

Radiaciones adaptativas y diversidad ecológica de los roedores caviomorfos durante el Paleógeno:

**caracterización de los componentes ecológicos
y de la repartición de los recursos alimentarios
(modelos actuales vs fósiles)**

Lic. Céline Robinet

Bajo la dirección de

Directora: Dra. Adriana M. Candela

Director: Dr. Laurent Marivaux

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales
2023



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

*A mi familia,
a mi mamá...*

*À ma famille,
à ma maman...*

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar, a mis directores, la Dra. Adriana Candela y el Dr. Laurent Marivaux.

A Adriana por abrirme las puertas de su laboratorio y de un futuro en la investigación en paleontología, por el apoyo en todos estos años de realización de la tesis, tanto profesionalmente como personalmente, y por su ayuda cuando llegue a Argentina sin conocer a nadie.

A Laurent por su apoyo todos estos años, incluso antes de empezar esta aventura del doctorado, por su confianza cuando empezaron con Adriana este proyecto de colaboración binacional, por haber venido a buscarme cuando yo estaba haciendo picking de materiales amazónicos en 2014 con esta sencilla pregunta "qué opinas de una tesis en Argentina", y por siempre darme la bienvenida en el laboratorio de Montpellier año tras año.

Quiero agradecer a los profesores, mentores y colaboradores quienes fueron los que me transmitieron un montón de sus conocimientos y pasión por la paleontología y la evolución desde los primeros años en la facultad hasta el inicio de esta aventura del doctorado y más allá: Dra. Monique Vianey-Liaud, Dr. Sylvain Adnet, Dr. Fabrice Lihoreau, Sr. Jean Rémy, Pf. Pierre-Olivier Antoine.

Quiero agradecer sinceramente a los que permitieron la realización de este trabajo de investigación.

A los curadores y asistentes curadores de las colecciones que visité: los Dres. Alejandro Kramarz & Laura Chornogunsky (MACN-Paleontología), Pablo Teta & Sergio Lucero (MACN-Mastozoología), Marcelo Reguero (MLP-Paleontología), Itatí Olivares (MLP-Mastozoología), Rubén Barquez & Mónica Diaz (PIDBA-Mastozoología), João Oliveira (MN-UFRJ-Mastozoología), Christiane Denys (MNHN Paris-Mastozoología), Guillaume Billet & Christine Argot (MNHN Paris-Paleontología), Manuel Ruedi (MHNG-Mastozoología), Bernardino Mamani Quispe & Rubens Andrade (MNHN Bolivia-Paleontología), Rodolfo Salas-Gismondi (MUSM-Paleontología); la Mtr. Suzanne Jiquel (UM-Mastozoología & Paleontología).

Al Dr. François Catzeflis, quien falleció en 2021, por el acceso a varios especímenes de su colección personal y por haber compartido los datos asociados a dichos especímenes siempre con entusiasmo y paciencia.

A la Dra. Guiomar Vucetich, por haber facilitado el acceso a varios especímenes de roedores fósiles y haber compartido su conocimiento en ellos.

Al Dr. Gildas Merceron por iniciarme y enseñarme el método de análisis de microdesgastes dentario, por compartir su experticia con este método con entusiasmo y finalmente por facilitarme el acceso a la Leica DCM8 "TRIDENT", en el laboratorio PALEVOPRIM de la Universidad de Poitiers, sin la cual este trabajo no habría sido posible.

A los colegas que me formaron e ayudaron durante las fases de adquisición y análisis de datos: Dr. Laurent Marivaux por haber limpiado cientos de dientes en la colección de paleontología del MNHN de La Paz y Dra. Myriam Boivin por sus identificaciones, su paciencia y por haber compartido numerosas fotografías de especímenes, Mtr. Suzanne Jiquel, por haber compartido su oficina conmigo para la realización de moldes y replicas durante varias semanas a lo largo de mi tesis, y haberme facilitado el acceso a los productos necesarios para la realización de replicas y Mtr. Anne-Lise Charruault, por su ayuda inestimable en la realización de las replicas en resina y el mantenimiento en estado "completo" de los más frágiles de los pequeños dientes de los roedores Paleógenos durante la realización de los moldes en el laboratorio de paleontología de Montpellier, los Dres. Anusha Ramdarshan, Alice Percher, Ivan Calandra, Manon Hullot, Emilie Berlioz por las charlas sobre el análisis de los microdesgastes, Dr. Julien Claude por sus consejos respecto a las estadísticas y el uso de R., Dr. Lionel Hautier por tomar de su tiempo aprendiéndome sobre las disecciones musculares con mucha buena onda y Dr. Pierre-Henri Fabre por sus consejos durante las horas de disecciones.

A los colegas y amigos que me alojaron y me dieron la bienvenida en todos los lugares donde tuve que quedarme para realizar mi trabajo de doctorado: Dr. Laurent Marivaux y Dra. Myriam Boivin por los recuerdos inolvidables en La Paz, en frente del horno como en las calles de la ciudad, Dres. Bernardino Mamani Quispe y Rubens Andrade por su bienvenida en La Paz, Mtr. Helena Machado por hacerme descubrir la ciudad de los cariocas durante los pocos momentos que pase a fuera del Museu Nacional, Dr. Frank Barbière y Sra. Anne-Sophie Berthelon por alojarme (asado incluido) en San Miguel de Tucumán, mi primo, Salahdine Marchal, por alojarme en

varias ocasiones en Paris, los "jóvenes" de Poitiers: Anusha, Emilie, Florian, Ghislain, por su bienvenida en el laboratorio de Poitiers y los momentos de descanso y risa (y de rol!), los numerosos montpellierenses que me alojaron que sea una noche en el sofá o varias semanas seguidas: Christine y Daniel, Manon y Tristan, Sven, Aurore y Emilie, Quentin y Claire, el equipo Paleontología y el equipo Filogenia del Instituto de Ciencias de la Evolución de Montpellier por siempre darme la bienvenida como si fuese a casa y los jóvenes (y no tanto jóvenes) del laboratorio de Montpellier por toda la buena onda.

A mis compañeros de laboratorio, Junior Bonini, Luciano Rasia y Cesar García Espondi, que más allá de compartir mates y galletitas, me ayudaron mucho en sentirme bienvenida tanto en el Museo de La Plata que en La Plata.

Al personal de la oficina de Posgrado de la FCNyM por la buena onda y excelente predisposición así que por su paciencia frente a mis varias consultas.

A los revisores, la Dra. Alicia Alvarez, la Dra. Michelle Arnal y el Dr. Darin Croft, por sus valiosos comentarios que mejoraron notablemente esta tesis.

Para terminar, quiero agradecer a los que me apoyaron personalmente año tras año:

A los amigos de ambos lados del Atlántico que fueron conmigo durante todos estos años, que me apoyaron, que acompañaron en los momentos de frustración como en los de felicidades: Léanie (por su ayuda en la Figura 10.2 y la bibliografía!), Amandine, Mandy, Mélanie, Audrey, Stéphane, los "Mustéludiques", Laurence, Clémence, Sven, la "Coloc' du hug", Cata, Malena, Cecilia, Arturo, Carla, Meli, Franco, Rocío, Estela, Lourdes, Sammy, Dulce, Mel, Gaby, y la "Colo-rolistes".

A Lucho y Sole, casi mis "padrinos" argentinos, que me ayudaron un montón, me permitieron encontrar nueva gente en Argentina y me cuidaron en este país que yo estaba descubriendo. Nunca encontraré las palabras justas para agradecer a estas dos hermosas personas.

A Christine, Daniel, Elsa y Clara, que son como familia, que siempre me abrieron la puerta y nunca la cerraron.

Enfin, en français dans le texte, un immense merci à ma famille, et particulièrement à mon papa, Eric, ma belle-mère, Chantal, et mes grands parents, Christiane et Henri, pour leur soutien tout au long de ces années, dans les bons comme moins bons moments, et pour leur confiance absolue en moi qui m'aura porté jusque dans les moments de doute.

Índice

Dedicatoria

Agradecimientos

Índice

Resumen

Abstract

Capítulo I. Introducción	1
Capítulo II. Materiales, contexto ambiental y ecología	13
2.1. Abreviaturas	13
2.2. Muestra actuales	15
2.2.1. Ecorregiones	15
2.2.2. Caviomorpha actuales	30
2.2.3. Categorías alimentarias	49
2.3. Muestra fósiles	70
2.3.1. Bioestratigrafía suramericana	71
2.3.2. Contamana, Perú [Eoceno - Oligoceno]	73
2.3.3. Shapaja, Perú [Eoceno tardío - Oligoceno temprano]	82
2.3.4. Salla-Luribay, Bolivia [Oligoceno tardío]	87
2.3.5. Patagonia argentina [Oligoceno tardío]	92
Capítulo III. Metodología	97
3.1. Estimación de masa corporal	97
3.2. Microdesgaste dentario	102
3.2.1. Del diente al microdesgaste	102
3.2.2. Historia de los estudios en microdesgaste	114
3.2.3. Protocolo de estudio	121
3.2.4. Análisis de los datos	134

Capítulo IV. Modelo general "microdesgaste dentario / dieta" en los caviomorfos actuales	139
4.1. Resultados	139
4.2. Discusión	166
4.2.1. Diversidad en las texturas de microdesgaste dentario	166
4.2.2. Texturas de microdesgaste dentario y categorías dietarias	168
4.2.3. Especificidades del microdesgaste dentario en los caviomorfos	178
4.2.4. Límites del modelo general	187
Capítulo V. Microdesgaste dentario de las especies actuales dentro de la misma ecoregión	191
5.1. Caatinga - Estado de Ceará, Brasil	191
5.2. Cerrado - Estado de Goiás, Brasil	198
5.3. Bosque atlántico del Alto Paraná - provincia de Misiones, Argentina	204
5.4. Bosque húmedo de la Guayana - Guayana Francesa	210
5.5. Pampa húmeda - provincia de Buenos Aires, Argentina	217
5.6. Alto Monte (Monte argentino)	225
5.7. Chaco seco	231
Capítulo VI. Caso de estudio: el ensamblaje de especies actuales del Bosque atlántico Serra do Mar (Brasil)	237
6.1. Contexto	238
6.2. Estadísticas	244
6.3. Resultados	245
6.4. Discusión	251
Capítulo VII. Variación intra-específica del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales	263
7.1. Caso de estudio: los microdesgastes dentarios entre y dentro dos especies simpátricas de ratas espinosas de Guayana Francesa	264
7.2. Comparación intra-específica entre ecorregiones	288

Capítulo VIII. Conclusiones acerca del estudio del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales	299
8.1. Interpretar la señal de la textura del microdesgaste dentario	299
8.2. Abrasivos endógenos vs. exógenos	303
8.3. Acerca de la variación en microdesgaste	304
8.4. Instrucciones para el uso de la DMTA en caviomorfos fósiles	309
Capítulo IX. Resultados en caviomorfos fósiles	315
9.1. Contamana [Eoceno - Oligoceno]	315
9.1.1. Formación Pozo	315
9.1.2. Formación Chambira	323
9.2. Shapaja [Eoceno tardío - Oligoceno temprano]	333
9.3. Salla [Oligoceno tardío]	351
9.4. Patagonia argentina - Formación Sarmiento [Oligoceno tardío]	374
Capítulo X. Interpretación y discusión en caviomorfos fósiles	389
10.1. Paleoecología de los caviomorfos paleógenos	389
10.2. Comparación entre localidades deseadenses	413
10.3. Paleoecología, paleoambiente y diversidad taxonómica de los caviomorfos paleógenos	415
Capítulo XI. Conclusiones y perspectivas	429
Referencias	443
Referencias electrónicas	515

Resumen

Los roedores caviomorfos, o Hystricognathi del Nuevo Mundo, constituyen uno de los componentes más importantes de las comunidades de mamíferos fósiles y vivientes de América del Sur. Actualmente, están representados por numerosas especies, las cuales exhiben una significativa diversidad morfológica, habitan en la casi totalidad de los ambientes del continente y ocupan una gran variedad de nichos ecológicos. Su alta diversidad eco-morfológica se refleja en una amplia gama de estilos de vida y en el uso diferencial de los recursos alimentarios. La historia evolutiva de los caviomorfos es muy compleja, tal como se expresa en el intenso estudio de estos roedores, iniciado hace más de un siglo. El descubrimiento, en los últimos 20 años, de varias localidades paleógenas de la Amazonia peruana impulsó nuevas líneas de investigación, como la paleoecológica, aquí desarrollada. En estas localidades, se identificaron numerosos taxones de caviomorfos, incluyendo los más antiguos representantes del clado. Así, el conocimiento acerca del arribo de los caviomorfos al continente sudamericano, identificado al menos desde fines del Eoceno (35-40 Ma) en la Amazonia peruana, y de su diversificación inicial se ha incrementado sustancialmente. Al día de hoy, se reconocen varios taxones que representan distintos eventos de radiación en la historia evolutiva del grupo, entre las cuales tres se registran en el Paleógeno. Sin embargo, la paleoecología de estos antiguos roedores es aún escasamente comprendida.

En este contexto, esta tesis tiene como objetivo principal sumar datos paleoecológicos, en particular de dieta, a los datos taxonómicos y filogenéticos de alto nivel disponibles de los caviomorfos paleógenos, a fin de incrementar la comprensión del rol de los factores ecológicos en las radiaciones del grupo.

Las inferencias paleoecológicas se enfrentan comúnmente a varios obstáculos, que van desde la disponibilidad de materiales fósiles y la calidad de dichos materiales (en el caso de los caviomorfos paleógenos estos materiales son a menudo dientes aislados) hasta el límite que impone, lógicamente, el actualismo: esto es, el nivel de detalle del conocimiento de la ecología de los representantes actuales. Por lo tanto, a fin de cumplir con el objetivo general de este trabajo, se eligió una metodología de estimación de la dieta basada en el análisis de las facetas de desgaste oclusal de los dientes, incluso de dientes aislados. Este enfoque es independiente de la morfología dentaria y consiste en utilizar la señal de desgaste en el esmalte que dejan los productos

alimentarios masticados en función de sus características físicas. El enfoque metodológico utilizado aquí es el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA, del inglés “*Dental Microwear Textural Analysis*”), el cual es capaz de detectar diferencias dietarias sutiles. El DMTA analiza las superficies de desgaste a escala microscópica en tres dimensiones (3D) y fue desarrollado como una mejora de los métodos de análisis en dos dimensiones (2D) que se aplican en ungulados y primates desde hace 15 años. La aplicación a modelos de pequeño tamaño es más reciente y, al momento de iniciar este trabajo de tesis, aún no se había estudiado ningún roedor caviomorfo con el DMTA (solo disponíamos de un único estudio en 2D, publicado en 2008). Esta tesis es, por lo tanto, el primer y único trabajo exploratorio que aplica el DMTA en caviomorfos, tanto en especies silvestres actuales como en especies fósiles.

A partir de una compilación extensa de la bibliografía, se confeccionó una base de datos ecológicos sobre los caviomorfos actuales y se proporcionó la descripción de 11 categorías dietarias, teniendo en cuenta las propiedades físicas de los alimentos consumidos. Sobre esta base, se definió un protocolo detallado de estudio de las texturas de microdesgaste dentario de los caviomorfos analizados, el cual puede emplearse tanto en las especies actuales como en las fósiles. Este protocolo se aplicó a 919 especímenes vivientes (pertenecientes a 80 especies que representan 38 géneros y 10 familias) y 956 especímenes fósiles (pertenecientes a 54 taxones), un procedimiento que implicó la realización de 3750 moldes de silicona. Se obtuvo una base de datos de texturas de microdesgaste dentario inédita. A partir de estas extensas bases de datos (ecológicas, por un lado, y de texturas de microdesgaste dentario, por el otro), se presentó un modelo de interpretación de las texturas de microdesgaste dentario, el cual permitió identificar las relaciones entre el microdesgaste y la dieta en los caviomorfos vivientes, así como el potencial para reconstruirla dieta de los caviomorfos extintos.

En el marco del modelo actual, se exploró la sensibilidad del método de DMTA para detectar diferencias entre categorías dietarias tanto a escala global como dentro una misma ecoregión de Sudamérica, así como entre especies de diferentes ecorregiones o dentro de comunidades a escala local. Como resultado de estos análisis, se definieron grandes tendencias: consumidores de elementos blandos (p. ej., hojas jóvenes, brotes), duros (p. ej., semillas, insectos) y abrasivos (p. ej., hojas maduras, pasto, raíces). Este modelo permitió la interpretación de las texturas de microdesgaste dentario en las especies fósiles. Sin embargo, se identificaron varias fuentes de variabilidad, tanto metodológica como biológica. Se detectaron diferencias de texturas de microdesgaste

dentario entre las 11 categorías dietarias. Dentro de los parámetros de la DMTA, la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno textural (Tfv) evidenciaron las mayores diferencias entre las categorías dietarias.

Al aplicar el modelo actual establecido a los especímenes fósiles de localidades de latitudes bajas, medias y altas de Sudamérica, eocénicas (CTA-27 y CTA-29 en Contamana, y TAR-20 y TAR-21 en Tarapoto, en la Amazonia peruana) y oligocénicas (TAR-01, TAR-13 y TAR-22 en Tarapoto, CTA-32 y CTA-61 en Contamana, Salla en Bolivia, y Cabeza Blanca y La Flecha en la Patagonia argentina), se pudieron interpretar por primera vez las texturas de microdesgaste dentario de los caviomorfos fósiles y estimar su dieta. Además, para identificar la segregación ecológica dentro de las comunidades de caviomorfos fósiles, se estimaron, a partir de medidas de molares aislados, las masas corporales de las especies fósiles.

Se reconocieron los nichos ecológicos de las especies eocénicas y oligocénicas y se interpretó cómo estos nichos se repartieron, en cada localidad, entre los taxones analizados. Desde sus registros más antiguos, en el Eoceno de la Amazonia peruana en Contamana (CTA-27 y CTA-29), los roedores caviomorfos presentan estimaciones de dietas distintas, a pesar de presentar una diversidad taxonómica y morfológica relativamente baja. Entre estos caviomorfos, se detectó segregación entre los consumidores de elementos blandos (*Eobranisamys javierpradoi*), duros (*Cachiyacuy contamanensis* y *Pozomys ucayaliensis*) y abrasivos (*Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys maquiensis* y cf. *Eoespina* sp.). En las localidades temporalmente sucesivas de Shapaja (Tarapoto), en algunos taxones (p. ej., *Eoincamys valverdei* y *E. parvus*) se estimaron dietas distintas de un nivel a otro (TAR-20, TAR-21 y TAR-22), que ilustran la plasticidad de los roedores caviomorfos basales en el uso de los recursos alimentarios. Tanto en TAR-21 como en TAR-22, las dietas estimadas para los caviomorfos varían, y se destaca la repartición de los recursos entre las diferentes especies. En TAR-01, que registra el Oligoceno temprano, el efecto de los cambios ambientales, vinculados a la transición Eoceno/Oligoceno, y reconocido como un posible impulsor del recambio taxonómico de los roedores, se asoció a una homogeneización de las dietas hacia estrategias generalistas. Los caviomorfos del Oligoceno tardío fueron estudiados en varias localidades: CTA-32 y CTA-61, Salla, Cabeza Blanca y La Flecha. En la Amazonia peruana (CTA-32 y CTA-61) se infirieron dietas distintas en las numerosas especies documentadas y un amplio rango de tamaños, desde menos de 100 g (*Loretomys minutus*) hasta más de 1.5 kg (*Ucayalimys crassidens*). Estos resultados

permitieron detectar segregación ecológica en estas localidades. En Salla, donde los taxones están representados por el mayor número de especímenes, se hallaron diferencias marcadas entre las estimaciones de masa corporal y de dieta, reconociéndose una fuerte segregación ecológica entre los 13 taxones estudiados. Se identificaron consumidores de elementos blandos (*Branisamys luribayensis* y *Protosteiomys pattersoni*), duros (*Asteromys bolivianus*, *Incamys bolivianus* y ocho especies de Octodontoidea) y abrasivos (*Eoviscaccia* sp. y *Sallamys* sp.). En la Patagonia argentina, como en otras localidades oligocénicas, se estimaron dietas distintas entre las especies evaluadas. La segregación ecológica es clara cuando se suman las estimaciones de dieta y de tamaño. Los especímenes de *Cephalomys* de Cabeza Blanca y de La Flecha comparten dietas similares.

La interpretación de esta información, en un contexto macroevolutivo, basado en la única filogenia a nivel suprafamiliar disponible al día de hoy, que incluye la mayoría de los taxones extintos y actuales analizados, y paleoambiental, incrementa la comprensión de los mecanismos de las radiaciones adaptativas paleógenas de los caviomorfos. La repartición actual de los nichos ecológicos entre las cuatro superfamilias de caviomorfos no parece reconocerse en los registros paleógenos estudiados. De hecho, de una localidad a la otra, o, a veces, dentro de una localidad, como Salla, representantes fósiles de una misma superfamilia presentan dietas claramente distintas. Esto podría reflejar una plasticidad ecológica de los taxones paleógenos, la cual podría haber sido una ventaja adaptativa para estos taxones y explicaría el éxito evolutivo del grupo durante este período. Así, la repartición de los nichos ecológicos entre las superfamilias se habría establecido más recientemente, quizás durante la radiación adaptativa que condujo a la aparición de las familias modernas de caviomorfos en el Mioceno y el Plioceno.

Este trabajo de tesis doctoral promueve la aplicación de un nuevo método al estudio de la paleoecología de los caviomorfos y de otros histicognatos. Además, brinda por primera vez la discusión sobre los límites que tiene la aplicación del método de DMTA en este grupo (p. ej., la observación de variabilidad en los taxones actuales que responde a factores que no se pueden controlar en una muestra fósil, diferencias entre algunas dietas que no siempre son detectadas dependiendo del tipo de dieta y de la disponibilidad en recursos alimentarios). Sobre esta base, esta tesis doctoral plantea varios ejes de análisis y nuevas perspectivas para mejorar su manejo e interpretación.

Abstract

Caviomorph rodents, or New World hystricognaths, constitute one of the most important elements of the fossil and living mammal communities of South America. Currently, they are represented by numerous species, which exhibit significant morphological diversity, inhabit almost all the environments of the continent, and occupy a wide variety of ecological niches. Their great eco-morphological diversity is reflected in a wide array of life-styles and differentiated use of food resources. The evolutionary history of caviomorphs is very complex, as expressed in the extensive study of these rodents, which began more than one century ago. Over the last 20 years, the discovery of several Paleogene fossil-bearing localities in Peruvian Amazonia has allowed for the description of numerous new taxa (including the oldest known representatives thus far) and has prompted new lines of research, such as the paleoecological research developed here. Our knowledge regarding the arrival of the group in the South American continent (from Africa), which can be traced back at least to the end of the Eocene epoch (35-40 Ma), and the pattern of their initial diversification have substantially increased recently. To date, several taxa representing different radiation events in the early evolutionary history of the group are recognized, three of which are recorded in the Paleogene. These apparent early diversifications reflect the remarkable capacity to adapt of the group, especially in foraging behaviors, in these new environments that became accessible to them. However, the paleoecology of these ancient rodents is still poorly understood. In this context, the main objectives of this thesis were to add paleoecological data, in particular dietary data, to the available high-level taxonomic and phylogenetic data of the Paleogene caviomorphs, in order to further our understanding of the role of ecological factors in the early radiations of the group.

Paleoecological inferences commonly face several obstacles, ranging from the availability of fossil materials and the quality of these materials (in the case of Paleogene caviomorphs these materials are often isolated teeth) to the limit logically imposed by the principle of actualism: i.e., the level of detailed knowledge of the ecology of living representatives. Therefore, in order to meet one of the general objective of this work, a diet estimation methodology based on the analysis of the occlusal wear facets of teeth (including isolated ones), was chosen. This approach is

independent of tooth morphology and consists of using the occlusal wear pattern on the enamel surface left by chewed food items, as a function of their physical characteristics. The methodological approach used here is the “dental microwear textural analysis” (DMTA), which is capable of detecting subtle dietary differences, based on some measured parameters such as the complexity (Asfc), the anisotropy (epLsar) and the textural fill volume (Tfv). DMTA analyzes wear surfaces on a microscopic scale in three dimensions (3D) and was developed as an improvement of the two-dimensional (2D) analysis methods that have been applied primarily to medium and large-bodied ungulates and primates for over 15 years. The DMTA application to small-sized biological models is more recent and, at the beginning of this thesis, no caviomorph rodent had yet been studied with the DMTA (only a single 2D study, published in 2008, was available). This thesis is, therefore, the first and only exploratory work applying DMTA on caviomorphs, both in living wild and fossil species.

An ecological database on present-day caviomorphs has been compiled from a wide range of published works. Eleven dietary categories were established on the basis of the physical properties of the food-items consumed. For this, a detailed protocol for studying the dental microwear textures of the analyzed caviomorphs was defined, which can be used for both extant and extinct species. This protocol was applied to 919 extant specimens (belonging to 80 species representing 38 genera among 10 families) and 956 fossil specimens (belonging to 54 taxa), a procedure that involved making 3750 silicone casts. An unprecedented database of dental microwear textures was thus assembled. From these extensive databases (ecological, on the one hand, and dental microwear textures, on the other), a microwear/diet model for living caviomorphs was established, which allowed for reconstructing the diet of extinct caviomorphs based on the preserved microwear signal.

In the framework of this microwear/diet model, the sensitivity of the DMTA method was explored to detect differences between dietary categories both at the global scale and within a single South American ecoregion, as well as between species from different ecoregions or within communities at the local scale. As a result of these analyses, major trends illustrating dietary categories were defined: consumers of soft (e.g., young leaves, shoots), hard (e.g., seeds, insects) and abrasive (e.g., mature leaves, grasses, roots) elements. This microwear/diet model established for extant species then allowed for the interpretation of dental microwear textures in fossil species. However, several sources of variability, both methodological and biological, were identified.

Differences in dental microwear textures were detected among the 11 dietary categories. Within the DMTA parameters, complexity (Asfc) and textural fill volume (Tfv) exhibited the greatest differences among dietary categories.

By applying the established microwear/diet model to fossil specimens from localities of low, middle and high latitudes of South America, Eocene (CTA-27 and CTA-29 in Contamana, and TAR-20 and TAR-21 in Tarapoto/Shapaja, Peruvian Amazonia) and Oligocene (TAR-01, TAR-13 and TAR-22 in Tarapoto/Shapaja, CTA-32 and CTA-61 in Contamana, Salla in Bolivia, and Cabeza Blanca and La Flecha in Argentine Patagonia), it was possible to interpret for the first time the dental microwear textures of extinct caviomorphs, and thus estimate their diet. In addition, to identify the ecological segregation within fossil caviomorph communities, the body masses of the fossil species were estimated from measurements (length and areas) of isolated molars.

The ecological niches of Eocene and Oligocene species were identified and an interpretation was subsequently made of how these niches were distributed, in each locality, among the taxa analyzed. From their earliest records, in the Eocene of Peruvian Amazonia at Contamana (CTA-27 and CTA-29), caviomorphs present distinct estimated diets, despite relatively low taxonomic and morphological diversity. Among these caviomorphs, a segregation was detected between consumers of soft (*Eobranisamys javierpradoi*) and hard (*Cachiyacuy contamanensis* and *Pozomys ucayaliensis*), as well as abrasive (*Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys maquiensis* and cf. *Eoespina* sp.) dietary elements. In the stratigraphically (i.e., temporally) successive localities of the Tarapoto/Shapaja section, for some taxa (e.g., *Eoincamys valverdei* and *E.parvus*), distinct diets were estimated from one stratigraphic level to another (TAR-20, TAR-21 and TAR-22), thereby illustrating the existence of a plasticity of basal caviomorph rodents in the use of food resources. In both TAR-21 and TAR-22, the estimated diets for caviomorphs vary, and the resources partitioning among different species is highlighted. In TAR-01, earliest Oligocene in age, the effect of environmental changes linked to the Eocene/Oligocene transition (and pinpointed as a possible driver of rodent taxonomic turnover), was associated with a homogenization of diets towards more generalist strategies. Late Oligocene caviomorphs were studied at several localities: in Peruvian Amazonia (CTA-32 and CTA-61), distinct diets were inferred among the numerous documented species, as well as a wide range of body sizes, with species less than 100 g (*Loretomys minutus*) up to species more than 1.5 kg (*Ucayalimys crassidens*). These results allowed for the detection of ecological segregation at these

localities. In Salla (Bolivia), where the taxa are represented by the largest number of specimens/individuals, marked differences were found between body mass and diet estimations, thereby underscoring a strong ecological segregation among the 13 taxa studied. Consumers of soft (*Branisamys luribayensis* and *Protosteiomys pattersoni*), hard (*Asteromys bolivianus*, *Incamys bolivianus* and eight species of Octodontoidea) and abrasive (*Eoviscaccia* sp. and *Sallamys* sp.) elements were identified. In Argentinian Patagonia, as in other Oligocene localities, different diets were estimated among the species evaluated. A signal of ecological segregation was clearly identified when diet and size estimates were combined. We have shown that individuals of *Cephalomys* from Cabeza Blanca and those from La Flecha shared similar diets.

The whole dietary information assembled was interpreted in terms of macroevolution (based on the only phylogeny available to date, including extinct and extant taxa at the suprafamilial level) and replaced onto a paleoenvironmental context. This mapping approach has led to a better understanding, from a paleoecological perspective, of the adaptive radiation patterns of caviomorph rodents during the Paleogene. The partitioning of ecological niches observed among the four superfamilies of modern caviomorphs does not seem to be recognized in the Paleogene records (at least from those studied). In fact, from one locality to another, or sometimes within a locality such as Salla, fossil representatives of the same superfamily have clearly distinct diets. This could reflect some kind of ecological plasticity of Paleogene taxa, which could have been an adaptive/selective advantage for these taxa, having contributed to some extent in the evolutionary success of the group during this period. The pattern of ecological niche partitioning among the superfamilies would have been established subsequently, perhaps during the adaptive radiation that led to the emergence of modern families of caviomorphs in the Miocene and Pliocene.

This work of PhD thesis promotes the application of a new method to the study of the paleoecology of caviomorphs and other hystricognathous rodents. It also underscores the limits of the application of the DMTA method for extinct species (e.g., the observation of variability in the living taxa that responds to factors that cannot be controlled in a fossil sample, differences between some diets that are not always detected depending on the type of diet and the availability of food resources). On this basis, this thesis proposes several complementary lines of analysis, as well as perspectives for improving their management and interpretation.

Capítulo I: Introducción

1.1. Introducción

Los caviomorfos actuales

Los roedores constituyen el grupo de mamíferos más diverso (Wilson & Reeder 2005; Burgin et al. 2018) y gran parte de esta diversidad está ilustrada por los roedores histicognatos del Nuevo Mundo (es decir Caviomorpha, Wood 1955). Los roedores caviomorfos actuales comprenden 52 géneros (Patton et al. 2015; Upham & Patterson 2015; Wilson et al. 2016) reunidos en 10 familias y cuatro superfamilias (Fig. 1.1): Erethizontoidea (p. ej., puercoespines neotropicales), Caviioidea (p. ej., agutíes, pacas, maras, cuisés y carpinchos), Chinchilloidea (p. ej., vizcachas, chinchillas y pacaranas) y Octodontoidea (p. ej., ratas chinchillas, degúes, tuco tucos, ratas espinosas y coipos).

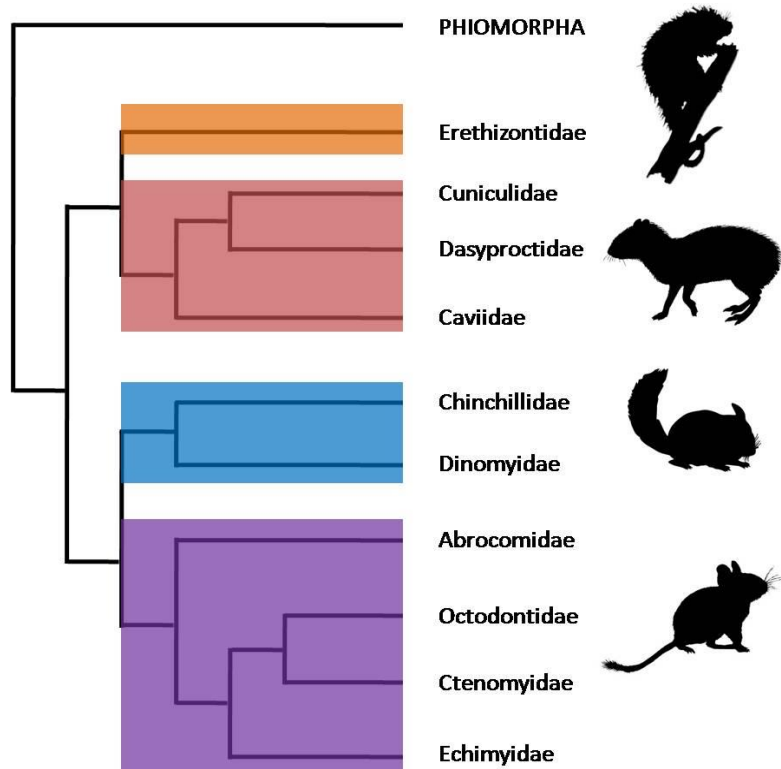


Figura 1.1: Relaciones filogenéticas entre las diez familias de roedores caviomorfos actuales según Upham & Patterson (2015) y Wilson et al. (2016). Los colores indican las superfamilias: Erethizontoidea (naranja), Caviioidea (rojo), Chinchilloidea (azul) y Octodontoidea (violeta). Las ilustraciones (siluetas) de las especies de cada una de las superfamilias son (desde arriba hacia abajo): *Coendou prehensilis*, *Dasyprocta leporina*, *Chinchilla chinchilla* y *Octodon degus*.

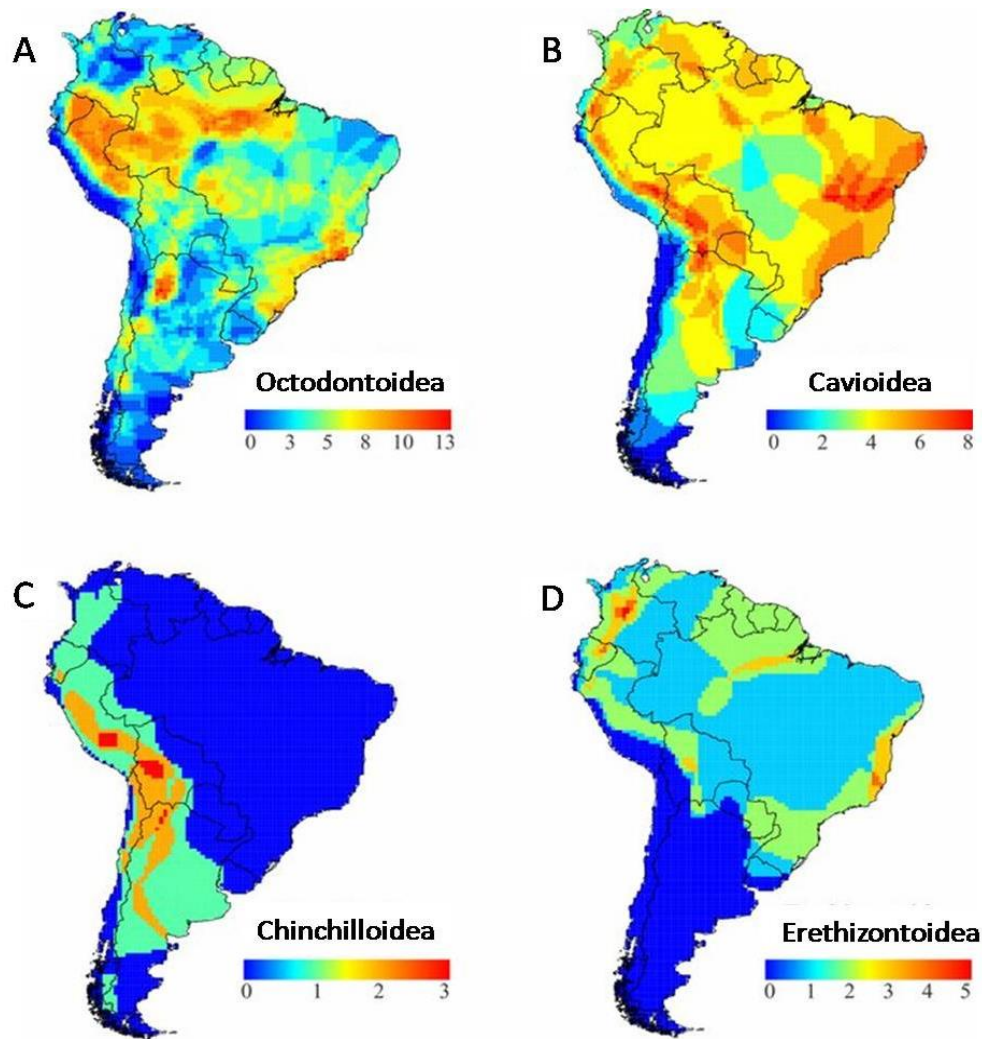


Figura 1.2: Mapas de las riquezas específicas actual de las cuatro superfamilias de roedores caviomorfos en América del Sur, modificado de Maestri & Patterson (2016). A, Octodontoidea; B, Caviioidea; C, Chinchilloidea; D, Erethizontoidea.

Los restos más antiguos de caviomorfos fueron encontrados en la Amazonia peruana (Frailey & Campbell 2004; Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2017a, b, 2018a, 2022; Arnal et al. 2019a, 2022) y representan al menos 35 a 40 millones de años de evolución endémica en América del Sur. Durante este largo período, que constituye una gran parte del Cenozoico, varios eventos de radiación adaptativa contribuyeron a la aparición y estructuración de las comunidades actuales de caviomorfos (Pérez & Pol 2012; Arnal & Vucetich 2015; Verzi et al. 2015; Vucetich et al. 2015a; Boivin et al. 2019a; Upham et al. 2019; Busker et al. 2020; Rasia et al. 2021). Estas comunidades presentan una distribución a escala continental, principalmente en latitudes bajas y tierras bajas, tales como aquellas de la cuenca amazónica, aunque también en zonas de gran altitud, como la cordillera de los Andes (Patton et al. 2015; Lacher et al. 2016;

Maestri & Patton 2016; Fig. 1.2). Así, los caviomorfos se encuentran en ambientes muy variados y ocupan numerosos y distintos nichos ecológicos (Patton et al. 2015). Tal diversidad de nichos se traduce en una gran disparidad morfológica (p. ej., dentaria, Candela & Rasia 2012; Vucetich et al. 2016; Marivaux & Boivin 2020; craneana, Vassallo & Verzi 2001; Álvarez et al. 2013; post-craneana, Candela & Picasso 2008; Morgan & Álvarez 2013) y diversidad ecológica de las especies actuales (Wilson et al. 2016), incluyendo una amplia gama de tamaños corporales (~100 g a ~65 kg; Álvarez et al. 2017), una importante variedad de hábitos (p. ej., diurno, nocturno), de comportamientos de locomoción (p. ej., corredores, saltadores, nadadores, excavadores; Wilson & Geiger 2015; Ginot et al. 2016; Candela et al. 2017) y diferentes modos de vida (p. ej., terrestres, arborícolas, semi-acuáticos; Mares & Ojeda 1982; Patton et al. 2015). Esto expresa un uso diferencial de los recursos, es decir, de estrategias y dietas distintas y variadas (ver Townsend & Croft 2008; Robinet et al. 2020, 2022).

Historia evolutiva de los caviomorfos

Las hipótesis evolutivas más aceptadas indican que "Phiomorpha", los roedores histicognatos africanos, son el grupo hermano de Caviomorpha (Hoffstetter 1972; Lavocat 1974, 1976; Martin 1994; Huchon & Douzery 2001; Mouchaty et al. 2001; Marivaux et al. 2002, 2004; Sallam et al. 2009, 2011; Antoine et al. 2012; Marivaux & Boivin 2019). La dispersión pionera de estos roedores, así como la de los primates, desde África fue transatlántica, muy probablemente a través de islas flotantes gigantes (Simpson 1980; Huchon & Douzery 2001; de Oliveira et al. 2009; Rowe et al. 2010; Sallam et al. 2011; Croft 2016). La diferenciación original de Caviomorpha en América del Sur se habría producido en la selva tropical de tierras bajas, en latitudes bajas a fines del Eoceno. Desde las latitudes bajas de América del Sur, los caviomorfos se habrían dispersado hacia las latitudes medias y altas (Vucetich et al. 2010; Bertrand et al. 2012; Arnal & Vucetich 2015; Boivin et al. 2019a).

Las localidades de edad eocena de Contamana (Fig. 1.3) han producido hasta ahora los más antiguos representantes de caviomorfos, incluyendo en su mayoría taxones que albergan características dentales muy primitivas (Antoine et al. 2012, 2016; Boivin et al. 2017a). Estas localidades fosilíferas y el ensamblaje ligeramente más joven de Santa Rosa (Frailey & Campbell 2004; Arnal et al. 2019a, 2022; aunque ver Campbell et al. 2021; Fig. 1.3) documentan los primeros representantes de

octodontoideos, cavioideos, chinchilloideos y erezizontoideos. Los ensamblajes de caviomorfos eocénicos/oligocénicos (Fig. 1.3) de Tarapoto/Balsayacu (Eoceno tardío, Assemat et al. 2019; Boivin et al. 2022), Tarapoto/Shapaja (Eoceno tardío y Oligoceno temprano, Boivin et al. 2018a; Antoine et al. 2021) y Contamana (Oligoceno tardío, Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2017b) muestran una mayor disparidad morfológica a nivel dentario relacionada con la presencia de al menos tres de las cuatro superfamilias (es decir, octodontoideos, chinchilloideos y erezizontoideos). Por lo tanto, la Amazonía (es decir, la proto-Amazonía en esos tiempos) parece jugar un rol sustancial en la evolución temprana de los caviomorfos (Frailey & Campbell 2004; Antoine et al. 2012; Vucetich et al. 2015b; Arnal et al. 2019a; Boivin et al. 2019a).

