

Capítulo VI

Paleoecología



6.1. Introducción

En este capítulo se desarrolla, a modo de aproximación, la estimación de la masa corporal de las especies de *Cavioidea s. s.* analizadas en el presente trabajo de tesis, calculada sobre la base de datos morfométricos dentarios. Los objetivos son:

- 1) Estimar la evolución de la masa corporal del grupo.
- 2) Establecer la relación de las variaciones observadas en la masa corporal de los *Cavioidea s. s.* con los cambios climático-ambientales registrados en América del Sur desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno medio.

6.2. Aspectos ecológicos de *Cavioidea s. s.* vivientes

La historia natural de los cávidos e hidroquéridos tratados en este análisis, se tomó de los siguientes trabajos: Mares y Ojeda (1982); Redford y Eisenberg (1992); Eisenberg y Redford, (2000); Ojeda (2006); Álvarez y Martínez (2009); y Montero y Autino (2009).

Los cávidos están representados en la actualidad por una gran diversidad de cuises y por las peculiares maras. En general, los cuises presentan cuerpo robusto y cabeza grande, con las orejas y los miembros cortos; mientras que las maras presentan una morfología semejante a las liebres, con las orejas largas y los miembros largos y delgados. Cuises y maras presentan cuatro dígitos en las patas delanteras y tres en las traseras. Los cávidos habitan ambientes muy variados: pastizales abiertos, estepas secas, bosques marginales, zonas pantanosas, áreas tropicales con planicies de inundación o ambientes rocosos en zonas montañosas de hasta 4.000 metros de altura. Ninguna de estas especie hiberna, incluso cuando viven en altitud o a temperaturas muy bajas (Woods, 1984). La estación reproductiva puede ser continua en el año si las condiciones climáticas son favorables, y el período de gestación dura entre 50-70 días, siendo relativamente corto en el contexto de los *Hystricomorpha*. La dieta es fitófaga.

Microcavia australis mide entre 200 y 220 mm de largo y pesa entre 200 y 500 g. Los individuos de esta especie son activos durante el día y trepan arbustos.

Galea musteloides mide entre 150 y 250 mm de largo y pesa entre 300 y 600 g. Habita praderas en zonas altas o bajas, zonas rocosas o de malezas. Cavan guaridas y forman extensas colonias.

Cavia aperea mide entre 200 y 400 mm y pesa entre 500 y 1.500 g. Ocupan una amplia variedad de hábitats incluyendo praderas abiertas, bosques marginales, humedales y zonas rocosas. Pueden habitar hasta los 4.200 m de altura. Su actividad es principalmente crepuscular y se alimenta de una elevada variedad de plantas.

Kerodon rupestris se restringe a Brasil y es algo más grande que *Cavia*. Del rabo queda solo un vestigio, los adultos llegan a pesar entre 900 y 1.000 g. Esta especie habita zonas áridas y con abundantes guijarros cerca de áreas rocosas montañosas (Caatinga; Noreste de Brasil). Su actividad se desarrolla durante la tarde o al anochecer; corren y se trepan ágilmente a los árboles donde se alimentan de diferentes tipos de hojas.

Dolichotis patagonum mide entre 690 y 750 mm, mientras que *D. salinicola* mide alrededor de 450 mm. Los individuos de mayor tamaño de *D. patagonum* alcanzan a pesar 16.000 g. Están adaptadas a la vida cursorial. Habitan zonas áridas con pastos y arbustos y su actividad es fundamentalmente diurna. Presentan diferentes tipos de locomoción de acuerdo con sus necesidades, pudiendo caminar, saltar, galopar o correr (alcanzando los 45 Km/h).

Hydrochoerus hydrocheris es el único representante actual de la familia Hydrochoeridae. Es el roedor viviente más grande del mundo, llegando a medir entre 100 y 150 cm de longitud, 50 cm de alto y tiene un rabo vestigial, los adultos alcanzan pesos más de 50.000 g. Habitan zonas con alta densidad de vegetación en áreas cercanas a estanques, lagos, arroyos, pantanos y humedales. Su actividad es desde temprano a la mañana hasta la tarde, son buenos nadadores y están muy bien adaptados a la vida acuática. Su dieta consiste en hierbas, plantas acuáticas, granos y frutas.

6.3. Estimación de la masa corporal

Puesto que el tamaño corporal es uno de los parámetros más importantes para la estimación de la ecología de un animal (e. g., van Valen, 1973; Schmidt-Nielsen, 1975; Milton y May, 1976; Fleagle y Mittermeier, 1980) es importante calcular la masa corporal de los “eocárdidos” fósiles, a fin de poder comprender más cabalmente el papel que habrían desempeñado en las comunidades del pasado. En este caso, el conocimiento del papel ecológico desempeñado por los Caviioidea s. s. vivientes colabora en esta tarea, dado que cabría esperar comportamientos similares para los “eocárdidos”.

Para estimar la masa corporal, en el presente análisis se utilizaron como unidades de estudio todas las especies de “eocárdidos” y los taxones de Caviidae e Hydrochoeridae fósiles (Tabla VI.1) y vivientes (Tabla VI.2) utilizados en el análisis filogenético.

Numerosos estimadores fueron propuestos para determinar la masa corporal de los mamíferos fósiles, e. g., área molar (Creighton, 1980; Gingerich, 1976; Legendre, 1986; Martin, 1990), diferentes dimensiones de los huesos largos (Biknevicius *et al.*, 1993; Christiansen, 2002; Egi, 2001; Gingerich, 1990), medidas craneanas (Janis, 1990; Reynolds, 2002).

Hopkins (2008) utilizó la longitud de la serie molariforme inferior (definida como “...la distancia mesodistal desde el borde del alvéolo del m3 hasta el punto más anterior del p4”) para estimar la masa corporal en un grupo de roedores fósiles. Según dicha autora, la aplicación de este estimador a los roedores fósiles provee estimaciones de la masa corporal para especies de los clados en los cuales una aproximación preexistente no es aplicable. Aunque sería muy interesante emplear dicho estimador para inferir la masa corporal en los “eocárdidos”, lamentablemente se preservan muy pocos ejemplares con la serie molariforme inferior completa. Adicionalmente, otro problema surge al considerar que muy pocos corresponden a ejemplares adultos. Por lo tanto, en el presente estudio la masa corporal fue calculada a partir de la superficie oclusal de los molares. Sin embargo, en el caso de aquellas especies de “eocárdidos” en las

que se dispuso de series molariformes inferiores completas, también se estimó la masa corporal siguiendo la propuesta de Hopkins (2008; véase más adelante).

Según Gingerich *et al.* (1982) el uso del área molar como medida de la masa corporal tiene ventajas teóricas sobre la utilización de medidas lineales tales como la longitud o el ancho máximos, debido a dos razones: (1) el área coronaria está basada en dos medidas independientes (largo y ancho) lo cual le otorga una mayor exactitud a las estimaciones que aquellas basadas en medidas lineales; (2) las diferencias en la forma de la corona tienen menor influencia sobre el área que sobre las medidas lineales. Por estas razones, en este trabajo se han utilizado medias de superficie molar.

Por otra parte, Damuth (1990) señala que para estimar la masa corporal de los mamíferos fósiles, las ecuaciones deben estar basadas en grupos actuales seleccionados sobre la base de criterios morfológicos o funcionales y no sobre la base de similitudes taxonómicas. Además, las ecuaciones basadas en molares son las que muestran un mejor ajuste con la masa corporal comparadas con aquellas de los restantes elementos de la hilera dentaria (véase Damuth, 1990; Janis, 1990). Asimismo, y como sucede con numerosos grupos de mamíferos, los molares son las piezas más numerosas y mejor preservadas en el registro fósil de los “eocárdidos”.

Consecuentemente, se realizaron las estimaciones utilizando una ecuación exponencial, que responde a la siguiente fórmula:

$$Y = aX^b$$

que, en forma logarítmica, se torna lineal y se expresa como

$$\ln Y = a + (b \ln X)$$

donde Y es la masa corporal expresada en gramos, X es el área de la superficie oclusal expresada en mm², a la ordenada al origen y b la pendiente de la recta.

Para el caso del m1, la ecuación utilizada es la de Legendre (1986), la cual responde a la fórmula siguiente: $\ln Y = 2,172 + (1,767) \ln X$, y que fue obtenida a partir del estudio de roedores y lagomorfos actuales.

Como variables se tuvieron en cuenta el largo antero-posterior (LAP) y el transversal posterior del primer molar inferior (m1) y superior (M1). Las masas corporales se estimaron a partir de los m1 o M1 (o m2 en caso de no tener m1 ni M1), dado que estos son los más frecuentes y los que menos variaciones morfológicas presentan. Una vez aplicadas las ecuaciones para cada ejemplar, se calculó el promedio de masa corporal para cada especie (Ver Tabla VI.1).

