

Capítulo V

Patrones de Diversificación en Caviioidea *sensu stricto*



5.1. Introducción

Para determinar el *timing* de la evolución del grupo y realizar el análisis de ajuste estratigráfico que se detalla a continuación, se siguen las siguientes hipótesis sobre las edades de cada “Edad-Mamífero” o fauna señaladas en Materiales y Métodos (Capítulo 2, Sección 2.6.: Marco espacio-temporal):

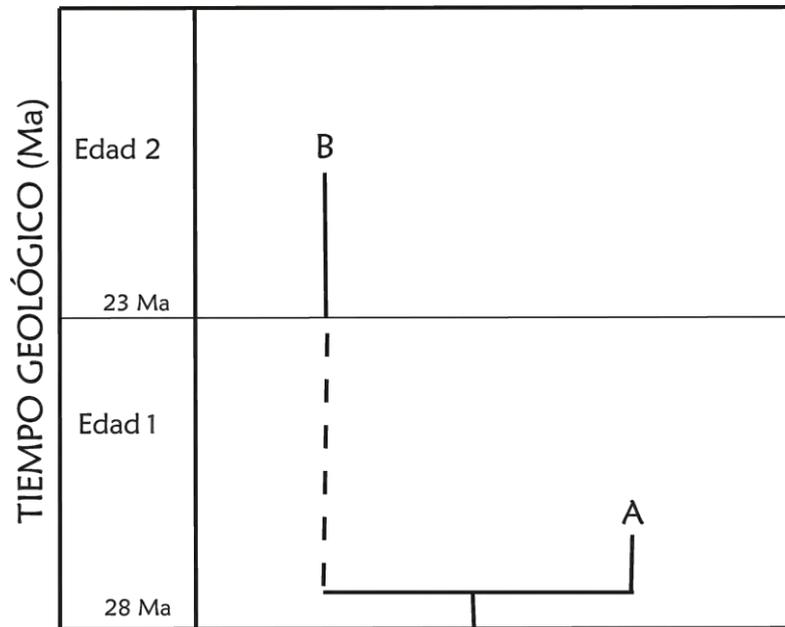
- “Edad-mamífero” Deseadense (Oligoceno tardío): 24,5-29 Ma (Flynn y Swisher, 1995), sobre la base de dataciones realizadas en localidades de Bolivia y Argentina. Hasta que se conozcan estudios de control estratigráficos más precisos para cada localidad, se referirá la misma edad (24,5-29 Ma) para el Deseadense de las localidades de Cabeza Blanca, Laguna Los Machos (Chubut, Argentina) y Salla (La Paz, Bolivia).
- “Edad-mamífero” Colhuehuapense (Mioceno temprano): 19-20,1 Ma (Madden *et al.*, 2005). Hasta que se conozcan estudios de control estratigráficos más precisos para cada localidad, se referirá la misma edad que el Miembro Colhue Huapi (Gran Barranca) a la fauna del Miembro Trelew (Bryn Gwyn).
- “Pinturense” y “Edad-mamífero” Santacrucense s. s. (Mioceno temprano): para la secuencia inferior de la Formación Pinturas (el registro más antiguo de “*L. propheticus*”) 17.7 M.a. en Estancia El Carmen (Fleagle *et al.*, 1995); para la secuencia superior de la Formación Pinturas (registro más antiguo de “*L. toldensis*” y *P. mixtus*) 16.5 Ma que coincide con la parte inferior de la Formación Santa Cruz (Fleagle *et al.*, 1995).
- “Edad-mamífero” “Colloncurense” (Mioceno medio): 15,7 Ma (Madden *et al.*, 1997).
- “Edad-mamífero” Laventense (Mioceno medio): 13,5-11,8 Ma (Madden *et al.*, 1997).
- “Edad-mamífero” Chasiquense (Mioceno tardío): 10-8,7 Ma (Cione *et al.*, 2000).
- “Edad-mamífero” Chapadmalense (Mioceno tardío): 4-3,2 Ma (Cione *et al.*, 2000).

5.2. Patrones de diversificación de los Cavoidea s. s. basales

Para comprender mejor el tiempo y modo de la historia evolutiva de un grupo (e. g., edad de divergencia de sus clados, ritmos evolutivos, hiatos en el registro fósil) se pueden comparar dos fuentes de información temporal independientes: la edad de origen de los taxones y la información temporal implicada por un árbol filogenético (Pol y Norell, 2006), lo cual cobra especial sentido cuando los árboles filogenéticos contienen taxones fósiles. Un árbol filogenético contiene cierta información temporal dado que implica un orden cronológico relativo en los sucesivos eventos de ramificación (nodos). Por otro lado, los taxones fósiles terminales proveen información temporal sobre su primera aparición en el registro fósil basada en la cronoestratigrafía (Pol *et al.*, 2004). Dado que estas dos fuentes de información temporal son independientes, pueden ser comparadas para medir su congruencia e inferir la existencia de los llamados “linajes fantasmas”.

Los linajes fantasmas se definen como “los segmentos de historia evolutiva que sólo pueden ser descubiertos a través de análisis filogenéticos calibrados paleontológicamente” (Norell, 1992, 1996). Son inferencias que se basan en el principio de que si un taxón A se registra en la edad 1, el linaje que conduce a su grupo hermano B debe haberse originado, al menos, en la edad 1. Por lo cual, si el grupo hermano B se registra recién para una edad más tardía (edad 2), su linaje debió haber existido desde la edad 1. Entonces, el linaje fantasma del grupo hermano (B) se extiende desde la edad 2 hasta la edad 1 (Fig 5.1).

Figura 5.1: Método de inferencia de linajes fantasmas sobre la base de la primera edad de aparición de los taxones terminales.



Varias medidas han sido propuestas para cuantificar el ajuste entre la aparición de taxones en la escala del tiempo geológico y su posición en las hipótesis filogenéticas que incluyen a los taxones fósiles (Pol *et al.*, 2004; Pol *et al.*, 2006; Wills *et al.*, 2008). Dichas medidas comparan el orden temporal de sucesivos eventos de ramificación con la edad de aparición de los taxones terminales en el registro estratigráfico, para cuantificar en un índice que varía entre 0 y 1 la cantidad de linajes fantasmas implicados observados en el cladograma. Estos procedimientos proveen, además, edades mínimas de divergencia para cada nodo del árbol sobre la base de la información temporal del registro fósil (Pol y Norell, 2006). Es por esto que la evidencia para comprender adecuadamente la historia evolutiva de un grupo no proviene solamente de la distribución de los caracteres filogenéticamente informativos de los taxones vivientes y fósiles, sino también de la secuencia estratigráfica o temporal en la cual se registran los taxones fósiles (Wills *et al.*, 2008).

En el presente estudio se analizarán los linajes fantasma siguiendo la metodología propuesta por diversos autores (ver Pol *et al.*, 2004), quienes consideran a la edad de primera aparición de cada taxón terminal en el registro

fósil como la única información temporal relevante para medir el ajuste estratigráfico de la filogenia.

