

# Capítulo IV

---

## Análisis Filogenético



#### 4.1. Introducción

El análisis filogenético de relaciones entre los Cavoidea *sensu stricto* se realizó siguiendo un muestreo exhaustivo de taxones y caracteres, incluyendo la revisión de materiales relevantes, la revisión de caracteres morfológicos publicados y la inclusión de nuevos caracteres. El análisis filogenético de Cavoidea *s. s.* se realizó utilizando la metodología cladística (Farris, *et. al.*, 1983).

La cladística es una metodología que clasifica a los taxones jerárquicamente en grupos y subgrupos anidados (Kitching *et al.*, 1998). La sistemática filogenética o cladismo fue propuesta por Hennig (1950, traducción al castellano en 1968), quien sostuvo que los grupos naturales (=monofiléticos) pueden ser reconocidos porque los taxones que los componen comparten al menos una novedad evolutiva (=sinapomorfía), y que sólo estos grupos monofiléticos pueden ser considerados en las clasificaciones naturales. El principio de máxima parsimonia es un principio general que sostiene que, ante diferentes hipótesis se debe escoger aquella más simple y la que posea menos inferencias *ad hoc* (Farris, 1983; Kitching *et al.*, 1998). Este principio aplicado a la cladística, permite escoger, del universo de todos los árboles que representan todas las relaciones filogenéticas posibles entre los organismos, aquellos árboles más parsimoniosos.

Los objetivos propuestos para realizar este análisis fueron:

- 1) Analizar las relaciones entre las especies de Cavoidea *s. s.*
- 2) Poner a prueba exhaustivamente la monofilia de Eocardiidae.

#### 4.2. Muestreo de taxones

Para enraizar las diferentes topologías de los árboles en este análisis, se seleccionó un taxón que no pertenece a Cavoidea *sensu lato* (Patterson y Wood, 1982). El *outgroup* más distante elegido fue *Proechimys poliopus* (Octodontoidea, Echimyidae; Apéndice 3), debido a que ha sido interpretado como una forma relativamente plesiomórfica dentro de los octodontoideos

vivientes (Carvalho y Salles, 2004) ya que es un roedor cursorial y carece de las notorias especializaciones para la excavación o la arborealidad presentes en otros octodontoideos (Corti *et al.*, 2001; Olivares, 2009).

Como representantes de Caviodea *s. l.* se escogió a la especie viviente *Agouti paca* representante de la familia Agoutidae (Apéndice 3) y dos taxones de la familia Dasyproctidae, una especie viviente, *Dasyprocta azarae* (Apéndice 3) y una extinta, *Neoreomys australis* (Apéndice 2) proveniente de la Formación Santa Cruz (“Edad-Mamífero” Santacrucense) que se seleccionó por la disponibilidad de material, el cual es relativamente completo y por presentar caracteres plesiomórficos en comparación con Caviodea *s. s.* La selección de estos taxones sirvió para poner a prueba la monofilia de Caviodea *s. s.* aunque de forma preliminar, ya que para hacer un análisis más exhaustivo es necesario ampliar el muestreo taxonómico de los Caviodea *s. l.* basales.

En este análisis se incluyeron todos los taxones válidos de “eocárdidos” (Apéndice 1), al menos un representante viviente de los géneros actuales de Caviidae e Hydrochoeridae (Apéndice 3) y se seleccionaron representantes fósiles (Apéndice 2) de estas dos familias (Tabla IV.1).

Se ha revisado un total de 500 especímenes de Caviodea *s. s.* que fueron estudiados durante 15 visitas a diferentes instituciones (Ver Capítulo II: Materiales y Métodos, Sec. 2.1. Abreviaturas institucionales de los repositorios). Se incluyeron las 17 especies de “eocárdidos” reconocidas como válidas en este estudio (Ver Capítulo III: Revisión Sistemática y Apéndice I): *Asteromys punctus*, “*Chubutomys*” *simpsoni*, “*Chubutomys*” *leucoreios*, “*Luantus*” *minor*, “*Luantus*” *initialis*, “*Luantus*” *propheticus*, “*Luantus*” *toldensis*, *Phanomys mixtus*, *Phanomys vetulus*, “*Eocardia*” *fissa*, “*Eocardia*” *montana*, “*Eocardia*” *excavata*, “*Eocardia*” *robusta*, “*Eocardia*” *robertoi*, *Schistomys erro*, *Schistomys rollinsii* y *Matiamys elegans*. Además, se incluyeron dos nuevas especies provenientes de la Localidad El Petiso (centro de Patagonia; Villafañe *et al.*, 2008) debido a que poseen una combinación única de caracteres que sugiere afinidades estrechas con la serie *medialis* y por lo tanto son relevantes para poner a prueba la monofilia de Eocardiidae. Dentro de Caviidae se seleccionaron tres representantes fósiles: *Dolicavia minuscula* y *Orthomyctera chapadmalense* provenientes de la

Formación Chapadmalal, provincia de Buenos Aires (“Edad-Mamífero” Chapadmalalense) y *Prodolichotis pridiana* proveniente de Villavieja, Departamento de Huila, Colombia (“Edad-Mamífero” Laventense); cabe destacar que este último taxón es interesante por ser considerado una forma muy basal y temprana de la serie *medialis*; seis especies actuales: *Kerodon rupestris*, *Cavia aperea*, *Galea musteloides*, *Microcavia australis*, *Dolichotis patagonum* y *Dolichotis salinicola*. Por último, se incluyeron dos especies fósiles, *Phugatherium novum* y *Cardiomyx cavinus* (Formación Arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires, “Edad-Mamífero” Chasicuense) de Hydrochoeridae y el viviente *Hydrochoerus hydrocheris*. Los taxones vivientes se seleccionaron de acuerdo a la disponibilidad de material cráneo-mandibular y a que representan variabilidad morfológica dentro de Caviidae. Los taxones fósiles se seleccionaron por ser formas consideradas tradicionalmente primitivas para cada familia (e. g. *Cardiomyx cavinus*) y por tener suficiente información cráneo-mandibular (e. g. *D. minuscula*, *P. novum*). En particular, *Prodolichotis pridiana* se incluyó en el análisis por considerarse una forma muy basal dentro de la serie *medialis* y la más temprana hasta ahora conocida.

Tabla IV.1- Lista de las especies incluidas en el análisis filogenético.

Superfamilia	Familia	Especie		
Cavioidea <i>sensu stricto</i>	"Eocardiidae"	<i>Asteromys punctus</i> Ameghino, 1897	Extinto	
		" <i>Chubutomys</i> " <i>simpsoni</i> Wood y Patterson, 1959	Extinto	
		" <i>Chubutomys</i> " <i>leucoreios</i> Pérez et al., 2010	Extinto	
		" <i>Luantus</i> " <i>initialis</i> Ameghino, 1902	Extinto	
		" <i>Luantus</i> " <i>minor</i> Pérez et al., 2010	Extinto	
		" <i>Luantus</i> " <i>propheticus</i> Ameghino, 1898	Extinto	
		" <i>Luantus</i> " <i>toldensis</i> Kramarz, 2006	Extinto	
		<i>Phanomys mixtus</i> Ameghino, 1887b	Extinto	
		<i>Phanomys vetulus</i> Ameghino, 1894	Extinto	
		" <i>Eocardia</i> " <i>montana</i> Ameghino, 1887a	Extinto	
		" <i>Eocardia</i> " <i>excavata</i> Ameghino, 1894	Extinto	
		" <i>Eocardia</i> " <i>fissa</i> Ameghino, 1891	Extinto	
		" <i>Eocardia</i> " <i>robusta</i> Vucetich, 1984	Extinto	
		" <i>Eocardia</i> " <i>robertoi</i> Vucetich, 1984	Extinto	
		<i>Schistomys erro</i> Ameghino, 1887b	Extinto	
		<i>Schistomys rollinsii</i> Scott, 1905	Extinto	
		<i>Matiamys elegans</i> Vucetich, 1984	Extinto	
		Sp. Nov. 1	Extinto	
		Sp. Nov. 2	Extinto	
		Caviidae	<i>Prodolichotis pridiani</i> Fields, 1957	Extinto
			<i>Orthomyctera chapadmalense</i> Ameghino, 1889	Extinto
			<i>Dolicavia minuscula</i> Ameghino, 1908	Extinto
			<i>Dolichotis patagoum</i> Zimmermann, 1780	Viviente
			<i>Dolichotis salinicola</i> Burmeister, 1876	Viviente
			<i>Microcavia australis</i> Geoffroy y d'Orbigny, 1833	Viviente
			<i>Galea musteloides</i> Meyen, 1832	Viviente
			<i>Cavia apera</i> Erxleben, 1777	Viviente
<i>Kerodon rupestris</i> Wied, 1820	Viviente			
Hydrochoeridae	<i>Cardiomyx cavinus</i> Ameghino, 1885		Extinto	
	<i>Phugatherium novum</i> Ameghino, 1908	Extinto		
	<i>Hydrochoerus hydrochoeris</i> Pallas, 1766	Viviente		
Cavioidea <i>sensu lato</i>	Agoutidae	<i>Agouti paca</i> Linnaeus, 1766	Viviente	
	Dasyproctidae	<i>Neoreomys australis</i> Ameghino, 1887b	Extinto	
		<i>Dasyprocta azarae</i> Lichtenstein, 1823	Viviente	
Octodontoi dea	Echimyidae	<i>Proechimys poliopus</i> Osgood, 1914	Viviente	

Los especímenes estudiados representan gran parte de la diversidad de Cavoioidea s. s. incluyendo taxones de los principales yacimientos del Paleógeno y Neógeno donde se los ha registrado (Oligoceno tardío - Reciente). A continuación se detalla la procedencia temporal de los taxones de Cavoioidea s. s. incluidos en este análisis.

“Edad-Mamífero” Deseadense (Oligoceno tardío): El Cavoioideo s. s. más basal, *Asteromys punctus*, se registra a finales del Paleógeno de Argentina y Bolivia. Los restos son muy escasos, pero brindan buena información morfológica dentaria y mandibular. Además, se registra en Argentina el único espécimen hallado de “*Chubutomys*” *simpsoni*.

“Edad-Mamífero” Colhuehuapense (Mioceno temprano): este período temporal representa principios del Neógeno y se registran tres especies “*Luantus*” *initialis*, “*L.*” *minor* y “*Chubutomys*” *leucoreios*; la primera proviene de Gran Barranca (Sarmiento, Chubut) mientras que las dos últimas se hallaron en Bryn Gwyn (Gaiman, Chubut). Los fragmentos mandibulares no ofrecen buena información morfológica y los dientes son escasos.

“Pintureense”: (“*Astrapothericulense*” de Ameghino; Mioceno temprano) abarca un lapso entre las “Edades-Mamífero” Colhuehuapense y Santacrucense. Durante este período temporal se registran abundantes restos dentarios, mandibulares y maxilares de la especie protohipsodonta “*Luantus*” *propheticus*, lo cual permitió recuperar mucha información de caracteres morfológicos y de la variación dentaria intraespecífica.

“Edad-Mamífero” Santacrucense (Mioceno temprano): durante este período, se registra una gran diversificación de este grupo y se encuentran escasos restos dentarios de “*L.*” *toldensis* y *P. vetulus*; dientes y pocos restos maxilares de *P. mixtus* y abundantes dientes, fragmentos mandibulares y algunos restos craneanos de “*Eocardia*” *montana*, “*E.*” *fissa*, “*E.*” *excavata*, *Schistomys erro* y *S. rollinsii*. Aunque los restos fósiles son abundantes, la calidad del material hallado sumado a la simplificación oclusal de los molariformes, no permite que el reconocimiento de caracteres sea óptimo para el análisis.

“Colloncurense” (Mioceno medio): Durante este lapso se registran algunos restos mandibulares y un cráneo incompleto de “*E.*” *robusta*, pocos fragmentos de maxilar y mandíbula de “*E.*” *robertoi* y sólo un cráneo incompleto de *Matiamys elegans*. Aunque los restos son escasos brindan buena información morfológica tanto de los dientes como de las mandíbulas y cráneos.

“Post-Colloncurense” (Mioceno medio alto?): En la localidad El Petiso (Noroeste de la provincia del Chubut) y la localidad Río Chico (Sudoeste de la provincia de Río Negro) se hallaron dientes, fragmentos de mandíbulas y de maxilares de una especie nueva (Sp. Nov. 1) que brinda importante información morfológica mandibular. Además, en El Petiso se registra otra especie nueva (Sp. Nov. 2) con escasos fragmentos mandibulares pero que permiten un buen reconocimiento y análisis de caracteres morfológicos mandibulares y dentarios.

“Edad-Mamífero” Laventense (Mioceno medio tardío): durante este lapso en la Fauna de La Venta se registra la especie más antigua de la serie *medialis*: *Prodolichotis pridiana*. Si bien los restos son abundantes y se hallaron cráneo, mandíbula y dientes, al no poder acceder al material, los caracteres se tomaron de la descripción de Fields (1957) la cual, aunque es detallada, no permite reconocer todos los caracteres muestreados en este análisis.

“Edad-Mamífero” Chasiquense (Mioceno tardío): en este período temporal se registran restos mandibulares y craneanos de *Cardiomys cavinus*.

“Edad-Mamífero” Chapadmalalense (Plioceno medio): son abundantes los restos craneanos y mandibulares de *Dolicavia minuscula*, y se registran excelentes, aunque incompletos, ejemplares cráneo-mandibulares de *Orthomyctera chapadmalense* y *Phugatherium novum*.

Reciente: *Microcavia australis*, *Galea musteloides*, *Cavia aperea*, *Kerodon rupestris*, *Dolichotis patagonum*, *Dolichotis salinicola* (Caviidae) e *Hydrochoerus hydrochoeris* (Hydrochoeridae).

#### 4.3. Muestreo de caracteres

Hasta el momento no se han realizado análisis filogenéticos de Cavoidea s. s. en su conjunto. Sin embargo, hay algunos análisis relativamente recientes que

involucran taxones de la serie *medialis*. Quintana (1998) puso a prueba la monofilia de Caviinae utilizando caracteres morfológicos, de los cuales la mayoría se relevaron para construir la matriz del presente análisis. Más recientemente, taxones vivientes de la serie *medialis* se utilizaron en filogenias de datos moleculares (Rowe y Honeycutt, 2002), pero este tipo de caracteres quedan fuera del alcance de este estudio.

Para cada especie se relevaron 86 caracteres morfológicos cráneo-mandibulares y dentarios, de los cuales 33 se tomaron de la bibliografía (Vucetich, 1984; Quintana, 1998; Ubilla *et al*, 1999; Kramarz, 2001; 2005), mientras que 11 fueron modificados y 42 son nuevos. La matriz resultante consta entonces de 35 taxones y 86 caracteres (Apéndice 4).

En la lista que sigue se indica el número de caracteres y el porcentaje que ellos representan del total, según la región anatómica:

Región Anatómica	Número de caracteres	Porcentaje
Cráneo	29	33%
Mandíbula	27	31%
Dientes	30	36%

#### 4.3. 1. Codificación y tratamiento de caracteres

##### 4.3. 1.a. Ordenamiento de caracteres

A continuación (Sección 4.3.2. Lista de caracteres) se describen los caracteres utilizados en el análisis filogenético. En cada caso se indica cuáles de los caracteres multiestado se consideran ordenados.

El uso de caracteres ordenados se basa en el reconocimiento de hipótesis de homología primaria (*sensu* de Pinna, 1991) que son ignoradas si los caracteres se tratan como no ordenados (Wilkinson, 1992). Las hipótesis de homología primaria pueden estar basadas sobre criterios clásicos para postulación de homologías (*e. g.* similitud, topología, correspondencia entre partes; ver Rieppel,

1998) y postular homología compartida por dos o más estados contiguos de caracteres (e. g. estados 1 y 2) de un carácter dado, no compartido por otros estados (e. g. estado 0). Diecinueve caracteres se consideraron ordenados porque al ser analizados se encontraron grados progresivos de similitud; esto no implica direccionalidad en los cambios, ni tampoco que las transformaciones entre estados no contiguos necesiten pasar por el estado intermedio.

En este sentido, el ordenamiento de caracteres no introduce supuestos *a priori* sino que introduce hipótesis de homología primaria (*sensu* Pinna, 1991) que son puestas a prueba a través del test de congruencia de caracteres (que es el análisis de parsimonia). El hecho de que el análisis de parsimonia resulte en árboles más largos que aquellos que resultan del análisis de no ordenados es en realidad la indicación de que algunas de esas hipótesis de homología primaria han sido rechazadas por el test de congruencia de caracteres (que es una consecuencia del análisis de parsimonia, además de las topologías más parsimoniosas).

Para explicar la decisión de ordenar caracteres, se grafica un ejemplo:

CASO 1: e. g. Foramen mentoniano [c. 2 y 3] (ausente, presente dorso-lateral y presente lateral).

Supongamos que tenemos los taxones A, B y C. El taxón A es una circunferencia sin ningún accesorio. El Taxón B es una circunferencia que tiene un accesorio triangular. Por último el taxón C es una circunferencia con un accesorio rectangular. Los caracteres no pueden codificarse como ordenados debido a que no se observan grados progresivos de similitud. Una opción es codificarlos como multiestado no ordenado, pero se perdería la información de “presencia del accesorio” como posible sinapomorfía. Otra opción es desdoblar el carácter en a) accesorio: ausente [0], presente [1] y b) forma del accesorio: triangular [0], rectangular [1]. La última opción es preferida debido a que se tiene en cuenta el dato de “presencia del accesorio” como una posible sinapomorfía.

	NO ORDENADO	AUSTENTE / PRESENTE	FORMA
	0	0	-
	1	1	0
	2	1	1

CASO 2: e. g. Desarrollo de la cresta masetérica [c. 22] (en serie *medialis* es sin desarrollo o escasamente desarrollada)

Supongamos que tenemos los taxones A, B y C. El taxón A es una circunferencia sin ningún accesorio. El Taxón B es una circunferencia que tiene un accesorio triangular muy pequeño. Por último el taxón C es una circunferencia con un accesorio triangular muy grande. Los caracteres en este caso pueden codificarse como ordenados debido a que se observa grados progresivos de similitud. Otra opción es desdoblar el carácter en a) accesorio: ausente [0], presente [1] y b) tamaño del accesorio: ausente o poco desarrollado [0], muy grande [1]. En este caso se observan homologías compartidas por dos o más estados contiguos de caracteres (ej. 1 y 2) de un carácter dado, no compartido por otros caracteres (ej. 0). Cuando se da esta situación los caracteres se pueden tratar como ordenados. Ambas codificaciones son exactamente equivalentes desde el punto de vista computacional porque el desdoblamiento representa una recodificación binaria aditiva del carácter multiestado ordenado.

	ORDENADO	AUSTENTE / PRESENTE	TAMAÑO
	0	0	0
	1	1	0
	2	1	1

#### 4.3. 1.b. Consideraciones acerca de matrices con entradas faltantes

Una matriz de datos puede presentar entradas faltantes debido a datos faltantes y/o a datos inaplicables. Los datos inaplicables son introducidos en un análisis durante la primera etapa de evaluación de homologías (homología primaria *sensu* Pinna, 1991) cuando no hay un equivalente topológico para establecer la homología. Los algoritmos de los programas para análisis cladísticos, tratan a los dos tipos de entradas faltantes de la misma manera, por eso, a continuación se utilizará el término *missing data* para hacer referencia tanto a datos inaplicables como a datos faltantes.

Los *missing data* han sido considerados, por los paleontólogos, como un problema, porque las relaciones entre los taxones para los cuales se establecieron pocas homologías pueden ser difíciles de resolver (Wilkinson, 1995; Grande y Bemis, 1998; Kitching *et al.*, 1998). Cuando los taxones que se conocen incompletamente (*e. g.* fósiles) son incorporados en una matriz con otros taxones, el análisis puede resultar en un gran número de cladogramas igualmente parsimiosos, de los cuales se obtenga un consenso estricto pobremente resuelto. Una de las estrategias que suele utilizarse para solucionar estos problemas, es excluir taxones completos del análisis filogenético (Wilkinson, 1995; Kitching *et al.*, 1998). Sin embargo, no es conveniente excluir taxones del análisis, porque la información contenida en los mismos no está correlacionada necesariamente con el grado de información total contenida en la matriz. Además, la falta de resolución puede ocurrir por conflicto de caracteres y no a los *missing data* (Kearney, 2002). Otra estrategia empleada es excluir caracteres con una alta proporción de *missing data*; pero removiendo caracteres se remueven datos que pueden ser potencialmente informativos de sinapomorfías (Kearney, 2002; Kearney y Clark, 2003). Por otro lado, el hecho de agregar caracteres, nunca puede empeorar el problema (por más entradas faltantes que presente)

Kearney (2002) propuso que la escasa resolución en un consenso estricto es causada por taxones inestables debido a conflicto de caracteres, *missing data* o ambos, y no únicamente a *missing data*. Pol y Escapa (2009) están de acuerdo

con Kearney (2002) y explican que la presencia de ramas inestables en un análisis filogenético son problemáticas, no sólo por representar incertidumbre en las afinidades de algunos taxones, sino también porque pueden producir un consenso estricto colapsado que oscurece las relaciones de otros taxones estables. Sin embargo, estos autores, consideran que dichos problemas no justifican la exclusión de taxones o caracteres del análisis, ya que pueden brindar información relevante para entender las relaciones de grupos enteros. A su vez, Pol y Escapa (2009) propusieron un método para descubrir fácilmente los taxones inestables en el set de árboles, y una vez identificado el taxón problemático, propusieron un protocolo para evaluar la causa subyacente de su inestabilidad filogenética (*i. e.* falta de información o carácter conflictivo) e identificar el carácter particular involucrado en el problema. Ambos procedimientos se aplican en el presente trabajo de tesis con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008a,b)

A modo de conclusión, los *missing data* representan lo desconocido y no deben verse como un impedimento para considerar la evidencia disponible en análisis filogenéticos, ni usados como justificación para excluir taxones o caracteres (Kearney y Clark, 2003; Wiens, 2003). Además, es aconsejable ampliar el muestreo taxonómico del análisis filogenético dado que aumenta el contenido empírico y la puesta a prueba de hipótesis filogenéticas alternativas (Grant y Kluge, 2003; Pol y Escapa, 2009).

#### 4.3.2. Lista de caracteres

**(1) Longitud del diastema superior** (Lámina 4.1.): Igual o más largo que la serie molariforme (0); más corto que la serie molariforme (1).

Kramarz (2001; 2005) propuso “Longitud del diastema”. Quintana (1998) toma “serie molar superior de igual longitud o de menor longitud que el diastema”. En este trabajo se toma la “Longitud del diastema superior” porque es menos cóncavo que el diastema inferior y por lo tanto la medida está menos distorsionada. El diastema se mide como “la menor distancia entre el punto más anterior del borde del alvéolo del P4 y el punto más posterior del borde del alvéolo del incisivo del mismo lado, en vista ventral” (Contreras y Contreras, 1984). La serie P4-M3 se mide como “la menor distancia entre el punto más anterior del borde del alvéolo del P4 y el punto más posterior del borde del alvéolo del M3”. Dentro de los Caviioidea *s. s.*, *H. hydrocheris*, *C. cavinus* y *M. elegans* presentan el diastema “más corto que la serie dentaria” mientras que los demás taxones de este grupo lo presentan “igual o más largo que la serie dentaria” (e. g. “*E.*” *fissa*).

**(2) Foramen mentoniano** (Lámina 4.2): ausente (0); presente (1).

La mayoría de los caviomorfos presenta el foramen mentoniano ubicado en la parte anterior del dentario. Los equímidos post-Colhuehuapense (e. g. *P. poliopus*) y *A. paca* no presentan foramen mentoniano. Los otros taxones analizados sí lo presentan (e. g. “*L.*” *propheticus*, “*E.*” *excavata*, *D. patagonum*).

**(3) Ubicación del foramen mentoniano en la región anterior del dentario** (Lámina 4.2): ubicado cerca del margen dorsal del dentario y abierto dorso-lateralmente (0); ubicado en el punto medio dorso-ventral de la superficie lateral del dentario y abierto lateralmente (1).

Tomado de Kramarz (2001; 2005). Dentro de los Caviioidea *s. s.*, *C. aperea*, Sp Nov. 1 y todos los “eocárdidos” presentan el foramen mentoniano en posición dorsolateral (e. g. “*L.*” *propheticus*, “*E.*” *excavata*). Mientras que el resto

de cávidos e hidroquéridos presentan este foramen en posición lateral (e. g. *D. patagonum*).

**4) Posición del foramen mandibular** (Lámina 4.3): por detrás del m3 (0), a nivel del m3 por debajo de la línea alveolar (1).

El foramen mandibular conduce la rama mandibular del nervio trigémino (V par craneal). Se ubica en diferentes posiciones según el grupo taxonómico; su posición se asoció a la mayor o menor longitud del incisivo. En *P. poliopus*, *D. azarae*, *N. australis* y *A. paca* el foramen mandibular se encuentra por detrás del m3. En Caviioidea *s. s.* tanto fósiles como actuales, el foramen mandibular siempre se ubica por debajo del m3, aunque la longitud del incisivo es variable (e. g. "*L.*" *propheticus*, Sp Nov. 2, *D. patagonum*).

**(5) Grado de procumbencia de la sínfisis** (Lámina 4.4): bajo, cuando forma con la pared anterior del alvéolo del p4, un ángulo menor a 85° (0), medio, forma con la pared anterior del alvéolo del p4, un ángulo que varía entre 88-92° (1), alto, forma con la pared anterior del alvéolo del p4, un ángulo mayor a 95° (2).

La procumbencia de la sínfisis es el grado de elevación de la misma. En *P. poliopus*, *D. azarae*, *N. australis* y *A. paca* es bajo, es decir, que la sínfisis se eleva con un pequeño ángulo en relación al borde alveolar. En los "eocárdidos" (e. g. *S. erro*) y los cavinós la sínfisis presenta procumbencia media; en *K. rupestris* la condición no es tan clara y presenta un estado intermedio entre procumbencia media y alta, por eso se lo codifica como ambiguo. En *Dolichotis* e Hydrochoeridae el grado de procumbencia es alto, es decir que el ángulo de elevación de la sínfisis respecto al nivel alveolar es alto. Este carácter se considera Ordenado.

**(6) Proyección póstero-ventral del extremo posterior de la sínfisis mandibular ("chin") en vista lateral** (Lámina 4.5): bien desarrollada, formando una punta expuesta en vista lateral (0), moderadamente desarrollada formando una protuberancia pequeña que se proyecta ventralmente y está

ligeramente expuesta en vista lateral (1), carece de una proyección postero-ventral de la sínfisis mandibular (2).

Se llama “chin” a la proyección póstero-ventral del extremo posterior de la sínfisis mandibular. En *P. poliopus* el “chin” forma una protuberancia pequeña en vista lateral (estado 1). En los “eocárdidos” el “chin” puede formar una protuberancia pequeña en vista lateral (e. g. “*Luantus*”; estado 1) o estar bien desarrollado (e. g. “*E.* montana, estado 0). En cávidos puede estar bien desarrollado (e. g. *Cavia*, estado 0), formar una pequeña protuberancia (e. g. *Microcavia*, estado 1) o carecer de proyección posterior de la sínfisis mandibular (e. g. *Kerodon* y *Dolichotis*, estado 2).

**(7) Histicognatía:** muy histicognato (0), moderadamente histicognato (1), ligeramente histicognato (2).

Los Cavoidea s. s. se caracterizan por su leve histicognatía, evidenciada por una fosa histicognata superficial y porque la extraversión del proceso angular respecto al incisivo es solo ligera. En este análisis se codifica a los taxones que presentan mayor histicognatía como “muy histicognatos” (*P. poliopus*). En este caso la fosa histicognata es profunda y la extraversión del proceso angular es pronunciada. Dentro de los Cavoidea s. s., se codifica “moderadamente histicognatos” a “*Luantus*”, “*C.* leucoreios”, “*A.* punctus (la fosa histicognata es moderadamente profunda y la extraversión del proceso angular no es tan pronunciada como en *P. poliopus*) y “ligeramente histicognatos” a los taxones que presentan la menor histicognatía (e. g. *Dolichotis*, Sp. Nov. 1) donde la fosa histicognata es superficial y la extraversión del proceso angular es leve. Este carácter se considera Ordenado.

**(8) Reborde labial del cóndilo en vista posterior** (Lámina 4.6): proyectándose lateralmente con respecto a la pared del dentario, formando una protuberancia pequeña (0), carece de una protuberancia distintiva y es continuo con la pared del dentario (1).

Sobre el lado labial del cóndilo se observa un reborde donde se inserta el músculo *masseter posterior* (Woods y Howland, 1979). Este reborde puede ser

formar una protuberancia como en *P. poliopus*, *M. australis*, *K. rupestris*, *C. aperea* y *G. musteloides* (estado 0); o puede ser continuo con la pared del dentario sin formar protuberancia, como se observa en *Dolichotis* e *Hydrochoerus* (estado 1). Entre los “eocárdidos”, los únicos materiales que presentan el cóndilo preservado son “*E.*” *montana* (YPM PU 15372) y *S. erro* (YPM PU 15648) figurado por Scott (1905). En “*E.*” *montana* el reborde labial del cóndilo es continuo con la pared del dentario sin formar protuberancia, mientras que en *S. erro* es continuo con la pared del dentario sin formar protuberancia.

**(9) Reborde medial del cóndilo en vista posterior:** proyectándose medialmente, formando una repisa que sobresale de la superficie medial del dentario (0), pobremente desarrollado proyectándose medialmente formando una pequeña protuberancia con respecto a la pared medial del dentario (1).

Sobre la superficie medial del cóndilo se observa un reborde donde se inserta el músculo *pterygoideus externus* (Woods y Howland, 1979). En *P. poliopus*, *M. australis*, *C. aperea*, *G. musteloides* y *K. rupestris* presentan el estado 0. Mientras que en *D. azarae*, *Dolichotis* e *Hydrochoerus* muestran el estado 1.

**(10) Forma del proceso postcondíleo, en vista lateral** (Lámina 4.6): anguloso, formando un ángulo de aproximadamente 90° (0), redondeado (1).

El músculo *masseter posterior* se inserta sobre la superficie lateral del proceso postcondíleo y parte del músculo *pterygoideus externus* se inserta sobre la cara medial de este proceso (Woods y Howland, 1979). La forma del proceso postcondíleo es angulosa en *P. poliopus*, *C. aperea* y *K. rupestris*, mientras que en los otros Caviioidea s. s., *A. paca*, y *D. azarae* es redondeado.