Luego de su arribo en América del Sur, una “mega-isla continente” durante el Eoceno medio (fin del Luteciano – Barranquense SALMA [= *South American Land Mammal Age*]); p. ej., Antoine et al. 2012; Marivaux et al. 2014) en un ambiente claramente favorable para su desarrollo, este grupo de roedores histricognatos se diversificó rápidamente, tal como lo demuestra la gran riqueza específica presente en los yacimientos oligocénicos. Así, los depósitos fosilíferos fuera de Amazonía (Fig. 1.3) de edad Tinguiririquense (Oligoceno temprano) de Chile (p. ej., Wyss et al. 1993; Bertrand et al. 2012; Oligoceno temprano) y Deseadense (Oligoceno tardío) de la Patagonia argentina (p. ej., Loomis 1914; Wood 1949; Wood & Patterson 1959; Patterson & Pascual 1968; Vucetich et al. 2010, 2014), de Brasil (p. ej., Vucetich et al. 1993), del Altiplano boliviano (p. ej., Hoffstetter 1968; Hoffstetter & Lavocat 1970; Hartenberger 1975; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982; Pérez et al. 2018), de Perú (Hartenberger et al. 1984) y Uruguay (Mones & Castiglioni 1979), albergan numerosas especies de caviomorfos representando las cuatro superfamilias.

Mientras que las formas eocénicas y oligocénicas de la transición Eoceno/Oligoceno se encuentran exclusivamente en latitudes bajas de la Amazonía peruana (trópicos, p. ej., Contamana, Balsayacu y Santa Rosa; Frailey & Campbell 2004; Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2017a, 2022; Arnal et al. 2019a, 2022) y no muestran una importante disparidad de formas y de tamaños corporales, en el SALMA Deseadense (Oligoceno tardío) se revela una importante diversidad específica en distintas latitudes de América del Sur (p. ej., Wood & Patterson 1959; Patterson & Wood 1982; Vucetich et al. 2014, 2015b) hasta el Caribe (Vélez-Juarbe et al. 2014; Marivaux et al. 2020). Esta alta diversidad durante el Oligoceno, en particular durante el Oligoceno tardío, se ilustra en una importante disparidad de tamaños corporales y en

una gran variación morfológica interespecífica, perceptible en los patrones dentarios (Boivin & Marivaux 2018). Al igual que las comunidades actuales de caviomorfos, se espera que la gran diversidad oligocénica registrada en varias localidades (p. ej., Salla-Luribay en Bolivia; Cabeza Blanca y La Flecha en la Patagonia argentina; Contamana y Shapaja en la Amazonía peruana) sea el reflejo de la explotación diferencial de los recursos ecológicos durante esta época, y, por lo tanto, de la ocupación de una gran cantidad de nichos ecológicos.

Desde una perspectiva macroevolutiva, Boivin et al. (2019a) identificaron tres fases principales de diversificación: i) la radiación temprana de caviomorfos al final del Eoceno; ii) el surgimiento de superfamilias modernas alrededor de la transición Eoceno/Oligoceno; y iii) su diversificación con el surgimiento de varias familias/subfamilias modernas alrededor de la transición Oligoceno-Mioceno (ver Boivin et al. 2019a y referencias allí incluídas). Estas tres fases coinciden con eventos climáticos globales y con fases del levantamiento andino. Así, el final del Eoceno medio registra un calentamiento global (el Óptimo Climático del Eoceno Medio o "*Middle Eocene Climatic Optimum*" [MECO]; Zachos et al. 2008) y el período principal de la Orogenia Andina de Perú (fase Inca; Noble et al. 1979; Jaillard & Soler 1996). La transición Eoceno/Oligoceno está marcada por un fuerte enfriamiento global (el enfriamiento del límite Eoceno/Oligoceno o "*Eocene-Oligocene Transition*" [EOT]; Barreda & Palazzesi 2007; Zachos et al. 2008), y el final de la fase incaica del levamiento andino. Finalmente, en la transición Oligoceno-Mioceno se registra un enfriamiento global (el enfriamiento del límite Oligoceno-Mioceno o "*Oligocene-Miocene Boundary*" [OMB]), cuyo lapso es también el comienzo de la fase Quechua de la orogenia andina. Estos diferentes cambios climáticos globales asociados con los distintos pulsos de los ascensos andinos podrían haber impulsado, según Boivin et al. (2019a), las primeras diversificaciones de roedores caviomorfos (ver también Arnal 2011; Pérez & Pol 2012; Verzi et al. 2014, 2016; Arnal & Vucetich 2015; Vucetich et al. 2015b). En este trabajo, se considera particularmente el contexto filogenético establecido por Boivin et al. (2019a) ya que es el único trabajo de filogenia suprafamiliar que incluye los especímenes paleógenos estudiados, en particular los especímenes amazónicos, y un gran número de taxones actuales. Este presente trabajo de tesis y el trabajo de Boivin et al. (2019a) se realizaron en paralelo, en el contexto de un proyecto común.

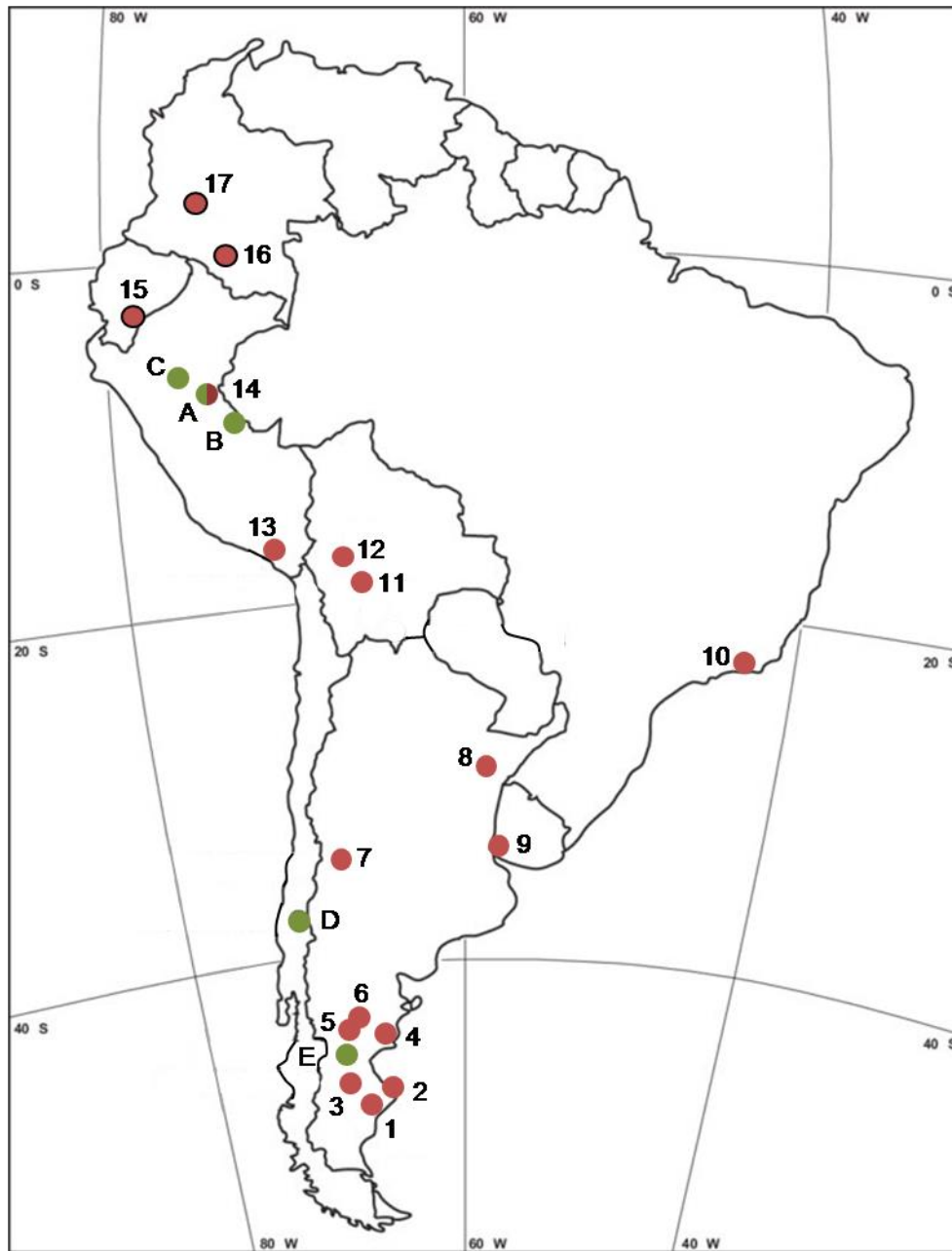


Figura 1.3: Mapa de localización de las localidades fosilíferas (roedores) paleógenas pre-deseadenses en verde e indicadas con letras, deseadenses en rojo, y supuestamente deseadenses, en rojo con borde negro, e indicadas con números, de América del Sur (Caribe no incluido): A, CTA-27 y CTA-29, Contamana (Perú); B, Santa Rosa (Perú); C, Tarapoto (Perú); D, Tinguiririca (Chile); E, La Cantera (Argentina); 1, La Flecha (Argentina); 2, Punta Nava (Argentina); 3, Pico Truncado (Argentina); 4, Cabeza Blanca (Argentina); 5, Laguna de Los Machos (Argentina); 6, Scarritt Pocket (Argentina); 7, Quebrada Fiera (Argentina); 8, Arroyo Avalos (Argentina); 9, Nueva Palmira (Uruguay); 10, Taubaté (Brasil); 11, Lacayani (Bolivia); 12, Salla-Luribay (Bolivia); 13, Moquegua (Perú); 14, CTA-32 y CTA-61, Contamana (Perú); 15, Lircay (Ecuador); 16, Peneyita (Colombia); 17, Coyaima (Colombia).

La historia evolutiva del grupo es compleja y podría haber estado influenciada por una combinación de factores bióticos y abióticos, actuando a diferentes escalas espacio-temporales.

¿Qué es una radiación adaptativa?

En esta tesis, la comprensión del contexto ecológico y paleoambiental de los caviomorfos paleógenos son dos de las dimensiones más relevantes para comprender las más tempranas fases de las radiaciones de estos roedores y estimar el rol de los factores ecológicos, como el uso compartido de los recursos alimentarios, durante estas radiaciones. Como marco de referencia para comprender estos mecanismos, es necesario, entonces, referirse al concepto de radiación adaptativa.

En términos generales, el concepto de radiación adaptativa alude a una síntesis de ideas desarrolladas por los naturalistas de la primera parte del siglo veinte (p. ej., Mayr 1942; Lack 1947; Dobzhansky 1951; Simpson 1953), aunque su origen puede ser trazado desde los trabajos pioneros de Darwin (1859). En la percepción de los autores postdarwinianos, una radiación adaptativa puede ser conceptualizada como la consecuencia de la selección natural divergente que emana del ambiente, de los recursos y de la competencia por estos recursos (Lack 1947; Dobzhansky 1951; Simpson 1953). Una radiación adaptativa también se define como la evolución de la diversidad en dos dimensiones, tanto ecológica como fenotípica, dentro de un linaje que se multiplica muy rápidamente (Schluter 2000). Este proceso puede acompañarse de uno o varios episodios de especiación que conducen a la diferenciación a partir de un ancestro común de un gran número de especies. Estos descendientes ocupan una variedad de ambientes diferentes en comparación al ancestro común, y se diferencian por los rasgos utilizados para explotar estos ambientes. La teoría ecológica de la radiación adaptativa propone que los factores que tienen un rol dentro la selección natural divergente (p. ej., diferencias entre ambientes y competencia por los recursos) son los mismos que los que tienen un rol dentro del origen de las diferencias fenotípicas (en el caso de la especiación por mecanismos ecológicos o “*ecological speciation*”, Mayr 1942).

El concepto clásico de radiación adaptativa se asocia a una oportunidad ecológica, es decir, que el ancestro común se encuentra en un ambiente con recursos abundantes y poco explotados, después de la extinción de un grupo ecológicamente dominante y/o del surgimiento de una innovación clave, que permite al linaje interactuar

con el ambiente de nuevas maneras (Gavrilets & Losos 2009; Stroud & Losos 2016). Así, una radiación adaptativa, como fenómeno de diversificación del uso de los recursos y/o de la ocupación del ambiente, se asocia al concepto de nicho ecológico y a la explotación de nuevos nichos ecológicos (aunque la definición precisa es debatida, ver Chase & Leibold 2009).

El régimen alimentario o “dieta” de un individuo está estrechamente relacionado a su medio ambiente, así como a los recursos disponibles, y es también un parámetro de restricción física a la selección y a la evolución de la morfología dentaria (estructura y topografía). Así, el estudio de este factor ecológico a nivel de especie y de comunidades (competencia, uso compartido de los nichos ecológicos, etc.), permite una mejor caracterización del rol de los factores ecológicos durante una radiación adaptativa. Es en este sentido en el que se intenta evaluar el uso de los recursos disponibles para comprender el rol de los factores ecológicos durante las radiaciones en el caso de los caviomorfos del Paleógeno, particularmente en lo que concierne al uso de los recursos alimentarios.

¿Cómo estimar la dieta?

A pesar de las posibles alteraciones tisulares durante la fosilización, relacionadas con los procesos diagenéticos (Koch et al. 1997; Kohn et al. 1999), la parte mineral de los huesos y dientes (hidroxiapatita) se conserva a lo largo del tiempo geológico. Los dientes son los órganos más estudiados en paleontología, principalmente de mamíferos, por su alta mineralización (72-96% en humanos; Williams & Elliott 1989), lo que les confiere un notable poder de preservación.

Existen varios métodos para determinar la dieta a partir de los dientes. En general, la morfología dental indica las categorías de alimentos que una especie es capaz de consumir (Kay & Hiiemae 1974; Kay 1977; Maier 1984; Ungar et al. 2007) pero no indica lo que los individuos realmente consumen (Teaford 1994; Wood & Schroer 2012). De hecho, la morfología dental es el resultado de la historia evolutiva de una especie. Por lo tanto, está sujeta a ciertas limitaciones de forma (inercia filogenética) que no la hacen necesariamente óptima para el consumo de los recursos de los que dispone una especie en un momento dado (Evans & Sanson 1998; Gailer et al. 2016). Por el contrario, el análisis del desgaste dentario a escala microscópica permite reconstruir más finamente la dieta de especies extintas, ya que reflejan el uso de la

estructura "diente" (ver Calandra & Merceron 2016). Los métodos clásicos de adquisición y de análisis de los microdesgastes (Teaford et al. 1996; Merceron et al. 2005a, b; Townsend & Croft 2008; Gomes Rodrigues et al. 2009; Ramdarshan et al. 2012), métodos no-invasivos, consisten en caracterizar las dietas de las especies actuales y fósiles mediante el análisis de las facetas de desgaste producidas por la propia naturaleza física de los alimentos durante la masticación.

Aquí, se aplica por primera vez en caviomorfos la nueva generación de métodos de análisis de microdesgastes dentarios: el análisis de la textura de los microdesgastes dentarios ("*Dental Microwear Texture Analysis*" o DMTA) desarrollado por Ungar et al. (2003) y Scott et al. (2005, 2006). Para reconstruir la ecología alimentaria de las especies, actuales o extintas, es importante entender qué información proporcionan estos marcadores sobre la ecología de los individuos. Esto requiere un análisis integrado del comportamiento dietario observado, de las características de los individuos (p. ej., el sexo) y de su entorno (p. ej., el clima y la disponibilidad de recursos) para establecer un modelo de interpretación en las especies actuales. La calidad de la reconstrucción fósil depende de la comprensión de la ecología del presente, por un lado, y de las especificidades de la metodología utilizada, por otro. Una vez que el modelo de interpretación es establecido, se estudia la textura de los microdesgastes dentarios generados por los alimentos ingeridos, a fin de reconstruir las dietas de las especies fósiles, en un contexto filogenético riguroso establecido para las faunas de caviomorfos eocénicos y oligocénicos de América del Sur (Antoine et al. 2012; Pérez et al. 2012; Arnal et al. 2014; Vucetich et al. 2014; Boivin et al. 2019a; Busker et al. 2020; Rasia et al. 2021).

1.2. Objetivos

El objetivo general consiste en incrementar la comprensión acerca del origen y la evolución de los principales grupos de caviomorfos de América del Sur y su relación con los principales cambios paleoambientales acontecidos en este continente, a través del estudio de taxones del Eoceno y Oligoceno, principalmente de aquellas provenientes del yacimiento de Salla (Oligoceno tardío, Bolivia).

Desarrollar un estudio comparativo del microdesgaste dentario en especies actuales y fósiles a fin de obtener nuevos datos sobre la dieta y la repartición de los recursos alimentarios en este grupo de roedores durante el Paleógeno.

Así, dos ejes de objetivos pueden ser definidos: el primero respecto al desarrollo de un modelo sobre las especies actuales, y el segundo respecto a la aplicación de dicho modelo a especies fósiles mediante principios de actualismo.

1.2.1. Modelo actual

- Establecer una base de datos ecológicos acerca de los roedores caviomorfos a partir de la literatura;
- Definir un protocolo de estudio de los microdesgastes en los roedores caviomorfos tomando en cuenta las especificidades del grupo, como por ejemplo la importante disparidad de tamaño y de morfologías dentarias;
- Establecer una base de datos de las texturas de los microdesgastes dentarios de los caviomorfos actuales representando la diversidad (taxonómica, morfológica, ecológica y geográfica) del grupo lo mejor posible;
- Proponer un modelo de interpretación de los microdesgastes dentarios de los caviomorfos actuales, definiendo la resolución y los límites de esta herramienta.

1.2.2. Aplicación a especies fósiles

- Identificar cuál fue la naturaleza de los nichos ecológicos (en particular el uso de los recursos alimentarios) de los caviomorfos durante el Paleógeno (Eoceno tardío y Oligoceno), y cómo se operó esta repartición;
- Mejorar la comprensión de la paleoecología de los roedores paleógenos en su contexto ecológico y paleoambiental;
- Documentar la diversidad taxonómica durante el Eoceno y el Oligoceno desde un punto de vista ecológico;

- Estimar el rol de los factores ecológicos, como el uso compartido de los recursos, en la estructuración de las primeras fases de radiación de los caviomorfos en América del Sur;
- Evaluar el impacto de los cambios paleoambientales en la composición y la estructuración ecológica de las comunidades de caviomorfos durante el Oligoceno;
- Aprender el rol de las preferencias alimentarias en el compartimiento interespecífico de los recursos y la segregación ecológica interespecífica durante las diferentes fases de radiaciones paleógenas;
- Identificar cuál fue la naturaleza de la repartición del uso de los recursos alimentarios entre Octodontoidea, Chinchilloidea, Cavoidea y Erethizontoidea registrados en los diferentes yacimientos pre-deseadenses y deseadenses.

1.3. Hipótesis

H1. A diferencia de las comunidades de caviomorfos eocénicos, la importante diversidad taxonómica y disparidad morfológica de las especies del Oligoceno tardío refleja la existencia de una gran variedad de nichos ecológicos.

H2. Al menos dos radiaciones adaptativas son detectadas durante la historia paleógena de los caviomorfos; la repartición de nichos ecológicos entre Octodontoidea, Chinchilloidea, Cavoidea y Erethizontoidea fue esencialmente establecida a partir del Oligoceno.

H3. La composición y estructuración ecológica de las comunidades de caviomorfos durante el Paleógeno estuvo fuertemente influenciada por cambios ambientales, particularmente por la crisis de la transición Eoceno/Oligoceno.

Capítulo II: Materiales, contexto ambiental y ecología

Este capítulo presenta el material estudiado, tanto de taxones actuales como fósiles, detalla a qué repositorios pertenecen los especímenes estudiados, e indica sus procedencias geográficas y/o estratigráficas. Además, brinda la información sintetizada obtenida de la literatura sobre cada uno de los taxones actuales (hábitos, rasgos de historia de vida, etc.) y fósiles (contexto sistemático, etc.) estudiados, así como sobre su contexto de procedencia (ecorregión para los actuales y localidad fosilífera para los fósiles). Se espera reunir así en el mismo volumen la información necesaria para la interpretación de los resultados.

2.1. Abreviaturas

2.1.1. Institucionales

MACN-A, Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

MACN-Ma, Colección Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

MACN-Pv, Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

MLP, División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MLP-Ma, Sección Mastozoología, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

CML, Colección de Mastozoología, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.

MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle (Museo Nacional de Historia Natural), París, Francia.

UM, Université de Montpellier (Universidad de Montpellier), Montpellier, Francia.

MHNG, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (Museo de Historia Natural de Ginebra), Ginebra, Suiza.

MNHN-Bol, Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia.

MN-UFRJ (o **MN**), Colección de mastozoología, Museu Nacional do Universidade Federal do Rio de Janeiro (Museo Nacional de la Universidad Federale de Río de Janeiro), Rio de Janeiro, Brasil.

MUSM, Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural - Universidad Nacional Mayor San Marcos, Museo de la Universidad de San Marco, Lima, Perú.

ISE-M, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (Instituto de las Ciencias de la Evolución de Montpellier), Montpellier, Francia.

PALEVOPRIM, Laboratoire de Paléontologie, Evolution, Paléoécosystèmes, Paléoprimatologie (laboratorio de Paleontología, Evolución, Paleoeosistema, Paleoprimatologia), Université de Poitiers (Universidad de Poitiers), Poitiers, Francia.

2.1.2. Rasgos ecológicos

A, arborícola

F, fosorial

S, subterráneo

S-A, semiacuático

SAX, saxícola

S-F, semifosorial

T, terrestre

2.1.3. Otras

Fm, Formación

Ma, Millones de años

P/p, premolar superior/inferior

M/m, molar superior/inferior

2.2. Muestra actuales

En la fauna actual, los caviomorfos comprenden cerca de 250 especies distribuidas en 52 géneros y 10 familias (Patton et al. 2015; Wilson et al. 2016). Este trabajo incluye 919 ejemplares de caviomorfos actuales de América del Sur, que representan 80 especies (33%), 38 géneros (73%) y 10 familias (Apéndice 2.1). Entre estos 919 especímenes, 230 fueron moldeados y luego replicados en resina epoxi transparente y 689 especímenes fueron moldeados con silicona (ver Capítulo III para los detalles sobre el protocolo). Un total de 61 especímenes fueron excluidos después de la visualización de fotosimulaciones (artefacto, pegamento, alteración).

No se realizaron campañas de capturas en el marco de este trabajo. Los especímenes estudiados estaban alojados en colección previamente a este trabajo.

2.2.1. Ecorregiones

2.2.1.1. ¿Qué son las ecorregiones?

Las ecorregiones se definen como "unidades de tierra relativamente grandes que contienen un conjunto distintivo de comunidades y especies naturales, con límites que se aproximan a la extensión original de las comunidades naturales antes de un cambio importante en el uso de la tierra" (Olson et al. 2001). Usadas como referencia por el World Wildlife Fund (WWF) y muchos trabajos de conservación y ecología, las ecorregiones están construidas siguiendo métodos de biogeografía clásica y reflejan una extensa colaboración con numerosos biogeógrafos, taxónomos, biólogos de la conservación y ecologistas de todo el mundo. En este trabajo, la preferencia es esta división biogeográfica (Fig. 2.1, Tabla 2.1; Olson et al. 2001) en lugar de otros trabajos, como los de Morrone (2001) por ejemplo, por su dimensión global que facilita la comparación directa con otros trabajos de ecología tanto en Sudamérica como en otros continentes. Vale la pena señalar que existen muchas sinonimias entre las bioprovincias propuestas por Morrone (2001) y las ecorregiones terrestres tal como las propuestas en el trabajo de Olson et al. (2001).

2.2.1.2. Ecorregiones por biomas

- Bosques húmedos tropicales y subtropicales de latifoliado

Bosque amazónico - Marajó varzea

Esta ecoregión forestal está ubicada en la desembocadura del río Amazonas, en el este de Brasil. La vegetación es más baja que las áreas circundantes, la diversidad de plantas es menor y dominan las palmeras. La palma de burití *Mauritia flexuosa* y otros árboles que producen frutos grandes, carnosos o harinosos son una fuente importante de alimento para los animales que pastan en la orilla del río (WWF).

Bosque amazónico - Bosques húmedos de Japurá-Solimões-Negro

Esta región de densa selva tropical húmeda está situada en la meseta de las tierras bajas en la porción central norte de la cuenca del Amazonas en Brasil. Esta región interfluvio se extiende hacia el oeste desde la ciudad de Manaus en la confluencia de los ríos Negro y Solimões (Amazonas), siguiendo estos ríos hasta que este último se bifurca con el Japurá. El terreno es en su mayor parte firme (tierra firme) o suelo no inundado, en amplias llanuras diseccionadas por la acción erosiva de muchos arroyos que atraviesan los ríos. La altitud de la región está muy por debajo de los 80 m. El clima es cálido y húmedo. La temperatura media mensual oscila entre 26°C y 27°C, y la precipitación media anual es de 2500 mm, descendiendo estacionalmente. En tierra firme, los bosques tienen un dosel abierto de altura media (25 a 30 m) o un dosel denso de altura media con árboles emergentes muy altos de hasta 40 m. Muchas palmeras existen tanto en el sotobosque como en las copas de los árboles en todos los tipos de bosques.

Bosque amazónico - Bosques húmedos de Uatuma-Trombetas

Esta gran ecorregión con sus bosques tropicales siempre verdes, se encuentra en la parte oriental de la Amazonía brasilera. Comprende la vasta región al norte del río Amazonas, al este de la cuenca del río Branco-río Negro. Esta región es diversa en clima y topografía, con llanuras altas, tierras bajas y colinas onduladas. Gran parte de esta ecorregión tiene un dosel alto (de 30 a 40 m de altura, con emergencias de hasta 50 m), pero la región está cortada por un bosque seco de verano (de menos de 20 m) con elementos mesófilos, semidecíduos y xeromórficos. El clima es cálido y húmedo, con temperaturas medias mensuales que oscilan entre los 26°C y 27°C. La precipitación

media anual oscila entre los 1700 mm al este de Óbidos, donde se encuentran los bosques estacionales, y los 3000 mm en parches cercanos a la cuenca del río Negro-río Branco, y es estacional. Los bosques al oeste del río Trombetas se caracterizan por una vegetación densa con un alto número de tallos de diámetro pequeño (menos de 200 mm) a medio (200 a 600 mm) y una altura del dosel que varía de 20 a 30 m, con árboles emergentes de hasta 40 m. Dentro de esta ecorregión se ubican bosques al norte y al este de Manaus, que tienen algunos de los niveles más altos de diversidad local en el mundo.

Bosque amazónico - Bosques húmedos de Madeira-Tapajós

La ecorregión del bosque húmedo de Madeira y Tapajós se encuentra en el centro de la Amazonía, en Brasil, al sur del río Amazonas. Abarca partes de tres estados brasileños (Amazonas, Rondônia y Mato Grosso) y parte del departamento boliviano de Beni. La región incluye la gran interfluencia entre los ríos Madeira y Tapajós, ambos importantes afluentes del Amazonas, y se extiende hacia el sur hasta la cabecera del Tapajós y la cuenca del río Guaporé. La región abarca una variedad de tipos de vegetación, incluyendo el bosque lluvioso denso de tierras bajas, el bosque lluvioso submontaño denso, el bosque lluvioso submontaño de dosel abierto y la sabana boscosa. La precipitación anual oscila entre 2000 y 3000 mm. La temperatura anual oscila entre 23°C en las montañas y un promedio de 27°C en las zonas húmedas de las tierras bajas. La altitud en la región oscila entre los 20 m y los 1126 m, aunque la mayor parte del paisaje se encuentra por debajo de los 200 m. La densa selva baja tiene un dosel de 30 m de altura con algunos árboles emergentes de hasta 45 m.

Bosque amazónico - Bosques húmedos de Tapajós-Xingu

Esta ecorregión se encuentra entre los ríos Tapajós y Xingu, que fluyen dentro de la cuenca amazónica del centro-este de Brasil. Caracterizada por una alta densidad de lianas, que crean un sotobosque bajo y abierto, esta región alberga una impresionante biodiversidad (más 170 especies de mamíferos). Las elevaciones van desde los 5 m en el río Amazonas hasta los 200 m en las tierras altas al sur. La precipitación anual en el Xingu medio es de 1500 a 2000 mm. Los bosques son generalmente selva tropical siempre verde en tierra firme (tierra no inundada). El río Tapajós representa una barrera para la distribución de animales, plantas e insectos.

Bosque amazónico - Bosques húmedos de las Guayanas

Esta región está ubicada en la costa noreste de Sudamérica. La cuenca del Amazonas se encuentra al sur de esta ecorregión y el Orinoco limita al oeste. El límite sur está formado por la cuenca de las montañas Acarai y Serra Tumucumaque, que también es la frontera internacional entre Brasil y los países del norte que forman las Guayanas: Guayana, Surinam y la Guayana Francesa (un departamento de ultramar de Francia). Toda la Guayana Francesa se encuentra incluida a esta ecorregión con la excepción de los manglares según la UNESCO (1981) y Granville (1979).

Los bosques húmedos de las Guayanas son una de las mayores extensiones continuas de bosque húmedo tropical de tierras bajas relativamente prístinas del mundo. Esta ecorregión se caracteriza por una alta riqueza de especies y endemismo local y regional, particularmente entre la flora. Desde las primeras exploraciones por científicos, esta área ha sido reconocida como centro y ruta de dispersión para muchas especies (Schomburgk 1840).

Los tipos de clima local y regional en estos bosques son generalmente cálidos y húmedos, y están fuertemente influenciados por los vientos alisios del noreste y la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ). Hay alguna variación en la precipitación a través de la región, que puede variar entre 2000 y 4000 mm anuales. Según la clasificación climática de Köppen, la mayor parte de esta ecorregión tiene selva tropical. Se pueden distinguir dos estaciones de lluvias y dos estaciones secas: una estación de lluvias corta desde principios de diciembre hasta finales de enero, una estación seca corta desde principios de febrero hasta finales de abril, una estación de lluvias larga desde principios de mayo hasta mediados de agosto y, finalmente, una estación seca larga desde mediados de agosto hasta finales de noviembre (Teunissen et al. 2001). La vegetación es un bosque tropical ombrófilo de tierras bajas, con una variabilidad regional moderada, incluyendo bosques pantanosos a lo largo de los ríos. Varios tipos de vegetación son reconocidos dentro de esta ecorregión y también incluyen parches de sabanas y de pantanos herbáceos a lo largo de las tierras bajas costeras (Lindeman & Mori 1989). La flora de esta área es rica, y estos bosques, de varios niveles, pueden alcanzar hasta 40 m de altura. En gran parte del área, el suelo forestal es rico en arbustos y plantas herbáceas, y epifitas debido a la alta humedad atmosférica (UNESCO 1980).

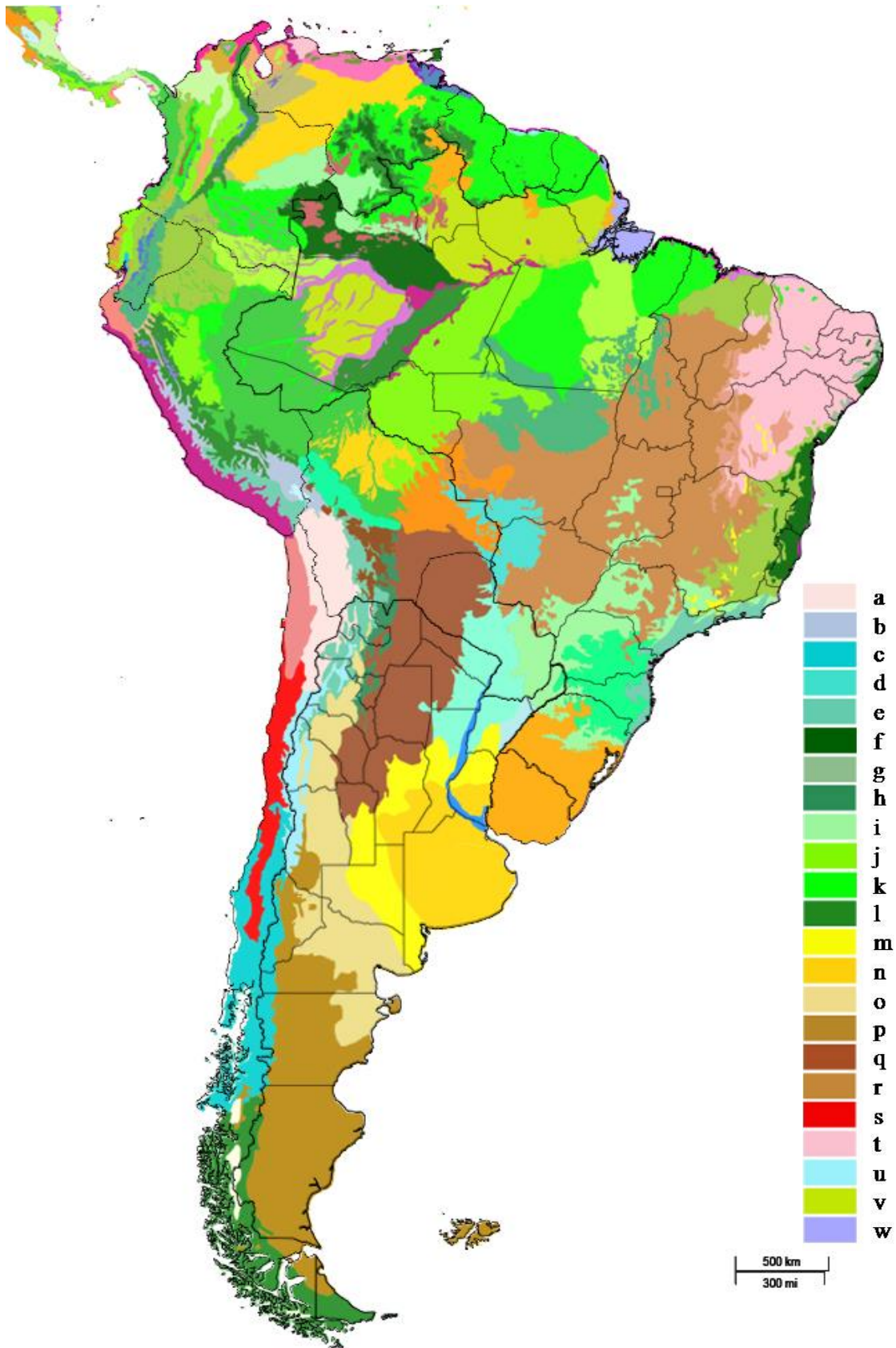


Figura 2.1: Mapa de las ecorregiones terrestres de Suramérica según Olson et al. (2001) y WWF (www.worldwildlife.org/ecoregions), modificada desde el sitio worldmap.harvard.edu/maps. Las ecorregiones mencionadas en este trabajo corresponden a las letras de la leyenda y se encuentran en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1: Detalle de los ecoregiones mencionadas en este trabajo, correspondientes a las letras de la leyenda de la Figura 2.1.

Letra	Ecoregión
a	Puna andina central seca
b	Puna andina central húmeda
c	Bosque templado valdiviano
d	Pantanal
e	Bosque atlántico costero del Serra do Mar
f	Bosque atlántico costero de Bahía
f	Bosque amazónico húmedo de Japurá-Solimões-Negro
g	Bosque atlántico interior de Pernambuco
h	Yungas de los Andes sur
i	Bosque atlántico Alto Paraná
j	Bosque amazónico húmedo de Madeira-Tapajós
k	Bosque amazónico húmedo de las Guayanas
k	Bosque amazónico húmedo de Tapajós-Xingu
l	Bosque magellánico subpolar
m	Espinal
n	Pampa húmeda
o	Alto Monte
p	Estepa patagónica
q	Chaco seco
r	Cerrado
s	Matorral chileno
t	Caatinga
u	Estepa andina meridional
v	Bosque amazónico húmedo de Uatuma-Trombetas
w	Bosque amazónico Marajó varzea

Bosque atlántico - Bosque interior de Pernambuco

El bosque interior de Pernambuco está ubicado en una estrecha franja (de aproximadamente 50 km de ancho) entre las ecorregiones de los bosques costeros de Pernambuco y la Caatinga, en el noreste de Brasil. Esta ecorregión sirve como una transición de la región costera a los bosques secos. El clima es tropical con una precipitación anual de entre 1250 y 1750 mm y un período seco de octubre a marzo (IBGE 1985). Los bosques se extienden desde las mesetas de baja altitud hasta una altitud de 600 a 800 m. El principal tipo de vegetación es el bosque atlántico semideciduo, una vegetación estratificada con árboles emergentes de más de 35 metros de altura (Veloso et al. 1991). Los estratos de vegetación del sotobosque son ricos en especies de mirtáceas y rubiáceas (Andrade-Lima 1957).

Bosque atlántico - Bosque costero del Serra do Mar

La ecorregión "bosque costero del Serra do Mar" (WWF *sensu* IBGE 1993) cubre una franja de 100 km de ancho dentro de la provincia biogeográfica del Bosque atlántico, ubicada en la costa sudeste de Brasil (Morrone 2014). Los bosques se extienden desde las llanuras costeras situadas a 20 m de altitud hasta las montañas más altas a 1200 a 1500 m, creando un notable gradiente vegetativo desde arbustos hasta bosques montanos bien desarrollados (Veloso et al. 1991). El medio ambiente está compuesto principalmente por un bosque húmedo, una vegetación estratificada con árboles altos que alcanzan una elevación de 30 metros o más, a lo largo de un importante gradiente altimétrico (Veloso et al. 1991). Sin embargo, más de la mitad del bosque está perturbado por las actividades humanas y, por lo tanto, está calificado como bosque tropical húmedo secundario (WWF). El Bosque atlántico del Serra do Mar está sometido a un clima subtropical con precipitaciones anuales que oscilan entre los 1400 y los 4000 mm (Mantovani 1993). Durante el invierno, las precipitaciones son regulares, pero menos abundantes que el resto del año, lo que genera una ligera estacionalidad. De hecho, el invierno no se considera un período seco. Junto con la parte occidental de la Amazonía, esta parte de la costa brasileña es reconocida como uno de los principales focos de biodiversidad y endemismo en Sudamérica (Myers et al. 2000; Galindo-Leal & Câmara 2003). Esta alta biodiversidad se observa en roedores caviomorfos, ya que de 12 a 19 especies co-ocurren en esta zona (Upham & Patterson 2015).

Bosque atlántico - Alto Paraná

Los bosques interiores de Paraná representan un gran bloque de bosque atlántico semideciduo que se extiende desde el sureste de Brasil y Paraguay, hasta el norte de Argentina. La extensión histórica de esta ecorregión hacia Argentina fue identificada por Morello (1968), Daniele y Natenzon (1994) y Cabrera (1976). El clima es subtropical con precipitaciones anuales de entre 1200 y 1600 mm (Salis et al. 1995). La estación seca se extiende desde abril hasta septiembre. Los bosques se extienden desde las llanuras fluviales hasta las mesetas de nivel medio a 800 m de altitud. El principal tipo de vegetación de esta ecorregión es el bosque atlántico semideciduo, con un estrato emergente de 35 m de altura (Veloso et al. 1991). Alrededor del 40% de las especies de árboles de dosel son caducifolios o semideciduos (Morellato et al. 1989). También se encuentran bosques de galería y pastizales inundados que bordean los ríos más grandes de las ecorregiones (Gibbs & Leitão Filho 1978; Campos 1999).

Bosque atlántico - Bosque costero de Bahía

El bosque costero de Bahía cubre una franja de 150 km de ancho a lo largo de la costa atlántica de los estados de Bahía y Espírito Santo en Brasil. El clima es cálido y húmedo con 1200 a 1800 mm de precipitaciones distribuidas uniformemente a lo largo del año (Mori et al. 1983). Un período seco, de mayo a septiembre, ocurre a veces en la parte sur de la ecorregión (Peixoto & Gentry 1990). Los principales tipos de vegetación son los bosques húmedos y semideciduos atlánticos, estratificados con árboles emergentes de más de 35 m de altura (Veloso et al. 1991).

Yungas de los Andes sur

Los Yungas Andinas del Sur se extienden desde el suroeste de Bolivia hasta el noroeste de Argentina (Olson et al. 2000). Muchas especies tropicales se encuentran en el límite sur de su distribución geográfica en esta región (Ojeda & Mares 1989). Esta ecorregión contiene lo que podría ser el último de los bosques aislados de hoja perenne resultantes de las glaciaciones del Cuaternario (Nores 1992). El clima es estacional y cálido. Las lluvias suelen superar los 2500 mm anuales (Stattersfield et al. 1998). La altitud generalmente oscila entre 800 y 2500 m.s.n.m., pero puede alcanzar alturas superiores a los 3000 m.s.n.m. (Stattersfield et al. 1998). Esta ecorregión forma esencialmente un hábitat mésico que se encuentra entre dos hábitats mucho más secos: el Chaco al este y

la Puna más alta al oeste (Olson et al. 2000). El hábitat es el bosque siempre verde, con una altura del dosel que normalmente no supera los 15 m (Stattersfield et al. 1998).

- Bosques, selvas y matorrales mediterráneos

Matorral chileno

El Matorral chileno constituye una franja de 100 km de ancho que se extiende a lo largo de la parte central de la costa chilena. La región cuenta con varias especies de plantas endémicas con afinidades con los trópicos, la Antártida y los Andes (Mittermeier et al. 1999). Esta ecorregión representa el hábitat de transición entre el ultra seco desierto de Atacama, al norte, y los húmedos bosques templados valdivianos, al sur.

- Bosques templados de latifoliado y bosques mixtos

Bosques templados valdivianos

El bosque templado valdiviano y la vegetación más higrófila de la zona mediterránea del centro de Chile y sur de Argentina, representan una verdadera isla biogeográfica separada de zonas climáticamente similares por extensas barreras oceánicas y desiertos. Cubre una franja continental entre la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes y el Océano Pacífico, desde los 35° hasta los 48° de latitud sur. La línea arbórea se encuentra a unos 2400 m.s.n.m. en el centro de Chile (35° S), descendiendo a 1000 m.s.n.m. en el sur de la región valdiviana. Las temperaturas medias anuales mínimas oscilan entre 7°C y 4°C en los extremos norte y sur de la ecorregión, respectivamente (Conama 1999). La precipitación anual varía entre 1000 mm en el norte y más de 6000 mm por año en la parte sur de la ecorregión (Huber 1979; Pérez et al. 1998) y disminuye significativamente en la vertiente oriental de los Andes (inferiores a 200 mm a sólo 100 km al este de los picos andinos). Estas lluvias son estacionales debido al clima mediterráneo con lluvias concentradas en los meses de invierno.