El estudio filogenético de las formas basales de Caviioidea s. s. en su conjunto y la revisión de su distribución y diversidad, permiten hacer una revisión crítica del registro fósil y la distribución de este grupo, la cual se desarrolla a continuación.

5.2.1. Primeros registros e hipótesis previas

Los registros más antiguos de Caviioidea s. s. provienen de la “Edad-mamífero” Deseadense (Oligoceno tardío) de Patagonia (Cabeza Blanca y Laguna Los Machos, Provincia de Chubut; Ameghino, 1897; Wood y Patterson, 1959; Pascual, 1960) con las especies *Asteromys punctus* y “*Chubutomys simpsoni*”. Adicionalmente, en este trabajo se dan a conocer restos referidos a *Asteromys punctus* provenientes de Salla (Ver capítulo III: Revisión Sistemática). Para la “Edad-mamífero” Colhuehuapense de Gran Barranca (Mioceno inferior), el único taxón conocido de Caviioidea s. s. es “*Luantus*” *initialis* (Ameghino, 1902, 1906; Vucetich *et al.*, 2010; Pérez *et al.*, 2010), mientras que “*L.*” *minor* y “*Chubutomys*” *leucoreios* (Pérez *et al.*, 2010) se registran en las capas de “Edad-mamífero” Colhuehuapense de Bryn Gwyn. “*Luantus*” *propheticus* es el único Caviioidea s. s. registrado en el “Pinturense”, es decir, en la secuencia inferior y media de la Fm. Pinturas; mientras que en la secuencia superior de esta Formación (correlacionable con el miembro inferior de la Formación Santa Cruz) se registraron “*Luantus*” *toldensis* y *Phanomys mixtus* (Kramarz, 2006; Kramarz y Bellosi, 2005). Las especies euhipsodontas “*Eocardia*” *montana*, “*E.*” *excavata*, “*E.*” *fissa*, *Schistomys erro* y *S. rollinsii* se registran durante la “Edad-mamífero” Santacrucense (Formación Santa Cruz). Otras especies euhipsodontes, “*Eocardia*” *robusta*, “*E.*” *robertoi*, *Matiamys elegans*, Sp. Nov. 1 y Sp. Nov. 2 se registran, sin embargo, más tardíamente, en el “Colloncurense” *sensu lato* (en localidades de Neuquén, Río negro y Chubut). Durante la “Edad-mamífero” Laventense se registra *Prodolichotis pridiana* (La Venta, Colombia; Walton, 1997). Ya en la Chasiquense se registran representantes de varios linajes de la serie *medialis* (e. g.

Cardiomyys, *Cardiatherium*, *Allocavia*, *Procardiomyys*, *Orthomyctera*). Luego, el registro de la serie *medialis* se hace continuo hasta la actualidad.

Aunque existen distintas hipótesis, tradicionalmente se ha propuesto que la evolución de las formas basales de Caviioidea s. s. ocurrió de manera gradual. Ameghino (1889) postuló la evolución de los “eocárdidos” como una línea filética donde “*Hedimys*” origina a *Phanomys*, este a “*Eocardia*” y este a *Schistomys*. Wood y Patterson (1959) proponen dos subfamilias, Lantinae (*A. punctus*, “*L.*” *initialis* y “*L.*” *propheticus*) y Eocardiinae (“*Chubutomys*”, *Phanomys*, “*Eocardia*” y *Schistomys*). La línea filética de los lantinos se caracteriza por presentar molariformes protohipsodontes, persistencia de fosetas/idas, esmalte continuo alrededor de toda la corona, ausencia de cemento y reducción gradual del metalofúlido II. Sin embargo, Kramarz (2006) rechazó la hipótesis de la dicotomía en estas dos subfamilias y explicó que, en realidad, *A. punctus*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *propheticus*, “*L.*” *toldensis*, *Phanomys*, “*Eocardia*” constituyen una serie evolutiva caracterizada por un aumento de la hipsodoncia, que junto con otros caracteres relacionados conduce a un patrón de simplificación oclusal en “*Eocardia*”, sobre la base de que “*la configuración oclusal apical de cada una de las especies de una serie evolutiva imita la configuración basal de sus ancestros*” (Kraglievich, 1940; Chaline y Mein, 1979). Además, esta evolución gradual propuesta de una u otra manera, ha sido relacionada con los cambios climáticos ocurridos en cada “Edad-mamífero”. Se ha propuesto que el “gradual” incremento en el grado de hipsodoncia y la simplificación oclusal es, en este grupo, una respuesta a los cambios climáticos ambientales. En este lapso, los ambientes varían desde forestados en climas templados y húmedos durante la “Edad-mamífero” Deseadense, algo más cálidos durante las “Edades-mamífero” Colhuehuapense-Santacrucense, hasta ambientes más abiertos, fríos y secos durante la “Colloncureense”; aunque en el noroeste de Patagonia se registra cierta diversidad de primates y eretizóntidos sugiriendo la persistencia de ambientes cerrados y húmedos, al menos en algunas áreas (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

5.2.2. Origen y diversificación de los Cavoidea s. s.

La calibración de la filogenia de los Cavoidea s. s. con la información cronoestratigráfica de los taxones fósiles, permite reinterpretar los tiempos de origen y diversificación de los distintos linajes de este grupo. Esta nueva interpretación brinda una perspectiva que difiere en varios aspectos de las propuestas previas arriba mencionadas. En primer lugar, se evalúa el ajuste estratigráfico utilizando dos medidas alternativas y posteriormente se analiza por separado la presencia de algunos linajes fantasmas de interés, discutiéndose los tres momentos críticos observados en la historia de los Cavoidea s. s.

5.2.2.a Índices de ajuste estratigráfico

Diferentes medidas fueron propuestas para cuantificar el conflicto entre la información temporal contenida en el registro fósil y un árbol filogenético. Algunas de ellas intentan medir cuán bien la primera aparición en el registro fósil está reflejada en el orden de ramificación de los taxones en el árbol filogenético (Norell y Novacek, 1992; Siddall, 1998; Wills, 1999); es decir, miden cuán bien las sucesivas apariciones de taxones en el registro fósil, representan eventos evolutivos. Dos de dichas medidas, “*Manhattan Stratigraphic Measure*” (MSM) y “*Gap Excess Ratio*” (GER), se basan en la medición de la magnitud de los linajes fantasmas. MSM fue propuesta por Siddall (1998) y es una medida de congruencia entre la información temporal recuperada del registro fósil y las hipótesis filogenéticas. Sin embargo, esta medida es insensible o aumenta la cantidad de conflicto entre la información temporal topológica y la estratigráfica. Para realizar el presente análisis se utilizará, entonces, una modificación de este índice, MSM* (Pol y Norell, 2001) que resuelve los problemas del MSM y que se basa en la medición del número y extensión de linajes fantasmas.

