no se muestran, <10% en gris claro, <25% gris, >25% gris oscuro. Las curvas amarillas muestran las variaciones en la riqueza (R) y diversidad (Shannon-Wiener, H). Abreviaturas: Ai, *Akodon iniscatus*; Cm, *Calomys musculus*; Ct, *Ctenomys* spp.; Elig, *Eligmodontia* spp.; Gg, *Graomys griseoflavus*; Lm, *Loxodontomys micropus*; Ma, *Microcavia australis*; OI, *Oligoryzomys longicaudatus*; Px, *Phyllotis xanthopygus*; Ra, *Reithrodon auritus*; Tp, *Thylamys pallidior*.

gistros para *P. xanthopygus*, *G. leucoblephara* y *T. pallidior*. En cambio, los distintos niveles de PLA se ubicaron hacia valores negativos del NMDS-1, junto con las muestras de ALP y de GET, caracterizándose por la presencia de especies típicamente patagónicas como *R. auritus*, *A. hirta* y *N. edwardsii*. De los yacimientos emplazados en el Monte, CV es el más similar a PLA, especialmente hacia su nivel basal (VI

en la Fig. 7; "última excavación"); luego, algunos niveles superiores se ordenaron hacia las muestras actuales. Las muestras actuales muestran dos tendencias mayores, según si corresponden a la estepa patagónica (PF Patagónica), caracterizadas por la presencia de *A. olivacea*, o al Monte (PF del Monte), donde las especies dominantes son *C. musculus* y *G. griseoflavus*.

