

Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina)

PABLO TETA, ANALÍA ANDRADE & ULYSES F. J. PARDIÑAS

Centro Nacional Patagónico, Casilla de Correo 128, 9120-Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
e-mail: anthea@yahoo.com.ar

(Received 29 January 2004; accepted 9 December 2004)



RESUMEN: Se estudian muestras de micromamíferos de seis yacimientos de la Patagonia norteña localizados en los distritos centrales y occidentales de la provincia fitogeográfica patagónica (Departamento de Pilcaniyeu, provincia de Río Negro). Los yacimientos son: Alero Arias (40° 02' 51" S, 70° 00' 40" W), Casa de Piedra de Ortega (40° 44' S, 70° 42' W), Cueva y Paredón Loncomán (40° 47' S, 70° 10' W), Cueva Sarita I, Cueva Sarita II and Cueva Sarita IV (Paraje Paso de los Molles, 40° 55' 40" S, 70° 43' W). Todas estas muestras proceden del Holoceno final de acuerdo con los fechados radiocarbónicos. La inferencia paleoambiental se basa en la comparación entre las muestras arqueológicas y otras modernas. Las muestras fechadas en 2,8 - 2,7 ka sugieren condiciones ambientales similares a las actualmente existentes en la zona con el desarrollo de una estepa arbustiva en el distrito central. Entre 2,7 - 2,0 ka, el registro de algunos micromamíferos pertenecientes a los bosques de *Nothofagus* y el distrito subandino (por ejemplo, *Chelemys macronyx* (Thos.)) evidencian un incremento de la humedad con temperaturas medias posiblemente inferiores a las actuales. Este pulso húmedo habría permitido la dispersión del *Holochilus*, un roedor sigmodontino anfíbio a lo largo del sistema fluvial Negro-Limay. Estas condiciones ambientales posiblemente estén correlacionadas con eventos de neoglaciación. Hacia el límite de 1,9 ka la expansión de las áreas abiertas y la estepa herbácea, con un incremento de las áreas rocosas expuestas, parecen inferirse de la abundancia de *Euneomys chinchilloides* (Waterh.) y *Reithrodon auritus* (Fisch.). Las muestras modernas evidencian un empobrecimiento de las asociaciones de micromamíferos con una dominancia de especies de sigmodontinos adaptadas a una estepa arbustiva sobreexplotada (por ejemplo, *Abrothrix olivaceus* (Waterh.), *Eligmodontia* sp.).

PALABRAS CLAVE: PROVINCIA DE RÍO NEGRO, MARMOSINI, SIGMODONTINAE, TAXONOMÍA, TAFONOMÍA, PALEOCLIMA

ABSTRACT: Micromammal samples from 6 archaeological sites from northern Patagonia, located in the Central and Occidental districts of the Patagónica Phytogeographic Province (Pilcaniyeu Department, Río Negro Province) have been studied. These are Alero Arias (40° 02' 51" S, 70° 00' 40" W), Casa de Piedra de Ortega (40° 44' S, 70° 42' W), Cueva y Paredón Loncomán (40° 47' S, 70° 10' W), Cueva Sarita I, Cueva Sarita II and Cueva Sarita IV (Paraje Paso de los Molles, 40° 55' 40" S, 70° 43' W). These samples are all Late Holocene according to several radiocarbon dates. Paleoenvironmental reconstruction is based on the comparison between archaeological and modern assemblages. The samples for 2.8-2.7 ky suggest environmental conditions similar to the present ones in the area, with the development of a Central District shrub steppe. Between 2.7-2.0 ky, the record of some micromammals belonging to *Nothofagus* forest and Subandean District [e.g., *Chelemys macronyx* (Thos.)] indicates an increase in the moisture with probably lower mean temperatures. This moisture pulse could have allowed the dispersion of the amphibious sigmodontine rodent *Holochilus* along the Negro-Limay fluvial system. These environmental conditions are probably correlated to Neoglaciation events. Towards the 1.9 ky boundary, an expansion of open areas and herbaceous steppe—with an increase of rocky areas—is suggested by the abundance of *Euneomys chinchilloides* (Waterh.) and *Reithrodon auritus* (Fisch.).

The modern samples show an impoverishment of the micromammalian assemblage, with dominance of sigmodontine species adapted to an overgrazed shrub steppe [e.g., *Abrothrix olivaceus* (Waterh.), *Eligmodontia* sp.].

KEY WORDS: RÍO NEGRO PROVINCE, MARMOSINI, SIGMODONTINAE, TAXONOMY, TAPHONOMY, PALEOCLIMATE

INTRODUCCION

Los roedores y otros micromamíferos son considerados buenos indicadores para realizar inferencias de condiciones paleoambientales. Los estudios realizados sobre este tópico en distintas regiones del mundo constituyen ejemplos elocuentes en cuanto a su potencial y limitaciones (por ejemplo, Andrews, 1990; Grayson, 1993; Fernández-Jalvo, 1996; Hadly, 1996; Avery, 2001). Para la Patagonia argentina se cuenta con algunos antecedentes tempranos relativos a esta temática en los trabajos de Pearson (1987) y de Pearson & Pearson (1982, 1993). Sin embargo, recién en los últimos años el conocimiento de las faunas de micromamíferos holocénicos y su significación ambiental han experimentado un mayor crecimiento (Crivelli-Montero *et al.*, 1996; Pardiñas, 1998, 1999a, 1999b, 2000; Pardiñas *et al.*, 2000; Rebane, 2002; Andrade & Teta, 2003).

En líneas generales, el estudio de los conjuntos de roedores y de pequeños marsupiales de los últimos 10 ka en regiones extra-andinas de la Patagonia no ha revelado cambios distribucionales sustanciales, antes bien, variaciones en las abundancias relativas (Pearson & Pearson, 1993; Pardiñas, 1999b). Esta situación contrasta notoriamente con las evidencias disponibles para latitudes medias de Argentina, donde en el mismo segmento temporal se han verificado variaciones significativas en la geonemia de numerosos taxones y extinciones locales y biológicas. Particularmente, el registro faunístico del Holoceno tardío en el sudeste de la provincia de Buenos Aires refleja un período altamente variable desde el punto de vista ambiental, con agregados de especies actualmente alopátricas (Pardiñas, 1999a, 1999b; Tonni *et al.*, 1999; Pardiñas & Tonni, 2000). En Patagonia, la información para los últimos 3 ka es todavía fragmentaria, limitada a poco más de una docena de yacimientos en un territorio cuya superficie alcanza los 750.000 Km² (Pardiñas, 1999b).

En este trabajo se evalúa la significación paleoambiental a escala regional de las muestras de micromamíferos de 6 sitios arqueológicos ubicados en estepas arbustivas extra-andinas del departamento de Pilcaniyeu (provincia de Río Negro). Las secuencias de estos yacimientos están acotadas radiocarbónicamente al Holoceno tardío y permiten obtener una visión, aunque parcial dada la calidad del registro, de la evolución climático-ambiental del área durante los últimos 3 ka.

SITIOS ARQUEOLOGICOS ESTUDIADOS

ALERO ARIAS: pequeño alero ubicado sobre la margen derecha del río Limay, en cercanías de la localidad de Piedra del Aguila (40° 02' 51" S y 70° 00' 40" O). Los materiales estudiados provienen de dos sondeos efectuados por Borrero *et al.* (1996). La pila sedimentaria homogénea determinó la excavación mediante artificiales de 10 centímetros de espesor. La secuencia abarca parte del Holoceno tardío, con un fechado hacia los niveles basales de 3230 ± 60 años ¹⁴C AP (Beta-41621) y uno cuspidal de 1370 ± 60 años ¹⁴C AP (Beta-47400). Los roedores, si bien poco numerosos, proceden de todos los niveles.

CASA DE PIEDRA DE ORTEGA: yacimiento multicomponente bajo roca ubicado en el paraje Corralito, sobre la margen izquierda del arroyo Pichileufu (40° 44' S y 70° 42' O). Fue excavado por Crivelli Montero y colaboradores (véase Fernández, 2001). La secuencia arqueológica abarca todo el Holoceno tardío. El material aquí estudiado procede a los niveles basales (estratos i, h, g). La datación de carbones del estrato i ha brindado una edad de 2840 ± 80 años ¹⁴C AP (LP-146), mientras que para el estrato h, la misma es de 2710 ± 100 años ¹⁴C AP (AC 951) (Fernández, 2001).

