

Diversidad, sistemática y conservación de roedores en el extremo sudoccidental del Bosque Atlántico Interior

Cecilia LANZONE¹, Carolina A. LABARONI¹, Anahi FORMOSO², Leandro M. BUSCHIAZZO¹,
Fernando DA ROSA¹ & Pablo TETA³

¹Laboratorio de Genética Evolutiva (LGE) FCEQyN, IBS (CONICET-UNaM), Nodo Posadas, Félix de Azara 1552, CP3300, Posadas, Misiones, Argentina. E-mail: cecilialanzone2016@gmail.com. ²Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR-CENPAT-CONICET). Boulevard Brown 2915, U9120ACD Puerto Madryn, Chubut, Argentina. ³División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Buenos Aires, Argentina. E-mail: antheca@yahoo.com.ar

Abstract: Diversity, systematic and conservation of rodents from the southwestern end of the Interior Atlantic Forest. We present a synthesis of the current knowledge of the rodents from the province of Misiones, Argentina, with emphasis on taxonomic, chromosomal, biogeographic and conservation issues. In this province, the order is represented by 7 families: Sciuridae (1 genus, 1 species), Cricetidae (17, 24), Caviidae (2, 2), Cuniculidae (1, 1), Dasyproctidae (1, 1), Echymyidae (3, 3) and Erethizontidae (1, 1). From 1 to 5 species -depending on taxonomic authorities- are endemic to Misiones. We briefly discuss some taxonomic problems, highlighting those questions that still persist (e.g., the complex situation of the genus *Brucepattersonius*). For several species, we provide novel chromosome data and compare it with the information available for Brazil. An analysis of the species richness at the provincial level indicates that the highest values for this parameter occur towards the south-central portion of the territory, in an area of interdigitation between the Interior Atlantic Forest and the ecoregion of Campos y Malezales. We discuss the role of large rivers in the region as barriers to the dispersal of this fauna (e.g., the Paraná between Argentina and eastern Paraguay). At least 9 species of rodents with distribution in the province of Misiones have been classified under some category of threat or near to the threat. In all cases, the survival of these taxa depends on maintaining the integrity and connectivity between forest remnants.

Key words: Misiones, Rodentia, Caviomorpha, Sigmodontinae, Taxonomy.

Resumen: Presentamos una síntesis del conocimiento actual de los roedores de la provincia de Misiones, Argentina, con énfasis en aspectos taxonómicos, cromosómicos, biogeográficos y de conservación. En esta provincia, el orden está representado por 7 familias: Sciuridae (1 género, 1 especie), Cricetidae (17, 24), Caviidae (2, 2), Cuniculidae (1, 1), Dasyproctidae (1, 1), Echymyidae (3, 3) y Erethizontidae (1, 1). De 1 a 5 especies -dependiendo de la autoridad taxonómica usada- son endémicas de Misiones. Discutimos brevemente algunas problemáticas taxonómicas, destacando aquellos interrogantes que aún persisten (e.g., la compleja situación del género *Brucepattersonius*). Para varias especies aportamos datos cromosómicos novedosos y los comparamos con aquellos disponibles para Brasil. Un análisis de la riqueza a nivel provincial indica que los mayores valores para ese parámetro ocurren hacia el centro-sur del territorio, en un área de interdigitación entre el Bosque Atlántico Interior y la ecorregión de los Campos y Malezales. Discutimos el rol de los grandes ríos de la región como barrera para la dispersión de la fauna (e.g., el Paraná entre Argentina y el este Paraguay). Por lo menos 9 especies de roedores con distribución en la provincia de Misiones han sido referidas bajo alguna categoría de amenaza o cercana a la amenaza. En todos los casos, la supervivencia de esos taxones depende de que se mantenga la integridad y conectividad entre los remanentes boscosos.

Palabras clave: Misiones, Rodentia, Caviomorpha, Sigmodontinae, Taxonomía.

INTRODUCCIÓN

En América del Sur, el Bosque Atlántico (BA) es un complejo de ecorregiones caracterizadas en su conjunto por formaciones boscosas lluviosas y húmedas, que se extiende por el este de Brasil hasta la provincia de Misiones en el noreste de Argentina y el este de Paraguay (Olson *et al.*, 2001). Su elevada diversidad biológica, que se caracteriza por incluir numerosos endemismos, hace que esta región sea considerada un punto caliente (“hotspot”) de biodiversidad a nivel global (e. g., Myers *et al.*, 2000; Mittermeier *et al.*, 2004). Estos bosques, además, cumplen con un papel fundamental en la protección de las cuencas fluviales, la prevención de la erosión del suelo y el mantenimiento de las condiciones ambientales necesarias para el desarrollo de ciudades y áreas rurales. Sin embargo, de su superficie original sólo queda un 7%, poniendo de manifiesto la gravísima situación que atraviesa esta ecorregión (Placci & Di Bitetti, 2006). Entre otras actividades, se destacan por su fuerte impacto ambiental la extracción de madera nativa, la expansión de la frontera agrícola y el reemplazo de los bosques naturales por forestaciones con exóticas (e.g., pinos, eucaliptos); así como la influencia de las grandes obras de infraestructura, como las represas hidroeléctricas que han inundado grandes superficies y han cambiado las dinámicas de las corrientes y profundidades de los ríos y sus afluentes (Placci & Di Bitetti, 2006).

El sector correspondiente a la provincia de Misiones en Argentina, este de Paraguay y áreas adyacentes en Brasil, hasta los faldeos occidentales de la Serra do Mar, tiene características florísticas propias que determinan su reconocimiento como una unidad distinta, la cual es conocida como Bosque Atlántico Interior (BAI) o Bosque Atlántico del Alto Paraná. La diversidad de vertebrados y de endemismos en esta porción del BA son notablemente altas, con registros para 1124 especies, de las cuales 342 son exclusivas de esta ecorregión (Giraud *et al.*, 2003). En el caso de los mamíferos, han sido documentadas ~270 especies, que representan ~23% del total de las especies documentadas para América del Sur. De éstas, ~180 -incluyendo 33 especies de roedores- están presentes en la provincia de Misiones, Argentina (cf. Massoia, 1993; Cirignoli *et al.*, 2011).

Por regla general, las biotas mejor estudiadas de la Argentina son aquellas cercanas a los grandes centros urbanos y muy especialmente a las grandes capitales provinciales (e.g., Buenos Aires, La Plata, Córdoba). Las faunas de las provincias alejadas del poder central son en general

poco conocidas y su estudio estuvo y está mayormente relegado a esfuerzos personales o de pequeños grupos de trabajo (e.g., Fariñas Torres *et al.*, 2018; Jayat, *et al.*, 2018). Por ejemplo, nuestro conocimiento de los roedores de la provincia de Misiones se construyó sobre la base de trabajos saltuarios, tanto espacial como temporalmente (Osgood, 1933; Crespo, 1950; Massoia, 1962, 1963a, 1963b; Massoia *et al.*, 1987). En una primera etapa, el único trabajo de largo aliento fue llevado adelante por Crespo (1982) en el Parque Nacional Iguazú, quien estudió la comunidad de mamíferos en su conjunto. Durante las décadas de 1980 y 1990, Massoia aportó numerosos datos, principalmente de distribución, generados a partir del análisis de egagrópilas de aves rapaces (Massoia, 1993 y las referencias allí anotadas). Más recientemente, otros autores han contribuido con el conocimiento de estos animales sobre la base de aproximaciones moleculares (e.g., Valdez & D’Elía, 2013), morfológicas (Mares & Braun, 2000; Pardiñas *et al.*, 2009a, b, 2016) o integrando evidencias morfológicas y moleculares (e.g., Pardiñas *et al.*, 2003, 2008, De Almeida Chiquito *et al.*, 2014). Por el contrario, con muy pocas excepciones (e.g., Crespo, 1982; Cirignoli *et al.*, 2011), los estudios de comunidades o de historia natural han sido largamente relegados.