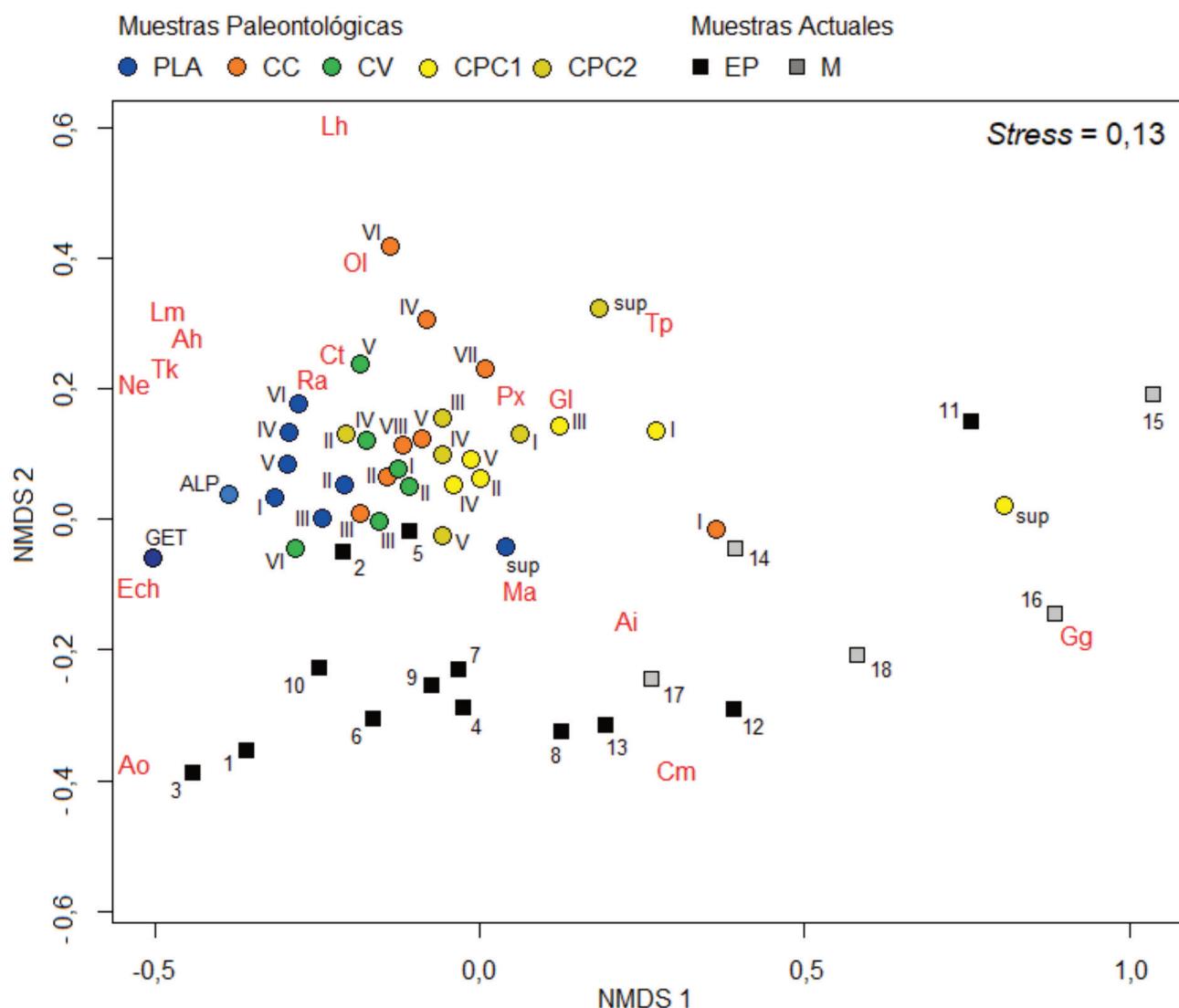


Figura 7. Escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) para muestras fósiles y actuales de micromamíferos no voladores del río Chubut (Provincia del Chubut, Argentina). PLA, Perfil Los Altares; CC, Cueva Caolineria; CV, Cueva de la Virgen; CPC1, Cueva Peligro, cuadrícula 1; CPC2, Cueva Peligro, cuadrícula 2; EP, muestras actuales de la estepa patagónica (PF Patagónica, Oyarzabal *et al.*, 2018); M, muestras actuales del Monte (PF del Monte, Oyarzabal *et al.*, 2018). La numeración de las muestras paleontológicas y actuales se corresponde con las Tablas 2 y 3, respectivamente. Abreviaturas: Ah, *Abrothrix hirta*; Ao, *Abrothrix olivacea*; Ai, *Akodon iniscatus*; Cm, *Calomys musculus*; Ct, *Ctenomys* spp.; Ech, *Euneomys chinchilloides*; Gg, *Graomys griseoflavus*; GI, *Galea leucoblephara*; Lm, *Loxodontomys micropus*; Ma, *Microcavia australis*; Ne, *Notiomys edwardsii*; Ol, *Oligoryzomys longicaudatus*; Px, *Phyllotis xanthopygus*; Ra, *Reithrodon auritus*; Tk, *Tympanoctomys kirchnerorum*; Tp, *Thylamys pallidior*.

DISCUSIÓN

Micromamíferos y paleoambientes

La información paleoambiental inferida a partir del estudio de micromamíferos en Patagonia se ha incrementado en los últimos años; sin embargo, considerando la extensión de la región, la información disponible continúa siendo escasa. Las secuencias que abarcan el Holoceno completo, localizadas en el noroeste patagónico, revelan que las comunidades de pequeños mamíferos terrestres han fluctuado minoritariamente durante el Holoceno, manifestándose variaciones específicas de algunos taxones, pero no reemplazos masivos (Pearson, 1987; Pearson y Pearson, 1993; Pardiñas *et al.*, 2011; Fernández *et al.*, 2012; Pardiñas y Teta, 2013; véase también Tammore *et al.*, 2020).

Hacia los 2,2 ka, en los alrededores de PLA, se desarrollaba una estepa semi-arbustiva, donde *Eligmodontia* spp. era el taxón dominante. Posiblemente también existían matorrales de arbustos densos, lo que se infiere a partir de las abundancias de *M. australis* y *L. micropus* (Tognelli *et al.*, 2001; Teta *et al.*, 2009b). *P. xanthopygus* es indicativo de la presencia de afloramientos rocosos (Pearson, 1995; Stepan y Ramírez, 2015), mientras que *Ctenomys* spp. y *R. auritus* se corresponderían con la existencia de una buena cobertura de herbáceas y suelos blandos (*e.g.*, Pearson 1995; Pardiñas y Galliaro, 2001; Bidau, 2015; Pardiñas *et al.*, 2015). Los ambientes riparios tendrían abundante cobertura vegetal de pastos y arbustos, según se deduce de la frecuencia de *O. longicaudatus* (Pearson, 1995; Carbajo y Pardiñas, 2007; Andrade y Monjeau, 2014). La presencia de *A. iniscatus* y *C. musculinus* estaría indicando pastizales y ambientes con buena cobertura vegetal en las terrazas de inundación y ambientes aledaños al cauce del río (Pardiñas *et al.*, 2000; Pardiñas, 2009; de Tommaso *et al.*, 2014). La presencia en forma minoritaria de algunos elementos de las estepas más frías, como *A. hirta*, *E. chinchilloides*, *L. halli* y *N. edwardsii*, es indicativa de ambientes de estepa (*cf.* Pardiñas *et al.*, 2003, 2011), quizás hacia el tope de las serranías que enmarcan el valle del río Chubut (Udrizar Sauthier y Pardiñas, 2014). Desde 1,2 ka y hasta finales del siglo XIX parecen haber persistido condiciones ambientales similares a las previas, destacándose las primeras ocurrencias de *G. griseoflavus* y *G. leucoblephara*. Estas dos especies son indicativas de una mayor influencia de la PF del Monte en el valle medio del río

Chubut (*cf.* Pardiñas *et al.*, 2003; Udrizar Sauthier *et al.*, 2011, 2015), donde también habrían ocurrido formaciones arbustivas de mayor porte y de pequeñas dunas con vegetación halófila (presencia de *T. kirchnerorum*; Teta *et al.*, 2014b). Estos últimos ambientes podrían haberse desarrollado bajo menores precipitaciones que las registradas en el milenio precedente. Hacia la sección superior de la secuencia del PLA se observa una disminución de los elementos esteparios (PF Patagónica; *E. chinchilloides*, *N. edwardsii*, *L. halli*, *R. auritus*, *A. hirta*; Pardiñas *et al.*, 2003, 2011), mientras que se verifica un incremento de las especies vinculadas a la PF del Monte (*A. iniscatus*, *C. musculinus*, *G. griseoflavus*, *G. leucoblephara* y *T. pallidior*; Pardiñas *et al.*, 2003, 2011; Udrizar Sauthier y Pardiñas, 2014). Se infiere un cambio abrupto en los ambientes en época histórica, marcado por una sustancial disminución de la cobertura herbácea, proliferación de arbustos y modificación de ambientes riparios, que se refleja en la desaparición o dramática disminución de *O. longicaudatus*, *L. micropus*, *R. auritus* y *T. kirchnerorum*.

