

OLIGORYZOMYS DELTICOLA ES SINÓNIMO DE *O. NIGRIPES* (RODENTIA, CRICETIDAE, SIGMODONTINAE)

José Francés¹ y Guillermo D'Elía^{1,2}

¹ Sección Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, Montevideo 11400, Uruguay. ² Departamento de Zoología, Casilla 160-C, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. <guillermo@udec.cl>

Key words. Alpha taxonomy. Cricetidae. *Hantavirus*. Muroidea. Phylogeography.

El género de roedores colilargos *Oligoryzomys* Bangs, 1900 forma parte de la tribu Oryzomyini (Cricetidae, Sigmodontinae) y posee una extensa distribución americana desde Tierra del Fuego hasta el sur de México. A pesar de numerosos estudios taxonómicos, usando tanto evidencia morfológica (e.g., Langguth, 1963; Massoia, 1973; Myers y Carleton, 1981) como cromosómica (e.g., Brum-Zorrilla et al., 1988; Espinosa y Reig, 1991; Aniskin y Volobouev, 1999; Bonvicino et al., 2001), su diversidad alfa aún es pobremente entendida. El tener un panorama taxonómico claro y resuelto para el género *Oligoryzomys* es importante no sólo para caracterizar adecuadamente la diversidad alfa de los roedores neotropicales, sino también por razones epidemiológicas, ya que muchas de las especies de *Oligoryzomys* son reservorios de *Hantavirus* (e.g., Delfraro et al., 2003).

En Uruguay hay registros de dos especies de *Oligoryzomys* (véase Langguth, 1963): *O. flavescens* (Waterhouse, 1837) y *O. delticola* (Thomas, 1917). La primera especie se distribuye también en el litoral, centro y norte de Argentina (Cirignoli et al., en prensa), y sudeste de Brasil (Weksler y Bonvicino, 2005). Ciertas poblaciones de Bolivia también se asignan a este taxón (Anderson, 1997). *O. delticola*, se encuentra también en el centro-

este de Argentina, desde el sur de la provincia de Entre Ríos hasta el nordeste de la provincia de Buenos Aires (Cirignoli et al., en prensa; Udrizar et al., 2005).

O. nigripes (Olfers, 1818) se distribuye en Paraguay oriental (Myers y Carleton, 1981), el nordeste de Argentina (Cirignoli et al., en prensa) y en el sur y este de Brasil (Weksler y Bonvicino, 2005). Análisis previos basados en evidencia cromosómica (Andrades-Miranda et al., 2001) y morfológica (Bonvicino y Weskler, 1998) cuestionan la distinción de *O. delticola* y *O. nigripes* (ver Weksler y Bonvicino, 2005). Estas observaciones cobran relevancia a la luz de análisis filogenéticos preliminares basados en secuencias de ADN mitocondrial que indican que *O. delticola* y *O. nigripes* son especies cercanamente relacionadas (E. Palma, com. pers).

El objetivo del presente trabajo es evaluar el estatus taxonómico de las poblaciones actualmente asignadas a *O. delticola*, con respecto a su distinción de *O. nigripes*. La estrategia de trabajo consiste en realizar un estudio filogeográfico basado en secuencias de ADN mitocondrial.

Se estudiaron 41 ejemplares asignados a *O. nigripes* pertenecientes a 15 localidades de Argentina, Brasil y Paraguay, y 8 ejemplares asignados a *O. delticola* pertenecientes a 7

localidades argentinas y uruguayas (**Fig. 1**). Un haplotipo de *O. flavescens* y otro de *O. fornesi* fueron usados como grupo externo para enraizar el árbol. Los ejemplares de los cuales se obtuvieron los haplotipos analizados, que fueron identificados según los criterios de Langguth (1963) y Myers y Carleton (1981), se listan en el **Apéndice 1**.