A pesar de que nuestro conocimiento de los roedores del BAI avanzó substancialmente en los últimos 20 años, todavía subsisten numerosas lagunas de conocimiento, tanto taxonómicas como distribucionales: I) algunas especies nunca han sido registradas (e. g., *Blarinomys breviceps*) o muy escasamente (e. g., *Abrawayomys ruschii*) a través de muestreos con trampas; II) los escasos registros para algunos taxones podrían deberse a su confusión con otras especies más comunes y ampliamente distribuidas (e.g., *Akodon paranaensis* o *Castoria angustidens* con *Akodon montensis*; *Calomys tener* con *Calomys laucha*); III) el estatus taxonómico de algunas formas nominales con localidad tipo en esta provincia no ha sido revisado mediante metodologías modernas (e.g., *Brucepattersonius guarani*, *B. misionensis*, *B. paradisus*, *Oligoryzomys flavescens antoniae*); IV) a nivel cromosómico, los cariotipos de los roedores misioneros son pobremente (e. g. *Nectomys squamipes*) o nulamente conocidos (e.g., *Calomys tener*, *Abrawayomys ruschii*, *Blarinomys breviceps*, *Oligoryzomys nigripes*), muchas veces obtenidos de unos pocos especímenes y localidades; V) la variabilidad molecular intra y/o interpopulacional de muchas de estas especies es poco entendida y fue estudiada principalmente en un contexto taxonómico y/o filogenético (Pardiñas *et*

al., 2003, 2005, 2008; Francés & D'Elía, 2006; González-Ittig et al., 2010; De Almeida Chiquito et al., 2014); VI) la congruencia entre patrones filogeográficos y de variación morfológica ha sido relativamente bien estudiada para algunas especies en la porción brasilera del BA, pero casi sin incluir especímenes de Misiones (e. g., Cordero Moreira & de Oliveira, 2011; Caldara Junior & Leite, 2012; Libardi & Percequillo, 2016); VII) muchos de los datos disponibles para ensamblajes comunitarios corresponden a trampeos realizados entre las décadas de 1960 y 1980, en una etapa previa al impacto antrópico generado por la masividad de las forestaciones con exóticas y el avance de la frontera agrícola hacia el norte.

En este trabajo se presenta una revisión de la situación de los roedores en el extremo sudoccidental del BAI, con comentarios acerca de su taxonomía, genética, distribución y estado de conservación. Se pretende que esta sinopsis sirva de base para futuros estudios, a la vez que ponga de manifiesto el vacío de conocimiento que rodea a esta fauna.

MATERIALES Y MÉTODOS

La taxonomía empleada en este trabajo corresponde a la discutida por Teta et al. (en prensa). Los estudios citogenéticos se realizaron mediante la técnica de suspensión celular, goteo y coloración con Giemsa (Ford & Hamerton, 1956). La nomenclatura cromosómica es la utilizada por Levan et al. (1964), con la salvedad que los cromosomas clasificados por estos autores como estrictamente telocéntricos (T) y los telocéntricos con brazos muy pequeños (t) aquí se denominan conjuntamente acrocéntricos. Para evaluar los patrones de distribución de especies y otros aspectos biogeográficos, se construyó un polígono convexo mínimo para cada taxón, a partir de datos de la bibliografía (e.g., Massoia, 1993; Massoia et al., 2006) y de colecciones biológicas. Posteriormente, los mapas individuales se superpusieron sobre un mapa de la provincia de Misiones, dividido en celdas de 25 km de lado. Para cada especie se anotaron las categorías de conservación a nivel global (The IUCN Red List; <http://www.iucnredlist.org>) y regional (Ojeda et al., 2012).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Taxonomía

La taxonomía y sistemática de varios géneros de roedores neotropicales es todavía pobremente conocida. Desafortunadamente, para muchos

grupos no existen revisiones modernas que documenten los límites morfológicos y geográficos en especies de Sciuridae, Cricetidae, Dasyproctidae y Echymyidae (cf. Patton et al., 2015). Por lo tanto, el uso de algunos binomios y nuestras consideraciones acerca de la distribución (véanse apartados Diversidad y endemismos y Biogeografía y patrones de distribución) de esos mismos taxones deben ser tomados como provisorios.

La única ardilla registrada en la provincia de Misiones ha sido tradicionalmente referida como *Sciurus aestuans*, pero más recientemente también se han utilizado para esas poblaciones y las adyacentes en el sur de Brasil los binomios *Guerlinguetus henseli* (Bonvicino et al., 2008) y *Guerlinguetus brasiliensis* (de Vivo & Carmignotto, 2015). La situación de esta especie no difiere de la de otros Sciuridae neotropicales, que precisan de una revisión integral extensa, con el concurso de datos citogenéticos, morfológicos y moleculares (de Vivo & Carmignotto, 2015).

Una década atrás, Pardiñas & Teta (2006) resumieron muchas de las problemáticas taxonómicas que existían en aquel momento para los roedores Sigmodontinae de Misiones. Muchos de esos problemas fueron parcialmente resueltos desde aquel entonces, pero otros todavía persisten. Las situaciones de géneros como *Akodon*, *Calomys*, *Necomys* u *Oxymycterus* se beneficiaron de los análisis basados en marcadores moleculares sobre muestreos geográficos amplios (e.g., Hoffmann et al., 2002; Pardiñas et al., 2003, D'Elía et al., 2008, Valdez & D'Elía, 2013; González-Ittig et al., 2014). No obstante, estos avances no han sido igualmente acompañados por estudios morfológicos de variación geográfica o de revisión de series extensas de especímenes de museos. En otros casos, estudios morfológicos detallados de unos pocos ejemplares, para géneros pobremente conocidos como *Abrawayaomys* o *Juliomys* (e.g., Pardiñas et al., 2008, 2009a; Percequillo et al., 2017), aportaron información valiosa para su mejor conocimiento.

Dentro de los Sigmodontinae, un género con una problemática todavía compleja es *Bucepattersonius* (Vilela et al., 2015). Si bien hay registros para por lo menos cuatro especies supuestamente distintas, tres de ellas con localidad tipo en Misiones (Mares & Braun, 2000), las evidencias morfológicas, cromosómicas y moleculares sugieren que no habría más que un taxón en esa provincia (e.g., Pereira et al., 2005; Pardiñas et al., 2009b, este trabajo). La referencia de las mismas a *B. iheringi* está pendiente de confirmación, pero parece la hipótesis más parsimoniosa a

la luz de los datos morfológicos disponibles para las poblaciones brasileras (cf. Jung & Christoff, 2003). Otro sigmodontino con una situación taxonómica controvertida es *Abrawayaomys*. Las poblaciones misioneras de este ratón fueron inicialmente referidas como *A. ruschii* y posteriormente reconocidas como pertenecientes a una especie distinta, *A. chebezi* (cf. Pardiñas *et al.*, 2009a). Más recientemente, este último taxón fue nuevamente incluido en la sinonimia de *A. ruschii*, sobre la base de evidencias morfológicas y moleculares (Percequillo *et al.*, 2017). Taxones como *Blarinomys breviceps* o *Thaptomys nigrita*, dos Akodontini de hábitos semifosoriales, constituyen probablemente complejos de especies crípticas, al menos a juzgar por las evidencias moleculares (e.g., Silva Gomez, 2008; Ventura *et al.*, 2012).

La familia Echymyidae ha sido objeto de revisiones recientes, especialmente a nivel de las relaciones entre los géneros que la componen (Fabre *et al.*, 2017). Para la mayoría de las especies en esta familia no hay estudios de variación geográfica disponibles o que evalúen la validez de las distintas subespecies previamente propuestas. La misma situación se plantea con respecto a los integrantes de las familias Caviidae, Cuniculidae y Dasyproctidae, donde los esquemas subespecíficos tradicionales (e.g., Cabrera, 1961) no han sido revisados desde una perspectiva moderna y sobre series extensas de ejemplares. Ejemplos elocuentes de esta situación son los casos de *Cavia aperea*, *Cuniculus paca* o *Myocastor coypus*, tres taxones ampliamente distribuidos en la región Neotropical y para los que han sido propuestas varias subespecies (cf. Patton *et al.*, 2015).

Una problemática transversal a muchas de estas situaciones es el parcial desacople entre los estudios taxonómicos realizados en países vecinos -especialmente en Brasil- y aquellos efectuados en la Argentina, con las consecuentes limitaciones que esta situación impone. Afortunadamente esta tendencia ha comenzado a revertirse, poniendo de manifiesto la importancia de realizar estudios sistemáticos sin restricciones geográficas (e.g., De Almeida Chiquito *et al.*, 2014; Percequillo *et al.*, 2017).