**(11) Longitud del proceso postcondíleo** (Lámina 4.7): “largo”, igual o más largo que la longitud antero-posterior del cóndilo (0); “corto” más corto que la longitud anteroposterior del cóndilo (1).

El proceso postcondíleo se extiende posteriormente y es “largo” en *P. poliopus*, *D. azarae* y *K. rupestris*, mientras que en los otros Caviioidea s.s. y *A. paca* es “corto”.

**(12) Altura del proceso coronoides en relación al cóndilo** (Lámina 4.12): ubicado al mismo nivel dorso-ventral del cóndilo (0), ubicado más bajo dorso-ventralmente que el cóndilo (1).

El músculo *temporalis pars posterior* se inserta a través de un tendón sobre el proceso coronoides (Woods y Howland, 1979). En *P. poliopus*, *O. chapadmalense*, *Dolichotis*, *Hydrochoerus*, *G. musteloides* y *S. erro* el proceso coronoides se encuentra ubicado al mismo nivel dorso-ventral del cóndilo (estado 0); mientras que en el resto de los Caviioidea s. s. ubicado más bajo dorso-ventralmente que el cóndilo (estado 1).

**(13) Extremo dorsal del proceso coronoides** (Lámina 4.9): convexo (0), recto (1), cóncavo (2).

En *P. poliopus* y *A. paca* el borde anterior del proceso coronoides es convexo (estado 0); en *M. australis*, *G. musteloides*, *K. rupestris*, *C. aperea*, *O. chapadmalense* e *Hydrochoerus* es recto (estado 1); en *D. azarae* y *Dolichotis* es cóncavo (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(14) Extremo dorsal del proceso coronoides** (Lámina 4.10): terminado en punta y proyectado postero-dorsalmente (0), terminado en punta y proyectado dorsalmente (1); romo (2).

En *P. poliopus* y *Dolichotis* el extremo dorsal del proceso coronoides es puntiagudo y proyectado postero-dorsalmente (estado 0). En *K. rupestris* es puntiagudo pero orientado dorsalmente (estado 1). En *D.azarae*, *O. chapadmalense* e *Hydrochoerus* es romo (estado 2).

**(15) Posición dorso-ventral de la muesca mandibular** (Lámina 4.10): ubicado por encima de la superficie oclusal de la serie dentaria (0), ubicado a la

misma altura de la superficie oclusal de la serie dentaria (1), ubicado por debajo de la serie dentaria (2).

La muesca mandibular es el borde que se encuentra entre el proceso coronoides y el cóndilo. *P. poliopus*, *G. musteloides*, *Dolichotis*, *A. paca* y *D. azarae* presentan la muesca por encima de la serie dentaria. En *Hydrochoerus* se encuentra a la misma altura que la serie dentaria, mientras que en *K. rupestris*, *M. australis* y *C. aperea* se encuentra por debajo de la serie dentaria. Este carácter se considera Ordenado.

**(16) Forma de la muesca mandibular** (Lámina 4.11): cóncava (0), casi recta (1).

En todos los cánidos actuales (excepto *G. musteloides*), *Hydrochoerus*, *P. poliopus* y *A. paca* la muesca mandibular es cóncava (estado 0); en *G. musteloides* y en *D. azarae* es recta (estado 1).

**(17) Posición dorso-ventral del punto más anterior de la muesca lunar** (Lámina 4.12): bajo, ubicado ventral al punto medio dorso-ventral del dentario (entre el borde ventral del dentario y el cóndilo) (0); central, ubicado aproximadamente en el punto medio dorso-ventral del dentario (1); alto, ubicado por encima del punto medio dorso-ventral del dentario (2).

La muesca lunar es la que se forma en la parte posterior del cuerpo mandibular, entre el proceso postcondíleo y el proceso angular. *P. poliopus* muestra el estado 0; *D. minuscula*, *O. chapadmalense*, *K. rupestris* y *M. australis* estado 1; *Hydrochoerus*, *C. aperea*, *G. musteloides* y *Dolichotis* presentan el estado 2. Este carácter se considera Ordenado.

**(18) Extensión posterior del proceso angular** (Lámina 4.13): el extremo posterior se ubica al mismo nivel que el proceso postcondíleo (0), el extremo posterior se ubica anteriormente al proceso postcondíleo (1), el extremo posterior se extiende posteriormente al proceso postcondíleo (2).

*P. poliopus* muestra el estado 0; *D. azarae* presenta el estado 1; mientras que *Cavioides s. s.* muestra el estado 2.

**(19) Extensión posterior de los incisivos inferiores** (Lámina 4.3): extendiéndose hasta el nivel del m3 (0), extendiéndose hasta el nivel del lóbulo posterior del m2 (1), extendiéndose hasta el nivel del lóbulo anterior al m2 (2), extendiéndose hasta el nivel del m1 (3).

Los incisivos varían ampliamente en longitud dentro de los caviomorfos y estaría relacionado a los hábitos de cada especie. En *P.poliopus* y *D.azarae* el incisivo inferior llega hasta el m3 (estado 0). En *Asteromys*, “*Luantus*”, *C. aperea*, *G. musteloides*, “*E.*” *montana* y en *Sp. Nov. 1* el incisivo se extiende hasta el lóbulo posterior al m2 (estado 1). En *O. chapadmalense*, *Dolichotis* y “*E.*” *excavata* el incisivo se extiende hasta el lóbulo anterior al m2 (estado 2). Mientras que en *Hydrochoerus* y *K. rupestris* llega hasta el m1 (estado 3). Este carácter se considera Ordenado.

### **Homología de crestas mandibulares**

Los roedores Hystricognathi se caracterizan por una alta especialización mandibular causada por modificaciones relacionadas con la inserción de los músculos maseteros. Justamente la condición histricognata consiste en la distorsión del proceso angular hacia afuera con respecto al alvéolo del incisivo (Ellerman, 1940; Hoffstetter, 1975). Woods (1972) y Woods y Howland (1979) identificaron a la cresta masetérica mandibular como sitio de inserción de dos importantes músculos en roedores caviomorfos: el músculo *masseter lateralis pars anterior* y el músculo *masseter superficialis pars principalis*. El primero se inserta dorsal y lateralmente a la cresta masetérica, mientras que el segundo se inserta ventralmente a dicha cresta. En los roedores caviomorfos (excepto Caviidae+Hydrochoeridae) la cresta masetérica está siempre claramente desarrollada (e. g.: *Proechimys poliopus*, *Dasyprocta azarae*, *Agouti paca*) y está unida a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (Fig. 2.3.A).

La mandíbula de los roedores caviomorfos posee, además, otra cresta dirigida horizontalmente que limita dorsalmente la fosa masetérica (Verzi, 1994) y es el sitio de inserción del músculo *masseter medialis* (Woods y Howland,

1979). Esta cresta es de grosor, extensión y profundidad variable (e.g.: *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca*), y permanece aislada de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*. Caviidae e Hydrochoeridae muestran una condición derivada diferente a la de otros caviomorfos. En estas formas la cresta masetérica es muy suave (e. g. *M. australis*, *G. musteloides*, *K. rupestris*, *C. aperea*; Fig. 2.3.B) o no se desarrolla (e. g. *D. patagonum*, *D. salinicola*, *H. hydrocheris*). Sin embargo, Woods (1972) confirmó que en *Cavia* la cresta masetérica o la zona ventral y ventro posterior de la mandíbula es el sitio de inserción del músculo *masseter lateralis* y por lo tanto homóloga de la cresta masetérica (Miller y Gidley, 1918; Woods y Howland, 1979), lo que fue corroborado en esta tesis a partir de disecciones realizadas en *D. patagonum* y *C. aperea* (Pérez, enviado JVP). A diferencia de la condición en otros caviomorfos, en Caviidae+Hydrochoeridae esta cresta permanece aislada de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*. La cresta horizontal de los cávidos e hidroquéridos está muy desarrollada y, a diferencia de otros caviomorfos, en estas dos familias está unida en su extremo anterior a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (Fig. 2.3.B).

Si bien las homologías de estas crestas fueron correctamente establecidas en trabajos neontológicos centrados en la musculatura de roedores caviomorfos (Woods, 1972; Woods y Howland, 1979), la identificación de estas crestas fue erróneamente interpretada por diversos autores en el estudio de formas fósiles de la familia “Eocardiidae”, Caviidae e Hydrochoeridae (Ameghino, 1887, 1902; Scott, 1905; Kraglievich, 1930; Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982; Kramarz, 2006). En los “eocárdidos” protohypsodontes como *Asteromys punctus* o “L.” *propheticus*, la cresta masetérica forma una cresta desarrollada que no alcanza a proyectarse respecto a la superficie lateral del dentario [carácter 22 (1)]; en los euhypsodontes santacrucenses como “E.” *montana*, está bien desarrollada, formando un estante que se proyecta lateralmente con respecto a la superficie lateral del dentario [carácter 22 (0)], mientras que en los “eocárdidos” euhypsodontes colloncurenses como “E.” *robusta* la cresta es como en “L.” *propheticus* [carácter 22 (1)]. En los “eocárdidos” esta cresta permanece

unida a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*, recordando la condición plesiomórfica de otros caviomorfos (e. g. *D. azarae*, *A. paca*). La cresta horizontal de los “eocárdidos” siempre es evidente, pero reducida [carácter 26 (0)] en “*A.*” *punctus* y presente como una suave y amplia cresta [carácter 26 (1)] en “*Luantus*”, que son formas más antiguas y tradicionalmente consideradas como más primitivas; mientras que, en formas más derivadas y recientes (e. g., “*Eocardia*”) es una cresta conspicua, formando un estante proyectado lateralmente y sin formar una fosa dorsal [carácter 26 (2)]. La cresta horizontal permanece separada de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*. Es decir, que los “eocárdidos” presentan la misma disposición de la muesca respecto a las crestas masetérica y horizontal que Caviomorpha, excepto Caviidae e Hydrochoeridae.

En Sp. Nov. 1 el área de inserción del músculo *masseter lateralis* es lisa y no se desarrolla una cresta masetérica en la parte conocida de la mandíbula; no hay ningún espécimen que presente el proceso angular. La condición de Sp. Nov. 1 podría ser como la morfología de algunos cávidos (e. g. *G. musteloides* o *K. rupestris*) en los cuales no se desarrolla cresta masetérica en la parte anterior al proceso angular, pero más posteriormente se hace evidente. En *O. chapadmalense* y *D. patagonum*, la cresta es casi imperceptible en toda su longitud. Mientras que en los “eocárdidos” la cresta masetérica es conspicua en toda su longitud. En Sp. Nov. 1 la cresta horizontal, se extiende hacia adelante hasta por debajo del m2 y la fosa es más profunda de lo que se observa en los “eocárdidos” (e. g., “*A.*” *punctus*, “*L.*” *propheticus*, “*E.*” *montana*), pero más superficial que en los cávidos e hidroquéridos. Es decir que Sp. Nov. 1 muestra una morfología intermedia entre la condición característica de los “eocárdidos” y la morfología derivada de los cávidos e hidroquéridos. La mMpi es conspicua, ancha y se encuentra en posición anterodorsal y aislada tanto de la cresta masetérica como de la cresta horizontal, este es un carácter autapomórfico de Sp. Nov. 1 y contrasta con la condición generalizada de los “eocárdidos” (y otros caviomorfos no Caviidae+Hydrochoeridae) donde la muesca está aislada de la cresta horizontal, pero está unida a la cresta masetérica, y de

Caviidae+Hydrochoeridae, en los que la muesca está aislada de la cresta masetérica pero está unida a la cresta horizontal.

**(20) Ubicación de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (mMpi) con respecto a la serie dentaria** (Lámina 4.14): ubicada por debajo de la serie dentaria entre p4 y m1 (0), ubicada por debajo del m1 (1), ubicada por debajo de la serie dentaria entre m1 y m2 (2).

La muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (Woods y Howland, 1979) varía en posición, tamaño y profundidad, según el grupo taxonómico. En *P. poliopus* la muesca se encuentra ubicada por debajo de la serie dentaria entre el p4 y el m1 (estado 0). En *C. aperea*, *G. musteloides*, *M. australis*, *K. rupestris* e *Hydrochoerus* se encuentra por debajo del m1 (estado 1). *Sp. Nov. 1*, *Dolichotis* y *D. azarae* la presentan entre m1 y m2 (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(21) Muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (mMpi)** (Lámina 4.15): unida a la cresta masetérica (0); aislada, ubicada entre la cresta masetérica y la cresta horizontal (1); unida a la cresta horizontal (2).

Todos los caviomorfos, excepto Caviidae e Hydrochoeridae, presentan la (mMpi) unida a la cresta masetérica (estado 0), presentan dicho estado *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca* y todos los “eocárdidos”. Los cávidos e hidroquéridos presentan la mMpi separada de la cresta masetérica y unida a la cresta horizontal. La *Sp. Nov. 1* presenta a la muesca aislada de ambas crestas. Este carácter se considera Ordenado.

**(22) Desarrollo de la cresta masetérica** (Lámina 4.16): bien desarrollada, formando un estante que se proyecta lateralmente con respecto a la superficie lateral del dentario (0), formando una cresta desarrollada que no alcanza a proyectarse respecto a la superficie lateral del dentario (1), ausente o pobremente desarrollada como una cresta baja y delgada (2).

La cresta masetérica es el sitio de inserción del músculo *masseter lateralis* (Woods y Howland, 1979). En los caviomorfos generalmente es bastante desarrollada, pero hay diferentes grados de desarrollo. En *P. poliopus*, *D. azarae*, "*E.*" *montana*, "*E.*" *excavata* y *S. erro* esta cresta está bien desarrollada (estado 0). En *A. paca*, *N. australis*, "*A.*" *punctus*, "*L.*" *initialis*, "*L.*" *minor*, "*L.*" *propheticus*, "*L.*" *toldensis*, "*C.*" *simpsoni*, "*C.*" *leucoreios*, "*E.*" *fissa* y "*E.*" *robusta* presenta el estado 1. En *Sp. Nov. 1*, cávidos e hidroquéridos, la cresta masetérica es escasamente desarrollada o ausente (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(23) Forma de la cresta lateral sensu Woods, 1972** (Lámina 4.17): recta, proyectándose antero-ventralmente desde la base del proceso coronoides (0), redondeada, desviándose antero-ventralmente desde la base del proceso coronoides (1).

En esta cresta se inserta parte del músculo *masseter medialis pars anterior* (Woods, 1972). En *P. poliopus*, *N. australis*, Caviidae e Hydrochoeridae esta cresta es recta (estado 0). En los "eocárdidos" y *Sp. Nov. 1* la cresta lateral es redondeada (estado 1).

**(24) Origen anterior de la cresta masetérica con respecto a la serie dentaria** (Lámina 4.18): localizada debajo del m1 (0), localizada debajo del m2 (1), localizada debajo del m3 o posterior al m3 (2).

*P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca* y "*A.*" *punctus* muestran el estado 0; *D. minuscula*, "*C.*" *leucoreios*, "*L.*" *minor*, "*L.*" *propheticus*, "*E.*" *fissa*, "*E.*" *montana*, "*E.*" *excavata*, "*E.*" *robusta* y *S. erro* presentan el estado 1; Hydrochoeridae y otros cávidos muestran el estado 2. Este carácter se considera Ordenado.

**(25) Extensión posterior de la cresta horizontal, en vista lateral** (Lámina 4.19): extendiéndose hasta el margen anterior del cóndilo mandibular (0), extendiéndose, aproximadamente, hasta el punto medio antero-posterior del cóndilo mandibular (1), extendiéndose hasta el margen posterior del cóndilo mandibular (2).

*P. poliopus*, *D. azarae*, *N. australis*, “*E.*” *montana*, *D. minuscula*, *C. aperea*, *M. australis* y *K. rupestris* presentan el estado 0; *A. paca*, *S. erro*, *O. chapadmalense*, *Hydrochoerus* y *Dolichotis* muestran en el estado 1; *G. musteloides* presenta el estado 2. Este carácter se considera Ordenado.

**(26) Desarrollo de la cresta horizontal** (Lámina 4.19): ausente o extremadamente reducida (0), presente como una suave y amplia cresta (1), presente como una cresta conspicua, formando un estante proyectado lateralmente y sin formar una fosa dorsal (2), bien desarrollada, formando un estante proyectado lateralmente y originando una fosa en su superficie dorsal (3).

Esta cresta es el sitio de inserción del músculo *masseter medialis* y en los caviomorfos varía en el grado de desarrollo. *P. poliopus*, *D. azarae*, *N. australis*, muestran el estado 0; *A. paca*, “*A.*” *punctus*, “*C.*” *leucoreios*, presentan el estado 1; “*L.*” *propheticus*, “*E.*” *montana*, “*E.*” *fissa*, “*E.*” *excavata*, “*E.*” *robusta* presentan el estado 2; mientras que cávidos, hidroquéricos y *Sp. Nov. 1*, muestran el estado 3. Este carácter se considera Ordenado.

**(27) Profundidad de la fosa ubicada dorsalmente a la cresta horizontal con respecto a la profundidad dorso-ventral de la mMpi:** mMpi más profunda que la fosa dorsal (0), fosa dorsal más profunda que la mMpi (1), mMpi y fosa igualmente profundas (2).

La mMpi tiene distintos grados de profundidad. Lo mismo sucede con la porción dorsal de la fosa masetérica, delimitada por la cresta horizontal. Se definen tres estados para evaluar la profundidad relativa de la muesca respecto a la fosa. *P. poliopus*, *D. azarae*, *N. australis* y *G. musteloides* presentan la muesca más profunda que la fosa (estado 0). *A. paca*, “*C.*” *leucoreios*, “*L.*” *propheticus*, *D. minuscula*, *C. aperea* y *M. australis* presentan la fosa más profunda que la muesca (estado 1). Los otros “eocárdidos”, cávidos, hidroquéricos y *Sp. Nov. 1* presentan mMpi y fosa igualmente profundas (estado 2).

**(28) Fosa histicognata:** profunda (0), moderada (1), superficial (2).

La fosa histricognata se encuentra ubicada en el lado medial de la mandíbula en la mitad posterior y entre el cuerpo mandibular y el alvéolo incisivo. Se forma a raíz de la extraversión del proceso angular (Woods, 1972). Esta fosa es profunda en *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca* y *N. australis* (estado 0). Es moderada en *K. rupestris*, *C. aperea*, *G. musteloides*, *M. australis*, “A.” *punctus* y “L.” *propheticus* (estado 1). Mientras que en los otros “eocárdidos”, cávidos, hidroquéridos y Sp. Nov. 1 la fosa histricognata es superficial (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(29) Protuberancias alveolares** (Lámina 4.20): ausentes (0), escasamente desarrolladas (1), muy desarrolladas (2).

Las protuberancias alveolares son prominencias ventrales de algunos alvéolos molariformes que se proyectan ventralmente desde la superficie ventral del dentario en especies protohipsodontes y euhipsodontes. Sin embargo no todas las especies euhipsodontas presentan estas protuberancias. *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca*, *N. australis*, “A.” *punctus*, “C.” *leucoreios*, “L.” *initialis*, “L.” *minor*, “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis*, “E.” *excavata*, *S. erro*, *Phugaterium novum*. *H. hydrocheris*, *K. rupestris*, *M. australis* no presentan protuberancias alveolares (estado 0). *D. minuscula*, *G. musteloides*, “E.” *fissa* y Sp. Nov. 1 presentan protuberancias alveolares suaves o poco desarrolladas (estado 1). Mientras que “E.” *montana*, *O. chapadmalense*, *Cardiomys*, *C. aperea* y *Dolichotis* presentan estas prominencias muy desarrolladas (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(30) Grado de hipsodoncia** (Lámina 4.28 y ver figura 4.14): ligeramente hipsodonte, tiene raíz y la longitud anteroposterior de la superficie oclusal es más larga que la altura de la corona (0), mesodonte, tiene raíz y la longitud anteroposterior de la superficie oclusal es aproximadamente igual a la superficie de la corona (1), protohipsodonte, tiene raíz y la longitud de la superficie oclusal es menor que la mitad de la altura de la corona (2), euhipsodonte, carecen de raíz (3).

El estado “ligeramente hipsodonte” se refiere a un grado de hipsodoncia mayor que braquiodonte pero que no llega a ser mesodonte, y se define así el estado que presenta *P. poliopus* (estado 0). Por otro lado, *D. azarae*, *A. paca*, “*A.*” *punctus*, “*L.*” *initialis*, son mesodontes (estado 1). “*C.*” *simpsoni*, “*C.*” *leucoreios*, “*L.*” *minor*, “*L.*” *propheticus*, “*L.*” *toldensis* y *Phanomys* son protohipsodontes (estado 2). Los otros “eocárdidos”, Caviidae e Hydrochoeridae son euhipsodontes (estado 3). Este carácter se considera Ordenado.

**(31) Forma de los lóbulos de los molariformes, en vista oclusal** (ver figura 4.15): sin formar lóbulos (0), dientes compuestos de dos lóbulos triangulares (1), dientes formados por dos lóbulos acorazonados (2), dientes formados por dos lóbulos laminares, el posterior formado por una sola lámina (3), dientes formados por dos lóbulos laminares, el posterior formado por al menos cuatro láminas (4).

Los roedores Cavoidea s. s. presentan molariformes con dos lóbulos o prismas. Sin embargo, su forma puede variar presentando molares con dos lóbulos triangulares (estado 1; “*A.*” *punctus*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *minor*, “*L.*” *propheticus*, “*L.*” *toldensis*), lóbulos acorazonados (estado 2: “*E.*” *montana*, “*E.*” *fissa*, “*E.*” *excavata*, “*E.*” *robertoi*, “*E.*” *robusta*, *M. elegans*, *Schistomys*, *Dolichotis*), lobulados laminares, el lóbulo posterior con una lámina (estado 3; *Cavia*) y lobulado laminar, el posterior con cuatro láminas (*Hydrochoerus hydrocheris*, *Phugatherium novum*).

**(32) Constricción del ápice en cada lóbulo de los molares** (Lámina 4.21): ausente (0), pobremente desarrollada, con el ápice de los lóbulos formando una pequeña constricción (1), bien desarrollada, la constricción está presente en ambos lóbulos de cada molar (2).

En *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca*, “*A.*” *punctus* y “*C.*” *simpsoni* para este carácter el estado es ausente (estado 0) porque no aparece ninguna constricción. *D. minuscula*, *P. pridiana*, *P. novum*, “*C.*” *leucoreios*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *minor*, “*L.*” *propheticus* presentan la constricción del ápice en cada lóbulo pobremente

desarrollada. *Orthomyctera* y *Dolichotis*, por ejemplo, presentan la constricción de cada lóbulo bien desarrollada. En "*L.* *toldensis*, *Phanomys*, "*E.* *montana*, por ejemplo, la constricción varía en cada lóbulo de cada molar o entre molares de un mismo individuo, por eso se codifica como estados [12].

**(33) Extensión transversal del hipofléxido** (Lámina 4.21): transversalmente más corto que la mitad de la corona (0); se extiende desde el margen hasta el punto medio transverso de la corona (1), se extiende más allá del punto medio transverso de la corona (2).

Este carácter presenta el estado 0 en *P. poliopiopus*, *D. azarae*. En "*A.* *punctus*, "*L.* *initialis*, "*L.* *minor*, "*L.* *propheticus* muestran el estado 1; mientras que en los demás taxones incluidos en este análisis presentan el estado 2. Este carácter se considera Ordenado.

**(34) Hipoflexo/ido, en vista oclusal** (Lámina 4.21): muy estrecho y corto (0), en forma de V (2), estrecho y muy extenso (3), en forma de embudo (4).

El hipoflexo/ido en *P. poliopus*, *D. azarae* y *A. paca* es corto transversalmente y muy estrecho (estado 0). En "*A.* *punctus*, "*L.* *initialis*, "*L.* *minor*, "*L.* *propheticus* y "*L.* *toldensis* tiene forma de V, es decir es ancho externamente y poco profundo transversalmente (estado 1). En *Phanomys*, en los "eocárdidos" euhiposodontes, *P. pridiana*, *K. rupestris* y *C. aperea* el hipoflexo/ido es estrecho y muy extenso transversalmente (estado 2). En *D. minuscula*, *O. chapadmalense*, *P. novum*, *H. hydrocheris*, *C. cavinus* y *Dolichotis* el hipoflexo/ido tiene forma de embudo, es decir es ancho externamente, y luego se hace más estrecho y es transversalmente profundo.

**(35) Surco longitudinal sobre la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores** (Lámina 4.21): ausente (0), un surco opuesto al hipoflexo/ido (1), un surco en el lóbulo posterior (2), un surco en cada lóbulo (3).

*P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca*, *N. australis*, "*A.* *punctus*, "*C.* *simpsoni*, "*L.* *initialis* y "*L.* *minor* no presentan surco longitudinal (estado 0). *D. minuscula*

presenta un surco en el lóbulo posterior (estado 1). “C.” *leucoreios*, “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis*, *Phanomys*, “E.” *montana*, “E.” *fissa*, “E.” *excavata*, “E.” *robertoi*, “E.” *robusta*, *Schistomys*, *Matiamys*, Sp. Nov. 1, *P. pridiana*, *O. chapadmalense*, *C. aperea*, *G. musteloides*, *M. australis* y *Dolichotis* presentan un surco opuesto al hipoflexo/ido (estado 2). *C. cavinus* y *K. rupestris* presentan un surco longitudinal en cada lóbulo (estado 3).

**(36) Cresta de dentina en el centro de cada lóbulo** (Lámina 4.22): ausente (0), presente (1).

En todos los Caviidae fósiles y actuales, se observa la presencia de una cresta de dentina en la zona media de cada lóbulo (estado 1), en sentido transverso, que es sobre todo muy evidente en *D. patagonica*, mientras que en *Cavia* es suave. Esta cresta no se observa en Sp. Nov. 1, *H. hydrocheris*, *K. rupestris* ni en los “eocárdidos” (estado 0).

**(37) Longitud de p4-m1 en relación con la de m2-m3 (Wood & Patterson, 1959)** (Lámina 4.23): p4-m1 más corto que m2-m3 (0), p4-m1 aproximadamente igual a m2-m3 (1).

Wood y Patterson (1959) utilizaron esta relación para comparar a “A.” *punctus* con “L.” *Luantus* *initialis* y “L.” *propheticus*. En Sp. Nov. 1 y todos los cávidos fósiles y actuales, excepto *M. australis*, la longitud de p4-m1 es igual a la de m2-m3 (estado 1). En *P. poliopus*, *A. paca*, *N. australis*, *M. australis* y todos los “eocárdidos”, excepto “A.” *punctus*, la longitud p4-m1 es menor a la de m2-m3 (estado 0).

**(38) Tamaño relativo de los molariformes inferiores** (Lámina 4.24):  $m1 < m2 < m3$  (0),  $m1 = m2 = m3$  (1).

En *P. poliopus*, *M. australis*, los hidroquéricidos, *N. australis*, todos los “eocárdidos” y Sp. Nov. 1 presentan el tamaño relativo de los molariformes  $m1 < m2 < m3$  (estado 0). El resto de los Caviidae presentan  $m1 = m2 = m3$  (estado 1).

**(39) Tamaño relativo de los molariformes superiores** (Lámina 4.25):  $P4 < M1 < M2$  (0),  $P4 = M1 = M2$  (1).

En *P. poliopus*, *M. australis*, los hidroquéridos, *N. australis*, todos los “eocárdidos” y Sp. Nov. 1 el tamaño relativo de los molariformes es  $P4 < M1 < M2$  (estado 0). El resto de los Caviidae presentan  $P4 = M1 = M2$  (estado 1).

**(40) Recambio del premolar de leche:** sin recambio (0), recambio postnatal (1), recambio prenatal (2).

*P. poliopus* retiene el premolar de leche, como los otros equímidos vivientes (estado 0). Los “eocárdidos”, *D. azarae*, *A. paca* y *N. australis* recambian el premolar en una etapa postnatal (estado 1). Los Caviidae e Hydrochoeridae cambian el premolar en un periodo prenatal, excepto *M. australis* que recambia el premolar luego de nacer (estado 2). Este carácter se considera Ordenado.

**(41) Orientación de la serie molar izquierda y derecha** (Lámina 4.26): paralela una con otra (0), convergente anteriormente (1).

En *P. poliopus*, *D. azarae* y *A. paca* las series dentarias son paralelas (estado 0). Los “eocárdidos”, cávidos, hidroquéridos y Sp. Nov. 1 presentan las series molares convergentes hacia adelante (estado 1).

**(42) Cemento a partir de estadio ontogenético senil** (Lámina 4.28): ausente (0), presente (1)

El cemento está presente en las especies que desarrollan coronas altas (protohypsodontes y euhypsodontes). En *P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca* y “A.” *punctus* no hay cemento en ningún estadio ontogenético. “C.” *simpsoni* y “C.” *leucoreios* no presentan cemento en estadios juveniles y adultos, pero no se conocen individuos seniles, por lo cual no se sabe si en esa etapa aparece el cemento. En “L.” *initialis* y “L.” *minor* el cemento aparece en estadio ontogenético senil. En los demás taxones de Cavoidea s. s. el cemento aparece más tempranamente.

**(43) Cemento a partir de estadio ontogenético adulto joven** (Lámina 4.28): ausente (0), presente (1).

El cemento aparece durante estadio ontogenético adulto-joven en “*L.*” *propheticus*

**(44) Cemento a partir de estadio ontogenético juvenil** (Lámina 4.28): ausente (0), presente (1)

El cemento aparece durante estadio ontogenético juvenil en “*L.*” *toldensis*, *Phanomys*, los “eocárdidos” euhipsodontes, Sp. Nov. 1, Caviidae e Hydrochoeridae.

**(45) Lóbulos en el p4** (Lámina 4.27): dos lóbulos incipientes (0), dos lóbulos bien desarrollados pero careciendo de una proyección anterior (1), dos lóbulos y una prolongación anterior incipiente que no es separada del lóbulo anterior por surco interprismático (2), dos lóbulos y una prolongación anterior desarrollada separada del lóbulo anterior por un surco interprismático bien desarrollado (3), tres lóbulos (4).

*P. poliopus*, *D. azarae*, *A. paca*, “*A.*” *punctus* y Sp. Nov. 2 presentan el premolar inferior con “dos lóbulos incipientes” (estado 0). *N. australis*, “*C.*” *leucoreios*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *minor*, “*L.*” *propheticus*, “*L.*” *toldensis*, *Phanomys*, “*E.*” *fissa*, “*E.*” *excavata* y *Schistomys* presentan el estado 1. *O. chapadmalense*, *C. aperea*, *G. musteloides*, *M. australis* y *D. patagónica* presentan el estado 2. *D. minuscula*, *P. pridiana*, “*E.*” *montana*, “*E.*” *robusta* y Sp. Nov. 1 (estado 3). Mientras que *P. novum*, *Cardiomys*, *H. hydrocheris* y *K. rupestris* presentan el estado 4.