El MSM* se calcula de manera análoga al índice de consistencia de la edad del carácter: $MSM^* = Lm/LO$, donde **Lm** es la longitud mínima (cantidad de linajes fantasmas) para los datos en cualquier topología, mientras que **LO** es la longitud real obtenida optimizando el carácter edad en los árboles filogenéticos

derivados de los datos morfológicos y los obtenidos independientemente de la edad de los taxones (Pol *et al.*, 2004). La otra medida, GER (Wills, 1999) puede ser adecuadamente formulada de manera análoga al índice de retención del carácter edad, para compararlo con el MSM*. Así, **GER=(LM-Lm)/(LO-Lm)**, donde **LM** es la longitud máxima para el carácter edad en una topología, **Lm** es la longitud mínima para el carácter edad en una topología y **LO** es la longitud real obtenida optimizando el carácter edad en los árboles filogenéticos derivados independientemente (Pol *et al.*,2004).

TABLA V.1. Índices de ajuste estratigráfico: MSM* y GER para los 17 árboles más parsimoniosos.

Árboles más parsimoniosos	MSM*	GER
1	0,23	0,82
2	0,24	0,84
3	0,24	0,83
4	0,24	0,84
5	0,24	0,83
6	0,22	0,82
7	0,23	0,83
8	0,23	0,82
9	0,23	0,82
10	0,23	0,83
11	0,23	0,82
12	0,22	0,82
13	0,24	0,83
14	0,22	0,82
15	0,24	0,83
16	0,24	0,83
17	0,23	0,83

Todos estos valores son significativamente más congruentes que una distribución de edades al azar ($p=0.001$), lo cual permite inferir que en general el ajuste es bueno; sin embargo, se observan algunos linajes fantasmas de interés que se comentan a continuación.

5.2.2.b. Linajes fantasmas y las radiaciones de los Cavoidea s. s.

Más allá de la congruencia general medida por los índices de ajuste estratigráfico arriba mencionados, resulta interesante analizar detalladamente la presencia de algunos linajes fantasmas inferidos en la historia evolutiva de los Cavoidea s. s. basales, para comprender más adecuadamente el patrón general de diversificación que caracteriza la historia evolutiva de estos caviomorfos.

Los resultados del análisis indican que la historia evolutiva de los Cavoidea s. s. presenta tres radiaciones principales. La primera sucede en formas basales protohypsodontas, durante la “Edad-mamífero” Deseadense; la segunda radiación ocurre en formas basales euhypsodontes de Cavoidea s. s. durante la “Edad-mamífero” Santacruceño; finalmente, la tercera radiación sucede para el *crown group* de los Cavoidea s. s. (serie *medialis*) durante el lapso comprendido por las “Edades-mamífero” Laventense-Chasiquense.

5.2.2.b.i. Radiación Deseadense

Linajes implicados por todos los MPT. Todas las hipótesis filogenéticas obtenidas en el análisis (los 17 árboles más parsimoniosos) coinciden en señalar que, al menos cuatro o cinco linajes de “eocárdidos” protohypsodontes surgieron como resultado de la primera radiación de los Cavoidea s. s., ocurrida durante la “Edad-mamífero” Deseadense. *Asteromys punctus* y “*Chubutomys*” *simpsoni* son especies ya registradas durante esta “Edad-mamífero” y la presencia de esta última especie en este intervalo temporal es crítica para postular la primera radiación del grupo. Tal como se observa en las figuras 5.2 y 5.3, “*Luantus*” *initialis* y “*L.*” *minor* se registran recién en la “Edad-mamífero” Colhuehuapense, pero, de acuerdo con las hipótesis filogenéticas obtenidas, sus linajes deben haberse originado como mínimo durante la “Edad-mamífero” Deseadense. De este modo, estos linajes se habrían originado al menos unos 8 millones de años antes de su primer registro. El origen del linaje que condujo a “*Luantus*” *propheticus* (proveniente del “Pintureño”) se remontaría 10 millones de años antes de su primer registro.

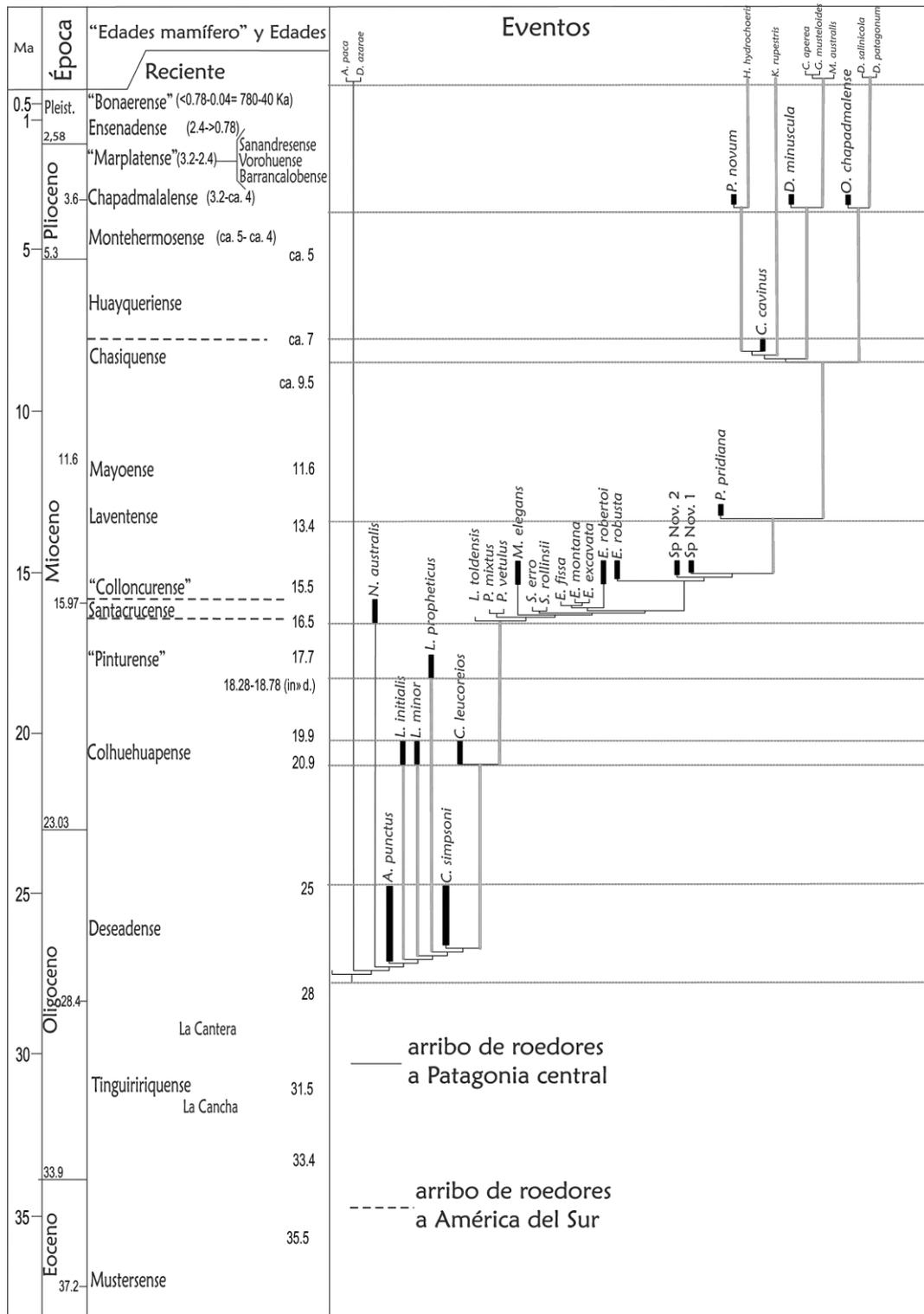
Resoluciones y linajes. El análisis arroja dos hipótesis principales respecto a la posición de “C.” *simpsoni*, ambas con implicancias en la edad de origen y en la proyección de linajes fantasmas de formas más derivadas (“C.” *leucoreios* y el linaje de “L.” *toldensis* + especies más derivadas). Entre los árboles más parsimoniosos, algunos posicionan a “C.” *simpsoni* en una posición basal con respecto a estas especies (Fig. 5.2). Estos cladogramas implican que el linaje que dio origen al nodo conformado por “C.” *leucoreios*, “L.” *toldensis* y las especies de Caviioidea s. s. más derivadas, también se remontaría a la “Edad-mamífero” Deseadense, aunque el miembro más antiguo de este clado (“C.” *leucoreios*) es registrado recién en la Colhuehuapense. Otros árboles igualmente parsimoniosos posicionan a “C.” *simpsoni* como una forma más derivada que “C.” *leucoreios* (Fig. 5.3). Por lo tanto, bajo estas hipótesis, en lugar de postular el origen Deseadense de un solo linaje que luego dio origen al nodo de “C.” *leucoreios* y formas más derivadas, debe postularse el origen Deseadense de dos linajes: uno que lleva a “C.” *leucoreios* (extendiéndose por 8 millones de años previos a la “Edad-mamífero” Colhuehuapense) y otro que lleva a “L.” *toldensis* y formas más derivadas (extendiéndose por 11,5 millones de años antes del primer registro de este clado, “L.” *toldensis*, en la secuencia superior de la Fm. Pinturas). Por lo tanto, definir la posición de “C.” *simpsoni* en futuros estudios (con más caracteres o más materiales) permitirá determinar la magnitud de la radiación Deseadense.