Cariología y filogeografía

Los datos citogenéticos para la mayoría de las especies de roedores del BAI son escasos o provienen de ejemplares de Brasil. Por ejemplo, en la descripción original de las especies del género *Brucepattersonius* de la provincia de Misiones, Mares & Braun (2000) describen escuetamente

los cromosomas, pero sin mostrar los cariotipos, de *B. paradisus* y *B. misionensis*. Según estos autores los complementos de estas especies están compuestos por 52 cromosomas acrocéntricos y/o subtelocéntricos, sin determinar la morfología de los cromosomas sexuales. Datos preliminares de nuestro grupo de trabajo corroboran el $2n = 52$, compuesto por 24 pares de autosomas acrocéntricos, un par de autosomas submetacéntricos pequeños, siendo el X un subtelocéntrico grande y el Y un acrocéntrico pequeño (Fig. 1A). Este complemento cromosómico es muy similar al descrito para ejemplares del género en el sudeste de Brasil (Di-Nizo *et al.*, 2014). Otra especie que se encuentra en Misiones, pero de la cual sólo se conocen los complementos cromosómicos de ejemplares provenientes de Brasil es *Thaptomys nigrita*. Investigaciones previas han reportado la presencia de dos citotipos en ese país: $2n = 52$, ampliamente distribuido hacia el sur, y $2n = 50$, restringido al norte de su rango geográfico (Ventura *et al.*, 2004). En concordancia con los datos de distribución de esos cariotipos, estudios realizados por nuestro grupo identificaron un $2n = 52$ para los ejemplares de Misiones (Fig. 1B).

Un caso adicional de ausencia de datos cromosómicos para Misiones es el de *Oligoryzomys nigripes*. Para Argentina fue descrito un cariotipo con $2n = 62$ para ejemplares de *O. delticola* provenientes del delta del Río Paraná en Buenos Aires (Espinosa & Reig, 1991). Esta especie fue sinonimizada con *O. nigripes* por Francés & D'Elia (2006) y presenta un complemento cromosómico similar al encontrado en especímenes de *O. nigripes* capturados en Misiones (Fig. 1D). Esta última especie es considerada uno de los sigmodontinos más variables a nivel cromosómico, ya que fueron encontrados 39 citotipos diferentes en poblaciones de Brasil. Esta variabilidad fue generada por inversiones pericéntricas en cuatro autosomas y modificaciones de cromosomas sexuales (Paresque *et al.*, 2007). En Misiones hemos encontrado un par autosómico heteromórfico (Fig. 1D), que podría ser una de las variantes descritas para Brasil y Uruguay (Brum-Zorrilla *et al.*, 1988; Paresque *et al.*, 2007). Sin embargo, es necesario confirmarlo con bandeos cromosómicos y el estudio de un mayor número de ejemplares. Así, la distribución y frecuencia de los polimorfismos descritos para *O. nigripes* en Argentina, y en especial en Misiones, son prácticamente desconocidas. También para *Euryoryzomys rusatus* los datos cariotípicos provienen de Brasil, en donde se determinó un $2n = 80$, $NF = 86$ para esta especie (Di-Nizo *et al.*, 2014). Datos

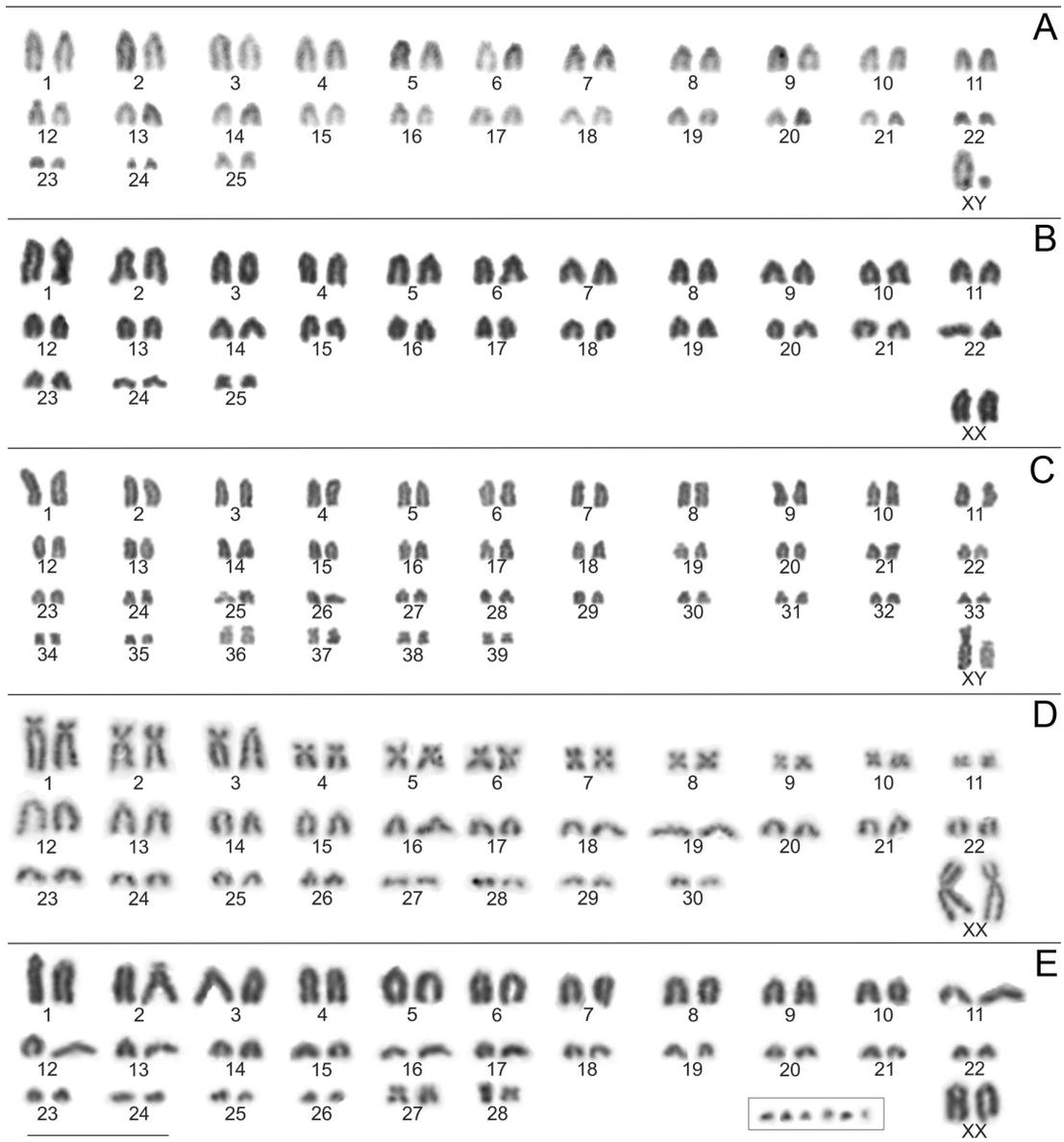


Fig. 1. Complementos cromosómicos observados en sigmodontinos capturados en la provincia de Misiones, Argentina. A) ejemplar macho de *Brucepattersonius* sp. con $2n = 52$; B) hembra de *Thaptomys nigrita* con $2n = 52$; C) macho de *Euryoryzomys russatus* con $2n = 80$; D) hembra de *Oligoryzomys nigripes* con $2n = 62$, nótese el heteromorfismo del par 3 debido a una posible inversión pericéntrica en heterocigosis; E) hembra de *Sooretamys angouya* con $2n = 58$; en recuadro se muestran los cromosomas supernumerarios presentes en la célula de la cual se armó el cariograma. La barra corresponde a 10 micras.

preliminares de nuestro grupo de trabajo indican un complemento cromosómico similar para los ejemplares de Misiones en Argentina (Fig. 1C).