Como puede observarse en la Tabla VI.2, las especies de Cavoidea *s. s.* presentan un rango de masa corporal que varía desde los 130 g de *Asteromys punctus* hasta los 50.000 g de *Hydrochoerus hydrocheris*. Entre las “Edades-mamífero” Deseadense y Laventense (Fig. 6.1-6.2) la masa corporal de la mayoría de las especies de este análisis (87%) varía entre 130 y 1.540 g (Fig. 6.3).

Las especies registradas en la “Edad-mamífero” Deseadense (*A. punctus* y “*C.*” *simpsoni*) presentan valores de masa corporal muy pequeños, entre 130 y 391 g. (Fig. 6.2). En la “Edad-mamífero” Colhuehuapense, las tres especies registradas muestran un aumento en la masa corporal (entre 441 y 1.540 g.), comparado con las especies de la “Edad-mamífero” anterior (Fig. 6.2). En el “Pinturense”, la única especie registrada es “*L.*” *propheticus*, que muestra una masa corporal de 1.386 g (Fig. 6.2). En la “Edad-mamífero” Santacrucense se registran especies de tamaños variados, desde alrededor de 600 g (“*E.*” *fissa*) hasta los 1.442 g (“*E.*” *montana*; Fig. 6.2). En el “Colloncureense” las especies registradas presentan valores de masa corporal entre 1.000 g (“*E.*” *robertoi*) y 1.533 g (“*E.*” *robusta*; Fig. 6.2). Para el lapso comprendido entre el “post-Colloncureense” y la “Edad-mamífero” Laventense se registran especies de tamaños relativamente pequeños (*Sp Nov. 1*, 620 g. y *Sp Nov. 2*, 778 g) y *P. pridiana* con una masa corporal de unos 1.500 g (Fig. 6.2). En la “Edad-mamífero” Chasiquense se registra *Cardiomyys cavinus*, con un valor de masa corporal bastante mayor, ya que alcanza casi los 4.000 g. (Fig. 6.2). Luego, en la “Edad-mamífero” Chapadmalalense se registran especies pequeñas (*Dolicavia*

minuscula, 522 g); especies de tamaño mediano, *Orthomyctera chapadmalense*, con un valor de masa corporal cercano a los 2.000 g (Fig. 6.2); y, por último, *Phugatherium novum* (Hydrocheridae) que podría poseer un tamaño corporal similar al de *Hydrochoreus hydrocheris*. Aunque en este análisis su masa corporal no ha sido inferida debido a la sobreestimación que puede resultar de la mayor complejidad de los molares.

En la actualidad, los Caviioidea *s. s.* están representados por especies de tamaño pequeño como los cuises (300-1.500 g), otras de mayor tamaño como las del género *Dolichotis* (7.000 a 16.000 g) y por último *Hydrochoreus hydrocheris*, el roedor vivo más grande del mundo, que alcanza valores extremos de masa corporal de alrededor de 50.000 g. (Fig. 6.1).

Según los resultados de este análisis, a lo largo de la evolución de los Caviioidea *s. s.* se han desarrollado tallas muy variadas (Tabla VI.1-VI.2; Fig. 6.1-6.3); sin embargo, un hecho destacado es la ausencia de superposición de tamaños dentro de cada "Edad-mamífero".

Por último, y como se mencionó al comienzo de este capítulo, se inferió la masa corporal de las especies de Caviioidea *s. s.* basales que presentan la serie molariforme inferior completa (Hopkins, 2008), para contrastar los resultados con los dos tipos de estimadores (*i. e.* longitud de la serie molariforme inferior y el área de la superficie oclusal del m1). En este análisis preliminar se utilizaron *S. erro*, "*C.*" *leucoreios*, "*L.*" *propheticus*, "*E.*" *montana*, "*E.*" *fissa*, "*E.*" *robusta* y *Sp Nov. 1*. No se han considerado las siguientes especies: *A. punctus* "*C.*" *simpsoni*, "*L.*" *initialis*, "*L.*" *minor*, "*L.*" *toldensis*, *P. mixtus*, *P. vetulus*, "*E.*" *excavata*, "*E.*" *robertoi*, *S. rollinsii*, *M. elegans*, debido a lo fragmentario del material o a que solo están representadas por fragmentos craneanos. La fórmula tomada de Hopkins (2008) es: $\ln Y = -0,6909 + (2,7813) \ln X$.

Los resultados del análisis a partir de la longitud de la serie molariforme inferior (Tabla VI.3) dan valores de masa corporal mayores que los obtenidos a partir de la superficie oclusal de los molares aislados. Sin embargo, la relación de los valores de masa entre las especies se mantiene. Por ejemplo, "*E.*" *fissa* y *Sp Nov. 1* muestran los valores más bajos de masa corporal, mientras que *E.*

robusta muestra el valor más alto; “*L.*” *propheticus*, *S. erro* y “*E.*” *montana* se mantienen en valores medios (Ver Tabla VI.1 y VI.2). El mantenimiento de la relación entre masas sugiere que, si bien los valores absolutos de las masas inferidas pueden variar de acuerdo al estimador usado, los patrones de aumento o disminución en tamaño corporal a lo largo de la historia evolutiva de *Cavioidea s. s.* discutidos más abajo serían igualmente válidos con independencia del estimador utilizado.

6.4. Evaluación de los cambios de masa corporal en la evolución de *Cavioidea s. s.*

Para entender su evolución, la masa corporal de *Cavioidea s. s.* fue optimizada sobre las hipótesis filogenéticas obtenidas en este trabajo de tesis, utilizando la metodología de optimización de parsimonia para caracteres continuos (Goloboff *et al.*, 2005) implementada en el software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008).

Los resultados del análisis (Fig. 6.4) muestran que el clado de *Cavioidea s. s.* (n. 49) muestra un rango de masa corporal entre 130-739 gramos. Dicho rango estaría dentro del valor ancestral a *Cavioidea s. s.*, pero en este análisis este ancestro no está bien definido debido a que es necesario ampliar el muestreo taxonómico de *Cavioidea sensu lato*, para abarcar la mayor cantidad de valores de masa corporal inferidos para la superfamilia. *A. punctus* es la especie más pequeña dentro del clado, con una masa corporal de 130 g. Las especies del nodo conformado por “*L.*” *initialis* y formas más derivadas de *Cavioidea s. s.* (n. 48) se optimiza con un tamaño algo mayor, presentando un rango de masa corporal de 441 a 739 g. Lo mismo sucede en los nodos conformados por “*L.*” *minor* y especies más derivadas (n. 47), “*L.*” *propheticus* y formas más derivadas (n. 46) y el nodo conformado por “*C.*” *simpsoni*, “*C.*” *leucoreios*, “*L.*” *toldensis* y taxones más derivados (n. 45).

La incertidumbre en el valor de la masa corporal de estos nodos podría estar influenciada principalmente por el escaso registro fósil de estas formas. En este sentido, debe tomarse en consideración que las especies protohypsodontas de

Cavioidea s. s. son conocidas solo por unos pocos fragmentos mandibulares, maxilares o, principalmente, dientes aislados. Dentro de este subconjunto de Cavioidea s. s., el rango de masa corporal es relativamente pequeño (130-770 g.) aunque dos especies, "*L.* *initialis*" y "*L.* *propheticus*", muestran un aumento importante de masa (1.540 y 1.386 g, respectivamente).

El nodo conformado por *Phanomys* y los Cavioidea s. s. más derivados (n. 43) se optimiza con un rango más acotado de 690-770 g, mostrando un aumento moderado de masa corporal en comparación con los nodos ancestrales; es interesante destacar que aunque el aumento es leve, el rango en los valores de masa es más acotado.

El nodo de las especies euhipsodontas de los Cavioidea s. s. muestra un rango de masa corporal de 863-1.028 g (n. 42). Esto muestra que hubo un aumento en la masa corporal que apareció conjuntamente con la condición euhipsodonte, evidenciado en las estimaciones de masa corporal de casi todos los "eocárdidos" euhipsodontes en comparación con las especies de Cavioidea s. s. más basales (excepto "*L.* *initialis*" y "*L.* *propheticus*"); sin embargo, de acuerdo con esta hipótesis filogenética, la rama terminal que conduce a "*E.* *fissa*" muestra una disminución de tamaño (masa corporal = 602 g.), lo cual puede observarse en todos los árboles más parsimoniosos. Aunque el resto de los "eocárdidos" euhipsodontes muestra un valor de masa que cae dentro del rango indicado más arriba, hay algunas especies que exceden esos valores: "*E.* *montana*" = 1.442 kg, "*E.* *robusta*" = 1.533 kg y *M. elegans* = 1.172 kg. Esto indicaría que luego de un aumento inicial de la masa corporal en el ancestro común de todos los "eocárdidos" euhipsodontes, algunos linajes experimentaron una reducción de tamaño, mientras que otros incrementaron su masa corporal produciendo un rango de variación que incluye formas de más del doble de la masa corporal estimada para las especies más pequeñas.