**(46) Distribución del esmalte en molares:** alrededor de toda la corona (0), se interrumpe en la base de la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (1), se interrumpe en la base y esquinas de la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (2), se interrumpe en la base y en dos bandas en la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (3),

se interrumpe en toda la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores, excepto en los flexos/idos opuestos al hipoflexo/ido (4), se interrumpe en toda la pared lingual y esquinas antero y posterolingual de los molares inferiores y pared labial y esquinas antero y posterolabial de los molares superiores (5).

*P. poliopus*, *A. paca*, *D. azarae*, *N. australis*, “*A.*” *punctus* y “*L.*” *initialis* presentan el esmalte homogéneo y continuo alrededor de toda la corona (estado 0). En “*L.*” *propheticus*, se interrumpe en la base de la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (estado 1). En “*L.*” *toldensis*, se interrumpe en la base y dos bandas en la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (estado 2). En Sp. Nov 2 y “*E.*” *robusta* se interrumpe en toda la pared labial de los superiores y lingual de los inferiores, excepto en los flexos/idos opuestos al hipoflexo/ido (estado 3). El esmalte se interrumpe en toda la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores, excepto en los flexos/idos opuestos al hipoflexo/ido en, por ejemplo, *D. minuscula*, *O. chapadmalense*, *P. novum*, *Hydrochoerus*, *M. australis* (estado 4). Mientras que el estado 5 lo presentan, por ejemplo, *Phanomys* o *K. rupestris*.

**(47) Foseta/idas en estadio ontogenético senil** (Lámina 4.28): presentes (0), ausentes (1).

Algunos Caviioidea *s. s.* basales como “*A.*” *punctus* y “*L.*” *initialis* presentan fosetas/idas que persisten hasta estadios ontogenéticos seniles.

**(48) Foseta/idas en estadio ontogenético adulto-joven** (Lámina 4.28): presentes (0), ausentes (1).

En “*L.*” *toldensis* y *Phanomys* las fosetas/idas persisten hasta estadios ontogenéticos adulto-joven.

**(49) Foseta/idas en estadio ontogenético juvenil** (Lámina 4.28): presentes (0), ausentes (1).

Los “eocárdidos” euhipsodontes presentan fosetas/idas únicamente en estadios ontogenéticos juveniles.

**(50) Forma de las fosetas/idas:** alargadas (0), subcirculares (1).

Fosetas/idas alargadas presentan “A.” *punctus*, “L.” *initialis*, “L.” *minor*, “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis* y *Phanomys*. Mientras que los “eocárdidos” euhipsodontes las presentan subcirculares.

**(51) Número de lóbulos en P4:** uno (0), dos (1).

“L.” *initialis*, “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis*, *Phanomys*, “E.” *montana*, “E.” *fissa*, “E.” *excavata*, “E.” *robertoi*, “E.” *robusta* y *M. elegans* presentan un solo lóbulo en el P4. Los demás taxones presentan dos lóbulos en el P4.

**(52) Prolongación posterior del lóbulo posterior del M3** (Lámina 4.27): ausente (0), incipiente (1), desarrollada (2), M3 con múltiples láminas (3)

La prolongación posterior del lóbulo posterior del M3 está ausente en *P. poliopus*, *A. paca*, *D. azarae* y *N. australis*. Es incipiente en “C.” *leucoreios*, “L.” *toldensis*, *P. mixtus*, “E.” *fissa*, “E.” *excavata*, *K. rupestris* y *C. aperea*. Es desarrollada en “E.” *robusta*, “E.” *robertoi*, *M. elegans*, Sp. Nov. 1. *P. novum* e *H. Hydrocheris* presentan el M3 con múltiples láminas. Este carácter se considera Ordenado.

**(53) Mesofosétida en estadio adulto joven** (Lámina 4.28): presente (0); ausente (1).

La mesofosétida persiste en estadio adulto joven en *P. poliopus*, *A. paca*, *D. azarae*, *N. australis*, “A.” *punctus*, “L.” *initialis*, “L.” *minor*, “L.” *propheticus* y “L.” *toldensis*. En “C.” *simpsoni*, “C.” *leucoreios*, *Phanomys*, “eocárdidos” euhipsodontes, en Sp. Nov. 1, Sp. Nov. 2 y en la serie *medialis* la mesofosétida no está presente desde estadios de desgaste más tempranos.

**(54) Fusión del mesolófidio con el anterolófidio (metalofúlido II y metalofúlido I respectivamente sensu Marivaux *et al.*, 2004):** no (0), sí (1). (Kramarz, 2005: carácter 15).

**(55) Reducción del mesolófido (metalofúlido II sensu Marivaux et al., 2004):** completo (0), reducido (1). (Kramarz, 2005: carácter 16).

**(56) Mesofléxido permanece abierto (c. 17):** no (0), si (1). (Kramarz, 2005: carácter 17).

**(57) Tamaño del foramen oval:** chico (1), grande (0). (Quintana, 1998: carácter 1).

**(58) Vértice de la fosa mesopterigoidea respecto al M2:** a la altura del M2 (0), vértice por delante del M2 (1). (Quintana, 1998: carácter 2).

**(59) Articulación de los nasales respecto a premaxilares:** nasales articulan con premaxilares en toda su longitud (0), la mitad anterior de los nasales no articula con los premaxilares (1). (Quintana, 1998: carácter 6).

**(60) Ancho interorbitario:** mayor o igual a la caja craneana (0), menor que el de la caja craneana (1). (Quintana, 1998: carácter 15; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 14).

**(61) Forma de los frontales:** con una fuerte convexidad posterior (1), no tan convexos (0).

**(62) Extensión del Pterigoides:** corto (0), largo y orientado hacia atrás (1). (Quintana, 1998: carácter 17).

**(63) Pterigoides:** libre (0), fusionado a las ampollas auditivas (1). (Quintana, 1998: carácter 18).

**(64) Forma de los márgenes de los agujeros incisivos:** de bordes redondeados (convexos) (0), de bordes como aristas (1). (Quintana, 1998: carácter 21; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 6).

**(65) Borde posterior del diastema superior:** vertical (1), no vertical (0). (Quintana, 1998: carácter 23; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 23).

**(66) Forma del paladar:** plano (1), cóncavo (0). (Quintana, 1998: carácter 24; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 12).

**(67) Proceso superior cigomático del maxilar:** no se extiende como una lámina por el rostro (0), se extiende como una lámina por el rostro (1). (Quintana, 1998: carácter 25; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 24).

**(68) Borde superior del agujero infraorbitario:** recto (1), no recto (0). (Quintana, 1998: carácter 26; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 5).

**(69) Agujeros incisivos:** no reducidos (0), reducidos (1). (Quintana, 1998: carácter 27).

**(70) Foramen yugular respecto del carotídeo:** foramen yugular separado del foramen carotídeo (1), foramen yugular unido al foramen carotídeo (0). (Quintana, 1998: carácter 28; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 36).

**(71) Posición del lagrimal:** interpuesto totalmente entre el maxilar y el premaxilar (0), interpuesto parcialmente (1). (Quintana, 1998: carácter 32; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 8).

**(72) Espina postfrontal del yugal:** sin espina posfrontal (0); con espina posfrontal (1). (Quintana, 1998: carácter 33; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 31).

**(73) Foramen orbital:** fusionado al foramen redondo (0), separado del foramen redondo (1). (Quintana, 1998: carácter 34).

**(74) Posición de los incisivos superiores:** proclives (1), ortodontes (0). (Quintana, 1998: carácter 35).

**(75) Esmalte de los incisivos:** no coloreados (0), coloreados (1). (Quintana, 1998: carácter 36; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 13).

**(76) Forma de los nasales:** abultados anteriormente (1), no abultados (0). (Quintana, 1998: carácter 38; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 3).

**(77) Forma de los palatinos:** sin una expansión posterior plana (0), con una expansión posterior plana (1). (Quintana, 1998: carácter 39; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 11).

**(78) Posición de los Parietales:** en distinto plano que los nasales (1), en el mismo plano de los nasales (0). (Quintana, 1998: carácter 40; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 25).

**(79) Posición de los cóndilos occipitales:** por debajo del límite inferior de las ampollas auditivas (0), por arriba del límite inferior de las ampollas auditivas (1). (Quintana, 1998: carácter 41; Ubilla *et al.*, 1999: carácter 27).

**(80) Foramen o muesca supraorbital:** conspicua (0), ausente (1). (Quintana, 1998: carácter 42).

**(81) Posición de la prominencia alveolar del P4:** cerca del margen del foramen nasolacrimal (0), lejos de ese foramen (1). (Ubilla *et al.*, 1999: carácter 18).

**(82) Fosa masetérica del arco cigomático:** superficial y no bien definida (0), profunda y bien definida (1). (Ubilla *et al.*, 1999: carácter 9).

**(83) Posición de la línea del borde entre el mastoide y el proceso paraoccipital:** al mismo nivel o por encima del meato auditivo (0), por debajo del meato auditivo (1). (Ubilla *et al.*, 1999: carácter 15).

**(84) Forma del proceso del escamoso:** recto (0), curvado (1). (Ubilla *et al.*, 1999: carácter 18).

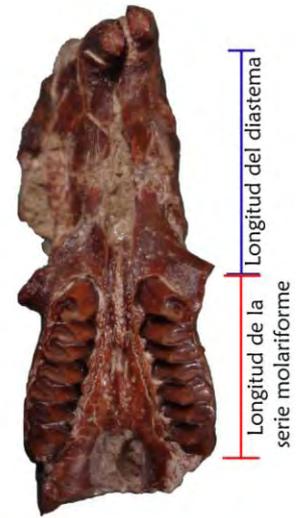
**(85) Forma del meato auditivo externo:** largo y en forma de tubo (0), acortado (1). (Ubilla *et al.*, 1999: carácter 19).

**(86) Apófisis posterior del escamoso:** cubre parcialmente el seno epitimpánico (0), cubre totalmente el seno epitimpánico. (Vucetich, 1975; 1984).

Lámina 4.1: Carácter 1



*Hydrochoerus hydrochoeris*



*Eocardia fissa*

Lámina 4.2: Caracteres 2 y 3



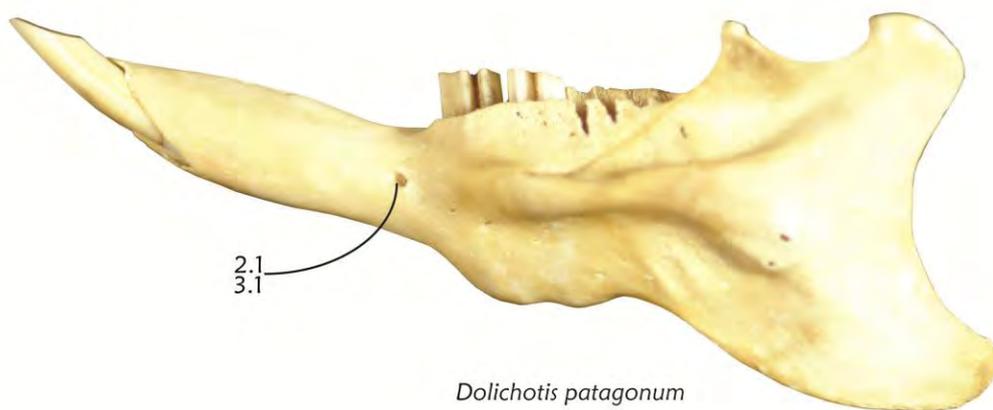
*Proechimys polioopus*



*Luantus propheticus*



*Eocardia excavata*



*Dolichotis patagonum*

Lámina 4.3: Caracteres 4 y 19

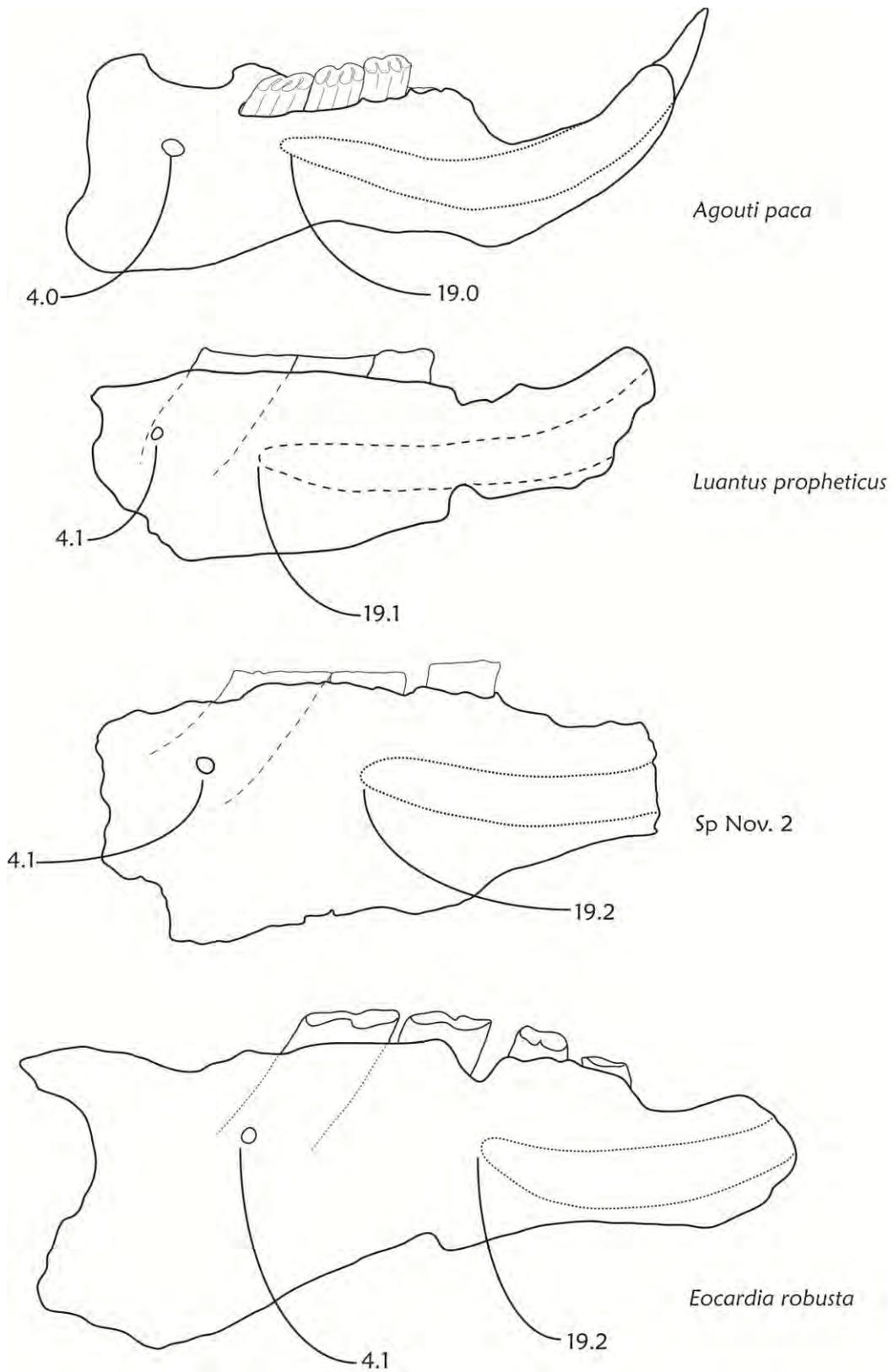


Lámina 4.4: Carácter 5.