En Misiones se encuentra el límite austral de distribución de varias especies de roedores (ver apartados Diversidad y endemismos y

Biogeografía y patrones de distribución), con lo cual, al menos teóricamente, se podría presentar una situación de menor diversidad genética que la registrada hacia el centro de la distribución de esas mismas especies. En *Akodon montensis* los estudios citogenéticos han reconocido una

importante variabilidad cromosómica intraespecífica, debido a cromosomas B y a variaciones morfológicas del cromosoma X, para las poblaciones brasileras (Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1975, 1992; Kasahara & Yonenaga-Yassuda, 1982). Por el contrario, Liascovich & Reig (1989), en unos pocos ejemplares colectados en una localidad del norte de Misiones (Parque Provincial Urugua-í), no habían detectado variaciones del complemento estándar. Esto sugeriría una menor variabilidad en esta región que la observada en otras porciones del rango geográfico de la especie. Estudios realizados por nuestro grupo de trabajo, sobre una muestra mayor, identificaron el mismo tipo de variabilidad cromosómica que la detectada en Brasil para ejemplares misioneros de *Akodon montensis*, aunque se registraron algunas diferencias en esos polimorfismos (Malleret *et al.*, 2016 y Labaroni, pers. obs.). Del mismo modo, en individuos brasileros de *Sooretamys angouya* fue reportada, en una revisión de cromosomas supernumerarios, una variación en el complemento de $2n = 58-60$, debido a la presencia de cromosomas B (Silva & Yoyenaga-Yassuda, 2004). Sin embargo, la descripción de este polimorfismo no fue publicada y faltan datos para ejemplares de Argentina. Estudios preliminares de nuestro grupo identificaron el mismo complemento autosómico y la presencia de varios cromosomas B inestables (Fig. 1E), lo que sugiere una situación cromosómica compleja que requiere de profundización con más ejemplares y técnicas de bandedo cromosómico. La presencia de cromosomas B variables en morfología también fue documentada en ejemplares brasileros de *Nectomys squamipes* (Silva & Yoyenaga-Yassuda, 2004). Para Argentina sólo se conocen datos publicados de dos ejemplares de esta especie provenientes del norte de Misiones (Puerto Península), uno de los cuales presentaba un cromosoma supernumerario (Barros *et al.*, 1992). Sin embargo, el complemento cromosómico de estos especímenes no fue mostrado y se desconoce si todas las variantes reportadas para Brasil se extienden hasta Argentina.

Los patrones filogeográficos para taxones que habitan en el BA, incluyendo distintos grupos de vertebrados, indican un componente septentrional y otro meridional que convergen hacia los 20° N, en el centro-este de Brasil (Costa & Leite, 2011) y muy al norte del BAI. Más localmente, los estudios disponibles para roedores del BAI han registrado patrones complejos de diversidad genética, que coinciden con la persistencia de refugios de bosque en respuesta a las fluctuaciones

climáticas que ocurrieron durante el Cuaternario (e.g., Silva Gomez, 2008; Valdez & D'Elía, 2013; De Almeida Chiquito *et al.*, 2014; de la Sancha *et al.*, 2014; Fig. 2). Uno de los modelos de reconstrucciones bioclimáticas que ha tenido mayor apoyo empírico es el de Carnaval-Moritz (Carnaval & Moritz, 2008), que propone que durante el Último Máximo Glacial el BA se fragmentó en refugios aislados, desde los cuales las poblaciones se expandieron posteriormente hasta ocupar su distribución actual. Los patrones filogeográficos para distintos taxones muestran estructuras que no siempre son coincidentes y que se explican mejor por las respuestas individuales de las especies frente a las fluctuaciones climáticas (Fig. 2). Por ejemplo, en el caso de *Akodon montensis* se ha hipotetizado la existencia de al menos tres refugios principales en donde habría persistido la especie (Valdez & D'Elía, 2013), mientras que para *Sooretamys angouya* se ha detectado una estructura filogeográfica débil que coincide con la persistencia de este roedor en un sólo refugio (De Almeida Chiquito *et al.*, 2014; Fig. 2). Para esta última especie, las poblaciones del BAI en el este de Paraguay muestran una moderada diferenciación molecular, que es consistente con los patrones de variación morfológica cuantitativa registrada para ese mismo taxón (De Almeida Chiquito *et al.*, 2014). *Thaptomys nigrita* incluye al menos dos clados, uno al norte y otro al sur de su distribución; este último a su vez dividido en tres subclados, uno de ellos distribuido hacia el sur de Brasil, nordeste de Argentina y este de Paraguay (Silva Gomez, 2008).

Diversidad y endemismos

En la provincia de Misiones están representadas 7 familias de roedores (Tabla 1): Sciuridae (1 género, 1 especie), Cricetidae (17, 24), Caviidae (2, 2), Cuniculidae (1, 1), Dasyproctidae (1, 1), Echymidae (3, 3) y Erethizontidae (1, 1) (cf. Massoia *et al.*, 2006, con modificaciones).

Globalmente, la riqueza de roedores en el BAI es similar a la de otras áreas forestadas tropicales y subtropicales de América del Sur, con un rango entre ~20 y ~40 especies, pero menor que en la franja costera del centro y sur del BA, donde aumenta a ~50 o ~60 especies (cf. Maestri & Patterson, 2016).

Un análisis de la riqueza a nivel de la provincia de Misiones, considerando solamente a los roedores de la familia Cricetidae, indica que ese parámetro, estimado sobre cuadrículas de 25 km de lado, varía entre 7 y 18 especies por celda (Teta & Formoso, en prep.; Fig. 3A). Especialmente,

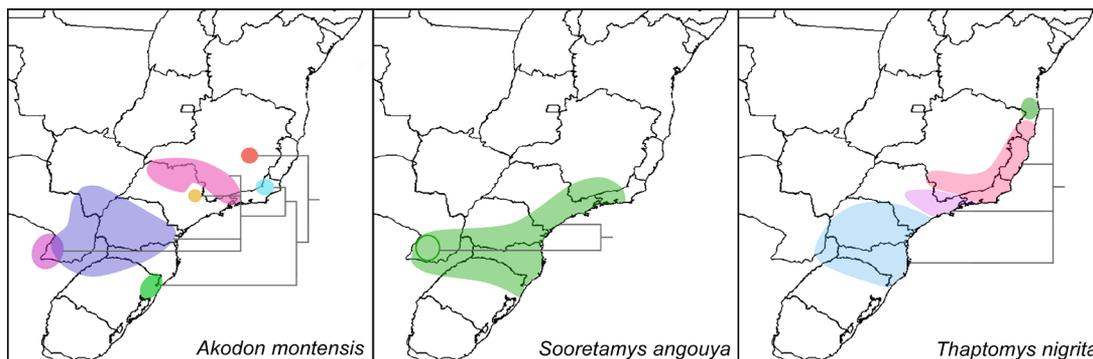


Fig. 2. Patrones filogeográficos para tres especies de roedores sigmodontinos que se distribuyen en el Bosque Atlántico (tomado de Silva Gomes, 2008; Valdez & D'Elia, 2013; De Almeida Chiquito *et al.*, 2014).

los mayores valores de riqueza se concentran hacia el centro-sur de la provincia, en una región donde el BAI se interdigita con la ecorregión de los Campos y Malezales (Fig. 3A). Allí, la mayor riqueza está explicada por la presencia de roedores de hábitos selváticos (e.g., *Abrawayaomys ruschii*, *Akodon montensis*, *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus quaestor*, *Sooretamys angouya*) y otros adaptados a ambientes de pastizal (e.g., *Akodon philipmyersi*, *Bibimys chacoensis*, *Calomys tener*, *Necomys lasiurus*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oxymycterus rufus*), en un contexto de mayor heterogeneidad ambiental. La presencia de especies selváticas hacia el sur de Misiones se ve favorecida por el ingreso de los bosques a través de los cursos de ríos y arroyos y por los remanentes de selva que se expresan como parches hacia el límite sudoccidental de esta formación florística (Galliari & Goin, 1993). La presencia de estos taxones en las comunidades aumenta hacia el norte, en conformidad con una mayor continuidad de los espacios forestados (Fig. 3B). Del mismo modo, pero en sentido contrario, las especies adaptadas a espacios abiertos penetran hacia el centro y norte de la provincia, siguiendo los parches de pastizales en áreas abiertas (Fig. 3B).

Para la provincia de Misiones han sido referidas cuatro especies endémicas de roedores, una para la ecorregión de los Campos y Malezales (*Akodon philipmyersi*; Pardiñas *et al.*, 2005) y otras tres para la porción selvática centro-occidental (*Brucepattersonius guarani*, *B. misionensis*, *B. paradisus*; Mares & Braun, 2000). Sin embargo, como se indicó previamente, la situación taxonómica de las especies de *Brucepattersonius* dista de ser clara, con lo cual es probable que el número de endemismos para ese género se reduzca con nuevos estudios (Vilela *et al.*, 2015).

Un quinto endémite, *Abrawayaomys chebezi*, documentado para la provincia de Misiones y áreas adyacentes de Brasil (Pardiñas *et al.*, 2009a, 2016), ha sido recientemente sinonimizado con *A. ruschii* del este Brasil (Percequillo *et al.*, 2017), pese a que -según nuestro mejor entender- las evidencias al respecto no sean concluyentes (Teta *et al.*, en prensa).