Las secuencias de CV y CC permiten inferir que hacia los 5,5 ka el paisaje dominante en las inmediaciones de la villa Dique Florentino Ameghino era una estepa semi-arbustiva con escasa influencia de la PF del Monte y con condiciones ambientales más extremas que las actuales (frías y húmedas). Esto se deduce a partir de la dominancia de *Eligmodontia* spp. y *Phyllotis xanthopygus*, de la riqueza específica y escasa abundancia o ausencia de especies vinculadas al Monte (*e.g.*, *C. musculinus*, *G. griseoflavus*; *cf.* Pardiñas *et al.*, 2003, 2011; Udrizar Sauthier *et al.*, 2011; de Tommaso *et al.*, 2014). Hacia los 4,0 ka habrían persistido los ambientes abiertos, de estepa semi-arbustiva con buena cobertura de herbáceas, hecho que se deduce de las abundancias relativas de *Eligmodontia* spp., *P. xanthopygus* y *R. auritus* (*cf.* Pearson, 1995; Pardiñas *et al.*, 2003). Posiblemente, también había parches de suelo arenoso y blando (elevada abundancia de *Ctenomys* spp.) y pequeñas dunas con arbustos de *Atriplex lampa* y otras especies halófitas (presencia de *T. kirchnerorum*; Teta *et al.*, 2014b). Finalmente, la presencia de *O. longicaudatus* es consistente con el desarrollo de ambientes riparios con vegetación arbustiva densa (*cf.* Pearson, 1995; Carbajo y Pardiñas, 2007). Hacia los 3,0 ka los ensambles de micromamíferos de la CC parecen indicar condiciones ambientales similares a las descritas anterior-

mente, con dominancia de especies de ambientes semi-arbustivos (*Eligmodontia* spp., *P. xanthopygus* y *T. pallidior*), con suelos cubiertos de vegetación herbácea (*R. auritus*) y ambientes riparios con buena cobertura, tanto arbustiva como herbácea (dado por la presencia de *O. longicaudatus* y *A. iniscatus*). Entre los 2,1–1,5 ka parecen imponerse condiciones regionales un tanto más áridas, lo que se refleja en una disminución de la cobertura de pastizales (disminución de *R. auritus*) y un probable aumento de zonas con roca expuesta y suelo desnudo (aumento de *P. xanthopygus* y *Eligmodontia* spp.). Entre los 1,2–0,6 ka las condiciones ambientales parecen favorecer la existencia de arbustos con buena cobertura vegetal (elevada abundancia de *Eligmodontia* spp.; registro continuo para *G. griseoflavus*); las dos secuencias de CP son congruentes con este aspecto. Las exposiciones rocosas parecen estar bien representadas (elevada abundancia de *P. xanthopygus*), pudiendo registrarse también la presencia de pequeñas dunas con *Atriplex* (*T. kirchnerorum*). Los ambientes cercanos al río se encontrarían extendidos y con abundante vegetación herbácea en su planicie de inundación, según lo atestiguan las presencias de *A. iniscatus*, *C. musculus* y *O. longicaudatus*.

Globalmente, el estudio de los yacimientos considerados en esta investigación nos permite inferir que hacia los 5,5 ka en el valle inferior del río Chubut las condiciones ambientales eran más frías y húmedas que las actuales. Estas condiciones habrían permitido el desarrollo de una estepa arbustivo-graminosa con buena cobertura de herbáceas y suelos blandos. Hacia los 4,0 ka se habría producido un cambio que pudo haber involucrado disminución de precipitaciones y aumento de temperatura, generando una mayor injerencia del Monte, con aumento de la participación de especies vegetales arbustivas (e.g., Schabitz, 1994, 2003; Mancini *et al.*, 2005, 2008; Labraga y Villalba, 2009; Marcos *et al.*, 2012, 2014). Hacia los 3,0 ka las condiciones pudieron haber fluctuado nuevamente a menores temperaturas y aumento de precipitaciones. Estos cambios podrían vincularse con fluctuaciones en la intensidad de los *westerlies* y mayor influencia del anticiclón del Atlántico (Lamy *et al.*, 2014). Posiblemente, estos cambios se hayan debido a fluctuaciones menores de precipitación (125–200 mm de media anual) y temperatura (12–14 °C de media anual). Hacia los 2,2 ka, en el valle medio del Chubut se infieren ambientes dominados

por estepas gramíneo-arbustivas más húmedas que las actuales. A orillas del río Chubut pudieron haberse desarrollado microambientes bien vegetados y en el tope de las sierras que enmarcan el valle del río la cobertura vegetal de herbáceas habría sido elevada. Hacia los 1,3 ka los ambientes habrían continuado dominados por una estepa gramíneo-arbustiva con diversidad de microambientes, manifestándose una mayor influencia de la vegetación de Monte. En los últimos 1,0 ka, hacia el valle inferior, se hace más evidente la influencia del Monte, sugiriendo una disminución de las precipitaciones, probablemente con valores similares a los actuales (150–175 mm; Marcos *et al.*, 2014). En el valle medio del Chubut las condiciones habrían permanecido sin mayores cambios durante este milenio, con respecto a las condiciones registradas previamente.