CUEVA Y PAREDÓN LONCOMÁN: pequeño recinto bajo roca ubicado en el paraje Canteras Comallo, 25 Km al norte de la localidad de Comallo (40° 47' S y 70° 10' O, 900 m snm). El sitio fue excavado y estudiado por M. T. Boschín y colaboradores. Se ha establecido una estratigrafía que comporta 6 ocupaciones repartidas en tres niveles. En el nivel inferior fueron identificadas dos ocupaciones (NI 1 y NI 2, correspondientes con los decapados 30-35 y 22-29, respectivamente); el nivel medio (NM) correspondió a una única ocupación (decapados 16-21) y en el nivel superior fueron establecidas tres ocupaciones (NS 1, NS 2 y NS 3, correspondientes con los decapados 11-15, 6-10 y 1-5, respectivamente). Un fechado realizado sobre restos de carbón vegetal de una estructura de combustión ubicada en la base de NI 1 brindó una edad de 1960 ± 30 ¹⁴C AP (LATYR 1130).

CUEVA SARITA I: sitio multicomponente emplazado en el paraje Paso de los Molles (40° 55' 40" S 70° 43' O, 900 m snm). Esta cueva y las Sarita II y IV (véase más adelante) se ubican sobre una barda rocosa que corre casi paralela al arroyo Car-

hué, a 70 m de cota sobre el nivel del mismo y en las cercanías de su desembocadura en el arroyo Pichileufu. La excavación de este yacimiento, llevada a cabo por Boschín y colaboradores (1988, 2000), se realizó por medio de artificiales. Posteriormente, fueron reconocidos dos componentes. El componente inferior está acotado entre 2720 ± 120 ^{14}C AP (INGEIS AC 378) y 2180 ± 120 ^{14}C AP (INGEIS AC 377). El componente superior ha sido fechado en 1980 ± 105 ^{14}C AP AP (INGEIS AC 376). Los restos faunísticos recuperados durante las excavaciones fueron estudiados por Massoia (1982) y por Massoia y colaboradores (informes no publicados).

CUEVA SARITA II: se encuentra a 100 m de la Cueva Sarita I. Se han reconocido dos componentes. El componente superior posee un fechado basal de 1010 ± 90 ^{14}C AP (INGEIS AC 1078) y uno cuspidal de 410 ± 100 ^{14}C AP (INGEIS AC 1077) (Boschín, 1991, 2000).

CUEVA SARITA IV: ubicado a 250 m de la Cueva Sarita I, la secuencia abarca parte del Holoceno tardío, registrándose una antigüedad máxima para la pila sedimentaria de 2300 ± 50 ^{14}C AP (LP-199). La información estratigráfica relacionada con los restos óseos es poco precisa. Por dataciones relativas, a partir del registro lítico y cerámico, se estima que la cueva habría sido utilizada hasta el siglo XVI (Boschín, 2000).

MARCO AMBIENTAL REGIONAL

El área abarcada por el presente trabajo corresponde al sector noroccidental de la Patagonia argentina extra-andina, incluyendo la mitad septentrional del departamento Pilcaniyeu, en la provincia de Río Negro (Figura 1). En esta región, los principales parámetros climáticos determinan un clima árido-semiárido de estepa patagónica. Los sitios estudiados se encuentran mayoritariamente ubicados entre las isotermas medias anuales de 8 °C y 10 °C (Paruelo *et al.*, 1998). Las precipitaciones fluctúan entre 200 y 400 mm anuales y se concentran en los meses más fríos, desde abril a septiembre (Paruelo *et al.*, 1998). Los vientos dominantes son del oeste. La disminución de los valores pluviométricos determina, de oeste a este, un gradiente de tipos de vegetación: estepa herbácea, estepa arbustivo-herbácea y estepa arbustiva a sub-arbustiva. Estas

comunidades se corresponden, en forma aproximada, con los Distritos Subandino, Occidental y Central de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (*sensu* León *et al.*, 1998). Los dos últimos distritos mencionados se interdigitan, por el noreste, con las formaciones florísticas de la Provincia Fitogeográfica del Monte. El límite entre estas dos grandes unidades se resuelve en un amplio ecotono (León *et al.*, 1998). En los valles y en las vertientes con agua permanente son frecuentes las vegas de ciperáceas y gramíneas (localmente conocidas como "mallines") y, en menor medida, pequeños cortaderales de *Cortaderia* spp. La exposición de bloques de toba es importante en la región, aunque sin superar el 30-40% de los componentes del paisaje.

Los sitios Cueva y Paredón Loncomán, Casa de Piedra de Ortega y las cuevas Sarita I, II y IV se ubican en áreas de ecotono entre las estepas arbustivo-herbáceas de *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. del Distrito Occidental y las estepas arbustivas de *Chuquiraga avellanadae* Lor. del Distrito Central. Alero Arias se emplaza, por otra parte, en un área de engranaje entre las estepas arbustivas de *C. avellanadae* del Distrito Central, las estepas arbustivas bajas-medias de *Prosopis denudans* Benth. y *Schinus polygamus* (Cav.) Cabr. del Ecotono Monte-Patagonia y las estepas arbustivas de *Larrea* spp. y *S. polygamus* del Monte Austral (Provincia Fitogeográfica del Monte, *sensu* León *et al.*, 1998).

CARACTERÍSTICAS TAFONÓMICAS DE LAS MUESTRAS

La tafonomía de los conjuntos de microvertebrados recuperados en contextos arqueológicos patagónicos presenta características particulares debido, principalmente, a la corta participación de los procesos diagenéticos. En muchos agregados existe, además, una muy baja proporción de modificaciones sobre las superficies óseas (e.g., marcas de corrosión). Esta situación ha determinado la implementación de procesos de análisis alternativos relacionados, fundamentalmente, con atributos emergentes de la estructura taxonómica de las muestras y la existencia de evidencias accesorias (Pardiñas, 1999b, 2000).

Las acumulaciones óseas de pequeños mamíferos del Alero Arias, de las cuevas Sarita I, II y IV, de Casa de Piedra de Ortega y del rango 1-5 de Cueva y Paredón Loncomán, se hallan amplia-