En el sector nororiental de la provincia de Misiones se expresa la porción más occidental de la ecorregión de los Bosques Húmedos de *Araucaria*. En el sur de Brasil, esta formación florística posee numerosos endemismos, incluyendo varias especies de roedores identificadas recientemente (e.g., *Deltamys araucaria*, *Juliomys ximenezii*, *Scapteromys meridionalis*; e.g., Christoff *et al.*, 2016; Quintela *et al.*, 2017). Por el momento, ninguno de estos taxones ha sido referido para la Argentina, aunque debe destacarse que esa porción de Misiones es una de las menos estudiadas del territorio provincial.

Biogeografía y patrones de distribución

Las afinidades faunísticas de la provincia de Misiones con el Sistema de la Serra Geral y la Serra do Mar del sudoeste de Brasil han sido resaltadas por autores previos (Galliari & Goin, 1993). Excepto por unos pocos taxones de estatus taxonómico dudoso (i.e., *Brucepattersonius guarani*, *B. misionensis*, *B. paradisus*), todas las especies de roedores documentadas para áreas forestadas de la provincia de Misiones también han sido registradas en el sudeste de Brasil (cf. Patton *et al.*, 2015). De este a oeste, varias especies de roedores tienen su límite occidental de distribución hacia el río Uruguay, no alcanzando la porción más interior del BAI (e.g., varias especies de *Phyllomys*). Del mismo modo, el río Paraná también parece haber actuado como una

barrera para la fauna terrestre, limitando la dispersión de algunos taxones, tanto en sentido este-oeste, como oeste-este (Galliari & Goin, 1993). En efecto, existen al menos 5 taxones presentes en el BAI en Argentina que no tienen registros en el este de Paraguay (i.e., *Abrawayaomys ruschii*, *Blarinomys breviceps*, *Brucepattersonius* spp., *Castoria angustidens*, *Guerlinguetus brasiliensis*), mientras que por lo menos 2 especies (i.e., *Hylaemys megacephalus*, *Rhipidomys macrurus*) documentadas para áreas boscosas del este del Paraguay no atraviesan ese mismo río en sentido contrario (Galliari & Goin, 1993, con modificaciones; de la Sancha, 2014; de la Sancha *et al.*, 2017). Es probable que esta situación sea parcialmente artefactual, ya que varias especies que se suponían exclusivas de Argentina y Brasil han sido recientemente registradas en el este de Paraguay (e.g., *Delomys dorsalis* [TK 121143 y 184693; P. Teta & J. Torres, pers. obs.], *Juliomys pictipes* [de la Sancha *et al.*, 2009]). A su vez, en la porción oriental del Paraguay se hace notar la influencia del Cerrado, con la presencia hacia sectores marginales del BAI de especies como *Cerradomys maracajuensis* y *C. scotti*, tampoco registradas en Argentina (de la Sancha, 2014; Percequillo, 2015). Para aquellas especies documentadas a un lado y otro del río, las evidencias indican que este podría haber influido (e.g., *Sooretamys angouya*) o no (e.g., *Akodon montensis*) en la estructuración filogeográfica de las mismas (véase arriba). En cualquier caso, las evidencias moleculares son todavía limitadas como para extraer conclusiones más generales.

Aunque nuestro conocimiento sobre la distribución finamente delineada de algunos taxones es todavía fragmentario, hay algunos patrones generales que pueden ser discutidos. Por ejemplo, especies como *Abrawayaomys ruschii* o *Juliomys pictipes* parecen estar mayormente restringidas a la vertiente occidental de la provincia, que drena hacia el río Paraná (e.g., Pardiñas *et al.*, 2008, 2009a). Por el contrario, otros taxones (e.g., *Akodon montensis*, *Oligoryzomys nigripes*; cf. Massoia *et al.*, 2006) están más ampliamente distribuidos. También hay taxones que no muestran ningún patrón concreto, con registros saltuarios sobre el territorio provincial (e.g., *Blarinomys breviceps*; cf. Massoia, 1993). En cualquier caso, un refinamiento de la información a nivel geográfico seguramente contribuirá a entender mejor la estructuración de las comunidades de roedores en el BAI, en una de sus porciones mejor conservadas.

Estado de conservación y amenazas

A diferencia de la situación en Paraguay o Brasil, donde el BAI ha sido profundamente alterado (Ribeiro *et al.*, 2009; de la Sancha, 2014), la provincia de Misiones todavía conserva un 50% de su superficie poco modificada, incluyendo una serie de reservas en su porción septentrional que en conjunto constituyen lo que se ha denominado como “corredor verde” (Placci & Di Bitetti, 2006). Sin embargo, el creciente impacto de las actividades antrópicas, incluyendo la forestación con exóticas y el avance de la frontera agrícola, plantean con urgencia la necesidad de conservar los remanentes boscosos de esta región y de establecer conexiones entre los mismos, en el corto a mediano plazo.

Estudios realizados en el BA, especialmente en su porción brasilera y paraguaya, indican que la riqueza y diversidad de especies se ven afectadas por la fragmentación de las selvas, lo que tiene mayor incidencia sobre especies que son especialistas de hábitat y que tienen poca capacidad de dispersión que sobre aquellas que son oportunistas y con mayor capacidad de dispersión (e.g., Pardini, 2004; Pardini & Umetsu, 2006; de la Sancha, 2014). En otros casos, las especies responden a las alteraciones ocupando sólo aquellas áreas transformadas que retienen la estructura del bosque original, incluyendo los bosques secundarios (e.g., Pardini, 2004; Pardini & Umetsu, 2006). Aunque algunas especies selváticas son relativamente resilientes a las modificaciones antrópicas, como *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes*, por regla general la fragmentación de la matriz boscosa tiene consecuencias negativas sobre la riqueza y diversidad de especies en su conjunto (de la Sancha, 2014). Estudios realizados en el este de Paraguay indican que los remanentes boscosos de tamaño mediano muestran una mayor riqueza y diversidad de taxones, con un incremento de estos parámetros hacia áreas de disturbio intermedio (e.g., bordes de bosques; de la Sancha, 2014). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que esta situación está mayormente dada por la presencia en los bordes de especies típicas de áreas abiertas, que avanzan sobre las áreas boscosas como consecuencia de la deforestación.

A nivel regional (nacional), al menos 9 especies de roedores con distribución en la provincia de Misiones han sido categorizados bajo algún grado de amenaza o cercano a la amenaza (Tabla 1). En particular, en esta última categoría se han incluido 6 taxones, cuya supervivencia en el sector misionero del BAI depende de que se mantengan

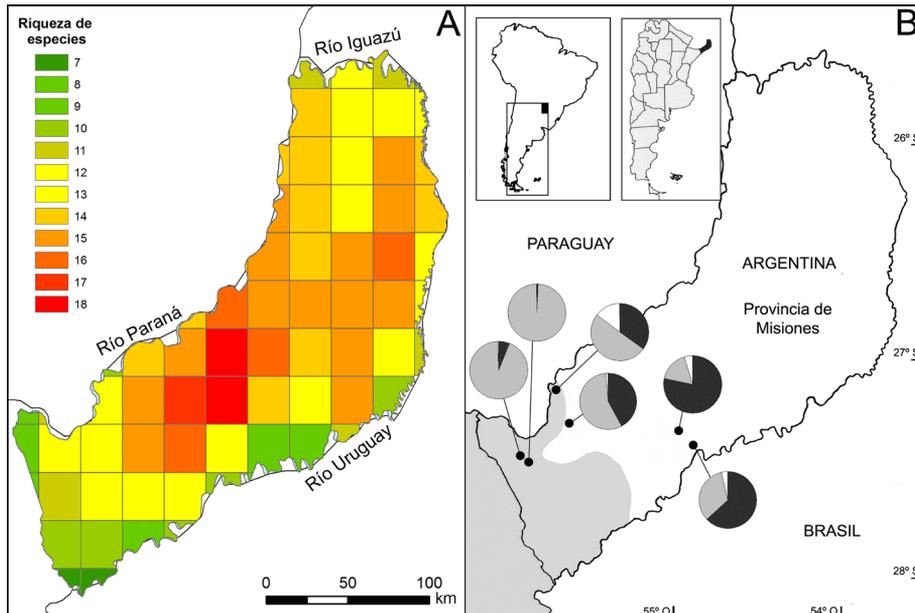


Fig. 3. A) Riqueza de roedores sigmodontinos para la provincia de Misiones, sobre cuadrículas de 25 km de lado. B) Frecuencia (% sobre el total) de especies que habitan en áreas abiertas (gris claro) y boscosas (negro) en muestras de egagrópidas de localidades seleccionadas del sur de Misiones (véase Massoia, 1993 y las referencias ahí anotadas); el color blanco corresponde a las especies sinantrópicas (i.e., *Mus musculus*, *Rattus* spp.). El área gris en el mapa corresponde a la ecorregión de Campos y Malezales, mientras que el blanco indica el Bosque Atlántico Interior.

ga la integridad y conectividad entre los remanentes boscosos (Ojeda *et al.*, 2012).