Los análisis se basan en un fragmento del genoma mitocondrial de aproximadamente 677 pares de bases que comprende parte de la región control. Las amplificaciones se realizaron mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando los oligonucleótidos 12S (Hoekstra y Edwards, 2000) y FII (Fumagalli et al., 1997). Se incluyeron controles negativos en todos los experimentos. Los productos purificados fueron secuenciados con los oligonucleótidos de amplificación y nucleótidos marcados (Big

Dye, Applied Biosystems). Las reacciones de secuencia fueron corridas en un secuenciador automático ABI 377. En todos los casos tanto la hebra pesada como la liviana del ADN fueron secuenciadas, para luego ser visualizadas y reconciliadas usando Sequence Navigator versión 1.0.1 (Applied Biosystems).

Las secuencias fueron alineadas utilizando el programa Clustal X (Thompson et al., 1997) usando para cada parámetro de alineación los costos por defecto. Las secuencias alienadas fueron sometidas a un análisis de máxima parsimonia (Farris, 1982) usando el programa PAUP* (Swofford, 2000). La estrategia de búsqueda consistió en 200 réplicas heurísticas usando adiciones de secuencias al azar. Las inserciones/delecciones fueron tratadas como un quinto estado; todos los caracteres fueron tratados como no ordenados con igual peso. El apoyo relativo de los clados fue estimado realizando 500 réplicas de Jackknife (Farris et al., 1996) con la eliminación de 33% de los caracteres, una incorporación de secuencias al azar y reteniéndose un máximo de 3000 árboles por réplica. Los nodos con menos de 50% de apoyo se dejaron colapsar.

Por último, se realizó un análisis jerárquico de la distribución de la variación genética bajo la forma de un análisis de varianza molecular (AMOVA; Excoffier et al., 1992) usando el programa Arlequin 2.000 (Schneider et al., 2000). Los niveles jerárquicos fueron definidos basándose en las localidades de muestreo y en los binomios estudiados (*O. delticola*: localidades 1, 17-22; *O. nigripes*: localidades 2-16).

Sin considerar a los haplotipos usados como grupo externo, la longitud de las secuencias luego del alineamiento con las correspondientes inserciones/delecciones fue de 677 pares de bases. A partir de los 49 individuos secuenciados se obtuvieron 33 haplotipos (**Tabla 1**). Esta elevada diversidad haplotípica no se corresponde con una alta diversidad nucleotídica. El número de sitios variables fue de 61 de los cuales 5 corresponden a inserciones-delecciones. En 8 de las 11 localidades en las que se analizó más de un espécimen se recobró más de un haplotipo. Es así



Fig. 1. Localidades de colecta de los ejemplares de *Oligoryzomys nigripes* incluidos en este estudio. Con círculos abiertos se indican localidades tradicionalmente asignadas a *O. delticola*. Ver **Apéndice 1** por los nombres de las localidades y los especímenes incluidos.

que el rango de variación intrapoblacional observada es de 0 a 1.88%, correspondiendo este último valor a la localidad de Santa Ana (Misiones, Argentina).

Sólo cuatro de los 33 haplotipos fueron recobrados en más de una localidad de colecta (**Tabla 1**). Dos de éstos fueron recobrados en individuos de Estancia San Isidro y Costa del Río Tebicuary-Itapúa. De forma similar, otro haplotipo es compartido por las localidades Estancia Dos Marías y Costa del Río Tebicuary-Caazapá. En ambos casos, se trata de pares de localidades que se encuentran enfrentadas en el río Tebicuary (Paraguay). Por último, la localidad Estancia San Isidro también comparte un haplotipo con la más lejana localidad de Santa Ana (Misiones, Argentina). El AMOVA indica que el 37.55% de la variación genética encontrada se debe a la variación intrapoblacional, mientras que el 30.68% se debe a variación interpoblacional. Cuando las poblaciones son agrupadas según los binomios en estudio, el 31.77% de la variación genética encontrada se explica por diferencias entre dichos binomios.