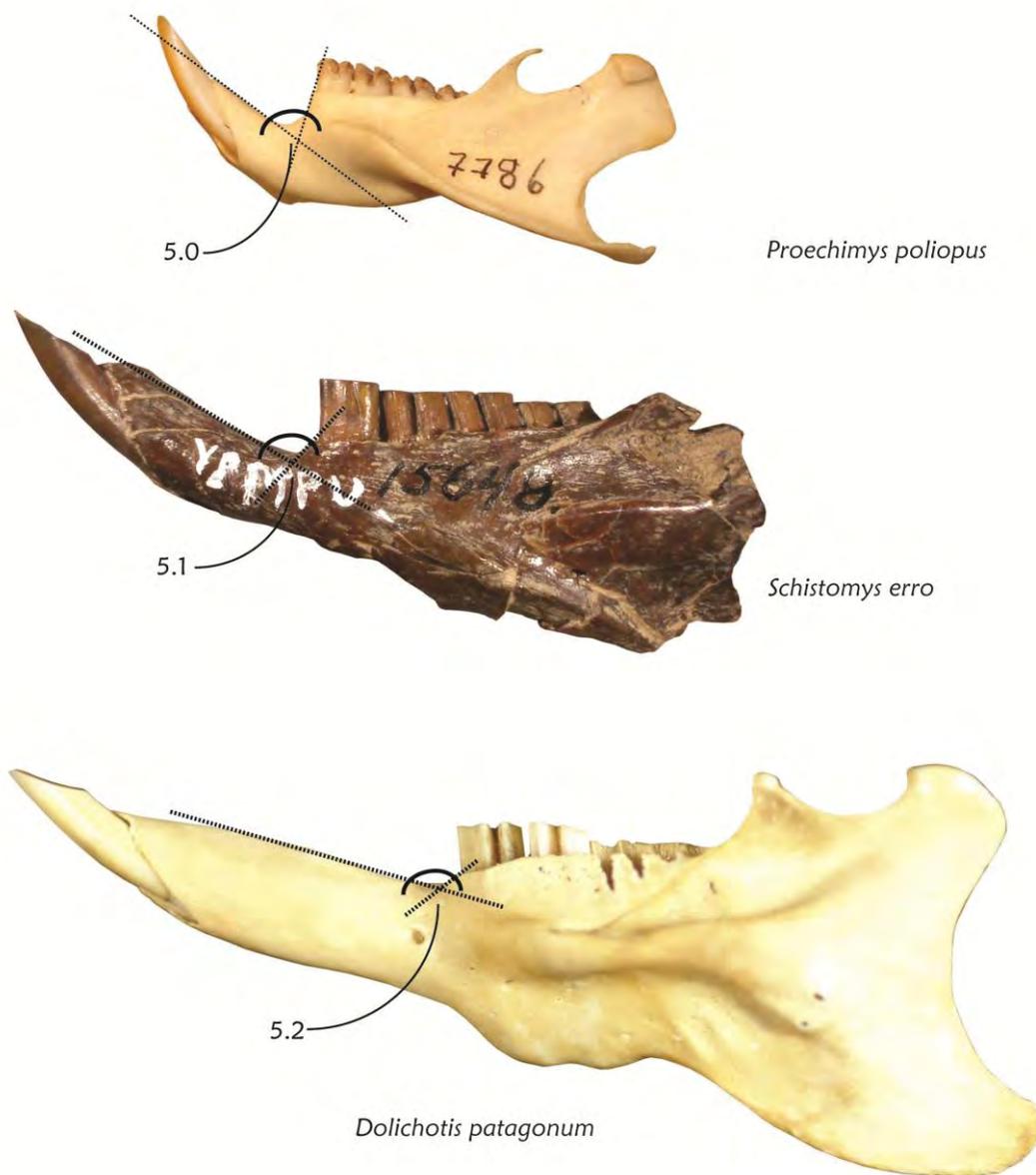


Lámina 4.5: Carácter 6



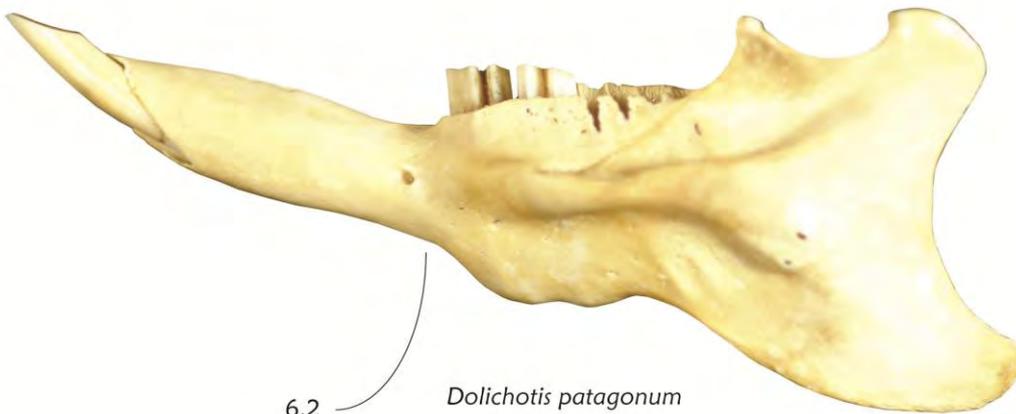
6.1

*Proechimys poliopus*



6.0

*Eocardia excavata*



6.2

*Dolichotis patagonum*

Lámina 4.6: Caracteres 8 y 10

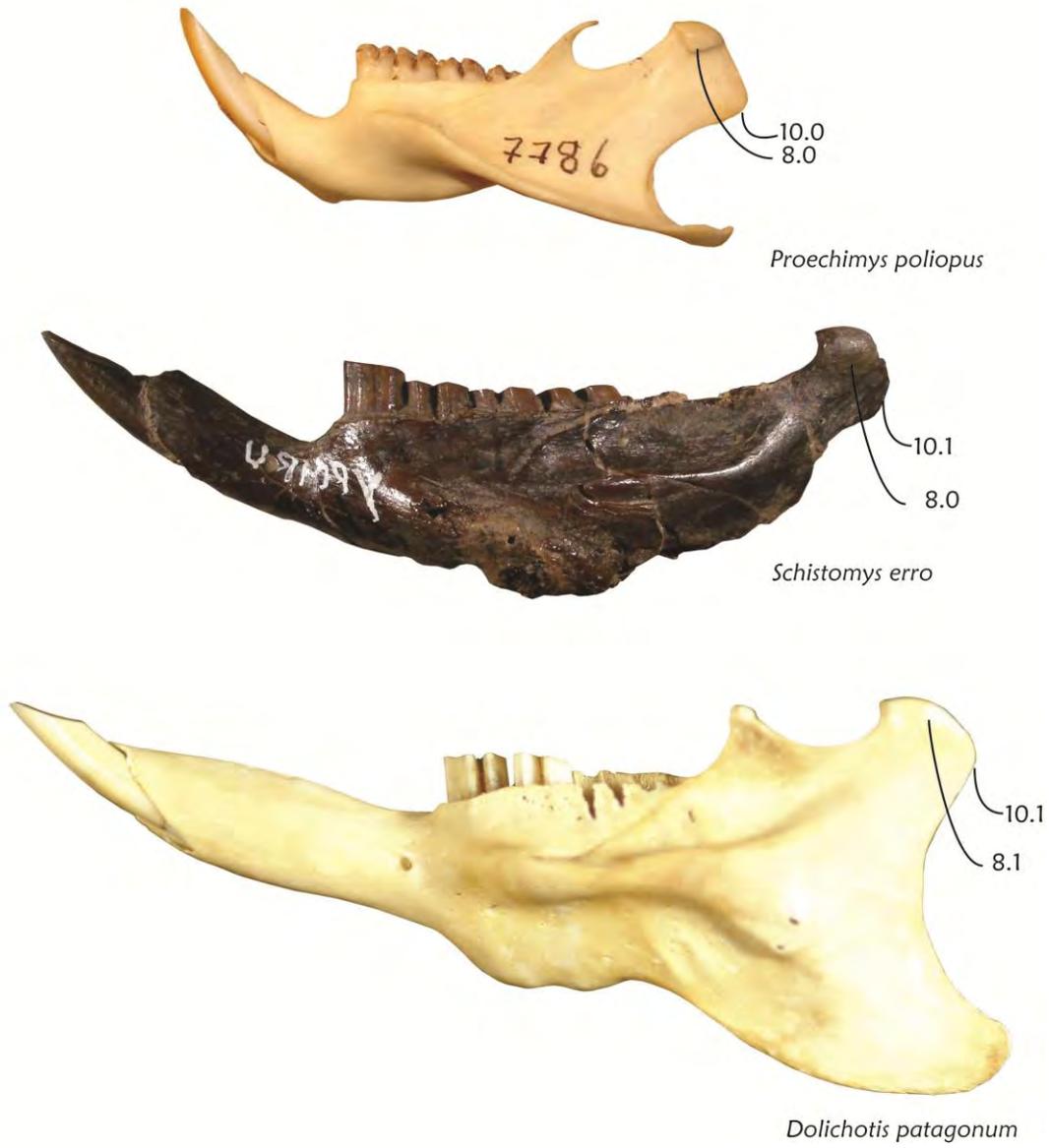


Lámina 4.7: Carácter 11



*Proechimys poliopus*



*Schistomys erro*

Lámina 4.8: Carácter 12

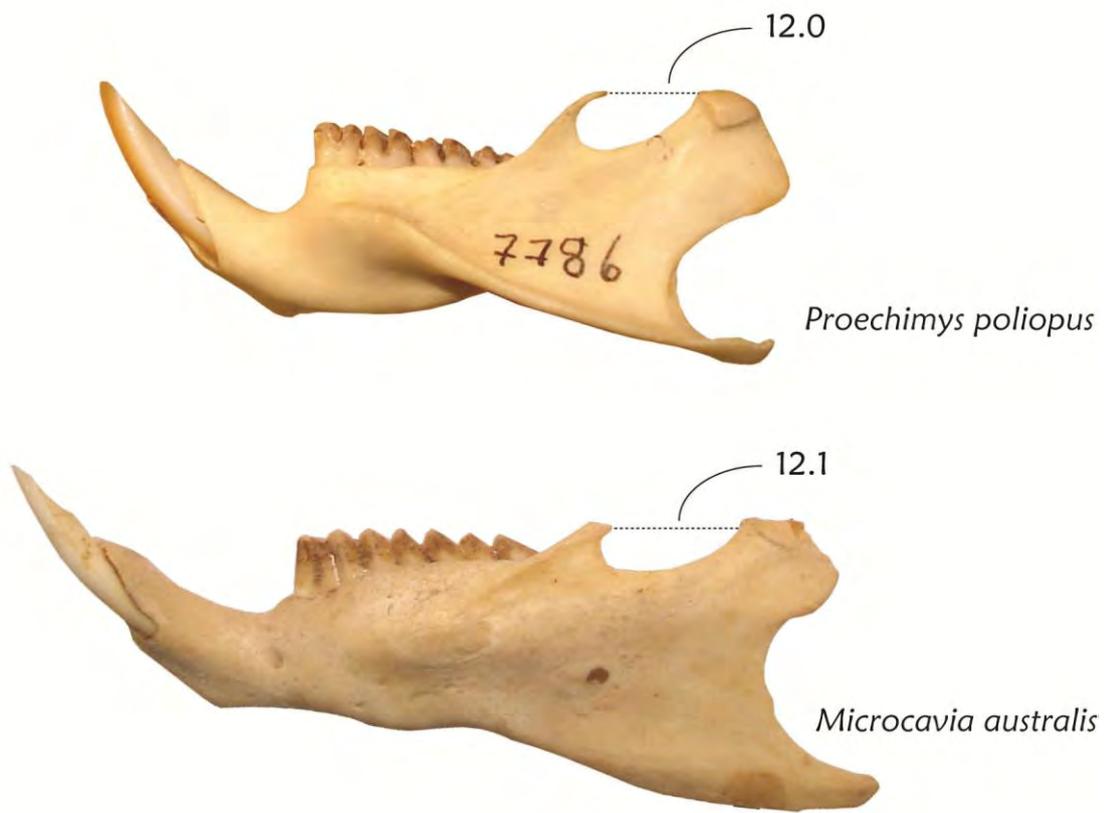


Lámina 4.9: Carácter 13

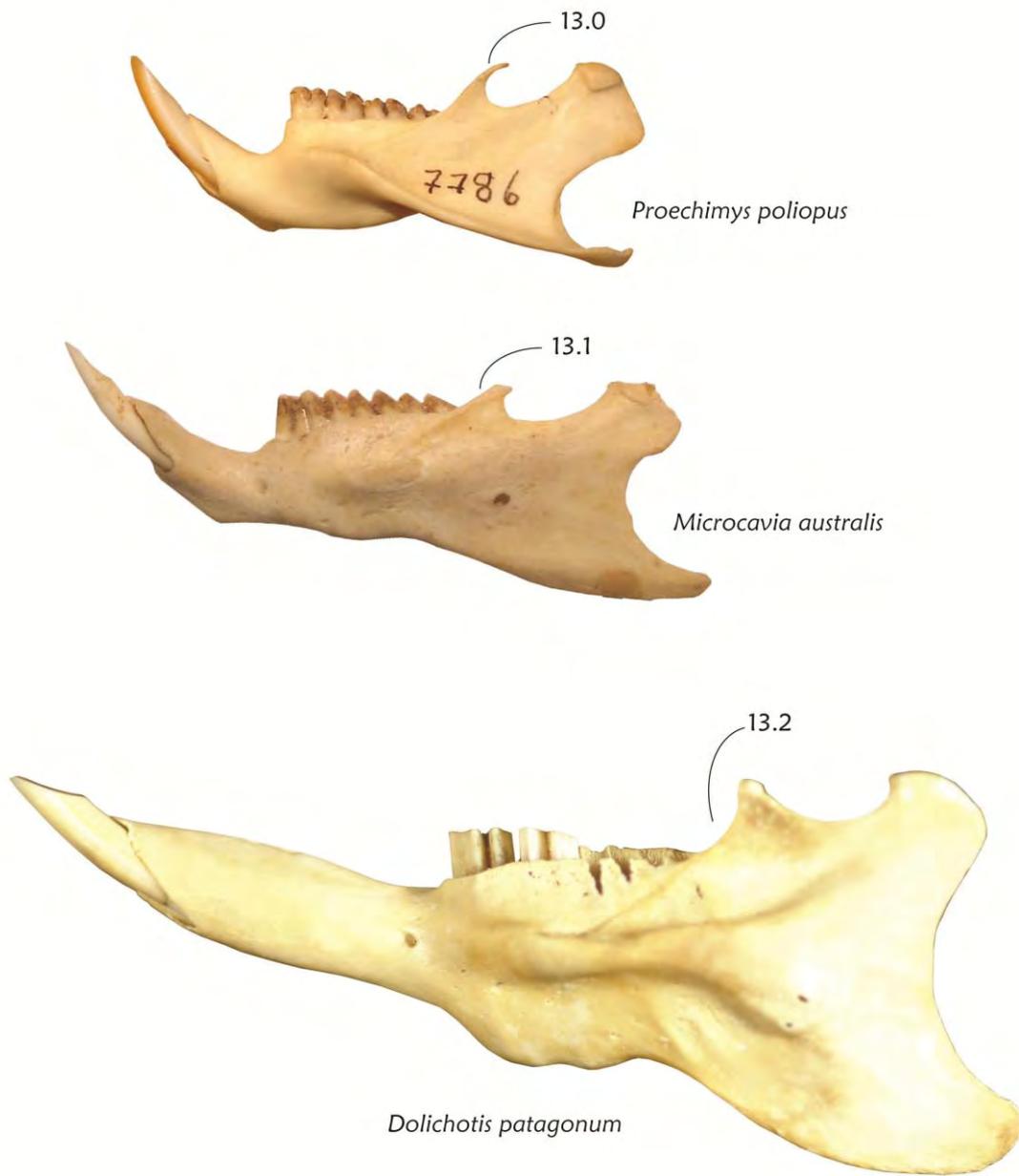


Lámina 4.10: Caracteres 14 y 15

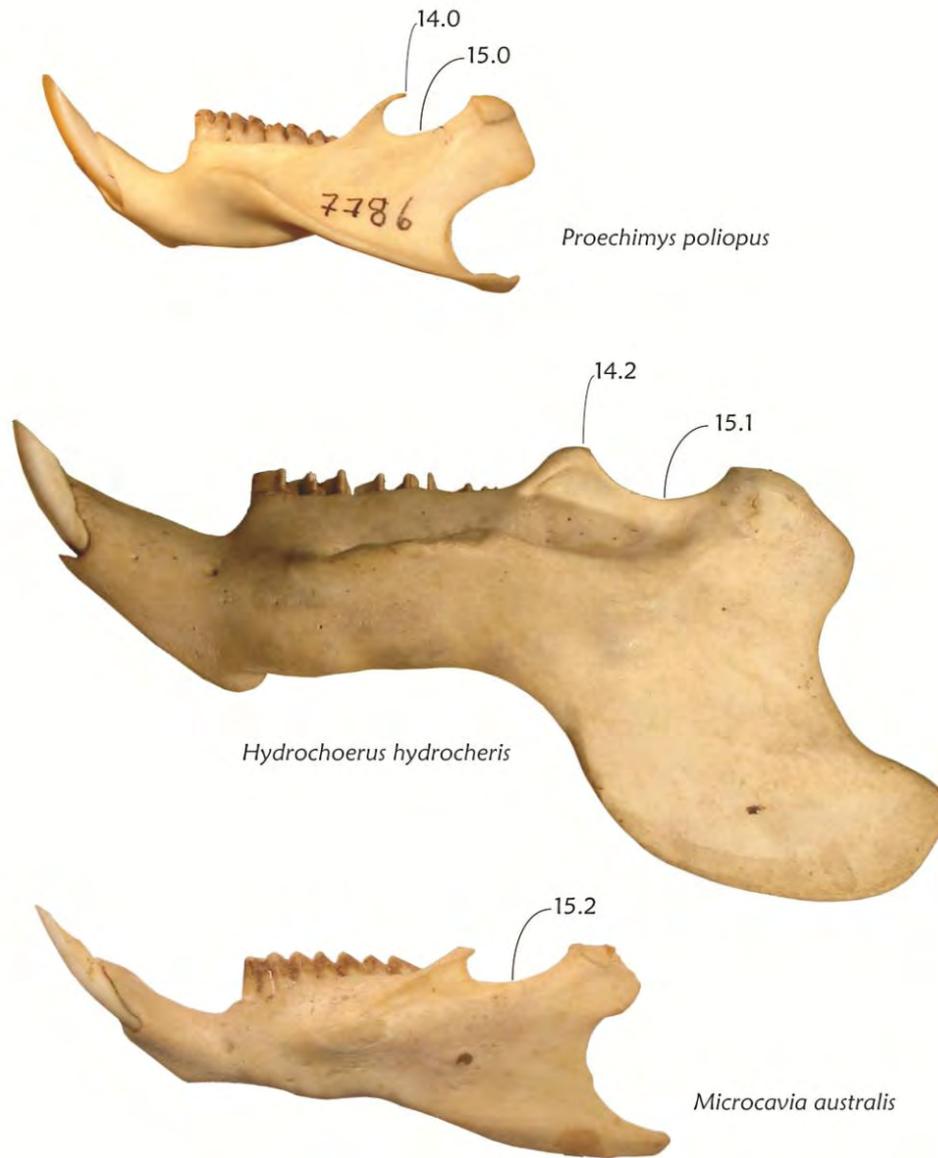


Lámina 4.11: Carácter 16

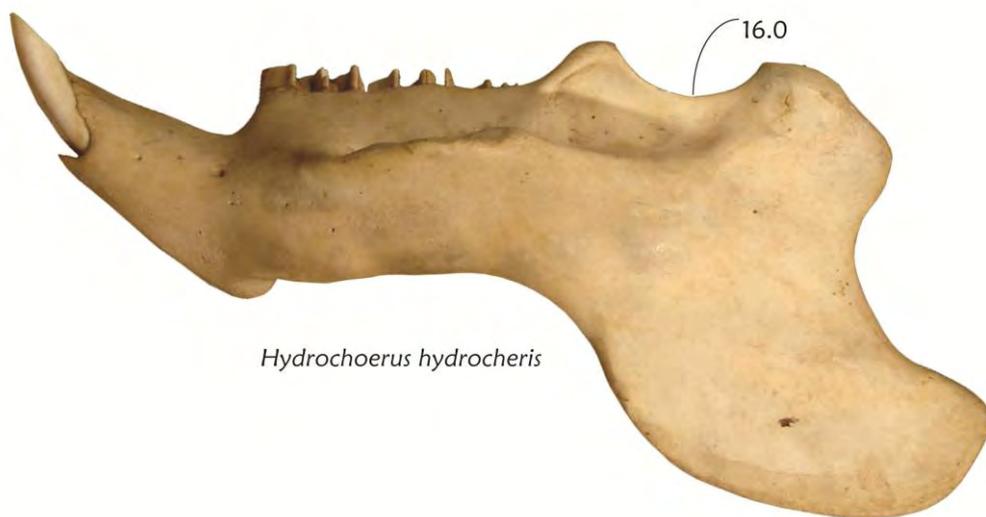


Lámina 4.12: Carácter 17

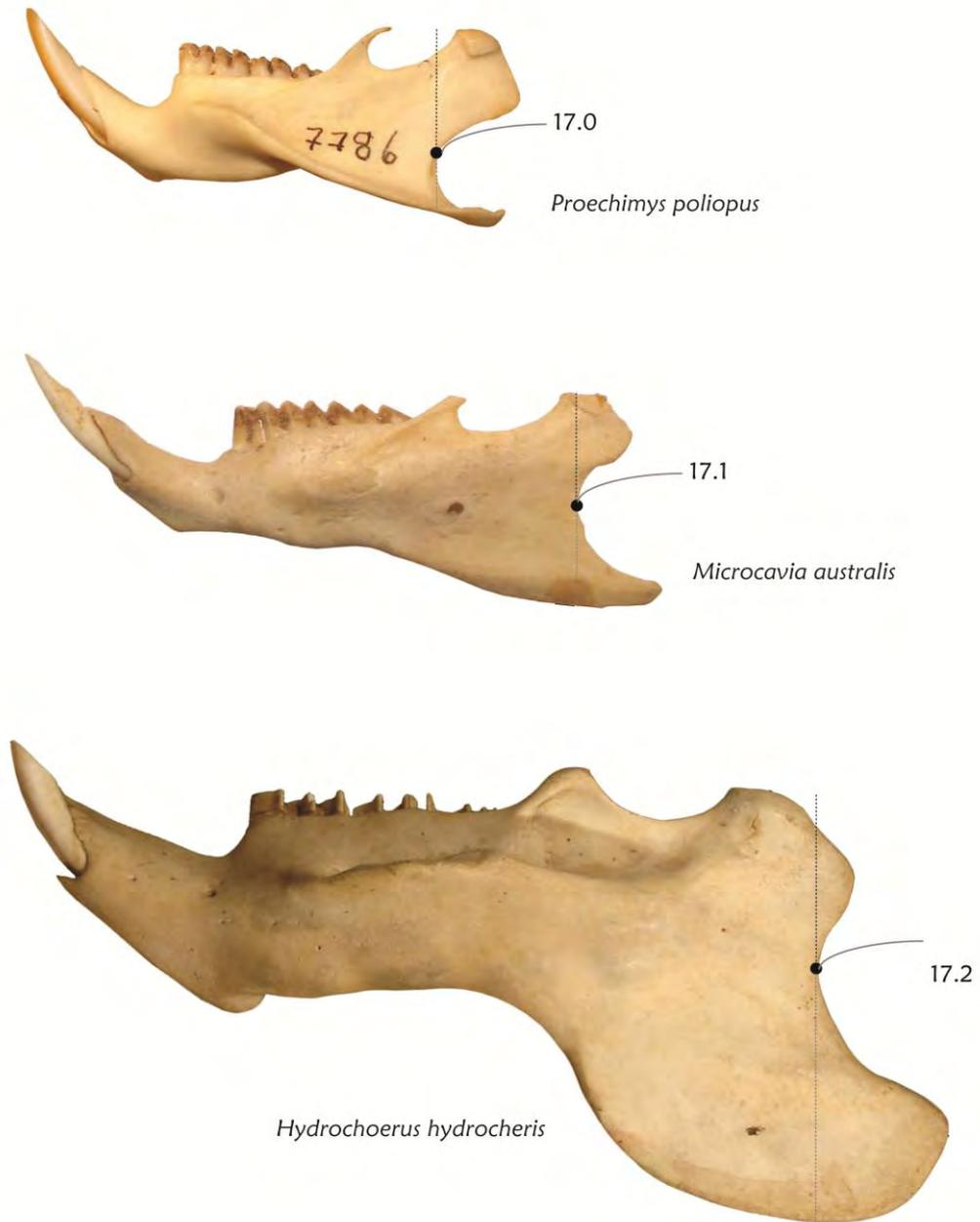
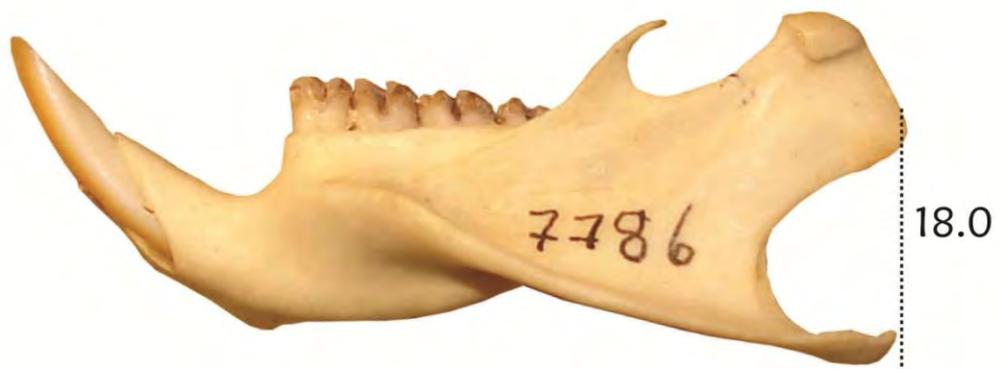


Lámina 4.13: Carácter 18



*Proechimys poliopus*



*Dasyprocta azarae*



*Galea musteloides*

Lámina 4.14: Carácter 20

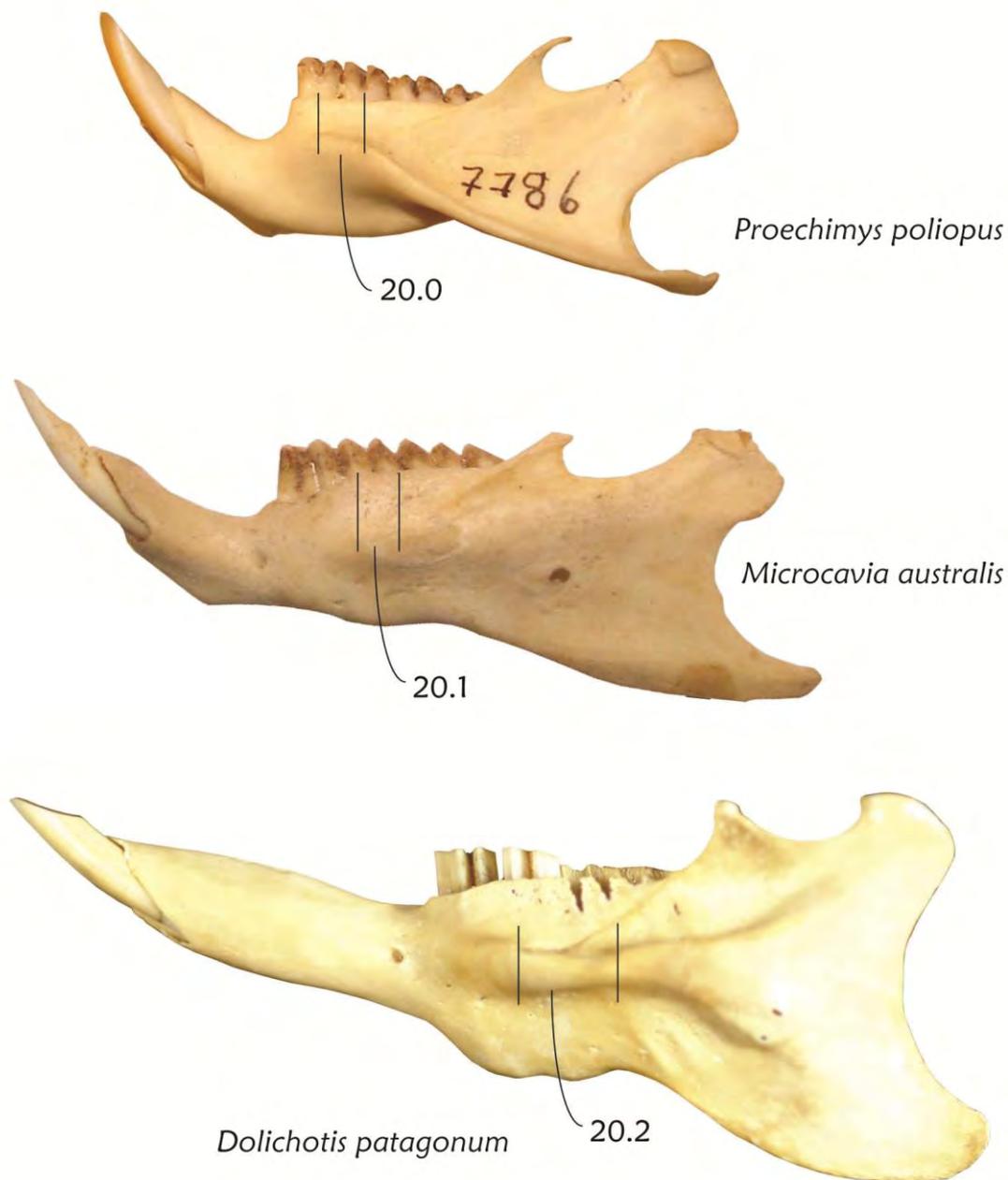


Lámina 4.15: Carácter 21

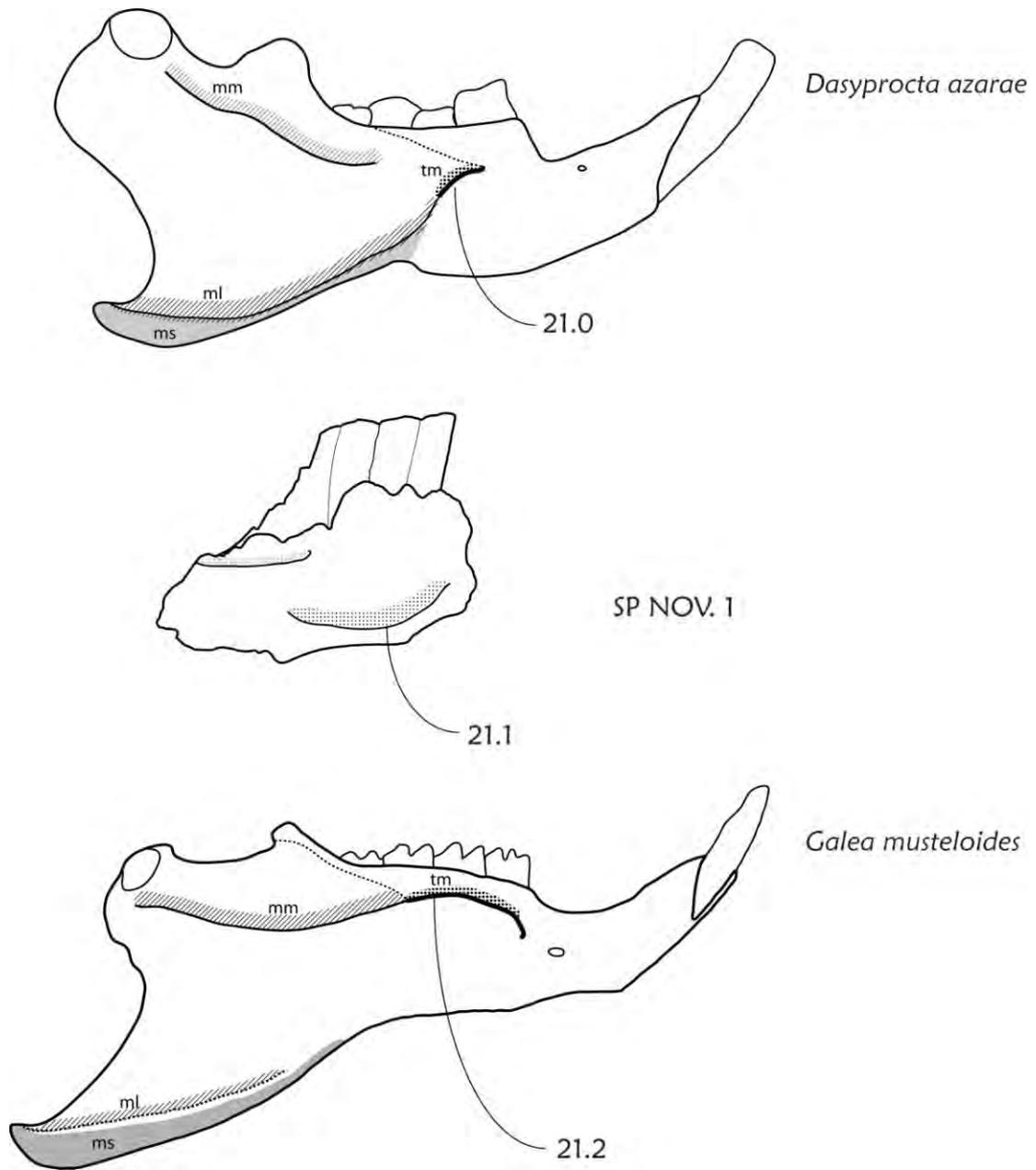


Lámina 4.16: Carácter 22

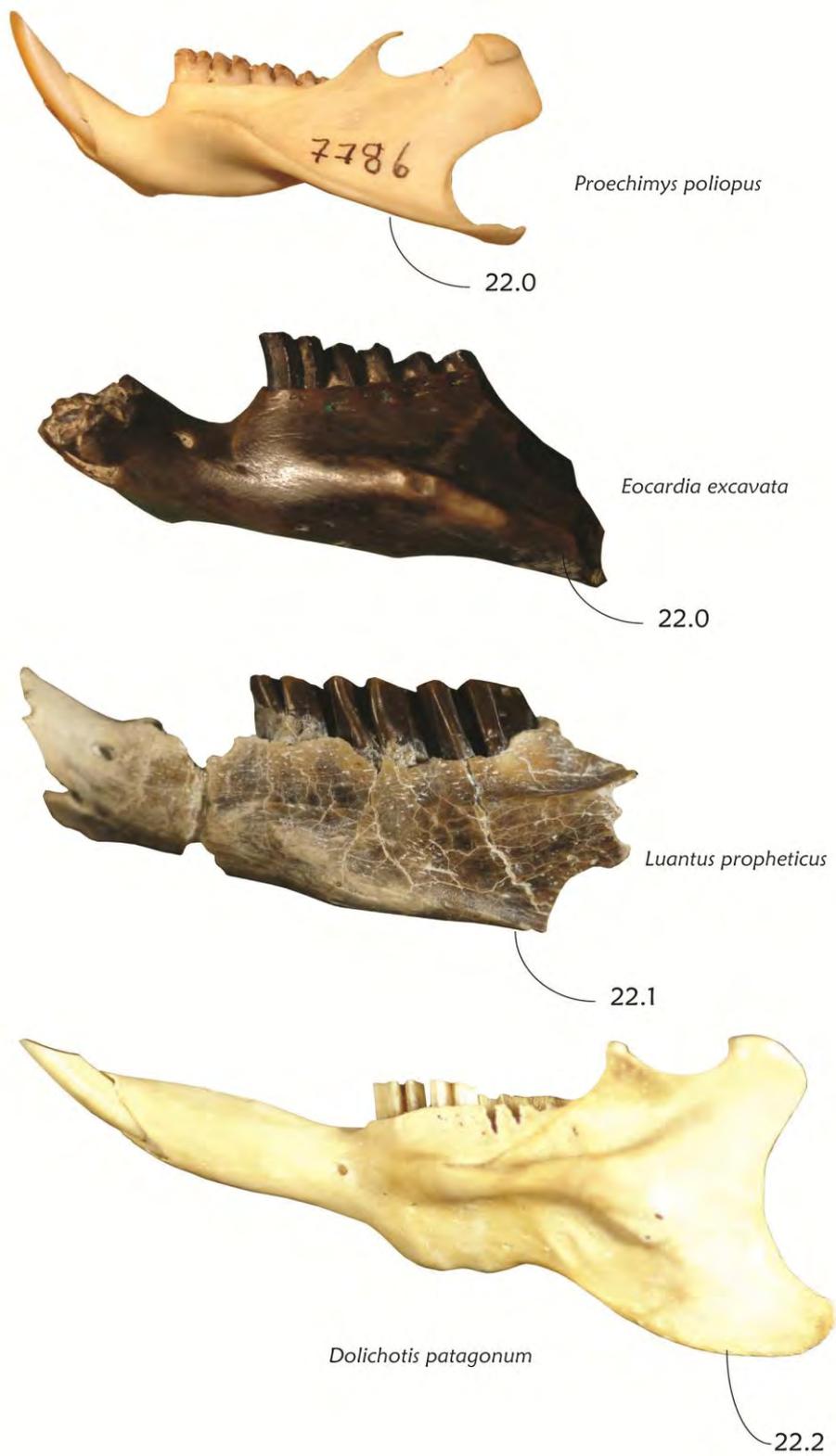


Lámina 4.17: Carácter 23

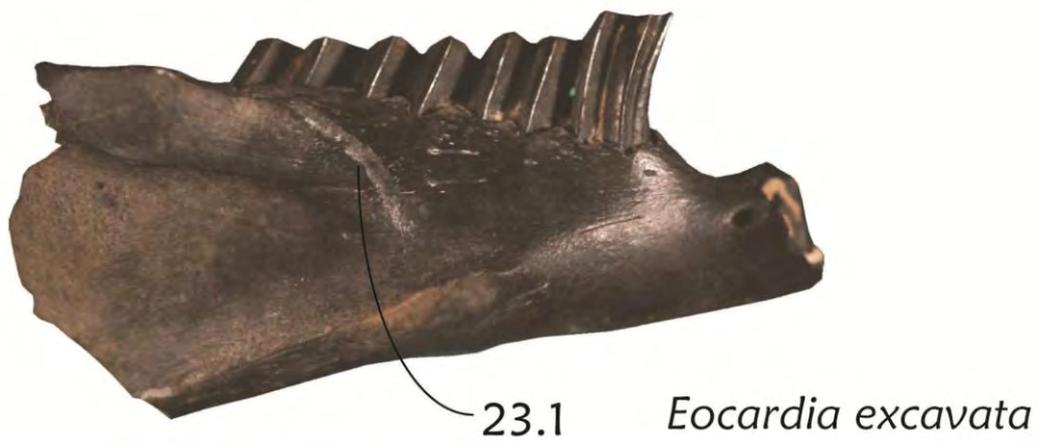
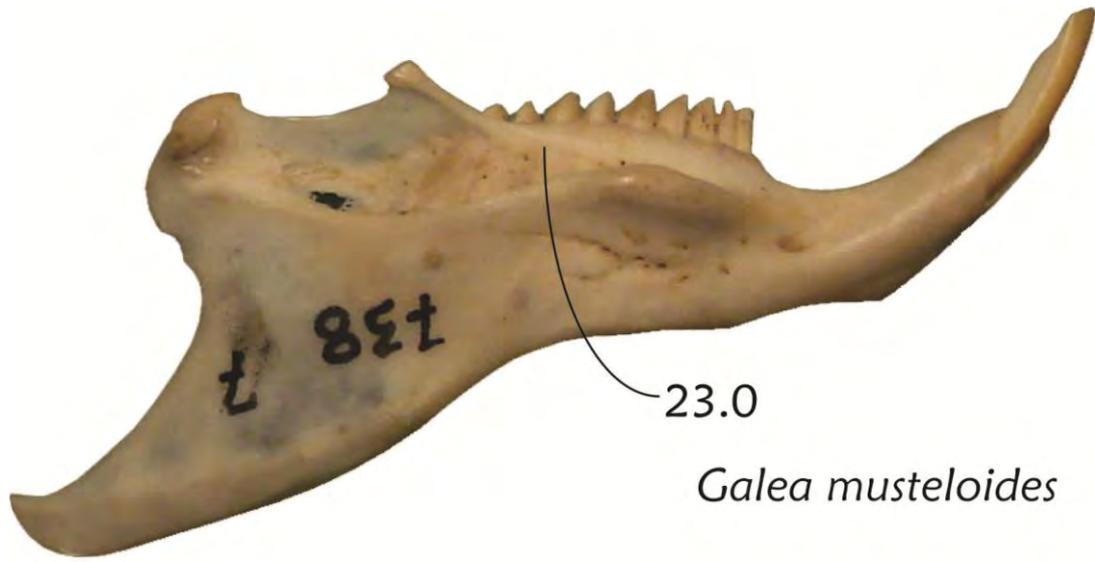


Lámina 4.18: Carácter 24



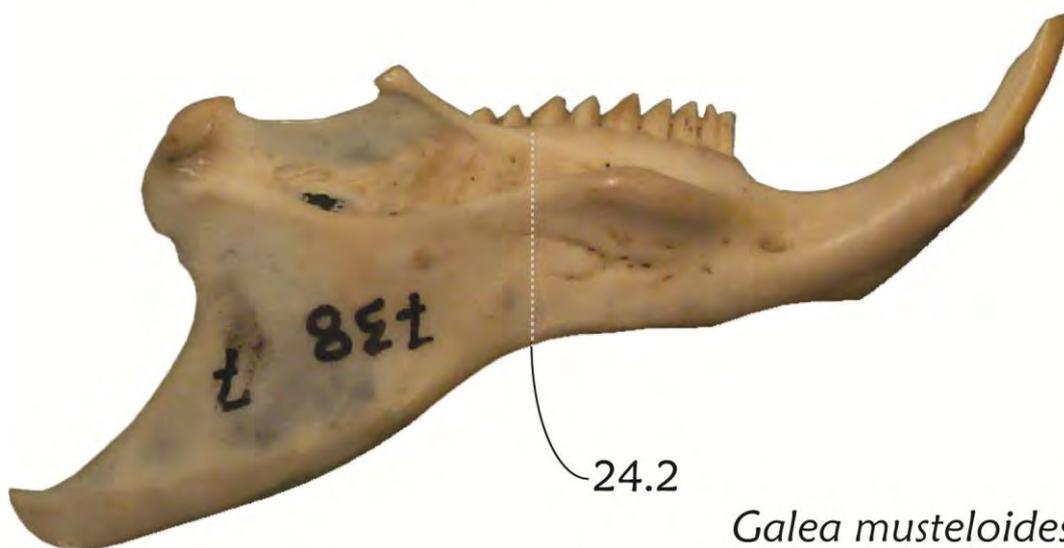
24.0

*Asteromys punctus*



24.1

*Eocardia excavata*



24.2

*Galea musteloides*

Lámina 4.19: Caracteres 25 y 26



*Dasyprocta azarae*



*Chubutomys leucoreio*:



*Schistomys erro*



*Galea musteloides*

Lámina 4.20: Carácter 29



*Eocardia excavata*

29.0



*Eocardia fissa*

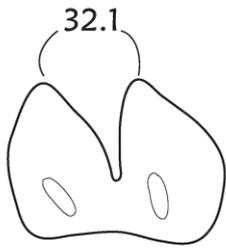
29.1



*Eocardia montana*

29.2

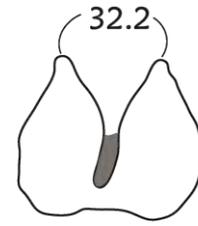
Lámina 4.21: Caracteres 32, 33, 34 y 35



*Chubutomys simpsoni*



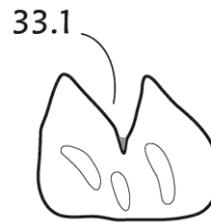
*Luantus propheticus*



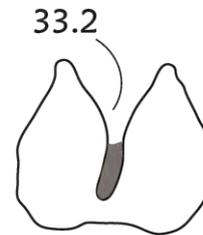
*Eocardia excavata*



*Proechimys poliopus*



*Luantus propheticus*



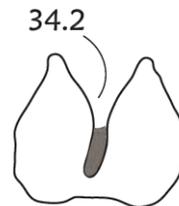
*Eocardia excavata*



*Proechimys poliopus*



*Luantus propheticus*



*Eocardia excavata*



*Eocardia robusta*



*Asteromys punctus*



*Eocardia excavata*

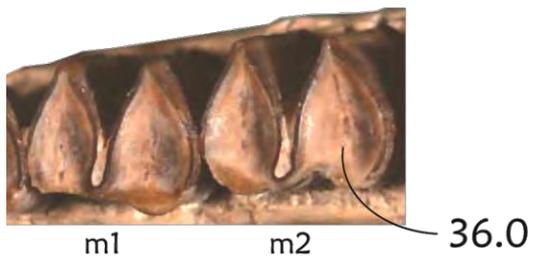


*Eocardia robusta*

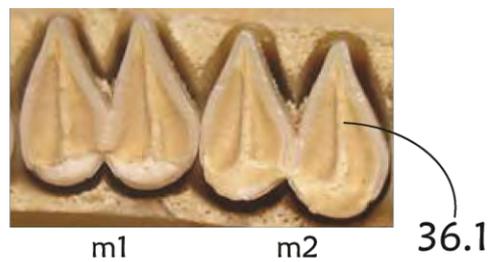


*Kerodon rupestri*

Lámina 4.22: Carácter 36

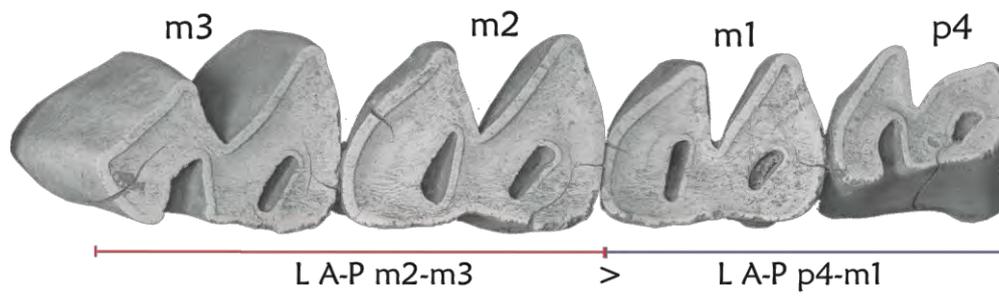


*Eocardia montana*

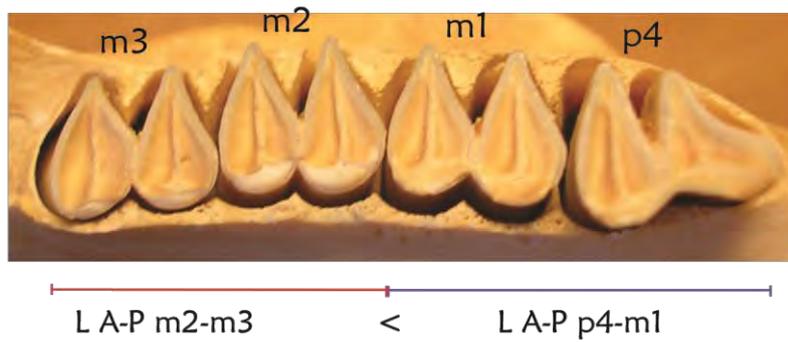


*Dolichotis patagonum*

Lámina 4.23: Carácter 37



### 37.0 *Chubutomys leucoreios*



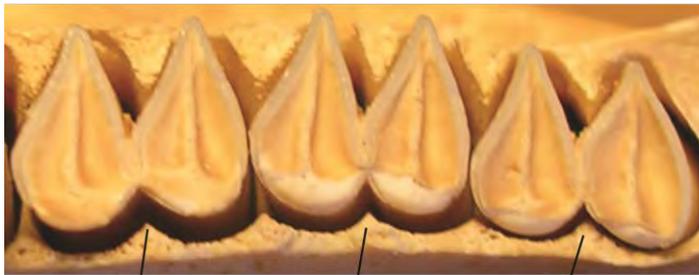
### 37.1 *Dolichotis patagonum*

Lámina 4.24: Carácter 38



38.0  $m1 < m2 < m3$

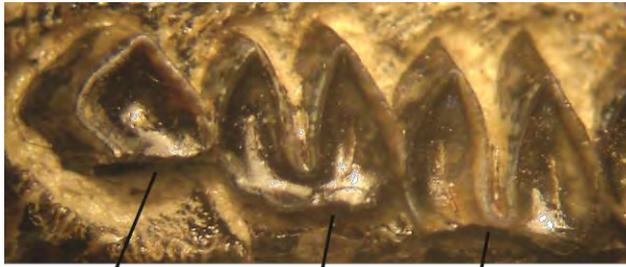
*Luantus propheticu*



38.1  $m1 = m2 = m3$

*Dolichotis patagonum*

Lámina 4.25: Carácter 39



P4

M1

M2

39.0

$P4 < M1 < M2$

*Eocardia fissa*



P4

M1

M2

39.1

$P4 = M1 = M2$

*Dolichotus patagonun*

Lámina 4.26: Carácter 41



*Agouti paca*



*Schistomy serro*

Lámina 4.27: Carácter 45 y 52

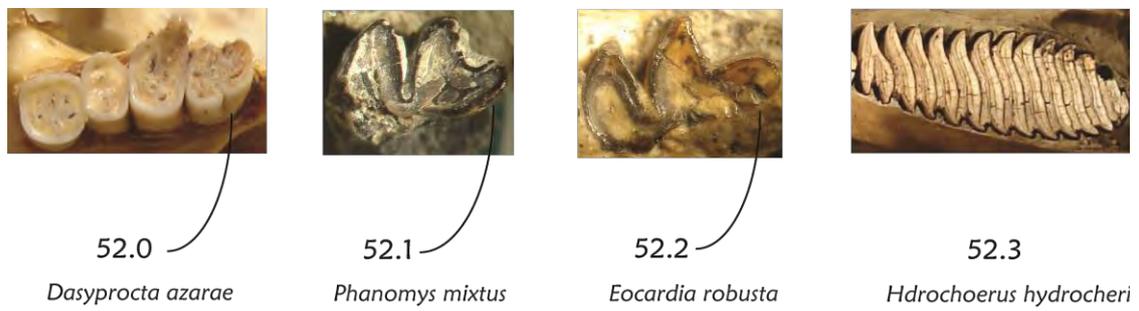
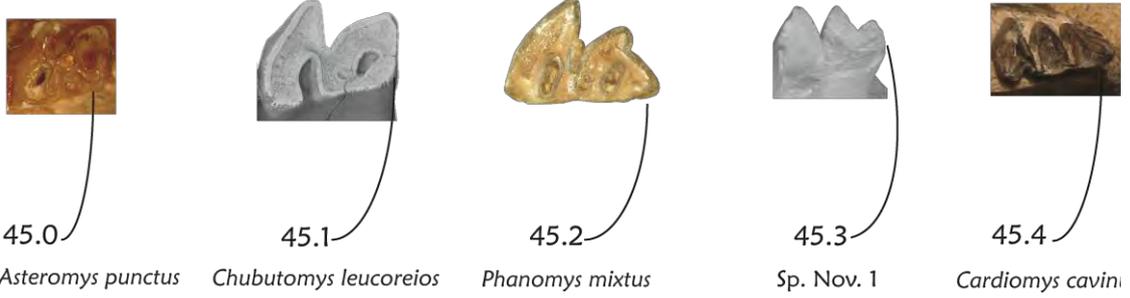
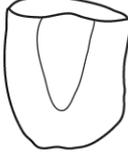
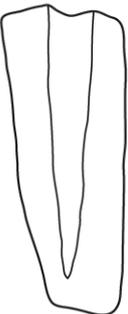


Lámina 4.28: Caracteres 30, 42, 43, 44, 47, 48, 49 y 53

Hipsodoncia	Taxones	Juvenil	Adulto-joven	Senil
 Mesodonte 30.1	<i>Asteromys punctus</i>	 44.0 49.0		 42. 47.0
	<i>Luantus initialis</i>	 44.0 49.0		 42. 47.0
	<i>Luantus minor</i>	 44.0 49.0	 43.0 48.0 53.1	 42. 47.0
 Protohipsodonte 30.2	<i>Luantus propheticus</i>	 44.0 49.0	 43.1 48.0 53.1	 42. 47.0
	<i>Chubutomys leucoreios</i>		 43.0 48.0 53.0	
	<i>Luantus toldensis</i>	 44.1 49.0	 43.1 48.0 53.1	 42. 47.0
 Euhipsodonte 30.3	<i>Eocardia montana</i>	 44.1 49.0	 43.1 48.1 53.1	 42. 47.0
	<i>Dolichotis patagonum</i>	 44.1 49.1	 43.1 48.1	 42. 47.0

#### 4.4. Análisis cladístico

##### 4.4.1. Estrategia de búsqueda de árboles

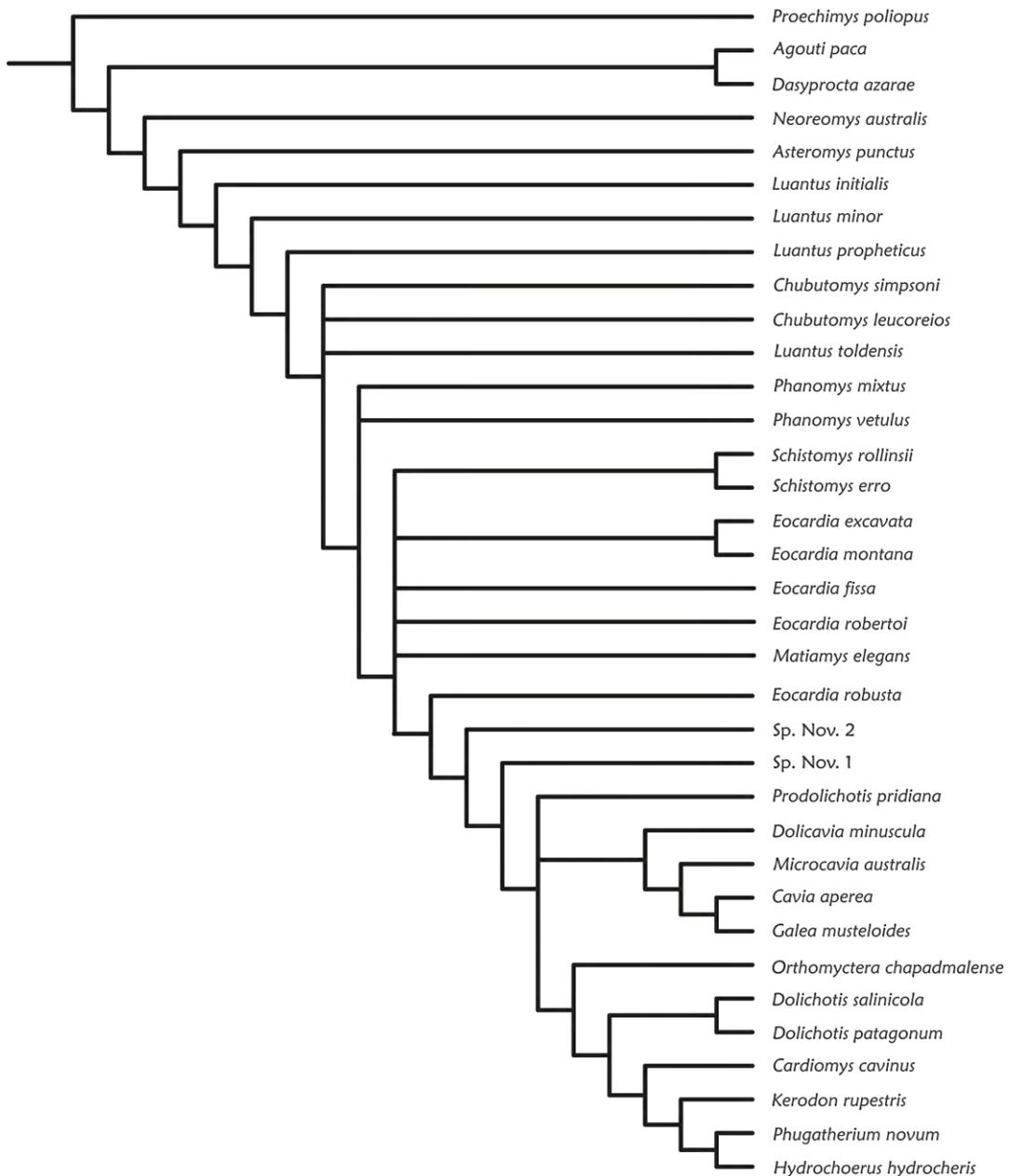
El análisis filogenético de las relaciones de los Cavoidea *s. s.* fue realizado usando máxima parsimonia bajo pesos iguales (Farris *et al.*, 1983). Diecinueve caracteres multiestado se trataron como aditivos debido a que se analizaron los grados de similitud y se hallaron homologías anidadas (Ver Sección 4.3.1. Codificación y ordenamiento de caracteres). El análisis de parsimonia se realizó con el software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008a, b). La búsqueda heurística consistió en 100 réplicas de árboles de Wagner, seguida de TBR, guardando 10 árboles por réplica y una ronda de TBR final sobre los árboles más parsimoniosos encontrados en las réplicas. Las ramas de largo cero colapsaron con los criterios más estrictos (*i. e.*, cuando ningún estado posible es compartido entre el ancestro y el nodo descendiente). Además, a modo exploratorio, se realizó el mismo análisis de máxima parsimonia, tratando a los caracteres multiestado como no ordenados.

##### 4.4.2. Topologías más parsimoniosas

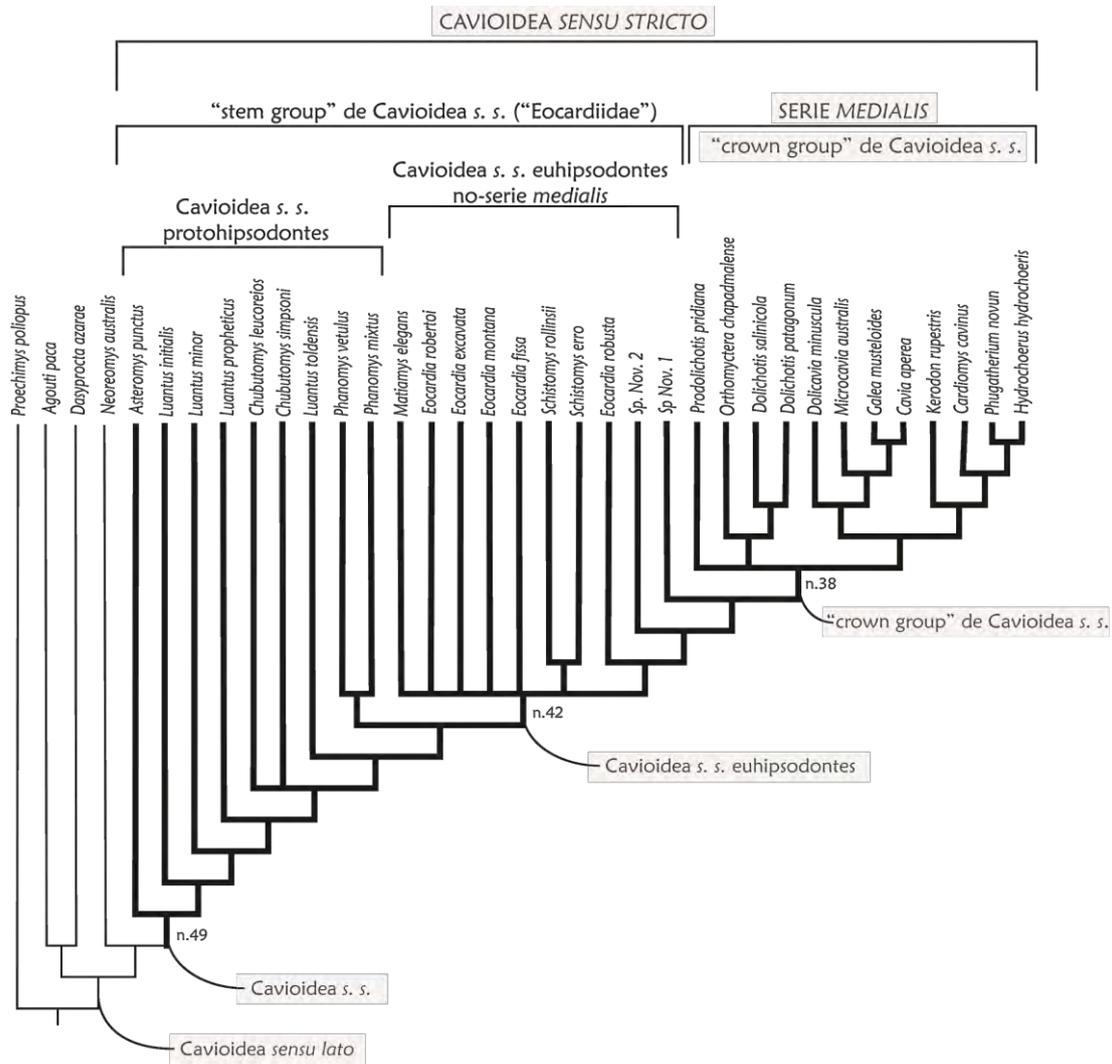
La búsqueda heurística de árboles resultó en 17 árboles más parsimoniosos de 291 pasos (CI= 0,436; RI= 0,731). Estos árboles se encontraron en 99 de las 100 réplicas. Esta alta proporción indica que existe un alto grado de certidumbre para considerar a estas topologías como los óptimos globales para la matriz analizada. La ronda final de TBR no produjo topologías óptimas adicionales. Todos los árboles de máxima parsimonia coinciden en algunos aspectos importantes sobre la historia evolutiva de este grupo (Fig. 4.1.a y 4.1.b). El análisis realizado con los caracteres multiestado no ordenados produjo 10 árboles más parsimoniosos de 281 pasos (CI=0,448; RI= 0,697). El consenso estricto de estos árboles (Fig. 4.0) muestra una topología altamente congruente con la del consenso del análisis realizado con caracteres ordenados, demostrando que el ordenamiento de caracteres no resulta decisivo para soportar las relaciones

propuestas. Los resultados que se presentan a continuación siguen el análisis con caracteres ordenados.

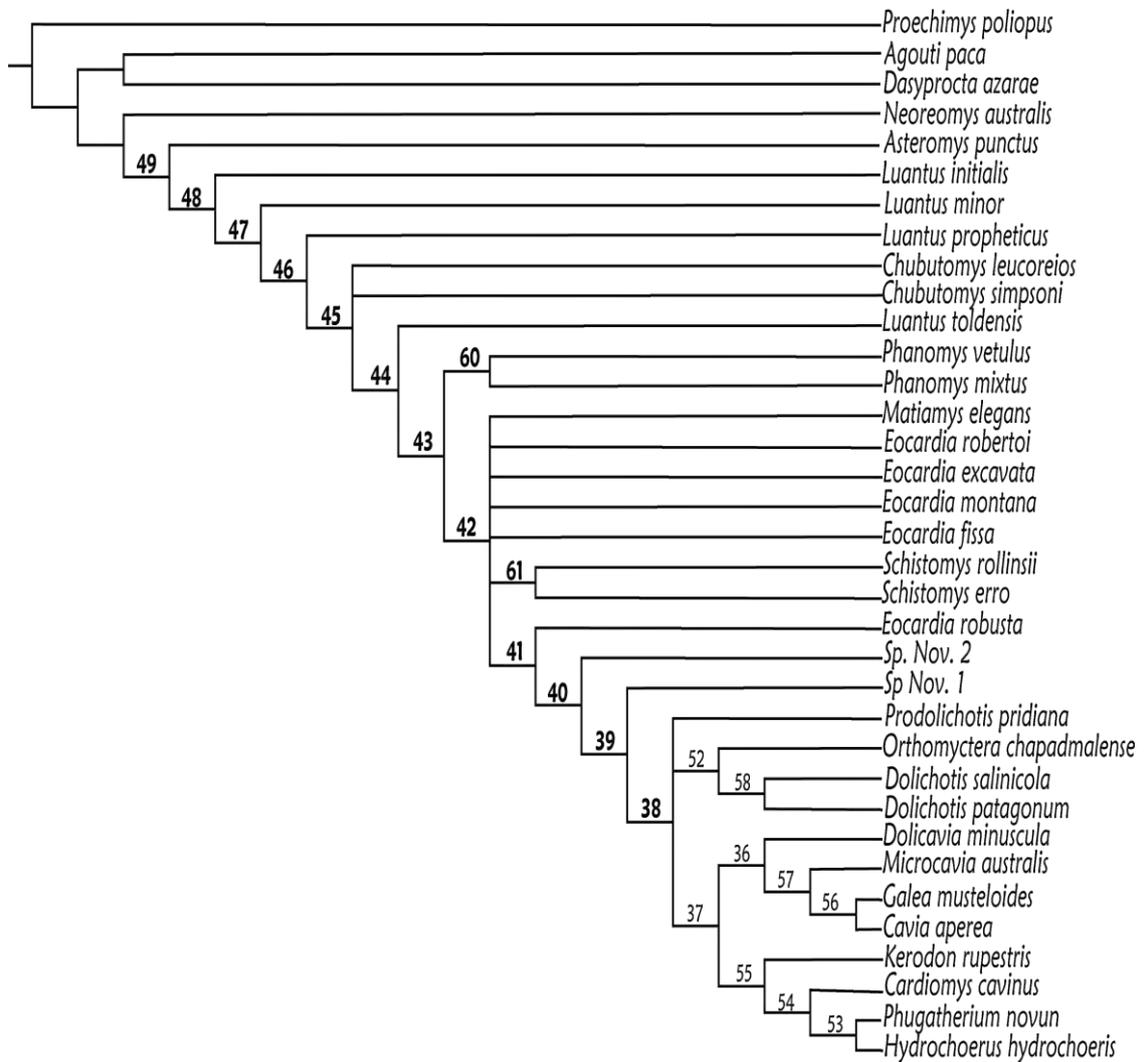
**Figura 4.0.:** Consenso estricto de los 10 árboles más parsimoniosos de 281 pasos a partir de la matriz morfológica de taxones vivos y fósiles, con los caracteres no ordenados.



**Figura 4.1.a:** Consenso estricto de los 17 árboles más parsimoniosos. Se indica la nomenclatura taxonómica de los principales clados reconocidos en este análisis (resaltados con área color gris): *Cavioidea sensu stricto*, *Cavioidea s. s.* euhipsodontes; Serie *Medialis* (*crown group* de *Cavioidea s. s.*). Por otro lado, se indica el *stem group* de *Cavioidea s. s.* (“*Eocardiidae*”), *Cavioidea s. s.* protohypsodontes y *Cavioidea s. s.* euhipsodontes no-serie *medialis*.



**Figura 4.1.b:** Consenso estricto de 17 árboles más parsimoniosos de 291 pasos a partir de la matriz morfológica de taxones vivos y fósiles. Se indican los números de los nodos.



Por un lado se corrobora la monofilia de Caviioidea *s. s.* lo cual coincide con la hipótesis de Patterson y Wood (1982), aunque para ponerla a prueba exhaustivamente, es necesario ampliar el muestreo de taxones basales de Caviioidea *sensu lato*. Por otro lado, Eocardiidae es parafilética, por lo tanto no debe ser considerada como una familia, sino que son formas basales (*stem group*) de Caviioidea *s. s.*, ancestrales a Caviidae+Hydrochoeridae. De esta manera, las especies euhipsodontes de “eocárdidos” se relacionan más estrechamente a la serie *medialis*, mientras que las especies protohypsodontes de “eocárdidos” quedan en una posición más basal. Además, se corrobora la monofilia de la serie *medialis* (Miller y Gidley, 1918) y se rechaza la monofilia de Caviidae, que ya había sido puesta en duda en trabajos de filogenia molecular (Rowe y Honeycutt, 2002) y en trabajos realizados sobre la base de la microestructura del esmalte dentario (Vieytes *et al.*, 2001; Vieytes 2003).

Las 17 topologías más parsimoniosas, sin embargo, difieren en la posición de algunos taxones generando tres politomías en el consenso estricto (Fig. 4.1.a-b), las cuales obedecen a tres factores: 1) falta de caracteres que permitan una mejor resolución de las relaciones entre los taxones; 2) presencia de caracteres conflictivos; y 3) datos faltantes en determinados caracteres para taxones que toman posiciones alternativas entre los árboles más parsimoniosos. Para una discusión teórica acerca de la influencia de las causales 1, 2 y 3, véase Kearney, (2002), Kearney y Carl (2003) y Pol y Escapa (2009). Las resoluciones alternativas y causas de las tres politomías presentes en el consenso se discuten a continuación:

#### 4.4.2.a. “Chubutomys” y Caviioidea *s. s.* más derivados (Nodo 45, Fig. 4.1.a-b):

En el consenso estricto el nodo conformado por “*Chubutomys simpsoni*” y “*C. leucoreios*”, colapsan junto con el nodo conformado por “*Luantus toldensis*” y los Caviioideos *s. s.* más derivados. Una resolución es que “*C. simpsoni*” y “*C. leucoreios*” formen un grupo monofilético en posición basal al clado conformado por “*L. toldensis*” y especies más derivadas. Otra posibilidad es que “*C. leucoreios*” sea la especie más relacionada a dicho clado, mientras que “*C. simpsoni*” se ubica en una posición más basal y, por último, “*C. simpsoni*” puede

posicionarse como la especie más relacionada a dicho clado, mientras que “C.” *leucoreios* se ubica en una posición más basal. En estas tres resoluciones no se observan caracteres que soporten una de las tres hipótesis alternativas para ubicar a “*Chubutomys simpsoni*” o “C.” *leucoreios* como grupo hermano de “L.” *toldensis* y los Caviioideos s. s. más derivados. Por lo tanto, el colapso de estas ramas es debido a la presencia de ramas de largo cero. Esto se debe a la falta de caracteres (caso 1) que permitan una mejor resolución de las afinidades de “C.” *simpsoni* y “C.” *leucoreios*.

4.4.2.b. Cavioidea s. s. euhipsodontes (Nodo 42; Fig. 4.1.a-b): En el consenso estricto la mayor politomía es la conformada por los Cavioideos s. s. euhipsodontes (incluyendo a los “eocárdidos” “E.” *montana*, “E.” *excavata*, “E.” *fissa*, “E.” *robertoi*, *Schistomys*, *M. elegans* y al clado conformado por “E.” *robusta* y los cavioideos s. s. más derivados). Analizando las posibles resoluciones en los árboles más parsimoniosos, se puede observar que:

1) En algunos árboles *M. elegans* y “E.” *robertoi* están más estrechamente relacionadas entre sí y éstas, a su vez, se relacionan más con el clado conformado por “E.” *robusta* y los Cavioideos s. s. más derivados. En las topologías donde estas dos especies no están íntimamente relacionadas, “E.” *robertoi* aparece como la especie hermana de los Cavioidea s. s. más derivados, mientras que *M. elegans* se encuentra en general más cercana a *Schistomys*.

La posición incierta de “E.” *robertoi* se debe a que presenta una cantidad de datos faltantes (caso 3) que, si fuera posible relevar, ayudarían a una mejor resolución de la posición de esta especie con relación a las demás. En especial, para resolver la ambigüedad de los resultados de esta matriz sería determinante poder conocer la morfología de los siguientes caracteres de “E.” *robertoi*: “chin” (c. 6), altura del proceso coronoides con relación al cóndilo (c. 12), altura de la muesca mandibular (c. 15), extensión posterior de los incisivos inferiores (c. 19), ubicación de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (c. 20), desarrollo de la cresta masetérica (c. 22), extensión posterior de la cresta horizontal (c.25), grosor de la cresta horizontal (c. 26), profundidad de la fosa dorsal delimitada por la cresta horizontal, con relación a

la mMpi (c.27), protuberancias alveolares (c. 29), lóbulos en el p4 (c. 45), fusión del metalofúlido II con el metalofúlido I (c. 54), posición del límite entre el matoideo y el proceso paraoccipital (c. 83) y forma del meato auditivo externo (c. 85).

El caso de *M. elegans* es diferente. Si bien presenta varios datos faltantes (caso 3) que si fueran *relevados* podrían permitir una mejor resolución de su posición (e. g., los mismos caracteres que “*E.*” *robertoi*, reborde labial del cóndilo [c. 8] y extremo dorsal del proceso coronoides [c. 14]), presenta caracteres en conflicto (caso 2) que soportan sus posiciones alternativas junto con “*E.*” *robertoi* y formas afines a la serie *medialis*, o junto con *Schistomys*. El carácter 32 (constricción del ápice de cada lóbulo de los molares superiores) en *M. elegans* presenta el estado más derivado que soporta su posición cercana a los Cavoidea *s. s.* derivados en algunos árboles, mientras que para el carácter 48 (fosetas/idas en estadio adulto-joven) presenta el estado más plesiomórfico que soporta su posición más basal junto a *Schistomys*.

2) En varios árboles se encuentra a “*E.*” *montana* y “*E.*” *excavata* conformando un grupo monofilético, mientras que en otros árboles estas especies se encuentran en diferentes posiciones. Esto se debe por un lado, a algunos datos faltantes en los siguientes caracteres: reborde labial del cóndilo (8), altura del proceso coronoides en relación al cóndilo (12), extremo dorsal del proceso coronoides (14), altura de la muesca mandibular (15), extensión posterior de la cresta horizontal (25), posición del límite entre el mastoideo y el proceso paraoccipital (83), forma del meato auditivo externo (86) y además a ciertos caracteres que poseen información filogenética contradictoria entre sí: “chin” (6), desarrollo de la cresta masetérica (22), protuberancias alveolares (29), lóbulos en el p4 (45) y foseas/idas en estadio ontogenético adulto-joven (48).

Dos caracteres soportan la monofilia del grupo conformado por “*E.*” *excavata* y “*E.*” *montana* en algunos árboles, mientras que otros dos caracteres soportan una posición alternativa para “*E.*” *montana* posicionándolo más cerca de la serie *medialis*. El primero de los caracteres que soporta la monofilia de “*E.*” *excavata* y “*E.*” *montana* es el carácter 6, donde estos taxones presentan el

“chin” desarrollado, que es una morfología que ambos comparten solamente con *Hydrochoerus* (aunque esta condición es adquirida convergentemente por este último taxon). El segundo carácter es el 22 (desarrollo de la cresta masetérica) donde ambas especies comparten con *Schistomys* el estado plesiomórfico para este carácter (cresta masetérica bien desarrollada). Este carácter se encuentra también presente en *D. azarae*, que es un representante de los Cavoidea *sensu lato*.