El clado conformado por la Sp. Nov. 2 y las especies más derivadas (n. 40) muestra un rango de masa de 779-1.028 g, incrementando el rango de valores de masa respecto de los nodos ancestrales, al igual que el nodo conformado por Sp. Nov. 1 y las especies más derivadas (n. 39). Esta ampliación del rango optimizado se debe a que estas dos especies muestran un tamaño menor en

relación a los nodos más basales, siendo el valor en la Sp. Nov. 2 de 779 g, mientras que en la Sp. Nov. 1 la masa corporal es menor (= 623 g). Bajo estas optimizaciones, es posible que el linaje que condujo a la Sp. Nov. 1 haya disminuido ligeramente (249 g) o nada su tamaño corporal, mientras que se optimiza sin ambigüedades una disminución moderada (156 g) a marcada (405 g) debido a la ambigüedad en la asignación de su estado ancestral.

La serie *medialis* (n. 38) muestra un rango de masa corporal de 1.000-1.458 g, representando uno de los mayores aumentos de masa corporal de Caviioidea s. s. Dentro de este clado hay dos linajes que muestran grandes aumentos en la masa corporal. Uno de ellos es el nodo conformado por las maras, que presenta valores de masa corporal que van de 1.687 g. para *Orthomyctera chapadmalense* y aumenta significativamente a valores medios de entre 7.000 y 10.000 g para *Dolichotis*. El otro linaje es el clado de *K. rupestris* y los carpinchos, que muestra un rango de valores de masa corporal de 1-1.458 g.; pero en el nodo conformado por *C. cavinus*, *P. novum* e *H. hydrocheris* presenta un valor de masa corporal de 3.925 g, mientras que el clado conformado por *Phugatherium* e *Hydrochoerus* muestra un rango de masa entre 3.925-50.000 g. El rango aumenta muy marcadamente de 4.000 a 50.000 kg, siendo este último el valor de masa corporal más elevado dentro de los caviomorfos vivientes (*H. hydrocheris*). Por otro lado, el nodo conformado por los cuises (*D. minuscula*, *M. australis*, *G. musteloides* y *C. aperea*) muestra un valor de masa corporal ancestral muy pequeño (522 g). De esta manera se observa que la serie *medialis* muestra un aumento de su masa corporal en su condición ancestral respecto a los caviioideos más basales, presentando luego una gran divergencia en la masa corporal de las especies, donde los tres linajes principales muestran: (a) una disminución de tamaño importante (entre 400 y 1.000 g) en los cuises; (b), un aumento considerable (entre 2.000 y 10.000 g) en las maras; y, finalmente, (c) un aumento extremo en la masa corporal registrada en los carpinchos (alrededor de 50.000 kg).

6.5. Contexto climático-ambiental durante los principales momentos de diversificación de *Cavioidea s. s.*

Durante todo el Cenozoico, el continente sudamericano estuvo afectado por procesos geodinámicos que ejercieron una fuerte influencia sobre las biotas que lo habitaron (véase Pascual, 1984, 2006; Ortiz-Jaureguizar, 1986, 1988, 1998; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006, y la bibliografía allí citada). En esta sección, se hace una síntesis de los principales cambios climático-ambientales ocurridos durante los tres períodos principales de diversificación de *Cavioidea s. s.* (Ver Capítulo V: Patrones de Diversificación en *Cavioidea s. s.*).

6.5.1. “Edad-mamífero” Deseadense (Oligoceno tardío):

Durante este intervalo temporal se produjo en Patagonia el desarrollo de la actual configuración morfo-estructural de los Andes de Chile Central como consecuencia del accionar de la Fase Inca de la orogenia andina; asimismo, se produjo una transgresión Atlántica (“Mar Patagoniano”) que cubrió gran parte del extremo austral sudamericano, desde la Patagonia hasta Bolivia y Perú. Durante la última fase de esta transgresión ocurrió además, una transgresión generalizada del Pacífico al Oeste de Sudamérica (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Desde la evidencia brindada por la botánica, las comunidades vegetales registradas a principios del Oligoceno indican que la tendencia a la disminución de temperaturas y a la existencia de estaciones más secas iniciadas en el Eoceno tardío continuó (Troncoso y Romero, 1998); sin embargo, durante el Oligoceno tardío el registro de polen de palmeras, helechos arborescentes, lianas y plantas trepadoras, sugiere un breve retorno de las condiciones climático-ambientales algo más cálidas y húmedas y de los bosques cerrados, regresando el predominio de los ambientes más abiertos y secos durante el Oligoceno cuspidal en Patagonia (Barreda, 2002; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Las comunidades de mamíferos terrestres que predominaban en la Patagonia estaban dominadas por los pastadores, aunque los ramoneadores y los frugívoros aun mantenían una importante diversidad. Esto permite inferir la existencia de una biota de ambientes de tipo sabana arbolada o parque (Webb, 1978; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Villafañe *et al.*, 2006). Muchos notoungulados de diversos tamaños adquieren protohypsodonia y euhypsodonia (Patterson y Pascual, 1972; Bond, 1986; Ortiz-Jaureguizar, 1988; Pascual y Ortiz- Jaureguizar, 1990). Este hecho es considerado de suma importancia, ya que sugiere la presencia de praderas templadas en un amplio rango de latitudes medias en Patagonia (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Esta inferencia es coherente con la abundancia de fitolitos en los sedimentos mamalíferos del Oligoceno tardío (Spalletti and Mazzoni, 1979).

El resto de los mamíferos registrados en esta Época confirma la existencia de sabanas arboladas. Por otra parte, la presencia de diversos marsupiales insectívoro-frugívoros y escansoriales (Marshall, 1980; Ortiz-Jaureguizar, 2003), permite inferir que los bosques aun estaban bien desarrollados (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). En este lapso los roedores Hystricognathi son muy diversos (Wood y Patterson, 1982; Vucetich, 1986; Vucetich, *et al.*, 1999) El registro de roedores en la Patagonia muestra diferencias marcadas con las faunas de localidades de latitudes más bajas como las bolivianas de Salla-Luribay y Lacayani (Vucetich, 1986, 1991). Vucetich *et al.* (1999) indicaron que aunque la fauna de roedores de Patagonia es, en general, más hipsodonte que la de Salla, ello no significa que sea más moderna. Ambas faunas indican climas cálidos, húmedos y hábitats forestados, pero en Patagonia se infiere la presencia de una mayor extensión de los hábitats abiertos debido al mayor número de especies protohypsodontas, lo cual es compatible con tipos ecológicos pastadores y que habitan ambientes abiertos (Vucetich, 1986; 1989; 1991; Pascual *et al.*, 1996; Croft, 2001; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Townsend y Croft, 2008a).

6.5.2. “Edad-mamífero” Santacrucense (Mioceno temprano):

A principios del Mioceno temprano (“Edad-mamífero” Colhuehuapense) perduran las características geológicas y geográficas reinantes a finales del Oligoceno tardío, pero se registra una importante glaciación Antártica (Mil, Zachos *et al.*, 2001). Luego, durante el final del Mioceno temprano (“Edad-mamífero” Santacrucense) tuvo lugar una gran actividad volcánica en el Centro-Sur de la Patagonia, que liberó a la atmósfera enormes cantidades de cenizas volcánicas (Ortiz- Jaureguizar y Cladera, 2006); por otro lado, se definió la estacionalidad climática en la Patagonia (Tauber, 1997). Paralelamente, bajó el nivel del mar y las temperaturas permanecieron constantes hasta finales del Mioceno temprano (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

La vegetación registrada indica que durante el Mioceno temprano los bosques tropicales eran todavía abundantes, aunque las hierbas y arbustos se distribuyeron más ampliamente, de manera que la flora adquirió un aspecto más complejo (Barreda, 2002; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

La fauna de mamíferos durante el Mioceno temprano era similar a la del Oligoceno tardío, *i. e.*, dominada por los tipos pastadores, aunque los frugívoros y ramoneadores eran todavía muy diversos; hay un pico de diversidad de los “mixed-feeders” (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). En este lapso, se infiere un balance óptimo entre los pastizales y los bosques, representados por sabanas-parque (Webb, 1978; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La presencia de primates platirrinos sugiere ambientes cálidos y boscosos en Patagonia (Pascual, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996); pero la presencia de mamíferos tales como roedores y marsupiales de hábitos fosoriales indica también la existencia de eventos climáticos secos o ambientes complejos, representados por depósitos de dunas que invaden áreas altas húmedas y boscosas (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz- Jaureguizar y Cladera, 2006). Las faunas de roedores de Patagonia durante este lapso muestran cambios ecológicos relacionados a los cambios climático-ambientales que conducen a ambientes más abiertos; por ejemplo, disminuye la diversidad de roedores arborícolas

(Erethizontidae), hay un reemplazo de los Echymidae braquiodontes por los mesodontes y aumenta la diversidad de los tipos euhipsodontes (e. g. “Eocardiidae”; Pascual *et al.*, 1996).