Micromamíferos y deterioro ambiental reciente

Distintos ambientes en el Cono Sur de América del Sur evidencian un marcado deterioro ambiental producto de la actividad antrópica durante los últimos 0,2 ka (Pardiñas *et al.*, 2011, 2012; Pardiñas y Teta, 2013; Teta *et al.*, 2014a). Un caso paradigmático de esta situación se ejemplifica en el valle inferior del río Chubut; Pardiñas *et al.* (2000) infirieron condiciones similares a las actuales, de estepa arbustiva y herbácea con elementos de Monte, hacia los 1,8 ka. En los últimos 0,1 ka las prácticas agrícolas intensivas habrían provocado la homogeneización de los microambientes, transformando este valle en un agroecosistema (Williams, 1975; Hughes y Owen, 2002; PROSAP, 2008). Los ensamblajes actuales de pequeños mamíferos se caracterizan por la dominancia del sigmodontino oportunista *C. musculus*, en comunidades que exhiben los más bajos índices de diversidad de la región (e.g., Pardiñas *et al.*, 2003, 2011; Udrizar Sauthier y Pardiñas, 2014). Otro ejemplo de este deterioro está dado por el caso de Alero Las Plumas, que se ubica hacia el valle medio del río Chubut. En este sitio (datado en 0,4 ka) las muestras actuales también revelan valores de riqueza específica más bajos que en la muestra fósil y la extinción local de al menos cuatro sigmodontinos (*A. hirta*, *L. micropus*, *N. edwardsii* y *O. longicaudatus*) y un caviomorfo (*T. kirchnerorum*; Pardiñas *et al.*, 2012). En líneas generales, al igual que lo registrado para los sitios estudiados en este trabajo, la retracción de estos taxones parece

tener una componente hacia el oeste, donde prevalecen contextos ambientales más fríos y húmedos. Esta tendencia es consistente con un progresivo corrimiento, con sentido NE-SO, de las condiciones climáticas en el norte y centro de Patagonia y el avance de la vegetación asociada con la PF del Monte por sobre la PF Patagónica (e.g., Teta *et al.*, 2014a; Fernández *et al.*, 2016).

Sintéticamente, los ensamblajes de micromamíferos sugieren la existencia de dos tendencias principales durante los últimos 5,0 ka. Para buena parte del segmento temporal se mantuvo la estructura taxonómica, tanto cuantitativa como cualitativa, con cambios sutiles en las abundancias de algunas especies y reestructuraciones menores en los paisajes. Estos cambios refuerzan la idea de una respuesta individual y, por lo tanto, heterogénea, de las especies estudiadas (Modelo Gleasoniano; véase Grayson, 2008). En efecto, al menos para la mayor parte del Holoceno Tardío no se verifican reemplazos comunitarios integrales o drásticos (Modelo Clementsiano; FAUMAP Working Group, 1996). Hacia los últimos 0,15 ka se hace evidente una modificación más profunda de los ensamblajes signada tanto por extinciones como por incrementos o decrementos marcados de algunas especies (véase también Pardiñas *et al.*, 2005, 2012; Teta *et al.*, 2005; Teta *et al.*, 2014a, para otros sectores de las regiones pampeana y patagónica). Al menos en el río Chubut, las muestras actuales ponen de manifiesto una disminución de la cobertura vegetal de herbáceas, compactación de suelos, modificación de ambientes riparios y arbustización creciente (e.g., Pardiñas *et al.*, 2000; Teta *et al.*, 2005). La masiva introducción de ganado ovino a partir de la "Conquista del Desierto" (1880–1885; Coronato, 2010) llevó a que los campos se sobrecargaran y exigieran al máximo (Beeskow *et al.*, 1987; Ares *et al.*, 1995; del Valle, *et al.*, 1998; Bisigato *et al.*, 2005). Como corolario, el cambio más significativo en los ensamblajes estudiados es aquel que acontece en los últimos cientos de años y vincula a los humanos como uno de sus principales responsables.

AGRADECIMIENTOS

A Ulyses Pardiñas por la invitación a participar de este número especial. Los resultados presentados en esta contribución fueron generados como parte de las tesis doctorales de dos de los autores (D. Udrizar Sauthier y D. de Tommaso); a Ulyses Pardiñas, quien dirigió ambos proyectos. A Walter Udrizar Sauthier, Marcela Nabte, Florencia Cremonese, Analía Andrade, Ulyses Pardiñas, Joaquín

Pardiñas, Julio Torres y Sebastián Zamora por su asistencia en las tareas de campo. A los pobladores del interior chubutense: Cacho Vargas, Arnaldo Rheel (Dique Ameghino), Enrique Davies y don Ruano (Los Altares). A Claudio Iglesias y Jorge Puntel de Piedra Grande S.A. que siempre estuvieron dispuestos a colaborar. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por el apoyo financiero de los autores, a la Secretaría de Cultura del Chubut, especialmente a Paula Castro y Adrián Guillaume quienes nos ayudaron con los permisos de campo y pedidos de convenios. A la Comuna del Dique Florentino Ameghino (2004–2008) que facilitó nuestro trabajo en dicha localidad. Al Laboratorio de Tritio y Radiocarbono de la FCNyM (UNLP). A Francisco "Pancho" Prevosti, editor asociado y a dos revisores anónimos por sus comentarios, que enriquecieron este trabajo. Esta investigación fue financiada con fondos propios de los autores; por la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (subsídios a tesis 2006, ord. 219); y por los proyectos "Micromamíferos y paleoambientes holocénicos en Patagonia Central" y "Roedores sigmodontinos de Patagonia y Tierra del Fuego: sistemática, distribución geográfica y procesos de diversificación" (Agencia Nacional de Promoción Científica, subsidios PICT 32405 y PICT 2008-0547 a Ulyses Pardiñas). Dedicamos este trabajo a E. P. Tonni, pionero en Argentina de los estudios paleoambientales basados en análisis de fauna.

