

RESUMEN

Dentro de Caviomorpha se agrupa a los roedores Hystricognathi del “Nuevo Mundo”, los cuales conforman uno de los grupos de mamíferos vivientes más ricos y diversos de América del Sur. Asimismo, este grupo forma, desde el Oligoceno tardío, una parte sustancial de las sucesivas faunas de mamíferos del continente. La superfamilia Cavoioidea *sensu stricto* está representada por las familias vivientes Caviidae (maras y cuises) e Hydrochoeridae (carpinchos) y la familia extinta “Eocardiidae” conformando, probablemente, el linaje más derivado de caviomorfos, ya que presentan caracteres exclusivos dentro del orden, como el hecho de ser digitígrados.

Tradicionalmente se consideró que las dos familias con representantes vivientes (Caviidae e Hydrochoeridae) fueron originadas a partir de la familia “Eocardiidae”. Los “eocárdidos” comparten con los cávidos e hidroquéridos molares de corona alta con la superficie oclusal en forma de doble corazón e incisivos inferiores cortos, pero retienen caracteres primitivos para este grupo, como la persistencia de fosetas/fosétidas y una estructura plesiomórfica de la cresta masetérica. Los “eocárdidos” se registran desde la “Edad-mamífero” Deseadense hasta la “Colloncurensis” en Patagonia. Hasta el momento, las relaciones entre los “eocárdidos” y las otras dos familias de Cavoioidea *s. s.* (*i. e.* Caviidae+Hydrochoeridae) así como las relaciones entre los distintos taxones de “eocárdidos”, nunca habían sido exploradas con profundidad ni con la metodología de la sistemática filogenética. Tampoco ha sido analizado con detalle el rol que cumplieron los “eocárdidos” en las comunidades oligo-miocénicas en las que vivieron.

En este contexto, se plantean los siguientes objetivos para esta Tesis Doctoral: 1) Realizar el estudio taxonómico de las especies de “Eocardiidae” y poner a prueba su monofilia a través de un análisis cladístico, 2) Estimar la masa corporal de las especies de “Eocardiidae” y contrastar su evolución con los cambios climático-ambientales acaecidos en América del Sur durante el Oligoceno tardío-Mioceno medio y 3) Realizar un análisis de ajuste estratigráfico, evaluar la presencia de linajes fantasmas y analizar la historia evolutiva de Cavoioidea *s. s.*

Para cumplir con los objetivos propuestos, se ha realizado un estudio sistemático, filogenético, ecológico y bioestratigráfico de los “eocárdidos”. Sobre la base de una revisión exhaustiva del material perteneciente a las especies fósiles de “Eocardiidae” alojado en diferentes colecciones de Argentina y Estados Unidos, se identificaron, redefinieron y delimitaron los taxones, y se realizaron estudios anatómicos que permitieron comprender la variabilidad ontogenética y la diversidad morfológica del grupo. Como resultado de este objetivo sistemático:

- 1) Se delimitaron, redescubrieron y se sinonimizaron taxones asignados tradicionalmente a la familia “Eocardiidae” previamente descritos por otros autores.
- 2) Se describieron cuatro nuevas especies: “*L. minor*” y “*C. leucoreios*” (Pérez *et al.*, 2010) provenientes de Bryn Gwyn (Gaiman, Chubut), Sp. Nov. 1 y Sp. Nov. 2 provenientes de El Petiso (Cushamen, Chubut) y Río Chico (Río Negro) respectivamente.

El estudio cladístico realizado permitió ubicar en un contexto filogenético no sólo a todos los taxones de “eocárdidos” considerados como válidos, sino también a formas representativas de otras familias, incluyendo cinco especies fósiles (*Prodolichotis pridiana*, *Orthomyctera chapadmalense*, *Dolicavia minuscula*, *Cardiomys cavinus* y *Phugatherium novum*) y al menos una especie representante de cada género viviente de Caviidae e Hydrochoeridae. Como *outgroup* se tomaron especies consideradas Cavoidea *sensu lato* y las topologías se enraizaron con un caviomorfo de la superfamilia Octodontoidea, *Proechimys poliopus*. A partir de nuevo material fósil (asignado a la Sp Nov. 1) y realizando comparaciones con taxones fósiles y vivientes, se logró reinterpretar las homologías de crestas mandibulares; esto permitió reconocer nuevos caracteres que brindan información morfológica y filogenética. Los caracteres morfológicos relevados para el análisis filogenético provienen de los dientes, mandíbulas y cráneos; de ellos 33 se tomaron de bibliografía, 11 fueron modificados y 42 son nuevos. La matriz filogenética, por lo tanto, comprende un total de 35 taxones y 86 caracteres. Los resultados principales que arroja este análisis filogenético son los siguientes:

- 1) Se corrobora la monofilia de Cavoioidea *s. s.*, aunque para ponerla a prueba exhaustivamente, es necesario ampliar el muestreo de taxones basales de Cavoioidea *s. l.*
- 2) Se corrobora la parafilia de “Eocardiidae”, por lo cual no es una familia ancestral a Caviidae e Hydrochoeridae como había sido propuesto previamente, sino que forma el *stem group* de Cavoioidea *s. s.*
- 3) *Asteromys punctus* es el taxón más basal de Cavoioidea *s. s.*
- 4) “*Luantus*” es parafilético, mostrándose en el consenso estricto como especies sucesivas diferentes.
- 5) Las especies de “*Chubutomys*” colapsan en el consenso estricto, pero en algunas resoluciones se muestran monofiléticas.
- 6) *Phanomys* es el grupo más relacionado a los Cavoioidea *s. s.* euhiposodontes.
- 7) “*Eocardia*” es parafilético, mientras que *Schistomys* es monofilético. En algunas resoluciones, *Matiamys elegans* se muestra más relacionada a “*E. montana*” + “*E. excavata*”, mientras que “*E. robertoi*” se encuentra más relacionada a *Schistomys*.
- 8) “*E. robusta*” es el “eocárdido” más derivado y se posiciona basal a Sp Nov. 2.
- 9) Sp. Nov. 1 es el grupo hermano de Caviidae+Hydrochoeridae (*serie medialis*).
- 10) Se corrobora la monofilia del clado *serie medialis* y se rechaza la monofilia de los Caviidae, que ya había sido puesta en duda en trabajos de filogenia molecular y microestructura de esmalte dentario.

Para identificar los sucesos principales en la historia evolutiva de los Cavoioidea *s. s.*, establecer la presencia de linajes fantasmas y correlacionar los eventos evolutivos con los cambios climático-ambientales ocurridos durante el Mioceno en América del Sur, se realizó un análisis de ajuste estratigráfico. Para ello se calibró la filogenia de los Cavoioidea *s. s.* con la información cronoestratigráfica de los taxa fósiles (primera aparición en el registro fósil) permitiendo así reinterpretar los momentos de origen y diversificación de los distintos linajes de este grupo. Los resultados del análisis indican que el tiempo y modo de la evolución de los Cavoioidea *s. s.* muestra un patrón más complejo de lo propuesto anteriormente; no sucede gradualmente sino que se infieren tres eventos principales de diversificación durante los cuales se adquieren un marcado número de novedades evolutivas:

1) La primera radiación sucede en formas basales protohypsodontas, durante la “Edad-mamífero” Deseadense.

2) La segunda radiación ocurre en formas basales euhypsodontes de *Cavioidea s. s.*, durante la “Edad-mamífero” Santacrucense.

3) La tercera radiación sucede para el *crown-group* de *Cavioidea s. s.* (serie *medialis*) ocurrida durante el lapso comprendido entre las “Edades-mamífero” Laventense-Chasiquense.

Por último, se realizó un estudio de estimación de masa corporal para analizar su evolución en los *Cavioidea s. s.* y se lo contrastó con los cambios climático-ambientales registrados en América del Sur durante el Oligoceno tardío-Mioceno medio. Como resultado, se observa un patrón de aumento progresivo en la masa corporal a lo largo de la historia evolutiva de los *Cavioidea s. s.* Los linajes de los *Cavioidea s. s.* que se diversifican durante la radiación deseadense muestran tamaños pequeños o relativamente pequeños, alcanzando un rango de talla que va desde los 130 a los 739 g. Además, estos linajes poseen molariformes mesodontes o protohypsodontes, coincidiendo con un ambiente de tipo sabana arbolada. Durante la radiación santacrucense se registra un aumento en la masa corporal de los linajes que se diversifican en ese lapso (“eocárdidos” euhypsodontes). Así, los *Cavioidea s. s.* de este lapso (excepto *Phanomys*, son todos euhypsodontes) muestran una alta diversidad taxonómica y un aumento importante en la variabilidad de tamaños (entre 600 y 1.533 g.), coincidiendo con las hipótesis propuestas sobre la predominancia de los tipos pastadores. Durante la radiación Laventense/Chasiquense se diversifica la serie *medialis*, acompañada con un aumento inicial del tamaño corporal, seguida por un gran incremento en la variedad de tamaños en los tres linajes principales del clado (*Dolichotinae*, *Caviinae* e *Hydrochoeridae*). Estos resultados sugieren que los “eocárdidos” más basales no son buenos indicadores bioestratigráficos, debido a que la mayoría presentan extensos linajes fantasmas que remontan su origen a la “Edad-mamífero” Deseadense, varios millones de años antes de su registro. Por el contrario, los “eocárdidos” registrados durante la “Edad-mamífero” Santacrucense, poseerían valor bioestratigráfico, debido a

que su registro se acercaría al momento de la radiación ya que no se reconocen linajes fantasmas