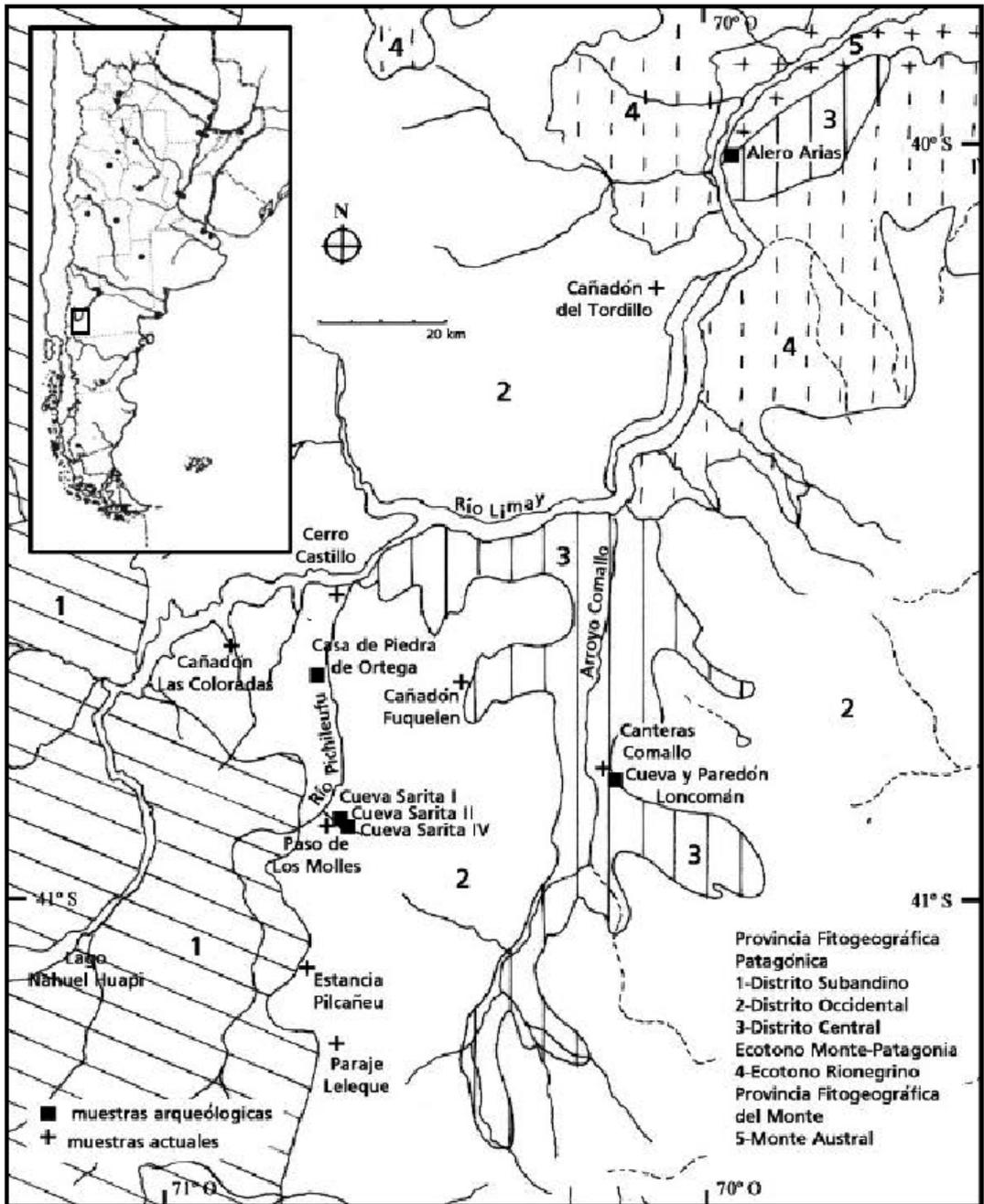


FIGURA 1

Mapa del área de estudio, norte de la Patagonia argentina, incluyendo la ubicación geográfica de las localidades discutidas en este trabajo sobreimpuestas al esquema fitogeográfico de León *et al.* (1998).

mente dominadas por roedores Octodontidae y Caviidae. Todos estos son taxones de tamaño grande, de actividad mayormente diurna y que viven en forma agrupada o colonial. En Chile Central, Simonetti & Cornejo (1991) han reconocido una relación significativa entre las especies aprovechadas por las sociedades aborígenes y el carácter gregario-colonial y las costumbres diurnas de las mismas. En el caso de los sitios Casa de Piedra de Ortega, Cueva Sarita IV y Cueva y Paredón Loncomán, la hipótesis de consumo antrópico se ve robustecida por la presencia de huesos de estos roedores con signos de termoalteración diferencial. Se verifica, en tal sentido, un patrón bien definido, con una mayor proporción de incidencia sobre las extremidades distales de huesos largos, en especial tibias y en los extremos de dentarios y premaxilares (véase una discusión más detallada en Pardiñas, 2000). La muestra de Casa de Piedra de Ortega presenta una elevada frecuencia de cráneos, hemimandíbulas y tibias, con una caída general en la representación de otros elementos esqueléticos (Pardiñas, 2000).

En contraste, las muestras de los rangos 30-35 al 16-21 de Cueva y Paredón Loncomán y algunas acumulaciones puntuales de los sitios Casa de Piedra de Ortega y de las Cuevas Sarita I, II y IV, tendrían su origen en la actividad depredadora de búhos y lechuzas. Los conjuntos generados por estos agentes presentan como rasgo distintivo una estructura taxonómica dominada por especies pequeñas (roedores sigmodontinos, marsupiales marmosinos), nocturnas y de hábitos crípticos-solitarios (Pardiñas, 2000). La depredación que ejercen *Bubo magellanicus* (Lesson) y *Tyto alba* (Scopoli), las dos estrigiformes más comunes en el área, sobre roedores grandes y de hábitos diurnos es, en líneas generales, reducida (Pardiñas, 1999b, 2000; Teta *et al.*, 2001). A estas evidencias puede sumarse, en el caso de Casa de Piedra de Ortega y Cueva y Paredón Loncomán, el hallazgo de egagrópilas conservadas en la pila sedimentaria (Pardiñas, 2000). La abundancia de partes esqueléticas para las muestras de Cueva y Paredón Loncomán presenta máximos en los elementos hemimandíbula, hemimaxilar, húmero, ulna y fémur. Se han registrado, además, marcas de digestión sobre el esmalte de incisivos y molares con una incidencia no mayor al 1%. Esta proporción, conjuntamente con un bajo grado de fragmentación, permite inferir que la deposición de la

muestra habría sido generada por una estrigiforme de acción destructiva moderada, posiblemente *T. alba*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron restos esqueléticos craneales y postcraneales recuperados durante las excavaciones arqueológicas de los yacimientos previamente mencionados. Los mismos fueron obtenidos mediante el tamizado de los sedimentos portadores. Las determinaciones taxonómicas fueron realizadas sobre la base de bibliografía y de colecciones de referencia. La información para la cueva Sarita II fue obtenida acriticamente de informes no publicados de Massoia y colaboradores. El criterio sistemático adoptado corresponde al discutido en Pardiñas *et al.* (2003).

Los materiales estudiados se encuentran depositados en las colecciones del Centro Nacional Patagónico, Programa de Estudios Prehistóricos y Museo de La Plata. Las asociaciones de micromamíferos vivientes del área fueron evaluados mediante el análisis de egagrópilas de aves rapaces, fundamentalmente *T. alba* y *B. magellanicus*, de diversas localidades norpatagónicas (Pardiñas *et al.*, 2003). Subsidiariamente, también se utilizó información proveniente de trampeos (Monjeau, 1989; Monjeau *et al.*, 1998; Pearson, 1995).

La reconstrucción paleoambiental fue realizada a partir de la presencia-ausencia y de las variaciones en la abundancia relativa (expresada en valores de MNI) de determinados taxones. Aún cuando la primera de estas dos metodologías ha sido criticada por su carácter asimétrico (las ausencias pueden ser el resultado de distintos factores; Simonetti, 1989), la recurrencia en la ausencia de un taxón permite, en una serie de muestras relacionadas espacial y/o temporalmente, su uso como indicador paleoambiental (Pardiñas, 1999b). Las abundancias relativas en las muestras actuales y fósiles fueron estandarizadas por el método de octavas (Gauch, 1982) y la matriz resultante empleada en un análisis de correspondencia (Shi, 1993). La diversidad específica fue calculada mediante el índice de Shannon y Weaver (H' ; véase Odum, 1982).

Abreviaturas utilizadas en el texto y las tablas: ka = 1000 años; MNI = número mínimo de individuos; NISP = número de especímenes identificados.

RESULTADOS

1. Asociaciones de micromamíferos vivientes

Las asociaciones de micromamíferos vivientes en el área (Tabla 1) muestran algunas variaciones en las abundancias relativas consistentes con el gradiente de precipitaciones nordeste-sudoeste.