REFERENCIAS

- Abraham, E., del Valle, H. F., Roig, F., Torres, L., Ares, J. O., Coronato, F. y Godagnone, R. (2014). Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 73, 144–153.
- Andrade, A. (2020). Small mammal species turnover in response to climatic variations during the Holocene in Patagonia: A paleo-landscape reconstruction. *Journal of Arid Environments*, 173, 104023.
- Andrade, A. y Monjeau, J. A. (2014). Patterns in community assemblage and species richness of small mammals across an altitudinal gradient in semi-arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 106, 18–26.
- Andrade, A. y Teta, P. (2003). Micromamíferos (Rodentia y Didelphimorphia) del Holoceno tardío del sitio arqueológico alero Santo Rosario (provincia de Río Negro, Argentina). *Atekná*, 1, 273–287.
- Andrews, P. (1990). *Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press.
- Anselmi, G., Gamba, M. T. y Panza, J. L. A. (2004). Hoja Geológica 4369-IV Los Altares. [Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino (SEGEMAR)]. Recuperado de <https://repositorio.segemar.gov.ar/>
- Ares, J., Beeskow, A. M., Bertiller, M., Rostagno, M., Irusarri, M., Anchorena, J., Defosse, G. y Merino, C. (1995). Structural and Dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. En A. Breyer (Ed.), *Managed Grasslands* (pp. 149–175). Elsevier Science Publishers B. V.
- Avery, D. M. (1990). Holocene climatic change in Southern Africa: the contribution of micromammals to its study. *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap*, 86, 407–412.
- Avery, D. M. (1997). Micromammals and the Holocene environment of Rose Cottage Cave. *South African Journal of Science*, 93, 445–448.
- Bangs, O. (1900). List of the mammals collected in the Santa Marta