El impacto de las actividades agroganaderas sobre las comunidades de roedores en Misiones no ha sido evaluado. Estas actividades, más allá de promover la fragmentación de la matriz boscosa, generan una homogeneización de los ambientes, con reducción de la heterogeneidad ambiental (e.g., Pardini & Umetsu, 2006; de la Sancha, 2014). Algunos registros recientes de especies típicamente asociadas con áreas abiertas en el centro y norte de la provincia de Misiones parecen ser el resultado de la deforestación y el avance de la frontera agropecuaria, que ha creado las condiciones propicias para que algunos taxones oportunistas se expandan y aumenten sus poblaciones. Por ejemplo, trampeos recientes sugieren que *Calomys* cf. *C. tener* es una de las especies más frecuentes en las cercanías de Puerto Iguazú, en un área dominada por chacras y en donde hasta hace algunas décadas estaba aparentemente ausente (P. Teta, pers. obs.).

Perspectivas

Por su posición marginal, los ambientes selváticos de la provincia de Misiones representan el extremo austral en la distribución de nume-

rosos taxones, algunos de amplia distribución en la región Neotropical (Massoia *et al.*, 2006). También por su posición periférica, estos bosques fueron más afectados por los pulsos climáticos del Cuaternario, resultando en un “laboratorio natural”, ideal para estudiar los efectos de estos eventos sobre la biota (Galliari & Goín, 1993).

Muchas de las hipótesis de diversificación planteadas sobre la base de evidencias moleculares o morfológicas se apoyan fundamentalmente en estudios realizados sobre poblaciones de Brasil (e. g., Cordero Moreira & de Oliveira, 2011 [*Thaptomys nigrita*]; Valdez & D’Elía, 2013 [*Akodon montensis*]; De Almeida Chiquito *et al.*, 2014 [*Sooretamys angouya*]; Libardi & Percequillo, 2016 [*Euryoryzomys russatus*]). Una exploración más detallada de los patrones de variación, tanto a escala macrogeográfica como microgeográfica, incluyendo poblaciones de Argentina y Paraguay, seguramente contribuiría a comprender mejor los tiempos y modos de diversificación genética y fenotípica en estos animales hacia la periferia de sus distribuciones.

El estudio de la variabilidad molecular en roedores del BA, por medio de microsatélites en poblaciones localizadas en áreas protegidas, podría permitir la identificación del grado de aislamien-

Tabla 1. Listado taxonómico de las especies de roedores registradas en la provincia de Misiones, Argentina. Se anotan las categorías de conservación a nivel global (The IUCN Red List; <http://www.iucnredlist.org>) y regional (cf. Ojeda et al., 2012). El criterio sistemático corresponde al indicado por Teta *et al.* (en prensa).

Familia	Subfamilia	Tribu	Especie	UICN	Nacional
Sciuridae			<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	LC	NT
Cricetidae	Sigmodontinae	Incertae Sedis	<i>Abrawayaomys ruschii</i>	LC	EN B1ab(i,iii)
Cricetidae	Sigmodontinae	Incertae Sedis	<i>Delomys dorsalis</i>	LC	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Wiedomyini	<i>Juliomys pictipes</i>	LC	EN B1ab(i,iii)
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Akodon montensis</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Akodon paranaensis</i>	LC	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Akodon philipmyersi</i>	DD	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Bibimys chacoensis</i>	LC	NT
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Blarinomys breviceps</i>	LC	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Brucepattersonius guarani</i>	DD	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Brucepattersonius iheringi</i>	LC	No evaluada
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Brucepattersonius misionensis</i>	DD	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Brucepattersonius paradisus</i>	DD	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Castoria angustidens</i>	LC	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Necomys lasiurus</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Oxymycterus quaestor</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Oxymycterus rufus</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Akodontini	<i>Thaptomys nigrita</i>	LC	DD
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Holochilus vulpinus</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Nectomys squamipes</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Sooretamys angouya</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Oryzomyini	<i>Euryoryzomys russatus</i>	LC	LC
Cricetidae	Sigmodontinae	Phyllotini	<i>Calomys tener</i>	LC	No evaluada
Caviidae	Caviinae		<i>Cavia aperea</i>	LC	LC
Caviidae	Hydrochoerinae		<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	LC	LC
Cuniculidae			<i>Cuniculus paca</i>	LC	NT
Dasyproctidae			<i>Dasyprocta azarae</i>	LC	NT
Eretizontidae			<i>Coendou spinosus</i>	LC	Vu A2c; B1+2c
Echimyidae	Dastylominae		<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	LC	NT
Echimyidae	Eumysopinae		<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	LC	NT
Echimyidae	Myocastorinae		<i>Myocastor coypus</i>	LC	LC

to y conectividad entre las mismas, y estimar el grado de efectividad de las reservas naturales en la provincia de Misiones para conservar esos taxones. Este último punto no es menor, ya que Misiones retiene algunas de las porciones más

continuas y menos impactadas de este ecosistema altamente amenazado (Placci & Di Bitetti, 2006). En efecto, se ha reconocido que los sectores no impactados tienen un rol crucial en la conservación del BA, porque ofrecen oportunidades reales

de plantear conexiones entre áreas protegidas y promover el desarrollo sustentable en zonas afectadas por las actividades antrópicas (Placci & Di Bitetti, 2006).

Tres especies de roedores presentes en la provincia de Misiones son importantes desde un punto de vista epidemiológico: *Oligoryzomys nigripes* y *Akodon montensis* son reservorios naturales del virus del Hanta (Francés & D'Elía 2006; Goodin et al., 2009), mientras que *Nectomys squamipes* es hospedador de *Schistosoma mansoni* (D' Andrea et al., 2000). Seguramente, dilucidar la estructura y dinámica de sus poblaciones nos proveerá de información significativa para diseñar estrategias de control de la dispersión de estos patógenos.

La resolución de muchas de estas problemáticas requiere del concurso de distintas disciplinas, que van desde los estudios anatómicos clásicos hasta la implementación de técnicas moleculares y citogenéticas más modernas. Una mención aparte merecen los estudios de historia natural y de comunidades, que quizás se encuentran entre los más postergados de todos. Por sólo mencionar un ejemplo, no existen para la provincia de Misiones estudios sobre los patrones de diversidad de pequeños mamíferos en fragmentos de bosque, como aquellos que se han realizado en países vecinos (e.g., Pardini & Umetsu, 2006; de la Sancha, 2014; de la Sancha et al., 2014). En efecto, los únicos datos de comportamiento, dieta o reproducción disponibles para roedores de Misiones (incluyendo a *Akodon montensis*, *Cuniculus paca*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Kannabateomys amblyonyx* y *Oligoryzomys nigripes*) fueron reportados hace más de 35 años por Crespo (1982). La necesidad de este tipo de información resulta imperiosa en el escenario actual, en el que la conservación del BAI y sus especies estará en gran parte supeditada a nuestro conocimiento del mismo.

AGRADECIMIENTOS

José Yepes (1897-1976) fue una de las figuras centrales de la mastozoología sudamericana hacia la primera mitad del siglo XX. Yepes fue profesor, autor y editor de textos en español; desde ese lugar, introdujo en Argentina conceptos novedosos relacionados con el cambio de paradigma que se estaba produciendo dentro de las ciencias biológicas con el desarrollo de la Teoría Sintética y la complejización de conceptos ecológicos a distintas escalas de análisis (García, 2018). Yepes ha sido un eslabón clave en el estu-

dio de los roedores sudamericanos, tanto por el impulso que les dió a las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", como por haber sido el autor de una primera síntesis sistemática para este orden en la Argentina (Yepes, 1935); dedicamos esta contribución a su memoria. Agradecemos a los editores del volumen por la invitación a participar de este homenaje. Varios aspectos de este trabajo fueron largamente discutidos a lo largo de los años con colegas y amigos, que enriquecieron largamente nuestra percepción de los roedores de Misiones, incluyendo a G. Cassini, S. Cirignoli, G. D'Elía, C. Galliari, G. García, G. S. Libardi, S. Lucero, U. F. J. Pardiñas, J. Pereira, D. Podestá y J. Torres. Este trabajo se enmarca dentro del proyecto PICT 201-0537 (P. Teta-C. Lanzone).