Las muestras de egagrópilas analizadas indican la ausencia de especies propias de los bosques subantárticos o del ecotono bosque-estepa, como son *Chelemys macronyx* (Thos.), *Geoxus valdivianus* (Phil.) e *Irenomys tarsalis* (Phil.) (Pearson, 1995). Por su parte, *Euneomys chinchilloides* (Waterh.) y *Loxodontomys micropus* (Waterh.) aparecen más vinculados con aquellas localidades ubicadas hacia el contrafuerte andino (Distrito Subandino). En el caso del primero, su vinculación

con ambientes de pedregal bajo condiciones climáticas hostiles y de mínima cobertura vegetal ha sido señalada por Pearson (1987). En cambio, *L. micropus* presenta, en la estepa patagónica, una distribución insularizada y restringida a microambientes méxicos (Monjeau, 1989; Teta *et al.*, 2002). Elementos comunes y dominantes en todas las muestras son *Abrothrix olivaceus* (Waterh.), *Eligmodontia* sp. (posiblemente *E. morgani* J. Allen), *Phyllotis xanthopygus* (Waterh.) y *Reithrodon auritus* (Fisch.). Los dos últimos cambian sus frecuencias entre la estepa más nororiental (con dominancia de *P. xanthopygus*) hacia la más sudoccidental (con dominancia de *R. auritus*). Posiblemente, este cambio pueda vincularse con la afinidad que muestra *P. xanthopygus* por los afloramientos rocosos de mediana a gran extensión

	Cañadón del Tordillo	Cerro Castillo	Cañadón Las Coloradas	Cañadón Fuquelen	Canteras Comallo	Paso de Los Molles	Estancia Pilcañeu	Paraje Leleque
<i>Abrothrix longipilis</i>	1	1	-	6	-	1	5	5
<i>Abrothrix olivaceus</i>	93	6	1	15	-	36	45	34
<i>Akodon iniscatus</i>	37	7	5	-	-	4	-	-
<i>Akodon neocenus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calomys</i> sp.	1	-	6	-	-	-	-	-
<i>Ctenomys</i> sp.	4	38	9	29	-	15	40	3
<i>Eligmodontia</i> sp.	218	104	20	28	25	10	52	10
<i>Euneomys chinchilloides</i>	1	-	-	-	-	-	15	-
<i>Galea musteloides</i>	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Lestodelphys halli</i>	-	5	-	8	-	2	10	-
<i>Loxodontomys micropus</i>	-	2	-	-	-	-	4	-
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	11	5	4	2	-	-	-	-
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	80	29	9	7	2	1	2	-
<i>Reithrodon auritus</i>	57	58	11	26	-	20	103	13
<i>Thylamys</i> sp.	6	-	1	2	-	-	-	-
Total	510	256	66	117	27	89	276	65
Riqueza	12	11	9	9	2	8	9	5
Diversidad	0,704	0,718	0,831	0,771	0,114	0,683	0,718	0,559

TABLA 1

Micromamíferos (MNI) en muestras de egagrópilas actuales del área de estudio (ordenadas por latitud creciente).

con abundantes lugares para refugio (Kramer *et al.*, 1998). En cambio *R. auritus* es dominante en las estepas herbáceas no inundables, con cobertura vegetal moderada y bordes de mallines (Pearson, 1988). *Oligoryzomys longicaudatus* (Benn.) se presenta con exclusividad en aquellas muestras vinculadas a las estepas arbustivas más densas del río Limay, tanto en el ecotono Monte-Patagonia como en el ecotono Distrito Central-Occidental. En estos sectores también es más frecuente *Akodon iniscatus* Thos. Entre los roedores caviomorfos, *Ctenomys* sp. (un morfotipo similar a *C. haigi* Thos.) aparece representado con elevadas frecuencias en todas las muestras. La ausencia general de cávidos (*Galea musteloides* Meyen y *Microcavia australis* Geoffroy et d'Orbigny) responde claramente a un sesgo producto de la depredación netamente nocturna que realizan las aves estrigiformes. Una distribución diferencial de los marsupiales marmosinos parece vincular más estrechamente a *Thylamys* sp. con las estepas arbustivas de la cuenca del Limay.

2. Asociaciones de micromamíferos fósiles

Las abundancias relativas de micromamíferos (expresadas como valores de NISP o MNI) en las secuencias arqueológicas estudiadas se brindan en las Tablas 2-4. Caben los siguientes comentarios:

ALERO ARIAS (Tabla 2): los sigmodontinos están representados por *Eligmodontia* sp., *Phyllotis xanthopygus* y *Reithrodon auritus*, a los que se agrega el orizomino *Holochilus* cf. *H. brasiliensis*

(Desm.). Numerosos caviomorfos -*Ctenomys* sp. (incluyendo un morfotipo similar a *C. maulinus* Phil.), *Galea musteloides* y *Microcavia australis* completan el elenco de los roedores de este yacimiento. Si bien las muestras estudiadas son pequeñas y no permiten efectuar mayores inferencias ambientales, brindan información sobre la presencia de ciertos taxones. *Reithrodon auritus* y *Eligmodontia* sp., elementos frecuentes en las estepas de norpatagonia, presentan una distribución más o menos continua en los últimos 3 ka. *Phyllotis xanthopygus* se registra recién a partir del artificial 80-90, pero es probable que su rango sea similar al de las otras especies mencionadas. En conjunto, estos taxones sugieren ambientes xéricos y pedregosos como los actuales. No se registran elementos generalmente asociados a las formaciones florísticas del Monte [como *Akodon molinae* Contreras o *Graomys griseoflavus* (Waterh.)] sugiriendo una escasa movilidad hacia el oeste de sus componentes faunísticos durante el Holoceno tardío (Pardiñas, 1999b). Un registro peculiar es el de *Holochilus brasiliensis*, un sigmodontino de hábitos anfibios frecuente en áreas tropicales, subtropicales y templadas de América del Sur (Hershkovitz, 1955). Actualmente, la localidad más austral en la distribución de la especie es Sauce Grande, en el sur de la provincia de Buenos Aires (ca. 39° S, Massoia, 1976).

CASA DE PIEDRA DE ORTEGA (Tabla 3): las muestras de este sitio se hallan ampliamente dominadas por roedores caviomorfos (*Ctenomys* sp., G.

Cronología (en ka)	1,3						3,2					
	0-50	0-60	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110-120	120-130	130-140	140-150
<i>Ctenomys</i> sp.	-	5	1	8	4	11	10	2	4	8	1	4
<i>Eligmodontia</i> sp.	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Galea musteloides</i>	-	7	1	1	1	3	4	1	9	1	2	-
<i>Holochilus</i> cf. <i>H. brasiliensis</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Microcavia australis</i>	1	2	3	9	3	8	5	3	1	1	-	2
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	-	-	-	1	-	4	-	-	-	-	-	-
<i>Reithrodon auritus</i>	-	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-
Total	1	16	6	20	8	28	19	6	14	12	3	6
Riqueza	1	5	4	5	3	6	3	3	3	5	2	2

TABLA 2

Micromamíferos (NISP) en la secuencia arqueológica de Alero Arias (Río Negro; Holoceno tardío).

Sitio	Casa de Piedra de Ortega			Sarita I	Sarita IV	Sarita II	Sarita I	Sarita II
Cronología (en ka)	2,8-2,7			2,7-2,1	<2,3	2,0-1,0	1,9	1,0-0,4
Estratigrafía	estrato			componente inferior		componente inferior	componente superior	componente superior
	i	h	g					
<i>Abrothrix longipilis</i>	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Abrothrix olivaceus</i>	-	-	-	-	1	3	2	-
<i>Akodon iniscatus</i>	-	1	2	-	-	-	-	-
<i>Chelemys macronyx</i>	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>Ctenomys</i> sp.	38	53	11	20	51	5	41	8
<i>Eligmodontia</i> sp.	2	3	3	-	-	-	-	-
<i>Euneomys chinchilloides</i>	-	-	-	2	-	1	-	-
<i>Galea musteloides</i>	8	16	5	2	4	1	5	-
<i>Lagidium viscacia</i>	-	-	-	2	1	-	3	-
<i>Lestodelphys halli</i>	-	1	-	3	-	2	3	-
<i>Loxodontomys micropus</i>	-	-	-	2	-	-	1	-
<i>Microcavia australis</i>	16	45	17	31	29	4	62	5
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	-	1	1	-	2	-	4	-
<i>Reithrodon auritus</i>	2	4	3	7	6	4	19	6
Total	66	125	42	70	95	20	142	19
Riqueza	5	9	7	9	8	7	10	3
Diversidad	0,490	0,586	0,687	0,673	0,534	0,733	0,663	0,468

TABLA 3

Micromamíferos (MNI) en las secuencias arqueológicas de Casa de Piedra de Ortega, Cueva Sarita I, II y IV (Río Negro; Holoceno tardío).

musteloides, *M. australis*). Los sigmodontinos son poco abundantes y mayormente representados por *R. auritus* y por los filotinos *Eligmodontia* sp. y *P. xanthopygus*. Asimismo, se registra un akodontino (*Akodon* cf. *A. iniscatus*) y un orizomino (*O. longicaudatus*). En congruencia con el origen antrópico de las muestras, los valores de diversidad específica para la secuencia de Casa de Piedra de Ortega son bajos. Elementos como *Akodon* cf. *A. iniscatus* y *Eligmodontia* sp. sugieren que la comunidad de micromamíferos de la estepa ya estaba establecida hacia los 2,8 ka.