6.5.3. “Edades-mamífero” Laventense y Chasiquense (Mioceno medio y parte basal del Mioceno tardío):

Desde el punto de vista geológico, en América del Sur ocurren tres transgresiones marinas atlánticas sucesivas, conocidas informalmente como “Mar Paranaense”, que era un mar cálido de escasa profundidad, desarrollado en el marco de un clima cálido y húmedo conocido como el “óptimo climático del Mioceno” (Pascual *et al.*, 1996; Zachos, 2001; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La regresión de este extenso mar a finales del Mioceno medio y comienzos del tardío coincide con el accionar de la Fase Quechua de la orogenia Andina, responsable asimismo de la considerable elevación de la cordillera de los Andes. Ello trajo aparejado la aparición de una barrera a los vientos húmedos del Pacífico, hecho que inició la aridización de la Patagonia. De esta manera, los ambientes de sabana-parque abundantes durante el Mioceno temprano, comenzaron a ser reemplazados por extensas sabanas herbáceas y pastizales.

El registro de plantas sugiere el desarrollo de estepas y climas más fríos, con un incremento de la vegetación xérica (hierbas y arbustos).

La fauna de mamíferos estaba dominada por los pastadores, seguidos por los “mixed-feeders”, frugívoros y ramoneadores. Los pastadores duplicaron su importancia en comparación con los del Mioceno temprano, mientras que los frugívoros y ramoneadores redujeron su diversidad un 25% (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Este cambio composicional coincide con el cambio ambiental de sabana-parque a pastizales y estepas. La fauna de mamíferos terrestres se desarrolló inicialmente bajo la influencia del “Mar Paranaense”, mostrando luego los efectos del cambio climático producido por la glaciación en la Antártida occidental y el levantamiento de la cordillera de los Andes, iniciando las etapas más importantes del desarrollo de los mamíferos que habitaron las llanuras y pampas templado-cálidas y áridas a través de la última parte del Mioceno

(Pascual, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Pascual y Bondesio, 1982; Pascual, 1984; Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Pascual, 2006). A finales del Mioceno se extinguen ciertos armadillos, son raros ciertos taxa (e. g. Palaeothentidae, Abderitidae, Echimyidae, Erethizontidae), o están ausentes otros (e. g., Platyrrhini) relacionados con los bosques subtropicales (Bondesio *et al.*, 1980; Vucetich, 1986; Vucetich *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998). Se extinguen los perezosos arborícolas y se diversifican los grandes perezosos terrestres (Megatheriidae, Scelidotheriinae y Mylodontidae; Scillato-Yané, 1986); se incrementan los “ungulados” pastadores y los “mixed-feeders” y están bien representados los marsupiales argirologidos, evidenciando la prevalencia de hábitats abiertos y secos durante el Mioceno tardío (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La fauna de mamíferos terrestres de este lapso está dominada por los pastadores, seguidos por los “mixed-feeders”, registrados en localidades de todo el continente, mientras que los tipos ramoneadores y los frugívoros presentan una diversidad muy baja (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz- Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Entre los roedores, los Echimyidae y los Octodontidae eran relativamente numerosos, pero los octodóntidos se hicieron predominantes hacia finales del Mioceno al devenir los ambientes más áridos, presentando casi todos ellos características que permiten asignarles algún grado de fosorialidad (Pascual *et al.*, 1996; Vucetich, *et al.*, 1999). Asimismo, se originaron los linajes de los roedores cursoriales de mayor tamaño, *i. e.*: Dinomyidae, Hydrochoeridae y Neoepiblemidae (Vucetich, 1986; Vucetich, *et al.*, 1999).

6.6. Patrones adaptativos de Cavoidea *s. s.*

En términos generales, de acuerdo con los resultados obtenidos se observa un patrón de aumento progresivo en la masa corporal a lo largo de la historia evolutiva de los Cavoidea *s. s.*, aunque existieron algunos linajes que revirtieron esta tendencia al disminuir su masa corporal (e. g. “*E.*” *fissa* , Sp Nov. 2, Caviinae). La tendencia al incremento de la masa corporal estuvo acompañada

por una tendencia hacia el aumento en el grado de hipsodoncia, pasando por especies mesodontas, especies protohipsodontas y especies euhipsodontas. Esto guarda estrecha relación con la expansión de los pastizales y la incorporación de alimentos más fibrosos y de menor valor nutritivo, como las gramíneas (Pascual, 1996; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Durante la radiación Deseadense (Ver Capítulo V) es cuando se registran por primera vez representantes de Cavoioidea *s. s.* (*i. e.* *Asteromys punctus* y “*Chubutomys simpsoni*) y se diversifican varios linajes de los taxones más basales (*e. g.* “*Luantus*” *initialis*, “*L.*” *minor*, “*C.*” *leucoreios*). Los linajes de Cavoioidea *s. s.* que se diversifican durante este período muestran tamaños pequeños (*A. punctus*=130 g) o relativamente pequeños, alcanzando un rango de talla que va desde los 441 g a los 739 g. Además, estos linajes poseen molariformes mesodontes o protohipsodontes, coincidiendo con un ambiente de tipo sabana arbolada (Ver sección anterior). Las diferencias entre la fauna de roedores de Salla y Patagonia no son marcadas para este grupo, debido a que ambas comparten a *Asteromys punctus*. Esta especie es la más basal de Cavoioidea *s. s.*, siendo a su vez la de menor tamaño y dentición mesodonte. Pero en Patagonia también se registra durante este período a “*Chubutomys simpsoni*, que presenta una mayor altura de la corona (protohipsodonte), lo cual estaría de acuerdo con la hipótesis de una mayor extensión de ambientes abiertos en dicha región. De acuerdo con el tamaño, los linajes que se diversificaron durante la “Edad-mamífero” Deseadense habrían sido formas ecológicamente similares a *Microcavia* o a *Galea* (Ver sección 6.1) habitando en consecuencia praderas, zonas arboladas o con arbustos. Su grado de hipsodoncia (meso-protohipsodonte) sugiere que habitaban ambientes abiertos pero con presencia de formaciones boscosas y climas relativamente húmedos, lo cual concuerda con lo expuesto más arriba.

Durante la radiación Santacrucense se registra un aumento en la masa corporal de los linajes que se diversifican en esa “Edad-mamífero” (“eocárdidos” euhipsodontes). En este contexto, los Cavoioidea *s. s.* muestran una alta diversidad taxonómica (ver Cap. V), y un aumento en la variabilidad de tamaños muy marcada (entre 0.600 y 1.533 g; Fig. 6.2). En esta “Edad-mamífero” se observa

que las especies no muestran superposición de sus masas corporales, aunque presentan valores muy cercanos. En caso de haber una leve superposición en las tallas, no puede confirmarse ni descartarse alopatria (e. g. diferentes áreas) ni heterocronía (e. g. niveles inferiores o superiores de un estrato) debido a que no se conoce la procedencia exacta de la mayoría de los especímenes provenientes de esta “Edad-mamífero”. Aunque no puede descartarse un sesgo en el registro, este resultado sugiere que la diferencia en las masas corporales colaboraría, conjuntamente con otras variables ecológicas a evitar la competencia entre especies próximas. En este sentido, una diferencia que se advierte en las formas actuales es la diferencia en las horas de actividad (e. g. *Microcavia*, *Cavia*, *Galea*) (Ver sección 6.2). Los linajes de Caviioidea s. s. que se diversifican en este momento son euhipsodontes, con la excepción de *Phanomys*, que es protohypsodonte. Coincidiendo con las hipótesis propuestas sobre la predominancia de los tipos pastadores (e. g. “*Eocardia*” *montana*, “*E.*” *excavata*, *S. erro*), pero con la presencia de “mixed-feeders”, dentro de este último tipo trófico podría incluirse a *Phanomys* que es un taxón protohypsodonte. Esto permite inferir que se trataba de formas similares a los actuales *Cavia* y *Kerodon* (Ver sección 6.2), los cuales presentan, además, rangos de talla similares.

Durante la radiación Laventese/Chasiquense se diversifica la serie *medialis* (Ver capítulo V), tal como habían propuesto Vucetich *et al.* (1999). Esta radiación se acompaña con un incremento 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; Fig. 6.2, 6.4). Un linaje es el de los cuiques (más relacionados a los carpinchos; ver Fig. 4.1-4.2, 6.4), donde la masa corporal disminuye, registrándose desde tamaños pequeños (alrededor de 500 g como *Microcavia*) a medianos (alrededor de 1.5000 g como en *Cavia*). Los otros dos linajes presentan un aumento extremo de la masa corporal. Uno es el grupo de las maras, *Orthomyctera chapadmalense* y las dos especies vivientes de *Dolichotis*; la primera especie, que es la más basal, muestra una masa cercana a los 2.000 g, mientras que *D. salinicola* muestra una masa de alrededor de 7.000 g y *D. patagónica* alrededor de 10.000 g. El otro linaje es el de los carpinchos, donde la especie más basal es el actual *K. rupestris*, que tiene una masa corporal

de alrededor de 1.000 g. (semejante a la condición actual inferida para el ancestro de la serie *medialis*), *Cardiomyx cavinus* alcanza los 4.000 g durante el Chasiquense, mientras que las especies más derivadas son *Phugatherium novum* y el carpincho viviente *H. hydrocheris* que llegan a pesar alrededor de 50.000 g.