Timing de aparición de los caracteres. Más allá de la incertidumbre arriba mencionada, todas las hipótesis muestran que durante la “Edad-mamífero” Deseadense hubo una gran diversificación de los linajes basales de los Caviioidea s. s. Esto concuerda con la hipótesis propuesta por Pérez, *et al.* (2010), quienes señalan que el origen del *stem group* de este clado fue más complejo de lo que tradicionalmente se ha propuesto (Ameghino, 1887b; Scott, 1905; Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982; Kramarz, 2006). Un aspecto relevante de la radiación Deseadense, es que en ella deberían haberse originado diversos linajes que presentan caracteres que han sido considerados como diferentes “grados evolutivos”, muchos de los cuales han sido tomados por autores previos como marcadores bioestratigráficos. Sobre la base de características morfológicas, muchos de estos taxones (excepto “L.” *minor* y “C.” *leucoreios*, recientemente

descriptos; véase Pérez *et al.*, 2010) se utilizaron como marcadores evolutivos e indicadores bioestratigráficos. Dichos caracteres y sus estados (adquisición de cemento, desaparición cada vez más tempranamente de las fosetas/idas, protohipsodoncia) fueron considerados diagnósticos de taxones Colhuehuapenses o “Pinturenses”. Sin embargo, bajo la hipótesis filogenética presentada en esta tesis, el momento de aparición evolutiva de dichos caracteres debe remontarse a la radiación Deseadense. Esto ocurre precisamente con los caracteres que son optimizados como sinapomorfías de los nodos ubicados entre *Asteromys punctus* y “*Chubutomys*” *simpsoni*, los cuales deberían haber surgido durante la “Edad-mamífero” Deseadense (e. g. adquisición de cemento, desaparición cada vez más tempranamente de las fosetas/idas, protohipsodoncia).

Cabe destacar que, si bien bajo algunas hipótesis el linaje que condujo de “*L.*” *toldensis* y las especies más derivadas de los Cavoidea s. s. se habría originado durante la “Edad-mamífero” Deseadense, las sinapomorfías de este nodo pudieron desarrollarse más tardíamente. Entre las características derivadas más notables de este nodo se pueden mencionar presencia de cemento en estadio ontogenético juvenil y el esmalte discontinuo 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. La extensión hasta la “Edad-mamífero” Deseadense del linaje que condujo a este clado, no implica necesariamente que estas sinapomorfías se hayan desarrollado al inicio de este linaje. Estas características podrían haber aparecido más tardíamente, dado que la edad mínima de origen del clado que diagnostican es posterior a la “Edad-mamífero” Deseadense (ver figura 5.2). Por el contrario, esto no sucede con las sinapomorfías de los nodos más basales (*Asteromys*, “*L.*” *initialis*, “*L.*” *propheticus*, “*C.*” *simpsoni*) dado que las edades mínimas de los nodos que diagnostican se ubican, de acuerdo con estas hipótesis filogenéticas, en la “Edad-mamífero” Deseadense.

Fig. 5.2: Hipótesis filogenética de los Caviioidea s. s. calibrada sobre el tiempo geológico. La primera radiación ocurre durante la “Edad-mamífero” Deseadense, la segunda durante la “Edad-mamífero” Santacrucense y la tercera durante las “Edades-mamífero” Laventense/Chasiquense. Esta hipótesis muestra que durante la tercera radiación *Prodolichotis pridiana* se posiciona basalmente a los otros Caviidae+Hydrochoeridae. Las líneas gruesas indican el registro de cada especie, las líneas grises y finas indican linajes fantasmas.