CUEVA Y PAREDÓN LONCOMÁN (Tabla 4): en este sitio, los roedores sigmodontinos, principalmente *R. auritus*, filotinos (*Eligmodontia* sp., *E. chinchilloides*, *L. micropus* y *Phyllotis xanthopygus*) y abrotiquinos (*A. longipilis* y *A. olivaceus*) se hallan bien representados a lo largo de toda la secuencia. Los roedores caviomorfo, por otra parte, aumentan progresivamente su participación en las muestras desde las ocupaciones inferiores hacia las superiores. Los valores de diversidad específica presentan un muy leve, pero sostenido aumento desde las ocupaciones inferiores hacia las superiores. En los decapados 30-35, las presencias de *E. chinchilloides* y *L. micropus* son consistentes con condiciones de mayor humedad y menores temperaturas que las actua-

les en el área. La proporción de *R. auritus* sugiere, asimismo, un mayor desarrollo de ambientes abiertos de estepa herbácea. En el rango 22-29 se observan frecuencias elevadas de *A. olivaceus* y *Eligmodontia* sp. La prevalencia de ambas especies puede vincularse, conjuntamente con la disminución acusada por otros taxones (e.g., *L. micropus*, *R. auritus*), con la expansión de una estepa arbustiva a sub-arbustiva bajo condiciones locales posiblemente algo menos húmedas que en el intervalo precedente. La proporción de *P. xanthopygus* se incrementa a partir de este rango, sugiriendo un paulatino aumento de las áreas de roca expuesta. Las muestras de los decapados 16-21 y 1-5 acusan un repunte de la humedad, pero tal vez bajo condiciones menos severas en cuanto a temperaturas medias y vientos. Se registra nuevamente *L. micropus* y *R. auritus* se hace dominante. Los agregados de los rangos 11-15 y 6-10 son por demás exiguos como para realizar inferencias paleoambientales. Las comunidades actuales se encuentran señaladas por una dominancia casi absoluta de *Eligmodontia* sp., y muestran una dramática caída de la riqueza y diversidad específicas. Una pequeña muestra de egagrópilas de *T. alba* proveniente del interior del sitio estaba conformada en un 92,5 % por esta última especie y en un 7,5 % por *P. xanthopygus* (véase Canteras Comallo en Tabla 1).

Cronología (en ka)	1,9		<1,0				<0,3					
	Nivel inferior 1 (30-35)		Nivel inferior 2 (22-29)		Nivel medio (21-16)		Nivel superior 1 (11-15)		Nivel superior 2 (6-10)		Nivel superior 3 (1-5)	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Abrothrix longipilis</i>	-	-	1	1	-	-	-	-	1	1	-	-
<i>Abrothrix olivaceus</i>	7	3	7	7	2	2	-	-	-	-	1	1
<i>Ctenomys</i> sp.	16	7	38	14	6	4	3	4	-	-	36	12
<i>Eligmodontia</i> sp.	16	8	28	13	2	2	1	1	-	-	5	3
<i>Euneomys chinchilloides</i>	3	2	11	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galea musteloides</i>	2	1	-	-	2	1	-	-	-	-	5	2
<i>Lagidium viscacia</i>	3	1	1	1	1	1	-	-	3	1	20	2
<i>Lestodelphys halli</i>	4	2	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
<i>Loxodontomys micropus</i>	1	1	-	-	1	1	1	1	-	-	1	1
<i>Microcavia australis</i>	3	1	3	1	12	7	6	2	4	2	14	7
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	1	1	14	7	6	4	1	1	-	-	7	4
<i>Reithrodon auritus</i>	40	10	43	9	15	7	1	1	1	1	15	7
Total	95	37	146	56	47	29	13	10	10	6	104	39
Riqueza	11		9		9		6		5		9	
Diversidad	0,803		0,812		0,847		-		-		0,826	

TABLA 4

Micromamíferos en la secuencia arqueológica de Cueva y Paredón Loncomán (Río Negro; Holoceno tardío).

CUEVAS SARITA I, II Y IV (Tabla 3): estas muestras se hallan ampliamente dominadas por roedores caviomorfos (*Ctenomys* sp., *Microcavia australis*). Los componentes inferiores de las cuevas Sarita I y II son portadores de restos de taxones actualmente frecuentes en el ecotono bosque-estepa, con un mayor régimen de precipitaciones, bajo condiciones climáticas más severas en cuanto a temperaturas medias e intensidad de vientos. Estos son *Chelomys macronyx*, *E. chinchilloides* (citado por Massoia [1982] como *E. mordax*) y *L. micropus*. La ausencia de *Eligmodontia* sp. y *Akodon* cf. *A. iniscatus* y la dominancia de *Reithrodon auritus* robustece la inferencia ambiental. La muestra del componente superior de Cueva Sarita I sugiere cierta continuidad de las condiciones verificadas en el intervalo precedente. Aún así, la desaparición de *C. macronyx* podría ser el reflejo de una disponibilidad hídrica levemente disminuida. Entre los sigmodontinos se mantiene la predominancia de *R. auritus*, indicando una proporción importante de ambientes abiertos de estepa herbácea. Los agregados del componente superior de Cueva Sarita II resultan, en virtud de lo exiguo de las muestras,

muy poco informativos. Por otra parte, la muestra de Cueva Sarita IV es diversa y congruente con los hallazgos realizados en las cuevas Sarita I y II. Entre los registros más significativos se verifica, nuevamente, la presencia de *C. macronyx*. Una muestra de egagrópilas actuales de *Tyto alba* recolectada en Paso de los Molles (Tabla 1), aparece codominada por *A. olivaceus* y *R. auritus*. Con frecuencias moderadas se presentan, además, *Eligmodontia* sp. y *Akodon* cf. *A. iniscatus*. Aún cuando no debe desestimarse la influencia de sesgos vinculados con los procesos de agregación de las muestras, la presencia de estas dos últimas especies, ausentes en los conjuntos arqueológicos, puede vincularse con el mayor desarrollo, hacia la actualidad, de ambientes de estepa arbustiva a sub-arbustiva.

El análisis de ordenamiento efectuado (Figura 2) permite visualizar la distribución conjunta de las muestras estudiadas y las especies de micromamíferos. Con un suave efecto arco, las muestras se disponen en un gradiente ambiental nordeste-sudoeste de temperatura y precipitación, que va desde el Ecotono Rionegrino hasta el Distrito Subandino de la Provincia Fitogeográfica