La matriz analizada filogenéticamente (que incluye dos haplotipos del grupo externo) fue de una longitud de 682 pares de bases; la misma presentó 158 sitios variables, de los cuales 58 son filogenéticamente informativos. El número obtenido de árboles más cortos fue de 3135; los mismos tienen una longitud de 240 pasos y un índice de consistencia de 0.812, el cual denota un relativo bajo grado de homoplasia en los datos analizados. En la **Fig. 2** se muestra el consenso estricto de los árboles más cortos. Ninguna de las ocho localidades en las que se encontró más de un haplotipo es monofilética. Los haplotipos recobrados en ejemplares asignados a *O. delticola* no forman un grupo monofilético; lo mismo sucede con los haplotipos recobrados en los ejemplares de *O. nigripes*. En algunos árboles dos pasos más largos que los más cortos, *O. delticola* aparece parafilético respecto a un monofilético *O. nigripes*; mientras que en otros árboles dos pasos más largo que los más parsimoniosos *O. nigripes* aparece parafilético respecto a un monofilético *O. delticola*. Cuatro

pasos adicionales (en relación a los árboles más cortos) son necesarios para que en algunos árboles ambos binomios sean recíprocamente monofiléticos.

Los límites de las especies del género *Oligoryzomys* son pobremente entendidos. Es así que diversos autores (Carleton y Musser, 1989; Andrades-Miranda et al., 2001; Weksler y Bonvicino, 2005) han cuestionado la distinción específica de *O. delticola* y *O. nigripes*. El árbol de genes (**Fig. 2**) obtenido a partir de alelos recobrados en individuos capturados en localidades argentinas, brasileñas, paraguayas y uruguayas hoy asignadas a ambos binomios, muestra que en ningún caso los haplotipos recobrados de una misma población forman grupos monofiléticos e incluso que los conjuntos de ejemplares capturados en localidades hoy asignadas a ambos taxones no forman grupos recíprocamente monofiléticos. Así mismo, el AMOVA indica que la fracción de la variación genética explicada por diferencias entre las distintas especies putativas (31.77%) es menor que la que se debe a la variación intrapoblacional (37.55%). El patrón genealógico obtenido puede interpretarse de dos formas. La primera es invocar un escenario en el que ambos taxones representan distintas especies biológicas y en el que no ha transcurrido el tiempo suficiente para que ambas entidades biológicas hayan arribado a la monofilia recíproca, una de las causas por las que una genealogía de alelos no necesariamente coincide con el árbol de las especies (Avice, 1994). La segunda posibilidad es que ambas entidades taxonómicas representan una única especie biológica. El conjunto de la evidencia disponible apoya este segundo escenario.

A nivel craneano ambos taxones son indistinguibles. Comparaciones cualitativas entre especímenes paraguayos de *O. nigripes*, incluyendo el neotipo de dicho taxón, y representantes uruguayos de *O. delticola*, indican la falta de diferencias entre ambos taxones (P. Myers com. pers.; observaciones de los autores). Análisis cualitativos de 19 variables craneales indican que *O. nigripes* ($n = 85$) y *O. delticola* ($n = 8$) sólo muestran diferencias en