Todas las especies de la serie *medialis* son euhipsodontes, aunque los molariformes del linaje de las maras son muy simplificados, mientras que en los carpinchos son extremadamente complejos. Estas características (aumento de masa corporal y dentición euhipsodonte) presentes ya en los taxa basales de la serie *medialis* (*Prodolichotis pridiana*, *Orthomyxtera chapadmalense*, *Cardiomyx cavinus*) concuerdan con la evolución climática ocurrida durante el Mioceno medio-tardío, donde predominan las formas adaptadas a los ambientes abiertos, más áridos y fríos que los registrados en las “Edades-mamífero” precedentes. En este sentido, cabe destacar que si bien en la actualidad los carpinchos habitan áreas con climas al menos templado-cálidos y húmedos, diversas formas fósiles (muchas de ellas de mayor tamaño a juzgar por los restos conocidos) de esta familia han sido registradas en sedimentos del Mioceno superior-Plioceno, conjuntamente con fauna claramente adaptada a la vida en ambientes abiertos y relativamente más secos que los que habitan en la actualidad (e. g., Pascual y Bondesio, 1982; Prado *et al.*, 1998; Deschamps *et al.*, 2007; Deschamps *et al.*, 2009). Cabe destacar que aunque estos dos linajes (carpinchos y maras) aumentan considerablemente el tamaño corporal a lo largo de su historia evolutiva, muestran adaptaciones bastante diferentes. Actualmente, *D. patagonum* habita la estepa patagónica, donde el ambiente es muy abierto, árido y frío; se alimenta de hierbas; tiene hábitos diurnos; y está adaptada a correr. Por su parte, *H. hydrocheris* habita áreas asociadas a cuerpos de agua; se alimenta de plantas acuáticas, granos y frutos, su actividad es principalmente diurna; y muestra adaptaciones para la natación. Por otro lado, los cuises colonizaron todo tipo de ambientes, desde praderas en zonas altas o bajas, praderas abiertas, bosques marginales, humedales, zonas rocosas y áreas montañosas. Su actividad es durante la tarde o al anochecer, crepusculares o durante el día.

A modo de síntesis, puede concluirse que la evolución de los Cavoidea *s. s.* presenta un correlato general con los cambios climáticos ocurridos en América del Sur desde fines del Oligoceno. Esto se infiere a partir de los tres pulsos de diversificación registrados (Ver Capítulo V), el primero durante la “Edad-mamífero” Deseadense, el segundo durante la “Edad-mamífero” Santacrucense y el tercero durante el lapso Laventense/Chasiquense, que se producen conjuntamente con una tendencia al aumento en el grado de hipsodoncia (Ver Capítulo IV) y la masa corporal (Ver Fig. 6.1-6.4). Estos factores son en buena parte responsables de la gran diversificación que se observa en los Cavoidea *s. s.* sudamericanos actuales.

TABLA VI.1. Medidas de los molares (en milímetros) para inferir la masa corporal y masa corporal estimada de las especies de Cavoioidea s. s. fósiles.

| Especie | Colección y Numero | molar | LA-P | TA | TP | Masa |
|-------------------------|--------------------|---------|------|------|------|---------|
| <i>A. punctus</i> | UF 114897 | m2 | 2,3 | 2,2 | 2 | 130,13 |
| "C." <i>simpsoni</i> | AMNH 27559 | m2 | 3,3 | 2,5 | 2,6 | 391,53 |
| "C." <i>leucoreios</i> | MPEF-PV 1153 | m1 | | | | 739,86 |
| "L." <i>initialis</i> | MACN A 52164 | m1 | 5 | 3,9 | 4,1 | 1824,55 |
| | MPL 93-11-18-28 | m1 | 4,9 | 3,81 | 3,43 | 1284,48 |
| | MPEF-PV 6056 | M1 | 4,2 | 4,25 | 4,25 | 1428,67 |
| | MPEF-PV 7979 | M1 o M2 | 4,8 | 4,4 | 4 | 1625,10 |
| "L." <i>minor</i> | MPEF - PV 5007 | m1 | 3,4 | 2,8 | 2,7 | 441,20 |
| "L." <i>propheticus</i> | MACN A 2018 | m1 | 4,3 | 4 | 3,7 | 1165,84 |
| | MACN SC 2249 | m1 | 4,1 | 3,8 | 4 | 1230,03 |
| | MACN SC 3619 | m1 | 4,6 | 3,5 | 3,7 | 1313,39 |
| | MACN SC 2474 | m1 | 5,2 | 4,1 | 4,3 | 2127,18 |
| | MACN SC 2463 | m1 | 4,6 | 3,6 | 3,6 | 1251,32 |
| | MACN SC 2247 | m1 | 4,1 | 3,4 | 4 | 1230,03 |
| "L." <i>toldensis</i> | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 3,6 | 2,7 | 2,6 | 456,60 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,6 | 2,1 | 2,9 | 311,60 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,4 | 2,6 | 2,3 | 179,59 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,5 | 2,3 | 2,5 | 223,67 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 3,1 | 2,7 | 4,1 | 783,99 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 3,5 | 2,8 | 2,4 | 377,13 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,2 | 2,4 | 2,7 | 204,44 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,5 | 2,3 | 2,2 | 178,45 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 3,5 | 2,6 | 2,6 | 434,42 |
| | MACN SC 4032 | m1 o m2 | 2,9 | 2,7 | 3,1 | 425,19 |
| | MACN SC 2577 | m1 o m2 | 3 | 2,6 | 3 | 426,02 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 2,6 | 2,4 | 2,3 | 206,88 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 2,4 | 2,5 | 2,4 | 193,62 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 2,4 | 2,5 | 2,5 | 208,10 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 3,2 | 2,5 | 2,4 | 321,90 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 3 | 2,5 | 2,8 | 377,13 |
| | MACN A 2582 | m1 o m2 | 3,6 | 2,9 | 2,7 | 488,08 |
| <i>P. vetulus</i> | MACN 2024 | m1 | 3,86 | 3,15 | 3,81 | 1014,94 |
| | MACN A s/n | m1 | 3,10 | 2,92 | 2,92 | 430,35 |
| <i>P. mixtus</i> | MACN SC 2832 | m1 o m2 | 2,9 | 2,4 | 1,9 | 179,02 |
| | MACN SC 2832 | m1 o m2 | 2,2 | 2 | 2,2 | 142,37 |
| | MACN A 11302 | M1 | 3,6 | 4,2 | 4,1 | 1021,09 |
| | MPL 91-II-25-3 | m1 | 3,7 | 3,5 | 3,6 | 851,70 |
| | MACN A 2022 | m1 o m2 | 3,53 | 3,78 | 3,40 | 710,02 |
| | MACN A 2022 | m1 o m2 | 3,51 | 2,41 | 2,79 | 494,63 |
| | MACN A 2022 | m1 o m2 | 4,01 | 3,25 | 3,68 | 1023,61 |
| "E." <i>montana</i> | MPL 63-XII-19-46 | m1 | 4,5 | 3,7 | 4 | 1449,95 |
| | MPL 63-XII-19-47 | m1 | 4,3 | 3,3 | 3,7 | 1165,84 |
| | MPL 63-XII-19-52 | m1 | 4,2 | 3,5 | 3,7 | 1118,36 |
| | MPL 15-327 | m1 | 4,1 | 3,7 | 3,7 | 1071,74 |
| | MACN A 4456 | m1 | 4,4 | 3,7 | 3,9 | 1332,54 |
| | MPL 63-XII-19-44 | m1 | 5,2 | 4,1 | 4,2 | 2040,55 |
| | MPL 15-326 | m1 | 5 | 4 | 4,5 | 2150,77 |
| | MACN A 4455 | m1 | 4,1 | 3,6 | 3,9 | 1176,22 |
| | MPL 67-V-23-3 | m1 | 4,6 | 3,8 | 4,2 | 1643,09 |
| | MPL 15-325 | m1 | 4,1 | 3,2 | 3,6 | 1021,09 |
| | MPL 63-XII-19-56 | M1 | 3,6 | 3,9 | 3,9 | 934,73 |
| | MACN A 4464 | m1 | 4,50 | 2,59 | 4,06 | 1488,74 |
| | MACN A 4475 | m1 | 4,22 | 3,81 | 4,06 | 1329,17 |
| | MACN A 345 | m1 | 5,18 | 4,01 | 4,27 | 2085,49 |
| | MACN A 4467 | m1 | 4,45 | 3,96 | 4,32 | 1624,13 |

TABLA VI.1. (Continuación).