- region of Colombia by W.W. Brown, Jr. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 1, 87–102.
- Barros, V. R. (1977). Informe climatológico sobre el sudeste de la provincia del Chubut. *IDIA*, 35, 17–33.
- Beeskow, M., del Valle, H. F. y Rostagno, C. M. (1987). *Sistemas fisiográficos de la región árida-semiárida de la provincia del Chubut*. Centro Nacional Patagónico-CONICET- SECyT-Delegación Regional Patagonia, Puerto Madryn.
- Bennet, E. T. (1832). Characters of a new species of otter (*Lutra*, Erxl.) and of a new species of mouse (*Mus*, L.) collected in Chili by Mr. Cuming. *Proceedings of the Committee of Science and Correspondence of the Zoological Society of London. Printed by Richard Taylor, Part 2*, 1–2.
- Bidou, C. J. (2015). Family Ctenomyidae Lesson, 1842. En J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents* (pp. 818–876). The University of Chicago Press.
- Bisigato, A. J., Bertiller, M. B., Ares J. O. y Pazos, G. E. (2005). Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28, 561–572.
- Blainville, H. D. (1826). Sur une nouvelle espèce de rongeur fouisseur du Brésil. *Nouveau Bulletin des Sciences, Société Philomathique de Paris*, 3, 62–64.
- Borrero, L. A. y Martín, F. (1996). Tafonomía de carnívoros: un enfoque regional. En J. Gómez Otero (Ed.), *Arqueología. Sólo Patagonia* (pp. 189–198). Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn.
- Bronk Ramsey, C. (2009). Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, 51, 337–360.
- Carbajo, A. E. y Pardiñas, U. F. J. (2007). Spatial distribution model of the Hantavirus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 88, 1555–1568.
- Coronato, F. R. (2010). *El rol de la ganadería ovina en la construcción del territorio de la Patagonia*. [Tesis Doctoral, Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech), Francia]. Recuperado de <https://pastel.archives-ouvertes.fr/pastel-00593011>
- Coronato, F. R. y del Valle, H. F. (1988). *Caracterización hídrica de las cuencas hidrográficas de la provincia del Chubut*. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut.
- Coues, E. (1874). Synopsis of the Muridae of North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 26, 173–196.
- Crivelli Montero, E. A., Pardiñas, U. F. J., Fernández, M., Bogazzi, M., Chauvin, A., Fernández, V. y Lezcano, M. J. (1996). La Cueva Epullán Grande (provincia del Neuquén, Argentina). Informe de avance. *Præhistoria*, 2, 185–265.
- Cuvier, F. (1837). Du genre Eligmodonte et de l'Eligmodonte de Buenos- Ayres, *Eligmodontia typus*. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Series 2*, 7, 168–171.
- Dätwyler, C., Grosjean, M., Steiger, N. J. y Neukom, R. (2020). Teleconnections and relationship between the El Niño–Southern Oscillation (ENSO) and the Southern Annular Mode (SAM) in reconstructions and models over the past millennium. *Climate of the Past*, 16, 743–756.
- de Tommaso, D. C. (2021). *Cambios en los ensambles de micromamíferos del Valle Inferior del Río Chubut, Patagonia en los últimos 500 años*. [Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina].
- de Tommaso, D. C., Formoso, A. E., Teta, P., Udrizar Sauthier, D. E. y Pardiñas, U. F. J. (2014). Distribución geográfica de *Calomys musculus* (Rodentia, Sigmodontinae) en Patagonia. *Mastozoología Neotropical*, 21, 121–127.
- del Valle, H. F., Elissalde, N. O., Gagliardini, D. A. y Milovich, J. (1998). Status of desertification in the Patagonian Region: assessments and mapping from satellite imagery. *Arid soil Research and Rehabilitation*, 12, 95–122.
- Faunmap Working Group (1996). Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. *Science*, 272, 1601–1606.
- Fernández, F. J., del Papa, L. M., Moreira, G., Prates, L. y de Santis, L. (2011). Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middle and lower Negro River valley (Late Holocene, Argentina). Taphonomic issues and paleoenvironmental implications. *Quaternary International*, 245, 136–147.
- Fernández, F. J., Mange, E. M. y Prates, L. (2021). Micromamíferos y paleoambientes durante el Holoceno tardío en el noreste de Patagonia (Río Negro, Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 28, 1–16.
- Fernández, F. J., Montalvo, C. I., Fernández Jalvo, Y., Andrews, P. y López, J. M. (2017). A re-evaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil assemblages of South America. *Quaternary Science Reviews*, 155, 37–49.
- Fernández, F. J., Rudzik, S. M., Neme, G., de Santis, L. J. M. (2015). Micromamíferos, tafonomía y ambientes durante los últimos 3.800 años a.p. en el valle medio del río Grande, Mendoza, Argentina. *Chungara Revista de Antropología Chilena*, 47, 267–285.
- Fernández, F. J., Teta, P., Barberena, R. y Pardiñas, U. F. J. (2012). Small mammal remains from Cueva Huenul 1, northern Patagonia, Argentina: taphonomy and paleoenvironments since the late Pleistocene. *Quaternary International*, 278, 22–31.
- Fernández, F. J., Teta, P., Mange, E., Prates, L., González Venanzi, L. y Pardiñas U. F. J. (2016). Micromamíferos del sitio arqueológico Cueva Galpón (Río Negro, Argentina): aspectos tafonómicos y reconstrucción paleoambiental para el Holoceno tardío en Norpatagonia oriental. *Arqueología*, 22, 1–19.
- Fischer, G. (1814). *Zoognosia tabulis synopticis illustrata*. Volumen tertium. Quadrupedum reliquorum, cetorum et montrymatum descriptionem continens. Mosquae: Nicolai Sergeidis Vsevolozsky Moscow.
- Formoso, A. E., Teta, P., Carbajo, A. E. y Pardiñas, U. F. J. (2016). Unraveling the patterns of small mammal species richness in the southernmost aridlands of South America. *Journal of Arid Environments*, 134, 136–144.
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. y d'Orbigny, A. D. (1833). *Cobaye Cavia* Linn. *Magasin de Zoologie*, 3, 1–4.
- Gervais, H. y Ameghino, F. (1880). *Los mamíferos fósiles de la América del Sud*. Igon Hermanos editores, París y Buenos Aires.
- Gil, A. F., Villalba, R., Franchetti, F. R., Otaola, C., Abbona, C. C., Peralta, E. A. y Neme, G. (2020). Between Foragers and Farmers: Climate Change and Human Strategies in Northwestern Patagonia. *Quaternary*, 3, 17. <https://doi.org/10.3390/quat3020017>
- Gray, J. E. (1843). *List of the specimens of Mammalia in the collection of the British Museum*. British Museum.
- Grayson, D. K. (2008). Holocene underkill. *Proceedings of the National Academy of Science*, 105, 4077–4078.
- Hershkovitz, P. (1962). Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the Phyllotine Group. *Fieldiana, zoology*, 46, 1–524.
- Hogg, A., Heaton, T., Hua, Q., Palmer, J., Turney, C., Southon, J., Bayliss, A., Blackwell, P., Boswijk, G., Bronk Ramsey, C., Petchey, F., Reimer, P., Reimer, R. y Wacker, L. (2020). SHCal20 Southern