5.2.2.b.ii. Radiación Santacrucense

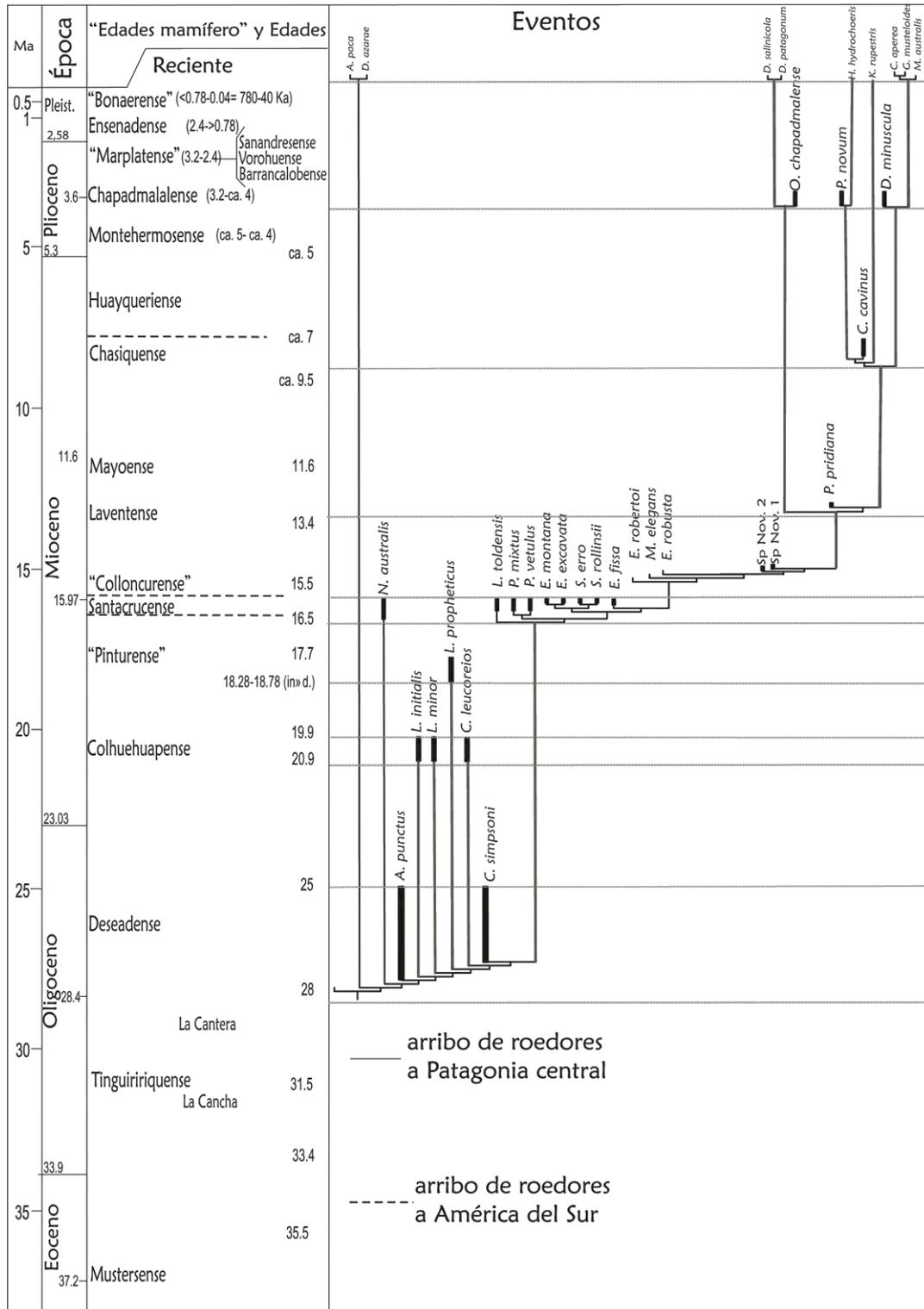
Linajes implicados por todos los MPT. Las 17 hipótesis filogenéticas obtenidas en el análisis cladístico coinciden en señalar que al menos entre ocho y diez linajes de “eocárdidos” surgieron como resultado de la segunda radiación de los Cavoidea s. s. Los taxones que se registran son “L.” *toldensis*, *Phanomys mixtus*, *P. vetulus*, “*Eocardia*” *montana*, “E.” *excavata*, “E.” *fissa*, *Schistomys erro*, *S. rollinsii* y el linaje que da origen a las formas del “Colloncureense”. Durante la “Edad-mamífero” “Colloncureense” se registra una diversificación algo menor para el “stem group” de los Cavoidea s. s. de la que se produce durante la “Edad-mamífero” Santacrucense. Estos linajes son *Matiamys elegans*, “*Eocardia*” *robertoi*, “*Eocardia*” *robusta*, Sp. Nov 1 y Sp Nov 2.

Resoluciones y linajes. Entre las hipótesis más parsimoniosas, la mayoría de los árboles indica que durante la la “Edad-mamífero” Santacrucense se habrían originado las especies protohypsodontas “L.” *toldensis*, *P. mixtus* y *P. vetulus* que se encuentran, siempre, en posición más basal a las euhypsodontas “*Eocardia*” *montana*, “E.” *excavata*, “E.” *fissa*, *Schistomys erro*, *S. rollinsii* y el linaje que conduce a las formas colloncurenses (Fig. 5.2). Sin embargo, hay otras topologías que muestran a *M. elegans* (registrada en el “Colloncureense”) como el grupo hermano de *Schistomys*, con lo cual se sumaría un linaje fantasma a esta radiación. Asimismo, algunas topologías muestran a “E.” *robertoi* (también registrada en el “Colloncureense”) como el grupo hermano de “E.” *montana* + “E.” *excavata*, resultando en una radiación de, al menos, 10 linajes fantasmas (Fig. 5.3). Es decir que, en este caso, la radiación Santacrucense sería mayor a la indicada por los otros árboles, pero no se estarían reconociendo todos los linajes que probablemente aparecieron.

Timing de aparición de caracteres. En esta segunda radiación de los Cavoidea s. s. no se reconocen demasiados linajes fantasmas en comparación con los linajes registrados. Contrariamente a lo que sucede en la primera radiación (*i. e.*, Deseadense), donde numerosos linajes no se ven hasta muchos millones de años después, en la segunda radiación el registro fósil estaría capturando los linajes en un momento cercano a la radiación. De esta manera, al

ser el registro fósil de la “Edad-mamífero” Santacrucense y este grupo mucho más fiel a los cambios evolutivos del grupo, la utilización de estos taxones como marcadores bioestratigráficos puede ser mucho más adecuada. De acuerdo con los resultados del análisis, la gran abundancia de “eocárdidos” euhipsodontes indica que podrían ser marcadores adecuados de la “Edad-mamífero” Santacrucense.

Fig. 5.3: Hipótesis filogenética de los Caviioidea s. s. calibrada sobre el tiempo geológico. Se muestra una hipótesis alternativa a la indicada en la Fig. 5.2, acerca de la segunda radiación (Santacrucense). Esta hipótesis muestra que durante la tercera radiación, “Edades-mamífero” Laventense/Chasiquense, *Prodelichostis pridiana* se posiciona como grupo hermano de cavinos+ hidroquéricidos. Las líneas negras indican el registro de cada especie, las líneas grises y finas indican linajes fantasmas.



5.2.2.b.iii. Radiación Laventense/Chasiquense:

Linajes implicados por todos los MPT. Las hipótesis filogenéticas del análisis cladístico coinciden en que durante la tercera radiación de los Caviioidea s. s., se originaron los tres linajes principales de la serie *medialis* (Dolichotinae, Caviinae e Hydrochoeridae) que constituye el *crown group* del grupo y están representados por especies vivientes.