Bosque magellánico subpolar

Los bosques subpolares de *Nothofagus* se extienden a lo largo del sur de la cordillera de los Andes y del archipiélago chileno desde los 47°S hasta el Cabo de Hornos. En Argentina sólo cubre pequeñas superficies del lado occidental de la provincia de Santa Cruz y el sur de Tierra del Fuego desde el lago Buenos Aires hasta la Isla de los

Estados. El extremo norte de la ecorregión limita con los bosques templados valdivianos y la parte oriental con la estepa patagónica y los pastizales patagónicos. En los altos Andes la vegetación florísticamente relacionada con la estepa sur andina aparece en partes como islas interrumpidas (Cabrera 1976). El clima de esta zona es húmedo y desde templado-frío hasta muy frío en las alturas. No hay estación seca. En general, las temperaturas medias anuales se sitúan entre los 6°C en el norte y los 3°C en el sur, y la precipitación media anual varía, disminuyendo de oeste a este, desde aproximadamente 4000 mm a 700 mm respectivamente (Hoffmann 1975). La vegetación muestra dos tipos de bosque: bosques perennifolios de *Nothofagus betuloides* hacia el oeste y bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica* hacia el este que se extienden hasta Argentina (Pisano & Dimitri 1973; Veblen et al. 1996). En Tierra del Fuego los bosques perennes se encuentran hacia el sur y los caducifolios hacia el interior.

- Pastizales, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales

Cerrado

El Cerrado es la región de sabanas más grande de Sudamérica y biológicamente la sabana más rica del mundo. Abarca el Brasil central (la mayor parte de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul y Tocantins; el oeste de Minas Gerais y Bahía; el sur de Maranhão y Piauí; todo Goiás y el Distrito Federal; y pequeñas porciones de São Paulo y Paraná), el noreste de Paraguay y el este de Bolivia (Ab'Saber 1983). Debido a su posición central en América del Sur, el Cerrado tiene fronteras con los biomas más grandes de América del Sur: la cuenca del Amazonas (al norte), el Chaco y el Pantanal (al oeste), la Caatinga (al noreste) y el Bosque atlántico (al este y al sur). En mesetas que oscilan entre los 500 y los 1700 m.s.n.m., el paisaje está dominado por la vegetación de cerrado, con estrechas franjas de bosques de galería a lo largo de los ríos y arroyos (Eiten 1990). En las depresiones de 100 a 500 m de altura, se distribuyen diferentes tipos de vegetación (bosque amplio de galería, bosques secos tropicales, todo tipo de cerrado y pantanos) (Silva 1995). La vegetación del cerrado cubre alrededor del 95% de la ecorregión (Eiten 1990). Es una vegetación tipo sabana (Furley & Ratter 1988). A lo largo de su área de distribución, la vegetación de Cerrado varía desde un "campo limpo" hasta un "alto cerradão" (Ribeiro et al. 1983). La precipitación media anual varía entre 1250 y 2000 mm, y la temperatura media anual oscila entre 20°C y 26°C (Nimer 1979).

Tiene un clima tropical estacional, con una estación seca desde abril a septiembre, que coincide con los meses más fríos del año (Nimer 1979), y una estación húmeda de octubre a marzo (Oliveira & Marquis 2002; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Durante la primera, el suelo presenta un déficit de agua (Haridasan 2001) que puede resultar en una situación estresante para las plantas en este ambiente (Sarmiento 1996), resultando en diferencias en la disponibilidad de vegetación a través de la temporada e incluso en diferencias químicas entre plantas de la misma especie a través de la temporada (Gatti et al. 2014). El Cerrado alberga una biota muy distintiva. Los análisis biogeográficos lo han señalado como una área de endemismo para diferentes grupos de organismos (Silva 1995).

Chaco seco

La ecorregión del Chaco seco se encuentra al oeste de la ecorregión de sabanas montañosas de Córdoba y al sur de la ecorregión del Chaco. Estas ecorregiones forman la área del Gran Chaco descrita por Davis et al. (1997). El clima es seco, con una precipitación anual de 650-350 mm, y una temperatura media de 28°C-12°C. Los ríos de la región son efímeros (Davis et al. 1997). Como parte del centro de diversidad vegetal del Gran Chaco, esta ecorregión posee una flora única. Las plantas más comúnmente asociadas con esta ecorregión incluyen *Aspidosperma* quebracho-blanco, *Prosopis flexuosa*, *Ziziphus mistol* y *Opuntia* spp. (Davis et al. 1997; Fernández et al. 1997). Las especies herbáceas incluyen *Bromelia serra*, *B. hieronymi* y *Deinacanthon urbanianum*. Esta es la única región donde los conejos de los palos (*Pediolagus* (= *Dolichotis salinicola*)) y las maras patagónicas (*Dolichotis patagonum*) son aparentemente simpátricas (Olrog & Lucero 1980).

- Pastizales y sabanas inundados

Pantanal

El Pantanal es el humedal más grande de Sudamérica, y el humedal más grande del mundo que no ha sido modificado sustancialmente por los humanos. Ubicado aproximadamente en el centro de Sudamérica, cerca de las fronteras de Brasil, Bolivia y Paraguay, el Pantanal se extiende desde los 16° hasta los 20° de latitud sur. El terreno es esencialmente llano, oscilando entre 75 y 200 m sobre el nivel del mar. Esta elevación, unida a la suave pendiente de los ríos de la zona, explica las inundaciones masivas que

se producen durante la estación húmeda anual, cuando hasta un 78% del área puede estar sumergida (Hamilton et al. 1996). El clima tropical semihúmedo actual está dominado por una pluviometría muy estacional, con más de 100 mm de precipitaciones al mes entre noviembre y marzo, seguido de un invierno mucho más seco, durante el cual la temperatura desciende ocasionalmente hasta cerca de 0°C (Por 1995). Las comunidades vegetales en esta área están divididas por pequeños cambios en la topografía que determinan la frecuencia y duración de las inundaciones que experimentan (Alho & Vieira 1997). En las zonas más bajas, el Pantanal está cubierto por aguas permanentes y semi-permanentes, a menudo cubiertas de vegetación que representa la comunidad de plantas acuáticas flotantes más diversa del mundo (Por 1995). Los campos o pastizales estacionalmente inundados están dominados por plantas herbáceas. En elevaciones ligeramente más altas, el suelo suele estar dominado por pastos con arbustos y árboles cortos (Sarmiento 1983). Por último, los bosques semidecíduos, caducifolios y de galería se encuentran a lo largo de los ríos y en el terreno más alto, donde las inundaciones de verano rara vez llegan.

- Pastizales y matorrales de montaña

Estepa andina meridional

La ecorregión de la Estepa andina meridional se extiende a lo largo de las altas elevaciones de los Andes del centro de Argentina y de las zonas limítrofes de Chile, una zona generalmente seca que incluye muchas de las montañas más altas de América del Sur. Esta ecorregión forma un área continua a lo largo de los Andes secos meridionales de las provincias de Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza y Neuquén de Argentina, y limita con áreas de Chile entre las latitudes 27°S y 39°S. La Estepa andina meridional limita al norte con las punas andinas centrales y al sur con el bosque templado valdiviano, y la estepa patagónica (Cabrera 1976; Martínez-Carretero 1995; Ferreyra et al. 1998; Chiapella & Ezcurra 1999). El límite oriental es la transición al desierto más bajo y cálido del Alto Monte, y el límite occidental al matorral chileno más bajo y el bosque de lluvias invernales chileno. Esta ecorregión forma parte del ámbito andino-patagónico del esquema biogeográfico de Cabrera & Willink (1980). Los suelos de la ecorregión son rocosos, pedregosos o arenosos, y son frecuentes los pedregales sueltos.

El clima de esta zona es seco, y muy frío a grandes alturas. Las heladas son frecuentes durante todo el año. En el noreste, las precipitaciones se producen por los

vientos que vienen del Atlántico, y tienden a caer en verano. Las precipitaciones medias anuales varían de norte a sur, de aproximadamente 200 a 600 mm, aumentando con la elevación (Hoffmann 1975). La vegetación presenta una clara zonificación altitudinal, con pastos en su mayoría de *Stipa*, junto con arbustos en las zonas más bajas (aprox. 1,900-2,700 m.s.n.m.). En las elevaciones intermedias (aprox. 2700-3300 m.s.n.m.) son frecuentes los arbustos bajos y las plantas de cojín (Roig 1972). En las partes más altas de las montañas (aprox. 3300-4500 m.s.n.m.), fortinas perennes especialmente adaptadas soportan el viento extremo y el frío del terreno rocoso desnudo. En áreas con suelos húmedos y arroyos cercanos dominan las Cyperaceae y Juncaceae. Las plantas generalmente muestran adaptaciones a condiciones extremas de sequedad, frío y viento. Algunas plantas son a veces increíblemente miméticas de piedras, probablemente como defensa contra los herbívoros (Böcher et al. 1963). Los arbustos y las gramíneas (p. ej., *Stipa* spp.) presentan defensas anti-herbívoros tales como espinas y abundante esclerénquima en sus hojas.

Puna andina central seca

Esta ecorregión es un pastizal montañoso de alta elevación en el sur de los altos Andes, que se extiende desde el sur de Perú, a través de Bolivia, hasta el norte de Argentina. Se encuentra entre los 3200 y 6600 m.s.n.m. (Roca et al. 1996). Los prados abiertos están salpicados de un surtido de rocas, pastos, hierbas, musgo y líquenes. En Argentina, los límites de la Puna Andina Central siguen a Daniele y Natenzon (1994), que clasifican esta región como "monte y cardos de la prepuna" para la delineación oriental, y a la UNESCO (1980), siguiendo la misma clasificación antes mencionada. Su clima varía de templado a frío, es seco con una temperatura media entre 0°C a $15^{\circ}\text{C}</math>. Las precipitaciones varían entre 250 y 500 mm por año (Pulgar Vidal 1967). La vegetación se caracteriza por ser notablemente más seca que en el resto de la Puna. Consiste principalmente en pastizales formados por diferentes tipos de pastos. También hay pastizales con formaciones húmedas como bofedales, turberas y algunos cañaverales. Las formaciones características incluyen los talares y los cangllares. Se notan algunas reliquias de bosques montanos (Ferreira 1986; Killeen et al. 1993). Así, las especies que habitan esta ecorregión tienen adaptaciones interesantes como la forma de sus hojas, crecimiento muy lento, formas atrofiadas y alto contenido de resina y silicio.$

- Pastizales, sabanas y matorrales con clima templado

Pampas húmedas

Las pampas húmedas ocupan las llanuras del este de Argentina, ocupando la mayor parte de la provincia de Buenos Aires. Los delineamientos de la Pampa Húmeda se derivaron de Daniele & Natenzon (1994), y sigue su clasificación de "Pastizales de la Pampa Húmeda" (pastizales de la Pampa húmeda) pero también de los trabajos de Cabrera (1976) y Morello (1968). Se caracteriza por la presencia de algunos ríos de movimiento lento y ondulado y muchas lagunas con agua dulce y salada (Cabrera 1976). El clima es cálido con lluvias durante todo el año. La vegetación original en esta zona es de pastizales moderados que están dominados por flechillas, alimento altamente comestible para los pastadores. Las gramíneas dominantes son *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Melica*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis* y *Poa*. Los arbustos comunes incluyen *Margyricarpus*, *Heimia*, *Baccharis* y *Eupatorium* (Cabrera 1976).

Espinal

Esta ecorregión está ubicada en el centro de Argentina y se extiende desde el centro de Santa Fe a través de la provincia de Córdoba hasta el norte de San Luis. En la parte norte, el clima es cálido y húmedo con lluvias de verano. Presenta grandes variaciones de temperatura y precipitaciones medias elevadas. Es una llanura en su mayor parte llena con zonas de colinas bajas. La vegetación es característica de los bosques xerófilos caducifolios, palmerales, sabanas herbáceas, estepas herbáceas y estepas arbustivas. El Espinal se caracteriza por el predominio de especies arbóreas del género *Prosopis* en las comunidades clímax.

Alto Monte

La ecorregión del Alto Monte está restringida a la región pre-andina del oeste argentino, desde Salta (24° 35'S) hasta Chubut (44° 20'S). Se extiende desde los 62° 54'S en la costa atlántica hasta los 69° 50'S, y desde el nivel del mar hasta los 2800 m.s.n.m. Es un desierto de matorral cálido que se extiende entre las ecorregiones de la Puna, Patagonia y Chaco. El clima es templado-árido con muy pocas precipitaciones (entre 80 y 250 mm por año). Las regiones norte y central del Monte reciben lluvias en verano, pero en el sur es más frío y las lluvias se distribuyen a lo largo de todo el año (Morello 1958; Cabrera 1976). La formación vegetativa dominante de esta ecorregión está compuesta

por los matorrales, que a veces pueden ser muy abiertos. La estepa está formada por arbustos resinosos de hoja perenne como el género *Larrea* (jarillas) que se encuentran junto a *Prosopis* (algarrobo) entre otros. Otros tipos de vegetación son el matorral de cactus, el bosque abierto xerófilo, las asociaciones rocosas, las asociaciones psamófilas y las asociaciones halófilas (Morello 1958). Muchas especies herbáceas aparecen después de la lluvia, como *Portulaca grandiflora* (flor de seda), lirios salvajes y algunas gramíneas (Cabrera & Willink 1980).

Estepa patagónica

Esta ecorregión cubre principalmente la región patagónica de Argentina, desde la costa del Océano Atlántico hasta apenas cruzar la frontera con Chile. Dentro de Argentina las delineaciones de la estepa patagónica se derivaron de Daniele y Natenzon (1994) y de su región "Estepa Arbustiva Patagónica Árida" (estepa árida de bosques patagónicos), pero también de Cabrera (1976) y Morello (1968). La topografía de esta ecorregión incluye montañas bajas, mesetas y llanuras. Los suelos son variables pero generalmente rocosos-arenosos. El clima es muy seco y frío con nieve durante el invierno y heladas casi todo el año, aunque la precipitación anual no suele superar los 200 mm. Una característica del clima patagónico es el constante viento seco que sopla con gran fuerza desde el sector occidental, particularmente en los meses de verano. El invierno dura generalmente cinco meses, de junio a septiembre, con un promedio del mes más frío entre -1°C y -3°C . Las elevaciones varían enormemente en esta extensa ecorregión, desde el nivel del mar más cerca de las orillas del Atlántico hasta los 2000 m.s.n.m. en el norte y unos 700 m.s.n.m. en la extensión sur de la ecorregión, debido a las áreas andinas en el lado occidental (Davis et al. 1997). En general, la vegetación de esta ecorregión esteparia es xerófila y altamente adaptada para la protección contra la sequía, el viento y los herbívoros. Existen tres tipos principales de comunidades vegetales. Los más densamente cubiertos son el semidesierto (45%), la estepa arbustiva (30%) y la estepa herbácea (20%). La vegetación semidesértica tiene características altamente adaptadas; arbustos enanos y arbustos almohadillados son el tipo de vegetación más común en la ecorregión. En otras áreas crecen arbustos, así como plantas almohadilladas y gramíneas de mechones; las más comunes son las especies de *Poa* y *Stipa* (Davis et al. 1997; Cabrera 1976). Los valles y tierras bajas con mayor cantidad de agua disponible albergan juncos, gramíneas y en áreas salinas especies halófilas (Davis et al. 1997).

- Desiertos y matorrales xéricos

Caatinga

Caatinga es la región de bosque seco más grande de Sudamérica y ciertamente uno de los bosques secos más ricos del mundo. Abarca la parte más seca del noreste de Brasil (los estados de Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Sergipe, Alagoas, Bahía y el norte de Minas Gerais). La vegetación de Caatinga cubre la mayor parte de la ecorregión (Andrade-Lima 1981). Los botánicos han reconocido que la vegetación de la Caatinga es tan heterogénea y diversa que se podría decir correctamente que no hay una sola vegetación de Caatinga, sino varias Caatinga distintas. Los tipos de Caatinga van desde la Caatinga arbustiva baja (hasta 1 m de altura) hasta el bosque alto de Caatinga (hasta 25 a 30 m de altura). El clima es cálido y seco. La precipitación media anual oscila entre 250 y 1000 mm, y la temperatura media anual entre 24° y 26°C (Nimer 1979). Todos los análisis biogeográficos de América del Sur han señalado a la Caatinga como un área importante de endemismo para diferentes grupos de organismos.

2.2.2. Caviomorpha actuales

Dentro el suborden Hystricognathi, el parvorden Caviomorpha incluye cuatro superfamilias (Cavioidea, Chinchilloidea, Erethizontoidea y Octodontoidea), distribuidos en dos clados principales (siguiendo datos moleculares; p. ej., Upham & Patterson 2015): los Erethicavioi *sensu* Boivin et al. 2019a (incluyendo Cavioidea e Erethizontoidea) y los Octochinchilloi *sensu* Boivin et al. 2019a (incluyendo Chinchilloidea e Octodontoidea). Los nombres comunes de cada especie estudiada se encuentran indicados en las Tablas 2.2 a 2.5. La letra "n" a continuación del nombre cada especie indica el número de especímenes que pertenecen a esta especie estudiados en este trabajo.

2.2.2.1. Cavioidea

Los cavioideos comprenden tres familias, Caviidae (que incluye las subfamilias Caviinae, Hydrochoerinae y Dolichotinae), Cuniculidae y Dasyproctidae (Patton et al.

2015; Wilson et al. 2016). En nuestra muestra están representados todas las familias y géneros de cavioides vivientes.

Caviidae

Se reconocen seis géneros (*Cavia*, *Dolichotis*, *Galea*, *Hydrochoerus*, *Kerodon* y *Microcavia*) pertenecientes a tres subfamilias (Caviinae, Dolichotinae e Hydrochoerinae) (Woods & Kilpatrick 2005). Los molariformes son de crecimiento continuo (= euhypsodontes), con hipsodoncia unilateral, de estructura simplificada, pero con pliegues afilados. La familia ocupa una amplia gama de hábitats, incluyendo pastizales méxicos y xéricos, bordes de bosques y pantanos, desde el nivel del mar hasta los 5000 m.s.n.m. en gran parte de Sudamérica, extendiéndose desde el extremo sur de la Argentina y Chile hacia el norte hasta Panamá (Dunnun 2015). En esta muestra están representadas 10 especies de las aproximadamente 20 especies descritas para la familia.

Cavia aperea (n=24) se encuentra en pastizales, sabanas de montaña, sabanas húmedas, bosques de sabana y bosques en galería. También se encuentra en áreas agrícolas y cerca de bordes de carreteras y vías férreas (Bernal 2016a).

Dolichotis salinicola (sinónimo de *Pediolagus salinicola*, Dunnun 2015) (n=21) habita en el Chaco Seco, y se encuentra típicamente en matorrales de espinas secas, bajos y planos. Se puede encontrar tanto en el hábitat primario (que ha permanecido intacto, sin sufrir grandes perturbaciones y no fue fragmentado) como en el secundario (que sufrió perturbaciones de origen antropogénico o grandes perturbaciones naturales, como por ejemplo un evento de fuego de gran amplitud; Bernal 2016b). Ocasionalmente excava grandes madrigueras (Wilson & Kleiman 1974; Mares et al. 1981).

Dolichotis patagonum (n=18) se encuentra en hábitats de tierras bajas (Roach 2016a), incluyendo bosques y matorrales de creosota (*Larrea*) en el noroeste de Argentina (Campos et al. 2001a). Prefiere hábitats con cobertura de arbustos, pero también utiliza suelos desnudos en el Monte (Kufner & Chambouleyron 1991). En la Patagonia la reproducción es de agosto a enero (Taber & Macdonald 1992) y la mayoría de los nacimientos ocurren entre septiembre y octubre (Taber 1987).

Galea leucoblephara (n=20) se encuentra en pastizales que se extienden desde ambientes áridos hasta méxicos en una amplia distribución (Lacher 2016). Esta especie fue previamente estudiada extensamente como *G. musteloides* (Roach 2016b).

Galea spixii (n=12) se encuentra en áreas abiertas, en sabanas y en la región semiárida de la Caatinga (Catzefflis et al. 2016a), en hábitats primarios y alterados por el hombre (Eisenberg & Redford 1999). No tiene requisitos de hábitat específicos pero no se encuentra en los bosques (Lacher 2016).

Hydrochoerus hydrochaeris (n=8) se encuentra sólo en hábitats cercanos a cuerpos de agua, incluyendo pantanos, estuarios y a lo largo de ríos y arroyos (Eisenberg & Redford 1999; Reid 2016). Dependiendo del hábitat y de la presión de caza, es de hábitos solitarios o gregarios (en este último caso puede vivir en grupos de hasta 30 individuos con un macho reproductor dominante). Es diurna o nocturna dependiendo de la presión de caza y de la temporada (Eisenberg & Redford 1999). El sistema de apareamiento se caracteriza porque los machos defienden el acceso a los recursos de alimentación asociados con los cuerpos de agua (Lacher 2016).

Kerodon acrobata (n=4) está asociado con el bosque tropical seco estacional en las regiones del Cerrado de Brasil, donde se encuentra en ambientes rocosos de piedra caliza, emergiendo para trepar y alimentarse sobre árboles (Lacher 2016). Se limita a la sabana brasileña (Roach 2016c). Algunos especímenes han sido recolectados en hábitats rocosos, donde anidan en grietas entre las rocas. Se ha reportado que es una especie activa y muy ágil (Moojen et al. 1997).

Kerodon rupestris (n=10) habita en áreas rocosas secas con vegetación de matorral bajo donde se refugian en grietas (Eisenberg & Redford 1999). El hábitat varía desde pequeñas rocas dispersas en superficies graníticas planas hasta sierras expuestas con grandes superficies graníticas (Catzefflis et al. 2016b). Su alcance no está limitado por la elevación (Lacher 2016). Son excelentes trepadores y a menudo se les observa buscando comida en las copas de los árboles (Lacher 2016).

Microcavia australis (n=22) se encuentra en tierras bajas y valles áridos y semiáridos (Tognelli et al. 2001; Roach 2016d). En la provincia de Buenos Aires (Argentina), la especie vive en áreas sin cobertura vegetal donde predominan los espinos (p. ej., *Schinus fasciculatus* e *Condalia microphylla*) (Rood 1970). En el Alto Monte de la provincia de Mendoza (Argentina), se encontraron madrigueras cerca de plantas con ramas bajas (Ojeda & Mares 1989; Tognelli et al. 1995), específicamente de la especie *Condalia microphylla* (Tognelli et al. 1995). Se pueden encontrar en hábitats perturbados, incluyendo áreas cultivadas, paredes de roca y montículos de roca (Lacher 2016). Viven en colonias de 4 a 38 individuos. El área de distribución de los machos es mayor que la de las hembras, con un promedio de 0.75 hectáreas (ha.). Se reproducen de

agosto a abril con la mayoría de las camadas nacidas entre septiembre y octubre (Rood 1970).

Microcavia shiptoni (n=5) se encuentra en áreas rocosas de las tierras altas andinas (Jayat & Ojeda 2008).

Cuniculidae

Esta familia monogenérica incluye a dos especies (*Cuniculus paca* y *C. taczanowskii*) que en conjunto se encuentran entre las más grandes de los roedores caviomorfos vivientes (con una masa de 12 a 13 kg; Collett 1981; Pérez 1992; Emmons & Feer 1997). Solo se estudiaron especímenes de *C. paca*. Los molariformes son hipsodontes, de corona plana y tienen un complejo patrón de pliegues. El género es conocido en México, América Central y América del Sur (Wilson et al. 2016).

Cuniculus paca (n=18) se encuentra en una amplia gama de bosques en áreas húmedas. Se halla frecuentemente en bosques en galería cerca de ríos y aguas estancadas, donde construye su propia madriguera, o puede ocupar la de otro animal (Emmons 2016a).

Dasyproctidae

Los agutíes (*Dasyprocta*) y los acuchíes (*Myoprocta*) son en gran medida diurnos y habitan desde tierras bajas a bosques tropicales de elevación media, bosques secos, bordes de sabanas y hábitats perturbados por el hombre, incluyendo tierras cultivadas. *Dasyprocta* se extiende desde el sur de México hasta el oeste de Ecuador, a ambos lados de los Andes, a través de las Guayanas, hasta la desembocadura del río Amazonas, y hacia el sur hasta el norte de Argentina y el sur de Brasil. *Myoprocta* se restringe a la región de las Guayanas y a la cuenca del río Amazonas. El tamaño corporal oscila entre 6 kg en las especies más grandes de *Dasyprocta* y un máximo de 1.5 kg en las especies de *Myoprocta*. Las hileras de dientes superiores son aproximadamente paralelas. Los dientes molariformes son fuertemente hipsodontes y tienen superficies oclusales planas. En esta muestra están representadas 6 especies de las aproximadamente 15 especies perteneciendo a esta familia.

Dasyprocta azarae (n=18) se encuentra en parches forestales dentro de sabanas y bosques atlánticos de tierras bajas, comunes en hábitats de sabana en el este de Bolivia

y en el centro de Brasil (Patton & Emmons 2015a). Son diurnos, terrestres y frugívoros (Catzeflis et al. 2016c). La reproducción ocurre durante todo el año, pero los nacimientos pueden concentrarse en agosto y septiembre (Gilbert & Lacher 2016).

Dasyprocta fuliginosa (n=3), al igual que otros agutíes, es un importante recolector de semillas y frutos (Catzeflis et al. 2016d). Dentro de su área de distribución, acumula reservas para épocas de escasez de fruta, almacenando alimentos en pequeños pozos que excava y luego cubre. Las hembras adultas defienden partes de su área de distribución cuando la comida es escasa. Están presentes en los bosques de varzea y tierra firme a lo largo del río Juruá en el oeste de la Amazonía brasilera (Patton & Emmons 2015a).

Dasyprocta leporina (n=17) puede estar presente en todos los tipos de vegetación disponibles, pero se encuentra principalmente en bosques abiertos, generalmente distantes tanto del agua como de la vegetación densa (Emmons & Reid 2016). Se encuentra en mayor número en parches fragmentados que en bosques continuos; también se puede encontrar en bosques secundarios degradados (Patton & Emmons 2015a). Las hembras suelen reproducirse una vez al año (Patton & Emmons 2015a).

Dasyprocta prymnolopha (n=8) se encuentra en bosques caducifolios y matorrales, incluyendo el Cerrado y la Caatinga, y probablemente en hábitats de bosque lluvioso costero (Catzeflis et al. 2016e). Es el único agutí del bioma de Caatinga (Gilbert & Lacher 2016). Ocupa una amplia diversidad de ensamblajes fitogeográficos en el este de Brasil, desde la floresta ombrófila densa hasta la sabana de Caatinga y sabana estépica (Patton & Emmons 2015a).

Dasyprocta punctata (n=5) se encuentra en bosques caducifolios y siempre verdes maduros, bosques secundarios, y en parques y plantaciones (Emmons & Feer 1997; Reid 1997; Emmons 2016b). Es una especie de bosque tropical de tierras bajas que se alimenta de palmas (*Attalea butyraceae*), y es un importante dispersor de semillas (Wright & Duber 2001), incluyendo Guapinol (*Hymenaea courabil*) (Hallwachs 1986). Cuando el alimento es abundante, se lleva las semillas y las entierra para su uso futuro (dispersor acaparador), depositando cada semilla en un lugar diferente.

Myoprocta acouchy (n=13) se encuentra en el bosque tropical siempre verde de tierras bajas (Gilbert & Lacher 2016). Esta especie es frecuente en todos los hábitats forestados, excepto en las zonas perturbadas. Los machos prefieren bosques abiertos y

las hembras prefieren hábitats más cerrados (Patton & Emmons 2015a). Puede existir en áreas alteradas cercanas al bosque natural. Dispersa y acumula las frutas y frutos secos que consume (Catzeflis & Weksler 2016).

2.2.2.2. Erethizontoidea

Los miembros de la familia Erethizontidae, comúnmente conocidos como puercoespines del Nuevo Mundo, comprenden tres géneros en dos subfamilias que en conjunto se extienden desde Norteamérica boreal (Alaska y norte de Canadá) hasta Sudamérica subtropical (Uruguay y norte de Argentina). Mientras que la subfamilia Chaetomyinae contiene una sola especie (*Chaetomys subspinosus*) que es endémica del Bosque atlántico del sureste de Brasil, la subfamilia Erethizontinae contiene el puerco espín norteamericano (*Erethizon dorsatum*) y al menos 13 especies neotropicales, todas las cuales se refieren aquí al género *Coendou* (incluyendo *Echinoprocta* y *Sphiggurus*; Voss 2011; Voss et al. 2013).

Los eretizóntidos neotropicales son nocturnos, arborícolas y folívoros, que consumen hojas, corteza, frutas y semillas inmaduras (Gaumer 1917; Goldman 1920; Enders 1935; Montgomery & Lubin 1978; Charles-Dominique et al. 1981; Janzen 1983; Armond & Chagas 1990). Habitan una amplia variedad de paisajes boscosos, desde el nivel del mar hasta alrededor del 3500 m.s.n.m., incluyendo bosques lluviosos de tierras bajas y montañosas, bosques caducifolios (secos) y bosques de galería rodeados de sabanas.

Los dientes molariformes tienen raíces y son de coronas bajas y tienen cuatro o cinco crestas transversales.

Tanto *Chaetomys* como *Coendou* están representados en nuestra muestra. *Erethizon dorsatum* no fue considerado ya que no vive en Sudamérica. En esta muestra están representadas 6 especies de las 14 especies que pertenecen a esta familia.

Chaetomys subspinosus (n=12) prefiere parches de bosque nativo de alta complejidad vertical (Barthelmeß 2016). Vive en fragmentos de las tierras bajas de la costa atlántica y en las montañas del sureste de Brasil, originalmente desde Sergipe hasta Río de Janeiro, pero muchas poblaciones han desaparecido debido a la deforestación (Voss 2015). Se encuentra más comúnmente a lo largo del borde del bosque, prefiere hábitats primarios y evita los hábitats artificiales (Giné et al. 2015). Es común que ocurra en las selvas primarias y secundarias de las restingas. Sin embargo,

hay una transición sorprendente de su distribución conocida que se extiende desde bosques primarios a plantaciones de cacao (Catzefflis et al. 2017). Esta especie es casi totalmente arborícola (Voss 2015).

Coendou bicolor (n=1) está restringida a regiones boscosas, y se encuentra en tierras bajas primarias y perturbadas y en la selva de altura (Barthelmess 2016). Es solitaria, pero se han encontrado parejas adultas que viven juntas en los huecos de los árboles (Delgado 2016a).

Coendou insidiosus (n=6) se encuentra en bosques primarios y secundarios, así como en otros tipos de bosques y hábitats. También convive con y es más abundante que *Chaetomys subspinosus* (Voss 2015). Esta especie se encuentra en la región costera atlántica del este de Brasil, desde el sur de Sergipe hasta el norte de Río de Janeiro, incluyendo el estado más oriental de Minas Gerais (Voss 2015).

Coendou nycthemera (n=11) es una especie del bosque tropical húmedo de tierras bajas que se encuentra en el bosque primario, aunque existe la posibilidad de que habite también bosques secundarios (Delgado 2016b).

Coendou prehensilis (n=14) se encuentra en la selva baja, en los bosques secos y en los bosques de ribera en la sabana (Marinho-Filho & Emmons 2016). Esta especie de amplia distribución se encuentra en Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Paraguay, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela (Barthelmess 2016; Voss 2015). Mientras que la especie es rara en algunas áreas, generalmente es un roedor común y dominante en otras (Voss 2015).

Coendou spinosus (n=15) se encuentra en una amplia gama de hábitats, incluyendo el Cerrado, el Pantanal y el Bosque atlántico. En el bosque tropical húmedo de tierras bajas habita en bosques primarios, pero también en bosques secundarios. Dentro de los bosques la especie es más activa a una altura media de 8 m. *Sphiggurus villosus* (n=8) se ha sinonimizado con *C. spinosus* (Voss 2015).

2.2.2.3. Chinchilloidea

En la actualidad, esta superfamilia incluye los Chinchillidae (compuestos por las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae) y los Dinomyidae. Todas las familias y géneros de chinchilloides vivientes están representados en nuestra muestra.

Chinchillidae

Esta familia comprende las chinchillas (*Chinchilla*), las vizcachas de montaña (*Lagidium*) y las vizcachas de llanura (*Lagostomus*), que en su mayoría se limitan a las regiones más secas del oeste y del sur América del Sur, desde las tierras altas de Ecuador a través de los Andes de Perú y Bolivia hasta las montañas costeras de Chile y la Estepa patagónica de Argentina (ver Fig. 1.2). Se trata de roedores similares a los conejos, cuyo tamaño varía entre una masa media de 500 g (*Chinchilla*) a una masa de 5 kg o más (*Lagostomus*). Los dientes son euhiposodontes. En *Chinchilla* y *Lagidium*, todos los molariformes (superiores e inferiores) tienen tres láminas transversales, mientras que en *Lagostomus* poseen sólo dos láminas (excepto M3 que posee tres). En esta muestra están representadas 4 especies de las 8 especies descritas para esta familia.

Chinchilla chinchilla (n=1) vive en madrigueras o grietas rocosas generalmente en áreas áridas (Roach & Kennerley 2016a). Es una especie colonial y de hábitos nocturnos (Valladares et al. 2014). Anteriormente esta especie era conocida como *Chinchilla brevicaudata* (Woods & Kilpatrick 2005).

Chinchilla lanigera (n=3) vive en áreas áridas y escarpadas de las cadenas montañosas que conectan las cordilleras costeras y el resto de los Andes (Spotorno et al. 2004; Roach & Kennerley 2016b). El hábitat típico es rocoso o arenoso, con una escasa cobertura de arbustos espinosos, pocas hierbas y plantas forrajeras, cactus dispersos y parches de suculentas hacia la costa del Pacífico (Spotorno et al. 2004).

Lagidium viscacia (n=17) habita y está especializada en zonas rocosas de montaña, así como en ambientes rocosos en hábitats esteparios donde coloniza las grietas entre las rocas (Patton et al. 2015). El hábitat disponible es irregular (Walker et al. 2003). Vive hasta 4800 m.s.n.m. (Barquez et al. 2006). Esta especie es altamente gregaria, y vive en colonias de entre 4 y 75 individuos (Spotorno & Patton 2015). Es considerado por algunos autores como sinónimo de *Lagidium peruanum* (n=11) (Bernal 2016c).

Lagostomus maximus (n=29) habita las pampas y las regiones semiáridas del Monte y Chaco seco de Argentina, Bolivia y Paraguay (Godoy 1963). La especie es tolerante a cierto grado de modificación del hábitat. Vive en hábitats de tierras bajas, incluyendo pastizales húmedos subtropicales en el noreste de Argentina y matorrales desérticos en el área suroeste de su rango de distribución (Roach 2016e). Son animales

coloniales que forman grupos de uno a tres machos adultos que viven con dos a cuatro veces más hembras. Los adultos y los juveniles viven en un sistema de madrigueras conocido como vizcacheras. Tienen un comportamiento coprófago. Pueden alterar la composición de las especies de plantas, la cobertura y la estructura vegetativa alrededor de los sistemas de madrigueras mediante el pastoreo selectivo (Spotorno & Patton 2015).

Dinomyidae

La única especie viviente es una de las más grandes de los roedores caviomorfos vivientes, con una masa que alcanza los 15 kg. Los dientes molariformes son tetralofodontes o pentalofoodontes, tienen superficies oclusales planas y coronas euhipsodontes (siguiendo la terminología de Mones, 1968).

Dinomys branickii (n=5) es conocida en los Andes desde el noroeste de Venezuela, las tres cordilleras andinas de Colombia, la vertiente oriental de los Andes y la cuenca occidental del Amazonas (Grimwood 1969). El rango de elevación en el que vive es de aproximadamente 250 a 3200 m.s.n.m., abarcando desde los márgenes occidentales de la selva baja amazónica hasta el bosque tropical montano en las pendientes de la cordillera de los Andes. El hábitat preferido de *Dinomys branickii* es la selva tropical perenne inundada estacionalmente, y habita de manera limitada a lo largo de los márgenes amazónicos de su área de distribución (Patton 2015). Mientras que la especie puede vivir en fragmentos de bosque, el factor limitante de abundancia y distribución es la disponibilidad en madrigueras adecuadas (Patton 2015). Poco se sabe sobre los hábitos naturales de *Dinomys branickii* (Roach 2017). Es activo de noche, descansando en cuevas o madrigueras en la base de los árboles (Saveedra-Rodríguez et al. 2012). Se alimenta de frutos, hojas y brotes de plantas (Eisenberg & Redford 1999; Lord 2000).

2.2.2.4. Octodontoidea

El grupo de histricognatos más diverso taxonómicamente, los octodontoideos comprenden el 70% de los géneros vivientes y más del 75% de las especies vivientes de Caviomorpha, con una densidad de especies concentradas dentro de los Bosques tropicales húmedos de la Amazonía y el Bosque atlántico (Upham & Patterson 2012).

Como se reconoce aquí, en América del Sur, la superfamilia está compuesta por cuatro familias: Abrocomidae, Echimyidae, Ctenomyidae y Octodontidae. Las cuatro familias están representadas en nuestra muestra.

Abrocomidae

A los miembros de esta familia se les llama "ratas chinchilla" porque su pelaje suave y exuberante se asemeja al de las chinchillas verdaderas (Chinchillidae). En general, se trata de animales de tamaño mediano a chico, similares a las ratas. La familia contiene dos géneros: *Abrocoma* (con 8 especies, Braun & Yeguas 2002) y *Cuscomys* (con dos especies, Emmons 1999a). Los Abrocomidae son poco conocidos desde un punto de vista taxonómico y ecológico. Presentan hileras de molariformes casi paralelas que se curvan ligeramente hacia el exterior por la parte posterior y dientes euhipsodontes. Los molariformes superiores tienen pliegues linguales y labiales simples (excepto el M3, que tiene un pliegue labial adicional) y un patrón oclusal en forma de "8". En esta muestra están representadas 2 especies de las 10 especies perteneciendo a esta familia.

Abrocoma bennettii (n=2) se encuentra en las laderas occidentales de los Andes, en un hábitat de matorral chileno mediterráneo (Guzmán & Siefield 2011; Roach 2016f). También se ha encontrado en matorrales agrícolas y ambientes ribereños (Valladares & Campos 2012).

Abrocoma cinerea (n=5) se encuentra en un hábitat montañoso, árido y en el Altiplano a más de 3700 m.s.n.m. Habita en terrenos rocosos, construyendo madrigueras en afloramientos de esquisto y en las bases de arbustos (Braun & Mares 2002). Se encuentra tanto en áreas no perturbadas como perturbadas, y habita fácilmente en paredes de piedra hechas por el hombre (Cortes et al. 2002; Patton & Emmons 2015b).

Ctenomyidae

La familia Ctenomyidae está constituida por el género viviente *Ctenomys*. La diferenciación de los ctenómidos implicó diversas adaptaciones a hábitats abiertos, especialmente los relacionados con la excavación y la vida subterránea (Reig & Quintana 1992; Verzi 2002; Verzi & Olivares 2006). Estas adaptaciones incluyeron la adquisición de la euhipsodancia y la simplificación oclusal, así como diferentes

especializaciones del esqueleto y de la morfología general (Verzi 2002). Los premolares y molares tienen forma de riñón, y el último molar tiene un tamaño reducido.

El género se distribuye desde el altiplano peruano, aproximadamente a 15° de latitud sur, hasta Tierra del Fuego, con especies representativas en Bolivia, Chile, Argentina, Paraguay, Uruguay y el suroeste de Brasil. La mayoría de las especies del género se encuentran en Argentina, en todas las provincias excepto en Misiones (Bidau 2006), y ocupan una gran diversidad de hábitats desde el nivel del mar hasta una elevación de casi 5000 m.s.n.m. Todas las especies de tuco-tucos comparten una morfología externa similar, adaptada a la vida subterránea. Sin embargo, existe diversidad en el tamaño corporal, desde las especies muy pequeñas como *Ctenomys talarum* con menos de 100 g (Medina et al. 2007) hasta las muy grandes, como *Ctenomys conoveri*, que pueden alcanzar los 1200 g (Anderson 1997).

El género *Ctenomys* es el más especioso de todos los roedores sudamericanos, con 63 especies reconocidas (siguiendo a Contreras et al. 2000; Azurduy 2005). Diez especies están representadas en nuestra muestra:

Ctenomys australis (n=6) habita la primera línea de dunas frente al Océano Atlántico en Necochea, Argentina (de Freitas 2016). Vive en hábitats de dunas de arena costeras con pastos de los géneros *Panicum* y *Poa* (Malizia et al. 1991; Comparatore et al. 1992). Sólo se encuentra a menos de 50 m de distancia de la costa. También se ha encontrado que esta especie habita en la segunda línea de dunas, y prefiere zonas de vegetación escasa y suelos profundos y arenosos. Poco se sabe de su biología o hábitos más allá de que es solitaria (de Freitas 2016).

Ctenomys azarae (n=9) se encuentra en Argentina en la vegetación psamófila, que se distribuye de forma dispersa (Bidau 2006).

Ctenomys fulvus (n=14) habita en suelos arenosos en llanuras desérticas con arbustos de creosota u otros arbustos desérticos, así como en bosques de ribera a lo largo de barrancos secos. Construye sistemas de madrigueras profundas a más de 25 cm por debajo de la superficie del suelo que mantiene temperaturas moderadas, incluso cuando la temperatura exterior llega a extremos (Bidau 2015).

Ctenomys haigi (n=5) vive en pastizales áridos y esteparios interrumpidos a intervalos irregulares por praderas húmedas conocidas como pantanos (Lacey & Wieczorek 2003). Aunque su hábitat principal es la Estepa patagónica, también se encuentra en la parte baja del Monte y en los Bosques templados valdivianos.

Ctenomys magellanicus (n=27) suele habitar en praderas abiertas de la estepa patagónica con una densa cobertura de pastos. Esta especie construye sistemas de madrigueras a 30 cm o más, bajo la superficie del suelo, y se alimenta de las raíces de pastos y arbustos (Bidau 2015, 2019).

Ctenomys opimus (n=5) se encuentra en la vegetación de la Puna andina. Se puede encontrar tanto en el hábitat primario como en el secundario. Es crepuscular y diurna. Este roedor se encuentra en suelos arenosos y gravosos, generalmente en laderas.

Ctenomys saltarius (n=7) habita en las laderas y valles del desierto del Monte. Es especialmente común en las llanuras de *Larrea* y en áreas con *Prosopis*, donde se alimenta de creosota y otros arbustos (Mares et al. 1981; Bidau 2015).