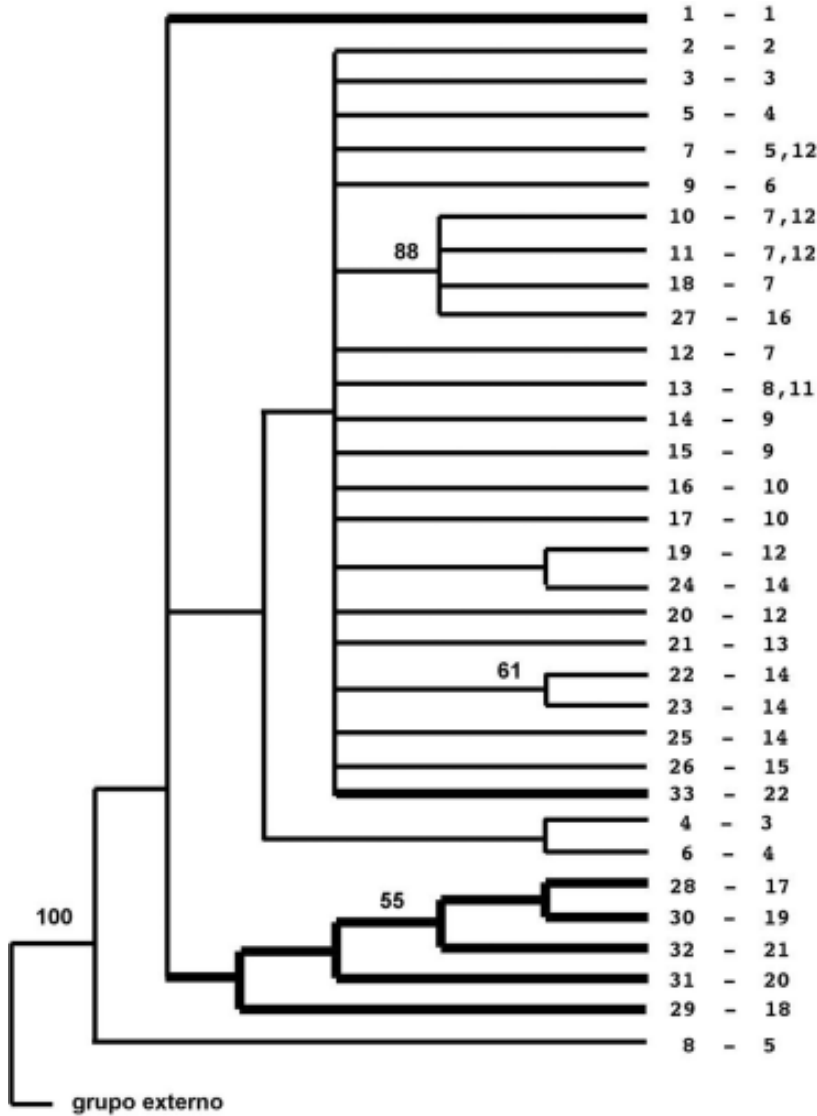


Fig. 2. Consenso estricto de los 3135 árboles más cortos (largo = 240 pasos; IC = 0.812; IR = 0.774) encontradas en el análisis de 33 haplotipos de *O. nigripes*. Los haplotipos han sido numerados siguiendo el orden de la **Tabla 1**; después del guión se indica(n) la(s) población(es) en la(s) que cada haplotipo fue recobrado. Los números sobre las ramas corresponden a valores de jackknife de los nodos a su derecha; solo se muestran valores mayores al 50%.

el ancho interorbitario y el largo orbital (Bonvicino y Weksler, 1998). El significado biológico de estas diferencias es desconocido, y dado la asignación taxonómica de los ejemplares estudiados por estos autores (ver a continuación) estas diferencias son difíciles de interpretar. En todo caso, es clara la nece-

sidad de un análisis morfológico que incluya series importantes que cubran la distribución de ambos taxones. Quizás en donde la identidad morfológica de los taxones *O. delticola* y *O. nigripes* mejor se refleje sea en la asignación alternativa de diferentes poblaciones a uno u otro taxón. Por ejemplo, Massoia (1973)

asignó poblaciones de la provincia argentina de Corrientes a *O. delticola*; referencia ésta que luego fue enmendada por Fabri et al. (2003), quienes asignan dichas poblaciones a *O. nigripes*. De forma similar, Bonvicino y Weksler (1998:91) refieren ejemplares del Delta del río Paraná, zona en la que se emplaza la localidad tipo de *O. delticola*, al taxón *O. nigripes*. Al mismo tiempo, estos autores asignan ejemplares de la provincia del Chaco a *O. delticola*, en el norte argentino, donde tradicionalmente se reconoce a *O. nigripes*.