Resoluciones y linajes. La posición de Sp Nov 1 que se ubica como grupo hermano de la serie *medialis*, indica que el linaje que condujo a este grupo (Caviidae+Hydrochoeridae) se habría originado durante el “Colloncureense” (Fig. 5.2, 5.3). Además, el análisis arroja dos hipótesis principales respecto a la posición de *P. pridiana*, ambas con implicancias en la edad de origen y en la proyección de los linajes fantasmas de las formas más derivadas, *i. e.*, Caviinae, Dolichotinae e Hydrochoeridae. Entre los árboles más parsimoniosos, algunos posicionan a *P. pridiana* basalmente respecto a estos tres linajes (Fig. 5.2). Estos cladogramas implican que solamente el linaje ancestral que luego dio origen al nodo conformado por Caviinae, Dolichotinae e Hydrochoeridae, se remontaría la “Edad-mamífero” Laventense. De esta manera, la mayor diversificación de la serie *medialis* se registraría durante la “Edad-mamífero” Chasiquense (determinada por la posición de *Cardiomyx cavinus*) lo cual concuerda con la hipótesis de Vucetich *et al.* (1999; ver más abajo). Otros árboles igualmente parsimoniosos posicionan a *P. pridiana* como una forma más derivada, ubicándose dentro del *crown group* como grupo hermano de los Dolichotinae (Fig. 5.3). Por lo tanto, bajo estas hipótesis el origen de cada uno de los tres linajes (*i. e.*, Dolichotinae, Caviinae e Hydrochoeridae) se remontaría igualmente la “Edad-mamífero” Laventense, implicando que el *crown group* de los Caviioidea se diversificó inicialmente (en sus tres grupos principales) durante esta “Edad-mamífero”.

Timing de aparición de caracteres. Más allá de las diferentes posiciones que toma *P. pridiana* en las distintas topologías más parsimoniosas, el linaje que da origen a los Caviinae, Dolichotinae e Hydrochoeridae se remontaría a la “Edad-mamífero” Laventense, indicando que durante esta “Edad-mamífero” hubo una

mayor diversificación de los linajes del *crown group*. La extensión hasta la “Edad-mamífero” Laventense del linaje que condujo a este clado, no implica necesariamente que estas sinapomorfías se hayan desarrollado al inicio de este linaje. Estas características podrían haber aparecido más tardíamente (e. g., durante la “Edad-mamífero” Chasiquense) dado que la edad mínima de origen del clado que diagnostican es posterior la “Edad-mamífero” Laventense. Mientras que la hipótesis que posiciona a *P. pridiana* como el grupo hermano de los Dolichotinae, indica que las sinapomorfías del nodo que agrupa a los Dolichotinae, Caviinae e Hydrochoeridae se habrían originado durante la “Edad-mamífero” Laventense, dado que la edad mínima del nodo que diagnostican se ubica, de acuerdo con las hipótesis filogenéticas, en dicha “Edad-mamífero”. Entre las características derivadas más notables de este nodo se pueden mencionar la cresta de dentina en los molariformes, la longitud de los incisivos inferiores extendiéndose posteriormente hasta el lóbulo anterior del m2, la hystericognathía superficial, y la cresta horizontal robusta y unida a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*. Para resolver la posición de *P. pridiana* y así definir la edad de origen de los linajes principales de la serie *medialis*, es necesario incrementar el muestreo taxonómico de especies fósiles y vivientes.

La diversificación del *crown group* de los Caviioidea s. s. durante el lapso Laventense/Chasiquense, coincide con la hipótesis de Vucetich et al. (1999). Estos autores proponen que a finales del Mioceno medio o principios del Mioceno tardío se extinguieron numerosos taxones de caviomorfos y se originaron diversas familias y subfamilias. Explican que la conjunción de cambios climáticos mayores y la actividad tectónica (Fase Quechua de la orogenia Andina) modificaron los ambientes australes haciéndolos cada vez más áridos (véase Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual et al., 1996; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006; Pascual 2006). Vucetich et al. (1999) señalan que estos cambios son claramente registrados en las faunas de roedores Hystricognathi de la “Edad-mamífero” Chasiquense, aunque no pueden saber si estos cambios se producen de manera gradual o abrupta. Además, estos autores proponen que durante este lapso, hay un recambio en la fauna de Hystricognathi sudamericanos, los cuales

se diversifican y modernizan, registrándose por primera vez las familias Caviidae, Hydrochoeridae, Ctenomyidae, Octodontidae, Abrocomidae y Dinomyidae.

5.2.2.c. Principales eventos Macroevolutivos en el origen y la diversificación de los Cavoidea s. s.

Tradicionalmente se consideró que la evolución de los Cavoidea s. s. habría sucedido gradualmente a lo largo de una línea evolutiva que fue adquiriendo paulatinamente características hipsodontes en sus dientes. Asimismo, se postuló que este fenómeno estuvo estrechamente relacionado con el incremento de las zonas abiertas, derivadas a su vez de los cambios climático-ambientales ocurridos a través de las diferentes “Edades-mamífero” del Cenozoico medio en Sudamérica austral. En el presente análisis se observa que el tiempo y modo de la evolución de los Cavoidea s. s. muestra un patrón más complejo; la evolución de este grupo no es gradual, sino que se observan tres eventos principales de diversificación durante los cuales se adquiere un marcado número de novedades evolutivas. La primera radiación ocurre durante la “Edad-mamífero” Deseadense, en la cual se originaría la mayor cantidad de linajes protohipsodontes del *stem group* de los Cavoidea s. s. Entre las principales novedades evolutivas se adquiere la protohipsodoncia y el cemento, los fléxidos y fosétidas se hacen más efímeros, y se comienzan a producir discontinuidades de esmalte alrededor de la corona. Es importante destacar el pobre registro de esta radiación. Es posible que en ese período los “eocárdidos” hayan sido poco abundantes en comparación con otros caviomorfos.

La segunda radiación se produce en la “Edad-mamífero” Santacrucense, diversificándose la mayor cantidad de especies de “eocárdidos” euhipsodontes. Una de las novedades evolutivas más sobresaliente que se obtiene en este momento es la euhipsodoncia. Además, se adquiere un hipoflexo/ido muy estrecho, alargado y profundo transversalmente, así como fosetas/fosétidas muy efímeras. Cabe destacar que, contrariamente a lo que sucede durante la Deseadense, esta segunda radiación se destaca por su buen registro. Esto puede deberse a varios factores, uno de los cuales podría ser que la adquisición de la

euhipsodoncia generó una gran abundancia de formas adaptadas a los ambientes más abiertos de ese momento; además, se conoce una gran cantidad de localidades fosilíferas de la Fm. Santa Cruz, que fueron desde hace más de un siglo atrás muy trabajadas por diferentes grupos de paleontólogos, porque en su gran mayoría son localidades muy ricas.

La tercera y mayor radiación sucede entre las “Edades-mamífero” Laventense/Chasiquense, cuando se generan los tres linajes de la serie *medialis* (Dolichotinae, Caviinae e Hydrochoeridae), que hoy en día conforman el grupo más divergente dentro de los caviomorfos. Durante esta radiación se adquieren, como novedades evolutivas, la ausencia de flexos/fléxidos y fosetas/fosétidas, el foramen mentoniano en posición lateral, la cresta horizontal robusta y unida a la muesca de inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*.

Es importante destacar que, a pesar de los avances logrados en este estudio, se debe realizar un exhaustivo y más amplio muestreo taxonómico para explicar más acabadamente los patrones evolutivos del interesantísimo y divergente grupo de los Cavoidea s. s. El análisis de ajuste estratigráfico realizado, indica que la historia evolutiva de los Cavoidea s. s. no se produjo en forma gradual hasta su diversificación primero en la “Edad-mamífero” Santacrucense y luego en la “Edad-mamífero” Chasiquense, sino que las tres principales radiaciones explicadas más arriba muestran que la macroevolución del grupo se produjo a través de tres pulsos de diversificación.