Ctenomys sylvanus (n=2) ha sido registrada en bosques húmedos y pastizales a 2000 y 4500 m.s.n.m. en la provincia de Jujuy. Ha sido capturada también en áreas planas con suelos profundos cerca de arroyos en la provincia de Salta. Las colonias se encuentran en áreas con suelos friables, no propensos a inundaciones. Se encuentra tanto en el hábitat primario como en el secundario, así como en áreas perturbadas y no perturbadas (Cook et al. 1990). Las poblaciones argentinas que fueron previamente reconocidas como *Ctenomys crater* son aquí reconocidas como *C. sylvanus* (Vivar 2017).

Ctenomys talarum (n=21) vive en hábitats herbáceos bien vegetados que tienen suelos más o menos arenosos y friables a arcillosos duros (Malizia & Busch 1991; Vassallo 1998). Habita un hábitat altamente variable, desde dunas de arena hasta pastizales interiores (Bidau 2015).

Ctenomys tucumanus (n=9) ocupa suelos profundos y húmedos en los límites de la ciudad de Tucumán (Ojeda 2019).

Echimyidae

La familia Echimyidae es la más diversa de las familias de roedores histricognatos de Sudamérica, tanto en lo que se refiere al número de taxones como a la variedad de planes corporales (véase, p. ej., Pérez et al. 2009; Fabre et al. 2012; Upham & Patterson 2012). La historia taxonómica de este grupo es muy compleja. Revisiones y análisis filogenéticos (Lara et al. 1996; Leite & Patton 2002; Carvalho & Salles 2004; Emmons 2005; Galewski et al. 2005; Iack- Ximenes et al. 2005a, b; Upham & Patterson 2012;

Fabre et al. 2012; Upham et al. 2013; Verzi et al. 2016; Courcelle et al. 2019) han aclarado en gran parte la sistemática de la familia.

La familia se divide actualmente en cuatro subfamilias. Los Capromyinae reúnen varias especies de jutías que se encuentran en algunas islas del Caribe (p. ej., Fabre et al. 2014; Courcelle et al. 2019). La nueva subfamilia Carterodontinae (Courcelle et al. 2019) es monoespecífica (*Carterodon sulcidens*). Estas dos subfamilias no se encuentran representadas en la muestra estudiada. La subfamilia Euryzygomatomyinae incluye a dos géneros con tendencia a la fosorialidad (*Euryzygomatomys* y *Clyomys*) así como al género terrestre y muy especioso *Trinomys*. Estos tres géneros estuvieron incluidos dentro de la familia Eumysopinae (o Heteropsomyinae, ver Patton & Reig 1989). La subfamilia Echimyinae se divide en dos tribus: los Echimyini y los Myocastorini. Los Echimyini reúnen 14 géneros de especies arborícolas. Estudios moleculares (Galewski et al. 2005; Opazo 2005; Rowe et al. 2010; Upham & Patterson 2012; Fabre et al. 2012; Upham et al. 2013) ubicaron a *Myocastor* como un representante de una cuarta subfamilia de los Echimyidae, pero Courcelle et al. (2019) lo incluyeron dentro los Echimyinae, con otros cuatro géneros. Los Euryzygomatomyinae y los Echimyinae están representados en la muestra estudiada.

Euryzygomatomyinae

Los géneros que forman esta subfamilia incluyen equímidos terrestres generalizados (*Trinomys*), y dos géneros que exhiben adaptaciones a la semifosorialidad (*Clyomys* y *Euryzygomatomys*). Todos los géneros se encuentran representados en la muestra. En esta muestra están representadas 8 especies de las aproximadamente 12 especies perteneciendo a esta subfamilia.

Clyomys laticeps (n=16) se encuentra en áreas abiertas del Cerrado, que presenta una gran complejidad estructural de hábitats (Bezerra & Bonvicino 2015). Es una especie colonial, con actividad diurna, confinada a las zonas de sabana y sus bordes (Marinho-Filho 2016).

Euryzygomatomys spinosus (n=23) se encuentra en los pastizales húmedos de los hábitats del Cerrado y de las pampas del estado de Minas Gerais, Brasil (Lacher & Alho 2001). También se encuentra en el bosque, en los bordes del bosque y en pastizales introducidos en el Bosque atlántico desde Espírito Santo hacia el sur hasta Argentina y Paraguay (Catzeflis et al. 2016). Esta especie se encuentra principalmente bajo

vegetación ribereña en bosques densos, pero es de hábitos generalistas. También puede habitar áreas de comunidades de vegetación alterada (Bonvicino & Bezerra 2015).

Trinomys dimidiatus (n=10) se encuentra en el bosque de Restinga, bosque primario y secundario (Bonvicino & Catzefflis 2016). Esta especie se encuentra regularmente en el interior relativamente abierto de los bosques clímax, particularmente en lugares húmedos cerca de cascadas (Pessôa et al. 2015).

Trinomys eliasi (n=8) se distribuye en poblaciones pequeñas y aisladas dentro de un área geográfica restringida de Brasil. Se trata de especies pequeñas, terrestres y solitarias, que son más comunes en la maleza densa y alrededor de árboles caídos y complejos de raíces de árboles (Emmons & Feer 1997). Habita preferentemente áreas boscosas, tanto bosques húmedos semidecíduos como siempre verdes (Tavares & Pessôa 2010; Pessôa et al. 2015).

Trinomys gratiosus (n=8) se encuentra en bosques lluviosos de crecimiento primario y secundario (Leite 2003). La especie ha sido registrada en el bosque clímax (Pessôa et al. 2015).

Trinomys iheringi (n=12) habita en áreas de bosque bajo. Los machos tienen un área de distribución más grande que las hembras, y a su vez, esta especie tiene un área de distribución más grande que la de la mayoría de las otras especies del género (Pessôa et al. 2015).

Trinomys setosus (n=12) está presente en todo tipo de bosques y sabanas en la costa atlántica de Brasil (Eisenberg & Redford 1999; Bonvicino & Catzefflis 2016).

Trinomys yonenagae (n=3) está restringida a una pequeña área en un hábitat de dunas arenosas semiáridas, caracterizado por una escasa cobertura vegetativa y sujeto a las condiciones macroclimáticas del bioma de Caatinga (Pessôa et al. 2015). Los individuos viven en sistemas de madrigueras auto-excavadas, la mayoría de las cuales están ubicadas en valles entre dunas de arena donde la vegetación es escasa (Santos & Lacey 2011; Pessôa et al. 2015). Los individuos de esta especie comparten madrigueras y probablemente son sociales (Santos & Lacey 2011).

Echimyinae

Echimyini - Esta tribu reúne géneros arborícolas. Dentro de los 14 géneros que son parte de esta tribu, seis están representados en la muestra. Varios géneros son muy poco conocidos desde un punto de vista ecológico, otros son raros y poco observados o tienen

un área de distribución muy restringida. En esta muestra están representadas 11 especies de las aproximadamente 42 especies perteneciendo a esta tribu.

Echimys chrysurus (n=4) es nocturna. Está presente en el bosque primario. Esta especie se encuentra en la cuenca oriental del río Amazonas y en la región guayanesa de Brasil, Guyana, Surinam y Guayana Francesa, al este del río Negro y al norte del río Solimões, y al este del río Xingu al sur del río Solimões (Fabre et al. 2016; Emmons et al. 2015).

Makalata didelphoides (n=18) prefiere el bosque tropical siempre verde estacionalmente inundado de tierras bajas (Eisenberg & Redford 1999) y es común en bosques secundarios (Patton et al. 2016a). Anida en árboles vacíos y se alimenta de semillas (Eisenberg & Redford 1999). Esta especie es solitaria. Son equímidos nocturnos, pero probablemente tienen un período de actividad crepuscular (Patton et al. 2015).

Makalata macrura (n=7) es probablemente adaptable a hábitats secundarios, en cualquier lugar donde haya un dosel cerrado; también se encuentra a lo largo de los bordes de los arroyos (Patton et al. 2016b). Típicamente se encuentra en el bosque lluvioso de tierras bajas y en llanuras de inundación estacionalmente inundadas de ríos (Emmons & Patton 2015).

Mesomys hispidus (n=21) está presente en bosques perennifolios y nublados bajos. Esta especie es más común alrededor de árboles caídos, en áreas perturbadas y alrededor de aldeas donde habitan balseros (Patton et al. 2000). Se considera que esta especie está muy extendida en el norte y el oeste de la Amazonía (Patton et al. 2000). Su rango de altitud va desde el nivel del mar hasta los 1000 m.s.n.m. (Orlando et al. 2003).

Phyllomys blainvillei (n=17) es nocturna y probablemente folívora (Leite 2003). Es estrictamente arborícola, y construye nidos de hojas en las cavidades de los árboles (Eisenberg & Redford 1999). Esta especie ocupa hábitats fragmentados en todo el noroeste de Brasil, principalmente en áreas aisladas de bosques semidecíduos (Leite & Loss 2016).

Phyllomys lundi (n=1) se encuentra en el bosque lluvioso siempre verde de crecimiento secundario, con un sotobosque denso. También se puede encontrar en bosques maduros talados selectivamente en suelos secos con un sotobosque escaso y una falta de límites discernibles entre los estratos forestales (Leite & Loss 2016).

Phyllomys medius (n=2) se encuentra principalmente a lo largo de la costa en áreas de bosque latifoliado siempre verde, pero se extiende hacia el oeste hasta los

bosques de araucarias en el estado de Paraná (Brasil). Los registros del área de distribución septentrional se encuentran por encima de los 1,000 m.s.n.m., mientras que los registros meridionales provienen de altitudes más bajas, lo que sugiere una preferencia por los climas más fríos (Leite & Loss 2016; Leite 2003; Emmons et al. 2002).

Phyllomys nigrispinus (n=5) habita en los bosques orientales (Emmons et al. 2002). La especie puede construir nidos con las hojas de los árboles (Eisenberg & Redford 1999). Esta especie se encuentra en el bosque latifoliado siempre verde y en el bosque semi-caducifolio (Leite & Loss 2016).

Phyllomys pattoni (n=7) se encuentra principalmente en bosques tropicales siempre verdes y está asociada con hábitats como manglares, desde el nivel del mar hasta los 1000 m.s.n.m. (Leite & Loss 2016; Leite 2003). Aparentemente prefiere bosques primarios y áreas con vegetación densa.

Dos géneros se encuentran particularmente asociados a los matorrales de bambú. *Dactylomys*, distribuido en bosques del fin de la vertiente centro-oriental andina, a lo largo de la selva baja de la cuenca amazónica, y bosques de galería en la sabana oriental del centro de Brasil, y *Kannabateomys* presente en la selva atlántica costera y montañosa de Brasil. Son roedores folívoros de tamaño moderado, de hábitos arborícolas. Los parches de bambú forman un componente dominante del hábitat y estos equímidos se alimentan principalmente de hojas y brotes de bambú (Emmons 1981). Los dientes molariformes son braquiodontes, con cuatro raíces.

Kannabateomys amblyonyx (n=16) habita principalmente en la selva costera atlántica, la selva tropical interior, el bosque húmedo de galería y los parches de bambú. A menudo se encuentran en matorrales de bambú en las cuencas hidrográficas y matorrales densos sin bambú en los pantanos (Emmons et al. 2015). Los individuos son solitarios o a menudo viven en pareja.

Dactylomys dactylinus (n=5) es una especie nocturna, fuertemente asociada con el bosque tropical perennifolio multistratal (Eisenberg & Redford 1999). El hábitat generalmente incluye matorrales de bambú y caña en los márgenes de la selva tropical estacionalmente inundada y de las tierras altas (Emmons et al. 2015).

Myocastorini - Esta tribu reúne un género arborícola (*Callistomys*), un género semiacuático (*Myocastor*), y tres géneros terrestres (*Hoplomys*, *Proechimys* y *Thrichomys*). Solo *Hoplomys* no fue incluido a la muestra estudiada por su escasa

representación en las colecciones. En esta muestra están representadas 9 especies de las aproximadamente 35 especies perteneciendo a esta tribu.

Callistomys pictus (n=1) es un habitante de los bosques lluviosos siempre verdes de tierras bajas. También se ha encontrado en plantaciones de cacao (Vaz 2002; Emmons et al. 2015).

Myocastor coypus (n=16) es un roedor de cuerpo grande, robusto y pesado. El promedio de la masa es de más de 5 kg. Los dientes molariformes, son planos y extremadamente hipsodontes, pero no euhipsodontes. *Myocastor coypus* es nativo de Chile y Argentina, y se extiende hacia el norte hasta Bolivia, Paraguay y Uruguay, y sur de Brasil, en hábitats de humedales dentro de una amplia gama de biomas, incluyendo el Chaco seco, la estepa patagónica, los pastizales de la pampa y los márgenes costeros. Los coipos habitan en arroyos de movimiento lento, lagos, pantanos de agua dulce y agua salobre. Su densidad en las pampas argentinas se asoció positivamente con el ancho de la llanura aluvial de los cursos de agua y los usos agrícolas de la tierra, y negativamente con la urbanización y los paisajes semiurbanos (Leggieri et al. 2011). *Myocastor coypus* rara vez se observa a más de 100 m de distancia de los ríos (Bertolino 2005). Se distribuye de forma irregular en toda su área de distribución.

Proechimys cuvieri (n=33) habita en tierras altas, o bosque pluvial de tierra firme, pero puede encontrarse también en bosques inundados o bosques secundarios de tierras altas y jardines abandonados (Patton & Leite 2015, Catzeflis & Patton 2016a). En la Guayana Francesa, las hembras mantienen áreas de distribución exclusivas, las áreas de distribución de los machos se superponen con las de las hembras; las áreas de distribución de los machos son más del doble de las de las hembras (Guillotin, 1982; Adler 2011).

Proechimys guyannensis (n=16) vive en bosques bien drenados de tierras bajas, a veces en bosques de galería, en áreas más abiertas. Es más común en los bosques primarios, pero se extiende a los bosques secundarios y otras comunidades perturbadas por el hombre. Podría ocurrir simpátricamente con *P. cuvieri* (Fabre et al. 2016). Este roedor es nocturno y principalmente frugívoro, pero también come semillas y hongos (Eisenberg & Redford 1999). Esta especie puede sobrevivir en el paisaje agrícola si hay alguna cubierta forestal (Catzeflis & Patton 2016b).

Proechimys longicaudatus (n=5) es un habitante común de la selva tropical decidua, pero también se encuentra en la sabana y en hábitats de pastizales cerca de áreas sombreadas como árboles o arbustos (Patton et al. 2016). Está presente tanto en

hábitats primarios como secundarios, y se ha reportado en montículos de termitas, así como en madrigueras de armadillos (Fabre et al. 2016). Hay poca información sobre su hábitat y ecología, pero la especie es el roedor más común en algunos bosques secos (Patton & Leite 2015).

Proechimys roberti (n=13) se encuentra en bosques bien drenados, bosques de galería de sabana (Bonvicino et al. 2002; Weksler 2016), a veces en bosques de ribera y de galería, pero más comúnmente en bosques primarios donde puede ser simpátrica con la rata espinosa de Cuvier (*P. cuvieri*). Algunos autores han sugerido que esta especie prefiere los hábitats con abundantes palmeras de babacú (Weksler 2016).

Proechimys semispinosus (n=8) se encuentra en bosques siempre verdes de tierras bajas de crecimiento primario y secundario (Roach & Naylor 2016). También se encuentra en bosques caducifolios, donde prefiere corredores ribereños y áreas bajas. Se desplaza a lo largo de troncos caídos o paredes viejas, pero no trepa a los árboles. Esta rata puede usar madrigueras durante el día, pero a menudo ocupa depresiones poco profundas debajo de los dormideros y troncos huecos, o en vegetación densa. Desempeña un rol significativo en la dispersión de semillas (Carvajal & Adler 2008).

Thrichomys apereoides (n=21) habita ambientes xéricos y rocosos en la Caatinga y el Cerrado, incluyendo hábitats modificados por el hombre en los que la especie puede ser una importante plaga agrícola (Fabre et al. 2016; Mares & Ojeda 1982; Moojen 1952; Streilein 1982a, b). Es una especie crepuscular (Eisenberg & Redford 1999).

Thrichomys pachyurus (n=15) habita en vegetación abierta en áreas cerradas y de transición, bordes de bosques y pastizales (Lacher 2016). Los individuos se encuentran en parches de bosque seco, incluyendo entre las agregaciones de palmas de *Attaleya phalerata*.

Octodontidae

La familia Octodontidae comprende un conjunto de roedores caviomorfos de tamaño mediano a pequeño endémicos del sur de Sudamérica. Octodontidae comprende 16 especies vivientes (de cuales diez están representadas en la muestra estudiada) agrupadas en seis géneros con hábitos de vida terrestre epígeo (*Octomys*), fosorial (*Octodontomys*, *Octodon*, *Tympanoctomys*, incluyendo *Pipanaoctomys* y *Salinoctomys*), semisubterráneo (*Aconaemys*) y completamente subterráneo

(*Spalacopus*) (Reig 1986, 1989; Ojeda et al. 1996; Gallardo et al. 2007; Lessa et al. 2008).

Las especies de octodóntidos se distribuyen en biomas de tierras abiertas áridas, en la región andina o en tierras bajas adyacentes, entre los 16°S de latitud en el suroeste de Bolivia, hasta los 43°S de latitud en el sur de Argentina y Chile (Contreras et al. 1987; Woods 1993; Hutterer 1994; Mares et al. 2000; Gallardo & Kirsch 2001; Verzi 2001; Gallardo et al. 2007, 2009). Los octodóntidos son especies de tamaño medio con una masa corporal que oscila entre 100 y casi 300 g. Los dientes molariformes son euhiposodontes, con un diseño oclusal en forma de “8” típico o modificado.

Todos los géneros están representados en nuestra muestra. Los géneros *Octomys* y especialmente *Tympanoctomys* son los roedores sudamericanos mejor adaptados a los ambientes desérticos (Mares 1975, 1993, 1997; Bozinovic & Contreras 1990; Ojeda et al. 1996, 1999; Díaz & Ojeda 1999; Ojeda & Tabeni 2009). *Spalacopus* (y *Aconaemys* en menor grado) es uno de los roedores subterráneos más especializados de la fauna sudamericana, con desarrollo independiente de una serie de atributos morfológicos altamente derivados que también se encuentran en los tuco-tucos (Reig 1970; Lessa et al. 2008; Morgan & Verzi 2011). En esta muestra están representadas 10 especies de las 14 especies perteneciendo a esta familia.

Aconaemys fuscus (n=1) habita en bosques de tierras altas y áreas arenosas planas con vegetación xerófila y dunas. Forma colonias de hasta siete individuos (Verzi et al. 2015).

Aconaemys porteri (n=6) habita en densos bosques de bambú y hayas. Viven en pequeños grupos en el sistema de madrigueras comunales (Verzi et al. 2015).

Aconaemys sagei (n=3) se encuentra en el bosque. Es una especie diurna, y es abundante en el pasto del racimo no pastoreado. Se adapta a un estilo de vida subterráneo, pero pasa una buena parte del tiempo en la superficie. Viven en madrigueras (Verzi et al. 2015).

Octodon bridgesi (n=6) es un especialista en vegetación densa, que se encuentra en áreas rocosas con arbustos densos (Verzi et al. 2015).

Octodon degus (n=6) habita ambientes semiáridos en la vertiente occidental de los Andes, a menudo encontrados en áreas abiertas cerca de las rocas (Verzi et al. 2015).

Octodontomys gliroides (n=16) vive en zonas secas andinas y subandinas y en áreas rocosas con vegetación herbácea. Cava madrigueras cortas y vive en cuevas rocosas (Verzi et al. 2015).

Octomys mimax (n=5) se asocia con áreas rocosas. Esta especie vive entre las rocas del Monte, en el noroeste de Argentina, a alturas inferiores a 800 m.s.n.m. Se sugiere que esta especie es solitaria (Verzi et al. 2015). Puede vivir en una zona de transición entre el Monte y una partición semiárida del Chaco (Sobrero et al. 2010). Registros recientes han identificados a la especie en matorrales de creosota (Campos & Giannoni 2014).

Spalacopus cyanus (n=11) ocupa una amplia gama de hábitats. Estos van desde pastizales de altitud en los Andes hasta sabanas de acacia y dunas de arena estabilizadas y pastizales arenosos en la costa (Torres-Mura & Contreras 1998). Es fosorial, colonial y crea una red de túneles interconectados para formar un sistema de madrigueras (Begall & Gallardo 2000; Patton et al. 2015).

El hábitat de *Pipanacoctomys aureus* (sinónimo de *Tympanoctomys aureus*) (n=3) consiste en matorrales perisalinos asociados a las salinas de Pipanaco (provincia de Catamarca, Argentina). Los arbustos bajos dominan el área y el sustrato se encuentra principalmente compuesto por arena con cantidades significativas de sal. Los animales están restringidos a una estrecha franja de hábitat vegetal halófilo que se encuentra entre la sal desnuda y los hábitats más típicos del desierto de Monte (Mares et al. 2000). Esta especie excava madrigueras en montículos en la base de los arbustos y múltiples individuos viven en estas madrigueras (Patton et al. 2015).

Tympanoctomys barrerae (n=5) habita en las cuencas salinas, dunas de arena y matorrales abiertos del Chaco y del Monte en el norte de la Patagonia. Es nocturna, solitaria y vive en sistemas complejos de madrigueras (Diaz et al. 2000).

2.2.3. Categorías alimentarias

Diversidad de la dieta entre los caviomorfos

Los roedores muestran una amplia gama de hábitos alimenticios. Algunos son estrictamente herbívoros, mientras que otros incluyen insectos, peces e incluso pequeños vertebrados terrestres en su dieta y se consideran omnívoros (p. ej., Emmons & Feer 1997; Eisenberg & Redford 1999; Nowak 1999). Para los caviomorfos, la herbivoría parece ser una estrategia de alimentación dominante, aunque el consumo de

insectos puede ser importante en algunas especies (p. ej., Emmons 1982; Mares & Ojeda 1982; Henry 1999).

Se recopilaron datos de la literatura derivados de observaciones de campo en informes etológicos publicados, análisis fecales y estudios de contenido estomacal en especímenes silvestres. Algunos taxones como por ejemplo *Phyllomys nigrispinus* y *Trinomys eliasi* son particularmente poco conocidos y se carece de datos dietarios completos.

¿Qué criterio para categorizar?

La textura de los microdesgastes dentarios refleja las propiedades físicas y biomecánicas de los productos consumidos. Por lo tanto, tuve en cuenta el contenido de sílice de las plantas (cuando se conocía), la especialización dietaria, así como las propiedades de los alimentos dietarios secundarios, a veces más difícil de procesar que los primarios, a fin de representar mejor el espectro de hábitos alimenticios de las especies muestreadas aquí. Cabe señalar que las amplias categorías alimentarias propuestas en trabajos previos que no se centraron en el estudio y la interpretación de los microdesgastes (p. ej., Nowak 1991; Ojeda et al. 2015) no se consideraron adecuadas para alcanzar los objetivos de este estudio. Lo mismo ocurre con las categorías utilizadas en el único trabajo sobre el microdesgaste de los molares de caviomorfos, publicado por Townsend & Croft (2008). Estos autores trabajaron a nivel genérico, incluyendo varios datos ecológicos de individuos alimentados en cautiverio, lo que no representa la dieta de los individuos silvestres. En el marco del estudio de la textura de los microdesgastes dentarios, las categorías alimentarias se basaron esencialmente en las características físicas (dureza, resistencia, abrasividad, etc.) de los elementos de la dieta, con la mejor definición posible.

Categorías alimentarias

Las especies estudiadas se agruparon en 11 categorías alimentarias tal como sigue (Tablas 2.2 a 2.5).

- Fruta-pasto

Esta categoría agrupa dos especies que consumen frutas y complementan su dieta con diversos elementos de vegetación (con preferencia de pastos). Las frutas y las plantas en ambientes xéricos son generalmente más duras e incluso pueden ser más abrasivas, ya que desarrollaron adaptaciones para limitar la pérdida de agua.

Dolichotis salinicola (también conocida como *Pediolagus salinicola*) es un habitante de madrigueras ocasional que consume frutos y vegetación verde con preferencia en herbáceas dicotiledóneas, pero que también consume pastos y arbustos (Mares et al. 1981; Rosati & Bucher 1992). Las proporciones de frutos (Cactaceae y Bromeliaceae), herbáceas, pasto y arbustos en la dieta varían estacionalmente (Rosati & Bucher 1995). Aunque las dietas de *D. salinicola* y *D. patagonum* incluyen los mismos elementos, varían en las proporciones consumidas (Chillo et al. 2010). Así, *D. patagonum* no se considera como dentro de esta categoría. Los especímenes estudiados fueron colectados principalmente en las provincias argentinas de Salta y La Rioja.

Octodontomys gliroides es fosorial. En Chile, se observó consumiendo vainas y semillas de *Acacia* en invierno, frutos de cactus en verano, y comiendo hojas y corteza de arbustos resinosos (Meserve 1978). En la provincia argentina de Jujuy, fue descrito como el primer eslabón activo de la cadena trófica local (Panarello y Fernández 2002). Tiene una dieta rica en celulosa. Su dieta cambia de cactus en invierno a una mezcla de especies a metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) con una proporción de hasta el 30% de gramíneas durante el verano (Muñoz-Pedreros 2000; Panarello and Fernández 2002). Puede utilizar tejidos de cactus para satisfacer las necesidades de agua (Meserve 1978). Los ejemplares estudiados fueron colectados en la provincia de Jujuy (Argentina).

- Fruta-insecto

Esta categoría reúne a las especies de frugívoros que incluyen insectos en su dieta en proporciones importantes. Desde orugas de cuerpo blando hasta escarabajos de cuerpo duro, los insectos tienen propiedades físicas muy variadas, que pueden causar diferentes tipos de desgaste (Strait 1993). Además, incluso los insectos considerados "duros" (altamente esclerotizados) no comparten las mismas propiedades que las semillas.

Mesomys hispidus es arborícola y vive en el dosel. Consume insectos y pulpa de fruta (Wilson et al. 2016). No se conocen muchos detalles sobre su dieta. Los especímenes estudiados fueron colectados en los bosques húmedos de Guayana Francesa.

Proechimys cuvieri se encuentra más estudiado. Esta especie es terrestre. En la Guayana Francesa, hasta un 30% de su dieta está compuesta por insectos. Por lo demás, comen frutas y semillas, con una mayor proporción de pulpa de fruta que de semillas (Guillotin 1982; Bongers et al. 2001).

Los especímenes estudiados de ambas especies fueron colectados en la Guayana Francesa.

- Fruta-hoja

Esta categoría incluye especies conocidas como frugívoras pero que incluyen una gran proporción (la mayoría en algunos casos) de hojas de dicotiledóneas u hongos micorrízicos en su dieta. De hecho, la composición de los esporocarpios y esporas de hongos, incluyendo la quitina y mostrando una alta resistencia a la deformación (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson 1994) se aproxima a las propiedades de las hojas. Las hojas de dicotiledóneas no son duras, pero son resistentes, ya que requieren un esfuerzo de molienda para romperlas.

Cuniculus paca es frecuentemente categorizada como consumidor de fruta-hoja (Townsend & Croft 2008; Ojeda et al. 2015). En la Guayana Francesa, Feer et al. (2001) clasificaron a la paca como consumidora de pulpa de fruta. *Cuniculus paca* consume principalmente frutos caídos y completan su dieta con hojas, nueces y semillas (Emmons & Feer 1990; Townsend & Croft 2008). La vegetación herbácea representa una proporción muy baja de su dieta. La paca es oportunista y es incapaz de abrir la cáscara dura de los frutos. Por lo tanto, consume pericarpios más blandos (Pérez 1992). Su dieta es frugívora y puede ser un importante distribuidor de semillas (Eisenberg & Redford 1999). Los especímenes fueron colectados en el Bosque atlántico de la provincia de Misiones (Argentina).

Dinomys branickii es un consumidor de frutos de palma y otros frutos, tallos y hojas tiernas (Eisenberg 1989). Prefiere alimentos con alto contenido de fibras y bajo contenido de grasa. La pacarana incluye en su dieta follaje y rizomas de helechos,

Tabla 2.2: Detalles de las especies que pertenecen a las categorías "fruta-hoja", "fruta-insecto" y "fruta-pasto". Los hábitos siguen Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Cuniculus paca</i> Aguti paca / Lowland Paca	Cuniculidae	T	frutos caídos (principalmente), no es capaz de abrir frutos de cáscara dura, consume pericarpios blandos, semillas, ramoneador ocasional	fruta-hoja
<i>Dinomys branickii</i> Pacarana / Branick's giant rat	Dinomyidae	T	fruta de palma y otros, hojas y brotes (principales componentes de la dieta)	fruta-hoja
<i>Chaetomys subspinosus</i> Puercoespín espinoso / Broomstraw-spined Porcupine	Erethizontidae	A	especialista de hojas de Fabaceae (alto contenido de proteínas y fibras), incluye frutos de cacao	fruta-hoja
<i>Echimys chrysurus</i> Rata de cara blanca / White-faced Tree Rat	Echimyidae	A	frutos y quizás hojas (planta C3) e insectos	fruta-hoja
<i>Proechimys guyannensis</i> Rata espinosa de Guayana / Cayenne Spiny Rat	Echimyidae	T	principalmente frugívoras, pero consume también hongos micorrízicos	fruta-hoja
<i>Myocastor coypus</i> Coipo / Coypu	Echimyidae	S-A	vegetación suculenta, vegetación acuática (referentemente), frutos, incluye caracoles y moluscos acuáticos de forma oportunista	fruta-hoja
<i>Mesomys hispidus</i> Rata espinosa de Ferreira / Ferreira's Spiny Tree Rat	Echimyidae	A	frutos (preferencia por la pulpa), insectos	fruta-insecto
<i>Proechimys cuvieri</i> Rata espinosa de Cuvier / Cuvier's Spiny Rat	Echimyidae	T	fruta y semillas (66%), insectos (30%)	fruta-insecto
<i>Dolichotis salinicola</i> Conejo de los palos / Chacoan Mara	Caviidae	T	frutos y vegetación con preferencia por pasto sobre arbustos	fruta-pasto
<i>Octodontomys gliroides</i> Chozchori / Mountain Degu	Octodontidae	F	frutos de cactus (verano), semillas y vainas de Acacia (invierno), pasto	fruta-pasto

arbustos y árboles (White & Alberico 1992). Las hojas (42-48%) y los tallos (36%) representan la mayor parte de su dieta (Wilson et al. 2016).

El eretizontido *Chaetomys subspinosus* tiene una dieta altamente especializada que incluye hojas de árboles y frutos (Patton et al. 2015). Tiene una preferencia por las hojas de Fabaceae que son ricas en proteínas y fibras (Wilson et al. 2016) y los frutos de cacao (Emmons & Feer 1990). Los especímenes estudiados fueron colectados en el estado de Bahía en Brasil.

Echimys chrysurus es definida como un folívoro-frugívoro con preferencia por plantas C3 y completa su dieta con algo de insectos (Bongers et al. 2001; Fabre et al. 2016). Los especímenes fueron colectados en varias localidades del bosque húmedo de las Guayanas, en Guayana Francesa.

Proechimys guyannensis es principalmente frugívora (Emmons & Feer 1990; Townsend & Croft 2008; Fabre et al. 2016) e incluye también proporciones importantes semillas y hongos (Catzeflis & Patton 2016b), más precisamente micorrizas arbusculares ("arbuscular mycorrhizal fungi", generalmente abreviados como AMF; Janos et al. 1995; Mangan & Adler 1999). Mangan y Adler (2002) mostraron que la mayoría de los AMF consumidos por *Proechimys* son esporocarpios. Todos los especímenes fueron colectados en la localidad de Cacao (municipalidad de Roura), en la Guayana Francesa.

Myocastor coypus es categorizada como consumidora de frutos y hojas (Townsend & Croft 2008). Su dieta incluye variados tipos de vegetación, como plantas suculentas o acuáticas, con una preferencia por la segunda (Borgna et al. 2000; Colares et al. 2010), frutos y también, con baja frecuencia, caracoles y moluscos acuáticos de manera oportunista (Eisenberg 1989; Woods et al. 1992; Patton et al. 2015; Wilson et al. 2016). Los especímenes estudiados fueron colectados en la provincia de Buenos Aires (Argentina).

- Fruta-semilla

Esta categoría agrupa las especies que consumen frutas y semillas en proporciones altas. Las frutas y las semillas son elementos con propiedades físicas muy variables (de duros a blandos, p. ej., Vogel et al. 2014). El impacto de las semillas en el desgaste del esmalte depende también del tamaño de las semillas consumidas y de cómo fueron

extraídas de su exocarpio. Las especies de esta categoría pueden procesar el exocarpio con sus incisivos, lo que reduce el impacto de este material duro en los molares.

Los agutíes y acuchíes se clasifican a veces como consumidores de fruta-hoja. Sin embargo, las cinco especies del género *Dasyprocta* estudiadas son conocidas como consumidoras de frutos y semillas en proporciones importantes (Wilson et al. 2016). *Dasyprocta azarae* muestra una preferencia por la pulpa de los frutos de palma y complementa su dieta con una baja proporción de hojas (Patton et al. 2015; Wilson et al. 2016). La mitad de los especímenes fueron colectados en el Bosque atlántico del Alto Paraná en la provincia de Misiones (Argentina) y la otra mitad fueron colectados en el Cerrado del estado de Goiás (Brasil). *Dasyprocta fuliginosa* completa su dieta con hojas y nueces (Emmons & Feer 1990). Los especímenes fueron colectados en el estado de Amazonas (Brasil). *Dasyprocta leporina* se alimenta de más del 80% de pulpa de fruta y semillas (Dubost 1988; Henry 1999; Feer et al. 2001), por lo que consideramos a esta especie como dentro de la categoría "fruta-semilla". Algunos especímenes fueron colectados en Guayana Francesa y otros en el Bosque atlántico del Serra do Mar, en el estado de Rio de Janeiro (Brasil) y los últimos en el Bosque atlántico de los estados de Minas Gerais y Espírito Santo (Brasil). *Dasyprocta prymnolopha* prefiere los frutos más que las semillas y consume *Hortia brasiliana*, entre otras especies (Eisenberg 1989; Patton et al. 2015). Todos los especímenes fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil). *Dasyprocta punctata* se alimenta de palma (*Attalea butyraceae*) y es un importante dispersor de semillas (Wright & Duber 2001). La dieta consiste principalmente en semillas y frutos; incluye pequeñas cantidades de material vegetal y hongos cuando el suministro de fruta es bajo. Cuando el alimento es abundante, muestra un comportamiento de dispersión, un rasgo compartido entre todos los agutíes (Wilson et al. 2016). Debido a que no todas las semillas son recuperadas, *D. punctata* es un importante dispersor de semillas para un número de especies de árboles incluyendo Guapinol (*Hymenaea courabil*; Hallwachs 1986). Los especímenes fueron colectados en varios departamentos bolivianos (Beni, Santa Cruz y Cochabamba) y las provincias de Jujuy y Misiones (Argentina). *Myoprocta acouchy* consume también frutos y semillas en proporciones importantes y es categorizado dentro de los consumidores de "fruta-semilla" (Feer et al. 2001). Tres especímenes fueron colectados en los Bosques húmedos de Guayana Francesa y los otros fueron colectados en los Bosques húmedos entre los ríos Uatuma y Trombetas, en el estado de Amazonas (Brasil).

Las seis especies de *Trinomys*, también consumen principalmente frutas y semillas (Bergallo & Magnusson 1999; Brito & Figueiredo 2003; Mello et al. 2015; Patterson 2016; Roach & Naylor 2016), incluyendo insectos de manera oportunista. *Trinomys iheringi* tiene preferencia por las semillas de *Astrocaryum aculeatissimum* y, al contrario de las otras especies, incluye raramente insectos en su dieta, incluso durante los períodos en los que los frutos escasean (Galetti et al. 2015). *Trinomys yonenagae* consume de forma exclusiva semillas de *Eugenia* sp. (Fabre et al. 2016). Los especímenes de esta última especie fueron colectados en el estado de Bahía (Brasil). Los especímenes de *T. setosus* fueron colectados en los Bosques interiores de Pernambuco del estado de Sergipe (Brasil). Las otras especies fueron capturadas en los Bosques atlánticos del Serra do Mar de los estados de Sao Paulo (*T. iheringi*) y Rio de Janeiro (Brasil) (las restantes).

Proechimys longicaudatus, *P. roberti* y *P. semispinosus* consumen principalmente frutos y semillas (Fabre et al. 2016). *Proechimys longicaudatus* completa su dieta con hojas, AMF e insectos de manera oportunista (Emmons & Feer 1990). *Proechimys semispinosus* tiene preferencia por las semillas de largo tamaño y las nueces de palma (Fabre et al. 2016). Los especímenes de esta última especie fueron colectados en los Bosques húmedos entre los ríos Madeira y Tapajós en los estados de Amazonas y Rondônia (Brasil). Los especímenes de *P. roberti* fueron colectados en el Cerrado del estado de Goiás (Brasil) y los especímenes de *P. longicaudatus* fueron colectados en el Cerrado del estado de Goiás y el Pantanal en el estado de Mato Grosso (Brasil).

Thrichomys pachyurus consume tanto mesocarpio como semillas de los frutos de palma (Patton et al. 2015; Fabre et al. 2016). Todos los especímenes fueron colectados en el Pantanal del estado de Mato Grosso (Brasil).

Dolichotis patagonum es descrita como un herbívoro por algunos autores (Kufner & Duranona 1991), aunque consume frutos, particularmente los de *Prosopis*, y no solo pastos y arbustos. Las especies más consumidas son las de los géneros *Chloris*, *Pappophorum* y *Trichloris* entre las monocotiledóneas (pasto) y las de los géneros *Atriplex*, *Lycium* y *Prosopis* entre las dicotiledóneas perennes. Si bien *D. patagonum* es a menudo descrito como un pastador, su dieta es más comparable a un ramoneador (Puig et al. 2010). La inclusión a su dieta de frutos, además de las otras partes aéreas de las plantas (tallos, hojas, corteza, etc.), demuestra un comportamiento oportunista respecto de los recursos alimentarios (Campos et al. 2001a). La necesidad de reflejar

Tabla 2.3: Detalles de las especies que pertenecen a las categorías "fruta-semilla". Los hábitos siguen Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Dolichotis patagonum</i> Mara patagónica / Patagonian Mara	Caviidae	T	frutos y vegetación con preferencia por pasto sobre arbustos, oportunista	fruta-semilla
<i>Dasyprocta azarae</i> Agutí de Azara / Azara's Agouti	Dasyproctidae	T	frutos y semillas (con preferencia por la pulpa de los frutos de palma), hojas	fruta-semilla
<i>Dasyprocta fuliginosa</i> Agutí negro / Black Agouti	Dasyproctidae	T	frutos y semillas (principalmente), nueces y hojas	fruta-semilla
<i>Dasyprocta leporina</i> Agutí brasileño / Red- rumped Agouti	Dasyproctidae	T	frutas y semillas (84% de la dieta), nueces (acaparador y dispersor), y hojas como alimento de respaldo	fruta-semilla
<i>Dasyprocta prymnolopha</i> Agutí de caderas negras / Black-rumped Agouti	Dasyproctidae	T	frutos y semillas (principalmente), nueces y hojas	fruta-semilla
<i>Dasyprocta punctata</i> Agutí centroamericano / Central American Agouti	Dasyproctidae	T	frutos, semillas, cotiledones de semillas con adición de hongos, flores, y raramente hojas	fruta-semilla
<i>Myoprocta acouchy</i> Acouchi rojo / Red Acouchy	Dasyproctidae	T	frutos, semillas, cotiledones de semillas y nueces	fruta-semilla
<i>Makalata didelphoides</i> Rata arborícola amazónica / Red-nosed Armored Tree Rat	Echimyidae	A	principalmente frutos y semillas no maduras (amplia variedad de especies), completa su dieta con hojas	fruta-semilla
<i>Makalata macrura</i> Rata arborícola amazónica de larga cola / Long-tailed Armored Tree Rat	Echimyidae	A	folívoro	fruta-semilla
<i>Clyomys laticeps</i> Rata espinosa de cabeza ancha / Broad-headed Spiny Rat	Echimyidae	S-F	muy especializado en monocotiledóneas y consumidor de semillas de palma (<i>Attalea geraensis</i> y <i>Syragrus petrea</i> ; dispersor de semillas)	fruta-semilla

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Proechimys longicaudatus</i> Rata espinosa de cola larga / Long-tailed Spiny Rat	Echimyidae	T	frutos, semillas, completa su dieta con hongos micorrízicos y hojas e insectos	fruta-semilla
<i>Proechimys roberti</i> Rata espinosa de Roberto / Roberto's Spiny Rat	Echimyidae	T	frutos, semillas, completa su dieta con hongos micorrízicos, hojas e insectos	fruta-semilla
<i>Proechimys semispinosus</i> Rata espinosa de Tomes / Tomes's Spiny Rat	Echimyidae	T	frutos, semillas (largas, y nueces de palma), completa su dieta con hongos micorrízicos, hojas e insectos	fruta-semilla
<i>Trichomys pachyurus</i> Punaré paraguayo / Paraguayan Punaré	Echimyidae	T	frutos de palma (ambos mesocarpo y semillas)	fruta-semilla
<i>Trinomys dimidiatus</i> Rata espinosa de Rio de Janeiro / Rio de Janeiro Spiny Rat	Echimyidae	T	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla
<i>Trinomys eliasi</i> Rata espinosa de Elias / Elias's Spiny Rat	Echimyidae	T	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla
<i>Trinomys graciosus</i> Rata espinosa atlántica grácil / Gracile Atlantic Spiny Rat	Echimyidae	T	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla
<i>Trinomys iheringi</i> Rata espinosa de Ihering / Ihering's Spiny Rat	Echimyidae	T	frutas, semillas (acaparador- dispersor, Arecaceae), quizás insectos	fruta-semilla
<i>Trinomys setosus</i> Rata Atlántica de espinas elegantes / Elegant-spined Atlantic Spiny rat	Echimyidae	T	principalmente frutos y consumidor oportunista de insectos y semillas	fruta-semilla
<i>Trinomys yonenagae</i> Rata espinosa de Yonenaga / Torch-tail Spiny Rat, Yonenaga's Spiny Rat	Echimyidae	T	exclusivamente semillas de <i>Eugenia</i> sp.	fruta-semilla
<i>Octomys mimax</i> Vizcacha del Monte / Viscacha Rat	Octodontidae	T	frutos y hojas de <i>Prosopis</i> sp. (principalmente) pero incluye también <i>Larrea</i> , semillas e artrópodos	fruta-semilla

este oportunismo en cuento a las características físicas diversas de los elementos de la dieta, motiva su inclusión en la categoría "fruta-semilla". Los especímenes de *D. patagonum* fueron colectados en varias provincias argentinas: Buenos Aires, Catamarca, La Pampa, La Rioja, San Juan, San Luis y en la Patagonia argentina.