- Hemisphere calibration, 0–55,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 62.
- Hughes, J. C. y Owen, O. M. (2002). Trabajadores migrantes bolivianos en la horticultura argentina: transformación del paisaje rural en el valle inferior del río Chubut. *Scripta Nova*, 119, 1–15.
- Labraga, J. C. y Villalba, R. (2009). Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions and future projections. *Journal of Arid Environments*, 73, 154–163.
- Lamy, F., Gersonde, R., Winckler, G., Esper, O., Jaeschke, A., Kuhn, G., Ullermann, J., Martínez-García, A., Lambert, F. y Kilian, R. (2014). Increased dust deposition in the Pacific Southern Ocean during 788 glacial periods. *Science*, 343, 403–407.
- Lauriol, B., Deschamps, E., Carrier, L., Grimm, W., Morlan, R. y Talon, B. (2003). Cave infill and associated biotic remains as indicators of Holocene environments in Gatineau Park (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40, 789–803.
- Lawrence, B. (1941). A new species of *Octomys* from Argentina. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 18, 4.
- Mancini, M. V., Paez, M. M., Prieto, A. R., Stutz, S., Tonello, M. y Vilanova, I. (2005). Mid-Holocene variability reconstruction from pollen records (32–52 S, Argentina). *Quaternary International*, 132, 47–59.
- Mancini, M. V., Prieto, A. R., Paez, M. M. y Shäbitz, F. (2008). Late Quaternary vegetation and climate of Patagonia. *Developments in Quaternary Sciences*, 11, 351–367.
- Marcos, M. A., Espinosa, M. A., Mancini, M. V. y Dubois, C. M. F. (2014). Múltiples indicadores de los cambios Ambientales desde el Holoceno medio en el noreste de patagonia (Bajo de la Quinta), Argentina. *Ameghiniana*, 51, 344–360.
- Marcos, M. A., Mancini, M. V. y Dubois, C. M. F. (2012). Middle-to late-Holocene environmental changes in Bajo de la Quinta, NE Patagonia, inferred by palynological records and their relation to human occupation. *The Holocene*, 22, 1271–1281.
- Meyen, F. J. F. (1832) [1833]. Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. Zweite Abhandlung. Säugethiere. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 16, 549–610.
- Mondini, M. (1994). Los zorros como agentes tafonómicos: su acción en cuevas y abrigos de Puna. *Actas y memorias del 11º Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael (Mendoza)*, 13, 353–357.
- Montalvo, C. I. y Fernández, F. J. (2019). Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by South American predators. Its importance in the interpretation of the fossil record. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 19, 18–46. <https://doi.org/10.5710/PEAPA.11.03.2019.275>
- Montalvo, C. I., Pessino, M. E. M. y Bagatto, F. C. (2008). Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 35, 1481–1488.
- Montalvo, C. I., Pessino, M. E. M. y González, V. H. (2007). Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor* Carnivora, Felidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 34, 2151–2160.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. y Wagner, H. (2014). *The vegan package. Community ecology package version 2.15.0*.
- Osgood, W. (1947). Cricetine rodents allied to *Phyllotis*. *Journal of Mammalogy*, 28, 165–174.
- Overpeck, J. T., Webb, R. S. y Webb III, T. (1992). Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology*, 20, 1071–1074.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M. y León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40–63.
- Panza, J. L., Sacomani, L. E., Rodríguez, M. F. y Aragón, E. (2002). *Hoja Geológica 4366-27 Campamento Villegas*. [Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino (SEGEMAR)]. Recuperado de <https://repositorio.segemar.gov.ar>
- 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*. [Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina].
- Pardiñas, U. F. J. (2000). Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). *Arqueología*, 9, 265–340.
- Pardiñas, U. F. J. (2009). El género *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) en Patagonia: estado actual de su conocimiento. *Mastozoología Neotropical*, 16(1), 135–151.
- Pardiñas, U. F. J. y Galliari, C. A. (2001). *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814). *Mammalian Species*, 665, 1–8.
- Pardiñas, U. F. J., Galliari, C. A. y Teta, P. V. (2015). Genus *Reithrodon* Waterhouse, 1837. En J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents* (pp. 559–565). The University of Chicago Press.
- Pardiñas, U. F. J., Moreira, G., García-Esponda, C. y de Santis, L. J. M. (2000). Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 541–556.
- Pardiñas, U. F. J. y Teta, P. (2013). Holocene stability and recent dramatic changes in micromammalian communities of North-western Patagonia. *Quaternary International*, 305, 127–140.
- Pardiñas, U. F. J., Teta, P., Cirignoli, S. y Podestá, D. H. (2003). Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical*, 10, 69–113.
- Pardiñas, U. F. J., Teta, P., D'Elía, G. y Lessa, E. P. (2011). The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 495–513.
- Pardiñas, U. F. J., Udrizar Sauthier, D., Andrade, A. y Teta, P. (2005). Paleoambientes del Holoceno tardío en Patagonia norte extra-andina (Argentina): los micromamíferos como evidencia. En N. Cabaleri, C. A. Cingolani, E. Linares, M. G. López de Luchi, H. A. Osters y H. O. Panarello (Eds.), *Actas del 16º Congreso Geológico Argentino CD-ROM*. Artículo N° 804. (8 pp). La Plata, Argentina.
- Pardiñas, U. F. J., Udrizar Sauthier, D. E. y Teta, P. (2012). Micromammal diversity loss in central-eastern Patagonia over the last 400 years. *Journal of Arid Environments*, 85, 71–75.
- Paruelo, J. M., Jobbágy, E. G., Sala, O. E., Lauenroth, W. K. y Burke, I. C. (1998). Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications*, 8, 194–206.
- Pearson, O. P. (1987). Mice and the Postglacial history of the Trafal valley of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 68, 469–478.
- Pearson, O. P. (1995). Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2, 99–148.