La evidencia cromosómica apunta en la misma dirección. Ambos taxones comparten el mismo número diploide ($2n = 62$) y morfología cromosómica (FN = 78, 80, 81, 82; Myers y Carleton, 1981; Brum-Zorrilla et al., 1988; Espinosa y Reig, 1991; Andrades-Miranda et al., 2001). Dicha identidad cromosómica llevó a Andrades-Miranda et al. (2001) a plantear que ambos binomios constituyen la misma entidad citotaxonómica. Lo anterior sumado a la homogeneidad morfológica llevó a Weksler y Bonvicino (2005) a plantear tentativamente la sinonimia de ambos taxones. Tomada en su conjunto la evidencia morfológica, cromosómica y genealógica indica que ambos binomios representan la misma especie biológica. Bajo este escenario planteamos formalmente considerar a *O. delticola* (Thomas, 1917) como sinónimo *junior* de *O. nigripes* (Olfers, 1818). Si bien en este estudio no se incluyó material topotípico de *O. delticola* (Isla Ella, Buenos Aires, Argentina), es de destacar que nuestro estudio ha incluido ejemplares de la localidad bonaerense de La Balandra, la que se encuentra a aproximadamente 100 kilómetros al sudeste de la localidad tipo de *O. delticola*. La sinonimia de ambos binomios implica que en lugar de estar frente a dos especies cuyas distribuciones son complementarias y que en algunos casos coinciden con los límites políticos de los países en los que se encuentran, estaríamos frente a una única especie con una distribución geográfica continua. Estudios adicionales son necesarios para esclarecer la distinción de *O. eliurus* (Wagner, 1845) respecto a *O. nigripes*, un taxón con el

que repetidamente y de distinta forma se lo ha asociado (e.g., Myers y Carleton, 1981; Carleton y Musser, 1989; Weksler y Bonvicino, 2005; Palma com. pers.). De igual manera, estos estudios deberían también incluir especímenes asignados a *O. chacoensis* (Myers y Carleton, 1981), una especie morfológicamente similar a *O. nigripes*, aunque con diferente número diploide ($2n = 58$) y diferente coloración (Myers y Carleton, 1981), cuya distribución aparente se solapa con la de *O. chacoensis* en el chaco de Argentina.

Otro punto a considerar se refiere a una población sobre el Río Queguay, en el noroeste de Uruguay. Brum-Zorrilla et al. (1988), además de reportar el citotipo $2n = 62$ con una amplia distribución en Uruguay, muestran la existencia de un citotipo de $2n = 60$ en esta localidad. Weksler y Bonvicino (2005), siguiendo una correspondencia entre complemento diploide y estatus específico, consideraron a los individuos de esta localidad como pertenecientes a *Oligoryzomys* sp., implicando así que en Uruguay existen tres especies de *Oligoryzomys*. Lamentablemente nuestra genealogía no incluyó especímenes de esa localidad; tampoco pudimos acceder al estudio de los ejemplares estudiados por Brum-Zorrilla et al. (1998). Por lo tanto, el estatus taxonómico de estos ejemplares no pudo ser evaluado en el presente trabajo. Sin embargo, es necesario recordar que se conocen múltiples casos de politipismo cromosómico en varias especies de sigmodontinos (e.g., Nachman, 1992; Sbalqueiro y Nascimento, 1996; Fagundes et al., 1998; Andrades-Miranda et al., 2000; Ojeda et al., 2005), por lo tanto el esquema de Weksler y Bonvicino (2005) respecto a estos individuos debe de ser evaluado.

Por último, dado que muchas de las especies del género *Oligoryzomys* son reservorios de Hantavirus, cabe señalar que la sinonimia planteada tiene consecuencias importantes desde el punto de vista epidemiológico. Pereira et al. (2000) y Chu et al. (2003) han reportado a *O. nigripes* como reservorio de hantavirus en Brasil y Paraguay, respectivamente, aunque sin llegar a determinar el genotipo viral. Asimismo, estudios de Suzuki et al. (2004)

reportaron a *O. nigripes* como reservorio de una variante viral (Juquitiba) patógena para el hombre. La no existencia de ejemplares seropositivos de *O. nigripes* en las colectas realizadas en Uruguay (referidos como *O. delticola* en Delfraro et al., 2003) puede deberse a que, si bien existen, no han sido encontrados, o simplemente a que las poblaciones uruguayas de *O. nigripes* no han sido infectadas por el virus. Dado que el Síndrome Pulmonar por Hantavirus es una zoonosis importante en la región, un adecuado conocimiento de distintos aspectos básicos (ej., distribución) de los taxones reservorios es crucial para un correcto abordaje del problema a nivel epidemiológico. Tómese lo recién anotado como forma de resaltar la importancia extrema de los estudios taxonómicos para distintas áreas de interés.