La evolución de los Caviioidea *s. s.* muestra una tendencia al incremento en el grado de hipsodoncia y la masa corporal, lo cual estaría influenciado por los cambios climático-ambientales ocurridos en América del Sur desde fines del Oligoceno. Estos factores serían, en buena parte, responsables de la gran diversificación que se observa en los Caviioidea *s. s.* sudamericanos actuales.

De esta manera, en el presente trabajo de investigación se clarifica el esquema taxonómico de la diversidad de los Caviioidea *s. s.* basales (*i. e.* “eocárdidos”) y se contextualiza dicha diversidad en un marco filogenético, evolutivo y paleoecológico que permite responder muchas de las incógnitas que habían sido planteadas sobre el origen y la evolución temprana de Caviioidea *s. s.*, uno de los grupos más conspicuos y diversos de roedores sudamericanos.

ABSTRACT

The "New World" Hystricognathi rodents are grouped within the Caviomorpha. They are among the most diverse groups of living mammals from South America, and form a conspicuous part of the successive mammal faunas since the late Oligocene. The superfamily Cavoidea *sensu stricto*, is represented by the living families Caviidae (mars and cuises) and Hydrochoeridae (capybaras), and the extinct family "Eocardiidae", forming probably the most derived lineage of caviomorphs, because they show exclusive characters within the order, like for example, being digitigrades.

Traditionally the two families with living representatives (Caviidae and Hydrochoeridae) are considered as originated on the family "Eocardiidae". "Eocardiids" share with caviids and hydrochoerids high-crowned cheek teeth with double-hearted occlusal surface and short lower incisors, but retain primitive characters for the group, like the persistence of fossettes/ids and a plesiomorphic structure of the masseteric crest. "Eocardiids" are recorded since the Deseadan "Land- mammal Age" up to the "Colloncuran" one in Patagonia. Up to date, the relationships among "eocardiids" and the other two families of Cavoidea *s. s.* (*i. e.* Caviidae+Hydrochoeridae), as well as the relationships among different taxa of "eocardiids", have never been deeply explored or with phylogenetic systematics methodology. As well, the role of "eocardiids" in the Oligo-Miocene communities has not been analyzed in detail.

In this context we propose the following objectives: 1) to study the species of "Eocardiidae" and to test their monophily through a cladistic analysis, 2) to estimate the body mass of "Eocardiidae" species and test their evolution with climatic-environmental change of South America during the late Oligocene-middle Miocene, and 3) to analyze the stratigraphic fit, to evaluate the presence of ghost lineages, and to analyze the evolutionary history of Cavoidea *s. s.*

To achieve the proposed objectives, on the basis of an exhaustive revision of the material of "Eocardiidae" housed in different collections of Argentina and the United States, taxa were identified and redefined. The anatomic studies

permitted a better understanding of the ontogenetic variability and morphologic diversity of the group. As a result of this systematic goal:

- 3) The taxa traditionally assigned to the family “Eocardiidae” were delimited and redescribed, and some taxa previously described by other authors as pertaining to this family, were synonymized.
- 4) Four new species were described: “*L. minor*” and “*C. leucoreios*” (Pérez *et al.*, 2010) from Bryn Gwyn (Gaiman, Chubut), Sp. Nov. 1 and Sp. Nov. 2 from El Petiso (Cushamen, Chubut) and Río Chico (Río Negro) respectively.

The cladistic study gave the phylogenetic context not only to place all the “eocardiid” taxa considered as valid, but also forms from other families, including five fossil species (*Prodolichotis pridiana*, *Orthomyctera chapadmalense*, *Dolicavia minuscula*, *Cardiomyx cavinus* and *Phugatherium novum*), and at least one species of every living genus of Caviidae and Hydrochoeridae. Species considered Cavoioidea *sensu lato* were taken as *outgroup* and the topologies were rooted with a caviomorph of the superfamily Octodontoidea, *Proechimys poliopus*. With new fossil material (Sp Nov. 1) and comparing with fossil and living taxa, the homologies of the mandibular crests could be reinterpreted, allowing recognition of new characters which yielded morphological and phylogenetic information. Morphological characters for the phylogenetic analysis were taken from teeth, mandible and skull; 33 of which were taken from literature, 11 were modified and 42 are new. Hence, the phylogenetic matrix is of 35 taxa and 86 characters.