Makalata didelphoides consume principalmente frutos y semillas no maduros (amplia variedad de especies de manglares y bosques húmedos), y completa su dieta con hojas (Charles-Dominique et al. 1981; Feer et al. 2001; Fabre et al. 2016). Los especímenes fueron colectados en los Bosques húmedos de Guayana Francesa y la Caatinga del estado de Ceará (Brasil). *Makalata macrura* es más folívora que *M. didelphoides* (Fabre et al. 2016) pero su dieta permite incluirla dentro de la categoría "fruta-semilla". Los especímenes de *M. macrura* fueron colectados en los Bosques húmedos entre los ríos Japurá-Solimoes-Negro en el estado de Amazonas (Brasil).

Clyomys laticeps es muy especializada. Esta especie es un consumidor y dispersor de semillas de palmera de las especies *Attalea geraensis* y *Syragrus petrea* (Marinho-Filho 2016) y consume también monocotiledóneas. Los especímenes estudiados fueron colectados en el Cerrado de los estados de Mato Grosso y Goiás en Brasil.

Octomys mimax consume principalmente frutos, semillas y hojas de *Prosopis* (Fabaceae) pero incluye también *Larrea* (Zygophyllaceae). Su dieta es completada con cactus y artrópodos de forma oportunista (Sobrero et al. 2010). Todos los especímenes fueron colectados en el Alto Monte de la provincia de San Juan (Argentina).

- Pasto-hoja

Esta categoría reúne las especies que consumen de forma exclusiva o casi-exclusiva vegetación monocotiledónea como dicotiledónea (herbáceas y arbustos).

Si Townsend y Croft (2008) incluyeron tanto *Cavia aperea* como *Hydrochoerus hydrochaeris* en la categoría de "pasto-hoja", aquí solo se considera a *H. hydrochaeris* como consumidor de "pasto-hoja" (*Cavia aperea* se asocia a otra categoría en este trabajo, ver más abajo). De hecho, *H. hydrochaeris* consume pastos, una alta proporción de juncos (Quintana et al. 1998) y a veces consume partes de arbustos (Macdonald 1981; Mones & Ojasti 1986; Wilson et al. 2016) que difieren en el contenido de biosílice (Piperno 1988; Prychid et al. 2003), mientras que *C. aperea* prefiere los pastos (Rood 1972; Guichón & Cassini 1998) que tienen un alto contenido de sílice, pero se

alimenta también de inflorescencias de pasto, incluyendo pequeños elementos duros en su dieta lo que le acerca a otra categoría. Los especímenes de *H. hydrochaeris* fueron colectados en parte en los Bosques atlánticos del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil) y en la Pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires (Argentina).

Abrocoma bennetti consume pastos, dicotiledóneas herbáceas, como *Chenopodium* sp., arbustos y semillas, como por ejemplo de *Acacia caven* (Wilson et al. 2016). Los dos especímenes estudiados fueron colectados en Chile.

Galea leucoblephara consume hojas de arbustos de *Lepidophyllum* y *Baccharis* (Asteraceae) y las gramíneas *Stipa* y *Festuca* (Wilson et al. 2016). Los especímenes estudiados fueron colectados en las provincias de Buenos Aires, La Pampa y Salta (Argentina) en la Pampa húmeda y el Chaco seco. *Galea spixii* es conocida con menos detalles y es descripta como una especie consumidora de varias especies de pastos y de vegetación baja (Wilson et al. 2016). Los especímenes de *G. spixii* fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil).

Lagidium viscacia consume pastos y diversos tipos de arbustos (hasta 24 especies diferentes). Cuando las condiciones son difíciles, *L. viscacia* prefiere brotes y corteza más que plantas secas (Bernal 2016c; Wilson et al. 2016). Los especímenes de esta especie fueron colectados principalmente en el Monte de las provincias de La Rioja, pero también de Catamarca y San Juan (Argentina). Cuatro especímenes fueron colectados en la Puna andina, en la provincia de Jujuy (Argentina). *Lagidium peruanum* incluye además cactus en su dieta (Spotorno & Patton 2015). Los especímenes estudiados fueron colectados principalmente en Perú pero también en Bolivia.

Lagostomus maximus es un pastador y consume también dicotiledóneas herbáceas y hojas de arbustos (Pereira et al. 2003; Spotorno & Patton 2015). Por ejemplo, en La Pampa, *L. maximus* consume hojas de 13 especies de monocotiledóneas, 27 especies de dicotiledóneas herbáceas y 11 especies de arbustos (Jackson et al. 1996). Los especímenes de *L. maximus* estudiados fueron colectados en el Espinal de la provincia Entre Ríos (Argentina) y la Pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires (Argentina).

Microcavia australis es una especie herbívora y se alimenta, en orden de preferencia, de hojas, pastos, brotes, yemas, frutos y a veces corteza (Rood 1970). No es muy especializada. La dieta de *M. shiptoni* no es conocida en detalle, pero se supone que es similar a la de *M. australis*. Los especímenes de *M. australis* fueron colectados en el Monte de la provincia de La Rioja (Argentina) y la Pampa húmeda de la provincia

de Buenos Aires (Argentina) mientras que los especímenes de *M. shiptoni* fueron colectados en el Chaco seco de la provincia de Salta (Argentina).

- Pasto-raíz

Esta categoría incluye especies cuya dieta se compone de una parte importante de elementos vegetales subterráneos (tubérculos, raíces, etc.) y es completada por hojas de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Las especies que representan esta categoría de dieta especializada son todas subterráneas. Esto significa que no solamente cavan, sino que también pasan la mayor parte de su vida bajo la tierra. Este modo de vida, y el consumo de raíces y tubérculos, puede incluir geofagia, un comportamiento que puede impactar la textura de los microdesgastes.

Las diez especies estudiadas de *Ctenomys* comparten una dieta compuesta de pasto y a veces de especies de plantas de dicotiledóneas, con la especificidad de consumir no solamente las partes aéreas de las plantas sino también de las partes enterradas (Rosi et al. 2005; Bidau 2015; de Freitas 2016). El grado de preferencia por las partes bajo tierra difiere de una especie a la otra. Por ejemplo, *C. talarum* prefiere las partes de encima del suelo (Justo et al. 2003). Al contrario, *C. opimus* (Pearson 1959; Mares et al. 1981) y *C. magellanicus* prefieren las partes bajo tierra (Bidau 2015, 2019). Todos los individuos de las especies de *Ctenomys* fueron colectados en Argentina. Los especímenes de *C. magellanicus* fueron colectados en la Isla Grande de Tierra del Fuego. Los especímenes de *C. azarae* fueron colectados en el Espinal de la provincia de La Pampa. Los especímenes de *C. australis* y *C. talarum* fueron colectados en la Pampa Húmeda de la provincia Buenos Aires. Los especímenes de *C. tucumanus* fueron colectados en las Yungas andinas del sur de la provincia de Tucumán. Los especímenes de *C. saltarius* fueron colectados en el Monte de la provincia de Salta y los de *C. sylvanus* y *C. opimus* fueron colectados en la Puna de las provincias de Salta y Jujuy. Los especímenes de *C. haigi* fueron colectados en el Monte y las Estepas patagónicas las provincias de Neuquén y Chubut. Finalmente, los especímenes de *C. fulvus* fueron colectados en el Monte y las Estepa andina meridional de las provincias de Catamarca, La Rioja y San Juan.

Tabla 2.4: Detalles de las especies que pertenecen a las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla". Los hábitos siguen Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Galea leucoblephara</i> Cuis moro / Common Yellow-toothed Cavy	Caviidae	T	hojas de arbustos (Asteraceae) y gramíneas <i>Stipa</i> y <i>Festuca</i>	pasto-hoja
<i>Galea spixii</i> Cuis moro de Spix / Spix's Yellow-toothed Cavy	Caviidae	T	pastos y vegetación baja	pasto-hoja
<i>Microcavia australis</i> Cuis / Southern Mountain Cavy	Caviidae	S-F	hojas y pastos (principalmente) brotes, frutos y flores	pasto-hoja
<i>Microcavia shiptoni</i> Cuis andino / Shipton's Mountain Cavy	Caviidae	T	hojas y pastos, vegetación baja	pasto-hoja
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> Carpincho / Capybara	Caviidae	S-A	pastos, juncos, vegetación acuática, ocasionalmente hojas de los arbustos	pasto-hoja
<i>Lagidium peruanum</i> (sin. <i>L. viscacia</i>) Vizcacha montesa del Norte / Northern Mountain Viscacha	Chinchillidae	T	vegetación varias, cactus, pastos	pasto-hoja
<i>Lagidium viscacia</i> Vizcacha montesa del Sur / Southern Mountain Viscacha	Chinchillidae	T	pastos, vegetación varias, prefiere brotes y corteza sobre plantas secas	pasto-hoja
<i>Lagostomus maximus</i> Vizcacha común / Plains Viscacha	Chinchillidae	F	pastos, dicotiledónea herbácea y hojas de arbustos (en La Pampa, consume hojas de 13 especies de monocotiledóneas, 27 especies de dicotiledóneas herbáceas y 11 especies de arbustos)	pasto-hoja
<i>Abrocoma bennetti</i> Rata chinchilla de Bennett / Bennett's Chinchilla Rat	Abrocomidae	T	pastos, dicotiledóneas herbáceas, arbustos, semillas	pasto-hoja
<i>Ctenomys australis</i> Tuco-tuco del sur / Dune Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	pastos (hasta 97%), raíces, corteza	pasto-raíz
<i>Ctenomys azarae</i> Tuco-tuco pampeano / Azara's Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	pastos (preferencia por vegetación aérea), raíces, corteza	pasto-raíz
<i>Ctenomys fulvus</i> Tuco-tuco de Atacama / Long- tailed Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	pastos y hojas de <i>Larrea</i> , raíces, corteza	pasto-raíz

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Ctenomys haigi</i> Tuco-tuco patagónico / Patagonian Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	raíces y pastos disponibles	pasto-raíz
<i>Ctenomys magellanicus</i> Tuco-tuco de Magallanes / Magellanic Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	raíces de varias especies de pastos y arbustos	pasto-raíz
<i>Ctenomys opimus</i> Tuco-tuco tojo / Andean Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	preferencia por raíces y partes de plantas bajo tierra, raramente por encima del suelo	pasto-raíz
<i>Ctenomys saltarius</i> Tuco-tuco salteño / Salta Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	pasto, creosota y otros arbustos (partes bajo y sobre tierra)	pasto-raíz
<i>Ctenomys sylvanus</i> (sin. <i>C. frater</i>) Tuco-tuco forestal / Forest Tuco-tuco	Ctenomyidae	S	herbívoro, tubérculos y raíces bajo tierra	pasto-raíz
<i>Ctenomys talarum</i> Tuco-tuco de los talas / Talas Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	partes bajo y sobre el suelo de varias plantas, con preferencia por pastos	pasto-raíz
<i>Ctenomys tucumanus</i> Tuco-tuco de Tucumán / Tucumán Tuco- tuco	Ctenomyidae	S	partes bajo y sobre el suelo de varias plantas, con preferencia por pastos	pasto-raíz
<i>Spalacopus cyanus</i> Coruro	Octodontidae	S	vegetación bajo y sobre el suelo, hojas de <i>Convolvulus</i> sp.	pasto-raíz
<i>Cavia aperea</i> Cuis común / Brazilian Guinea pig	Caviidae	T	pastos (más de 80%) e inflorescencias de pastos (semillas), preferencia por <i>Lolium</i> sp.	pasto- semilla
<i>Chinchilla chinchilla</i> Chinchilla de cola corta / Short- tailed Chinchilla	Chinchillidae	S-F	pastos (preferencia) y parte aérea de los arbustos	pasto- semilla
<i>Chinchilla lanigera</i> Chinchilla de cola larga / Chilean Chinchilla	Chinchillidae	S-F	amplio rango de especies vegetales, en predominio de pastos (suculentas en verano, elige plantas con mucha fibra y menos lignina)	pasto- semilla
<i>Aconaemys fuscus</i> Tunduco común / Chilean Rock Rat	Octodontidae	S	pasto, nueces de <i>Araucaria</i> , elementos bajo tierra	pasto- semilla

Spalacopus cyanus consume vegetación baja y aérea (Verzi et al. 2015; Wilson et al. 2016). Dentro de las especies de plantas consumidas se encuentran hojas de *Convolvulus* sp., tubérculos de especies de *Libertia* (Iridaceae) y de *Leucocoryne* (Amaryllidaceae), y bulbos de *Rodophiala* (Amaryllidaceae) y *Dioscorea* (Dioscoreaceae) (Reig 1970; Torres-Mura & Contreras 1998; Begall & Gallardo 2000). Los especímenes estudiados fueron colectados en Chile.

- Pasto-semilla

Esta categoría incluye los consumidores de monocotiledóneas (pastos) que también consumen semillas de pequeño tamaño. Ya fue demostrado que la inclusión de pequeños elementos duros a una dieta de tipo pastador cambia de forma significativa las texturas de microdesgastes (Ramdarshan et al. 2016).

Cavia aperea prefiere consumir pastos (Rood 1972; Guichón & Cassini 1998), que tienen un alto contenido de sílice endógeno o fitolitos (Piperno 1988). Los cuisés también se alimentan de inflorescencias de pasto, incluyendo pequeños elementos duros en su dieta. Los especímenes de *C. aperea* fueron colectados predominantemente en la Pampa húmeda de las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos (Argentina) y en menor grado en los Bosques atlánticos del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil).

Ambas especies de ratas chinchillas, *C. chinchilla* y *C. lanigera*, consumen un amplio rango de especies vegetales con una preferencia muy marcada por pastos (Patton et al. 2015). *Chinchilla lanigera* tiene preferencia por plantas que contienen muchas fibras y poca lignina (Spotorno et al. 2004) pero es conocida por comer cualquier tipo de vegetación disponible, incluyendo pastos, hojas, semillas, raíces y ramitas (Zeinert 1983; Costello 1995). Los especímenes de *C. chinchilla* y un espécimen de *C. lanigera* fueron colectados en la Puna andina, en la provincia de Jujuy (Argentina), mientras que un otro espécimen de *C. lanigera* fue capturado en Chile.

Aconaemys fuscus consume pasto y nueces de *Araucaria*. Esta especie completa su dieta con elementos de vegetación bajo tierra como raíces y tubérculos y más raramente insectos (Wilson et al. 2016). Un único espécimen fue capturado en Chile.

- Insecto-semilla

Esta categoría incluye especies que son omnívoras, con una proporción baja de hojas, de monocotiledóneas y dicotiledóneas en la dieta. La dieta de las dos especies incluye insectos entre otros componentes. Como ya se mencionó, los insectos pueden tener un amplio espectro de propiedades físicas (blandos, duros y resistentes), dependiendo del tipo de insecto y de la parte consumida (Strait 1993).

Euryzomatomys spinosus es una especie omnívora (Alho 1982), ya que incluye una proporción significativa de insectos en su dieta (Gonçalves et al. 2007; Catzefflis et al. 2008; Fabre et al. 2016). Su dieta mixta incluye semillas, frutos, hojas, pastos e insectos. Los especímenes estudiados fueron colectados en los Bosques atlánticos de los estados de Rio de Janeiro, Sao Paulo, Minas Gerais y Espírito Santo (Brasil), y de la provincia de Misiones (Argentina). Algunos especímenes fueron colectados en el departamento de Beni en Bolivia. La dieta de *Thrichomys apereoides* es compuesta principalmente de insectos y de semillas de un tamaño superior a 1 mm (Lessa & Costa 2009). De hecho, las pequeñas semillas no son dañadas durante la masticación. La dieta de *T. apereoides* suele también incluir en bajas proporciones frutos, pasto y cladodios de cactus (Karimi et al. 1976; Streilein 1982a, b). Fabre et al. (2016) describen *T. apereoides* como un omnívoro. Los especímenes fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil).

- Hoja

Esta categoría incluye especies que consumen principalmente hojas de dicotiledóneas (más de arbustos que de herbáceas). La muestra incluyó algunos taxones estrictamente folívoros (*Phyllomys*) que se alimentan de dicotiledóneas (Emmons & Feer 1997; Leite 2003; Wilson et al. 2016) que generalmente tienen menor contenido de sílice que las monocotiledóneas (Hodson et al. 2005). Por lo tanto, asignamos estos taxones folívoros a la categoría "hoja". Todos los especímenes de *Phyllomys* fueron colectados en Brasil. Los especímenes de las especies *P. lundi*, *P. medius*, *P. nigrispinus* y un par de los especímenes de *P. pattoni* fueron colectados en los Bosques atlánticos del Serra do Mar de los estados de Rio de Janeiro. La otra parte de los especímenes de *P. pattoni* fueron colectados en los estados de Bahía, Espírito Santo y Minas Gerais. Los especímenes de *P. blainvillei* fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará.

Tabla 2.5: Detalle de las especies que pertenecen a las categorías "hoja", "hoja joven", "hoja-semilla" y "insecto-semilla". Los hábitos siguen Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Kerodon acrobata</i> Mocó de Goiás / Acrobatic Moco	Caviidae	T	arbustos (principalmente hojas), Cactaceae, mandioca, incluye corteza en su dieta	hoja
<i>Kerodon rupestris</i> Mocó / Rock Cavy	Caviidae	T	hojas (con preferencia por hojas blandas), flores, brotes, corteza y ocasionalmente frutos cuando hay disponibilidad	hoja
<i>Abrocoma cinerea</i> Rata chinchilla gris / Ashy Chinchilla Rat	Abrocomidae	T	arbustos, flores, extremidades de ramas, ocasionalmente fruta y semilla	hoja
<i>Dactylomys dactylinus</i> Rata de los bambús Amazónica / Amazon Bamboo Rat	Echimyidae	A	principalmente hojas y brotes de bambú	hoja
<i>Callistomys pictus</i> Rata de cacao / Painted Tree Rat	Echimyidae	A	hojas	hoja
<i>Phyllomys blainvillei</i> Rata atlántica dorada / Golden Atlantic Tree Rat	Echimyidae	A	preferencia por hojas, quizás frutos	hoja
<i>Phyllomys lundii</i> Rata atlántica de Lund / Lund's Atlantic Tree Rat	Echimyidae	A	preferencia por hojas	hoja
<i>Phyllomys medius</i> Rata atlántica de pelo largo / Long-furred Atlantic Tree Rat	Echimyidae	A	preferencia por hojas	hoja
<i>Phyllomys nigrispinus</i> Rata atlántica de espinas negras / Black-spined Atlantic Tree Rat	Echimyidae	A	preferencia por hojas	hoja
<i>Phyllomys pattoni</i> Rata Atlántica de Patton / Patton's Atlantic Tree Rat	Echimyidae	A	dieta folívora, tal vez más diversa que otras especies de Echimyidae arborícolas	hoja
<i>Pipanacoctomys aureus</i> (sin. <i>Tympanoctomys</i>) Rata vizcacha dorada / Golden Viscacha Rat	Octodontidae	F	arbustos exclusivamente de la familia Chenopodioideae	hoja
<i>Tympanoctomys barrerae</i> Rata vizcacha / Red Viscacha Rat	Octodontidae	F	arbustos halófitos como <i>Atriplex</i> , <i>Allenrolfea</i> , <i>Heterostachys</i> y <i>Suaeda</i>	hoja

Nombre binominal Nombre común (castellano / inglés)	Familia	Hábitos	Composición de la dieta	Categoría alimentaria
<i>Coendou bicolor</i> Coendú bicolor / Bicolor- spined Porcupine	Erethizontidae	A	hojas blandas (supuestamente similar a otros eretizóntidos)	hoja joven
<i>Coendou nycthemera</i> Puercoespín amazónico enano / Eastern Amazonian Dwarf Porcupine	Erethizontidae	A	hojas blandas (supuestamente similar a otros eretizóntidos)	hoja joven
<i>Coendou prehensilis</i> Puercoespín arborícola / Brazilian Porcupine	Erethizontidae	A	hojas jóvenes, flores, y en menor proporción frutos	hoja joven
<i>Coendou insidiosus</i> Puercoespín enano de Bahía / Bahian Hairy Dwarf Porcupine	Erethizontidae	A	hojas blandas, vegetales cultivados, pupas de hormigas	hoja joven
<i>Coendou spinosus</i> Puercoespín paraguayo enano / Paraguayan Hairy Dwarf Porcupine	Erethizontidae	A	hojas jóvenes de Fabaceae, Sapotaceae y Dilleniaceae, brotes y flores, pupas de hormigas	hoja joven
<i>Coendou villosus</i> Puercoespín enano de espinas naranjas / Orange-spined Hairy Dwarf Porcupine	Erethizontidae	A	folívoro estricto, hojas jóvenes blandas y brotes	hoja joven
<i>Kannabateomys amblyonyx</i> Rata de los bambúes Atlántica / Atlantic Bamboo Rat	Echimyidae	A	tejidos internos de los brotes de bambú, tras la eliminación de la capa externa dura y espinosa	hoja joven
<i>Aconaemys porteri</i> Rata de roca de Porter / Porter's Rock Rat	Octodontidae	S-F	hojas, brotes, pequeñas ramas de bambú, semillas, elementos bajo tierra	hoja-semilla
<i>Aconaemys sagei</i> Rata de roca de Sage / Sage's Rock Rat	Octodontidae	S-F	vegetación verde (contenido estomago), elementos bajo tierra	hoja-semilla
<i>Octodon bridgesii</i> Degú de Bridges / Bridges's Degu	Octodontidae	F	plantas herbáceas (pasto y dicotiledóneas), con preferencia por <i>Pinus radiata</i> , incluyendo semillas	hoja-semilla
<i>Octodon degus</i> Degú común / Common Degu	Octodontidae	F	hojas, semillas, raíces y corteza de diferentes plantas, preferencia por elementos con poca fibra	hoja-semilla
<i>Euryzomatomys spinosus</i> Rata guira / Guira	Echimyidae	S-F	hojas (<i>Melinis minutiflora</i>) e insectos, a veces corteza, omnívoros	insecto- semilla
<i>Thrichomys apereoides</i> Punaré de Lagoa Santa / Lagoa Santa Punaré	Echimyidae	T	insectos (en mayor proporción), semillas (> 1 mm), frutos, omnívoro	insecto- semilla

Dactylomys dactylinus consume principalmente hojas y brotes de bambú (Fabre et al. 2016). Esta especie forrajea en matas de bambú en grupos familiares (Eisenberg & Redford 1999). Los especímenes fueron colectados en los estados de Amazonas y Para (Brasil).

Abrocoma cinerea es un herbívoro estricto (Cortes et al. 2002) y tiene una preferencia alimentaria por *Tholas* spp. y *Yareta* spp. (Bernal & Vivar 2016). Esta especie come hojas y flores, así como las extremidades de ramas de arbustos comunes como *Lepidophyllum* sp. y *Baccharis* sp. (Patton & Emmons 2015b). Ocasionalmente, *A. cinerea* completa su dieta con frutas y semillas (Eisenberg 1989). Los especímenes fueron colectados en las provincias de Salta, San Juan y Tucumán.

La dieta de *Callistomys pictus* se compone de hojas de dicotiledóneas (Patton et al. 2015). Además, esta especie parece estar particularmente asociada a los árboles de cacao (Fabre et al. 2016). El espécimen estudiado fue capturado en el estado de Bahía (Brasil).

Kerodon acrobata se alimenta principalmente de hojas de dicotiledóneas, de cactus y mandioca (Moojen et al. 1997) y *K. rupestris* consume hojas, flores, capullos, corteza y ocasionalmente fruta (Lacher 2016). Los especímenes de *K. acrobata* fueron colectados en el Cerrado de los estados de Goiás y Tocantins (Brasil) y los especímenes de *K. rupestris* en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil).

Tympanoctomys barrerae tiene preferencia por hojas de arbustos halófitos como *Atriplex*, *Allenrolfea*, *Heterostachys* y *Suaeda* (Díaz et al. 2000). Los especímenes fueron colectados en el Monte de la provincia de Mendoza (Argentina). *Pipanaoctomys aureus* consume hojas de arbustos exclusivamente de la familia Chenopodioideae (Verzi et al. 2015). Esta especie incluye más sal en su dieta que *T. barrerae*. Los especímenes fueron colectados en el Monte de la provincia de Catamarca (Argentina).

- Hoja-semilla

Esta categoría incluye consumidores de vegetación verde de tipo dicotiledóneas, ambos arbustos y herbáceas, pero también semillas y elementos bajo tierra.

Aconaemys porteri consume hojas, brotes, pequeñas ramas de bambú, semillas y tubérculos y raíces (Verzi et al. 2015). La dieta de *A. sagei* es menos conocida, pero según estudios de contenido estomacales, consume vegetación aérea y elementos bajo

tierra (Wilson et al. 2016). Ambas especies fueron capturadas en los Bosques valdivianos de la provincia de Neuquén (Argentina).

Octodon bridgesi consume plantas herbáceas (pastos y dicotiledóneas) y tiene una preferencia por *Pinus radiata* del que come las semillas (Wilson et al. 2016). Los especímenes fueron colectados en la provincia de Neuquén (Argentina) y en las provincias de Concepción y Santiago en Chile.

Octodon degus se alimenta principalmente de hojas y semillas en verano (Woods 1982), hojas, semillas, raíces y corteza de diferentes plantas con preferencia por los elementos con pocas fibras en otoño e invierno (Woods & Boraker 1975; Fulk 1976; Fuentes & LeBoulenge 1977; Meserve 1981; Simonetti & Montenegro 1981). Los especímenes fueron colectados en varias provincias chilenas.

- Hoja joven

Esta categoría incluye especies que tienen una preferencia por hojas blandas, nuevas, y brotes.

Según Townsend & Croft (2008), el género *Coendou* era considerado un consumidor de frutas y hojas. *Coendou spinosus*, no consume frutos y se ha observado que se alimenta de hojas jóvenes de seis especies de árboles, principalmente Fabaceae (Passamani 2010), con bajo contenido de sílice (Piperno 2006), y posiblemente de algunas flores y pupas de hormigas (Redford & Eisenberg 1992). Asignamos a *C. spinosus* a la categoría "hoja joven", como los otros representantes del género *Coendou*, aunque *C. prehensilis* es conocido por incluir frutos también a su dieta (Charles-Dominique et al. 1981). *Coendou nycthemera* fue capturada en el Marajó varzea del estado de Para (Brasil). *Coendou villosus* y *C. spinosus* fueron capturadas en el Bosque atlántico del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil), excepto cuatro especímenes de *C. spinosus*, los cuales fueron colectados en el Bosque atlántico de la provincia de Misiones (Argentina). Los especímenes de *C. prehensilis* fueron colectados en el Cerrado del estado de Goiás, pero también en el Mato Grosso (Brasil), excepto un espécimen capturado en Guayana Francesa. El espécimen de *C. bicolor* fue capturado en la Puna andina de la provincia de Jujuy (Argentina). Finalmente, *C. insidiosus* fue capturado en los estados de Bahía, Espirito Santo y Rio de Janeiro (Brasil).

Kannabateomys amblyonyx es un especialista en bambú (Olmos et al. 1993) que consume los tejidos internos de los brotes de bambú, particularmente blandos, después de retirar la hoja dura externa (Emmons & Feer 1990; Olmos 1991; Fabre et al. 2016). Porque su dieta es extremadamente especializada (centrada en un solo género de planta), al momento de comparar esta especie con especies simpátricas en el caso de estudio de Serra do Mar (ver Capítulo VI), fue considerada como perteneciendo a una categoría "bambú" a parte de las otras categorías. Sin embargo, en el análisis global (ver Capítulo IV) y el resto de los análisis, debido a su folivoría muy especializada y selectiva, consideramos a *Kannabateomys amblyonyx* como perteneciendo a la categoría "hoja joven". Los especímenes de *K. amblyonyx* fueron colectados en el Bosque atlántico Alto Paraná de la provincia de Misiones (Argentina) y en el Bosque atlántico del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil).

2.3. Muestras fósiles

Un total de 956 especímenes paleógenos han sido moldeados con el fin de analizar sus microdesgastes dentarios. De estos 956 especímenes, 625 fueron escaneados. Entre estos últimos, 53 especímenes fueron excluidos después de la visualización de fotosimulaciones (artefacto, pegamento, alteración, etc.). Por lo tanto, este trabajo incluyó los 572 dientes (625 escaneados - 53 excluidos) de caviomorfos fósiles de Sudamérica que han pasado los filtros de selección del protocolo (ver Cap. III). Estos 572 dientes representan 54 taxones (ver lista completa de los especímenes fósiles estudiados en Apéndice 2.2). Además, un total de 448 especímenes paleógenos que representan de 19 taxones han sido medidos (Apéndice 2.3), con el fin de estimar la masa corporal de estos taxones.

La terminología respecto a la morfología de la superficie oclusal de los dientes sigue a la nomenclatura propuesta por Boivin & Marivaux (2020; ver Cap. III). La terminología respecto al grado de hipsodoncia y el concepto del índice de hipsodoncia (IH) siguen a Janis (1988): braquiodonte, donde el IH es <1 , mesodonte donde IH es $=1$, e hipsodonte donde IH es >1 (ver Boivin et al. 2017b). La diferenciación entre protohipsodonte y euhipsodonte sigue a Mones (1968). Los datos respecto a la hipsodoncia resumidos en el Capítulo X provienen de las descripciones disponibles en la literatura.

2.3.1. Bioestratigrafía suramericana

Los pisos del Cenozoico propuestos originalmente por Ameghino (1889) son el esquema básico, modificado posteriormente, de la escala temporal sudamericana (Pascual et al. 1965; Marshall et al. 1983, 1984; Cione & Tonni 1995; Deschamps 2005). Las edades mamífero de América del Sur ("South American Land Mammal Ages": SALMA) conforman un esquema de unidades biocronológicas que fue muy utilizado como marco temporal para el lapso que se extiende desde el Paleoceno hasta el Holoceno en América del Sur. En este trabajo se usan las Edades Mamífero y las épocas y series de la escala estratigráfica internacional (Fig. 2.2).

La Edad Mamífero "Casamayorensis" fue originalmente considerada de edad eocénica, entre 55.8 y 48 Ma (Flynn & Swisher 1995), pero fue redefinida por Woodburne et al. (2014) entre 46 y 39 Ma. Esta edad fue definida en la base de la Formación Casamayor (cuenca del Golfo San Jorge, Argentina; Raigemborn et al. 2010). Cifelli (1985) reconoció dos sub-edades para el Casamayorensis: el Vaquense y el Barranquense. Carlini et al. (2005, 2010) consideraron la datación del Vaquense en alrededor de 45 Ma. El Barranquense es calibrado entre 42 y 39 Ma (Woodburne et al. 2014).

La Edad Mamífero "Mustersense" fue originalmente asignada al Eoceno medio, entre 48 y 42 Ma (Flynn & Swisher 1995). Dunn et al. (2013) lo redefinieron entre 38.2 y 35 Ma. Esta edad se identificó en el lago Musters (cuenca del Golfo de San Jorge, Argentina; Woodburne et al. 2014).

La Edad Mamífero "Tinguiririquense" fue asignada al Oligoceno temprano, entre 36 y 31.5 Ma (Flynn & Wyss 1998) y fue revisado entre 33.6 y 31.3 (Dunn et al. 2013). Esta edad fue definida en la base de la Formación Abanico (valle del río Tinguiririca, Chile; Flynn et al. 2003).

La Edad Mamífero "Deseadense" se asigna al Oligoceno tardío. Existen numerosas dataciones indicando diferentes edades para el Deseadense: entre 29 y 26 Ma (Flynn & Swisher 1995), entre 34 y 21 Ma (Marshall et al. 1986), o entre 29.2 y 26.3 Ma en Gran Barranca (Ré et al. 2010). Según Dunn et al. (2013), la edad del Deseadense podría tener un rango mínimo de 29.4 a 24.2 Ma, extendiéndose posiblemente hasta 30-23 Ma.

Ma	Serie / Epoca	Piso / Edad	Edades Mamífero
23.03	OLIGOCENO	tardío	Chattiense
27.82		temprano	Rupeliense
33.9		tardío	Priaboniense
37.8	EOCENO	medio tardío	Bartoniense
41.2		medio	Luteciense
47.8		temprano	Ypresiense
56.0			
			Deseadense
			Tinguiriquense
			Mustersense
			Barranquense
			Casamayorenses
			Vaquense
			Itaboraiense

Figura 2.2: Edades Mamífero Sudamericanas del Eoceno temprano hasta la transición Oligoceno/Mioceno. Modificado de Woodburne et al. (2014, Eoceno temprano-medio), Dunn et al. (2013, Eoceno tardío-principio del Mioceno) y Goin et al. (2016). Para las unidades biocronológicas del Paleógeno, ver una revisión de Woodburne et al. (2014). El Casamayorenses se extiende por el período indicado por la banda roja. El Barranquense y el Vaquense son sub-edades del Casamayorenses. Edades absolutas en Ma (mega annum), Serie/Época y Piso/Edad siguiendo a la Carta Estratigráfica Internacional v2019/05 (Cohen et al. 2013).

2.3.2. Contamana, Perú [Eoceno - Oligoceno]

La región de Contamana, en Loreto, Amazonía peruana (ver Fig. 1.3), está ubicada en la cuenca del norte de la Amazonía, al noroeste del Arco de Fitzcarrald, y cerca del río Ucayali (Antoine et al. 2012). Debido a la tectónica andina, esta área está plegada de estructuras orientadas NO-SE, lo que da acceso a una sección estratigráfica de gran espesor que documenta un registro sedimentario extremadamente extenso y continuo (Jurásico-Holoceno) sin parangón en la escala de la Amazonía (Antoine et al. 2016). Los especímenes estudiados encontrados en Contamana están depositados en el Museo de Historia Natural - Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (MUSM) y provienen de los niveles CTA-27 y CTA-29, referidos a la Formación Pozo, y CTA-32 y CTA-61, referidos a la Formación Chambira. No se ha utilizado ningún método de tratamiento con ácido durante la extracción de los fósiles (Antoine et al. 2012, 2016; Boivin et al. 2017a, b).

Los niveles fosilíferos suelen ser de 10 a 50 cm de espesor. Ninguno de ellos tiene más de un metro de ancho. Las tasas de sedimentación hipotéticas calculadas por Roddaz et al. (2010: tabla 5.2) para esta cuenca del norte del Perú son de alrededor de 1mm/año. Cada nivel es considerado como una "instantánea" a escala del tiempo geológico.

Dentro de los niveles fosilíferos de Contamana, el intervalo taxonómicamente más prolífico es el del Eoceno medio tardío, con 59 familias y 92 especies coexistentes (Antoine et al. 2016). Esta enorme riqueza taxonómica se mantiene hasta el Oligoceno tardío (56 familias con 73 especies), pero con un componente de vertebrados más numeroso (Antoine et al. 2016). Respecto a los roedores, no existe un taxón común entre el Eoceno y el Oligoceno tardío (caviomorfos basales *vs.* representantes de superfamilias modernas), mientras que se observa una continuidad relativa entre el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano (Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2019a).

2.3.2.1. Formación Pozo

Las recientes expediciones de campo en la Amazonía peruana han llevado al descubrimiento de los más antiguos caviomorfos en Sudamérica (Antoine et al. 2012, 2016, 2017; Boivin et al. 2017a). Los fósiles fueron recolectados en varias localidades

fosilíferas del Eoceno medio tardío (SALMA Barranquense; Antoine et al. 2012, 2016). El material de roedores de estas localidades de Contamana consiste principalmente en dientes aislados, pero también se descubrieron tres huesos tarsianos (un astrágalo y dos calcáneos) en dos localidades fosilíferas (CTA-29 y CTA-27; Boivin et al. 2018b). Ambas localidades (CTA-27 y CTA-29) fueron referidas al Miembro Inferior de la Formación Pozo ("Pozo Sands"; Antoine et al. 2012, 2016; ver Apéndice 2.4 para más detalle).

Contexto geológico e información asociada

La Formación Pozo ("Pozo Sands") corresponde a una sedimentación dominada por depósitos de llanuras de inundación transformados en paleosuelos abigarrados, intercalados con areniscas fluviales canalizadas. Se conservan nódulos diagenéticos de carbonato milimétrico, con numerosos palinomorfos, oogonios carbonatados (silicificados secundariamente), ostrácodos y moluscos (moldes internos, sin cáscara preservada) (Antoine et al. 2016). En los afloramientos, como los expuestos en CTA-51, CTA-27, CTA-29 ó CTA-66, estas areniscas son masivas, grises a amarillentas y no consolidadas; incluyen nódulos calcáneos milimétricos de origen diagenéticos, con incrustaciones de algunos elementos fósiles, como oogonios de charofitos, pinzas de cangrejo, escamas de peces, y huesos y dientes de vertebrados (Antoine et al. 2016). El nivel CTA-29 incluye una lente de arena tobácea de 30 cm de espesor expuesta en el flanco noroeste del anticlinal de Maquía.

Datación. Un estudio de radioisotopía (Ar/Ar) en granos de biotita provenientes del nivel CTA-29 dató este nivel en 43.44 ± 2.5 Ma (Antoine et al. 2012). Basándose en bioestratigrafía (mamíferos), palinoestratigrafía y radioisotopía se considera que el Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana es de edad Eoceno medio-tardío (Antoine et al. 2012, 2016; ver Apéndice 2.4). La localidad CTA-27 tiene una edad estimada en alrededor de 41 Ma según Antoine et al. (2012), lo que coincide con el Bartonense temprano (Vandenbergh et al. 2012) y la Edad Mamífero Barranquense (SALMA Casamayorensis; Woodburne et al. 2014; aunque ver Campbell et al. (2021) quienes la consideran como Oligoceno temprano).

Ambiente de depósito y paleoambiente. La parte expuesta de la Formación Pozo (300-550 m de espesor) consiste únicamente en lentes delgadas de limos rojizos y areniscas amarillentas, de origen fluvial, alternando con intervalos gruesos de paleosuelos y depósitos de llanuras de inundación distales. Algunos niveles dispersos por las unidades expuestas muestran gruesas venas de anhidrita entrelazadas, lo que indica la probable ocurrencia de marcada estacionalidad (ver p. ej., Millward et al. 2018). El contenido paleontológico (charofitos, polen y esporas; decápodos, moluscos y ostrácodos; peces, cocodrilomorfos y mamíferos) es en su mayor parte de afinidades continentales, ya sean acuáticas o terrestres/arborícolas (Antoine et al. 2012; Adnet et al. 2014). Un solo ostrácodo reconocido en CTA-27 (*Neocyprideis apostolescui*) puede indicar condiciones euryhalino-mesohalinas, pero se sabe que este taxón es tolerante a los cambios de salinidad, y que además está asociado con fauna y flora de afinidades estrictas de agua dulce, sin ninguna influencia marina (Antoine et al. 2012; Adnet et al. 2014). La mayoría (si no todos) los niveles fosilíferos producen numerosos ostrácodos y oogones charofitos, que contrastan fuertemente con los depósitos superpuestos de las formaciones Chambira, Pebas e Ipururo (no se ha encontrado ni un solo ostrácodo, y se ha encontrado charofitos en una sola localidad).

En general, los fósiles recuperados en el Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana parecen documentar una sola fase de los ecosistemas proto-amazónicos, bajo condiciones estables, a finales del Eoceno medio (edad Barranquense; Antoine et al. 2012, 2016; Woodburne et al. 2014; pero ver Campbell et al. 2021). Ambas localidades (CTA-27 y CTA-29) corresponden a lentes de arenisca de origen fluvial (Antoine et al. 2016). Los análisis de su contenido paleontológico sugieren que prevaleció un ambiente forestado (como lo indican registros de madera fosilizada, polen, esporas y serpientes), atravesado por cuerpos de agua dulce (decápodos de agua dulce, moluscos, cocodrilomorfos y mantarrayas) (Adnet et al. 2014; Antoine et al. 2016; Chabain et al. 2017).

Localidades de estudio

CTA-27 – El nivel más prolífico, tanto en términos de diversidad taxonómica como en abundancia fosilífera, es el CTA-27 (Antoine et al. 2012; Adnet et al. 2014; Boivin et al. 2017a). Este nivel incluye los restos de plantas (trozos de madera silicificados y semillas, carbón vegetal, charofitos), palinomorfos (Antoine et al. 2012), moluscos

(gasterópodos y bivalvos paucicéllidos), crustáceos (ostrácodos y cangrejos tricodáctiloides; Yeo et al. 2014) y 49 taxones de vertebrados. La fauna de vertebrados incluye rayas de agua dulce (*Potamotrygon ucayalensis*; Adnet et al. 2014), actinopterigios caraciformes, anuros (pipidos y "leptodactiloides"), serpientes (anilioideos y boideos), un lagarto, quelonios, cocodrilomorfos (sebecidos, gavialoides y caimanines), una amplia gama de metaterios (didelphimorfios, sparassodontes, bonaparteroideos y prepidolópidos polidolopimorfios, así como paucituberculados paleotentoideos), el dasypódido astegoterino *Stegosimpsonia* cf. *chubutana*, cinco roedores caviomorfos, notoungulados, un astrapoterio, un litopterno, un piroterio (ver Antoine et al. 2012, 2016), y también probables murciélagos microquirópteros, por un total de 26 taxones de mamíferos (Antoine et al. 2016).

CTA-29 – La localidad CTA-29 se encuentra situada por encima de CTA-27 en la sección estratigráfica y presenta un ensamblaje análogo al de CTA-27 (especialmente en lo que se refiere a charofitos, ostrácodos, rayas, peces, cocodrilos, roedores y marsupiales), aunque es menos abundante en cuanto a la riqueza de especies y número de ejemplares (Antoine et al. 2016). Dentro las localidades coetáneas a CTA-27, sólo la localidad CTA-29 proporciona más información sobre xenartros, con un dasypódido tolypeutine y un cingulado que muestra afinidades cercanas con los registros de *Eocoleophorus* del Oligoceno de Taubaté, Brasil y Salla, Bolivia (Salas-Gismondi et al. 2011), y *Yuruatherium* del Eoceno tardío-Oligoceno temprano de Argentina y Perú (Ciancio et al. 2013).