| Especie | Colección y Numero | molar | LA-P | TA | TP | Masa |
|----------------------|--------------------|--------|------|------|--------|---------|
| <i>"E." excavata</i> | MACN A 10223 | 15223 | 3,6 | | 3,1 | 623,03 |
| | MACN A 10222 | 10222 | 3,5 | | 3,2 | 626,98 |
| | MACN A 10225 | 15225 | 4,1 | | 3,5 | 971,50 |
| | MACN A 10219 | 10219 | 4,2 | | 3,8 | 1172,32 |
| | MACN A 10220 | 10220 | 4 | | 3,6 | 977,49 |
| | MACN A 4454 | 4454 | 3,8 | | 3,6 | 892,79 |
| | MACN A 4460 | 4460 | 3,7 | | 3,3 | 730,32 |
| | MACN A 4461 | 4461 | 3,5 | | 3 | 559,41 |
| | MLP 15302 | 15302 | 4,1 | | 3,8 | 1123,45 |
| | MLP 15-329 | 15329 | 3,8 | | 3,7 | 937,08 |
| | YPM PU 15326 | 15326 | 3,56 | | 3,1 | 610,85 |
| | YPM PU 15126 | 15126 | 3,53 | | 3,3 | 672,08 |
| | MACN A 4476 | 4476 | 3,38 | | 3,28 | 614,08 |
| | MACN A 4472 | 4472 | 3,78 | | 3,58 | 878,34 |
| | MACN A 107 | 107 | 4,65 | | 4,01 | 1544,36 |
| <i>"E." fissa</i> | MLP 15-97 | m1 | 3,5 | 3,1 | 3,1 | 592,78 |
| | MACN 4463 | m1 | 3,9 | 3,2 | 3,4 | 844,93 |
| | MPEF-PV 1621 | M1 | 3,1 | 3,5 | 3,4 | 563,18 |
| | MPEF-PV 1659 | M1 | 3,5 | 2,4 | 2,2 | 323,38 |
| | MACN A 4319 | M1 | 3,5 | 3,4 | 3,5 | 734,55 |
| | MLP 15-313 | m1 | 3,4 | 3,1 | 3,1 | 563,18 |
| | MLP 63-XII-19-70 | m1 | 3,48 | 3,15 | 3,43 | 701,65 |
| | MLP 4461 | m1 | 3,07 | 2,7 | 3 | 443,75 |
| | MPEF-PV 10211 | M1 | 3,5 | 3,3 | 3,2 | 626,98 |
| | MLP 15-316 | M1 | 3,3 | 3 | 2,8 | 446,30 |
| | MLP 15-291 | M1 | 3,2 | 2,9 | 2,8 | 422,68 |
| | MLP 4468 | m1 | 3,40 | 2,84 | 3,07 | 555,71 |
| <i>"E." robertoi</i> | MLP 80-VII-1-1 | M1 | 3,6 | | 3,5 | 772,04 |
| <i>M. elegans</i> | MACN A 14565 | M1 | 4,2 | | 3,8 | 1172,32 |
| <i>"E." robusta</i> | MLP 91-IX-2-81 | m1 | 4,7 | 3,6 | 3,6 | 1299,78 |
| | MLP 91-V-1-74 | m1 | 4,8 | 3,5 | 3,7 | 1415,97 |
| | MLP 15-417 | m1 | 4,8 | 3,9 | 3,9 | 1554,00 |
| | MLP 74-II-1-34 | M1 | 4,3 | 4,5 | 4,5 | 1647,60 |
| | MLP 91-IX-2-93 der | M1 | 4,2 | 4 | 4 | 1283,54 |
| | MLP91-IX-2-93 izq | M1 | 5 | 4 | 4,8 | 2410,58 |
| | MLP 15 415 | M1 | 4,7 | | 4,8 | 2160,92 |
| | MJHG 76-III-1-1 | M1 | 4,5 | | 5 | 2150,77 |
| <i>S. erro</i> | 68-I-16-7 | M1 | 3,6 | 3,6 | 3,6 | 811,45 |
| | MACN A 2019 | m1 | 3,25 | 2,57 | 3,56 | 663,16 |
| | MACNA 4479 | M1 der | 3,99 | 4,19 | 4,29 | 1326,78 |
| | YPM PU 15648 | M1 | 3,86 | 4,09 | 4,50 | 1359,74 |
| | YPM PU 15420 | M1 | 4,19 | 4,70 | 4,62 | 1651,24 |
| | YPM PU 15620 | M1 | 3,73 | 4,09 | 4,06 | 1072,26 |
| | YPM PU 15587 | M1 | 3,68 | 3,99 | 3,76 | 911,93 |
| | MLP 63-XII-19-50 | M1 | 3,90 | 3,80 | 4,00 | 1126,00 |
| | MLP 63-XII-19-55 | M1 | 4,00 | 3,80 | 4,00 | 1177,52 |
| MLP 63-XII-19-58 | M1 | 4,00 | 3,90 | 3,50 | 930,03 | |
| <i>S. rollinsii</i> | YPM PU 15959 | M1 | 3,48 | 3,45 | 4,24 | 1020,50 |

TABLA VI.1. (Continuación).

| Especie | Colección y Numero | molar | LA-P | TA | TP | Masa |
|-------------------------|--------------------|---------|------|------|--------|---------|
| Sp Nov 1 | MPEF-PV 3504 | m1 | 3,5 | 2,9 | 3,1 | 592,78 |
| | MPEF-PV 3506 | m1 | 3,4 | 2,6 | 2,7 | 441,20 |
| | MPEF-PV 3508 | m1 | 3,9 | | 3,2 | 759,10 |
| | MPEF-PV 3512 | m1 | 4,1 | 3,2 | 3,1 | 783,99 |
| | MPEF-PV 3513 | m1 | 3,9 | 3 | 3 | 677,29 |
| | MLP 91-IX-4-2 | m1 | 3,7 | 3 | 3,1 | 653,94 |
| | MPEF-PV 3524 | m1 | 3,81 | 2,95 | 3,05 | 669,18 |
| | MPEF-PV 3526 | m1 | 3,45 | 2,68 | 2,94 | 526,24 |
| | MPEF-PV 3533 | M1 | 4,05 | 2,96 | 3,52 | 960,29 |
| | MPEF-PV 3534 | M1 | 3,43 | 3,64 | 3,16 | 591,70 |
| | MPEF-PV 3543 | M1 o M2 | 3,1 | 2,73 | 2,57 | 343,46 |
| MLP 91-IX-4-1 | M1 | 3,22 | 3,02 | 2,99 | 479,93 | |
| Sp Nov. 2 | MPEF-PV 3500 | m1 | 4,47 | 3,29 | 3,72 | 1260,46 |
| | MPEF-PV 3502 | m1 | 4,36 | 2,86 | 2,86 | 757,98 |
| | MPEF-PV 3503 | m1 | 3,93 | 3,07 | 3,32 | 821,16 |
| | MPEF-PV 3507 | m1 | 3,53 | 2,74 | 3,05 | 584,74 |
| | MPEF-PV 3510 | m1 | 3,68 | 2,89 | 3,14 | 662,55 |
| | MPEF-PV 3520 | m1 | 3,53 | 2,64 | 2,84 | 515,49 |
| | MLP 91-V-1-88 | m1 | 3,84 | 3,18 | 3,46 | 847,91 |
| <i>C. cavinus</i> | MLP 55-IV-28-11 | M1 | 5,75 | 5,15 | 5,5 | 3925,0 |
| <i>D. minuscula</i> | MPEF-PV 1398a | M1 | 3,51 | 3,16 | 3,04 | 575,55 |
| | MPEF-PV 1398b | M1 | 3,38 | 3,12 | 3,17 | 579,77 |
| | MPEF-PV 1398c | M1 | 2,94 | 2,66 | 2,69 | 339,02 |
| | MPEF-PV 1398d | M1 | 2,73 | 2,17 | 2,13 | 196,89 |
| | MPEF-PV 1398e | m1 | 3,82 | 3,65 | 3,64 | 918,88 |
| <i>O. chapadmalense</i> | MLP 15-229 | M1 | 4,67 | 4,2 | 4,2 | 1687,53 |
| <i>P. pridiana</i> | UCMP 38761 | M1 | 4,2 | 4,3 | 4,3 | 1458,50 |