Este trabajo es el resultado de una pasantía de grado realizada por el primer autor en la Sección Evolución de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República, Uruguay. Queremos expresar nuestra gratitud a Ulyses Pardiñas y a Jorge Marinho por habernos cedido las muestras de Argentina y Brasil respectivamente. Ismael Mora, Cesar Manchini, Flavia Netto, Felipe García, Andrés Parada y Danilo Calliari nos ayudaron en distintas etapas del trabajo de campo. Robert Owen y Lucy Aquino proveyeron invaluable ayuda logística para desarrollar el trabajo de campo en Paraguay. Eduardo Palma y Phil Myers aportaron valiosa información inédita. Mónica Díaz, Carlos Galliari, Ulyses Pardiñas y Pablo Teta realizaron comentarios que contribuyeron a mejorar sensiblemente este trabajo. El apoyo financiero fue provisto por The University of Michigan Museum of Zoology, Rackham Graduate School y la DINACYT-Fondo Clemente Estable 7020.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON S. 1997. Mammals of Bolivia, Taxonomy and Distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History 231:1-652.
- ANDRADES-MIRANDA J, NIT ZANCHIN, LFB OLIVEIRA, AR LANGGUTH y MS MATTEVI. 2000. Cytogenetic studies in nine taxa of the genus *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from Brazil. Mammalia 65:461-472.
- ANDRADES-MIRANDA J, FB OLIVEIRA, V LIMA-ROSA, AP NUNES, NIT ZANCHIN y MS MATTEVI. 2001. Chromosome studies of seven species of *Oligoryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Brazil. Journal of Mammalogy 82:1080-1091.
- AVISE JC. 1994. Molecular Markers, Natural History, and Evolution. Chapman and Hall, New York.
- ANISKIN VM y VT VOLOBOUEV. 1999. Comparative chromosome banding of two South-American species of rice rats of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae). Chromosome Research 7:557-562.
- BONVICINO CR y M WESKLER. 1998. A new species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from northeastern and central Brazil. Zeitschrift für Säugetierkunde 63:90-103.
- BONVICINO CR, PS D'ANDREA y PM BORODIN. 2001. Pericentric inversion in natural populations of *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Sigmodontinae). Genome 44:791-796.
- BRUM-ZORRILLA N, TG FRONZA, R WAINBERG, L VIDAL RIOJA y N ZWIRNER. 1988. *Oryzomys flavescens* and *O. delticola* chromosomes (Rodentia, Cricetidae) from Uruguay and Argentina. Caryologia 41:275-288.
- CARLETON MD y GG MUSSER. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microroryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 191:1-83.
- CHU YK, RD OWEN, LM GONZALEZ y CB JONSSON. 2003. The complex ecology of Hantavirus in Paraguay. The American Society of Tropical Medicine and Hygiene 69:263-268.
- CIRIGNOLI S, P TETA, UFJ PARDIÑAS y G D'ELÍA. En prensa. *Oryzomyini* Vorontsov, 1959 (sensu Voss y Carleton, 1993). en: Los mamíferos de Argentina (RM Barquez, MM Díaz y RA Ojeda, eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.
- DELFRARO A, M CLARA, L TORNÉ, F ACHAVAL, S LEVIS, G CALDERÓN, M LOZANO, J RUSSI y J ARBIZA. 2003. Yellow pygmy rice rat (*Oligoryzomys flavescens*) and Hantavirus Pulmonary Syndrome in Uruguay. Emerging Infectious Diseases 9:846-852.
- ESPINOSA MB y OA REIG. 1991. Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). III. Banding karyotypes of Argentinean *Oligoryzomys*. Zeitschrift für Säugetierkunde 56:306-317.
- EXCOFFIER L, PE SMOUSE y JM QUATTRO. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes - Application to human mitochondrial-DNA restriction data. Genetics 131:479-491.
- FABRI S, S HEINONEN FORTABAT, A SORIA y UFJ PARDIÑAS. 2003. Los mamíferos de la Reserva Provincial Iberá, Provincia de Corrientes, Argentina. Pp. 305-342, en: Fauna del Iberá (BB Alvarez, ed.). Eudene, Corrientes.
- FAGUNDES V, AU CHRISTOFF y Y YONENAGAYASSUDA. 1998. Extraordinary chromosomal polymorphism with 28 different karyotypes in the Neotropical species *Akodon cursor* (Muridae,