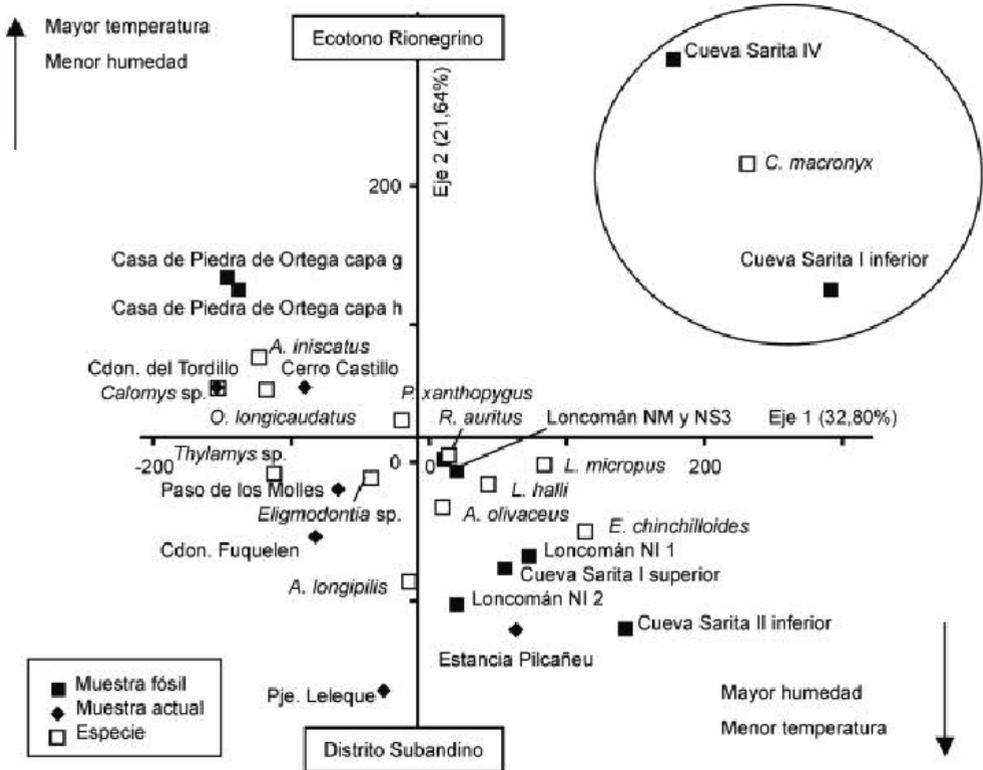


FIGURA 2

Resultados del análisis de correspondencias (ejes 1 y 2) de las muestras de micromamíferos actuales y fósiles.

Patagónica. El orden geográfico, tanto de las muestras actuales como fósiles, es bien claro. Los estratos basales de Casa de Piedra de Ortega se vinculan con las muestras actuales del norte del área de estudio, mientras que lo opuesto hacen las de Cueva y Paredón Loncomán y algunos de los componentes de las cuevas Sarita. La posición ocupada por las muestras de Cueva Sarita I (componente inferior) y Cueva Sarita IV revela una situación ambiental sin análogo moderno.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El análisis tafonómico de las muestras sugiere una importante participación antrópica en la génesis de los conjuntos y, en menor medida, de búhos y lechuzas (Pardiñas, 1999b, 2000). Estos resultados suponen un sesgo importante si se tiene en cuenta que, como parámetro de comparación, fueron utilizadas muestras de eagrópi-

las actuales y datos de trampeos. Aún así, el análisis por presencia-ausencia y abundancias relativas ha revelado indicios significativos para la reconstrucción paleoambiental (Cuadro 1).

El segmento 2,8-2,7 ka se encuentra representado en los niveles basales de Casa de Piedra de Ortega. Las presencias de *Akodon iniscatus*, *Eligmodontia* sp., *Phyllotis xanthopygus* y *Reithrodon auritus* sugieren que la comunidad de micromamíferos de la estepa central, bajo condiciones áridas a semi-áridas, ya estaba establecida hacia comienzos del Holoceno tardío. El segmento 2,7-2,0 ka es uno de los mejor representados en las muestras estudiadas. En este lapso, en el paraje Paso de los Molles (cuevas Sarita I, II y IV, componentes inferiores) se registran especies propias del bosque de *Nothofagus* o del ecotono bosque-estepa (*Chelomys macronyx*, *Loxodontomys micropus*). Actualmente, estos sigmodontinos mantienen una distribución insularizada y restringida a refugios méxicos en la estepa patagónica (Monjeau, 1989)

Ka AP	EVIDENCIAS SITIOS ESTUDIADOS	SIGNIFICACIÓN AMBIENTAL LOCAL	OTROS REGISTROS ^a	EVENTOS GLOBALES ^b
0,1-0,3	Disminución en la diversidad de sigmodontinos	Impacto antrópico (especialmente últimos 0,1 ka)	Cambios en las estructuras taxonómicas de los embalses de micromamíferos; extinciones locales	Elevada variabilidad climática
0,4-0,7				Pequeña Edad del Hielo
0,8-1,0				Óptimo climático Medieval
0,9-1,7	Aumento indicadores de estepa arbustiva (<i>A. olivaceus</i> , <i>Eligmodontia</i>)	Expansión de la estepa arbustiva	Expansión de la estepa arbustiva en el nordeste de Santa Cruz y sudoeste de Chubut; clima frío con tendencia a la aridez	Frío y seco
1,8-1,9	Aumento de indicadores de pedregal y estepa herbácea (<i>Euneomys</i> , <i>Reithrodon</i>)	Aumento de espacios abiertos, condiciones hostiles		
2,0-2,7	Indicadores del ecotono bosque-estepa (<i>Chelemys</i> , <i>Loxodontomys</i>) presentes por fuera de su área de distribución actual	Incremento en la humedad, descenso en temperaturas, expansión de la estepa herbácea	Expansión del bosque en norte Santa Cruz, aumento del nivel del Lago Cardiel, mayores precipitaciones (ingreso de humedad del este por corrimiento hacia el sur de los <i>westerlies</i> ?)	Frío y húmedo (avances Neoglaciales)
2,8-2,9	Especies de la estepa Occidental ya instaladas	Condiciones similares a las actuales	Bajos niveles del Lago Cardiel, expansión de estepa arbustiva	Cálido y seco

^a Combinando la información de roedores, polen y variaciones lacustres para los sitios Cueva Trafal I, Cueva Epullán Grande, Alero del Canadá de las Manos Pintadas, Cerro Casa de Piedra 5, Alero Cárdenas y Lago Cardiel (Stine & Stine, 1990; Mancini & Trivi de Mandri, 1992; Pearson &, 1993; Pardiñas, 1998, 1999b; Mancini *et al.*, 2002).

^b Compilado de varias fuentes (e.g., Clapperton, 1993; Markgraf *et al.*, 2000).

CUADRO 1

Síntesis de la significación paleoambiental de las muestras estudiadas de micromamíferos del área de Pilcaniyeu (Río Negro; Holoceno tardío) y su correlación tentativa con eventos regionales y globales.

que puede vincularse con relictos, reflejo de episodios de expansión-retracción en función de pulsos climáticos (Teta *et al.*, 2002; Pardiñas *et al.*, 2003). Estos elementos implican condiciones ambientales más húmedas y, posiblemente, más frías que las actuales. En un contexto de mayor humedad puede enmarcarse la presencia de *Holochilus* cf. *H. brasiliensis* en la secuencia de Alero Arias. Pardiñas (1999b) ha sugerido que la distribución austral de este sigmodontino podría hallarse limitada por un factor de temperaturas en relación con el tamaño corporal y la vida en íntima relación con los cuerpos de agua. De hecho, la Patagonia se caracteriza por la ausencia de muroideos anfibios, comunes en regiones tropicales y subtropicales-templadas. En este sentido, es probable que *Holochilus*, al igual que *Myocastor coypus* (Mol.), haya experimentado eventos de dispersión –aprovechando los corre-

dores fluviales que representan algunos de los grandes ríos patagónicos– durante los pulsos climáticos del Pleistoceno-Holoceno (Pardiñas, 1999b).

Hacia los 1,9 ka se registran, en Cueva Sarita I y en Cueva y Paredón Loncomán, frecuencias elevadas de *R. auritus*, indicando un mayor desarrollo de ambientes abiertos dominados por componentes herbáceos. Del mismo modo, el incremento de *Euneomys chinchilloides* y de *P. xanthopygus* (este último más tardíamente) posiblemente señala una ampliación en las áreas de roca expuesta y pedregal, consistente con los ambientes propicios para estos roedores. *E. chinchilloides* presenta actualmente un aumento de frecuencias, con un gradiente norte-sur en Patagonia, siendo dominante en áreas bajo condiciones climáticas hostiles o altamente variables (Pardiñas, 1998, 1999b).

La secuencia de Cueva y Paredón Loncomán permite una aproximación preliminar a la historia ambiental de los últimos 1,8 ka. En el rango 22-29, la estructura taxonómica es consistente con la expansión de una estepa arbustiva a sub-arbustiva (con incrementos de *A. olivaceus* y *Eligmodontia* sp.). Aunque poco elocuentes, las muestras en torno a 1 ka (rango 16-21) acusan un repunte de la humedad, pero, habida cuenta de la ausencia de *Euneomys chinchilloides*, tal vez bajo condiciones menos severas en cuanto a temperaturas medias e intensidad de los vientos. En el rango 1-5, previo al impacto antrópico más severo (i.e., los últimos 100 años), las faunas de roedores sigmodontinos se hallaban dominadas por *Reithrodon auritus*, *Phyllotis xanthopygus* y *Eligmodontia* sp., con porcentajes menores de *Loxodontomys micropus* y *Abrothrix olivaceus*.