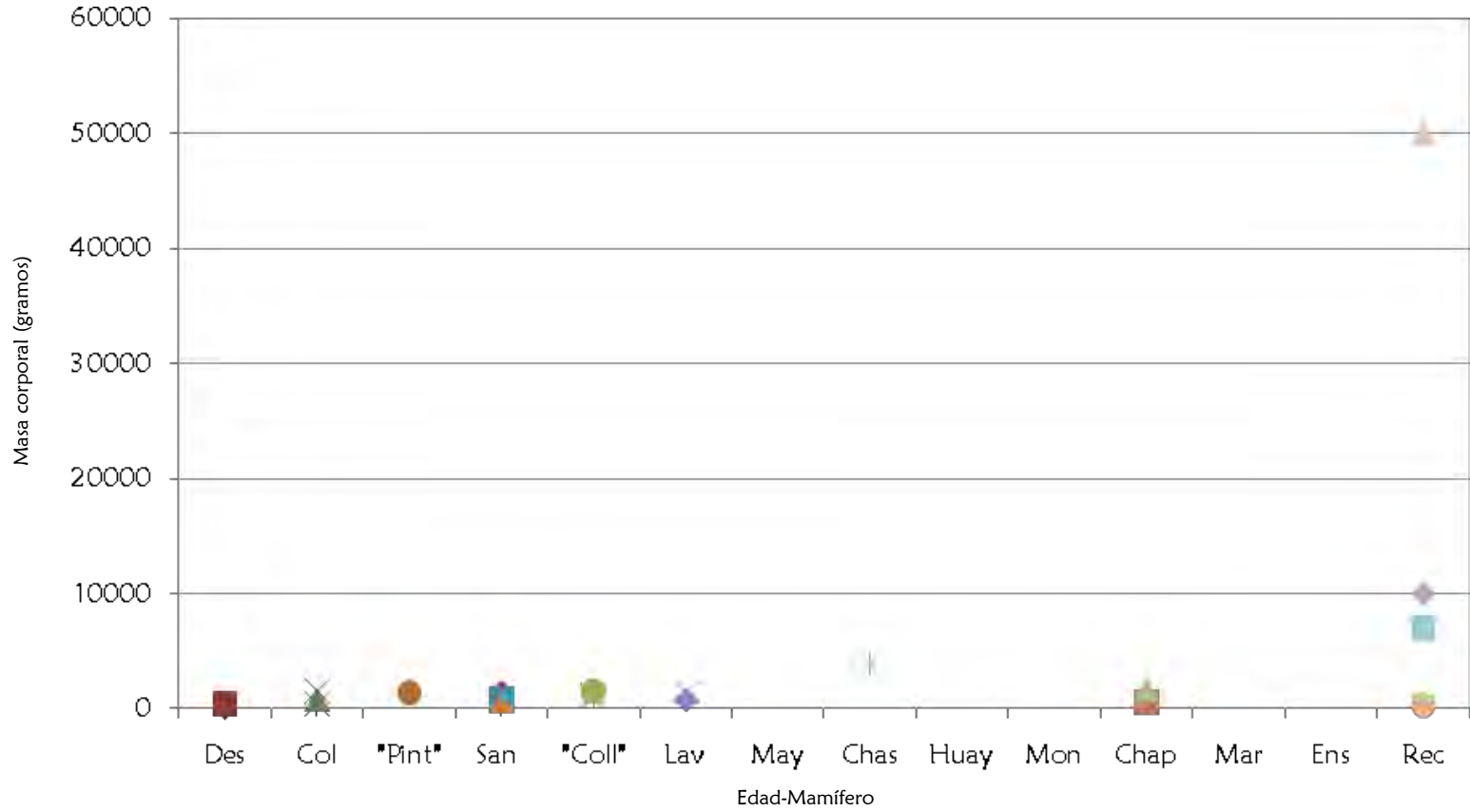
Tabla VI.2- Especies de Caviioidea s. s. fósiles y actuales utilizadas en el análisis de estimación de masa corporal. Para cada especie se indica el rango de masa corporal (en gramos), la media, el desvío estándar y la mediana. Los datos de los pesos de las especies actuales de Caviioidea s. s. se tomaron de la bibliografía

| Especie | Edad Mamífero | n | Rango | | Media | Des. Stand. | Mediana |
|-------------------------|-----------------|----|---------|---------|---------|-------------|---------|
| <i>A. punctus</i> | Deseadense | 1 | | | 130,13 | | |
| "C." <i>simpsoni</i> | Deseadense | 1 | | | 391,53 | | |
| "C." <i>leucoreios</i> | Colhuehuapense | 1 | | | 739,86 | | |
| "L." <i>initialis</i> | Colhuehuapense | 4 | 1284,48 | 1824,55 | 1540,70 | 235,16 | 1526,89 |
| "L." <i>minor</i> | Colhuehuapense | 1 | | | 441,20 | | |
| "L." <i>propheticus</i> | "Pinturense" | 6 | 1165,84 | 2127,18 | 1386,30 | 366,03 | 1240,67 |
| "L." <i>toldensis</i> | Santacruzense | 17 | 178,45 | 783,99 | 340,99 | 158,19 | 321,90 |
| <i>P. vetulus</i> | Santacruzense | 3 | 430,35 | 1014,94 | 689,31 | 297,94 | 622,65 |
| <i>P. mixtus</i> | Santacruzense | 7 | 142,37 | 1023,61 | 769,99 | 370,34 | 710,02 |
| "E." <i>montana</i> | Santacruzense | 15 | 934,73 | 2150,77 | 1442,16 | 396,28 | 1332,54 |
| "E." <i>excavata</i> | Santacruzense | 15 | 610,85 | 1544,36 | 862,27 | 273,12 | 878,34 |
| "E." <i>fissa</i> | Santacruzense | 12 | 323,38 | 844,93 | 601,66 | 147,03 | 563,18 |
| <i>S. erro</i> | Santacruzense | 10 | 663,16 | 1651,24 | 1091,10 | 292,21 | 1099,13 |
| <i>S. rollinsii</i> | Santacruzense | 1 | | | 1020,50 | | |
| "E." <i>robertoi</i> | "Colloncurense" | 1 | | | 1028,43 | | |
| <i>M. elegans</i> | "Colloncurense" | 1 | | | 1172,32 | | |
| "E." <i>robusta</i> | "Colloncurense" | 8 | 1283,54 | 2410,58 | 1533,56 | 438,48 | 1600,80 |
| Sp Nov 1 | Laventense | 12 | 343,46 | 960,29 | 623,26 | 167,10 | 623,36 |
| Sp Nov. 2 | Laventense | 7 | 515,49 | 1260,46 | 778,61 | 244,78 | 757,98 |
| <i>P. pridiana</i> | Laventense | 1 | | | 1458,50 | | |
| <i>C. cavinus</i> | Chasiquense | 1 | | | 3925,0 | | |
| <i>D. minuscula</i> | Chapadmalalense | 5 | 196,89 | 918,88 | 522,02 | 275,18 | 575,55 |
| <i>O. chapadmalense</i> | Chapadmalalense | 1 | | | 1687,53 | | |
| <i>M. australis</i> | Reciente | | | | 350 | | |
| <i>G. musteloides</i> | Reciente | | | | 450 | | |
| <i>C. aperea</i> | Reciente | | | | 1000 | | |
| <i>K. rupestris</i> | Reciente | | | | 1000 | | |
| <i>D. salinicola</i> | Reciente | | | | 7000 | | |
| <i>D. patagonum</i> | Reciente | | | | 10000 | | |
| <i>H. hydrochoeris</i> | Reciente | | | | 50000 | | |

TABLA VI.3. Medidas de la longitud de la serie molariforme inferior (en milímetros) para estimar la masa corporal. Se indica para cada especie: masa corporal estimada en gramos y la media.

| Especie | Colección y número | Longitud de la serie dentaria | Masa corporal g. | Media |
|-------------------------|--------------------|-------------------------------|------------------|-------|
| "C." <i>leucoreios</i> | MPEF-PV 1153 | 16,5 | 1068,99 | 16,5 |
| "L." <i>propheticus</i> | MACN A 2018 | 19,1 | 1613,49 | 19,1 |
| <i>S. erro</i> | YPM PU 15648 | 18,28 | 1271,61 | 17,55 |
| | MACN A 2019 | 16,82 | | |
| "E." <i>montana</i> | MACN A 4456 | 18,4 | 1465,96 | 18,46 |
| | YPM PU 15574 | 19,23 | | |
| | YPM PU 15372 | 17,75 | | |
| "E." <i>robusta</i> | MLP 15-417 | 22 | 2401,48 | 22 |
| <i>Sp Nov. 1</i> | MPEF-PV 3504 | 14,4 | 728,86 | 14,4 |

Figura 6.1- Distribución de la masa corporal (en gramos) para las especies de Cavioidea s. s. en función del tiempo (“Edad Mamífero”). Abreviaturas: Des, Deseadense; Col, Colhuehuapense; “Pint”, “Pinturensense”; San, Santacruzense; “Coll”, “Colloncurensense”; Lav, Laventense; Chas, Chasiquense; Huay, Huayqueriense; Mon, Montehermosense; Chp, Chapadmalalense; Mar, Marplatense; Ens, Ensenadense; Rec, Reciente.