REFERENCIAS

- Barros, M.A., O.A. Reig & A. Perez-Zapata. 1992. Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Cytogenetics and Cell Genetics* 59: 34-38.
- Bonvicino, C.R., J.A. de Oliveira & P.S. D'Andrea. 2008. Guía dos roedores de Brasil. com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, Rio de Janeiro. 120 pp.
- Brum-Zorrilla, T.G. de Fronza, R. Wainberg, I. Vidal Rioja and N. Zvirner. 1988. *Oryzomys flavescens* and *O. delticola* chromosomes (Rodentia, Cricetidae) from Uruguay and Argentina. *Caryologia* 41: 275-288
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Ciencias Zoológicas* 4: 1-732.
- Caldara Junior, V. & Y.L.R. Leite. 2012. Geographic variation in hairy dwarf porcupines of Coendou from Eastern Brasil (Mammalia, Erethizontidae). *Zoologia* 29: 318-336.
- Carnaval A.C. & C. Moritz. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- Christoff, A.U., E.M. Vieira, L.R. Oliveira, J.W. Gonçalves, V.H. Valiati & P.S. Tomasi. 2016. A new species of *Juliomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) from the Atlantic Forest of Southern Brazil, in *Journal of Mammalogy* 97: 1469-1482.
- Cirignoli S., C.A. Galliari, U.F.J. Pardiñas, D.H. Podestá & R. Abramson. 2011. Mamíferos de la Reserva valle del Cuña Pirú, Misiones, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 18: 25-43.
- Costa, L.P. & Y.L.R. Leite. 2011. Historical Fragmentation Shaping Vertebrate Diversification in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. En:

- Patterson, B & Costa L.P. (eds.) "Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals", University of Chicago Press. Pp. 283-306.
- Cordeiro Moreira, J. & J.A. de Oliveira. 2011. Evaluating Diversification Hypotheses in the South American Cricetid *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (Rodentia: Sigmodontinae): An Appraisal of Geographical Variation Based on Different Character Systems. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 201-214.
- Crespo, J.A. 1950. Nota sobre mamíferos de Misiones nuevos para Argentina. *Comunicaciones Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Ciencias Zoológicas* 1: 3-14.
- Crespo, J.A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ecología* 3: 45-162.
- D'Andrea P.S., L.S. Maroja, R. Gentile, R. Cerqueira, Jr. A. Maldonado & L. Rey. 2000. The parasitism of *Schistosoma mansoni* (Digenea:Trematoda) in a naturally infected population of water rats, *Nectomys squamipes* (Rodentia:Sigmondontinae) in Brazil. *Parasitology* 120: 573-582.
- De Almeida Chiquito, E., G. D'Elía & A.R. Percequillo. 2014. Taxonomic review of genus *Sooretamys* Weksler, Percequillo & Voss (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): an integrative approach. *Zoological Journal Linnean Society* 171: 842-877.
- de Vivo, M., & A.P. Carmignotto. 2015. Family Sciuridae G. Fischer, 1817. En: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. (eds) *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 1-48.
- de la Sancha, N., G. D' Elía, F. Netto, P. Perez & J. Salazar-Bravo. 2009. Discovery of *Juliomys* (Rodentia, Sigmodontinae) in Paraguay, a new genus of Sigmodontinae for the country's Atlantic Forest. *Mammalia* 73: 162-167.
- de la Sancha, N. 2014. Patterns of small mammal diversity in fragments of subtropical Interior Atlantic Forest in eastern Paraguay. *Mammalia* 78: 437-449.
- de la Sancha, N.U., C.L. Higgins, S.J. Presley & R.E. Strauss. 2014. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? *Diversity and Distributions* 20: 1058-1070.
- de la Sancha, NU., C. López-González, G. D'Elía, P. Myers, L. Valdez & M.L. Ortiz. 2017. An annotated checklist of the mammals of Paraguay. *Therya* 8: 241-260.
- D'Elía, G., U.F.J. Pardiñas, J.P. Jayat & J. Salazar-Bravo. 2008. Systematics of *Necomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy* 89: 778-790.
- Di-Nizo, C.B., C. Lima Neves, J.F. Vilela & M.J. Silva. 2014. New karyological data and cytotoxicological considerations on small mammals from Santa Virginia (Parque Estadual da Serra do Mar, Atlantic Forest, Brazil). *Comparative Cytogenetics* 8: 11-30.
- Espinosa, M.B & O.A. Reig. 1991. Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). III. Banding karyotypes of Argentinian *Oligoryzomys*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 306-317.
- Fabre, P.H., N.S. Upham, L.H. Emmons, F. Justy, Y.L.R. Leite, A.C. Loss, L.O. Orlando, M.K. Tilak, B.D. Patterson & E.J.P. Douzery. 2017. Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution*. 34: 613-633
- Fariñas Torres T, U.F.J. Pardiñas & M.A. Chemisquy. 2018. Los Mamíferos de La Rioja, ocho décadas después de Yepes. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*. 20: 123-135. Doi: 10.22179/REVMACN.20.555
- Ford, C.E. & J.L. Hamerton. 1956. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technology* 31: 247-251.
- Francés, J. & G.D. D'Elía. 2006. *Oligoryzomys delticola* es sinónimo de *O. nigripes* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 13: 123-131.
- Galliari, C.A. & F. Goin. 1993. Conservación de la Biodiversidad en la Argentina: el caso de los mamíferos. En: Goin F. & Goñi R. (eds.). *Elementos de Política Ambiental. La Plata: Honorable Cámara de Diputados de la provincia de Buenos Aires*. Pp. 367-400.
- García, S. 2018. La trayectoria del zoólogo José Yepes: colecciones, viajes y zoogeografía en las décadas de 1930 y 1940. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*. 20: 71-81. Doi: 10.22179/REVMACN.20.579
- Giraud, A., H. Povedano, M. Belgrano, E. Krauczuk, U. Pardiñas, A. Miquelarena, D. Ligier, D. Baldo & M. Castellino. 2003. Biodiversity Status of the Interior Atlantic Forest of Argentina. En: Galindo-Leal, C. & de Gusmao Camara, I. (ed.) "The Atlantic Forest of South America. Biodiversity Status, Threats, and Outlook", Island Press. Pp. 160-180.
- González-Ittig, R.E., J. Salazar-Bravo, R.M. Bárcquez & C.N. Gardenal. 2010 Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zoologica Scripta* 39: 511-526
- González-Ittig, R.E., N. Kandel, S. Levis, G. Calderón, J. Salazar-Bravo & C.N. Gardenal. 2014. Molecular systematics of the South American rodent *Calomys laucha* (Cricetidae: Sigmodontinae), a reservoir of the Laguna Negra hantavirus. *Canadian Journal of Zoology* 92: 1093-1098.
- Goodin, D.G, R. Paige, R.D. Owen, K. Ghimire, D.E. Koch, Y.K. Chu & C.B. Jonsson. 2009. Microhabitat characteristics of *Akodon montensis*, a reservoir for hantavirus, and hantaviral seroprevalence in an Atlantic forest site in eastern Paraguay. *Journal of Vector Ecology* 34: 104-113.
- Hoffmann, F.G., E.P.Lessa & M. F. Smith. 2002. Systematics of *Oxymycterus* with the description of a new species from Uruguay. *Journal of*