Taxones estudiados

La lista de taxones estudiados que provienen del Miembro Inferior de la Formación Pozo en la localidad de Contamana (CTA-27 y CTA-29), incluyendo su contexto sistemático actualizado, así como el número de especímenes estudiados en el análisis de textura de microdesgaste dentario para cada taxón, está disponible en la tabla 2.6.

Tabla 2.6: Lista de los caviomorfos fósiles provenientes del Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana y estudiados a través de DMTA.

Taxones	N	Sistemática	Autor	Referencia clasificación
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	12	Caviomorpha	Antoine et al. 2012	Boivin et al. 2019a
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	6	Caviomorpha	Antoine et al. 2012	Boivin et al. 2019a
<i>Canaanimys maquiensis</i>	6	Caviomorpha	Antoine et al. 2012	Boivin et al. 2019a
cf. <i>Eoespina</i> sp.	2	Caviomorpha	Frailey & Campbell 2004	Boivin et al. 2019a
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	3	Caviomorpha	Boivin et al. 2017a	Boivin et al. 2019a
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	4	Caviomorpha	Boivin et al. 2017a	Boivin et al. 2019a
Caviomorpha indet.	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2017a	Boivin et al. 2019a

2.3.2.2. Formación Chambira

La Formación Chambira en la región de Contamana abarca sólo cinco localidades fosilíferas, ampliamente dominadas por vertebrados, en tres áreas distintas: en el flanco suroeste del Anticlinal de Maquía se registran tres niveles sucesivos (desde la base hasta la cima, CTA-62, CTA-61 y CTA-74); en el flanco noreste del Anticlinal de Maquía se descubrió una sola localidad (CTA-32), interpretada a la vez como un intervalo casi contemporáneo pero con condiciones ambientales distintas (Boivin et al. 2017b); la última, la localidad CTA-72, fue encontrada en el año 2014 en la ruta de Agua Caliente (ver Apéndice 2.4, figura 1. No hay registro palinológico para toda la Formación Chambira en el área de Contamana. Dos localidades fosilíferas son especialmente ricas en especies (CTA-32 y CTA-61; Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2017b). Ambas localidades (CTA-32 y CTA-61) fueron referidas al Miembro Superior de la Formación Chambira (Antoine et al. 2016; ver Apéndice 2.4 para más detalle).

A diferencia de lo que se observó en la mayoría de los niveles fosilíferos de la Formación Pozo, ningún oogon charofito ni ostrácodo fue encontrado en la Formación Chambira. Además, a diferencia de lo que ocurre tanto en la subyacente Formación Pozo como en la suprayacente Formación Pebas, las tanatocenosis de la Formación Chambira están ampliamente dominadas por su componente de vertebrados (no se

registra ningún molusco a través de moldes internos o conchas). En cuanto a los fósiles de plantas, sólo un tocón de árboles de afinidades indeterminadas (dentro de las dicotiledóneas) fue recuperado en la parte más alta de la Formación Chambira.

Contexto geológico e información asociada

La Formación Chambira tiene una sedimentación dominada por canales de conglomerados poligénicos y depósitos de llanuras de inundación, transformados en paleosuelos rojos con venas de anhidrita; no se conservan carbonatos, palinomorfos, charofitos, ostrácodos ni moluscos. En Contamana, solo se observa el Miembro Superior de la formación y no el Miembro Inferior.

El nivel más inferior preservado del Miembro Superior de la Formación Chambira en Contamana está definido por los conglomerados canalizados que muestran tanto guijarros de cuarzo afilados como clastos volcánicos/metamórficos multicolores y una matriz arenosa (CTA-62). Otro conglomerado de características similares (CTA-61) se encuentra 15 m por encima de este último nivel, en el flanco suroeste, lo que demuestra además un cambio drástico en la dinámica sedimentaria regional (Antoine et al. 2016). En el flanco NE del Anticlinal de Maquía, un canal fluvio-lacustrino (CTA-32) de 50 cm de espesor y 10 m de ancho está ubicado a unos 30 m sobre el conglomerado basal. Esta lente está formada por un conglomerado de 15 cm de espesor con cantos rodados centimétricos de origen fluvial, rematados por arcillas lacustres azules, que han dado lugar a una fauna de vertebrados abundante y rica en especies (CTA-32).

Datación. En la parte más alta de la Formación Chambira, en el flanco suroeste del Anticlinal de Maquía, se reconoció un nivel tobáceo (CTA-08SA) de 30 cm de espesor. Este nivel fue datado por U/Pb en granos de circón y su edad inferida es de 26.56 ± 0.07 Ma (Antoine et al. 2016), que coincide con la Edad Chattiana (Oligoceno tardío), y la Edad Mamífero Deseadense (Vandenberghé et al. 2012). Dado el desnivel local, la localidad CTA-61 está situada a unos 4 m por encima de este lecho de toba.

Los vertebrados de la Formación Chambira (Antoine et al. 2016; Marivaux et al. 2016; Boivin et al. 2017b) comprenden los taxones deseadenses típicos (marsupiales abderítidos, un hegetotérido basal o arqueohirácido y el octodontoideo *Deseadomys*; Vucetich et al. 2015a, b; Boivin et al. 2017a), además de taxones de afinidades con

taxones más modernos (un cenoléstido, *Abderites*, el caimanine cf. *Purussaurus*, o el cingulado cf. *Neoglyptatelus*). En el área de Contamana, la mayoría de los indicadores disponibles (cenizas en CTA-08SA y asociaciones de fósiles en CTA-32 y CTA-61) apuntan consistentemente a una edad oligocena tardía para la secuencia de la Formación Chambira registrada en esta región (Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2017b).

Ambiente de depósito y paleoambiente. La estratigrafía del Miembro Superior de la Formación Chambira (en particular, el conglomerado en CTA-32, ver más arriba) atestigua un cambio drástico en la dinámica sedimentaria regional, y probablemente coincide con el inicio de una importante fase de elevación en la Cordillera Oriental de los Andes Centrales durante el Oligoceno tardío (Mora et al. 2010; Eude et al. 2015; Antoine et al. 2016).

Tres ambientes de depósito principales son reconocidos para la Formación Chambira en Contamana. Los conglomerados y barras de arena observados en las secciones inferiores en el flanco suroeste del anticlinal de Maquía atestiguan la ocurrencia de ambientes fluviales canalizados. Las arcillas gris-azules que coronan el canal conglomerático (CTA-32) en el flanco noreste apuntan a la ocurrencia contemporánea de un estanque de agua estable (lo cual es atestiguado por la fauna de cocodrilos y peces; Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2017b). Las arcillas azules del CTA-32 no producen madera carbonizada/lignitosa, ni nódulos de pirita (contrariamente a lo que se observa en toda la suprayacente Formación Pebas). Estos canales se intercalan con depósitos de llanuras de inundación distales y paleosuelos, que implica la preponderancia de tierra firme en el área, lo que a su vez es consistente con el contenido paleontológico registrado en los depósitos en cuestión y la presencia de un tocón de árbol fósil, que se encuentra *in-situ* en la cima de la Formación Chambira (CTA-78; Antoine et al. 2016). No se registra ninguna influencia marina a lo largo de la Formación Chambira en el área de Contamana, ya sea basada en la sedimentología, la icnología o la paleontología (Antoine et al. 2016).

Localidades de estudio

CTA-32 – Esta localidad proveyó madera, cangrejos y 43 especies de vertebrados fósiles (Antoine et al. 2016). Este conjunto incluye rayas potamotrigónidas de agua dulce, una amplia gama de osteíctios (ver Antoine et al. 2016 para una lista detallada),

anuros (al menos un no pípido), serpientes, quelonios, cuatro cocodrilomorfos (un sebécido, dos caimanines y un gavialoide), un ave y 24 taxones de mamíferos. Se reconocieron cinco metaterios: un metaterio basal (Herpetotheridae), un ?palaeoténtido y dos abderítidos (Paucituberculata; *Abderites* sp. y cf. *Abderites*) y un microbiotérico. Los euterios están representados por escudos referidos a xenartros cingulados (cf. *Neoglyptatelus*, un pampatérico afin a *Yuruatherium* de Santa Rosa, Perú, según lo descrito por Ciancio et al. (2013) y un dasypódido tolypeutine), fragmentos dentales de ungulados nativos (notoungulado hipsodonte, ?Litopterna y astrapotéricos), dientes de ocho roedores distintos (un pequeño eretizóntido, cuatro octodontoideos incluyendo un Adelphomyinae, un Octodontoidea indeterminado, *Loretomys minutus* y aff. *Eosallamys* sp., un supuesto Chinchilloidea, *Ucayalimys crassidens* y dos caviomorfos de afinidades inciertas como *Chambiramys shipiborum* y un caviomorfo indeterminado; Boivin et al. 2017b), dientes de tres microquirópteros (un emballonurido, un vespertilionoideo, y un rinolofóbico) y una falange de un primate antropoide (Antoine et al. 2016).

CTA-61 – El ensamblaje fósil de CTA-61 abarca exclusivamente 39 taxones vertebrados, con anfibios, serpientes, cocodrilos y quelonios muy similares a los de CTA-32 (Antoine et al. 2016). Sin embargo, los peces difieren ampliamente en ambos sitios, especialmente en lo que se refiere a los caraciformes pero también siluriformes y perciformes. Veintiún especies de mamíferos son reconocidas en esa fauna. A primera vista, parecen ser ampliamente distintas de las identificadas en CTA-32 (Antoine et al. 2016). Sin embargo, los metaterios tienen una composición bastante similar, dominada por paucituberculados (entre los que se encuentran los abderítidos) e incluyendo el mismo microbiotérico. Los xenartros abarcan un probable perezoso cingulado pampatheriido y un perezoso mylodontoideo. Los ungulados nativos de América del Sur están esencialmente documentados por notoungulados (un toxodonte braquiodonte no identificado y dos tipoterios hipselodontes, es decir, un interaterino y un hegetotérico o arqueohirácido). Un premolar inferior aislado es referible a un litopterno y un molar inferior fragmentado a un astrapotérico. Al igual que en CTA-32, los roedores están representados por un Chinchilloidea (*Maquiamys praecursor*), tres octodontoideos (entre los que se encuentra un adelfomino, aff. *Mayomys* sp. y *Deseadomys* cf. *arambourgi*), dos eretizontoideos (incluyendo uno indeterminado) y cinco especies de afinidades inciertas (incluyendo cuatro morfotipos de caviomorfos indeterminados y *Chambiramys sylvaticus*) (Antoine et al. 2016; Boivin et al. 2017b). Como en CTA-32,

un primate fue reconocido en CTA-61. Se identifica como un soriacebino homúnculido (Marivaux et al. 2016).

Las discrepancias observadas entre CTA-32 y CTA-61 podrían coincidir con condiciones muy distintas en términos de ecología y ambientes de depósito (arroyo de alta energía vs. estanque estable en CTA-61 y CTA-32, respectivamente, con tamaños de grano muy diferentes que generan un sesgo sistemático para los especímenes fósiles; Boivin et al. 2017b), en lugar de documentar una brecha estratigráfica significativa entre ambas localidades fosilíferas.

Taxones estudiados

La lista de taxones estudiados que provienen del Miembro Superior de la Formación Chambira en la localidad de Contamana (CTA-32 y CTA-61), incluyendo su contexto sistemático actualizado, así como el número de especímenes estudiados en el análisis de textura de microdesgaste dentario para cada taxón, está disponible en la tabla 2.7.

Tabla 2.7: Lista de los taxones fósiles de la Formación Chambira en Contamana estudiados a través de DMTA.

Taxones	Sitio	N	Sistemática	Autor	Referencia clasificación
Adelphominae indet.1	CTA-61	1	Octodontoidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2017b
aff. <i>Eosallamys</i>	CTA-32	2	Octochinchilloi	Frailey & Campbell 2004	Boivin et al. 2019a
Caviomorpha indet.2	CTA-61	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2017b
Caviomorpha indet.3	CTA-61	2	Caviomorpha	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2017b
<i>Chambiramys shipiborum</i>	CTA-32	3	Chinchilloidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	CTA-61	4	Chinchilloidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>	CTA-61	1	Acaremyidae, Octodontoidea	Wood & Patterson 1959	Boivin et al. 2019a
<i>Loretomys minutus</i>	CTA-32	1	Octodontoidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
<i>Maquiamys praecursor</i>	CTA-61	4	Chinchilloidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
Octodontoidea indet. 2	CTA-32	1	Octodontoidea	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2017b
<i>Palaeosteiromys amazonensis</i>	CTA-32	1	Erethicavioi	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
<i>Plesiosteiromys newelli</i>	CTA-61	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a
<i>Ucayalimys crassidens</i>	CTA-32	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2017b	Boivin et al. 2019a

2.3.3. Shapaja, Perú [Eoceno tardío - Oligoceno temprano]

Los especímenes estudiados provienen de una corta sección estratigráfica, en un corte de carretera ubicado a unos 12 km al sureste de la ciudad de Tarapoto (Departamento de San Martín, Perú), cerca de la pequeña aldea de Shapaja y en la unión del río Mayo y del río Huallaga (ver Fig. 1.3). Cinco localidades (TAR-01, TAR-13, TAR-20, TAR-21 y TAR-22) están documentadas alrededor de la confluencia entre los ríos Mayo y Huallaga (6° 34' 59" S -76° 16' 53.15" W; Boivin et al. 2018a; ver Apéndice 2.5, figura 1).

Contexto geológico e información asociada

En la sección de Shapaja dominan los depósitos de llanuras aluviales de grano fino, que se corresponden mejor con el subyacente Miembro Superior de la Formación Pozo ("Upper Pozo (shale) Member"), detallado por Hermoza et al. (2005) y revisado por Roddaz et al. (2010). En marcado contraste con los depósitos de grano medio a grueso totalmente fluviales de la Formación Chambira (Hermoza et al. 2005; Antoine et al. 2016), este miembro con predominio de pizarra se caracteriza además por un componente marino/litoral poco profundo con una fuerte influencia de mareas (Roddaz et al. 2010; Antoine et al. 2021), que se encuentra por debajo de y entre las localidades de TAR-13 y TAR-21, en las que se han registrado rayas miliobátidas de origen marino/estuarino.

Hay un cambio gradual desde arenas finas con influencia de las mareas (TAR-21 y TAR-13, identificadas en esta tesis como la unidad estratigráfica "B"; Fig.2.3) hasta lentes microconglomeráticas fluviales intercaladas con depósitos finos de llanuras de inundación (TAR-22 y TAR-01, identificadas en esta tesis como la unidad estratigráfica "A"; Fig. 2.3). La localidad TAR-20 no pudo ser integrada dentro el perfil con precisión (identificada en esta tesis como la unidad estratigráfica "C" para tratarla en los análisis a parte de las otras localidades). La sección fosilífera de Shapaja en su conjunto forma parte del Miembro Superior de los Pozo Shale influenciado por el mar, con la hipótesis de que documenta el intervalo entre el Eoceno tardío y el Oligoceno temprano en el norte del Perú (Roddaz et al. 2010; Antoine et al. 2021).

Datación. Estos niveles portadores de fósiles (TAR-01, TAR-13, TAR-20, TAR-21 y TAR-22) fueron cartografiados originalmente como pertenecientes a la Formación Chambira del Oligoceno tardío - Mioceno Temprano, sin ninguna restricción cronoestratigráfica o bioestratigráfica (Sánchez Fernández et al. 1997). Sin embargo, la edad basada en análisis bioestratigráficos de las asociaciones de Shapaja, tal como se ha propuesto sobre la base de mamíferos no caviomorfos (Klaus et al. 2017), fue considerada correspondiente al Oligoceno y muy probablemente el Oligoceno temprano. Tal ensamblaje es similar al registrado en las localidades oligocénicas de La Cancha y La Cantera (Goin et al. 2010). En la localidad TAR-01 aparece un xenartro con armadura de enigmáticas afinidades (cf. *Yuruatherium*) afín a un taxón sólo documentado en Santa Rosa (Ciancio et al. 2013). La presencia de un piroterio de

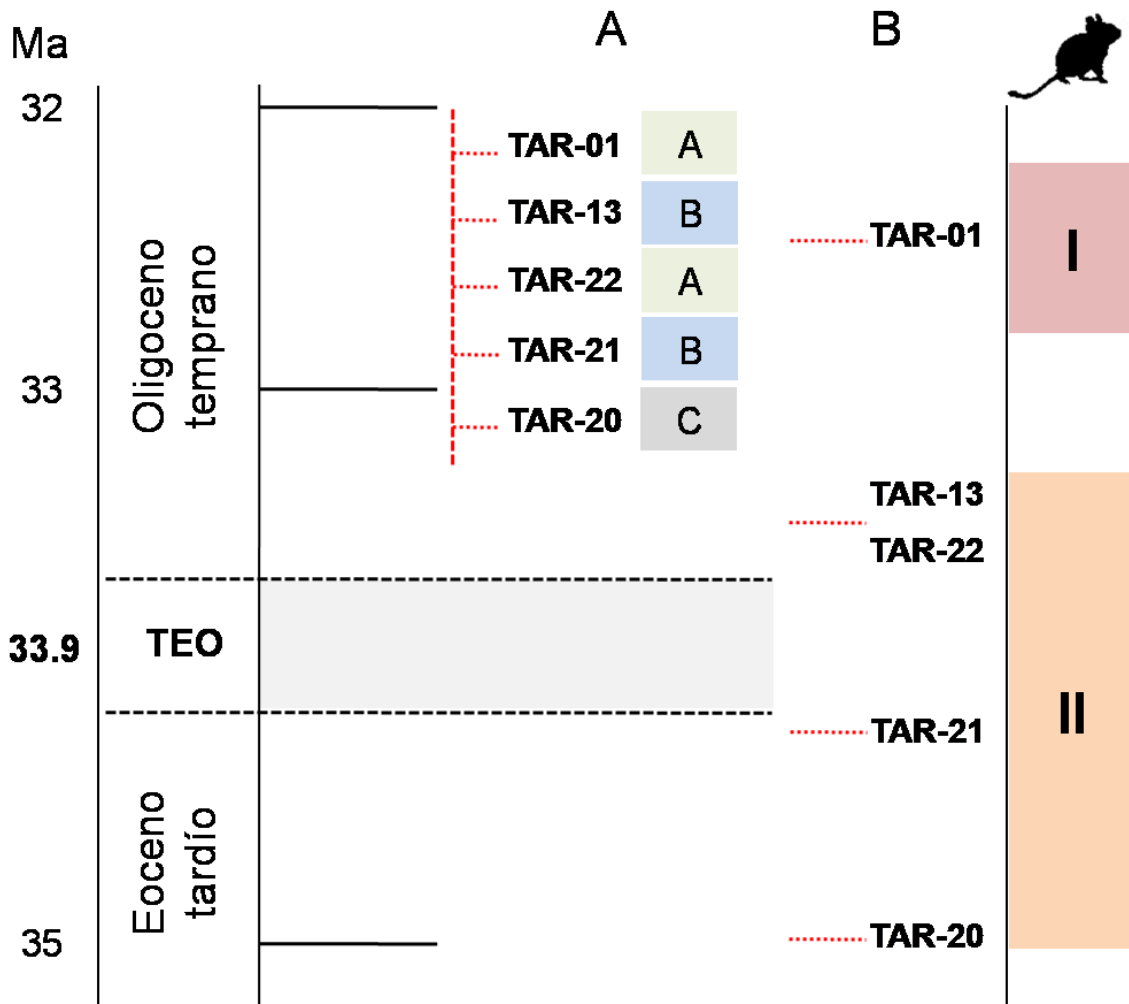


Figura 2.3: Dataciones y posiciones relativas de las diferentes localidades estudiadas (TAR-01, TAR-13, TAR-20, TAR-21 y TAR-22) de Shapaja (Tarapoto, Perú) debajo y arriba de la transición Eoceno/Oligoceno (TEO) siguiendo: (A) el trabajo de Boivin et al. (2018a), que era el más actualizado al momento de realizar los análisis y sobre el cual se basaron las unidades estratigráficas que marcan diferentes tipos de depósitos (A: terrenos inundables fluviales (verde); B: con influencias marinas marcadas (azul) y C: TAR-20 (gris)); (B) los últimos datos de la literatura (Antoine et al. 2021). La columna derecha indica los diferentes ensamblajes taxonómicos de roedores (I y II) tal como son reconocidos al día en la literatura (Assemat et al. 2019; Antoine et al. 2021).

pequeño tamaño (desde TAR-21 hasta TAR-01) y de un notoungulado arcaeoyracido (TAR-22) también aboga por una edad pre-Deseadense para estos niveles. Por último, el ensamblaje de caviomorfos no contradice esta edad estimada (Boivin et al. 2018a) aunque, más recientemente, fue propuesta una edad Eoceno tardío-Oligoceno temprano basado en los ensamblajes y correlaciones litológicas (Assemat et al. 2019).

Los últimos análisis de los diferentes depósitos de la localidad de Shapaja, incluyendo robustos análisis de quimioestratigrafía condujeron a una revisión de las edades de los diferentes niveles estudiados en esta tesis (Antoine et al. 2021). Así, TAR-20, el nivel más bajo estratigráficamente, sería de edad Eoceno tardío, el nivel TAR-21 sería de edad Eoceno terminal, justo antes o dentro del evento de la transición Eoceno/Oligoceno, los niveles TAR-22 y TAR-13 serían ambos Oligoceno temprano y TAR-01, más arriba en la columna estratigráfica, representaría el nivel más joven (Oligoceno temprano, Fig. 2.3; ver también figura 6 de Antoine et al. 2021).

Fauna

El contenido fósil de las localidades de Shapaja abarca plantas, oogones charofitos, cangrejos, moluscos, condriactos, osteíctios, lisanfibios, quelonios, escamosos, cocodrilomorfos y mamíferos (incluyendo metaterios, xenartros, ungulados nativos de América del Sur representados por pequeños piroterios, astrapoterio y notungulados; Antoine et al. 2021, y roedores caviomorfos; Boivin et al. 2018a). Klaus et al. (2017) estudiaron recientemente los restos de cangrejo del TAR- 01 y los asignaron a la familia de cangrejos neotropicales de agua dulce, los Trichodactylidae.

Taxones estudiados

La lista de taxones estudiados que provienen del Miembro Superior de la Formación Pozo en la localidad de Shapaja, incluyendo su contexto sistemático actualizado, así como el número de especímenes estudiados en el análisis de textura de microdesgaste dentario para cada taxón, están disponibles en la tabla 2.8.

Tabla 2.8: Lista de los taxones fósiles de la Formación Pozo (Miembro Superior) en Shapaja estudiados mediante DMTA.

Taxones	Nivel	N	Sistemática	Autor	Referencia clasificación
<i>aff. Tarapotomys</i>	TAR-21	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
Caviomorpha indet.	TAR-21	1	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2018a
Caviomorpha indet.1	TAR-21	2	Caviomorpha <i>Incertae sedis</i>	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2018a
<i>cf. Tarapotomys</i>	TAR-13 TAR-21 TAR-20	1 1 3	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Eoincamys cf. pascuali</i>	TAR-01	7	Chinchilloidea	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Eoincamys parvus</i>	TAR-22 TAR-21	4 1	Chinchilloidea	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Eoincamys valverdei</i>	TAR-13 TAR-22 TAR-21 TAR-20	2 1 1 4	Chinchilloidea	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	TAR-21	1	Erethizontoidea	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2018a
<i>Mayomys confluens</i>	TAR-01	54	Octochinchilloi	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Selvamys paulus</i>	TAR-22	2	Octodontoidea	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2018a
<i>Shapajamys labocensis</i>	TAR-01	13	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	TAR-01	18	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a
<i>Tarapotomys subandinus</i>	TAR-21	5	Caviomorpha	Boivin et al. 2018a	Boivin et al. 2019a

2.3.4. Salla-Luribay, Bolivia [Oligoceno tardío]

La cuenca Salla-Luribay se encuentra a unos 90 km al suroeste de La Paz, Bolivia, y está orientada al NNO-SSE (Villarroel & Marshall 1982; ver Fig. 1.3). Los "Salla Beds" comprenden una gruesa secuencia estratigráfica que incluye numerosos niveles fosilíferos (Hoffstetter 1976; Villarroel & Marshall 1982; MacFadden et al. 1985; Kay et al. 1998; Pérez et al. 2018).

Contexto geológico e información asociada

Dos unidades sedimentarias del Paleógeno-Neógeno llenan la cuenca: el Conglomerado basal de Luribay (Ahlfeld & Branisa 1960), cubierto por los "Salla Beds" (Hoffstetter 1976; Villarroel & Marshall 1982; MacFadden et al. 1985; Kay et al. 1998). Los fósiles se encuentran en toda la cuenca Salla-Luribay, pero la mayor concentración se encuentra en una franja ubicada al oeste de la Estancia Salla (Villarroel & Marshall 1982).

En términos generales, un Nivel Guía (GL; o "Principal Guide Level" *sensu* MacFadden et al. 1985) es reconocido en los Lechos de Salla, que es un nivel de ceniza blanca y gruesa con intercalaciones de marga y piedra caliza que se puede seguir a lo largo de toda la cuenca (Villarroel & Marshall 1982). El GL también es conocido como "Calabozo Pata III" (Villarroel & Marshall 1982), "Principal Guide Level" (MacFadden et al. 1985) y "Unit 4 & first Guide Level" (Kay et al. 1998).

Los niveles de fósiles por debajo del GL se conocen como los Lechos inferiores de Salla ("lower Salla Beds") y los que están por encima del GL como los Lechos superiores de Salla ("upper Salla Beds"; Patterson & Wood 1982; MacFadden et al. 1985). Los horizontes más ricos en fósiles son el GL y los Lechos superiores de Salla. Dentro de este último, uno de los niveles más explorados es aquel en el que se hallaron primates (Unidad 5, Tapial Pampa: nivel a *Branisella*). Aunque muchos de los horizontes y localidades expuestos en la Cuenca Salla-Luribay han recibido diferentes nombres (Ahlfeld & Branisa 1960; Hoffstetter 1976; Patterson & Wood 1982; Villarroel & Marshall 1982; MacFadden et al. 1985; Kay et al. 1998), probablemente son comparables con el GL y los Lechos superiores de Salla.

Datación. Las primeras dataciones fueron obtenidas por Hayashida et al. (1984) a través del método de fisión (circón), con edades de 54.0 ± 2.4 y 51.8 ± 2.6 Ma. Sin embargo, Hayashida y Danhara (1985) volvieron a analizar las mismas muestras utilizando una nueva metodología, dando como resultado edades más jóvenes (27.2 ± 1.6 – 25.0 ± 1.5 y 26.1 ± 1.9 – 24.0 ± 1.5 Ma) que son congruentes con las publicadas por MacFadden y colaboradores (1985). MacFadden et al. (1985) dataron un nivel 10 m por debajo del GL y correlacionaron varios horizontes fosilíferos de tres secciones estratigráficas (Pasto Grande, Poco Poconi y El Planimiento). Ellos sugirieron que los Lechos de Salla se extienden de 28.5 a 24 Ma basados en datos radiométricos y polaridad magnética (MacFadden et al. 1985). Kay et al. (1998) estimaron un intervalo de edad de 25.95 a 25.99 Ma para el Nivel *Branisella* (Unidad 5), de 25.99 a 26.55 Ma para el Nivel Calabozo Pata (Unidad 4), y de 25.82 a 25.89 Ma para el Nivel Superior de Blancos (Unidad 6). Además, los mismos autores dataron otros niveles (ceniza de Cerro Poco Poconi 1 y 2, ceniza de Tapial Pampa Oeste, y 300 m de Upper White [Unidad 8]) e infirieron un rango temporal de 29.4 Ma a 24.8 Ma para el SALMA Deseadense de Salla. Todas estas estimaciones tienen que ser ajustadas tomando en cuenta las modificaciones hechas en la última escala geológica de los tiempos ("Geological Time Scale", Cohen et al. 2013 actualizada).

Ambiente de depósito y paleoambiente. Dado que los Lechos de Salla contienen hasta 600 m de sedimentos, depositados en un lapso de aproximadamente 3 millones de años (MacFadden et al. 1985), sería inapropiado discutir el paleoambiente de Salla como si éste expresara un lapso relativamente acotado. Las evidencias indican que el ambiente deposicional y la fauna cambiaron con el tiempo (Shockey & Anaya 2008).

MacFadden et al. (1994) estimaron que la elevación de Salla era de 500 m o menos en el momento de la depositación. Durante el Eoceno y el Oligoceno temprano, los paleo-Andes estaban situados al oeste del territorio boliviano y una amplia llanura aluvial que probablemente se asemejaba a las tierras bajas Chaco-Beni que ocupaba lo que hoy es el Altiplano y la mayor parte de la Cordillera Oriental de Bolivia (Marshall & Sempere 1991). El levantamiento inicial de los Andes orientales de Bolivia comenzó alrededor de los 27 Ma. Como resultado de este importante evento tectónico, varias cuencas intermontañas, como la cuenca de Salla Luribay, se desarrollaron en el dominio andino (Sempere et al. 1990; Marshall & Sempere 1991).

El cenograma obtenido por Croft (2001) se aproxima al de los modernos hábitats cerrados y húmedos. Sin embargo, la lista faunística (Shockey 1997a) utilizada por Croft (2001) no distingue entre los diferentes niveles estratigráficos de Salla, y las fuertes particularidades de las faunas cenozoicas sudamericanas (p. ej., un pequeño número de mamíferos carnívoros) podrían afectar el resultado de su estudio.

La presencia en Salla de un primate, *Branisella boliviana*, parece apoyar la interpretación de al menos un ambiente moderadamente húmedo con pocos árboles. Sin embargo, el impulso de asumir que el mono *Branisella* era arborícola es cuestionado por Kay et al. (2002). De hecho, basándose en sus dientes de coronas relativamente altas para un primate, interpretan que *Branisella* es más terrestre que otros platirrinos.

Un proterotérico (Liptopterna) encontrado en Salla (Shockey 1999) fue descrito como ecológicamente similar a los roedores del género *Dasyprocta* (Dubost 1968; Eisenberg 1981), debido a su pequeño tamaño y a sus hábitos cursoriales (Shockey 2001). Así, este proterotérico de Salla es similar además a pequeños ungulados que hoy habitan en los bosques del Viejo Mundo (Eisenberg & McKay 1974). Por otro lado, la presencia de taxones hipsodontes, presumiblemente adaptados a ambientes abiertos, implica que al menos algunas áreas abiertas estaban presentes en Salla (Shockey 1997b, 1999). Sin embargo, Reguero y Cerdeño (2005) señalaron que, en general, los ungulados de los "Lechos superiores de Salla" (Archaeohyracidae, Interatheriidae y Hegetotheriidae) son menos hipsodontes y más similares a ramoneadores, en comparación con los del Deseadense de la Patagonia (Reguero 1999; Reguero et al. 2003).

MacFadden (1990) propuso que el ambiente en Salla era semiárido, pero Vucetich (1991) declaró que la evidencia de roedores no indica un ambiente árido. Vucetich (1991) también señaló que Salla contiene menos especies de roedores hipsodontes que Lacayani y la Patagonia. Por lo tanto, las localidades patagónicas habrían tenido un ambiente relativamente más abierto que los de Salla (Vucetich 1991).

En general, si bien Shockey & Anaya (2008) sugieren un hábitat bastante abierto y seco, Billet et al. (2008) refuerzan una interpretación del paleoambiente de Salla que indica un "bosque abierto que experimenta lluvias estacionales" sobre la base de la baja riqueza de especies de primates, la ocurrencia común de especies de corona alta y la presencia de nódulos de carbonato pedogénico (Kay et al. 2002), es muy diferente de un ambiente semiárido.

Tabla 2.9: Lista actualizada de los taxones de roedores de Salla (Pérez et al. 2018).

Cohorte Placentalia Owen, 1837

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Luribayomys masticator Hoffstetter & Lavocat, 1976

Familia Cephalomyidae Ameghino, 1897

Asteromys bolivianus (Lavocat, 1976)

Familia Erethizontidae Bonaparte, 1845

Cholamys tetralophodonta Pérez et al., 2018

Protosteiromys pattersoni Pérez et al., 2018

Familia Caviidae Waterhouse, 1839

Branisamys luribayensis Hoffstetter & Lavocat, 1970

Familia Chinchillidae Bennet, 1833

Eoviscaccia sp. Vucetich, 1989

Incamys bolivianus Hoffstetter & Lavocat, 1970

Incamys pretiosus Lavocat, 1976

Pan-Octodontoidea *sensu* Arnal & Vucetich, 2015

Lapazomys hartenbergeri Pérez et al., 2018

Migraveramus beatus Patterson & Wood, 1982

Migraveramus lavocati Pérez et al., 2018

"*Migraveramus*" *quispea* (Shockey et al., 2009)

Octodontoidea indet. (Boivin, comm. pers.)

Sallamys pascuali Hoffstetter & Lavocat, 1970

Sallamys woodi Pérez et al., 2018

Sallamys sp. Hoffstetter & Lavocat, 1970

Sallamys? sp.

Fauna

El descubrimiento del primate *Branisella boliviana* (Hoffstetter 1969; Wolff 1984a; Takai & Anaya 1996), fue seguido por trabajos sobre otros grupos de mamíferos, como los roedores (Hoffstetter & Lavocat 1970; Hoffstetter 1976; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982), marsupiales (Patterson & Marshall 1978; Villarroel & Marshall 1982; Hoffstetter & Petter 1983; Wolff 1984b; Sánchez-Villagra & Kay 1997), un presunto condilartro y litopternos (Soria & Hoffstetter 1983; Cifelli & Soria 1983a, b). También se describieron otros ungulados, incluyendo notohippidos, notoungulados mesotéridos y leontínidos (Shockey 1997b; Shockey 2005; Shockey et al. 2007), restos craneales de un litopterno (Shockey 1999) y un piroterio (Shockey & Anaya 2004). En Salla-

Luribay, Pujos y De Iuliis (2007) describieron cuatro especies de Tardigrada. Varios autores enumeraron los mamíferos de Salla-Luribay (MacFadden et al. 1985; Shockey & Anaya 2008). En esta tesis, proveemos una lista actualizada de los roedores de Salla (Tabla 2.9), basada en la reciente revisión publicada (Pérez et al. 2018).

Taxones estudiados

La lista de taxones estudiados que provienen de la localidad de Salla, incluyendo su contexto sistemático actualizado, así como el número de especímenes estudiados en el análisis de textura de microdesgaste dentario para cada taxón, está disponible en la tabla 2.10.

Tabla 2.10: Lista de los taxones fósiles de Salla-Luribay estudiados mediante DMTA.

Taxones	Sistemática	Autor	Referencia clasificación
<i>Asteromys bolivianus</i>	Cavioidea	Lavocat 1976	Boivin et al. 2019a
<i>Branisamys luribayensis</i>	stem-Cavioidea	Hoffstetter & Lavocat 1970	Boivin et al. 2019a
<i>Eoviscaccia</i> sp.	Chinchilloidea, Chinchillidae	Vucetich 1989	Pérez et al. 2018
<i>Incamys bolivianus</i>	Chinchilloidea	Hoffstetter & Lavocat 1970	Boivin et al. 2019a
<i>Incamys pretiosus</i>	Chinchilloidea	Lavocat 1976	Boivin et al. 2019a
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	Octodontoidea	Pérez et al. 2018	Pérez et al. 2018
<i>Migraveramus beatus</i>	Octodontoidea	Patterson & Wood 1982	Pérez et al. 2018
<i>Migraveramus lavocati</i>	Octodontoidea	Pérez et al. 2018	Pérez et al. 2018
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	Erethizontoidea, Erethizontidae	Pérez et al. 2018	Pérez et al. 2018
Octodontoidea gen. et sp. indet.	Octodontoidea	Boivin com. pers.	Boivin com. pers.
<i>Sallamys pascuali</i>	Octodontoidea	Hoffstetter & Lavocat 1970	Pérez et al. 2018
<i>Sallamys woodi</i>	Octodontoidea	Pérez et al. 2018	Pérez et al. 2018

2.3.5. Patagonia argentina [Oligoceno tardío]

Contexto geológico e información asociada

Cabeza Blanca es una de las localidades más ricas e importantes con fauna Deseadense en Argentina (Loomis 1914; Bown et al. 1993; Sciutto et al. 2000). El sitio está ubicado en la provincia del Chubut, departamento de Escalante, en 45°13'S y 67°28'O a unos 90 km al noroeste de Comodoro Rivadavia (Reguero & Escribano 1996; ver Fig. 1.3). El perfil tipo que aflora en la localidad de Cabeza Blanca corresponde a una secuencia horizontal de sedimentos marinos y continentales que se divide en tres secciones, las cuales se diferencian por sus características litológicas, paleoambientales y edades (Dozo & Vera 2010). Los sedimentos continentales corresponden a la Formación Sarmiento (Lema et al. 2001) del Eoceno medio al Mioceno Temprano. Esta formación constituye una de las unidades geológicas más representativas de la región que produce mamíferos. En este sentido, su riqueza paleontológica ha permitido reconocer diferentes edades mamíferos, desde el "Casamayorensis" hasta el Colhuehuapense (Pascual et al. 1965, 1996; Madden et al. 2005). En Cabeza Blanca, la Formación Sarmiento se ha subdividido en dos secciones basadas en el registro fósil, los niveles basales con fauna del "Casamayorensis" y los superiores con una asociación faunística del Deseadense (Reguero & Escribano 1996). Los ejemplares estudiados provienen de los niveles superiores (Deseadense SALMA, Oligoceno tardío) de la Formación Sarmiento en Cabeza Blanca, en el SE de la provincia del Chubut (Loomis 1914; Feruglio 1949; Reguero & Escribano 1996; Sciutto et al. 2000). Están alojados en el MACN, en la colección Ameghino, excepto el tipo de *Eoviscaccia australis* (Vucetich 1989) que está bajo un número MACN-PV.

La localidad de La Flecha, en el NE de la provincia del Santa Cruz, está situada a poca distancia al sur de la ensenada del río Deseado ("a little distance to the south of the inlet of the Rio Deseado"; Wood & Patterson 1959; ver Fig. 1.3). Las muestras estudiadas se alojan en el MNHN, el MLP y el MACN-A.

Localidades patagónicas y Edad Mamífero

Ameghino (1889) ya había descrito restos de mamíferos de la Edad Mamífero (EM) Deseadense para "Neuquén". Sin embargo, el punto de partida del conocimiento de la

fauna Deseadense (“couches à *Pyrotherium*”) se reconoce a partir de un conjunto de fósiles que colectó Carlos Ameghino en la localidad de La Flecha (Ameghino 1894; Tournoüer 1903). Luego, en el año 1903, el coleccionista francés A. Tournoüer también colectó en La Flecha restos de mamíferos, estudiados por A. Gaudry (1906). Este autor propuso el “*Étage du Deseado*”, equivalente en parte al “couches à *Pyrotherium*” de Florentino Ameghino (1894, 1897, 1906) y reconocido posteriormente como Edad Deseadense (Feruglio 1949; Wood & Patterson 1959) y por Pascual et al. (1965), y hasta hoy como EM Deseadense (Pascual et al. 2002). Aunque la localidad tipo de la Formación Sarmiento se encuentra en La Flecha, la fauna mejor conocida es aquella de la localidad Cabeza Blanca (Windhausen 1931). Dicha localidad fue estudiada entre otros por Loomis (1914), Simpson (1941), Bordas (1943), Feruglio (1949), Bown et al. (1993), Reguero & Escribano (1996), Reguero et al. (2007), Marani & Dozo (2008) y Dozo & Vera (2010). Los restos de roedores fueron estudiados en particular por Wood & Patterson (1959), Pérez & Vucetich (2012), Vucetich et al. (2015a) y Busker & Dozo (2017, 2019).

Esta localidad ha sido usada muchas veces, junto con La Flecha, como base para definir y caracterizar a la EM Deseadense (Marshall et al. 1986). Sin embargo, las localidades patagónicas asignadas al Deseadense no parecen ser sincrónicas y estarían representando diferentes lapsos dentro del Oligoceno tardío (Ciancio 2010). La mayor parte de las faunas asignadas a este lapso no han sido datadas, especialmente la localidad tipo de La Flecha. Nuevas dataciones son necesarias para precisar la real antigüedad de la EM Deseadense, por lo que aún quedan incertidumbres en cuanto a su verdadera extensión cronológica. Por otra parte, la correlación entre localidades deseadenses patagónicas y entre las de Bolivia y Patagonia dista bastante de haberse dilucidado (Dozo et al. 2014; Pérez et al. 2018). Sin embargo, considerando la información que ofrecen los Cingulata y los Notoungulata, podemos suponer que las faunas del Oligoceno de Bolivia podrían estar más relacionadas con aquellas del Oligoceno de la Mesopotamia y Uruguay (Formación Fray Bentos) que con aquellas de Patagonia de edades equivalentes (Carlini & Scillato-Yané 1999; Bond et al. 1998; Ciancio 2010).

Taxones estudiados

La lista de taxones estudiados que provienen de las localidades deseadenses de Patagonia, incluyendo su contexto sistemático actualizado, así como el número de especímenes estudiados en el análisis de textura de microdesgaste dentario para cada taxón, está disponible en la tabla 2.11.

Tabla 2.11: Lista de los taxones fósiles del Deseadense de la Patagonia argentina estudiados mediante DMTA.