5.3. Consideraciones sobre la anagénesis y la evolución de los Cavoidea s. s.

Tradicionalmente, se propuso que la evolución de los Cavoidea s. s. sucedió por medio de un mecanismo evolutivo anagenético por el cual las especies más primitivas fueron cambiando gradualmente dando lugar a especies más derivadas a través del tiempo, a lo largo de una línea filética que establece relaciones de ancestro-descendiente entre los taxones conocidos de los Cavoidea s. s. basales.

Florentino Ameghino (1887a,b) propone dos líneas, una que lleva al origen de los cávidos actuales y otra que conduce al viviente *Hydrochoerus*. En

el primer caso, Ameghino propuso que “*Hedimys*” (*nomen vanum*, Wood y Patterson, 1959) era un cávido primitivo con una corona constituida por dos prismas y una base dividida en tres raíces bien separadas; el material asignado originalmente a “*Hedimys*” consiste en un dp4 y un DP4 posiblemente correspondiente a “*Eocardia*” spp. Luego le seguiría *Phanomys* con raíces atrofiadas y soldadas; luego, en “*Eocardia*” habría desaparecido todo vestigio de raíz, presentando la base de la corona abierta. A partir de “*Eocardia*” se generan dos linajes, uno conformado por *Schistomys-Orthomyctera-Dolichotis* y el otro linaje constituido por *Paleocavia-Cavia-Microcavia* y *Kerodon*. Por otro lado, Ameghino propuso que la línea que conduce al carpincho actual está representada por *Neoprocavia* (como punto de partida), *Cardiodon*, *Procardiotherium*, *Cardiotherium*, *Plexochoerus* y por último *Hydrochoerus*; siendo ellos formas transicionales que van complejizando sus molares hasta llegar a la morfología de *H. hydrochoeris*.

Wood y Patterson (1959), sobre la base de la revisión de los roedores caviomorfos de la “Edad-mamífero” Deseadense, propusieron para “*Eocardiidae*” dos subfamilias: “*Eocardiinae*” (“*Chubutomys*”, *Phanomys*, “*Eocardia*” y *Schistomys*) y “*Luantinae*” (*Asteromys*, “*L.*” *initialis* y “*L.*” *propheticus*). Estos autores establecieron estos dos linajes sobre la base de los siguientes caracteres: los luantinos se caracterizarían por ser meso- a hipsodontes, con hipoflexo/ido extendido hasta la mitad de la corona, fosetas/fosétidas persistentes, metalofúlido II (metalófidido *sensu* Wood y Patterson) ausente en m2-m3, esmalte continuo alrededor de toda la corona y sin cemento; mientras que los eocardinos serían hipso a hipselodontes (= euhipsodontes), con hipoflexo/féxido extendido a más de la mitad de la corona, fosetas/fosétidas superficiales y efímeras, esmalte con discontinuidades alrededor de la corona, y cemento presente.

Kramarz (2006), sobre la base de gran cantidad de material de “*L.*” *propheticus*, “*L.*” *toldensis* y *P. mixtus* provenientes de la Fm. Pinturas (“*Astrapothericulense*” *sensu* Ameghino), rechaza la hipótesis de Wood y Patterson. Kramarz explica que uno de los caracteres (presencia del metalofúlido II) sobre los que Wood y Patterson (1959) proponen las dos subfamilias, es

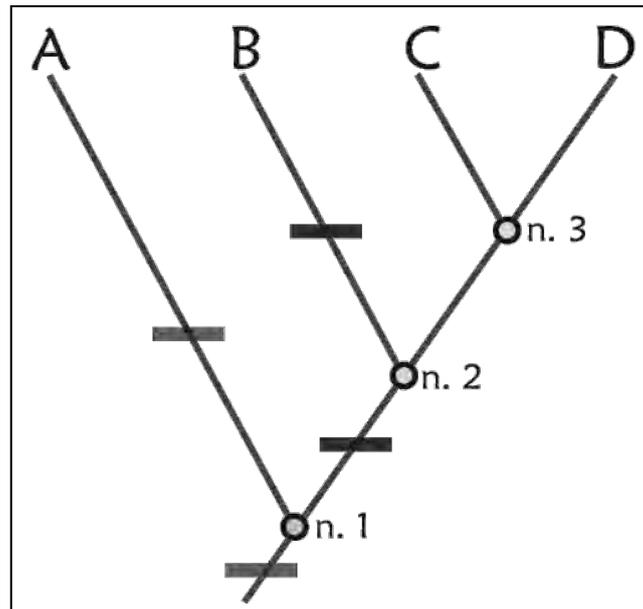
altamente variable y de dudoso valor sistemático y propone una nueva hipótesis de relaciones. Una línea filética constituida por *A. punctus*, "*L.*" *initialis*, "*L.*" *propheticus*, "*L.*" *toldensis*, *P. mixtus* y luego los "eocárdidos" euhipsodontes, donde la evolución se da por aumento en el grado de hipsodoncia y caracteres asociados a la misma (e. g. fosetas/idas menos persistentes, mayores discontinuidades de esmalte). Por otro lado, Kramarz (2006) explicó que "*Chubutomys*" *simpsoni* representaría una línea diferente con desarrollo precoz de la hipsodoncia.

Pérez *et al.* (2010), sobre la base de material hallado en la "Edad-mamífero" Colhuehuapense de Bryn Gwyn, explican que la propuesta realizada por Kramarz (2006) asume que la historia evolutiva de la hipsodoncia ocurre progresivamente y de forma irreversible. Explican que la evidencia que brinda "*C.*" *leucoreios* señala que, al menos en este linaje, la evolución de la hipsodoncia muestra un camino inverso (debido a la menor hipsodoncia y las menores discontinuidades de esmalte que las de la especie deseada "*C.*" *simpsoni*); estos autores añaden una hipótesis alternativa por la cual las especies de "*Chubutomys*" no representan una línea filética, sino que formarían parte de un grupo con desarrollo de la hipsodoncia muy precoz, con desaparición extremadamente temprana de la mesofosétida y sin cemento.

El análisis de parsimonia realizado en este trabajo de tesis doctoral indica que la evolución de las formas basales de los Cavoidea s. s. podría haber sido diferente a la que proponen las hipótesis mencionadas previamente.