El primer carácter que soporta una posición más derivada para “E.” *montana* es el 29, donde este taxon presenta el estado 2 (protuberancias alveolares muy desarrolladas), el cual comparte con taxones de la *serie medialis* (*Orthomyctera*, *Dolichotis*, *Cavia* y *Cardiomyis*) mientras que “E.” *excavata* presenta el estado 0, es decir, “protuberancias alveolares ausentes”, que comparte con *Schistomys* y con las especies protohipsodontes de los Cavoidea. El segundo de estos caracteres es el 46, donde “E.” *excavata* presenta el estado 1 (p4 con dos lóbulos bien desarrollados), compartido con “E.” *fissa*, *Schistomys* y las especies protohipsodontes de los Cavoidea *s. s.* excepto *Asteromys*. “E.” *montana* en cambio presenta el estado 3 para este carácter (p4 con dos lóbulos y una prolongación anterior desarrollada) compartiéndolo con especies más derivadas de los Cavoidea *s. s.* (*Sp nov 1*, *Prodolichotis*, *Dolicavia*). Por último, “E.” *excavata* presenta un carácter conflictivo (48), donde esta especie presenta el estado derivado para este carácter (ausencia de fosetas/idas en estadio adulto-joven).

Para poder resolver las relaciones de este grupo, es necesario sumar nueva información. Sobre la base de nuevos materiales se podría por un lado, incorporar nuevos caracteres y, por el otro, definir codificaciones de caracteres que ahora presentan entradas faltantes.

4.4.2.c. Serie *medialis* (Nodo 38; Fig. 4.1.a-b): Otra cuestión no resuelta en el consenso estricto son las relaciones en la base de la *serie medialis*. Un análisis más detallado indica que existen tres posibles resoluciones que ubican a *P. pridiana* en diferentes posiciones dentro de este clado. Una resolución es que *P. pridiana* sea el grupo hermano de los cuises (*Dolicavia*, *Microcavia*, *Galea* y *Cavia*); otra

posibilidad es que sea grupo hermano de las maras (*Orthomyctera* y *Dolichotis*); y, por último, que los cuises y las maras conformasen un grupo monofilético, mientras que *P. pridiana* quedara más basal a este nodo.

En estas tres resoluciones no se observan sinapomorfias no ambiguas para ubicar a *Prodolichotis* como grupo hermano de las maras, los cuises, o basal a estos dos clados. Por lo tanto, el colapso de estas ramas es debido a la presencia de ramas de largo cero, ya que no hay sinapomorfias (ambiguas o no ambiguas) que soporten la posición de *P. pridiana*. Para resolver las afinidades de *P. pridiana* en las ramas que representan la radiación basal de la *serie medialis*, sería necesario incorporar nuevos caracteres (caso 1).

#### 4.4.3. Diagnósis de los nodos presentes en el consenso estricto

##### 4.4.3.a. Nodo 49: Cavoioidea sensu stricto (Fig. 4.1.a-b)

Se corrobora la monofilia de los Cavoioidea *s. s.*, soportada, en todos los árboles, por siete sinapomorfias no ambiguas: foramen mandibular ubicado por debajo del m3 (carácter 4 [1]), grado de procumbencia media (carácter 5 [1]), histricognatía moderada (carácter 7 [1]), incisivos inferiores que se extienden posteriormente hasta el nivel del lóbulo posterior del m2 (carácter 19 [1]), cresta lateral de forma redondeada (carácter 23 [1]), cresta horizontal presente, suave y amplia (carácter 26 [1]), fosa histricognata de profundidad moderada (carácter 28 [1]).

Además, el clado formado por los Cavoioidea *s.s.* está soportado por nueve sinapomorfias ambiguas: 1) reborde medial del cóndilo (carácter 9[01]), esta ambigüedad está dada por datos faltantes en los taxones fósiles; 2) muesca lunar (carácter 17[01]), esta ambigüedad se produce por falta de datos en taxones fósiles; 3) profundidad de la fosa dorsal delimitada por la cresta horizontal, en relación a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (carácter 27[012]), esta ambigüedad está dada porque *Asteromys* comparte, con Cavoioidea *s. s.* euhipsodontes excepto los cuises, el estado derivado de este carácter (fosa y muesca igualmente profundas); 4) presencia de cemento en estadio ontogenético senil (carácter 42[01]), "*A.*" *punctus* es el único

Cavioidea s. s. que presenta el estado 0 (ausencia) para este carácter, y la ambigüedad se produce porque uno de los *outgroups* (*N. australis*) presenta el estado derivado y lo comparte con el resto de Cavioidea s. s.; 5) prolongación posterior del M3 (carácter 52[01]), la ambigüedad se da en los Cavioidea s. s. basales (“A.” *punctus*, “L.” *initialis*, “L.” *minor*) por falta de datos, los grupos externos muestran el estado 0 para este carácter, mientras que el nodo conformado por “L.” *propheticus* y cavioideos más derivados presentan el estado 1 y el nodo conformado por los cavioideos s. s. colloncurenses y los más derivados muestran el estado 2. 6) vértice de la fosa mesopterigoidea (carácter 58[01]), los *outgroups* presentan el estado 0 (vértice a la altura del M2) para este carácter y el nodo conformado por Cavioidea s. s. euhipsodontes presentan el estado 1 (vértice por delante del M2), esta ambigüedad se da por falta de datos en los taxones protohispodotes de Cavioidea s. s.; 7) foramen yugular (carácter 70[01]) la falta de datos en taxones fósiles produce ambigüedad en la mayoría de los nodos; 8) posición de la prominencia alveolar del P4 (carácter 81[01]), esto se produce por falta de datos; 9) posición del límite entre el mastoideo y el proceso paraoccipital (carácter 83[01]), esta ambigüedad se produce por conflicto de caracteres, en uno de los *outgroups* (*Agouti paca*) y en el nodo de las especies euhipsodontas de Cavioidea s. s. el carácter muestra el estado 1 (al mismo nivel o por encima del meato auditivo) mientras que en otros *outgroups* (*i. e. Dasyprocta azarae*, *Neoreomys australis*) y los carpinchos presentan el estado 0 (por debajo del meato auditivo)

#### 4.4.3.b. Nodo 48: “Luantus” *initialis* y Cavioidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía que es constricción del ápice en cada lóbulo de los molares pobremente desarrollada (carácter 32 [1]). Además, este clado está soportado por una sinapomorfía ambigua que es grosor de la cresta masetérica (carácter 26[12]), la cual está dada por conflicto en el carácter. En este caso *Asteromys*, “C.” *leucoreios* y Sp. nov. 2 presentan el estado 1 (presente como una suave y amplia cresta) y “L.” *propheticus* y las especies euhipsodontes de Cavioidea s. s. presentan el estado 2

(presente como una cresta conspicua), por eso los nodos intermedios presentan ambigüedad.

4.4.3.c. Nodo 47: “*Luantus*” *minor* y Caviioidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía que es protohypsodancia (carácter 30 [2])

4.4.3.d. Nodo 46: “*Luantus*” *propheticus* y Caviioidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía: el esmalte se discontinúa en la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores en la base de la corona y esquinas (carácter 46 [2]) y en algunos árboles por una sinapomorfía: presencia de un surco longitudinal opuesto al hipoflexo/ido sobre la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores (carácter 35 [1]). Este nodo muestra además, una sinapomorfía ambigua producida por conflicto en el carácter 35 [01] que es surco longitudinal sobre la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores. Este carácter presenta el estado 0 (ausencia) en “*L.*” *minor*, en los taxones más basales a ésta especie y en “*C.*” *simpsoni*; muestra el estado 1 (un surco opuesto al hipoflexo/ido) en “*L.*” *propheticus* y taxones más derivados.

4.4.3.e. Nodo 45: “*Chubutomys*” y Caviioidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía que es que la extensión transversal del hipoflexo/ido alcanza más de la mitad de la corona (carácter 33 [2]) y en algunos árboles está soportado por tres sinapomorfías: mesofosétida ausente en estadio ontogenético juvenil-adulto (carácter 54 [1]), ligeramente histricognato (carácter 7 [2]) y fosa histricognata muy suave (carácter 28 [2]). Este nodo presenta una sinapomorfía ambigua dada por el carácter 7[12] (histicognatía) presentando el estado 1 (moderada) en “*L.*” *propheticus* y el estado 2 (ligera) en “*C.*” *leucoreios*, entonces en los nodos intermedios se presenta ambigüedad por falta de datos.

#### 4.4.3.f. Nodo 44: “*Luantus*” *toldensis* y *Cavioidea s. s.* más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por dos sinapomorfías: presencia de cemento en estadio ontogenético juvenil (carácter 44 [1]), el esmalte se discontinúa en la base de la corona y en dos bandas a lo largo de la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores (carácter 46 [3]) y, en algunos árboles, está soportado por la presencia de cemento en estadio ontogenético adulto-joven (carácter 43 [1]). Este nodo está soportado, además, por una sinapomorfía ambigua que es ubicación de la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (carácter 20[12]) y está dada por datos faltantes. *Asteromys* muestra el estado 0 (entre p4 y m1), “*L.*” *minor* y “*C.*” *leucoreios* presentan el estado 1 (debajo del m1), mientras que las especies euhipsodontes muestran el estado 2 (entre el m1 y m2), los nodos intermedios presentan ambigüedad por falta de datos.

#### 4.4.3.g. Nodo 43: *Phanomys* y *Cavioidea s. s.* más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por tres sinapomorfías: forma acorazonada de los lóbulos de los molariformes (carácter 31 [2]), hipoflexo/ido estrecho y extenso (carácter 34 [2]) y discontinuidad del esmalte a lo largo de toda la pared labial de los molariformes superiores y lingual de los inferiores, excepto en el surco longitudinal opuesto al hipofléxo/ido (carácter 46 [4]).

#### 4.4.3.h. Nodo 60: *Phanomys (mixtus y vetulus)*; Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía: esmalte discontinuo alrededor de toda la pared labial de los molariformes superiores, lingual de los inferiores y esquinas (carácter 46 [5])

#### 4.4.3.i. Nodo 42: “eocárdidos” euhipsodontes y *Cavioidea s. s.* más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por dos sinapomorfías: euhipsodoncia (carácter 30 [3]), fosetas/idas subcirculares (carácter 50 [1]) y en

algunos árboles está soportado por las siguientes sinapomorfías: contricción del ápice en cada lóbulo de los molares (carácter 32 [23]), ausencia de fosetas/idas (carácter 48 [1]) y prolongación posterior del lóbulo posterior del M3 desarrollada (carácter 53 [2]). Este nodo está soportado, además, por 2 sinapomorfías ambiguas: 1) fosetas/idas en estado adulto-joven (carácter 48[01]) y está dada por datos faltantes. Las especies protohypsodontas presentan el estado 0 para este carácter (presencia de fosetas/idas en estado adulto-joven), mientras que el nodo conformado por "*E.*" *montana*, "*E.*" *excavata*, *S. erro* y *S. rollinsii*, presenta ambigüedad porque *S. erro* presenta el estado 0, *S. rollinsii* y el resto de los taxones euhipsodontes muestran el estado 1 (ausencia de fosetas/idas en estado adulto-joven). 2) fusión del metalofúlido II con metalofúlido I (carácter 54[01]), para los "eocárdidos" colloncurenses y taxones más derivados no se conoce el estado de este carácter, mientras que las especies más basales presenta en el estado 1 (los dos lófidos se fusionan).

#### 4.4.3.j. Nodo 61: *Schistomys (erro y rollinsii)*; Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía: P4 con dos lóbulos (carácter 51 [1]) y en algunos árboles por otra sinapomorfía que es prolongación posterior del lóbulo posterior del M3 desarrollada (carácter 52 [2]).

#### 4.4.3.k. Nodo 41: "*Eocardia*" *robusta* y *Cavioidea s. s.* más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía: hipoflexo/ido con forma de embudo (carácter 34 [3]) y en algunos árboles por dos sinapomorfías: presencia de protuberancias alveolares suaves (carácter 29 [1]) y p4 con dos lóbulos y una prolongación anterior desarrollada (carácter 45 [3]). Este nodo presenta una sinapomorfía ambigua: fosetas/idas en estadio ontogenético juvenil (carácter 49 [01]), para "*E.*" *robusta* y Sp. nov. 2 no se conoce el estado del carácter, mientras que los taxones más basales presentan el estado 0. La Sp nov. 1 muestra el estado 1 y los taxones más derivados presentan el estado 2. Por eso esta sinapomorfía ambigua, se da por falta de datos.

#### 4.4.3.l. Nodo 40: Sp Nov 2 y Cavoidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por una sinapomorfía no ambigua: tamaño relativo entre molariformes inferiores similar (carácter 38 [1]) y en algunos árboles por otra sinapomorfía no ambigua que es la constricción del ápice en cada uno de los molares pobremente desarrollada (carácter 32 [1]). Además, 7 sinapomorfías ambiguas soportan este clado: 1) grado de procumbencia de la sínfisis (carácter 5[12]); 2) "Chin" (carácter 6[12]); 3) tamaño relativo de los molariformes superiores (carácter 39[01]); 4) recambio de premolares (carácter 40[12]); 5) número de lóbulos en el P4 (carácter 51[01]); 6) cóndilos occipitales (carácter 79[01]). Estas sinapomorfías son ambiguas, debido a que no se conoce la condición en la Sp. Nov. 2, por lo que pueden ser sinapomorfías de este nodo o del nodo que une a Sp. Nov. 2 y la serie *medialis* en caso que la Sp. Nov. 2 posea el estado derivado del carácter. La sinapomorfía ambigua 7) forma de la cresta lateral *sensu* Woods, 1972 (carácter 23[01]) presenta el estado 1 (redondeada), la Sp. Nov. 2 presenta el estado 0 del carácter (recta), la Sp. Nov. 1 presenta el estado 1, mientras que la serie *medialis* presenta el estado 0. Este es un caso de ambigüedad por conflicto del carácter.

#### 4.4.3.m. Nodo 39: Sp Nov 1 y Cavoidea s. s. más derivados (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por cinco sinapomorfías: muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* aislada tanto de la cresta masetérica como de la cresta horizontal (carácter 21 [1]), cresta masetérica casi imperceptible (carácter 22 [2]), nacimiento de la cresta masetérica por debajo del m3 o posterior al m3 (carácter 24 [2]), cresta horizontal robusta (carácter 26 [3]), L A-P de p4-m1 con relación al L A-P de m2-m3 similar (carácter 37 [0]). Además está soportado por las mismas sinapomorfías ambiguas que en el nodo anterior excepto por el carácter 79 (cóndilos occipitales).

#### 4.4.3.n. Nodo 38: Serie *medialis* (Fig. 4.1.a-b)

Este nodo está soportado, en todos los árboles, por dos sinapomorfías: foramen mentoniano en posición lateral (carácter 3 [1]), muesca de inserción del

tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* unida a la cresta horizontal (carácter 21 [2]) y en algunos árboles por una sinapomorfía: presencia de una cresta de dentina en el centro de cada lóbulo (carácter 36 [1]).

El consenso estricto mostrando las sinapomorfías y las sinapomorfías de los nodos más derivados (serie *medialis*) se encuentran listadas en el Apéndice 5.

#### 4.4.4 Soporte de los nodos

Uno de los objetivos principales de este trabajo de tesis doctoral fue poner a prueba la monofilia de los “Eocardiidae”. Los resultados del análisis cladístico indicaron que los “Eocardiidae” y algunos géneros incluidos tradicionalmente en este taxon (e. g. “*Luantus*”, “*Chubutomys*”, “*Eocardia*”) son parafiléticos, por lo cual, en esta sección se evaluará la robustez de dichos resultados a través de diferentes medidas de soporte.

El soporte de caracteres de los nodos presentes en los árboles más parsimoniosos fue calculado utilizando tres métodos diferentes (*Bremer support*, *Bootstrap* y *Jackknife*). Los mismos, evalúan la interacción en el conflicto de caracteres, permitiendo analizar detalladamente los resultados del análisis cladístico. De esta manera se compararon los resultados, los que, aunque muestran ciertas diferencias, coinciden en sustentar la parafilia de los Eocardiidae, de “*Luantus*” y de “*Eocardia*”.

##### 4.4.4.a. *Bremer support*

El primer método utilizado en este análisis fue el *Bremer support* (Bremer 1988, 1994) a través del script del software TNT, BREMER.RUN (Goloboff *et al.*, 2008b). Este método mide el soporte de un clado a través del menor número de pasos extra, que se requieren para que dicho clado se pierda del consenso estricto de los árboles más parsimoniosos (Kitching *et al.*, 1998), buscando árboles subóptimos y luego *constraints* negativos de grupos monofiléticos.

El análisis de *Bremer support*, incluyendo todos los taxa, resultó en un consenso con un mínimo soporte para la mayoría de los nodos (Fig. 4.2). Según lo esperado, todos los nodos colapsados en el consenso estricto de los árboles más parsimoniosos tienen un valor de Bremer de 0. Los pocos nodos restantes tienen valores de Bremer extremadamente bajos, generalmente de 1. El nodo más basal de *Cavioidea s. s.* muestra a las especies protohypsodontas como parafiléticas y con un soporte bajo (=1). Las especies "*L.*" *initialis*, "*L.*" *minor*, "*L.*" *propheticus* y "*L.*" *toldensis* son parafiléticas, y el nodo que incluye a "*L.*" *toldensis* y *cavioideos s. s.* más derivados muestra un soporte de 2. Dentro de *Cavioidea s. s.* el nodo con mayor soporte es el conformado por *Phanomys* y las especies euhypsodontas de *Cavioidea s. s.*, presentando un Bremer de 4 (Fig. 4.2).

Se realizó un análisis de Bremer más detallado para observar si el soporte de los nodos mejoraba, ignorando la posición de taxones conflictivos o muy inestables. Este procedimiento reveló que el bajo soporte de muchos nodos se explica por la inestabilidad de pocos taxones (generalmente incompletos); por ejemplo en árboles con un solo paso extra:

1) *S. rollinsii* se posiciona dentro de la serie *medialis*, reduciendo a 1 el valor de todos los nodos del consenso estricto ubicados entre los euhypsodontes y la serie *medialis*. Por lo tanto si se ignora la posición de este taxón al calcular el Bremer support, el soporte del nodo de *Caviidae+Hydrochoeridae* aumenta a 2.

2) La *Sp. nov. 2* en algunas topologías queda por fuera de los euhypsodontes, reduciendo a 1 el valor de todos los nodos del consenso estricto ubicados entre la posición original de este taxón (cercano a la serie *medialis*) y el nodo de los euhypsodontes. Por lo tanto si se ignora la posición de la *Sp. Nov. 2* al calcular el Bremer support, el soporte de los *Cavioidea s. s.* euhypsodontes aumenta a 2, mientras que el de la serie *medialis* se mantiene en 2.

3) "*L.*" *initialis* se ubica en distintas posiciones llegando a posicionarse incluso por fuera de *Cavioidea s. s.* debido a la notable falta de información que se posee para esta especie. Por lo tanto al ignorar sus posiciones alternativas en los árboles subóptimos, el soporte del nodo de *Cavioidea s. s.* aumenta a 4, indicando que más allá de la inestabilidad de "*L.*" *initialis*, existen numerosos caracteres que dan buen soporte para la monofilia de este grupo; asimismo,

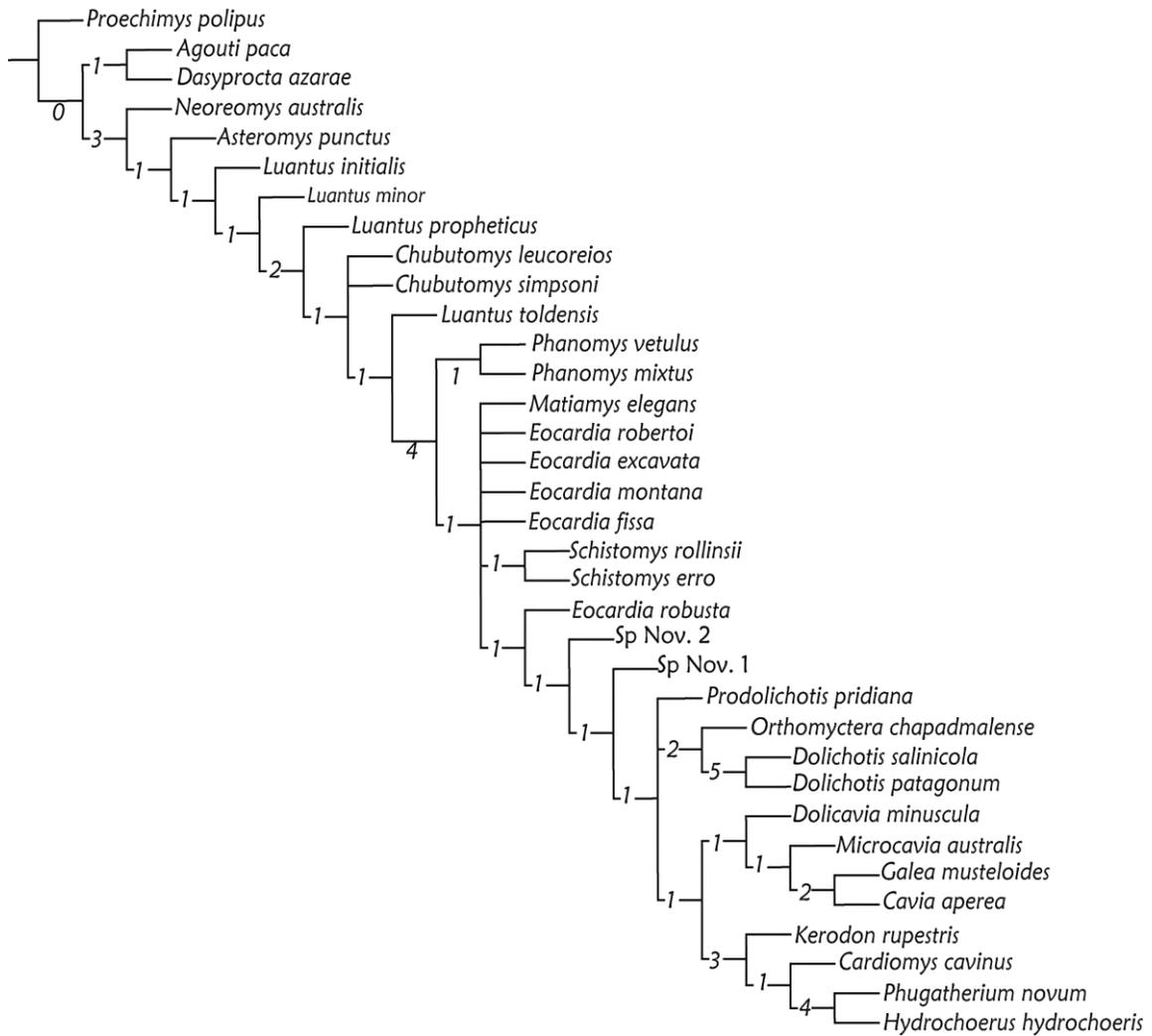
también aumenta el soporte del nodo conformado por "*L.*" *minor* y caviioideos *s. s.* más derivados a un bremer de 3 y el soporte del nodo conformado por "*L.*" *propheticus* y caviioideos *s. s.* más derivados aumenta a 2.

4) Las especies de "*Chubutomys*" también toman diversas posiciones en árboles de 1 paso más, posicionándose en algunos de estos árboles como más derivados o más basales que "*L.*" *propheticus*. Por lo tanto si se ignoran sus posiciones en árboles subóptimos el soporte de "*L.*" *propheticus* y caviioideos *s. s.* derivados aumenta a 2 y el de "*L.*" *toldensis* y especies más derivados aumenta a 3.

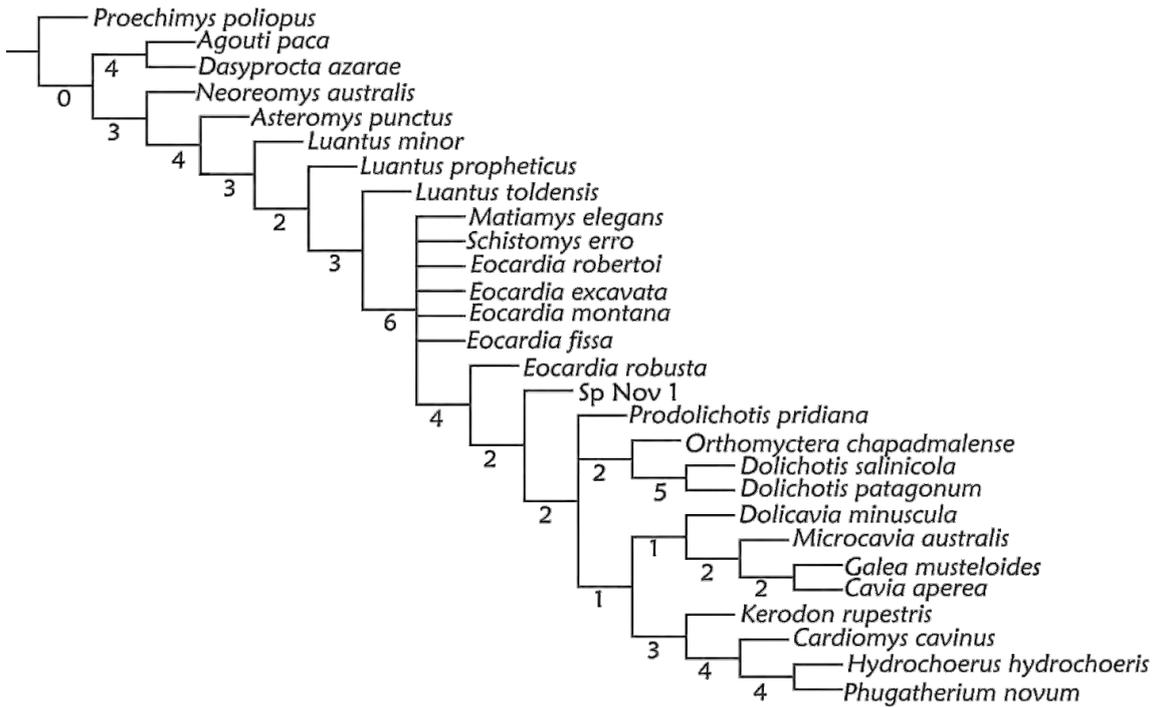
5) Por último, ignorando las posiciones de *Phanomys* en el análisis (que se ubica en algunos árboles con dos pasos más de largo entre las especies protohypsodontas de *Cavioidea s. s.*), el soporte de las especies euhypsodontas aumenta a 4, reforzando así, la robustez de la parafilia de Eocardiidae.

En síntesis, ignorando las posiciones alternativas de los taxones inestables en los árboles subóptimos, se revela que a pesar de la incertidumbre sobre estas especies en particular, el soporte de los nodos que agrupan a los restantes taxones en un consenso reducido es significativamente más alto (Fig. 4.3): 1) El soporte de los *Cavioidea s. s.* aumenta a 4; 2) aumenta a 3 el Bremer del nodo conformado por "*L.*" *minor* y caviioideos *s. s.* más derivados; 3) el soporte del nodo conformado por "*L.*" *propheticus* y caviioideos *s. s.* más derivados, aumenta a 2; 4) "*L.*" *toldensis* y especies más derivados aumenta a 3; 5) el soporte del nodo conformado por las especies euhypsodontes es de 6; 6) el nodo que incluye a "*E.*" *robusta* y caviioideos *s. s.* más derivados aumenta a 4; 7) *Sp. nov. 1* y serie *medialis* tiene un soporte de 2; 8) la serie *medialis* presenta un valor de soporte de 2.

**Figura 4.2:** Medidas de soporte calculadas a través de Bremer support, con todos los taxones incluidos en el análisis filogenético.



**Figura 4.3:** Medidas de soporte calculadas a través de Bremer support, ignorando las posiciones de “*Luantus*” *initialis*, “*Chubutomys*” *simpsoni*, “*C.*” *leucoreios*, *Phanomys mixtus*, *P. vetulus*, *Schistomys rollinsii* y Sp Nov. 2.



#### 4.4.4.b. Bootstrap Standard

Técnica de remuestreo: El segundo método de medidas de soporte utilizado fue el *Bootstrap Standard*. Este método consiste en muestrear caracteres aleatoriamente con reemplazo para formar un set de datos de pseudoréplicas de las mismas dimensiones que el set de datos original. El efecto es borrar algunos caracteres aleatoriamente y re pesar otros también aleatoriamente, con el *constraint* de que el número total de caracteres de las matrices de cada pseudoréplica, sea igual al número de caracteres de la matriz original. Se genera un gran número de réplicas (1000 o más), se encuentra el cladograma más parsimonioso para cada pseudoréplica y el grado de conflicto entre ellos se evalúa por medio de mediciones de frecuencias.

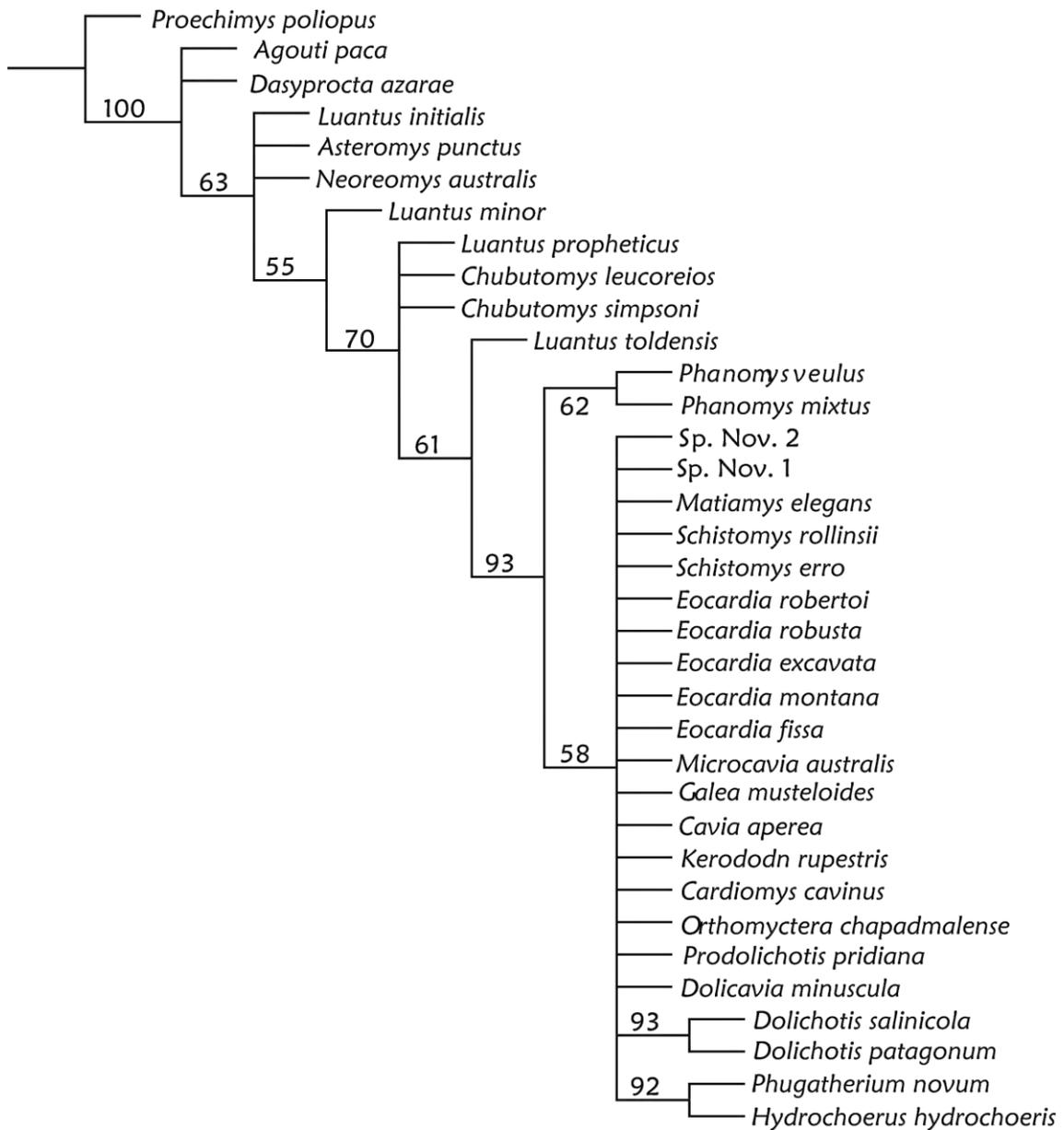
Frecuencias absolutas (FA): En este caso, el grado de conflicto entre los cladogramas más parsimoniosos se evalúa a través de un consenso de mayoría, el cual incluye las agrupaciones soportadas por más del 50% de las pseudoréplicas. El porcentaje de cladogramas más parsimoniosos resultantes de las pseudoréplicas, en las cuales un grupo particular es encontrado, debe ser interpretado como un nivel de soporte asociado a ese grupo; por ejemplo, si un grupo aparece en 95% o más de esos cladogramas, entonces ese grupo está soportado con un 95% de soporte de *Bootstrap* (Kitching *et al.*, 1998).