- Sigmodontinae), one of the smallest diploid number in rodents ($2n=16, 15$ and 14). *Hereditas* 129:263-274.
- FARRIS JS. 1982. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36, *en*: *Advances in Cladistics: Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society* (N Planick y V Funk, eds.). Columbia University Press, New York.
- FARRIS JS, VA ALBERT, M KÄLLERSJÖ, D LIPSCOMB y AG KLUGE. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12:99-124.
- FUMAGALLI L, LC POPE, P TABERLET y C MORITZ. 1997. Versatile primers for the amplification of the mitochondrial DNA control region in marsupials. *Molecular Ecology* 6:1199-1201.
- HOEKSTRA HE y SV EDWARDS. 2000. Multiple origins of XY female mice (genus *Akodon*): phylogenetic and chromosomal evidence. *Proceedings of the Royal Society of London* 267:1825-1831.
- LANGGUTH A. 1963. Las especies uruguayas del género *Oryzomys*. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 7 (99):1-19.
- MASSOIA E. 1973. Descripción de *Oryzomys fornesi*, nueva especie y nuevos datos sobre algunas especies y subespecies argentinas del subgénero *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) (Mammalia – Rodentia – Cricetidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Serie 1, Biología y Producción Animal* 10:21-37.
- MYERS P y MD CARLETON. 1981. The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's "rat sixie'me ou rat a' tarse noir". *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 161:1-14.
- NACHMAN MW. 1992. Geographic patterns of chromosomal variation in South American marsh rats, *Holochilus brasiliensis* and *H. vulpinus*. *Cytogenetics and Cell Genetics* 61:10-16.
- OJEDA AA, G D'ELÍA y RA OJEDA. 2005. Taxonomía alfa de *Chelemys* y *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae): el número diploide de ejemplares topotípicos de *C. macronyx* y *E. mordax*. *Mastozoología Neotropical* 12:78-82.
- PEREIRA LE, LTM SOUZA, A SUZUKI, IB FERREIRA, RP SOUZA y SR MAYER. 2000. Trends of the Hantavirus Pulmonary Syndrome (HPS) occurrence regarding the geographical distribution of rodent reservoirs in Brazil. *Virus Reviews and Research* 5:99-100.
- SBALQUEIRO IJ y AP NASCIMENTO. 1996. Occurrence of *Akodon cursor* (Rodentia, Cricetidae) with 14, 15, and 16 chromosome cytotypes in the same geographic area in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Genetics* 19:565-569.
- SCHNEIDER S, D ROESSLI y L EXCOFFIER. 2000. Arlequin, Version 2.000: a Software for Population Genetics Data Analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- SUZUKI A, S LEVIS, J GARCIA, LE PEREIRA, RP PEREIRA, RP SOUZA, TKN SUGAHARA, N PINI, D ENRIA y LTM SOUZA. 2004. Identifying Rodents Hantavirus Reservoirs, Brazil. *Emerging Infectious Diseases*, 10:2127-2133.
- SWOFFORD D. 2000. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), 4.0. Sunderland: Sinauer Associates.
- THOMPSON JD, TJ GIBSON, F PLEWNIAC, F JEANMOUGIN y DG HIGGINS. 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24:4876-4882
- UDRIZAR DE, AM ABBA, LG PAGANO y UFJ PARDIÑAS. 2005. Ingreso de micromamíferos brasílicos en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 12:91-95.
- WEKSLER M y CR BONVICINO. 2005. Taxonomy of pigmy rice rats genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of Brazilian cerrado, with the description of two new species. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63:113-130.