Las comunidades actuales de micromamíferos en el área de Pilcaniyeu se hallan ampliamente dominadas por *Eligmodontia* sp., *Abrothrix olivaceus* y *Reithrodon auritus* y, en la mayoría de los casos, acusan una diversidad específica menor (<0,8) que la observada en el registro arqueológico de los últimos 1,9 ka (cf. Tabla 1 y Tabla 4). Esta situación puede relacionarse con la marcada degradación antrópica que presentan los ecosistemas patagónicos (del Valle *et al.*, 1998 y las referencias allí citadas) y, tal vez, también con una leve caída en las precipitaciones y un mayor impacto de la acción aridizante de los *westerlies* (Pardiñas, 1999b). La generalización de prácticas ganaderas extensivas y el consecuente sobrepastoreo se han traducido, en amplias áreas de la Patagonia, en una progresiva arbustización y en una disminución importante de la cobertura herbácea y aumento del suelo desnudo (León & Aguiar, 1985; Ares *et al.*, 1990; Perelman *et al.*, 1997; Bertiller & Bisigato, 1998). Estas nuevas condiciones han propiciado el incremento en la frecuencia de algunos taxones (e.g., *Abrothrix olivaceus*, *Eligmodontia* sp.; véase Monjeau, 1989). Por otra parte, la instalación de chacras y cultivos en los valles fluviales –y la remoción de la vegetación nativa– ha favorecido la expansión y el aumento de densidad de micromamíferos oportunistas (e.g. *Calomys* sp.; Pardiñas *et al.*, 2000).

El registro de pequeños mamíferos y la significación paleoambiental inferida para los últimos 3 ka en el área de Pilcaniyeu es consistente con la información previa, sobre la base de roedores y diversos datos proxy, para otras regiones del oeste patagónico (Cuadro 1). Tanto los análisis polínicos

como faunísticos señalan una expansión del bosque hacia el este en la región norte de Santa Cruz durante el segmento 2,7-2 ka (Pardiñas, 1998; Mancini *et al.*, 2002). Esta expansión puede vincularse con el impacto de los avances neoglaciales (Mercer, 1976) y con un aumento de la humedad durante estos episodios (Rabassa & Claperton, 1990). Stine & Stine (1990) señalan un incremento en el nivel del Lago Cardiel, una cuenca lacustre de estepa, para este momento. Hacia 2,2 ka se verifica la implantación de una estepa herbácea-arbustiva en el área de Cueva Epullán Chica (centro-sur del Neuquén; Prieto & Stutz, 1996), situación que sugiere condiciones de humedad mayores que las actuales en la cuenca del río Limay. Inmediatamente después de estas reactivaciones glaciares, hacia los 1,9 ka, se habrían impuesto condiciones más secas, generando un aumento de las áreas abiertas. En el lapso 2-1 ka se registra un intervalo frío con incremento de la estepa arbustiva en el centro-norte de Santa Cruz (Mancini & Trivi de Mandri, 1992). Las reconstrucciones paleoclimáticas obtenidas a partir del estudio del espesor de los anillos de árboles andino-patagónicos sugieren que los últimos mil años han sido altamente variables (Villalba, 1990, 1994, 1995).

El deterioro en las comunidades de micromamíferos asociado al impacto antrópico se detecta en diversos sectores de Patagonia. Pearson (1987) y Pearson & Pearson (1993) señalan una dramática disminución en la abundancia de *E. chinchilloides* en la secuencia arqueológica de Cueva Trafal I. Una situación similar se verifica en el registro de Cueva Epullán Grande (Crivelli-Montero *et al.*, 1996, Pardiñas, 1999b) y, muy recientemente, un registro en cercanías de Bariloche ha brindado los mismos resultados (Rebane, 2002). Del mismo modo, en la localidad de Lle Cul, en el valle del río Chubut, se observa una dominancia extrema de *Calomys* sp., que puede asociarse a las profundas modificaciones que ha generado, en los últimos cien años, el desarrollo de ambientes agrícolas (Pardiñas, 1999a; Pardiñas *et al.*, 2000).

En el departamento Pilcaniyeu se han identificado más de medio centenar de sitios arqueológicos (Boschín, 2000 y las referencias allí citadas). Las primeras evidencias de presencia humana para el área se registran hacia 2,8-2,7 ka (Boschín, 2000; Fernández, 2001). A partir de 2 ka se observa una mayor recurrencia en la utilización de algunos sitios (Fernández, 2001) y la incorporación de nuevos espacios a los circuitos de movilidad (Boschín, 2000). La intensidad de las ocupaciones y el

registro material y artístico para el segmento 1-0,5 ka sugieren un aumento importante de la densidad poblacional y una complejización de la ideología y las relaciones sociales.

(Boschín, 2000). Algunos autores (e.g., Fernández, 2001) han asumido, principalmente sobre la base de indicadores polínicos, una relativa estabilidad ambiental para el Holoceno tardío, que contrasta con la evidencia aquí presentada. La valoración del registro arqueológico a la luz de esquemas paleoambientales más detallados redundará seguramente en una visión más integrada del paisaje y de los condicionantes en la adaptación y distribución de las sociedades humanas.

AGRADECIMIENTOS

Esta contribución ha sido posible gracias a la buena predisposición de los arqueólogos A. C. Sanguinetti de Bórmida, L. A. Borrero, M. T. Boschín y E. A. Crivelli-Montero y sus grupos de trabajo, que colectaron las muestras y las cedieron libremente para su estudio, proveyendo asimismo de abundante y en varios casos inédita información contextual. R. Ledesma y L. Videla recolectaron las muestras de egagrópilas de Paso de Los Molles y Paraje Leleque. L. Carignano, A. Cordeiro, C. Panti, A. Pérez y S. Rosenfeld participaron en el procesamiento de las muestras. Este trabajo fue parcialmente solventado con fondos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Algunos aspectos fueron elaborados durante la concreción de la tesis doctoral de uno de los autores (UFJP), bajo la dirección de E. P. Tonni y O. P. Pearson. A las personas e instituciones mencionadas, el reconocimiento de los autores, únicos responsables de potenciales errores u omisiones.

REFERENCIAS

- ANDRADE, A. & 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, Preservation, and accumulation of small mammal bones in caves with analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press, Chicago.
- ARES, J.; BEESKOW, A. M.; BERTILLER, M. B.; ROSTAGNO, C. M.; IRISARRI, M. P.; ANCHORENA, J.; DEFOSSÉ, G. E. & MERONI, C. A. 1990: Structural and dynamic characteristics of overgrazed land of Northern Patagonia, Argentina. In: Bremeyer, A. (ed.): *Managed Grasslands: Regional studies*: 149-175. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- AVERY, M. D. 2001: The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution* 41: 113-132.
- BERTILLER, M. B. & BISIGATO, A. 1998: Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. In: Oosterheld, M.; Aguiar, M. R. & Paruelo, J. M. (eds.): *Ecosistemas patagónicos*. *Ecología Austral* 8: 191-199.
- BORRERO, L. A.; CAMPAN, P.; MARTIN, F. & BORELLA, F. 1996: La margen derecha del río Limay entre el Cañadón del potro y el Cañadón Mencue. Informe preliminar. *Praehistoria* 2: 173-184.
- BOSCHÍN, M. T. 1988: Arqueología del "Área Pilcaniyeu". Sudoeste de Río Negro, Argentina. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología* 11: 99-119.
- BOSCHÍN, M. T. 1991: Resultados obtenidos en la excavación de la Cueva Sarita II "Área Pilcaniyeu", sudoeste de Río Negro. En: Boschín, M.T. (ed.): *Arqueología y Etnohistoria de la Patagonia Septentrional*: 49-67. Cuadernos de investigación. IEHS, Tandil.
- BOSCHÍN, M. T. 2000: Sociedades cazadoras del Área Pilcaniyeu, sudoeste de Río Negro: Elementos para un análisis territorial. *Mundo Ameghiniano* 14: 1-92.
- CLAPPERTON, C. M. 1993: *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. Elsevier, Amsterdam.
- CRIVELLI-MONTERO, E. A.; PARDIÑAS, U. F. J.; FERNÁNDEZ, M. M.; BOGAZZI, M.; CHAUVIN, A.; FERNÁNDEZ, V. M. & LEZCANO, M. J. 1996: La Cueva Epullán Grande (Provincia del Neuquén, Argentina) Informe de avance. *Praehistoria* 2: 185-240.
- DEL VALLE, H. F.; ELISSALDE, N. O.; GAGLIARDINI, D. A. & MILOVICH, J. 1998: Status of desertification in the Patagonian Region: assessments and mapping from satellite imagery. *Arid soil Research and Rehabilitation* 12: 95-122.
- FERNÁNDEZ, M. 2001: La Casa de Piedra de Ortega (Provincia de Río Negro). I. La estratigrafía. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 26: 261-284.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1996: Small mammal taphonomy and the Middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International* 33: 21-34.
- GAUCH, H. G. 1982: *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- GRAYSON, D. K. 1993: *The desert's past. A natural prehistory of the Great Basin*. Smithsonian Institution Press, Washington.