- Mammalogy* 83:408-420.
- Jayat, J.P.; P.E. Ortiz; G. D'Elía, P. Teta & F.R. González. 2018. Nuevos registros de distribución geográfica para diez especies de sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) del noroeste argentino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*. 20: 165-177. Doi: 10.22179/REVMACN.20.571
- Jung, D.M.H. & A.U. Christoff. 2003. Caracterização morfológica e ocorrência de *B. iheringi* no Rio Grande do Sul. *Revista de Iniciação Científica da ULBRA* 2: 35-44.
- Kasahara, S. & Y. Yonenaga-Yassuda. 1982. Chromosomal variability in *Akodon* sp. (Rodentia, Cricetidae). *Cytologia* 47: 317-324.
- Levan, A., K. Fredga & A.A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- Liascovich, R.C. & O.A. Reig. 1989. Low Chromosomal number in *Akodon cursor montensis* Thomas, and karyologic confirmation of *Akodon serrensis* Thomas in Misiones, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70: 391-395.
- Libardi, G.S. & A. Percequillo. 2016. Variation of craniodental traits in russet rats *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from Eastern Atlantic Forest. *Zoologischer Anzeiger* 262: 57-74.
- Maestri, R., B.D. Patterson. 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PLoS one* 11: e0151895. PMID:26999278.
- Malleret, M.M., C.A. Labaroni, G.V. García, J.M. Ferro, D.A. Martí & C. Lanzone. 2016. Chromosomal variation in Argentine populations of *Akodon montensis* Thomas, 1913 (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Comparative Cytogenetics* 10: 129-140.
- Mares, M.A. & J.K. Braun. 2000. Three new species of *Brucepattersonius* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones Province, Argentina. *Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* 9: 1-13.
- Massoia, E. 1962. Dos especies de cricétidos nuevas para la Argentina. *Physis* 23: 27-34.
- Massoia, E. 1963a. Sobre la posición sistemática y distribución geográfica de *Akodon (Thaptomys) nigrita* (Rodentia-Cricetidae). *Physis* 24: 73-80.
- Massoia, E. 1963b. *Oxymycterus iheringi* (Rodentia - Cricetidae) nueva especie para la Argentina. *Physis* 24: 129-136.
- Massoia, E., O. Vaccaro, C. Galliari & S. Ambrosini. 1987. La mastofauna del río Uruguay-í, provincia de Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología* 161: 1-41.
- Massoia, E. 1993. Los roedores misioneros -1- Lista sistemática comentada y geonemia provincial conocida. *APRONA Boletín Científico* 25: 40-51.
- Massoia, E., J.C. Chebez & A. Bosso. 2006. *Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones Argentina* Edic. de los autores, Bs. As. 512 pp.
- Mittermeier, R.A., G.P. Robles, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C.G. Mittermeier, J. Lamoreux & G.A.B. da Fonseca. 2004. Hotspots Revisited. Mexico: CEMEX.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Ojeda, R.A., V. Chillo & G. B. Diaz Isenrath (Eds.). 2012. *Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina*. Mendoza: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, 106 pp.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, J.F. Lamoreux, T.H. Ricketts, I. Itoua, W.W. Wettengel, Y. Kura & H. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.
- Osgood, W.H. 1933. Two new rodents from Argentina. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 20: 11-14.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity & Conservation* 13: 2567-2586.
- Pardini, R. & F. Umetsu. 2006. Pequeños mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica* v6 (n2) <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00606022006>.
- Pardiñas, U.F.J., D'Elía & S. Cirignoli. 2003. The genus *Akodon* in Misiones, Argentina. *Mammalian Biology* 68: 129-143.
- Pardiñas, U.F.J., G. D'Elía, S. Cirignoli & P. Suárez. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy* 86: 462-474.
- Pardiñas, U.F.J. & P. Teta. 2006. *Roedores sigmodontinos de la provincia de Misiones: estado actual de su conocimiento nomenclatorial y taxonómico*. En: Massoia, E., J.C. Chebez & A. Bosso, *Los mamíferos silvestres de la provincia de Misiones*. Edición de los autores. Pp. 483-490.
- Pardiñas U.F.J., P. Teta, G. D'Elía & C. Galliari. 2008. Rediscovery of *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina: Emended diagnosis, geographic distribution, and insights on genetic structure. *Zootaxa* 1758: 29-44.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta & G. D'Elía. 2009a. Taxonomy and distribution of *Abrawayaomys* (Rodentia: Cricetidae), an Atlantic Forest endemic with the description of a new species. *Zootaxa* 2128: 39-60.
- Pardiñas, U.F.J., G. D'Elía, P. Teta, C. Cañon & C. Galliari. 2009b. Taxonomy of *Brucepattersonius* (Rodentia, Cricetidae) in the southernmost Atlantic Forest. 10th International Mammalogical Congress, Mendoza: 348.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta, M. Lareschi & C.A. Galliari. 2016. The second trapped specimen of *Abrawayaomys chebezi* (Rodentia, Sigmodontinae): new data about a poorly known sylvan rodent and its first record in Brazil. *Mammalia* 80: 341-348.

- Paresque, R., M.J. Silva, Y. Yonenaga-Yassuda & V. Fagundes. 2007. Karyological geographic variation of *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818 (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Genetics and Molecular Biology* 30: 43-53.
- Patton J.L., U.F.J. Pardiñas & G. D'Elía. 2015. *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Pereira, J., P. Teta, N. Fracassi, A. Johnson, P. Moreyra. 2005. Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de "*Akodon*" *serrensis* en la Argentina. *Mastozoología Neotropical* 12: 83-89.
- Percequillo, A.R., C.A. Carvalho Braga, M.V. Brandão, E.F. Abreu-Júnior, J. Gualda-Barros, G.M. Lessa, M. Silvério Pires & E. Hingst-Zaher. 2017. The genus *Abrawayaomys* Cunha and Cruz, 1979 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): geographic variation and species definition. *Journal of Mammalogy* 98: 438-455.
- Percequillo, A.R. 2015. Genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo, and Voss, 2006. En: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. (eds), *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 300-308.
- Placci, G. & M. Di Bitetti. 2006. Situación ambiental en la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Selva Paranaense). En A. Brown, U. Martínez-Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera (eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005* Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina. Pp. 197-210.
- Quintela, F.M., F. Bertuol, E.M. González, P. Cordeiro-Estrela, T.R.O. de Freitas & G.L. Gonçalves. 2017. A new species of *Deltamys* Thomas, 1917 (Rodentia: Cricetidae) endemic to the southern Brazilian Araucaria Forest and notes on the expanded phylogeographic scenario of *D. kempi*. *Zootaxa* 4294: 71-92.
- Ribeiro, M.C., J.P. Metzger, A.C. Martensen, F.J. Ponzoni & M.M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153
- Silva, M.J.J. & Y. Yonenaga-Yassuda. 2004. **B chromosomes** in Brazilian rodents. *Cytogenetic and Genome Research* 106: 257-263.
- Silva Gomez, J. A. 2008. *Sistemática molecular de Thaptomys (Rodentia, Cricetidae)*. Tesis de Maestría, Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Brasil.
- Teta, P., A.M. Abba, G.H. Cassini, D.A. Flores, C.A. Galliari, S.O. Lucero & M. Ramírez. En prensa. Lista revisada de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical*.
- Valdez, L. & G. D'Elía. 2013. Differentiation in the Atlantic Forest: phylogeography of *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae) and the Carnaval-Moritz model of Pleistocene refugia. *Journal of Mammalogy* 94: 911-922.
- Ventura, K., M.J. de Jesus Silva, V. Fagundes, R. Pardini & Y. Yonenaga-Yassuda. 2004. An undescribed karyotype for *Thaptomys* (2n=50) and the mechanism of differentiation from *Thaptomys nigrita* (2n=52) evidenced by FISH and Ag-NORs. *Caryologia* 57: 89-97.
- Ventura, K., Y. Sato-Kuwabara, V. Fagundes, L. Geise, Y.L.R. Leite, L.P. Costa, M.J.J. Silva, Y. Yonenaga-Yassuda & M.T. Rodrigues. 2012. Phylogeographic structure and karyotypic diversity of the Brazilian shrew mouse (*Blarinomys breviceps*, Sigmodontinae) in the Atlantic Forest. *Cytogenetic and Genome Research* 138: 19-30.
- Vilela, J.F., P.R. Gonçalves & J.A. de Oliveira. 2015. Genus *Bucepattersonius* Hershkovitz, 1998. En: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Elía, G. (eds), *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 211-219.
- Yepes, J. 1935. Epítome de la sistemática de los roedores argentinos. *Revista del Instituto de Bacteriología, Departamento de Higiene*, 7: 213-268, Láminas I-XV, Buenos Aires.
- Yonenaga-Yassuda, Y., M.F.L. Assis & S. Kasahara. 1992. Variability of the nucleolus organizes regions and the presence of the rDNA genes in the super-numerary chromosome of *Akodon* aff. *arviculoides* (Cricetidae, Rodentia). *Caryologia* 45: 163-174.
- Yonenaga-Yassuda, Y., S. Kasahara, E.J.C. Almeida & A.L. Peracchi. 1975. Chromosomal banding patterns in *Akodon arviculoides* (2n=14), *Akodon* sp. (2n=24 and 25) and two male hybrids with 19 chromosomes. *Cytogenetics and Cell Genetics* 15: 388-399.

Doi: 10.22179/REVMACN.20.566

Recibido: 30-XI-2017

Aceptado: 6-V-2018