- Pearson, O. P. y Pearson, A. K. (1993). La fauna de mamíferos pequeños cerca de Cueva Trafal, Argentina: pasado y presente. *Præhistoria*, 1, 73–89.
- PROSAP, 2008. *Programa de Servicios Agrícolas Provinciales. Proyecto de modernización del sistema de riego y drenaje del valle inferior del río Chubut*. Documento Principal, Vol. I.
- Rebane, K. (2002). *The effects of historic climatic change and anthropogenic disturbance on rodent communities in Patagonia, Argentina*. [Honors Thesis, Stanford University].
- Saussure, H. de. (1860). Note sur quelques mammifères du Mexique. *Revue et Magasin de Zoologie*, 2, 425–431.
- Schäbitz, F. (1994). Holocene climatic variations in northern Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109, 287–294.
- Schäbitz, F. (2003). Estudios polínicos del Cuaternario en las regiones áridas del sur de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5, 291–299.
- Schmitt, D. N., Madsen, D. B. y Lupo, K. D. (2002). Small-mammal data on early and middle Holocene climates and biotic communities in the Bonneville Basin, USA. *Quaternary Research*, 58, 255–260.
- Stahl, P. W. (1996). The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 3, 31–75.
- Steppan, S. J. y Ramírez, O. (2015). Genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837. En J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents* (pp. 535–555). The University of Chicago Press, Chicago.
- Tammone, M. N., Lacey, E. A. y Pardiñas, U. F. J. (2020). Dramatic recent changes in small mammal assemblages from Northern Patagonia: A caution for paleoenvironmental reconstructions. *The Holocene*, 0959683620941096.
- Tate, G. H. H. (1934). New generic names for two South American marsupials. *Journal of Mammalogy*, 15, 154.
- Teta, P., Abba, A. M., Cassini, G. H., Flores, D., Galliari, C. A., Lucero, S. O. y Ramírez, M. (2018). Lista revisada de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 25, 163–192.
- Teta, P., Andrade, A. y Pardiñas, U.F.J. (2005). Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina). *Archaeofauna*, 14, 183–197.
- Teta, P., Formoso, A., Tammone, M., de Tommaso, D. C., Fernández, F. J., Torres, J. y Pardiñas, U. F. J. (2014a). Micromamíferos, cambio climático e impacto antrópico: ¿Cuánto han cambiado las comunidades del sur de América del Sur en los últimos 500 años? *Therya*, 5, 7–38.
- Teta, P., Pardiñas, U. F. J., Udrizar Sauthier, D. E. y D'Elía, G. (2009b). *Loxodontomys micropus* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalian Species*, 837, 1–11.
- Teta, P., Pardiñas, U. F. J., Udrizar Sauthier, D. y Gallardo, M. H. (2014b). A new species of the tetraploid vizcachá rat *Tympanoctomys* (Caviomorpha, Octodontidae) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 95, 60–71.
- Teta, P., Udrizar Sauthier, D. E. y Pardiñas, U. F. J. (2009a). First data on Late Pleistocene rodents from Central arid Patagonia as paleoenvironmental indicators. *Current Research on the Pleistocene*, 26, 180–182.
- Thomas, O. (1890). Muridae. En A. Milne-Edwards (Ed.), *Mission scientifi que du Cap Horn, 1882–1883*. 6. *Zoologie. Mammiferes*. (pp. 1–32). Gauthier-Villars et Fils. Paris, Francia.
- Thomas, O. (1895). Descriptions of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar marsupial genus "*Hyracodon*" Tomes. *Annals and Magazine of Natural History, Series 6*, 367–370.
- Thomas, O. (1902). On *Marmosa marmota* and *elegans*, with descriptions of new subspecies of the latter. *Journal of Natural History*, 10, 158–162.
- Thomas, O. (1913). On small mammals collected in Jujuy by Señor E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History, Series 8*, 136–143.
- Thomas, O. (1916). On the grouping of the South American Muridae that have been referred to *Phyllotis*, *Euneomys* and *Eligmodontia*. *Annals and Magazine of Natural History*, 8, 139–143.
- Thomas, O. (1919). On mammals collected by Sr. E. Budin in North-western Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History, Series 9*, 199–212.
- Thomas, O. (1921). A new genus of opossum from Southern Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History, Series 8*, 136–139.
- Tognelli, M. F., Campos, C. M. y Ojeda, R. A. (2001). *Microcavia australis*. *Mammalian Species*, 648, 1–4.
- Udrizar Sauthier, D. E. (2009). *Los micromamíferos y la evolución ambiental en el río Chubut (Chubut, R. Argentina)* [Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata].
- Udrizar Sauthier, D. E., Formoso, A. E., Andrade, A., Podestá, D. y Teta, P. (2020). Key to cranial and mandibular remains of non-flying small mammals from southern South America. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 31, 102310.
- Udrizar Sauthier, D. E., Formoso, A. E., Teta, P. y Pardiñas, U. F. J. (2011). Enlarging the knowledge on *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Patagonia: distribution and environments. *Mammalia*, 75, 185–193.
- Udrizar Sauthier, D. E., Formoso, A. E., Teta, P., de Tommaso, D. C., Bernardis, A. M., Tammone, M. N. y Pardiñas, U. F. J. (2015). Dense sampling provides a reevaluation of the southern geographic distribution of the cavies *Galea* and *Microcavia* (Rodentia). *Mammalia*, 80, 335–340.
- Udrizar Sauthier, D. E. y Pardiñas, U. F. J. (2014). Estableciendo límites: distribución geográfica de los micromamíferos terrestres (Rodentia y Didelphimorphia) de Patagonia centro-oriental. *Mastozoología Neotropical*, 21, 79–99.
- Villalba, R., Lara, A., Masiokas, M. H., Urrutia, R., Luckman, B. H., Marshall, G. J. y Allen, K. (2012). Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nature geoscience*, 5, 793–798.
- Waterhouse, G. R. (1837). Characters of new species of the genus *Mus*, from the collection of Mr. Darwin. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 5, 15–27.
- Waterhouse, G. R. (1839). *The zoology of the Voyage of the Beagle*. Part II: Mammalia, London.
- Williams, G. (1975). *The Desert and The Dream: A Study of Welsh Colonization in Chubut, 1865–1915*. University of Wales Press.
- Yepes, J. (1942). Zoogeografía de los roedores octodóntidos de Argentina y descripción de un género nuevo. *Revista Argentina de Zoogeografía*, 2, 69–81.

doi: 10.5710/PEAPA.14.03.2022.398

Recibido: 20 de octubre 2021

Aceptado: 14 de marzo 2022

Publicado: 15 de mayo 2023


 This work is licensed under
 CC BY-NC 4.0