Diferencia de frecuencias (FGC): es una medida de soporte calculada como la diferencia de frecuencia entre el grupo y su grupo contradictorio más frecuente (Goloboff *et al.*, 2003). Los valores GC varían entre -1 (mayor contradicción) y 1 (máximo soporte).

Primero se calcularon las frecuencias absolutas (FA; Fig. 4.4) y luego las frecuencias GC (FGC; Goloboff *et al.*, 2003; Fig. 4.5). Como resultado, aunque *Bootstrap* de FGC muestra una mayor resolución en los nodos que el *Bootstrap* de FA, los dos tipos de frecuencias indican un soporte alto en el nodo conformado por *Phanomys* y las especies euhipsodontas (FA=93; FGC=93), mientras que el resto de los nodos muestra un soporte relativamente bajo (entre 58-70 para FA y entre 23-70 para FGC), como sucede con el *Bremer support*. Del mismo modo que se realizó con el *Bremer*, se calcularon estas frecuencias

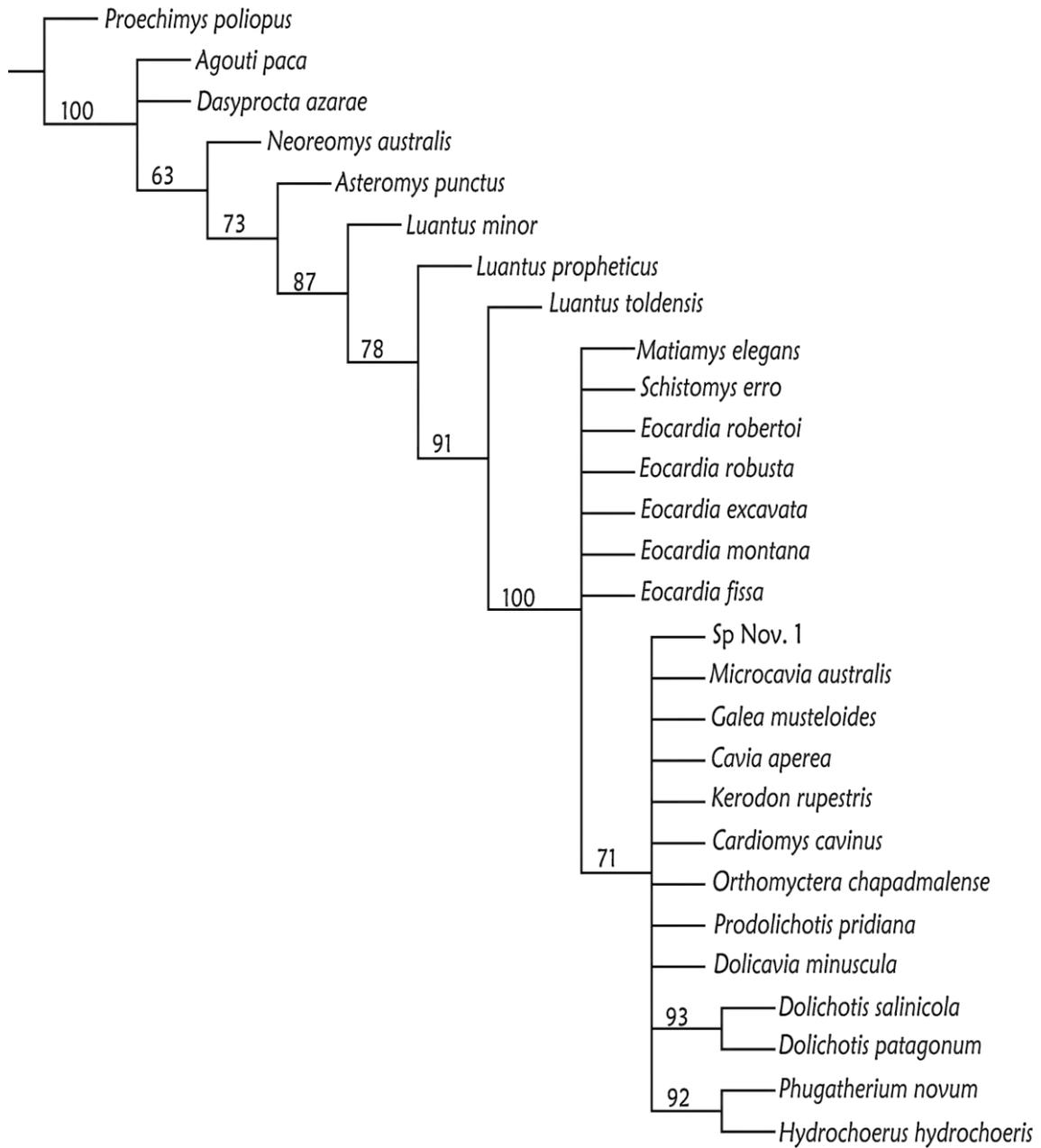
ignorando las posiciones de los taxones inestables, para poner a prueba el soporte existente para los agrupamientos de los restantes taxones. El soporte aumenta en algunos nodos: Cavoidea *s. s.*, FA=73 (Fig. 4.6) y FGC=62 (Fig. 4.7); “*Luantus*” *minor* y cavoideos *s. s.* derivados, FA/FGC=87; “*L.*” *propheticus* y cavoideos *s. s.* derivados, FA/FGC=78; “*L.*” *toldensis* y cavoideos *s. s.* derivados, FA/FGC=91; especies euhipsodontes, FA/FGC=100; Sp nov 1 con serie *medialis*, FA/FGC=71.

**Figura 4.4:** Medidas de soporte calculadas a través de Bootstrap Standard con frecuencias absolutas.

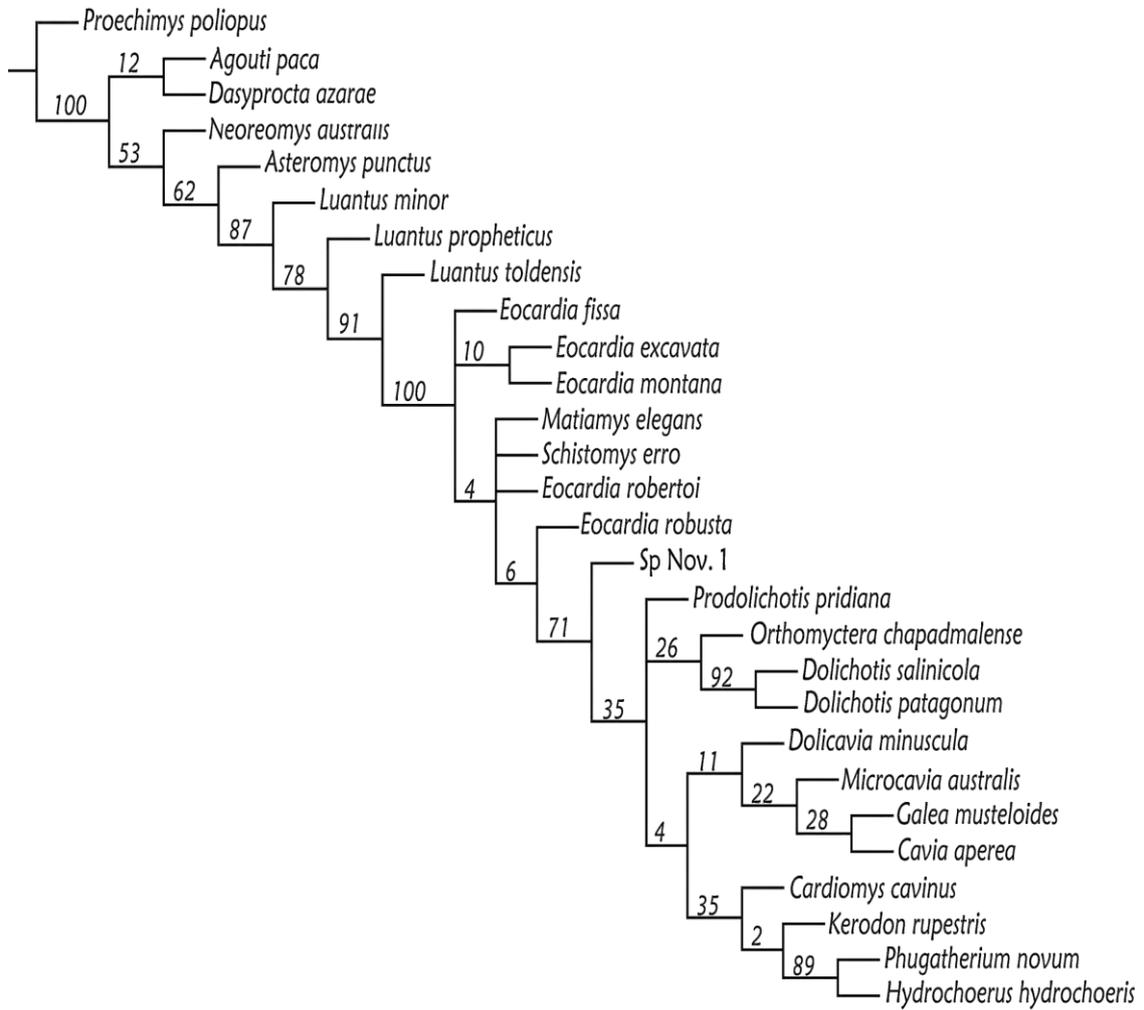


**Figura 4.5:** Medidas de soporte calculadas a través de Bootstrap Standard con frecuencias GC.

**Figura 4.6:** Medidas de soporte calculadas a través de Bootstrap Standard reducido con frecuencias absolutas.



**Figura 4.7:** Medidas de soporte calculadas a través de Bootstrap Standard reducido con frecuencias GC.



#### 4.4.4.c. Jackknife

Técnica de remuestreo: El tercer método utilizado como medida de soporte fue la técnica de remuestreo *Jackknife* (Lanyon, 1985), tanto de frecuencias absolutas (Fig. 4.8) como GC (Fig. 4.9). Este método remuestrea la matriz suprimiendo caracteres, aleatoria e independientemente de la matriz original; cada uno de los caracteres originales, tiene la misma probabilidad  $p$  (0,36) de estar ausente en cualquier réplica (Farris *et al.*, 1996).

Medición de frecuencias (*idem Bootstrap*):

Frecuencias absolutas (FA): El porcentaje de cladogramas más parsimoniosos resultantes de las pseudoréplicas, en las cuales un grupo particular es encontrado, debe ser interpretado como un nivel de soporte asociado a ese grupo; por ejemplo, si un grupo aparece en 95% o más de esos cladogramas, entonces ese grupo está soportado con un 95% de soporte de *Bootstrap* (Kitching *et al.*, 1998).

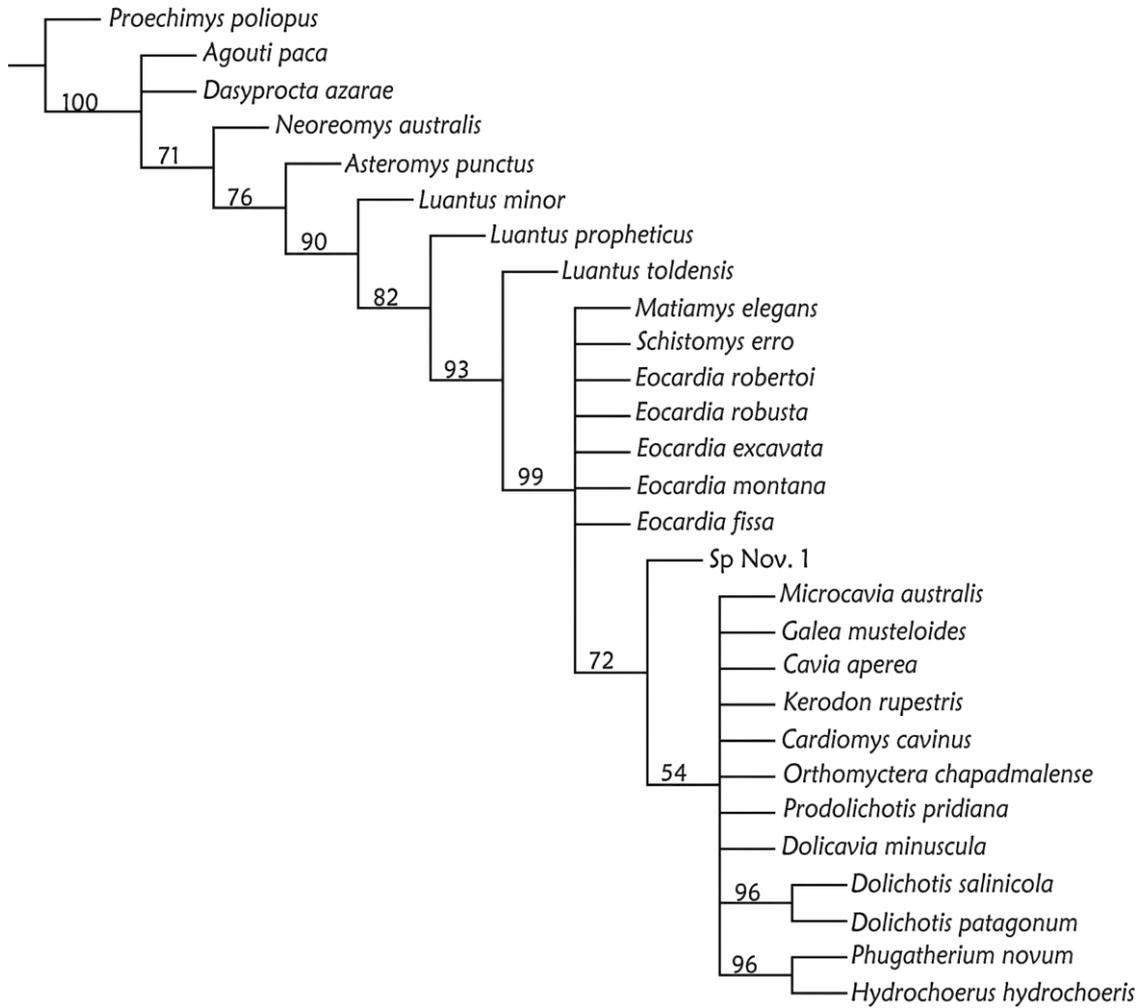
Diferencia de frecuencias (FGC): es una medida de soporte calculada como la diferencia de frecuencia entre el grupo y su grupo contradictorio más frecuente (Goloboff *et al.*, 2003). Los valores GC varían entre -1 (mayor contradicción) y 1 (máximo soporte).

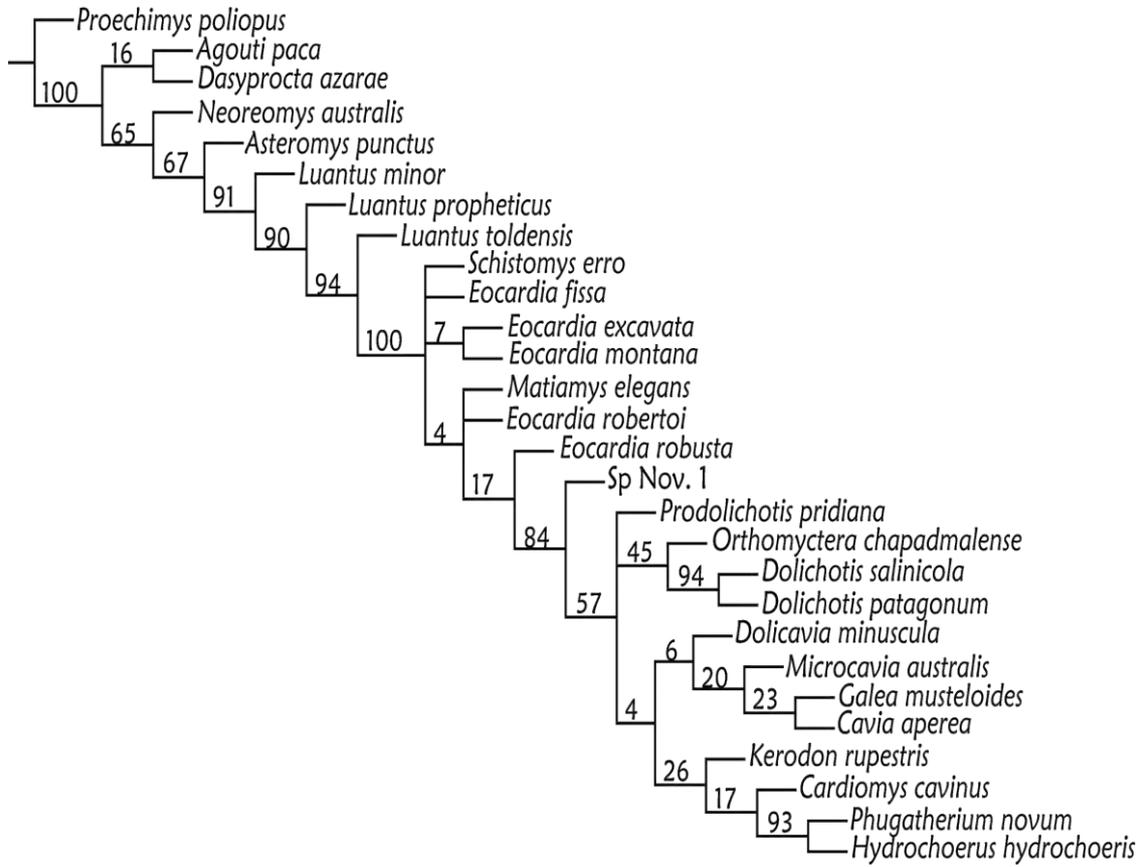
El nodo de "*L.* *propheticus* y cavioides *s. s.* más derivados, muestra FA/FGC=74 y el nodo de *Phanomys*+especies euhipsodontes tiene FA/FGC=94. El resto de los nodos muestran un soporte de *Jackknife* bajo, FA=52-71 y FGC=27-69, mostrando una mayor resolución de nodos la FGC de *Jackknife*. Nuevamente ignorando las posiciones alternativas de los taxones inestables para el cálculo de las frecuencias, los valores de soporte en los nodos aumentan: Caviioidea *s. s.*, FA=76 (Fig. 4.10) y FGC=73 (Fig. 4.11); "*Luantus*" *minor* y cavioides *s. s.* derivados, FA/FGC=90; "*L.* *propheticus* y cavioides *s. s.* derivados, FA/FGC=82; "*L.* *toldensis* y cavioides *s. s.* derivados, FA/FGC=93; especies euhipsodontes, FA/FGC=99; Sp Nov. 1 con serie *medialis*, FA=72.





**Figura 4.10:** Medidas de soporte calculadas a través de Jackknife reducido con frecuencias absolutas.



**Figura 4.11:** Medidas de soporte calculadas a través de Jacknife reducido con frecuencias GC.

#### 4.4.4.d. Resultados de las diferentes medidas de soporte

Las diferentes medidas de soporte de nodos utilizada en este análisis coinciden en los nodos que presentan mayor soporte. Uno de ellos es el nodo conformado por las especies euhipsodontes de Caviioidea *s. s.* (*Bremer*=4; *Bootstrap*=100; *Jacknife*=99), lo cual refuerza la parafilia de los Eocardiidae.

Es interesante el caso de “*Luantus*”, porque sus especies aparecen parafiléticas, como un peine, en posición basal dentro de los Caviioidea *s. s.* presentando bajo soporte con los tres métodos utilizados. Al ignorar las posiciones de los taxones inestables (entre ellos “*L.*” *initialis*) aumenta bastante el soporte de los nodos que separan a las especies de “*Luantus*” como sucesivos grupos hermanos de los Caviioidea *s. s.* más derivados. El *Bremer support* presenta valores de 3 en los nodos de “*L.*” *minor* y caviioideos *s. s.* más derivados y en el de “*L.*” *toldensis* y caviioideos *s. s.* más derivados; *Bootstrap* muestra valores de soporte de 87 y 91 respectivamente, mientras que *Jacknife* presenta valores de 90 y 93 respectivamente, además presenta un valor de 82 para el nodo conformado por “*L.*” *propheticus* y caviioideos *s. s.* más derivados. Los tres métodos coinciden, reforzando la parafilia de “*Luantus*”.

El nodo que incluye a “*E.*” *robusta* y caviioideos *s. s.* más derivados presenta un *Bremer support* alto (=4), reforzando la parafilia de “*Eocardia*”; sin embargo *Bootstrap* y *Jacknife* presentan valores muy bajos de soporte para este nodo. El nodo conformado por Sp. nov. 1 y serie *medialis* presenta un *Bremer support* de 2, *Bootstrap* un soporte de 71 y *Jacknife* un valor de 72. Aunque estos valores de soporte no son muy altos, se corrobora a Sp. nov. 1 como la especie más estrechamente relacionada a la serie *medialis*.

#### 4.5. Evolución de caracteres

Los resultados de este análisis son importantes para comprender mejor la evolución de diversas regiones anatómicas, mostrando las transformaciones más significativas en la historia evolutiva de los Caviioidea *s. s.* En esta sección, se discuten aquellos caracteres que poseen mayor interés para comprender la evolución del grupo. A continuación se detallan los caracteres seleccionados y sus transformaciones.

##### 4.5.1. Caracteres mandibulares

###### 4.5.1.a. Extensión posterior de los incisivos inferiores (c. 19) y posición del foramen mandibular (c. 4)

Tradicionalmente se relacionó la posición del foramen mandibular con la mayor o menor extensión de los incisivos inferiores. Por ejemplo, *P. poliopus* (Octodontoideo), *D. azarae*, *A. paca* y *N. australis* (Caviioidea *s. l.*) presentan el foramen mandibular ubicado por detrás de la fosa retromolar, mientras que los incisivos inferiores se extienden hasta el m3. La escasa extensión posterior de los incisivos inferiores fue uno de los caracteres propuestos por Patterson y Wood (1982) para agrupar a “Eocardiidae”, Caviidae e Hydrochoeridae dentro de los Caviioidea *s. s.* En este clado, el foramen mandibular siempre se ubica por debajo del m3 (Fig. 4.12); sin embargo la extensión de los incisivos (aunque es menor que en otros caviomorfos) dentro de los Caviioidea *s. s.* es variable. Esto significa que el foramen mandibular y la longitud de los incisivos inferiores no evolucionan estrictamente juntos, al menos en este grupo.

Como se indicó en la sección 4.4.3. (Diagnosis de los nodos presentes en el consenso estricto) una sinapomorfía de los Caviioidea *s. s.* es que los incisivos inferiores alcanzan posteriormente el nivel del lóbulo posterior del m2 y este estado lo presentan “*A.*” *punctus*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *minor*, “*L.*” *propheticus* y “*C.*” *leucoreios* (que son las especies más basales del clado), la Sp Nov. 1 (que es el grupo hermano de la serie *medialis*), *G. musteloides* y *C. aperea*. En los

“eocárdidos” euhipsodontes (excepto “*E.*” *robusta*), la *Sp. Nov. 2* y los dolichotinos los incisivos inferiores alcanzan el nivel del lóbulo anterior del m2. En *K. rupestris* + Hydrochoeridae, “*E.*” *robusta*, *D. minuscula* y *M. australis* los incisivos alcanzan el m1. De esta manera, al estado plesiomórfico del carácter, dentro de los Caviioidea *s. s.* lo presentan los taxones más basales; el estado intermedio se presenta como una sinapomorfía en el nodo conformado por las especies euhipsodontas, mientras que el estado derivado aparece por primera vez en “*E.*” *robusta* (Fig. 4.12).

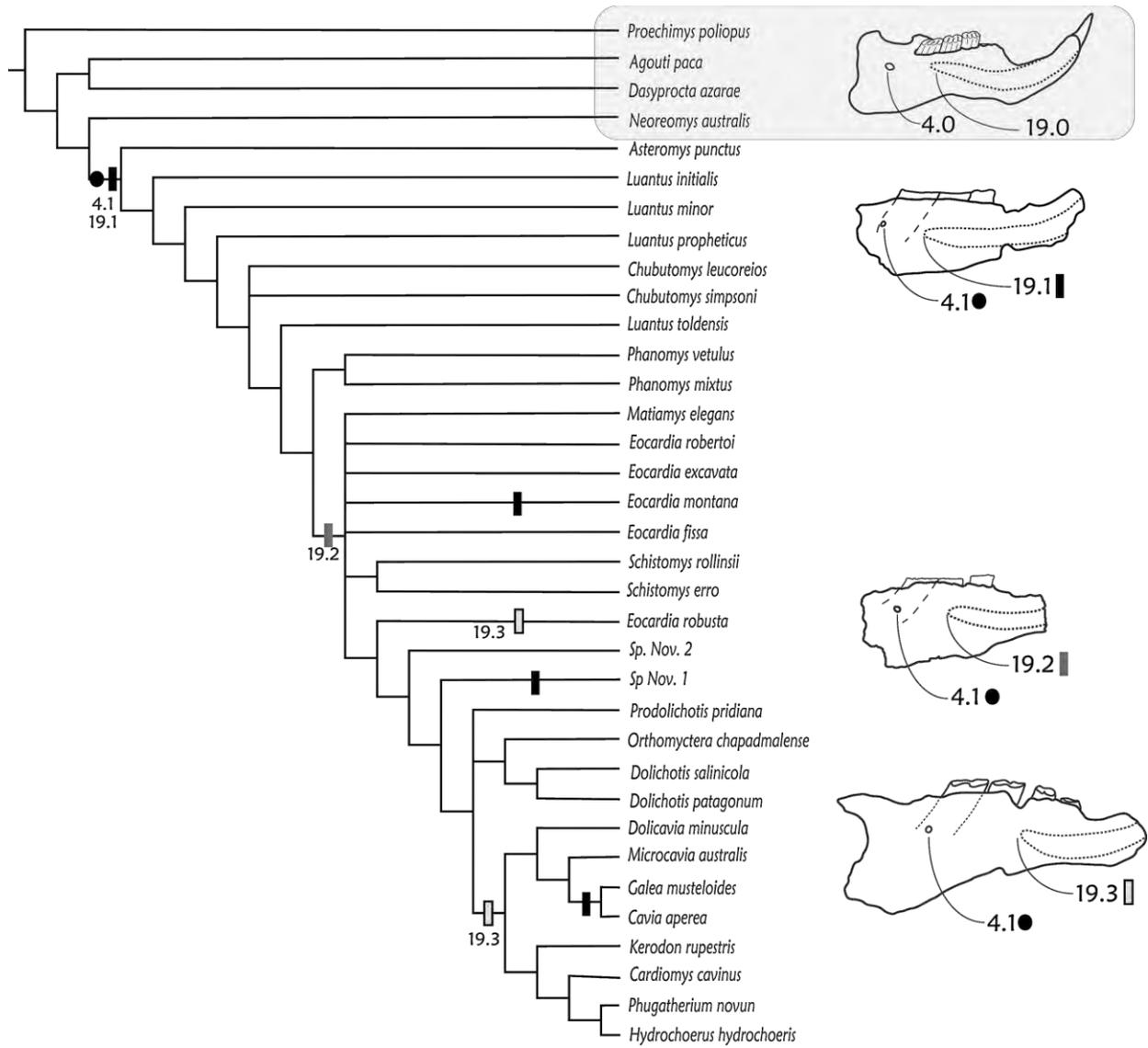
El estado plesiomórfico (incisivos inferiores alcanzan posteriormente el nivel del lóbulo posterior del m2) se presenta como una reversión autapomórfica en “*E.*” *montana*, la *Sp. Nov. 1* y el nodo conformado por *G. musteloides* y *C. aperea* (Fig. 4.11).

El estado intermedio (incisivos inferiores alcanzan el lóbulo anterior del m2) se muestra como convergencia entre la *Sp. Nov. 2* y el clado los dolichotinos (*O. chapadmalense*, *D. patagonum* y *D. salinicola*) (Fig. 4.12).

El estado derivado evoluciona convergentemente en “*E.*” *robusta*, el nodo de los cuis y el nodo de los carpinchos (incisivos alcanzan el m1) (Fig. 4.12).

Este carácter dentro de Caviioidea *s. s.* indica que los incisivos nunca alcanzan posteriormente, el m3, como sucede en las otras familias de Caviioidea *s. l.* (e.g. Dasyproctidae, Agoutidae; Fig. 4.12).

**Figura 4.12:** Optimización de “Posición del foramen mandibular” (C. 4) y “Extensión posterior de los incisivos inferiores” (c. 19).