- HADLY, E. A. 1996: Influence of Late-Holocene climate on Northern Rocky mountain mammals. *Quaternary Research* 46: 298-310.
- HERSHKOVITZ, P. 1955: South American marsh rats genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. *Fieldiana, Zoology* 37: 639-673.
- KRAMER, K. M.; MONJEAU, J. A.; BIRNEY, E. C. & SIKES, R. S. 1999: *Phyllotis xanthopygus*. *Mammalian Species, American Society of Mammalogists* 617: 1-7.
- LEÓN, R. J. C. & AGUIAR, M. R. 1985: El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología* 13: 181-196.
- LEÓN, R. J. C.; BRAN, D.; COLLANTES, M.; PARUELO, J. M. & SORIANO, A. 1998: Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. En: Oesterheld, M.; Aguiar, M. R. & Paruelo, J. M. (eds.): *Ecosistemas patagónicos*. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- MANCINI, M. V.; PÁEZ, M. M. & PRIETO, A. R. 2002: Cambios paleoambientales durante los últimos 7000C años en el ecotono bosque-estepa, 47-48° S, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 39: 151-162.
- MANCINI, M. V. & TRIVI DE MANDRI, M. E. 1992: Vegetación en el área Río pinturas. Análisis polínico del Alero Cárdenas. En: *Contribución a la Arqueología del Río pinturas, provincia de Santa Cruz*: 193-201. Editorial búsqueda de Ayllu (Concepción del Uruguay), Buenos Aires.
- MARKGRAF, V.; BAUMGARTNER, T. R.; BRADBURY, J. P.; DÍAZ, H. F. R.; DUNBAR, R. B.; LUCKMAN, B. H.; SELTZER, G. O.; SWETNAM, T. W. & VILLALBA, R. 2000: Paleoclimate reconstruction along the Pole -Equator-Pole transect of the Americas (PEP I). *Quaternary Science Reviews* 19:125-140.
- MASSOIA, E. 1982: Restos de mamíferos recolectados en el paraje Paso de los Molles, Pilcaniyeu, Río Negro. *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA* 7: 39-53.
- MASSOIA, E. 1976: Mammalia. En: Ringelet, R. (dir.): *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*: 1-128. Fundación editorial Ciencia y Cultura 44. Buenos Aires.
- MERCER, J. H. 1976: Glacial History of Southermost South America. *Quaternary Research* 6: 125-166.
- MONJEAU, A. 1989: *Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- MONJEAU, J. A.; BIRNEY, E. C.; GHERMANDI, L.; SIKES, R. S.; MARGUTTI, L. & PHILLIPS, C. J. 1998: Plants, small mammals, and the hierarchical landscape classifications of Patagonia. *Landscape Ecology* 13: 285-306.
- ODUM, P. E. 1982: *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana, Mexico D. F.
- PARDIÑAS, U. F. J. 1998: Roedores Holocénicos del sitio Cerro Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): tafonomía y paleoambientes. *Palimpsesto. Revista de Arqueología* 5: 66-90.
- PARDIÑAS, U. F. J. 1999a: Fossil murids: taxonomy, paleoecology, and paleoenvironments. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 225-254.
- PARDIÑAS, U. F. J. 1999b: *Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional La Plata, La Plata.
- PARDIÑAS, U. F. J. 2000: Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). *Arqueología* 9: 265-340.
- PARDIÑAS, U. F. J.; MOREIRA, G.; GARCÍA-ESPONDA, C. & DE SANTIS, L.M.J. 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. & TONNI, E. 2000: A giant vampire (Mammalia, Chiroptera) in the Late Holocene from the Argentinean pampas: palaeoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 213-221.
- PARDIÑAS, U. F. J.; TETA, P.; CIRIGNOLI, S. & PODESTA, D. 2003: Micromamíferos (*Didelphimorphia* y *Rodentia*) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical* 10: 69-113.
- PARUELO, J. M.; BELTRÁN, A.; JOBBÁGY, E.; SALA, O. E. & GOLLUSCIO, R. A. 1998: The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. En: Oesterheld, M.; Aguiar, M.R. & Paruelo, J.M. (eds.): *Ecosistemas patagónicos*. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- PEARSON, O. P. 1987: Mice and the Postglacial history of the Trafal Valley of Argentina. *Journal of Mammalogy* 68: 469-478.
- PEARSON, O. P. 1988: Biology and feeding dynamics of a South American herbivorous rodent, *Reithrodon*. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 23: 25-39.
- PEARSON, O. P. 1995: Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, Southern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2: 99-148.
- PEARSON, O. P. & PEARSON, A. K. 1982: Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. En: Mares, M. A. & Genoways, H. H. (eds.): *Mammalian biology of South America*: 129-142. Special Publications Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.

- PEARSON, A. K. & PEARSON, O. P. 1993: La fauna de mamíferos pequeños de la Cueva Trafal I, Argentina, pasado y presente. *Praehistoria* 1: 211-224.
- PERELMAN, S. B.; LEÓN, R. J. C. & BUSSACCA, J. P. 1997: Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406.
- RABASSA, J. & CLAPPERTON, C. M. 1990: Quaternary glaciations of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews* 9: 153-174.
- REBANE, K. 2002: *The effects of historic climatic change and anthropogenic disturbance on rodent communities in Patagonia, Argentina*. Honors Thesis, Stanford University.
- SHI, G. R. 1993: Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography –a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 199-234.
- SIMONETTI, J. A. 1989: Small mammals as paleoenvironmental indicators: validation for species of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 109-114.
- SIMONETTI, J. A. & CORNEJO, L. E. 1991: Archeological evidence of rodent consumption in Central Chile *Latin American Antiquity* 2: 92-96.
- STINE, S. 1994: Extreme and persistent drought in California and Patagonia during medieval time. *Nature* 369: 546-549.
- STINE, S. & STINE, M. 1990: A record from lake Cardiel of climatic change in southern South America. *Nature* 345: 705-708.
- TETA, P.; PANTI, C.; ANDRADE, A. & PÉREZ, E. A. 2001: Amplitud y composición de la dieta de *Bubo virginianus* (Aves: Strigiformes: Strigidae) en la Patagonia noroccidental argentina. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 72: 131-138.
- TETA, P.; ANDRADE, A. & PARDIÑAS, U. F. J. 2002: Novedosos registros de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) en la Patagonia central argentina. *Mastozoología Neotropical* 9: 79-84.
- TONNI, E. P.; CIONE, A. L. & FIGINI, A. 1999: Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 257-281.
- VILLALBA, R. 1990: Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree rings records. *Quaternary Research* 34: 346-360.
- VILLALBA, R. 1994: Tree ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in Southern South America. *Climatic Change* 26: 183-197.
- VILLALBA, R. 1995: Geographical variations in tree growth responses to climate in the southern Andes. En: Argollo, J. & Mourguiart, P. (eds.): *Los climas cuaternarios en América del Sur*: 307-318. ORS-TOM, La Paz.