- | | | | | | |
|-----------------------|-----------------------|---------------------------|-----------------------|------------------------|--------------------------|
| <i>A. punctus</i> | ■ <i>C. simpsoni</i> | ▲ <i>C. leucoreios</i> | × <i>L. initialis</i> | * <i>L. minor</i> | ● <i>L. propheticus</i> |
| <i>L. toldensis</i> | - <i>P. vetulus</i> | - <i>P. mixtus</i> | ◆ <i>E. montana</i> | ■ <i>E. excavata</i> | ▲ <i>E. fissa</i> |
| <i>E. robertoi</i> | * <i>M. elegans</i> | ● <i>E. robusta</i> | + <i>S. erro</i> | - <i>S. rollinsii</i> | - <i>Sp Nov 1</i> |
| <i>Sp Nov. 2</i> | ■ <i>D. minuscula</i> | ▲ <i>O. chapadmalense</i> | × <i>P. pridiana</i> | * <i>C. cavinus</i> | ● <i>M. australis</i> |
| <i>G. musteloides</i> | - <i>C. aperia</i> | - <i>K. rupestris</i> | ◆ <i>D. patagonum</i> | ■ <i>D. salinicola</i> | ▲ <i>H. hydrochoeris</i> |

Figura 6.2- Distribución de la masa corporal (en gramos) para las especies de Caviioidea s. s. (excepto *Dolichotis salinicola*, *Dolichotis patagonum* e *Hydrochoerus hydrochoeris* para observar en detalle la distribución de las especies de menor tamaño) en función del tiempo ("Edad Mamífero"). Abreviaturas: Des, Deseadense; Col, Colhuehuapense; "Pint", "Pinturens"; San, Santacruzense; "Coll", "Colloncurens"; Lav, Laventense; Chas, Chasiquense; Huay, Huayqueriense; Mon, Montehermosense; Chap, Chapadmalalense; Mar, Marplatense; Ens, Ensenadense; Rec, Reciente.

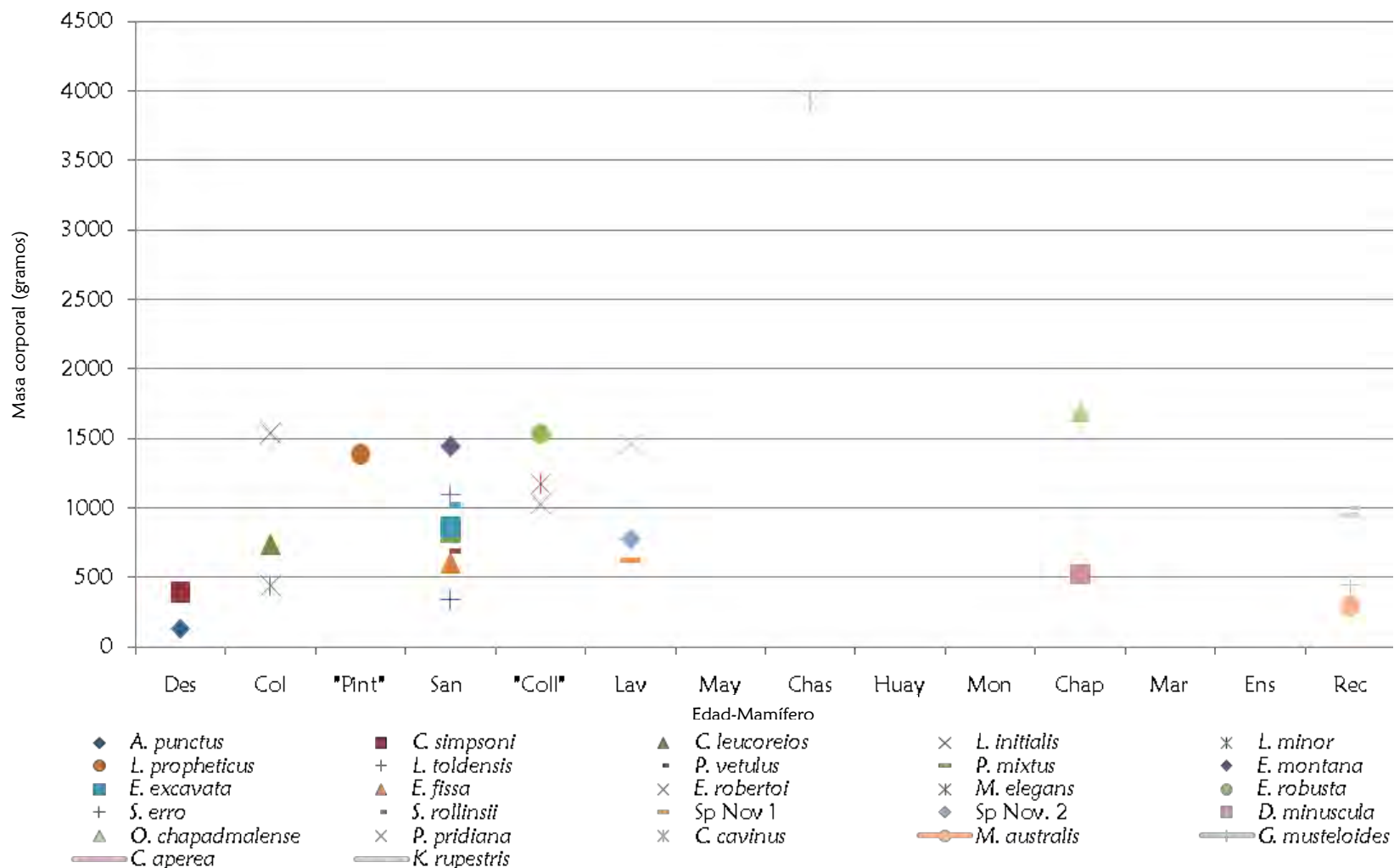


Figura 6.3- Distribución de la masa corporal (en gramos) para las especies de Caviioidea s. s. (excepto *Hydrochoerus hydrochoeris*) y el número de especies para cada rango.

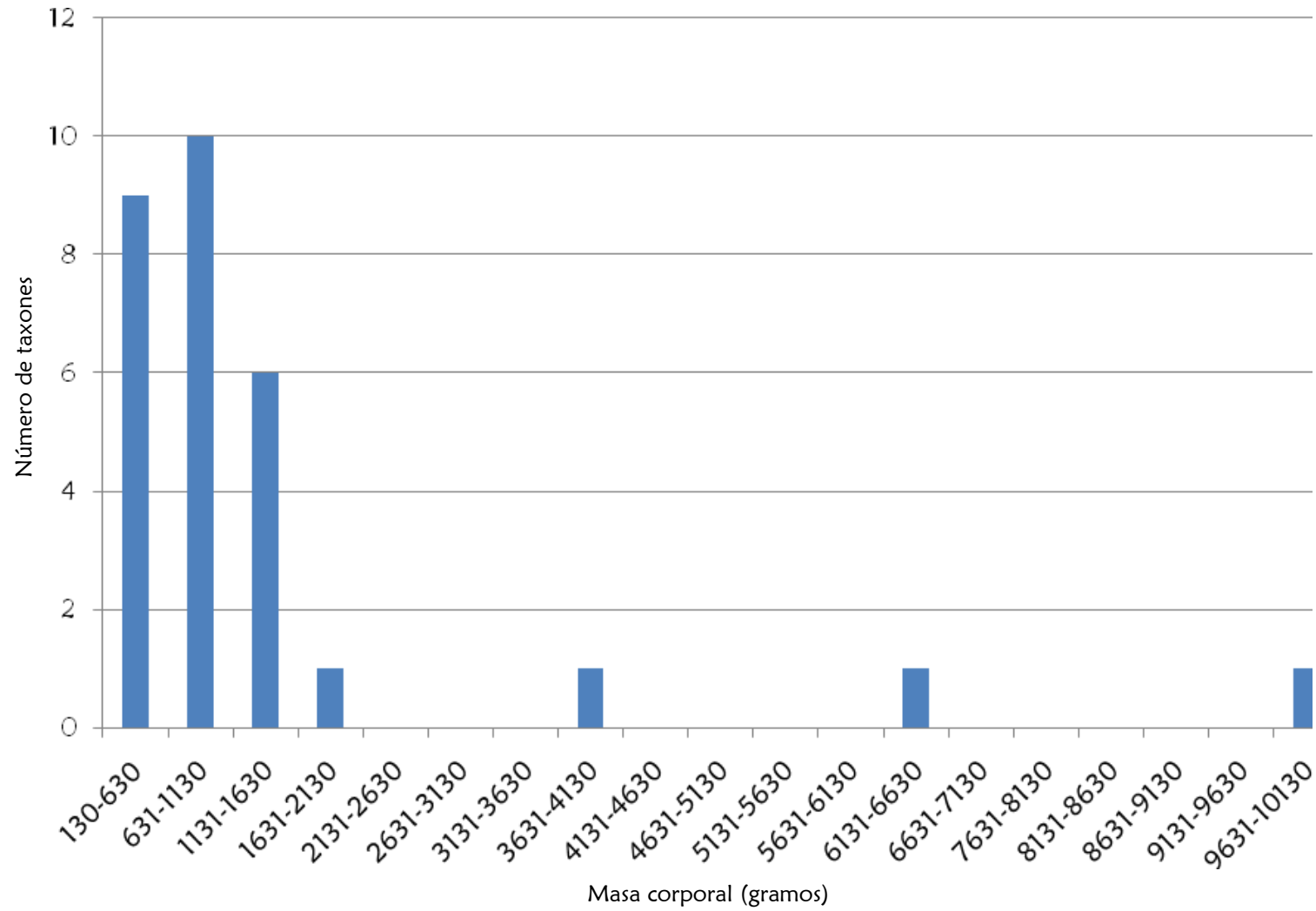


Figura 6.4- Optimización de la masa corporal sobre el análisis filogenético de Caviioidea s. s.