APÉNDICE 1

Listado de especímenes de *Oligoryzomys* de los cuales se recobraron los haplotipos mitocondriales analizados en este estudio. Estos se encuentran depositados en las siguientes colecciones. **Argentina:** Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn (CNP); Museo de La Plata, La Plata (MLP). **Brasil:** Coleção Zoológica da Universidade Regional de Blumenau, Blumenau (FURBP). **Estados Unidos:** The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor (UMMZ). **Paraguay:** Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, San Lorenzo (MNHNP); número de campo de Guillermo D'Elía (GD; espécimen GD 154 a ser depositado en el MNHNP). **Uruguay:** número de campo de Guillermo D'Elía (GD; especímenes a ser depositados en la Colección de Mamíferos, de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República). Los números entre paréntesis delante de las localidades, hacen referencia a los números de las localidades listadas en la **Tabla 1**.

Oligoryzomys flavescens

URUGUAY: Rivera, Establecimiento Los Abuelos: GD 661.

Oligoryzomys fornesi

PARAGUAY: Canindeyú: Estancia Felicidad (24° 09' S, 55° 42' O): UMMZ 175017.

Oligoryzomys nigripes

ARGENTINA: Buenos Aires: (1) La Balandra (34°56' S, 57°43' O): CNP 819, CNP 820. Chaco: (2) Selvas del Río de Oro (26°47' S, 58°57' O): MLP 27.XI.01.13. Misiones: (3) Reserva Privada UNLP "Valle del Arroyo Cuña Pirú" (27° 05' S, 54° 57' O): MLP 5.VII.02.15, MLP 31.XII.02.96; (4) Leandro N. Alem (27° 36' S, 55° 20' O) CNP 794, CNP 800; (5) Santa Ana (27° 22' S, 55° 36' O) CNP 805, CNP 806. BRASIL: Rio Grande do Sul, (6) São Francisco de Paula, Tainhas (29 16' S, 50 15' O): FURB 6324. PARAGUAY: Caazapá: (7) Costa del Río Tebicuary, Caazapá (26° 29' S, 55° 53' O): MNHNP 3280, MNHNP 3281, MNHNP 3282, UMMZ 174864, UMMZ 174867; (8) Estancia Dos Marías (26° 45.' S, 56° 32' O): GD 520, GD 524, UMMZ 174972. Canindeyú: (9) Colonia Chupa Pou (24° 09' S, 55° 42' O): GD 472, UMMZ 174838; (10) Estancia Felicidad (24° 09' S, 55° 42' O): UMMZ 175016, UMMZ 174841. Itapúa: (11) Costa del Río Tebicuary, Itapúa (26° 45' S, 56° 32' O): UMMZ 174973; (12) Estancia San Isidro (26° 29' S, 55° 53' O): GD 154, MNHNP 2916, MNHNP 3278, MNHNP 3279, UMMZ 174860, UMMZ 174854, UMMZ 174857. Misiones: (13) Costa del Río Tebicuary, Misiones (26° 24' S, 57° 02' O): MNHNP 2917, UMMZ 174869. Paraguari: (14) Costa del Río Tebicuary, Paraguari (26° 30' S, 57° 14' O): GD 539; GD 547, GD 556, GD 558, GD 559, UMMZ 174976, UMMZ 174978, UMMZ 174983, UMMZ 174988. San Pedro: (15) Ganadera Jejui (24° 07.154' S, 56° 25.280' O): GD 352; (16) Ganadera La Carolina (24° 05.698' S, 56° 25.439' O): GD 388. URUGUAY: Cerro Largo: (17) Estancia El Lazo (32° 06.933' S, 54° 40.216' O): GD 674; (18) Estancia El Rincón (32° 06.843' S, 54° 42.160' O): GD 665. Durazno: (19) Paraje Estación km 329 (32 26.871' S, 55 26.422' O): GD 612. Río Negro: (20) Colonia Tomás Berreta (33° 11.022' S, 58° 20.936' O): UMMZ 176263. Rivera: (21) Estancia La Quemada (32° 01.209' S, 54°40.216' O): GD 641; (22) Lunarejo (33° 11.022' S, 58° 20. 936' O): UMMZ 176262.