The main results of the phylogenetic analysis are:

- 1) The monophyly of the Cavoioidea *s. s.* is supported, although to test it exhaustively, it is necessary to widen the sampling of basal taxa of Cavoioidea *s. l.*
- 2) The paraphyly of “Eocardiidae” is supported. Consequently, it is not an ancestral family to Caviidae and Hydrochoeridae as it had been previously proposed, but it forms the *stem group* of Cavoioidea *s. s.*
- 3) *Asteromys punctus* is the most basal taxon of Cavoioidea *s. s.*
- 4) “*Luantus*” is paraphyletic, being in the strict consensus as different successive species.

- 5) The species of “*Chubutomys*” colaps in the strict consensus, but in some resolutions they show as monophyletic.
- 6) *Phanomys* is the most closely related group to euhypsodont Cavoioidea *s. s.*
- 7) “*Eocardia*” is paraphyletic, whereas *Schistomys* is monophyletic. In some resolutions, *Matiamys elegans* appears more closely related to “*E. montana*”+ “*E. excavata*”, whereas “*E. robertoi*” is more closely related to *Schistomys*.
- 8) “*E. robusta*” is the most derived “eocardiid” and is placed basal to Sp Nov. 2.
- 9) Sp. Nov. 1 is the sister group of Caviidae+Hydrochoeridae (*medialis* series).
- 10) The monophyly of the clade *medialis* series is supported, and the monophyly of Caviidae, which has been put in doubt in papers of molecular phylogeny and enamel microstructure, is rejected.

In order to identify the main events of the evolutionary history of Cavoioidea *s. s.*, to establish the presence of phantom lineages, and to correlate the evolutionary events with climatic-environmental changes occurred during the Miocene in South America, a stratigraphic analysis was accomplished. The phylogeny of Cavoioidea *s. s.* was calibrated with chronostratigraphic information of fossil taxa (first appearance in the fossil record) allowing reinterpretation of the moments of origin and diversification of the different lineages of this group. Results show that time and mode of evolution of Cavoioidea *s. s.* have a more complex pattern than the one previously supposed, which would not be gradual. Instead, three main events of diversification are inferred, during which several evolutionary novelties are acquired:

- 1) The first radiation takes part in protohypsodont basal forms during the Deseadan "Land-mammal Age".

- 2) The second radiation occurs in euhypsodont basal forms of Cavoioidea *s. s.*, during the Santacrucian "Land-mammal Age".

- 3) The third radiation occurs for the *crown-group* of Cavoioidea *s. s.* (*medialis* series) during the Laventan-Chasicuan “Land-mamma Ages”.

Finally, a study of body mass estimation was accomplished in order to analyze its evolution in Cavoioidea *s. s.*, and was compared with climatic-environmental changes recorded in South America during the late Oligocene-middle Miocene. As a result, it could be seen a pattern of increasing body mass

along the evolutionary history of the Caviioidea *s. s.* The lineages of Caviioidea *s. s.* diversified during the Deseadan radiation show small or relatively small size, ranging from 130 g to 739 g. In addition, these lineages have mesodont or protohypsodont cheek teeth, matching with an environment of forested savannah. During the Santacrucian radiation there is an increase of body mass of the lineages diversified in this Land mammal age (euhypsodont “eocardiids”). Hence, the Caviioidea *s. s.* (except for *Phanomys*, they are all euhypsodont) show a high taxonomic diversity, and a strong increase of size variability (between 0.600 and 1533 g), matching with the hypotheses proposed for predominance of grazer groups. During the Laventan/Chasicuan radiation, the *medialis* series diversified, together with an initial increase of body size followed by a strong increase of size variety of the three main lineages of the clade (Dolichotinae, Caviinae and Hydrochoeridae). These results suggest that the most basal “eocardiids” are not good biostratigraphic indicators, because of their long ghost biochrons, that take their origin back to the Deseadan Land mammal Age, several million years prior to their first record. Contrarily, the Santacrucian “eocardiids” would have biostratigraphic value because their record would be close to the moment of their radiation, as ghost lineages have not been recognized.

The evolution of Caviioidea *s. s.* shows a trend of increasing hypsodonty degree and body size, which would be influenced by the climatic-environmental changes occurred in South America since the end of the Oligocene. These factors would be responsible in a large part of the diversification observed in modern South American Caviioidea *s. s.*

In sum, in this research, the taxonomic scheme of the diversity of basal Caviioidea *s. s.* (*i. e.* “eocardiids”) is clarified, and supported by a phylogenetic and evolutionary context that gives answer to many of the questions stated for the origin and early evolution of the Caviioidea *s. s.*, one of the most diverse and conspicuous South American groups of rodents.