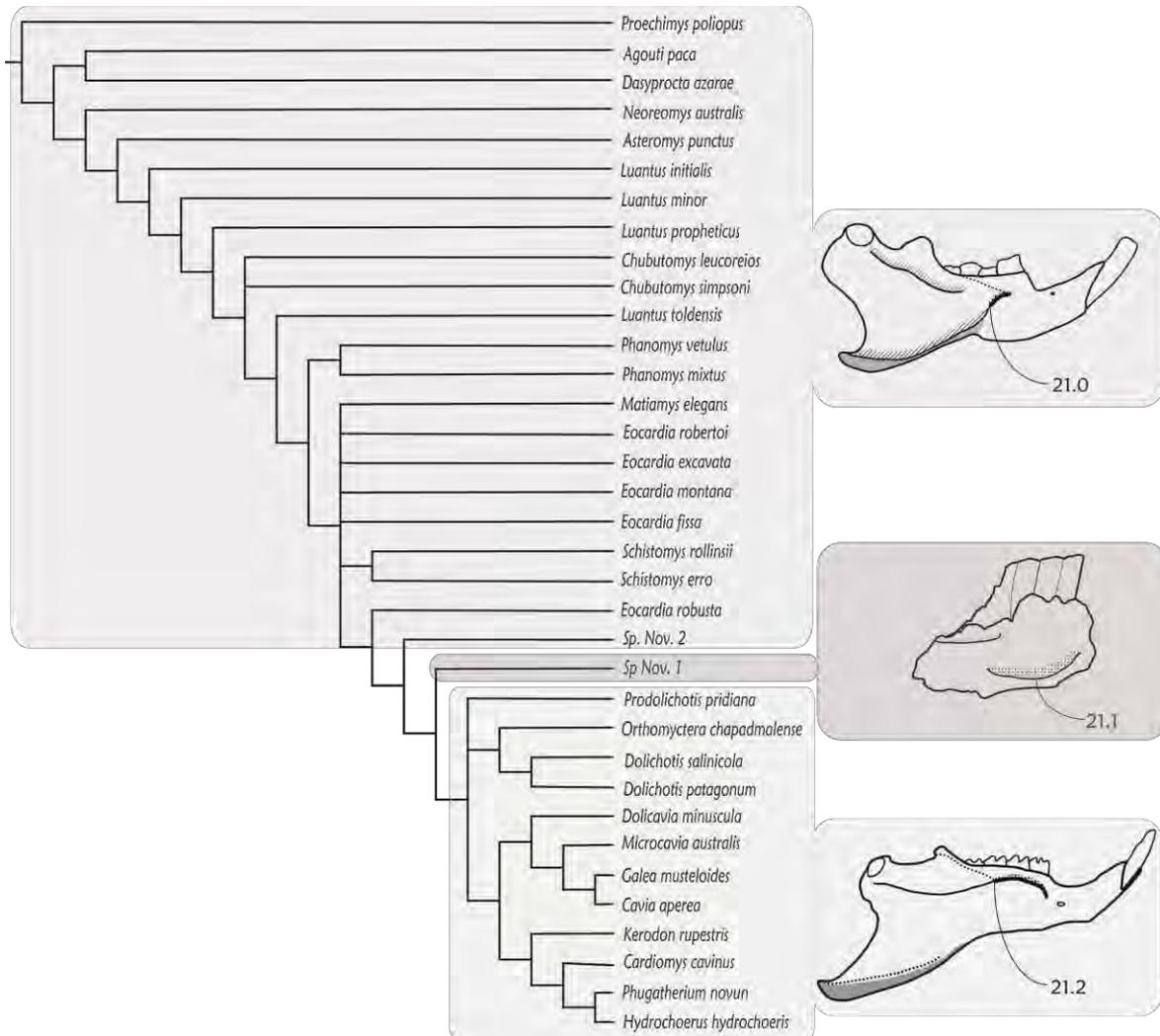
#### 4.5.1.b. Crestas mandibulares

La configuración de la cresta masetérica (sitio de inserción del músculo *masseter lateralis*) de los roedores caviomorfos es de posición oblicua hacia atrás y hacia abajo (es decir, hacia al proceso angular) y se encuentra anteriormente unida a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (mMpi; c. 21[0]) y, a su vez, la mMpi se encuentra aislada de la cresta horizontal (sitio de inserción del músculo *masseter medialis*). Tanto la cresta masetérica como la cresta horizontal varían en el grado de desarrollo, que pueden presentarse desde suaves hasta desarrolladas.

La historia evolutiva de estos caracteres dentro de los Cavoidea *s. s.* es sumamente interesante. El *stem group* de este clado, es decir, los “eocárdidos”, presentan la misma configuración mandibular (Ver Homologías de las crestas mandibulares en Sección 4.3.2: Lista de caracteres) que en otros caviomorfos, indicando el estado plesiomórfico para este carácter (Fig. 4.13). Los taxones más basales (“A.” *punctus*, “L.” *minor*, “L.” *propheticus*, “C.” *leucoreios*) y algunos más modernos (“E.” *fissa* y “E.” *robusta*) muestran una cresta masetérica poco desarrollada. Mientras que los taxones más derivados del *stem group*, “E.” *montana*, “E.” *excavata*, *S. erro*, y Sp. Nov. 2 presentan una cresta masetérica desarrollada. Además presentan la cresta horizontal poco desarrollada (“A.” *punctus*, “C.” *leucoreios*, Sp. Nov. 2) o desarrollada (“L.” *propheticus*, “E.” *montana*, “E.” *excavata*, “E.” *fissa*, “E.” *robusta*). A su vez, la Sp. Nov. 1, que es el grupo hermano de la serie *medialis*, presenta una configuración mandibular única, donde la mMpi se encuentra totalmente aislada tanto de la cresta masetérica (que no se desarrolla) como de la cresta horizontal (que es robusta); mostrando el estado intermedio para el carácter (Fig. 4.13).

Por último, los taxones de la serie *medialis* presentan la mMpi unida a la cresta horizontal, pero totalmente aislada de la cresta masetérica; presentando la condición derivada del carácter (Fig. 4.13). Además, en este grupo, la cresta horizontal es robusta y la cresta masetérica es casi imperceptible o no se desarrolla (e. g. *Cavia*, *Dolichotis*).

**Figura 4.13:** Optimización de Muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis* (C. 21).



#### 4.5.2. Caracteres dentarios

##### 4.5.2.a. Hipsodoncia

Dentro de los Caviioidea *s. s.* se observa un aumento en el grado de hipsodoncia. “A.” *punctus* y “L.” *initialis*, las especies más basales de este clado, son mesodontes y comparten este estado con representantes de Caviioidea *s. l.* (*A. paca* y *D. azarae*). “L.” *minor*, “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis*, “C.” *simpsoni*, “C.” *leucoreios*, *P. mixtus* y *P. vetulus* son protohipsodontes. Mientras que las demás especies de Caviioidea *s. s.* presentan el estado derivado para este carácter que es euhipsodonte.

Algunos caracteres que clásicamente se consideraron asociados al grado de hipsodoncia, como la aparición de cemento o la menor persistencia de fosetas/fosétidas en los molariformes debido a su desaparición desde estadios ontogenéticos cada vez más tempranos, se analizaron separadamente en este estudio, a fin de testear esta hipótesis. Para eso, se definieron para cada carácter tres estados que representan la presencia de estas estructuras en tres estadios ontogenéticos (juvenil, adulto-joven y senil), lo cual permitió incorporar información más detallada sobre la variación de estas estructuras en los taxones incluidos en el análisis.

*Asteromys punctus* es la única especie de los Caviioidea *s. s.* que no presenta cemento en ningún estadio ontogenético y las fosétidas son muy persistentes, ya que están presentes incluso en estadios avanzados de desgaste; la otra especie mesodonte es “L.” *initialis* que presenta cemento en estadio ontogenético senil, y, al igual que en “A.” *punctus* las fosetas/idas son muy persistentes. “L.” *minor*, es en la primera especie de Caviioidea *s. s.* en la que se registra protohipsodoncia, el cemento aparece en estados muy avanzados de desgaste y las fosetas/idas son persistentes aún en estadios seniles. “L.” *propheticus*, “L.” *toldensis*, “C.” *simpsoni*, “C.” *leucoreios*, *P. mixtus* y *P. vetulus* son protohipsodontes. “L.” *propheticus* presenta cemento en estados avanzados de desgaste, mientras que “L.” *toldensis*, *P. mixtus* y *P. vetulus* lo presentan en estadios tempranos de desgaste. En estas especies, las fosetas/fosétidas persisten

hasta un estadio ontogenético adulto-joven. "*C.* *simpsoni* y "*C.* *leucoreios*, no presenta cemento en estadio ontogenético juvenil ni en estadio adulto-joven pero no se conocen ejemplares de estas especies en estadio adulto o senil, por lo cual no es posible saber si presenta cemento en estadios avanzados; además, estas especies (al igual que los Caviioidea s. s. euhipsodontes) no presentan mesofosétida en estadio ontogenético adulto-joven.

De las especies que presentan euhipsodoncia "*E.* *montana*, "*E.* *fissa*, "*E.* *excavata*, "*E.* *robertoi*, "*E.* *robusta*, *M. elegans*, *S. erro*, y *S. rollinsii*, presentan fosetas/idas en estadios ontogenéticos juveniles y con el desgaste desaparecen pronto. La Sp. Nov. 1, la Sp. Nov. 2 y la serie *medialis*, no presentan fosetas/fosétidas en ningún estadio ontogenético, al menos luego del nacimiento. Todas las especies euhipsodontes presentan cemento en estadios muy tempranos de la ontogenia.

Este análisis indica que ciertos caracteres tradicionalmente asociados a la hipsodoncia son filogenéticamente independientes. Es decir, que la evolución de la hipsodoncia, la presencia de cemento y menor persistencia de fosetas/fosétidas no aparecen al mismo tiempo en la evolución de Caviioidea s. s.

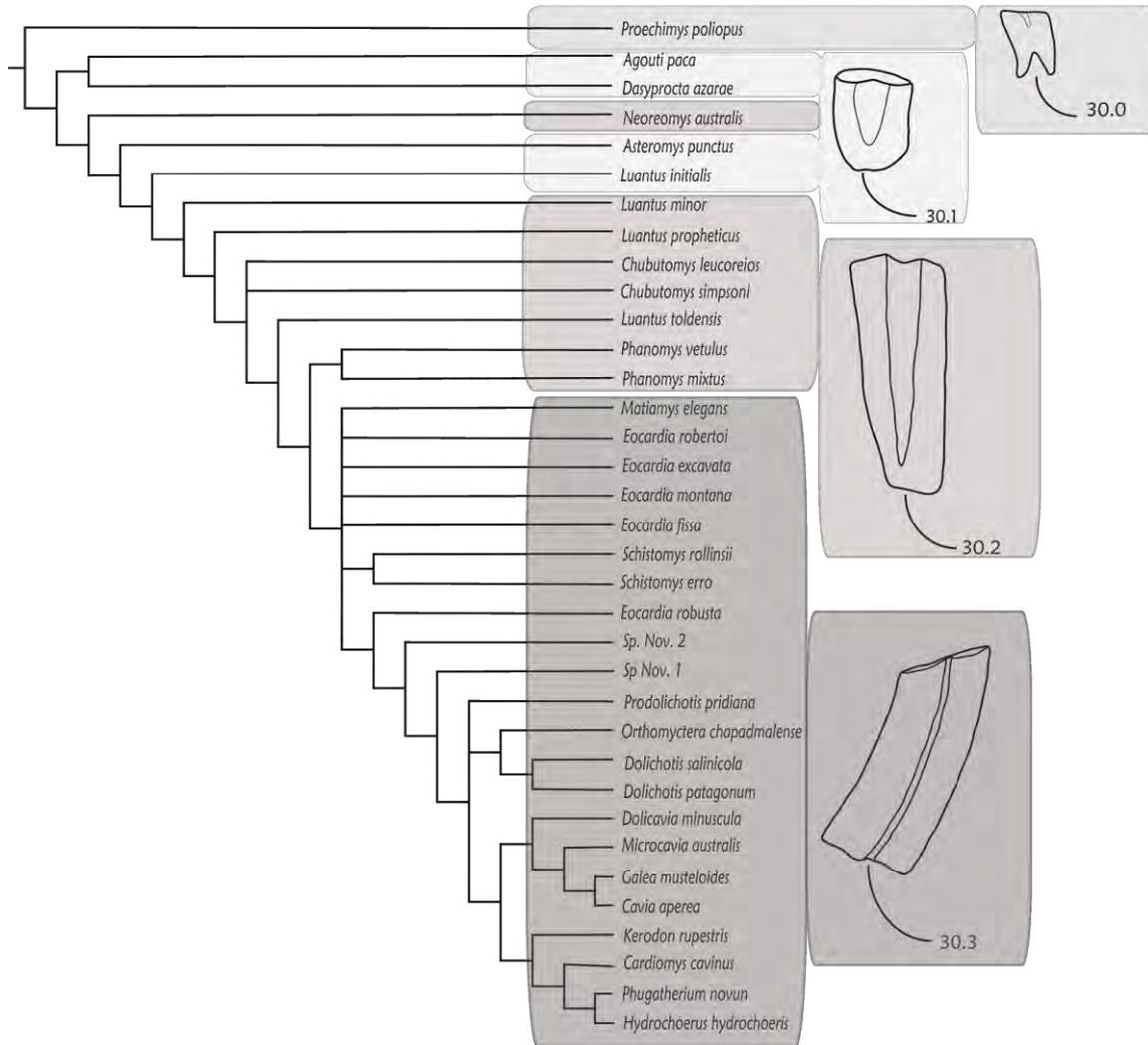
Sin embargo, la pérdida o adquisición de estructuras (e. g. fosetas/fosétidas, cemento respectivamente) en este grupo, podrían ser un subproducto del incremento en el grado de hipsodoncia y estar desacoplados temporalmente. Esto significa que un aumento en la hipsodoncia podría ser un pre-requisito para perder o adquirir determinados caracteres. De esta manera, la dependencia entre estos caracteres sería biológica pero no filogenética.

Si bien la tendencia en los Caviioidea s. s., es un aumento en el grado de hipsodoncia, su evolución es bastante más compleja de lo supuesto hasta ahora.

En los resultados del análisis se observa que, por ejemplo, la ausencia de cemento en estadio ontogenético adulto-joven es compartido por "*A.* *punctus*, "*L.* *initialis* (mesodontes) y "*L.* *minor* (protohipsodonte), mientras que "*L.* *propheticus* (protohipsodonte) presenta cemento en dicho estadio ontogenético y a su vez, se produce una reversión en "*C.* *simpsoni* y "*C.* *leucoreios*

(protohypsodontes) que muestra el mismo estado de carácter que las especies más basales a "*L.* *propheticus* (Fig. 4.14).

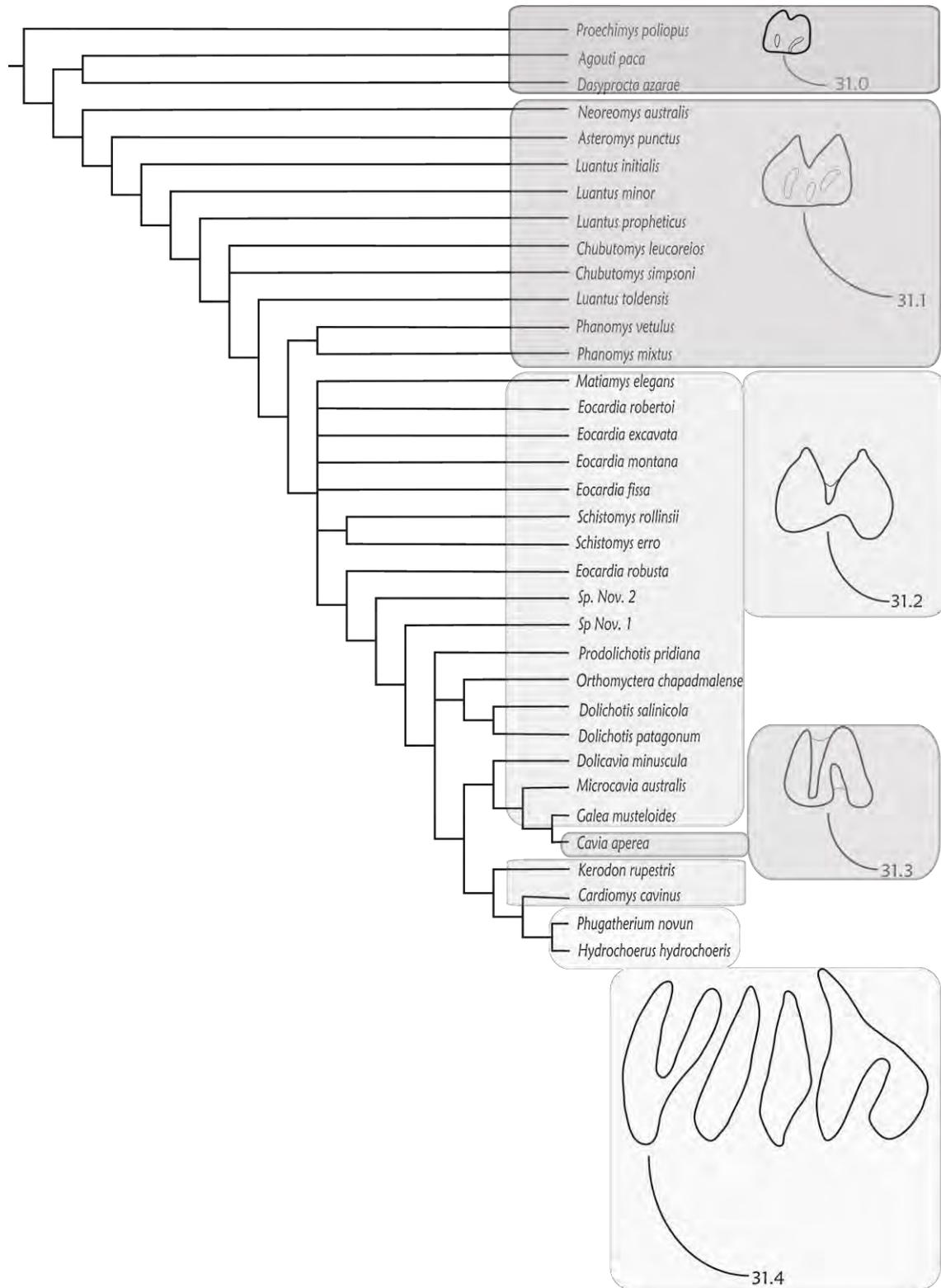
**Figura 4.14:** Optimización del grado de hipsodoncia (C. 30).



#### 4.5.2.b. Forma de los lóbulos de los molariformes (c. 31):

Este es un carácter que vale la pena destacar porque se puede seguir la complejización de la morfología de los molares que conduce a la forma de los hidroquéridos. El estado plesiomórfico molariformes de lóbulos triangulares, lo presentan las especies protohipsodontes de los Cavoioidea *s. s.* (excepto *Phanomys*) y lo comparten con *Microcavia australis* (Cavoioidea *s. l.*). Las especies euhipsodontes de Cavoioidea *s. s.* (excepto *Cavia*, *Hydrochoerus* y *Phugatherium*) presentan molariformes de lóbulos acorazonados. *C. aperea* presenta una autapomorfía que es dientes lobulados-laminares. Mientras que *P. novum* e *H. hydrochoeris* presentan molariformes fuertemente laminados. El estado derivado podría ser el que presenta *Cavia* o el que presentan los carpinchos. Cabe destacar que los molariformes complejos que presenta *Hydrochoerus* o *Phugatherium* derivarían de los molares con forma de doble corazón de los Cavoioidea *s. s.* más basales y no de los molariformes laminados que presenta *Cavia*.

**Figura 4.15:** Optimización de la forma de los lóbulos de los molariformes (C. 31).



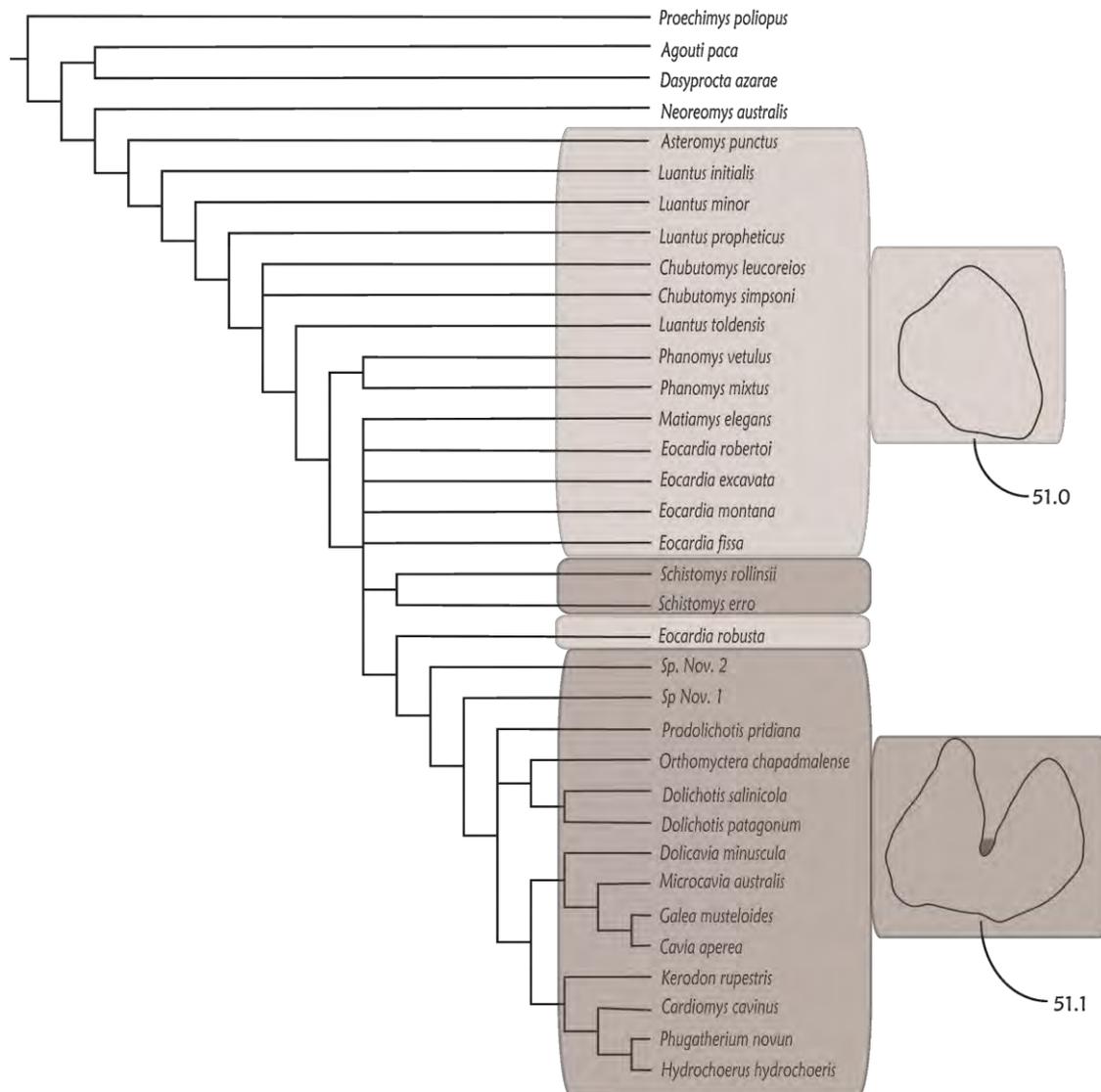
#### 4.5.2.b. Número de lóbulos en el P4 (c. 51):

Entre las hipótesis de relaciones planteadas tradicionalmente, se consideró a *Schistomys* (*S. erro*) como el taxón que dio origen a la serie *medialis* (Ameghino, 1887b, Scott, 1905, Kraglievich, 1930) debido a la presencia de un premolar superior bilobulado, como se observa en cávidos e hidroquéridos.

El estado plesiomórfico de este carácter es la presencia de un único lóbulo en el P4, lo muestran las especies del *stem group* de los Cavoidea *s. s.* (excepto *Schistomys* y la Sp. Nov. 1) y lo comparten los *outgroups*. Las especies del *crown group* de los Cavoidea *s. s.* presentan el P4 bilobulado como en *Schistomys* y la Sp. Nov.1.

Esto significa que a diferencia de hipótesis previas, la evolución del P4 en *Schistomys erro* y *S. rollinsii* se dio de manera convergente al nodo conformado por la Sp. Nov. 1 + serie *medialis*.

**Figura 4.15:** Optimización del número de lóbulos en el P4 (C. 51).



## 4.6. Impacto taxonómico

### 4.6.1. Introducción

Al incluir a todas las especies de los “Eocardiidae” en el análisis filogenético, se puso a prueba la monofilia de todos los géneros considerados tradicionalmente incluidos en la misma. A excepción de los géneros *Phanomys* y *Schistomys*, todos los otros géneros (e. g. “*Luantus*”, “*Chubutomys*”, “*Eocardia*”) son parafiléticos. Sin embargo, habría que hacer una revisión más exhaustiva de la nomenclatura taxonómica de los taxones basales de los Cavoioidea s. s. En este trabajo, no se toman decisiones formales de nomenclatura taxonómica, debido a la necesidad de corroborar los resultados con otras fuentes (e. g. nuevos caracteres craneanos, microestructura de esmalte dentario) que brinden mayor soporte a la resolución presentada.

### 4.6.2. Nomenclatura genérica.

El género “*Luantus*” es parafilético y se muestra en el consenso (Fig. 4.1) representando, las especies referidas a este género, diferentes grados evolutivos sucesivos de la historia evolutiva temprana de Cavoioidea *sensu stricto*. La única especie que con seguridad mantiene el nombre genérico “*Luantus*” es la especie tipo “*L.*” *propheticus*. Las especies más basales “*L.*” *initialis* y “*L.*” *minor* deberían cambiar el nombre genérico, pero debe considerarse que estas especies están representadas por escaso material, apenas unos pocos dientes y uno o dos fragmentos mandibulares. Es decir, que nuevos hallazgos permitirían el reconocimiento y la inclusión de una mayor cantidad de caracteres que podrían conducir a un mejor soporte de los nodos que establecen la relación entre las especies de “*Luantus*”. La posición filogenética de “*L.*” *toldensis*, más derivada que “*L.*” *propheticus*, “*C.*” *simpsoni* y “*C.*” *leucoreios*, indica que es altamente probable que, esta especie no pertenezca a “*Luantus*”. En el caso de que la posición propuesta aquí para esta especie se mantenga en análisis futuros,

debería erigirse un nuevo género para esta especie dado que no se agrupa con ninguno de los géneros preexistentes.

Las dos especies de “*Chubutomys*” (“*C.*” *simpsoni* y “*C.*” *leucoreios*) forman una politomía en el consenso estricto junto con el nodo conformado por “*L.*” *toldensis* y especies de *Cavioidea s. s.* más derivadas (Fig. 4.1). Esto podría indicar que la especie tipo (“*C.*” *simpsoni*) debería mantener el nombre genérico, mientras que la otra especie (“*C.*” *leucoreios*) debería cambiarlo. Sin embargo las diferentes topologías más parsimoniosas muestran, en algunos casos, que las especies de “*Chubutomys*” forman un grupo monofilético, mientras que en otros casos, “*C.*” *simpsoni* se ubica más basal a “*C.*” *leucoreios* o a la inversa; estas ramas colapsan debido a que presentan largo cero, lo que significa que no existen caracteres en la matriz que soporten la monofilia de ambas especies ni que soporten que una de estas sea más basal que la otra, dando lugar a la politomía observada. Esto se debe a falta de información, debido a la escasez de materiales; con una mayor cantidad de caracteres sería probable que “*Chubutomys*” conforme un grupo monofilético y de esta manera las dos especies podrían mantener el nombre genérico.

El género ““*Eocardia*”” es parafilético, debido a que sus especies forman una politomía junto con *Schistomys* y el nodo constituido por “*E.*” *robusta* y las especies de *Cavioidea s. s.* más derivadas (Fig. 4.1). De esta manera, “*Eocardia*” *montana*, la especie tipo, necesariamente debe conservar el nombre genérico. Sin embargo, entre las 17 topologías más parsimoniosas, la mayoría muestran a “*E.*” *montana* junto con “*E.*” *excavata* formando un grupo monofilético, por lo tanto las dos especies podrían conservar el nombre del género. “*E.*” *fissa* y “*E.*” *robertoi* son más inestables tomando diferentes posiciones en las distintas topologías, con lo cual estas especies deberían cambiar el nombre del género. Con una mayor cantidad de nuevos caracteres, la posición filogenética de estos taxones podría ser resuelta, definiendo la situación taxonómica de estas dos especies de “*Eocardia*”. El caso de “*E.*” *robusta* es diferente debido a que en todas las topologías, aparece como más derivada que las otras especies de “*Eocardia*” y siempre como el grupo hermano de la Sp. Nov. 2 y especies de *Cavioidea s. s.* más derivadas (Sp. Nov. 1 + serie *medialis*). De corroborarse este resultado, “*E.*”

*robusta* debiera cambiar su asignación genérica, debiendo erigirse un nuevo género para esta especie puesto que no se agrupa con ninguno de los géneros preexistentes.

#### 4.6.3. Nomenclatura supragenérica.

El análisis filogenético muestra tres nodos altamente soportados en el consenso estricto (Ver Sección 4.4.4.: Soporte de los nodos). El nodo más basal (Fig. 4.1.a-b) constituido por “*A.*” *punctus* y las especies más derivadas, conforman a los Cavoioidea *sensu stricto*. Otro nodo con muy buen soporte es el conformado por las especies euhipsodontas de los Cavoioidea *s. s.* El nodo siguiente con alto soporte es el conformado por Caviidae + Hydrochoeridae, clado denominado serie *medialis*. Estos clados representan estadios evolutivos bien diferenciados, que representan los mayores cambios en la historia evolutiva de los Cavoioidea *s. s.* basales.

La parafilia de Eocardiidae está fuertemente soportada y por eso debe usarse sólo informalmente entre comillas o referirse a estos taxones como “Cavoioidea *s. s.* no serie *medialis*” (*i. e.*, *stem group* de los Cavoioidea *s. s.*; Fig. 4.1.a-b).

Dentro del *stem group* de los Cavoioidea *s. s.* se diferencian claramente dos grupos:

- Las especies protohypsodontas, denominadas en este trabajo “Cavoioidea *s. s.* protohypsodontes”.
- Las especies euhypsodontas, denominadas en este trabajo “Euhypsodontes no serie *medialis*”.