Taxones	Localidad	N	Sistemática	Autor	Referencia clasificación
<i>Asteromys punctus</i>	Cabeza Blanca	2	Caviidae	Wood & Patterson 1959	Boivin et al. 2019a
<i>Cephalomys arcidens</i>	Cabeza Blanca	15	Cephalomyidae	Ameghino 1897	Vucetich et al. 2015a
" <i>Cephalomys plexus</i> "	Cabeza Blanca	12	Cephalomyidae	Ameghino 1897	Vucetich et al. 2015a
<i>Eoviscaccia australis</i>	Cabeza Blanca	1	Chinchilloidea	Vucetich 1989	Vucetich 1989
<i>Cephalomys arcidens</i>	La Flecha	12	Cephalomyidae	Ameghino 1897	Vucetich et al. 2015a
<i>Deseadomys arambourgi</i>	La Flecha	5	Acaremyidae, Octodontidea	Wood & Patterson 1959	Boivin et al. 2019a
<i>Protosteiomys medianus</i>	La Flecha	5	Erethizontidae	Wood & Patterson 1959	Boivin et al. 2019a
<i>Scotamys antiquus</i>	La Flecha	16	Chinchilloidea	Loomis 1914	Busker & Dozo 2019

Consideraciones respecto a al género Cephalomys

La familia Cephalomyidae, la cual fue originalmente propuesta y descrita por Ameghino (1897), representó uno de los grupos más enigmáticos de caviomorfos extintos. Su validez fue cuestionada por diversos autores, con posturas a favor (Landry 1957; Vucetich 1985, 1989, 1991; Dozo 1997; Kramarz 2001, 2005) y en contra (Loomis 1914; Wood & Patterson 1959; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982). Su

posición filogenética y su composición no fueron consensuadas entre diferentes propuestas sistemáticas (p. ej., Boivin et al. 2019a; Busker & Dozo 2019). Sin embargo, los últimos trabajos enfocados en Cephalomyidae los consideran parte de los Chinchilloidea (Busker et al. 2020). El género *Cephalomys*, tipo de la familia, fue originalmente considerado como representado por varias especies registradas en distintas localidades de la Patagonia Argentina (Ameghino 1897; Loomis 1914; Wood & Patterson 1959; Kramarz 2001, 2005; Vucetich et al. 2015a; Busker et al. 2020). Tres especies de *Cephalomys* fueron reconocidas en las localidades de Cabeza Blanca y La Flecha: *Cephalomys arcidens*, "*C. plexus*" y *C. ceciae*, esta última descrita más recientemente (Vucetich et al. 2015a). En este trabajo se estudiaron especímenes atribuidos originalmente a *C. arcidens* y "*C. plexus*". Sin embargo, Busker (2013), posteriormente Busker et al. (2020), propusieron la sinonimia entre estas dos últimas especies, siendo *C. arcidens* la especie válida.

Debido a la necesidad de poner a prueba diferencias en el tipo de microdesgaste dentario entre los conjuntos de especímenes originalmente asignados a cada una de estas especies nominales, estos especímenes fueron tratados independientemente, como si representaran taxones diferentes. Es importante remarcar que los especímenes de *Cephalomys* alojados en las colecciones mantienen todavía en sus etiquetas la referencia taxonómica a *C. arcidens* y "*C. plexus*". Al momento de la toma de datos, se mantuvo esta asignación original. Sin embargo, este abordaje no implicó poner en tela de juicio la reciente sinonimia propuesta por Busker (2013), por lo que ambas especies fueron entrecomilladas en todo el texto de esta tesis. Como se indicó más arriba, se advirtió la oportunidad de explorar diferencias en el microdesgaste y sobre esta base analizar si la dieta podría haber sido similar o no entre estos grupos de especímenes. Esta exploración no hubiera sido posible si todos los especímenes de *Cephalomys* hubiesen sido considerados como un único taxón. En suma, se puso a prueba si las muestras de especímenes previamente asignados a *C. arcidens* y "*C. plexus*" podrían representar poblaciones con dietas diferentes y un uso diferencial de recursos alimentarios.

Capítulo III: Metodología

Este capítulo presenta los métodos utilizados en este trabajo. Para reconstruir la paleoecología, se utilizaron métodos de estimación de tamaño y de análisis de microdesgastes dentarios. Ya que el estudio de los microdesgastes dentarios no ha sido muy utilizado en pequeños mamíferos, este capítulo se enfoca particularmente sobre este método, evaluando sus principios, orígenes, debates y últimos desarrollos.

3.1. Estimación de masa corporal

3.1.1. Importancia del tamaño corporal

El tamaño corporal es una característica biológica sumamente importante para una especie y un rasgo fundamental de la vida de un organismo, ya que es un predictor útil de sus adaptaciones, estando estrechamente correlacionado con numerosos aspectos de su historia de vida, su ecología y su comportamiento (McMahon & Bonner 1983; Calder 1984; Robinson & Redford 1986; Damuth & MacFadden 1990; McNab 2008). Las necesidades calóricas y nutricionales dependen directamente del tamaño corporal (Justice & Smith 1992). A diferencia de los primates, grupo en el cual se conoce un umbral natural de masa corporal entre las categorías dietarias ("Kay's threshold", umbral de Kay, que distingue a los que comen insectos de los que comen plantas; Gingerich et al. 1980; Kay & Covert 1984), en roedores este límite no puede ser precisamente identificado. De hecho, al contrario de los primates, los roedores más pequeños pueden tener una alta proporción de hojas de monocotiledóneas o dicotiledóneas en su dieta, ya que presentan un tracto digestivo muy eficiente (Justice & Smith 1992). En el caso de los caviomorfos, el tracto digestivo presenta intestinos muy largos y extensamente plegados, un ciego bien desarrollado así que la presencia de poblaciones microbianas equilibradas que permiten extraer los nutrientes de manera muy eficiente (ver Langer 2002 y Leite 2003 y referencias incluidas). Generalmente, los insectos son alimentos de alta energía, que satisfacen los altos requerimientos metabólicos de los roedores de pequeño tamaño. De forma general, los animales más grandes necesitan relativamente

menos calorías (Damuth & MacFadden 1990). Las hojas, que son bajas en energía pero que no presentan las mismas dificultades de búsqueda que los insectos, podrían satisfacer las necesidades de las especies de mayor tamaño. Los frutos son altos en energía, pero pobres en proteínas. Los frugívoros tienen un amplio espectro de tamaño corporal que no ayuda a caracterizar sus hábitos alimenticios. Sin embargo, dado que los frutos contienen sólo pequeñas cantidades de proteínas, los consumidores de frutos necesitan complementar su dieta con insectos u hojas.

En los roedores, la relación entre la masa corporal y la proporción de fibras ingeridas dentro de la dieta no es tan estricta como la observada en los primates (Justice & Smith 1992). De hecho, pequeños roedores caviomorfos tienen la capacidad de disminuir sus demandas metabólicas (tasa metabólica de base), lo que puede ayudarles a alcanzar sus necesidades nutricionales y energéticas cuando la calidad de los recursos alimentarios disponibles en el ambiente es baja (Velooso & Bozinovic 1993). No obstante, la masa corporal es un factor importante para caracterizar los nichos ecológicos entre los roedores (Bowers & Brown 1982).

3.1.2. ¿Cómo estimar la masa corporal?

La alometría ha sido estudiada durante mucho tiempo en vertebrados y particularmente en mamíferos. La relación entre un rasgo morfológico dado (X) y el tamaño (Y) se puede expresar mediante la ecuación: $Y=bX^a$ (Huxley & Teissier 1936). Esta ecuación es log-transformada (logaritmo natural), para obtener una ecuación lineal de la relación bivariada: $\ln Y= b \ln X + \ln a$. Esta ecuación lineal es más fácil de trabajar y los resultados estarán entonces más cerca de una distribución gaussiana.

3.1.3. Estimadores utilizados

Varios estudios se han centrado en la estimación de la masa corporal de roedores fósiles, basándose en mediciones dentales, en elementos post craneales o craneales (p.ej. Legendre 1986; Croft 2000, 2001; Hopkins 2008; Bertrand et al. 2015; Engelmann 2022). Los dientes constituyen la parte más dura y mineralizada de un animal y, en consecuencia, conforman la mayor parte del registro fósil de los roedores caviomorfos, particularmente de los más antiguos. La mayoría de los taxones incluidos en este

estudio sólo están representados por dientes aislados, los cuales son utilizados como la única fuente de información para inferir masas corporales.

Gingerich (1974) demostró que el primer molar inferior (m1) tiende a ser el menos variable en los mamíferos, aunque esto no es una regla absoluta (Gingerich & Ryan 1979). De hecho, Rasia (2016) demostró que las estimaciones basadas en los primeros molares inferiores de algunos caviomorfos, más precisamente en el chinchillido *Lagostomus maximus*, tienden a sobreestimar la masa corporal. Sin embargo, como el presente estudio se centra en caviomorfos fósiles antiguos, cuyas morfologías dentales no son tan derivadas como las de los taxones vivientes, tales como los analizados por Rasia (2016), se optó por no excluir el m1 como un estimador de masa corporal (ver más abajo). En este estudio se utilizarán estimaciones basadas en varios dientes: m1, m2, M1 y M2.

Entre los estudios de estimación de la masa corporal en roedores basados en el primer molar, se destaca el de Legendre (1986). Siguiendo su ecuación, la relación entre el área del m1, calculada a partir de mediciones de largo y ancho del m1, expresada en mm² (X) y la masa corporal, expresada en g (Y), es la siguiente:

Ecuación calculada para roedores de Legendre (1986):

$$\ln Y = 1.767 \ln X + 2.172$$

Respecto de esta aproximación, cabe destacar que las regresiones para estimar masas pueden establecerse en una amplia muestra de taxones, los cuales tienen una gran variedad de tamaños corporales (a esta aproximación se le llama a menudo "curva de ratón a elefante"). Es decir que, para la muestra, se seleccionan taxones que son independientes de su tamaño corporal o de su grupo filogenético, lo que trae aparejado algunos potenciales errores en las estimaciones de las masas corporales. La aplicación de este enfoque implica predecir las masas corporales para roedores tan pequeños como un ratón de menos de 100 g (como la rata vizcacha dorada) o tan grandes, como un carpincho de 60 kg. Además, la ecuación de Legendre (1986), también hace predicciones basadas en roedores que pertenecen a clados muy diferentes (tales como Myodonta vs. Hystricognathi), y que tienen distribuciones de masa corporal muy diferentes. Por otro lado, se ha descrito un enfoque diferente, como el de alometría estrecha, en la cual las regresiones se derivan de una muestra más estrecha de taxones de categorías similares. Croft (2000, 2001) utilizó este último enfoque para establecer

ecuaciones para las predicciones de masa corporal específicamente en especies de caviomorfos, utilizando la relación entre la longitud de los molares y la masa corporal:

Las ecuaciones de Croft (2000, 2001) calculadas para roedores caviomorfos, basadas en los molares superiores e inferiores son: $\ln Y = b \ln X + \ln a$

Donde X es:

- Largo M1: pendiente (b) 3.089; intercepto ($\ln a$) 3.082
- Largo M2: pendiente (b) 2.867; intercepto ($\ln a$) 3.352
- Largo m1: pendiente (b) 3.358; intercepto ($\ln a$) 2.870
- Largo m2: pendiente (b) 3.075; intercepto ($\ln a$) 3.308

En este trabajo de tesis doctoral se utilizaron tanto la ecuación de Legendre (1986) basada el área del primer molar inferior, como las ecuaciones de Croft (2000, 2001) basadas en las longitudes respectivas de los primeros y segundos molares inferiores y superiores.

3.1.4. Medidas en los molares

En función del material disponible se midieron el largo y el ancho de los primeros molares. El área del m1 se calculó a partir de las medidas obtenidas, con fin de aplicar la ecuación de Legendre (1986). Además, se tomó la longitud del m2 y de los M1 y M2, con fin de aplicar las ecuaciones de Croft (2000, 2001). Dependiendo del tamaño del espécimen y del equipo disponible en la colección consultada, las mediciones se tomaron con un calibre digital (resolución 0.01mm), o a través del software de acceso libre ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>; Abramoff et al. 2004), a partir de fotografías que se obtuvieron con escalas. Debido a que algunos taxones no estaban disponibles o no eran mensurables (p.ej. dientes quebrados) en las colecciones visitadas, completamos nuestras mediciones a partir de datos de la literatura (Boivin 2017; Pérez et al. 2018).

3.1.5. Análisis de los datos de estimación de masa corporal

Todos los análisis fueron realizados con R (R Development Core Team 2018).

Se calcularon los promedios y desvíos estándar de las estimaciones de masa obtenidas con cada ecuación por separado, para cada taxón y para cada conjunto de datos (localidades fosilíferas).

Para cada localidad fosilífera, se representaron gráficamente las masas estimadas para cada taxón (ver Cap. IX). En cada caso, se optó por representar a las masas obtenidas a partir de las ecuaciones que pudieron ser aplicadas al máximo número de taxones para cada localidad, a fin de facilitar la visualización de los resultados. Debido a que el material disponible variaba entre las localidades (diferentes dientes, diferentes números de ejemplares, etc.), no se representaron gráficamente los resultados obtenidos a partir de la aplicación de la misma ecuación para todas las localidades.

Cuando el número de especímenes lo permitió, se compararon estadísticamente los taxones entre ellos (dentro de las estimaciones de masa obtenidas con una misma ecuación, es decir que no se compararon masas estimadas obtenidas a través de diferentes ecuaciones). Esto fue posible solo para algunos taxones de la localidad de Salla (Bolivia). Se compararon las masas estimadas según la ecuación de Legendre (1986). En primer lugar, se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para testear si se detectaban diferencias de masas estimadas entre los taxones. Posteriormente, se aplicó una prueba *post-hoc* de Tukey-Kramer a los datos transformados por logaritmo a fin de comparar por pares las masas estimadas de los taxones analizados.

Debido a que ciertos taxones estaban representados por especímenes procedentes de diferentes unidades de la localidad de Salla (ver Cap. II, sección 2.3.4), se compararon las masas estimadas de estos especímenes entre las diferentes unidades. Sobre esta base, se puso a prueba si existían diferencias de tamaño entre las muestras de especímenes de las diferentes unidades. Se utilizaron las pruebas t-test de Welch cuando se comparaban solo dos unidades y los análisis de varianza ANOVA cuando se comparaban más de dos.

Todos los resultados son presentados en el Capítulo IX.

3.2. Microdesgastes dentarios

3.2.1. Del diente al microdesgaste

Dientes y alimento en los mamíferos

Los mamíferos han desarrollado dientes que son capaces de reducir de manera efectiva y eficiente una gran variedad de componentes alimenticios estructuralmente diversos en pequeños trozos (Hillson 2005). Al mismo tiempo, estos dientes son capaces de resistir la fractura y la abrasión (Popowics et al. 2001; Lucas 2004; Ungar 2008, 2010). Debido a que la mayoría de los mamíferos reemplazan los dientes sólo una vez, a excepción de los molares que nunca se reemplazan (Hillson 2005), sus dientes tienen que conservar su funcionalidad durante toda su vida útil. Por lo tanto, es de esperar que los dientes muestren un alto nivel de adaptación específica a la dieta y a la función a distintas escalas: desde la hilera dentaria (Fortelius 1985; Pérez-Barbería & Gordon 2001; Archer & Sanson 2002; Evans et al. 2007; Heywood 2010; Kaiser et al. 2010) hasta la microestructura del esmalte en las escalas nano-micrométricas (Rensberger & von Koenigswald 1980; Young et al. 1987; Lucas et al. 2008; Kalthoff 2011).

La alimentación es uno de los principales vínculos entre un organismo y su entorno. En el caso de los mamíferos, la energía necesaria para mantener su alto metabolismo se extrae de sus alimentos. Por lo tanto, es necesario extraer los nutrientes de los alimentos ingeridos de la manera más eficiente posible (Rensberger 1995; Prinz & Lucas 1997). En muchos mamíferos, todo el procesamiento mecánico de los alimentos tiene lugar en la boca. Durante la masticación, los dientes y los músculos actúan juntos para reducir el alimento ingerido en trozos lo más pequeños posible. Esto se da para maximizar el área de los fragmentos ingeridos para que las enzimas actúen sobre estos fragmentos, así como también para permitir que las enzimas accedan a nutrientes previamente encerrados en componentes no digeribles (tales como cáscaras de semillas o lignina; Fortelius 1985; Prinz & Lucas 1997; Lucas 2004). Sólo si este paso se lleva a cabo de manera eficiente, se puede extraer el máximo provecho de los alimentos ingeridos a nivel instestinal.

Durante la masticación no sólo se rompe el alimento, sino que también se dañan los dientes. Aunque los dientes rara vez se rompen completamente (Thenius 1989), las

partículas de alimento se fracturan y raspan los dientes en escamas finas, lo que da como resultado el llamado microdesgaste dentario.

¿Qué es el microdesgaste dentario?

El microdesgaste se refiere a todas las marcas o cicatrices microscópicas en la superficie de los dientes como resultado del desgaste de las partículas alimentarias. Estas marcas se clasifican en dos categorías principales, a saber, los hoyos (“pits”) y las estrías (“scratches”), dependiendo de su relación longitud/anchura (Gordon 1982; Grine 1986).

Existen dos tipos diferentes de desgaste dentario, ambos provocando la pérdida de pequeños fragmentos de esmalte: “la atrición”, resultante del contacto diente-diente, y “la abrasión”, resultante del contacto diente-alimento-diente. El microdesgaste dentario describe las cicatrices que dejan los alimentos en el esmalte según sus propiedades físicas. Se han identificado varias fuentes importantes. Las partículas de cuarzo exógenas pueden dejar cicatrices en el esmalte de los mamíferos, ya sean terrestres o arborícolas (Ungar et al. 1995). Se cree que otra fuente de desgaste proviene de los fitolitos (ver más abajo). Aunque algunos alimentos vegetales pueden parecer demasiado blandos como para dañar la superficie del esmalte, la mayoría contiene cuerpos microscópicos de sílice amorfa opalina (fitolitos), que son lo suficientemente duros como para ser una fuente de abrasión. Estos fitolitos se han encontrado en los dientes de primates fósiles (Ciochon et al. 1990) y numerosos estudios los consideran como una fuente importante de microdesgaste dentario (p. ej., Walker et al. 1978; Kay & Covert 1983; Teaford & Walker 1984; Ungar et al. 1995). Aunque todavía se desconoce el alcance de su influencia, la geofagia (es decir, la práctica de comer suelos y arcillas, ver más abajo) debe considerarse como una fuente potencial de abrasión. Sin embargo, otros factores de abrasión pueden incluir los tejidos leñosos, que pueden causar abrasión de los dientes en el caso de los animales que ingieren exudados o resina, ya que tienen que atravesar la corteza de los árboles para llegar a su fuente de alimento preferida, o la fruta que tiene cáscaras o semillas duras. Además, los consumidores de insectos tienen que lidiar tanto con las cutículas no esclerotizadas (p. ej., las polillas) como con las esclerotizadas (p. ej., los escarabajos) de sus presas. Desde orugas de cuerpo blando hasta escarabajos de cuerpo duro, los insectos tienen propiedades físicas muy diferentes, que pueden causar distintos tipos de desgaste (Strait 1993). Los insectos de cuerpo duro con cutículas esclerotizadas pueden producir hoyos muy profundos, más

profundos que los observados en mamíferos que comen hojas y frutas. En consecuencia, los patrones de microdesgaste dentario suelen ser el resultado de una combinación de factores. Estos patrones aportan una firma específica en función de la naturaleza de los alimentos consumidos. El análisis de este patrón de microdesgastes ayuda a inferir la dieta de las formas fósiles por analogía con la fauna moderna.

Microdesgastes del esmalte vs. microdesgastes de la dentina

En los organismos que tienen esmalte en sus dientes, el microdesgaste se suele analizar en el esmalte en lugar de en la dentina, por dos razones. En primer lugar, el esmalte es funcionalmente más importante que la dentina porque la mayor parte del proceso de masticación ocurre en la superficie del esmalte. De hecho, el esmalte cubre toda la superficie oclusal del diente durante las etapas de desgaste temprano a moderado (o incluso en etapas más tardías, especialmente en algunos carnívoros y primates; Hillson 2005) o se encuentra por encima de los cuencos de dentina más blandos (sobre todo en los roedores y los ungulados; Rensberger et al. 1984; Kaiser 2002; Hillson et al. 2005). En segundo lugar, el esmalte es mecánicamente (Xu et al. 1998; Lucas 2004) y químicamente (Quade et al. 1992; Wang & Cerling 1994) más estable que la dentina, lo que lo hace más adecuado para estudios en fósiles (morfología y/o química de isótopos). Algunos mamíferos, como xenartros, carecen de esmalte (Ferigolo 1985; Hillson 2005). En estos mamíferos se han realizado estudios de microdesgaste en la dentina que han dado resultados valiosos (ver Green 2009 y Haupt 2012). Sin embargo, las limitaciones de los estudios de dentina, como se mencionó anteriormente, restringen su uso generalizado para el análisis de fósiles.

Arena y polvo vs. fitolitos

El debate sobre qué elementos alimentarios son los responsables del microdesgaste ha recibido mucha atención en los últimos tiempos. Se centra particularmente alrededor de qué agente(s) es(son) responsable(s) del raspado intensivo observado en las facetas del esmalte. Al respecto, se han propuesto dos posibles agentes: (1) fitolitos endógenos o (2) arena y polvo exógenos.

Como se mencionó anteriormente, los fitolitos son cuerpos silíceos amorfos que se depositan intracelularmente o extracelularmente en la vegetación (Piperno 1988,

2006). Las Poaceae (pastos) depositan más fitolitos en sus tejidos que otras angiospermas (Epstein 1999; Prychid et al. 2003; Hodson et al. 2005; Piperno 2006). Damuth & Janis (2011) revisaron el papel de estos fitolitos en la fisiología de la planta y su influencia en los comportamientos de alimentación de los herbívoros. Las altas concentraciones de fitolitos aumentan la abrasividad y disminuyen la calidad nutricional del pasto, e influyen en las tasas de crecimiento de los jóvenes y las hembras maduras en los ratones de campo (*Microtus agrestis*; Massey & Hartley 2006; Massey et al. 2007). Los pequeños mamíferos parecen sensibles a este factor y por ello seleccionan gramíneas con menos fitolitos (Justice & Smith 1992; Massey & Hartley 2006; Cotterill et al. 2007; Massey et al. 2007). Se ha observado la misma influencia en los insectos que comen hojas (p. ej., Massey et al. 2006). Por el contrario, la concentración de fitolitos tiene una menor influencia en las preferencias alimentarias de los mamíferos más grandes. Massey et al. (2009) demostraron que, aunque las ovejas que pastan seleccionan las especies de pasto más apetecibles, las concentraciones de fitolitos son sólo parcialmente responsables de determinar la palatabilidad. El efecto que los fitolitos tienen en el comportamiento alimentario de los herbívoros varía entre los mamíferos pequeños y grandes. Las concentraciones más altas de fitolitos en cualquier caso juegan un rol en las preferencias alimentarias (ver también referencias en Damuth & Janis 2011).

Baker et al. (1959) midieron la dureza de los fitolitos de sílice en avena y descubrieron que son más duros que el esmalte de oveja. Este fue el primer experimento que apoyó la hipótesis de que los fitolitos son los agentes físicos responsables de los arañazos en el microdesgaste. Walker et al. (1978) encontraron que la cantidad de partículas de roca (es decir, de arena) en la materia fecal era similar en el ramoneador *Heterohyrax brucei* y en el pastador *Procavia johnstoni*. Las cantidades de fitolitos son mucho mayores en la dieta de los pastadores que en la de los ramoneadores, ya que los fitolitos están casi ausentes en la dieta de los ramoneadores. Walker et al. (1978) concluyeron que los fitolitos de sílice, y no las partículas de roca, son responsables del intenso rayado de la superficie esmaltada del pastoreo. Por el contrario, Sanson et al. (2007) descubrieron que el esmalte dental es más duro que los fitolitos de sílice, por lo que concluyeron que los fitolitos de sílice no pueden rayar el esmalte.

El pasto es relativamente bajo en altura, por lo que los pastadores se alimentan más cerca del suelo, donde el polvo depositado en las plantas y las partículas del suelo (arenilla) ingeridas con el material vegetal (geofagia) son probablemente responsables

del intenso rayado que se observa en el esmalte de los pastadores (Gomes Rodrigues 2009; Gomes Rodrigues et al. 2009). A diferencia de Walker et al. (1978), Mainland (2003) encontró cantidades similares de fitolitos en el estiércol de las ovejas, pero diferentes cantidades de arena, concluyendo que la arena ingerida con el material vegetal puede explicar el intenso rascado. Este último estudio sólo abordó los problemas de dos poblaciones de una misma especie.

Merceron et al. (2005a) presentaron resultados sobre el patrón de microdesgaste del gorila de tierras bajas (*Gorilla gorilla gorilla*). El gorila vive en bosques húmedos donde se alimenta de pastos altos. Estos autores concluyeron que el intenso rascado de las facetas de esmalte del gorila no puede ser el resultado de la acumulación de polvo debido al ambiente húmedo, ni de la ingestión de tierra porque los pastos que consumen son altos. De ahí favorecieron la hipótesis del fitolito. Los resultados de Solounias & Semprebon (2002, p. 24) “do not support the hypothesis that grit and dust may cause an increased number of scratches on tooth enamel” (no apoyan la hipótesis de que la arena y el polvo puedan causar un mayor número de estrías en el esmalte dental). En cambio, a partir del patrón de microdesgaste de las especies que habitan hábitats secos y abiertos (camellos, vicuñas y antílopes) o consumen partículas del suelo junto con las raíces de las plantas (cerdo), estos mismos autores llegaron a la conclusión de que la arena y el polvo producen más bien hoyos y estrías gruesas. Merceron et al. (2004a) también explicaron la mayor presencia de hoyos en *Rangifer tarandus* (renos) por la ingestión de arena junto con líquenes molidos. Mainland (2000) estudió el patrón de microdesgaste de las ovejas consumidoras de algas marinas y descubrió que es la ingestión de arena junto con algas marinas (que no contienen fitolitos de sílice) lo que produce sus facetas de esmalte más bien picadas. Ella, sin embargo, enfatizó que los movimientos verticales de la mandíbula de las ovejas cuando se alimentan de esta dieta específica tienen una gran influencia en los tipos de marcas producidas (hoyos vs. estrías).

Damuth & Janis (2011) revisaron los datos sobre la hipsodoncia y sus causas. Concluyeron que, aunque los fitolitos probablemente juegan un papel importante, es el consumo de arena y polvo el principal impulsor de la evolución de la hipsodoncia. Por lo tanto, la hipsodoncia se relaciona más con la alimentación en hábitats abiertos y secos que con la alimentación de pastos (Mendoza & Palmqvist 2008). Sin embargo, no hay necesidad de que los mismos abrasivos sean responsables de la estriación del esmalte a nivel del microdesgaste y de la evolución de la hipsodoncia, ya que la presencia de estriación no conduce necesariamente a mayores índices de desgaste (Billet et al. 2008).

Un último punto se refiere a la dureza de los fitolitos en relación con el esmalte dental. Gügel et al. (2001) realizaron experimentos de masticación y descubrieron que los fitolitos por sí solos pueden producir marcas de microdesgaste. Aunque estos experimentos no demuestran que los fitolitos gasten esmalte *in vivo*, muestran que tienen el potencial para hacerlo. Desafortunadamente, se centraron sólo en los hoyos, dejando la cuestión abierta para las estrías.

Se sabe que los materiales más blandos pueden gastar materiales más duros (Boyde 1984). Estudios recientes han demostrado específicamente que un elemento más blando que el esmalte puede marcar una superficie de esmalte (Xia et al. 2015; Daegling et al. 2016). Además, la dureza del esmalte probablemente no es homogénea y varía con la estructura interna y la orientación de los prismas de esmalte. Finalmente, la dureza de los fitolitos también puede variar de una especie vegetal a otra, e incluso dentro de una misma especie vegetal (Damuth & Janis 2011). Por lo tanto, los experimentos utilizando la técnica de indentación (o ensayo de indentación instrumentado (IIT), ver Arzate-Vázquez et al. 2015) como el de Sanson et al. (2007) podrían no ayudar a resolver la cuestión.

En otro intento de entender el rol de los fitolitos, su efecto de desgaste ha sido simulado por una máquina masticadora mecánica que replicaba los movimientos mandibulares de los caballos, reproduciendo un año de masticación en un período relativamente corto (Karme et al. 2016). Los experimentos simularon cinco tipos diferentes de condiciones, a saber, una dieta baja en fitolitos (alfalfa), dos dietas altas en fitolitos (pasto, por un lado, y pasto más cáscara de arroz, por el otro), una dieta alta en fitolitos más arena y un régimen de diente sobre diente puro (llamado "desgaste") en el que no se procesaban plantas ni arenas (la única fuente de desgaste era el contacto directo diente sobre diente). En este estudio, se demostraron varios patrones importantes de micro y macrodesgaste. En cuanto al microdesgaste, la presencia de arena y el desgaste puro produjeron texturas de desgaste con un mayor número de hoyos grandes o muy grandes, así como de longitudes de estrías más cortas, que la mayoría de las simulaciones de masticación en las que los tejidos de las plantas se procesaban en ausencia de arena. Además, el procesamiento de tejidos vegetales produjo texturas con más estrías que las que no tenían tejido vegetal y, en ausencia de arena, ninguna de las dietas de los tejidos vegetales difería significativamente entre sí en ninguna de las variables del microdesgaste medidas. Así, las variables del microdesgaste fueron influenciadas principalmente por la presencia/ausencia de fitolitos (incluso en baja

densidad) y arena. En cuanto al macrodesgaste, se ha estimado que el contacto puro con los dientes gastaba el esmalte a una tasa base de 0.58 mm por año, mientras que una dieta de fitolitos "baja" lo gastaba sólo en un tercio de ese valor, lo que indicó que el tejido de la planta amortiguaba el desgaste de los dientes entre sí (Karme et al. 2016). Más aun, las dietas de "alta" y "muy alta" concentración en fitolitos gastaron los dientes a una tasa de aproximadamente 7-8 veces la tasa de desgaste de atrición, mientras que la adición de arena gastaba los dientes a más de 15 veces. Estos datos sugieren que una dieta alta en fitolitos eventualmente conduce al desgaste dental, aunque no está claro a partir de estos datos si esto se debe a la abrasión directa (Xia et al. 2015) o a una combinación de frotamiento más fatiga (Lucas et al. 2013). No obstante, está claro que la arena desgasta el esmalte a un ritmo mucho más rápido que el de los fitolitos (el doble de rápido, en este experimento), lo cual es compatible con las predicciones de Lucas et al. (2013). Los patrones de macrodesgaste no se correspondían con los patrones de microdesgaste. Por ejemplo, las dietas de bajo y alto contenido de fitolitos tenían patrones de microdesgaste estadísticamente indistinguibles, pero patrones de macrodesgaste radicalmente diferentes, en el mismo grado que para el desgaste puro *versus* la dieta de arena.

Existe evidencia que apoya la hipótesis del fitolito como agente de desgaste. Esto no significa que la arena y el polvo no influyan en el microdesgaste del esmalte; sin duda, también desempeñan un papel importante. La pregunta es cuáles de estos factores tiene el impacto más importante en la formación del microdesgaste. El problema en torno a esta pregunta sigue sin resolverse, pero esto no pone en peligro los resultados de los análisis de microdesgaste/microtextura. De hecho, cualquiera que sea el principal agente de desgaste, tanto los fitolitos como el polvo, estos están casi siempre asociados y son más abundantes en las gramíneas que en el follaje de los árboles (Merceron et al. 2007).

Se ha demostrado que tanto los fitolitos como las partículas de polvo/arena provocan microdesgaste en los dientes (Merceron et al. 2016b). Estudios de campo sobre pequeños mamíferos han sugerido que, si bien la cantidad de arena o de sustrato en la dieta difieren entre los taxones que ocupan diferentes hábitats, su efecto sobre el desarrollo de las características del microdesgaste no enmascara la señal creada por las diferencias en la dieta (Withnell & Ungar 2014; Burgman et al. 2016; Caporale & Ungar 2016). Por lo tanto, aunque se necesitan estudios adicionales, los estudios actuales, aunque en mamíferos más grandes, sugieren que la señal dietaria no se ve

enmascarada por la señal de los elementos exógenos como arena y polvo (Merceron et al. 2016a, b).

Formación de los microdesgastes

Puede parecer lógico pensar que el desgaste de los dientes reduce su funcionalidad. Si bien esto es cierto en las primeras etapas de desgaste o con desgaste excesivo como en animales seniles (Pérez-Barbería & Gordon 1998; Lucas 2004), se necesita algo de desgaste antes de que los dientes sean completamente funcionales. El desgaste es, por tanto, un mecanismo funcionalmente necesario (Osborn & Lumsden 1978; Pérez-Barbería & Gordon 1998; Lucas 2004; Hillson 2005).

Como se mencionó anteriormente, el desgaste dentario puede dividirse en dos categorías: atrición y abrasión. Es importante remarcar que el desgaste nunca es puramente de atrición o puramente abrasivo. En los sistemas de masticación, ambos procesos se producen simultáneamente en todas las facetas de desgaste durante un ciclo completo de masticación. Sólo la proporción relativa de desgaste de abrasión varía de un tipo de faceta a otra: algunas facetas son dominadas por la atrición, mientras que otras son dominadas por la abrasión, dependiendo de los movimientos masticatorios (Butler 1952, 1972; Kay & Hiiemae 1974). La proporción relativa de atrición vs. abrasión también depende del tipo de alimento consumido. Finalmente, la proporción relativa de atrición aumenta con el procesamiento de los alimentos: a medida que el alimento se reduce en pequeños trozos, los dientes se acercan entre sí (Kay & Hiiemae 1974).

La atrición se define como contacto diente a diente. Sin embargo, esto fue definido en escala macroscópica. La atrición no implica necesariamente un contacto real entre dientes antagonistas a escala microscópica; las superficies pueden acercarse mucho entre sí sin hacer contacto físico. También las zonas donde ocurre el contacto pueden no ser continuas y los contactos pueden ser en puntos y no a través de áreas. Por lo tanto, el desgaste sólo implica que las superficies dentales se acercan estrechamente entre sí, y es necesario fijar un umbral que defina qué tan cerca es "muy cerca". Debido a que esta discusión va más allá del enfoque principal de esta tesis, la definición de atrición y abrasión será como se indica a continuación.

La atrición se refiere a la "pérdida de volumen dental [desgaste] resultante de los contactos diente-dientes" (Dahlberg & Kinzey 1962, p. 242), mientras que la abrasión se

define como la "pérdida de volumen dental [desgaste] resultante de los contactos entre la superficie del diente y elementos extraños [tales como partículas de alimentos]" (Dahlberg & Kinzey 1962, p. 242).

A escala macroscópica, la atrición puede agudizar los dientes y ha sido propuesta como un mecanismo importante para mantener la funcionalidad de los dientes durante toda la vida de un mamífero, ya sea a través de la acción masticatoria normal (Osborn & Lumsden 1978) o a través de la "tegosis" (ver Murray & Sanson 1998 para una revisión crítica). Se sabe que este proceso ocurre incluso antes de nacer en algunos mamíferos (Teaford & Walker 1983a, b). Sin embargo, en escalas microscópicas, es más probable que estos contactos aplanen las superficies al romper las cúspides.

Los contactos de desgaste proporcionan información sobre los movimientos de masticación en todas las facetas de desgaste. Por otro lado, las facetas dominadas por la abrasión son más informativas para la reconstrucción de las dietas debido a que estas son el resultado directo del desgaste generado por el contacto con los alimentos. Gordon (1982) observó bajo un microscopio electrónico de barrido que la dicotomía entre las facetas de desgaste y la abrasión es evidente sólo con un aumento muy bajo, y se vuelve borrosa con aumentos más altos. La distinción entre los tipos de facetas es, por lo tanto, en gran medida irrelevante para el análisis de la textura del microdesgaste tal y como se presenta en este trabajo (Gordon 1982).

El análisis del microdesgaste dentario busca asociaciones entre las dietas conocidas y los patrones de microdesgastes observados. Una suposición básica del análisis del microdesgaste es aquella que indica que el patrón de microdesgaste depende mayormente de las propiedades biomecánicas de los alimentos que se procesan. Esto significa que el patrón de microdesgaste es principalmente independiente de la morfología subyacente o de la estructura filogenética de los organismos estudiados (Semprebon et al. 2004; Calandra & Merceron 2016).

La microestructura del esmalte, utilizada en taxonomía debido a la variabilidad de su organización (p. ej., Escala & Gállego 1977; von Koenigswald 2004a, 2004b; Martin 2007), probablemente influye en la formación del microdesgaste (Gordon 1988). Este efecto, sin embargo, parece ser relativamente escaso respecto de las categorías taxonómicas (Gordon 1982) ya que numerosos estudios han encontrado que existe una fuerte asociación entre los patrones de microdesgaste y las dietas de las especies vivientes con dietas conocidas, en varios órdenes de mamíferos (p. ej., Solounias & Semprebon 2002; Semprebon et al. 2004). Ningún indicador puede predecir con una

precisión del 100%, y el análisis de los microdesgastes no es una excepción. Las desviaciones de las expectativas pueden deberse a las influencias filogenéticas y morfológicas del microdesgaste, pero, como ya se ha dicho, esta influencia parece baja (Solounias & Semprebon 2002; Semprebon et al. 2004). Por lo tanto, se puede suponer que el análisis del microdesgaste dental es un indicador fiable para las reconstrucciones dietarias. El patrón de microdesgaste observado es una señal a corto plazo, que refleja típicamente la dieta durante los últimos días de la vida de un animal (“Last Supper Syndrom”, Síndrome de la última cena; Teaford & Oyen 1989a, b, c; Teaford & Robinson 1989; Solounias et al. 1994; Merceron et al. 2010a; Schulz et al. 2011). Esto implica que el método puede muestrear tanto señales locales como estacionales, las cuales pueden ser una fortaleza o una debilidad del método, dependiendo de los objetivos del estudio.

Además de las asociaciones entre los patrones de microdesgaste y la dieta, algunos estudios se han centrado en las causas mecánicas de estas asociaciones. Los procesos de desgaste y las interacciones entre las partículas de alimentos y las superficies de los dientes fueron ampliamente estudiados por Lucas (2004).

Los alimentos duros tienen más probabilidades de producir hoyos en la superficie, mientras que el consumo de alimentos más resistentes produce estrías. Sin embargo, tanto los hoyos como las estrías son el resultado de los mismos procesos de masticación: las estrías se producen por movimientos de cizallamiento, mientras que los hoyos son causados principalmente por el componente de trituración (Gordon 1982; Lucas 2004; ver Fig. 3.1). Los hoyos también pueden ser generados por la fractura de la superficie, cuando un fragmento de la superficie es astillado (Lucas 2004; Lucas et al. 2008). Lucas y colaboradores (2008) concluyeron que la transición de la deformación plástica a la deformación quebradiza depende del tamaño de las partículas. Lucas (2004) propuso que el daño mecánico producido por los alimentos puede ser evitado por dos mecanismos: (1) defensas limitadas por el estrés y (2) defensas limitadas por el desplazamiento. Los mecanismos de limitación de tensiones se refieren a los objetos que se organizan estructuralmente, logrando una alta dureza para evitar la formación de grietas. Estos objetos se llaman "duros" (Lucas 2004). Ejemplos de alimentos duros son las semillas, la corteza y la sílice (como arena y polvo exógenos, o fitolitos endógenos). Los mecanismos de desplazamiento limitado evitan que las grietas que se inician se propaguen a través de la estructura. Esto se logra a través de una alta plasticidad y, por

lo tanto, estos objetos se denominan "resistentes". Las hojas de los árboles y las hojas del pasto se consideran alimentos resistentes (Lucas 2004).

Para iniciar la fractura en alimentos duros (Fig. 3.1), se deben aplicar altas cargas de compresión entre los dientes antagonistas. Puede producirse una fisura en la faceta del esmalte, ya sea por indentación o por fractura frágil (Lucas 2004; Lucas et al. 2008). Por el contrario, el cizallamiento es necesario para propagar eficientemente una grieta a través de alimentos resistentes (Lucas 2004). El cizallamiento es un mecanismo que sólo puede ser eficiente si se produce un mayor contacto diente-diente a lo largo de las superficies que funcionan como cuchillas. Es más probable que este corte produzca estrías en las facetas del esmalte.

Estos procesos son fáciles de entender. Cuando uno quiere comer una nuez, primero tiene que romper la cáscara con un cascanueces. Por lo tanto, se presiona sobre el cascanueces con cierta fuerza y, en algún momento, la cáscara se rompe. Es difícil iniciar la fractura, pero una vez hecha, toda la estructura tiende a romperse en pedazos (fractura frágil; Lucas 2004). Por otro lado, al presionar la hoja de un árbol no se romperá en pedazos pequeños. Una hoja tiene que ser rasgada para que la fisura se extienda de un lado a otro, y luego hay que repetir el proceso para triturar la hoja en trozos cada vez más pequeños (Lucas 2004).

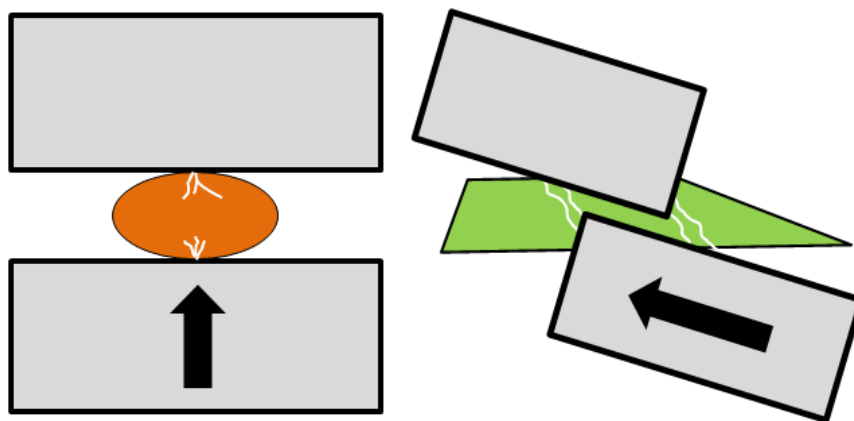


Figura 3.1: Esquema representando los tipos de movimientos y fuerzas involucrados según el tipo de elemento masticado, duro (p. ej., en el caso de una semilla) a la izquierda con un movimiento de aplastamiento (“*crushing*”) y resistente (p. ej., en el caso de una hoja) a la derecha con un movimiento de cizalla (“*shearing*”).