Para que un análisis de parsimonia sea compatible con la postulación de un modo de evolución anagenético, resulta crítico poner a prueba si las especies más basales pueden postularse como especies ancestrales a los taxones más derivados. Para llegar a tal interpretación dentro de una lectura de la historia evolutiva de un grupo taxonómico bajo el criterio de parsimonia, debe reconocerse la ausencia de autapomorfías en las formas postuladas como ancestros directos de las especies más derivadas. La existencia de una o más autapomorfías en una especie basal (e. g., *Asteromys punctus*) implica que interpretar a esta especie como ancestro directo de especies más derivadas (e. g., "*Luantus*" *initialis*) requiere postular que dichos caracteres derivados aparecieron

en la forma ancestral y luego fueron perdidos o modificados subsecuentemente en las especies más derivadas. Esta interpretación requiere proponer más cambios evolutivos de los necesarios (*i. e.*, aparición del carácter derivado y subsecuente desaparición o modificación). En estos casos existe una interpretación más simple (más parsimoniosa), que rechaza la hipótesis de que la forma basal sea una especie ancestral y postula que dicho taxón es el grupo hermano del clado formado por las especies más derivadas, compartiendo un ancestro común con ellas, e interpreta a las autapomorfías de la especie basal (*e. g.*, *Asteromys punctus*) como tales: surgidas a lo largo del linaje que conduce desde el ancestro hipotético en común (*e. g.*, nodo de los Cavoidea s. s.) al taxón basal derivado de este nodo (*e. g.*, *Asteromys*). Esta interpretación implica una sola transformación evolutiva (aparición de la autapomorfía) en lugar de las dos transformaciones requeridas por la interpretación del taxón basal como una especie ancestral (aparición del carácter derivado y posterior desaparición o modificación), razón por la cual es preferida bajo el criterio de parsimonia. Si el taxón postulado como ancestral no posee autapomorfías, entonces la optimización de los caracteres en su nodo ancestral debería ser igual a los estados observados en dicho taxón, dado que cualquier diferencia entre éstos se optimizaría como una transformación autapomórfica del taxón propuesto como ancestral. Por ejemplo, en la Fig. 5.4, la sinapomorfía del nodo 1 deben ser exactamente las autapomorfías que presenta el taxón A. Luego, la o las sinapomorfías del nodo 2 deben coincidir con las autapomorfías del taxón B y así sucesivamente.

Fig. 5.4: Hipótesis que no permite rechazar la presencia de eventos anagénéticos.

De la aplicación de estos criterios a los resultados del análisis filogenético de este trabajo resulta en el rechazo de la hipótesis de ancestralidad para muchos de los taxones propuestos como parte de las línea filéticas de “Eocardiidae” y, por lo tanto, del mecanismo de anagénesis como explicación para la evolución de los Caviioidea s. s. basales:

- *Asteromys punctus* presenta dos autapomorfías: LAP de p4-m1 aproximadamente igual a la de m2-m3 (37[1]) y m1, m2, m3 aproximadamente del mismo tamaño (38[1]). Los taxones más derivados que *Asteromys* y los *outgroups* (e. g. *Neoreomys australis*) presentan el estado plesiomórfico del carácter. En este caso, la hipótesis más parsimoniosa es que *Asteromys* haya adquirido el estado derivado del carácter; de esta manera, se rechaza la hipótesis de que *Asteromys* sea un ancestro directo del clado formado por “*Luantus*” *initialis* y las formas más derivadas y, por lo tanto, que sea la forma inicial en una línea filética de los Caviioidea s. s.
- “*Luantus*” *initialis* no presenta autapomorfías, por lo cual no se puede rechazar la hipótesis de que “*L.*” *initialis* sea el ancestro directo de “*L.*” *minor* y formas más derivadas.

- "*Luantus*" *minor* no presenta autapomorfías; consecuentemente, tampoco en este caso se puede rechazar la hipótesis de que "*L.*" *minor* sea el ancestro directo de "*L.*" *propheticus* y formas más derivadas.
- "*Luantus*" *propheticus* presenta una única autapomorfía, *i.e.*, la presencia de cemento desde estadio ontogenético adulto-joven (43[1]). Las especies de los Caviioidea s. s. más basales a "*L.*" *propheticus* presentan el estado plesiomórfico del carácter, al igual que "*C.*" *simpsoni* y "*C.*" *leucoreios*, que se ubican en una posición más derivada con respecto a "*L.*" *propheticus*. De esta manera, la hipótesis más parsimoniosa es que "*L.*" *propheticus* haya adquirido el estado derivado del carácter. Por consiguiente, se rechaza la hipótesis de que "*L.*" *propheticus* sea un ancestro directo del clado formado por "*Luantus*" *initialis* y las formas más derivadas
- El nodo 45 muestra una politomía donde colapsan "*C.*" *simpsoni*, "*C.*" *leucoreios* y el nodo 44 constituido por "*L.*" *toldensis* y las especies más derivadas.
- "*L.*" *toldensis* presenta una única autapomorfía, *i.e.*, el esmalte se interrumpe en la base y en dos bandas en la pared lingual de los molares inferiores y labial de los superiores (46[3]). Las especies de los Caviioidea s. s. más basales a "*L.*" *toldensis* presentan estados plesiomórficos de este carácter, al igual que "*C.*" *simpsoni* y "*C.*" *leucoreios*, que forman una politomía con "*L.*" *toldensis* (aunque en las resoluciones mantienen una posición basal respecto a "*L.*" *toldensis*). De esta manera, la hipótesis más económica es que "*L.*" *toldensis* haya adquirido el estado derivado del carácter; por lo tanto, se rechaza la hipótesis de que "*L.*" *toldensis* sea un ancestro directo del clado formado por *Phanomys* y las formas más derivadas.
- *Phanomys mixtus* presenta una única autapomorfía, *i.e.*, la distribución del esmalte (se discontinúa desde la base de la pared lingual y hacia arriba sobre el lóbulo posterior. Las especies más basales de los Caviioidea s. s. muestran el estado plesiomórfico de este carácter (esmalte continuo alrededor de toda la corona), "*L.*" *propheticus* presenta discontinuidades

de esmalte en la base de la corona y “*L.*” *toldensis* (la especie basal a *Phanomys*) presenta discontinuidades en la base de la corona y, hacia arriba, en dos bandas; mientras que las especies euhipsodontas de los Caviioidea s. s. presentan el esmalte discontinuo a lo largo de toda la pared labial de los molares superiores y lingual de los inferiores . De esta manera, la adquisición de la autapomorfía en *P. mixtus* es la hipótesis más parsimoniosa, por lo tanto se rechaza la hipótesis de que *Phanomys mixtus* sea un ancestro directo del clado formado por las especies euhipsodontas de los Caviioidea s. s.

Los resultados del análisis no concuerdan con un mecanismo evolutivo anagenético en los Caviioidea s. s. protohypsodontes, como había sido propuesto hasta el momento, sino que evidencian una historia basal de este grupo más compleja de lo supuesto hasta ahora (Pérez *et al*, 2010).

El análisis de los caracteres desarrollado precedentemente sumado a la presencia de extensos linajes fantasmas sugiere que las escasas especies basales conocidas, representan un registro pobre de la historia evolutiva del grupo y el rango temporal extenso (al menos 10 Ma). Por lo tanto, se considera aquí que el registro fósil de estas formas es muy incompleto como para corroborar un proceso anagenético en este grupo. Por el contrario, la información disponible, si bien es escasa e incompleta, muestra evidencias que sugieren que la anagénesis no sería la interpretación más parsimoniosa de los datos, debido a la presencia de caracteres autapomórficos en las especies postuladas como en las líneas filéticas presentadas por otros autores. De todas maneras, del análisis no es posible descartar que haya habido algunos procesos de anagénesis (e. g. “*L.*” *initialis*, “*L.*” *minor*, *L. propheticus*) conjuntamente con los más extendidos procesos cladogenéticos.