Los dientes también están estructurados para evitar daños mecánicos, de la misma manera que las partículas de alimentos. El esmalte es un material muy duro (Lucas 2004) y los taxones que se especializan en dietas duras suelen tener esmalte grueso para prevenir fracturas (p. ej., Kay 1981; Popowics et al. 2001; Ungar et al. 2008). Sin embargo, la protección basada únicamente en la dureza puede ser peligrosa, ya que una sola grieta puede ser desastrosa. Así, además de una cubierta de esmalte duro, otras estructuras dentales bloquean la propagación de grietas, haciendo que los dientes sean más resistentes. Las bandas de Hunter-Schreger (HSB) son bandas claras y oscuras de esmalte vistas bajo el microscopio de luz. Estas bandas son un fenómeno de la variación en la propiedad reflectante de los conjuntos de prismas, dependiendo de la dirección de los prismas con respecto a la fuente de luz (Rensberger & von Koenigswald 1980, p. 481). Las grietas se producen preferentemente entre los prismas de esmalte y no a través de ellos, por lo que la presencia de HSB bloquea eficazmente la propagación de las grietas (Rensberger & von Koenigswald 1980; Fortelius 1985; Xu et al. 1998; Martin et al. 2003; Lucas et al. 2008). La dentina es más resistente que el esmalte, por lo que puede resistir mejor el agrietamiento (Xu et al. 1998). Cualquier grieta que se produzca, rara vez o nunca, se extiende más allá de la unión esmalte-dentina (Xu et al. 1998; Lucas et al. 2008).

En suma, estos procesos son específicos de la dieta: el consumo de objetos duros provoca la formación de hoyos, mientras que la masticación de materiales resistentes genera estrías en las facetas del esmalte. Estos procesos también son específicos de cada función: los hoyos son el resultado de las cargas de compresión necesarias para iniciar la fractura de objetos duros, mientras que las estrías son producidas por las fuerzas de cizallamiento necesarias para la trituración de objetos duros (Fig. 3.1).

Debido a que la orientación de las facetas y los movimientos de masticación están relacionados con la morfología de los dientes, está claro que el microdesgaste no es completamente independiente de la morfología subyacente (Calandra & Merceron 2016). Aunque las propiedades biomecánicas de los alimentos son las mismas para todos los mamíferos herbívoros, la dinámica de la masticación difiere entre los distintos linajes (p. ej., Hiiemae 1978). Esto implica que las comparaciones entre órdenes de mamíferos son difíciles. Por ello, los resultados de estudios de microdesgaste dentarios obtenidos en los distintos órdenes de mamíferos no pueden interpretarse fácilmente dentro de un marco mecanicista común.

3.2.2. Historia de los estudios en microdesgaste

Primeros estudios sobre el microdesgaste dentario

Los primeros trabajos en la investigación del microdesgaste dentario fueron realizados a principios de la década de 1950. Butler (1952) reconoció por primera vez el potencial del estudio de las estrías microscópicas en la superficie del esmalte para determinar el movimiento de la mandíbula y la dieta. A finales de esa década, se había confirmado que los microdesgastes eran el resultado de la masticación (Baker et al. 1959). Pronto siguieron los primeros estudios en antropología, los cuales sugirieron el uso de este método como herramienta para reconstruir dietas pasadas (Dahlberg & Kinzey 1962). Sin embargo, no fue hasta una década más tarde que esta afirmación fue investigada adecuadamente, aunque los primeros estudios se vieron obstaculizados por las limitaciones de la microscopía óptica (caracterizada por una profundidad de campo y un poder de resolución limitados; Ungar et al. 2008).

La investigación sobre el microdesgaste dentario se intensificó en la década de 1970, cuando varios autores se orientaron hacia la microscopía electrónica de barrido, lo que permitió un mayor poder de resolución y profundidad de campo (p. ej., Rensberger 1973; Walker et al. 1978). El estudio del microdesgaste dentario se convirtió rápidamente en una herramienta muy extendida, no solo para reconstruir la dieta pasada de los primates (p. ej., Covert & Kay 1981; Grine 1986; Grine & Kay 1988; Teaford et al. 1996; Ungar 2005; Ramdarshan et al. 2010, 2011, 2012; Ramdarshan 2011) sino también la de otros grupos de mamíferos (p. ej., Strait 1993; Merceron et al. 2004a, b, 2007, 2010b; Ungar et al. 2007; Gomes Rodrigues et al. 2009; Calandra et al. 2010; Novello et al. 2010).

Aplicaciones a pequeños mamíferos

La mayoría de los estudios de microdesgaste dentario se han centrado principalmente en los molares. El número de técnicas utilizadas para identificar y caracterizar los patrones de microdesgaste y la gama de taxones considerados se han ampliado considerablemente (Caporale & Ungar 2016). Los investigadores han reportado patrones de microdesgaste relacionados con la dieta en ungulados, tales como los ciervos (Rivals & Semprebon 2006), antílopes (Solounias & Hayek 1993; Schulz et al.

2010), bóvidos (Merceron et al. 2005b), jirafas (Solounias et al. 1988) y équidos (Hayek et al. 1991; Solounias & Semprebon 2002; Schulz et al. 2010). También se han realizado estudios de microdesgaste dentario en pequeños mamíferos tales como murciélagos (Strait 1993; Purnell et al. 2013), topos (Silcox & Teaford 2002), lagomorfos (Schulz et al. 2013b) y varios marsupiales (Robson & Young 1986; Robson & Young 1989; Young et al. 1990; Prideaux et al. 2009). Además, análisis de microdesgaste dentario fueron realizados en cánidos, grandes felinos (Van Valkenburgh et al. 1990; Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2010a; DeSantis et al. 2012) y en varias especies de osos (Peigné et al. 2009; Donohue et al. 2013; Pinto-Llona 2013). Los estudios de microdesgaste se hicieron extensivos también a algunos animales domésticos, como cerdos y ovejas (Mainland 1998; Ward & Mainland 1999; Zolnierz 2014). Los resultados de estos estudios son claros: las especies que consumen elementos más duros tienden a tener una mayor proporción de hoyos y estriaciones en el esmalte de los molariformes respecto de especies estrechamente relacionadas filogenéticamente que prefieren alimentos menos duros.

La investigación sobre el microdesgaste dentario de los pequeños mamíferos se quedó atrás respecto de la de los grandes mamíferos. Los primeros estudios sobre el microdesgaste de pequeños mamíferos se realizaron en el orden extinto de los Multituberculata (Simpson 1933). Rensberger (1978) estudió una amplia gama de patrones de microdesgaste en roedores. Entre los estudios de pequeños mamíferos, otros investigadores estudiaron diversos grupos de roedores, como Muridae (Hopley et al. 2006; Charles et al. 2007; Gomes Rodrigues et al. 2009; Firmat et al. 2010, 2011), Arvicolinae (Lewis et al. 2000), Sciuridae (Nelson et al. 2005), Gliridae (Hautier et al. 2009; Kaya & Kaymakci, 2013; Oliver et al. 2014) y Caviomorpha (Townsend & Croft 2008), Chiroptera (Strait 1993) y Eulipotyphla (Silcox & Teaford 2002). Estos estudios han demostrado la robustez del análisis de microdesgaste de los molares como un indicador de la dieta.

La mayoría de los estudios sobre roedores se han limitado a los molariformes, y el trabajo inicial se centró en las relaciones entre el patrón de microdesgaste dentario y los comportamientos de masticación (Rensberger 1978; Teaford & Walker 1983a, b; Teaford & Byrd 1989). Los análisis más recientes de microdesgaste en los molares de roedores se han centrado en realizar inferencias de dieta y reconstrucciones paleoambientales (Nelson et al. 2005; Townsend & Croft 2008; Gomes Rodrigues et al. 2009; Hautier et al. 2009; Firmat et al. 2010, 2011). Particularmente, Hopley et al.

(2006) y Firmat et al. (2010) encontraron que el microdesgaste de los molares refleja mejor la dieta y la paleoecología que la morfología dental, al menos para sus taxones estudiados.

De los métodos 2D a los métodos 3D

En los primeros estudios sobre microdesgaste, los investigadores examinaron cualitativamente el número de cicatrices (estrias y hoyos) en fotografías tomadas con un microscopio electrónico de barrido 2D y, posteriormente, mediante observación directa con un estereomicroscopio de bajo aumento (35×). Los patrones de microdesgaste se cuantificaron de forma semiautomática, basándose en el reconocimiento de las cicatrices individuales por parte de un observador.

Aunque se ha demostrado que los métodos convencionales de análisis de microdesgaste en 2D son eficaces para discriminar entre las diferentes dietas, estos métodos presentan dos problemas principales:

- La identificación y caracterización de las marcas en la superficie del esmalte añade inevitablemente subjetividad al análisis del microdesgaste dental. Una faceta típica puede tener cientos de marcas de microdesgaste de formas irregulares. El solapamiento es común. En estas condiciones, el error del observador sólo puede estimarse. Aunque los resultados todavía nos permiten resaltar las diferencias dietéticas, el error de medición es una fuente significativa de variación, lo que limita seriamente la comparación entre los estudios de microdesgaste (Grine et al. 2002).
- El segundo factor a considerar es la pérdida de información inherente a la caracterización de una superficie 3D en dos dimensiones. La imagen de la superficie del esmalte depende de la dirección de la fuente de luz (o electrón). En estereo-microscopía de bajo aumento, incluso pequeñas variaciones en la manera en que la luz golpea pueden revelar o esconder una serie de características del microdesgaste. En los estudios basados en microscopio electrónico de barrido (MEB), las variaciones dependen del tipo de electrones utilizados, la tensión e incluso el tipo de materiales de revestimiento y su grosor. Esto significa que un nuevo practicante del

método no tiene ninguna garantía de obtener fotos nítidas y eficientes y, en consecuencia, datos fiables en comparación con un investigador experimentado con este método.

Finalmente, los métodos 2D de MEB de alta resolución y 2D de bajo aumento han dominado en los campos de la antropología y la paleontología de vertebrados, respectivamente. Sin embargo estos métodos son menos capaces de detectar daños tafonómicos o problemas con los materiales de moldeo o fundición, por lo que estos son propensos a problemas de variabilidad de los observadores y pueden ser incapaces de resolver las diferencias entre los taxones con dietas complejas (p. ej., Mihlbachler et al. 2012; DeSantis et al. 2013). Boyde y Fortelius (1991) reconocieron la necesidad de utilizar un nuevo instrumento para el análisis del microdesgaste y sugirieron que el microscopio confocal, con su capacidad de recopilar datos reales de superficies en 3D, podría ofrecer una respuesta.

Análisis de la Textura del Microdesgaste Dentario

(Dental Microwear Texture Analysis – DMTA)

El análisis de la textura del microdesgaste dentario desarrollado por Ungar y colaboradores (2003, 2008) ofrece la posibilidad de una descripción cuantitativa de toda la superficie del esmalte (Ungar et al. 2003, 2008; Scott et al. 2005, 2006; Schulz et al. 2010). Estos estudios combinan el uso de la microscopía confocal de luz blanca con el análisis fractal sensible a la escala. También se pueden utilizar otros tipos de microscopios confocales dedicados a la tribología (p. ej., el microscopio confocal de escaneo láser). El resultado es una forma repetible y objetiva de caracterizar el microdesgaste dentario, lo que permite una comparación directa entre los estudios de microdesgaste (Schulz et al. 2010). Este método también reduce el error intra- e inter-observador (DeSantis et al. 2013).

Como se mencionó anteriormente, varios procesos complementarios pueden desgastar una superficie dental. Los patrones de desgaste observables son el resultado de la interacción de estos procesos (Ungar 2010). Las propiedades físicas de los alimentos son el factor más importante. Dependiendo de si un alimento es duro, blando, resistente o flexible, la superficie del diente se desgastará de manera diferente (Ungar 2015). Por lo tanto, la textura resultante será diferente cuando el animal se alimente de

alimentos con diferentes propiedades físicas (Ramdarshan et al. 2016, 2017; Percher et al. 2017). Debido a esto, los parámetros de textura son considerados como buenos indicadores para rastrear lo que un individuo comió, tanto en el pasado como en la actualidad. Sin embargo, la forma del diente y la dirección de la masticación también juegan un rol importante, especialmente en indicar cómo y con qué fuerza los dientes opuestos entran en contacto entre sí y con los alimentos (Gordon 1982; Hua et al. 2015). La microestructura del esmalte también tiene un efecto en el comportamiento mecánico de los dientes y, por lo tanto, en el desgaste dentario (Maas 1991). Todos estos factores impactan sobre la superficie del diente de manera diferente para crear la textura de microdesgaste dentario (Calandra & Merceron 2016). En este contexto, la comparación de las texturas de microdesgaste dentario entre especies al nivel taxonómico de Orden o al nivel de categorías taxonómicas superiores debe hacerse con precaución.

El DMTA puede considerarse un indicador relativamente libre de forma (independiente de la morfología) para los alimentos consumidos por un individuo (Calandra & Merceron 2016), ya que existe una fuerte correlación entre los patrones de textura del microdesgaste y las dietas en muchos mamíferos (DeSantis 2016) como los primates (Scott et al. 2005, 2012; Shapiro 2015; Percher et al. 2017), ungulados (Scott 2012; Merceron et al. 2014; DeSantis & Schubert 2015; Jones & DeSantis 2015; Souron et al. 2015; Berlioz et al. 2017; Bignon-Lau et al. 2017), cetáceos (Purnell et al. 2017), carnívoros (Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2010a; DeSantis et al. 2012, 2015; Donohue et al. 2013; DeSantis & Haupt 2014), xenartros (Haupt 2012; Haupt et al. 2013), varios pequeños mamíferos euterios (véase Belmaker 2018) y marsupiales (Prideaux et al. 2009; Jiang & DeSantis 2014; Hedberg & DeSantis 2017; Arman et al. 2019). Un buen número de estudios, incluyendo pruebas de alimentos controlados (Teaford & Oyen 1989a, c; Schulz et al. 2013b; Hoffman et al. 2015; Merceron et al. 2016b, 2018b; Ramdarshan et al. 2016, 2017; Teaford et al. 2017; Francisco et al. 2018; Winkler et al. 2019a, 2020a, b), estudios de animales silvestres colectados y liberados (Teaford & Glander 1991; Teaford & Runestad 1992) y estudios enfocados en especímenes colectados en el medio silvestre en combinación con el análisis del contenido estomacal (Merceron et al. 2010a; Purnell et al. 2012), muestran que la superficie del esmalte es remodelada en cuestión de días o semanas. Por lo tanto, el DMTA refleja la variabilidad dietaria, incluyendo variaciones geográficas y estacionales (Merceron et al. 2014; Bignon-Lau et al. 2017), así como diferencias interindividuales en la ecología de la alimentación (Calandra et al. 2016a, b; Percher et al. 2017; Winkler

et al. 2021). Naturalmente, el DMTA se utilizó para estimar las dietas de taxones fósiles en varios grupos: primates no homínidos (Martin et al. 2018), homínidos (Ungar et al. 2008, 2010b, 2012; El-Zaatari 2010), grandes herbívoros como cérvidos y bóvidos (Blondel et al. 2010, 2018; Merceron et al. 2016a, 2018a; Berlioz et al. 2018), rinocerontes (Hullot et al. 2019, 2022), proboscídeos (Zhang et al. 2017; Smith & DeSantis 2018), suideos (Ungar et al. 2020), tayassuideos (Bradham et al. 2018), carnívoros (DeSantis et al. 2012) y marsupiales (DeSantis 2014) .

Pasaron casi 10 años desde el desarrollo del DMTA antes de que se aplicara a los mamíferos pequeños. El estudio preliminar de Belmaker & Ungar (2010) fue el primer intento en analizar la dieta de roedores utilizando DMTA en los incisivos inferiores (Belmaker & Ungar 2010). Este estudio mostró que los taxones que consumen objetos duros y frágiles como semillas (*Peromyscus maniculatus* y *Perognathus longimembris*) difieren en sus variables de textura del microdesgaste en comparación con los taxones que consumen hojas y tallos (*Sigmodon hispidus* y *Oryzomys palustris*). Desde entonces, ha surgido una expansión del DMTA en taxones de menor tamaño (hasta tamaños pequeños), aunque estos estudios siguen siendo escasos en comparación con el número de estudios aplicados a taxones de tamaño mediano a grande (Purnell et al. 2013; Schulz et al. 2013b; Gill et al. 2014; Withnell & Ungar 2014; Burgman et al. 2016; Calandra et al. 2016a, b; Caporale & Ungar 2016; Winkler et al. 2016, 2019a).

En los DMTA, se pueden utilizar dos tipos de perfilometría de superficie para adquirir datos de superficie 3D a escala micrométrica: la microscopía confocal y la interferometría. El primero es definitivamente el método más utilizado en el DMTA porque, dado que las superficies de esmalte a menudo son muy complejas, los interferómetros no pueden capturar puntos a lo largo de las pendientes de la misma manera que los microscopios confocales (Schulz et al. 2013a, pero ver Merceron et al. 2014). Como sólo se requieren mediciones de superficie, estos sistemas exploran la superficie externa del objeto sin penetrar en el material, a diferencia de la tomografía computarizada o la microscopía biológica con focalización. Los escaneos producen modelos digitales de elevación de la superficie del diente. Se han utilizado dos métodos para analizar estos datos 3D: análisis fractal sensible a la escala (SSFA; Ungar et al. 2003; Scott et al. 2005, 2006) y análisis de textura de la superficie o análisis de la textura de la superficie en tres dimensiones (STA o 3DST; Schulz et al. 2010; Purnell et al. 2012; Kaiser et al. 2016). Ambos son automáticos, pero cada uno extrae un conjunto

específico de parámetros. Para ambos análisis, los modelos 3D deben procesarse previamente para eliminar los puntos aberrantes que se producen debido a errores de reflexión o refracción durante la adquisición.

El SSFA extrae parámetros, cuatro de los cuales reflejan mejor los atributos compuestos de la textura de la superficie que pueden correlacionarse fácilmente con la dieta: complejidad (complejidad fractal a la escala del área: **Asfc**), heterogeneidad de la complejidad (heterogeneidad de la complejidad fractal a la escala de área entre sub-superficies a partir de una superficie dada: **HA_{sfc}**), anisotropía (proporción exacta en escala de longitud de anisotropía de relieve: **epLsar**) y volumen de relleno textural (**Tfv**).

El STA (o 3DST) calcula parámetros industriales estandarizados. Existen diferentes normas; dentro de éstas, los parámetros más utilizados, ISO 25178-2 e ISO 12871 (*International Organization for Standardization*, 2012), describen los atributos geométricos de la superficie que pueden ser interpretados en términos de propiedades alimentarias o de mecánica de fractura/desgaste. El hecho de que los dos métodos (SSFA y STA) sean automáticos representa su principal ventaja. Los cálculos se basan completamente en algoritmos, por lo que el análisis es reproducible y ya no depende del observador. Esto significa que los errores intra- e inter-observadores se reducen considerablemente en el DMTA (DeSantis et al. 2013). Esto es importante para comparar los resultados entre distintos estudios. En tanto el análisis es completamente automático y repetible, la adquisición de datos no es completamente libre del observador, ya que la selección de la faceta requiere de conocimientos técnicos y de la precisión de la selección. Además, el uso de diferentes materiales de impresión puede producir resultados no comparables (Goodall et al. 2015; Mihlbachler et al. 2019). Por último, las adquisiciones de datos realizadas en varios profilómetros o interferómetros pueden ser diferentes (Arman et al. 2016; Kubo et al. 2017), lo que dificulta la comparación entre ellas.

Análisis Fractal Sensible a la Escala

(Scale-Sensitive Fractal Analysis - SSFA)

En esta tesis doctoral, se utilizó el enfoque SSFA (Scott et al. 2006). El análisis fractal sensible a la escala fue desarrollado para un amplio espectro de aplicaciones industriales, desde análisis de adhesión hasta estudios de textura de alimentos (Kennedy

et al. 1999; Pedreschi et al. 2000, 2002; Brown & Siegmann 2001; Zhang et al. 2002). Esto se basa en el principio de la geometría fractal que indica que la percepción y la cuantificación de los parámetros descriptivos de una superficie cambian con la escala de observación (Scott et al. 2006). Por lo tanto, las texturas de la superficie que parecen lisas a escalas gruesas pueden ser demostrablemente ásperas a escalas suficientemente finas.

Las superficies más "complejas" (ver más abajo) de los dientes tienen relieves superficiales en una mayor multiplicidad de escalas (p. ej., hoyos y estrías de diferentes tamaños superpuestos), las superficies más "anisotrópicas" (ver más abajo) tienen relieves superficiales que comparten orientaciones similares (p. ej., muchas estrías paralelas), mientras que las superficies "heterogéneas" (ver más abajo) de los dientes difieren en textura de un lugar a otro a lo largo de la superficie.

3.2.3. Protocolo de estudio

Selección de especímenes

En este trabajo, sólo se incluyeron especímenes adultos que muestran un estado de desgaste intermedio que corresponde a una dentición completamente funcional. Es decir, sólo se analizaron los individuos en los que el tercer molar superior (M3) ya está en oclusión (es decir, desgastado). Esto corresponde a la Etapa de Edad Dental Individual 3 ("Individual Dental Age Stage 3"; Anders et al. 2011). No se han considerado animales con signos de mala oclusión, enfermedad o malformación dental, alteración *postmortem* o facetas del esmalte cubiertas con pegamento.

Incluso algunos especímenes que parecen mostrar, a simple vista o bajo aumento, un patrón claro de microdesgaste relacionado con la dieta, a alto aumento estos no revelan ninguna microtextura relacionada con los alimentos (p. ej., superficies planas o alteraciones químicas). Por lo tanto, estos especímenes fueron eliminados de la muestra. La muy alta resolución utilizada probablemente aumenta este problema porque cada detalle de la microtextura se puede ver claramente. Por lo tanto, se necesitan muestras muy limpias, que son difíciles de encontrar.

Los especímenes también necesitan estar muy limpios porque el método 3D desarrollado está automatizado. Los métodos 3D cuantifican toda la textura. No hay rasgos ni texturas de fondo que se eliminen por decisión del observador; todos tienen la

misma importancia. Si bien es posible borrar manualmente defectos o partículas de polvo de una superficie 3D, esta manipulación es a la vez lenta y subjetiva, e introduce errores intra- e inter-observadores. La automatización de los métodos 3D tiene la ventaja de reducir los errores generados por la intra e inter-observación (Ungar et al. 2003). Al contrario, los métodos de microdesgaste 2D cuantifican sólo las características seleccionadas (hoyos, estriaciones, etc.). Estos últimos no toman en cuenta el espacio inter-microdesgastes ("fondo") de la fotografía de la superficie de desgaste de modo que, en comparación, requiere un menor esfuerzo de limpieza que el método 3D.

En resumen, se excluyó una gran cantidad de especímenes y se conservaron los datos sólo de aquellos que muestran un microdesgaste claramente relacionado con los alimentos.

Acerca de la tafonomía

El proceso de fosilización en sí mismo puede alterar o borrar significativamente las cicatrices originales del microdesgaste en la superficie de desgaste (Teaford 1988; King et al. 1999), aunque este también puede ser el caso en especímenes vivientes aparentemente bien conservados (Teaford 1988). De hecho, no es raro observar daños por la digestión de depredadores en los dientes de roedores (Fernández-Jalvo et al. 2016). En cuanto al sesgo tafonómico, algunos tipos de depósitos en distintos yacimientos pueden estar asociados con el transporte de materiales antes de la sedimentación (p. ej., condiciones fluviales). Dependiendo de las energías y distancias de transporte, el material, en particular de micro-mamíferos, puede acumularse por tamaño, peso y densidad (Denys 2002; Denys & Patou-Mathis 2014).

Una simple comparación bajo el microscopio de las superficies masticatorias y no masticatorias de un diente puede ser usada para identificar los dientes fósiles que deben ser desechados. La superficie de masticación debe tener microdesgastes visible en patrones regulares, mientras que las superficies no oclusales deben estar desprovistas de características similares. Si se observan patrones de cicatrices similares en las superficies de masticación y superficies no vinculadas a la masticación en el mismo diente, lo más probable es que el espécimen haya sido alterado y deba ser retirado de la muestra (Teaford 1988). Afortunadamente los procesos tafonómicos tienden a borrar los patrones de microdesgaste en lugar de imitar los rasgos genuinos de las cicatrices (King

et al. 1999; Martínez & Pérez-Pérez 2004). En este estudio, cada superficie se observó cuidadosamente varias veces durante el proceso de adquisición de la textura de microdesgaste dentario analizada (desde su obtención hasta la adquisición de la superficie de microdesgaste) y se realizaron fotosimulaciones para comprobar el perfil de microdesgaste antes de obtener las muestras para los análisis (Figs. 3.2 y 3.3).

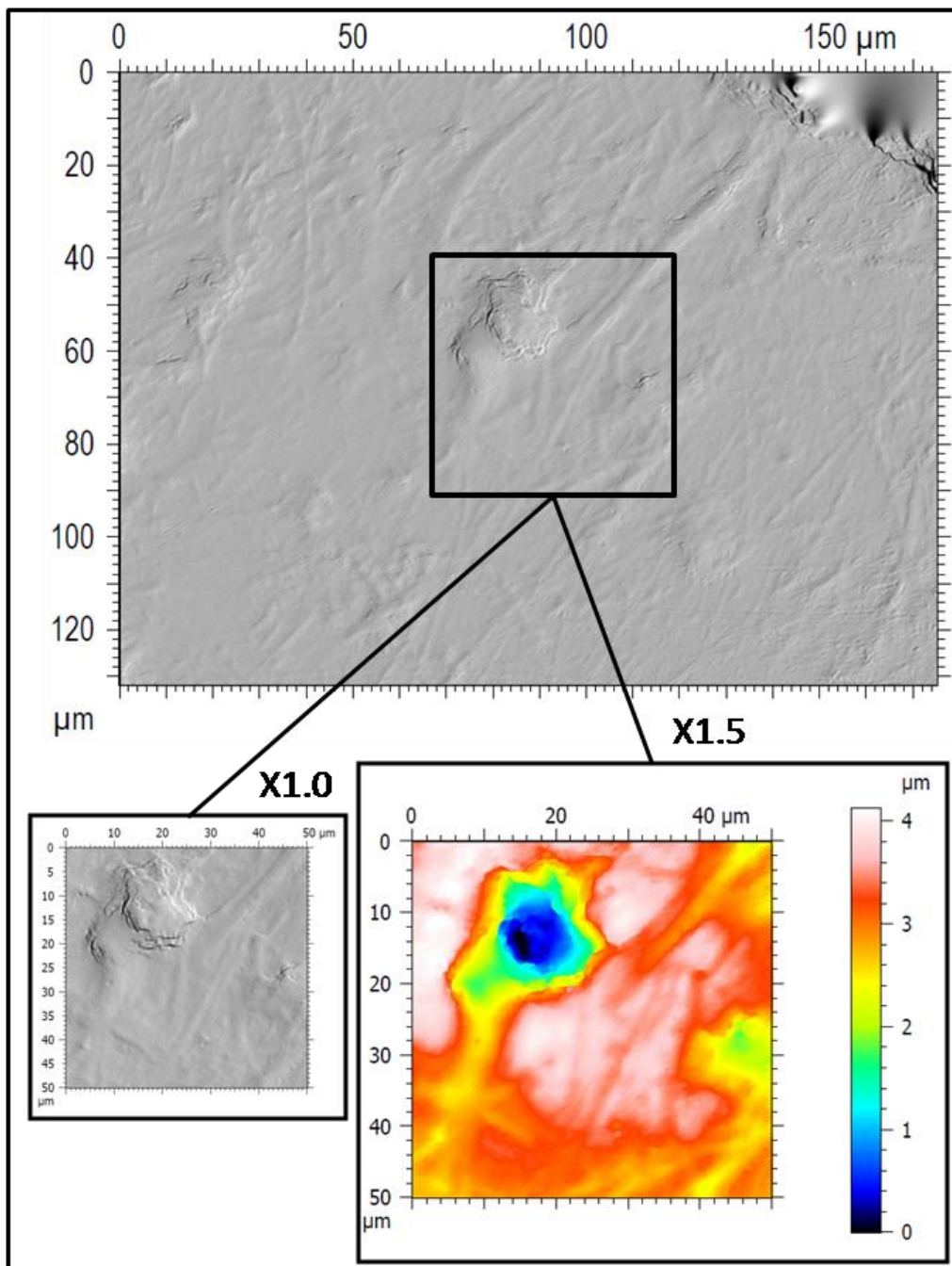


Figura 3.2: Fotosimulaciones de la superficie escaneada (arriba) y de la superficie de estudio seleccionada (abajo) a la misma escala (izquierda) y con aumento x1.5 (derecha) del esmalte de *Mesomys hispidus* (MHNG 1983.032).

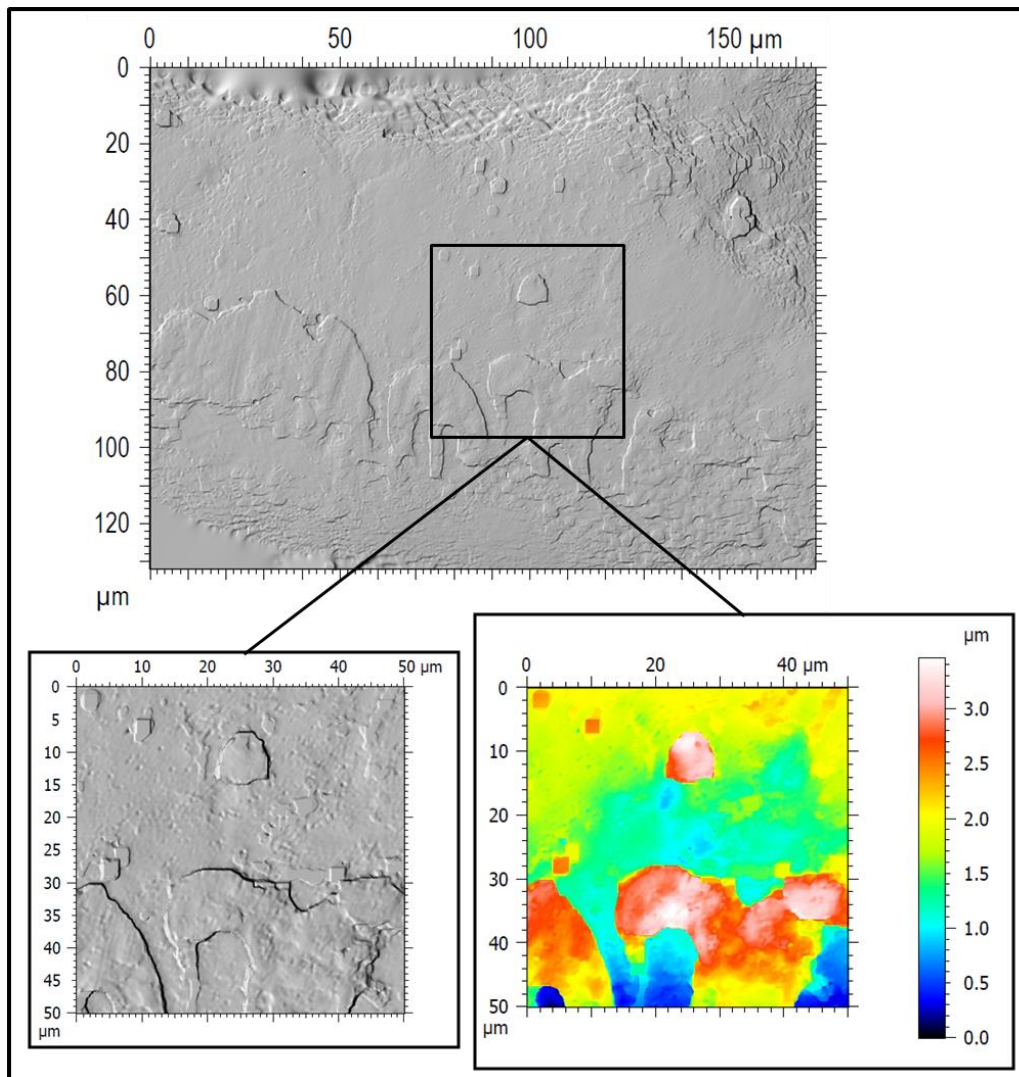


Figura 3.3: Fotosimulaciones de la superficie del esmalte de un caviomorfo fósil, *Caanimys maquiensis* (MUSM 1890) de Contamana (CTA-27), excluido de los análisis por causa de la alteración del esmalte (arriba: superficie escaneada de 175x125 μm , abajo: cuadrado de estudio de 50x50 μm).

Importancia de la selección de especímenes

Las reconstrucciones de la dieta deben basarse únicamente en el análisis del desgaste relacionado con los alimentos, en tanto que las muestras que indiquen signos de alteraciones *post-mortem* deben excluirse del análisis de DMTA (p. ej., Fig. 3.3). Afortunadamente, estas alteraciones son en general fácilmente identificables antes del análisis (Teaford 1988; King et al. 1999; El Zaatari 2010; Teixeira de Rezende et al. 2022). Estas alteraciones incluyen no sólo alteraciones naturales después de la depositación (superficie del esmalte pulida de arena soplada por el viento, depositación de sedimentos en la superficie y alteraciones químicas que revelan prismas de esmalte),

sino también artefactos de preparación (químicos para preparar los especímenes, pegamento o barniz para preservar los especímenes y alteración mecánica durante la extracción del sedimento). Para análisis robustos, se deben preferir menos muestras de alta calidad a materiales de baja calidad.

Moldeo y replicación

En este estudio se siguió el procedimiento que se explica a continuación.

Cada diente se limpia con un hisopo de algodón empapado en acetona. Se trata de un paso necesario, que requiere mucho tiempo y a veces es muy laborioso, ya que las piezas de museo suelen protegerse con pegamento y otros tipos de barniz. La acetona primero ablanda el pegamento, que luego se puede quitar con hisopos de algodón adicionales. Para los taxones más pequeños, se utilizó un pequeño pincel para limpiar los dientes. Para los taxones vivientes más grandes y robustos, se utilizó un cepillo de dientes para eliminar tanto el pegamento como el sarro dental. El etanol también se puede utilizar para limpiar los dientes, que luego debe dejarse secar.

Después de la limpieza, las impresiones dentales se realizan con un material de silicona (polivinilo siloxano ISO 4823, "President Light Body" [consistencia baja] o "President Regular Body" [consistencia media], Coltène-Whaledent Corporation). Un primer molde negativo, usando a menudo el Presidente Light Body, puede ser usado para deshacerse de cualquier impureza sobrante como polvo o pegamento. Este material de impresión es un elastómero de silicona de reacción adicional, que se introdujo en la década de 1970 y que ahora se utiliza ampliamente en odontología. Se ha demostrado que este producto produce los moldes de alta resolución necesarios para el análisis del microdesgaste dental: replica las características de la superficie con resoluciones de hasta una fracción de micrón (Teaford & Oyen 1989b) y se aplica mediante un aplicador microsistema dotado de una punta oral que mezcla los dos componentes (base y endurecedor). Para cada muestra se fabrican dos moldes negativos.

Debido a la presencia de pequeñas partículas que reflejan la luz dentro del "President Light Body", el escaneo directo de los moldes de silicona no es posible cuando se utiliza este producto específico. Así, para las primeras muestras moldeadas, cuando ambas impresiones dentales se realizan con "President Light Body", se realizan réplicas de alta resolución siguiendo el protocolo establecido por Merceron et al. (2005b). Para que la réplica sea estudiada a través del DMTA, la luz necesita ser refractada uniformemente a

través del área estudiada del molde transparente. Esto implica que los modelos deben estar formados por una capa uniforme de resina, para asegurar que la luz se distribuya uniformemente. Para lograr esto, el siguiente paso se centra en la colocación del molde negativo en una carcasa de silicona. Este molde se coloca en el futuro modelo de manera que la faceta estudiada se encuentre en un plano horizontal. A continuación, los moldes se hacen vertiendo una resina epoxi (RESOLTECH WWA/WWB4) en los moldes preparados. La resina y el endurecedor se mezclan (1 parte de endurecedor y 2 partes de resina). La elaboración de la pieza se lleva a cabo en varios pasos. En primer lugar, una pequeña cantidad de resina se deposita cuidadosamente en la superficie del molde, utilizando la punta de una pequeña pinza. Los moldes se dejan varios minutos para que la resina impregne todos los relieves más pequeños del molde. Luego, una mayor cantidad de resina se vierte finalmente para rellenar el resto de los moldes. Las piezas fundidas se dejan a temperatura ambiente para que se endurezcan durante 48 horas, fuera del alcance del polvo que pueda depositarse en las piezas fundidas. Este proceso no se acelera (p. ej., colocando los moldes a una temperatura más alta) para permitir que las burbujas restantes suban a la superficie de la resina.

Es importante señalar que Goodall y colaboradores (2015) probaron la precisión entre diferentes materiales de moldeo, distintos materiales de replicación y superficies originales cuando se utilizaron para el análisis de microdesgaste. Estos autores demostraron que tanto el material de silicona como la resina epoxi utilizada no modificaban ni alteraban la calidad de la superficie desde el punto de vista del análisis del microdesgaste.

En total, 3750 moldes de silicona y 230 réplicas de resina fueron realizados, siguiendo el protocolo detallado más arriba.

Selección de las áreas del diente adecuadas para la aplicación del DMTA

La terminología respecto a la morfología de la superficie oclusal de los dientes sigue a la nomenclatura de Boivin & Marivaux (2020).

En especímenes actuales, se estudió el primer molar superior (M1) ya que este diente suele ser el más diagnóstico en roedores (Gomes Rodrigues et al. 2009; Firmat et al. 2010, 2011; Oliver et al. 2014). Las facetas linguales del paracono y labiales (bucales) del protocónido se utilizan tradicionalmente en los estudios de microdesgaste dentario (Semprebon et al. 2004; Merceron et al. 2012; Scott 2012; Rivals et al. 2015),

ya que estas ocluyen durante la masticación (Janis 1979, 1990) y supuestamente comparten patrones de microdesgaste similares. Sin embargo, la faceta lingual del paracono utilizada tradicionalmente en los estudios de microdesgaste entra en contacto con un mayor número de facetas de esmalte que la faceta lingual (bucal) del protocónido de los molares inferiores. Así, siguiendo a Ramdarshan et al. (2017), consideramos la faceta lingual de protocono en los molares superiores porque ocluye con menos facetas de esmalte que la faceta lingual del paracono.

Por lo tanto en los dientes superiores, el área de interés en este estudio se encuentra en la parte lingual. Estudiamos principalmente el aspecto mesiolingual del protocono (Fig. 3.4A). Sin embargo, si la superficie del protocono mostraba signos de alteración o presencia de materia orgánica/pegamento, se procedió a estudiar la parte mesiolingual del hipocono, ya que esas facetas son paralelas entre sí, están situadas en el mismo lado de la superficie oclusal y comparten la misma función durante la masticación (Butler 1980).

En los especímenes fósiles se seleccionó preferentemente el primer molar superior (M1), en particular la faceta mesiolingual del protocono, tal como se procedió en el caso de los especímenes vivientes, y, en segundo lugar, el segundo molar superior (M2), ya que muchos de los especímenes, particularmente los más antiguos de la Amazonía peruana, fueron hallados como dientes aislados. En efecto, en estos casos, la atribución al primer o segundo molar no siempre es posible en taxones conocidos por dientes aislados, ya que el grado de desgaste puede atenuar los pocos caracteres distintivos que los diferencian. Numerosos estudios de microdesgaste incluyeron los primeros, segundos y terceros molares para maximizar el tamaño de la muestra (Merceron et al. 2005a, b, 2012; Ungar et al. 2007, 2016; García-González et al. 2015). Varios estudios indicaron que los distintos molares tienden a mostrar la misma señal a lo largo de la hilera dentaria (p. ej., Ramdarshan et al. 2017). También se estudiaron los primeros y segundos molares inferiores (m1 y m2), ya que algunos taxones extintos solo se conocen por molares inferiores. Ramdarshan et al. (2017) probaron la diferencia en el microdesgaste entre los molares superiores e inferiores. Estos autores mostraron que no hay una variación significativa cuando se consideran las facetas distolabial (disto-bucal) del protocónido y mesiolingual del protocono. Así, en los molares inferiores, estudiamos la parte distolabial (disto-bucal) del protocónido. Si la superficie del protocónido mostraba signos de alteración o presencia de sedimento o pegamento, se estudió la parte distolabial (disto-bucal) del hipocónido.

Para los taxones con abundante material fósil, el estudio excluyó los dientes de leche, los premolares y los terceros molares, para concentrarse en el centro de la hilera dentaria. Para los taxones pobremente representados, con poco material disponible, se estudiaron los dientes que estaban disponibles (excluyendo a los dientes de leche), pero solo aquellos bien conservados.

Escaneos y tratamientos

Los escaneos se realizaron directamente sobre los moldes de silicona cuando se utilizó el "President Regular Body" y sobre la réplica de resina cuando se utilizó el "President Light Body", con el microscopio confocal de escaneo de luz blanca "TRIDENT" Leica DCM8 (Leica Microsystems), con una lente de larga distancia de $\times 100$ (Apertura numérica = 0.90; distancia de trabajo = 0.9 mm), alojado en el laboratorio PALEVOPRIM de la Université de Poitiers (Francia).

El proceso de escaneo generó 1360×1024 nubes de puntos con un muestreo vertical inferior a $0.002 \mu\text{m}$ y un muestreo lateral (x, y) de $0.129 \mu\text{m}$ ($175 \times 132 \mu\text{m}$). El programa LeicaScan (Leica Microsystems) guarda estas superficies como archivos ".plu". A continuación, se abren individualmente con el programa LeicaMap (Mountain technology, Leica Microsystems) para eliminar picos aberrantes con operadores automáticos, incluido un filtro morfológico (Merceron et al. 2016b). Estas superficies se nivelan y se selecciona un área de $50 \times 50 \mu\text{m}$ que se guarda como un Modelo Digital de Elevación (".sur") que se utilizará para el DMTA (Fig. 3.4A).

La etapa de escaneo seguida del tratamiento individual de cada escaneo y la selección del área de estudio fue realizada durante varias estadías en la Universidad de Poitiers (Francia) entre los años 2016 y 2018. Debido al desarrollo constante de los métodos de adquisición de perfiles de microdesgastes dentarios, Francisco et al. (2018) demostraron que la adición de un nuevo filtro morfológico durante la etapa de tratamiento aumentaba la fiabilidad de los perfiles obtenidos, restando el efecto de la morfología dentaria, así como de la topografía de los microdesgastes. Así, la superficie polinómica de segundo orden ("second order polynome surface") se retiró para visualizar mejor el relieve debido al desgaste (Francisco et al. 2018). El conjunto de datos definitivo, luego de la modificación del protocolo de tratamiento de las superficies de microdesgastes, fue obtenido al inicio del año 2019.

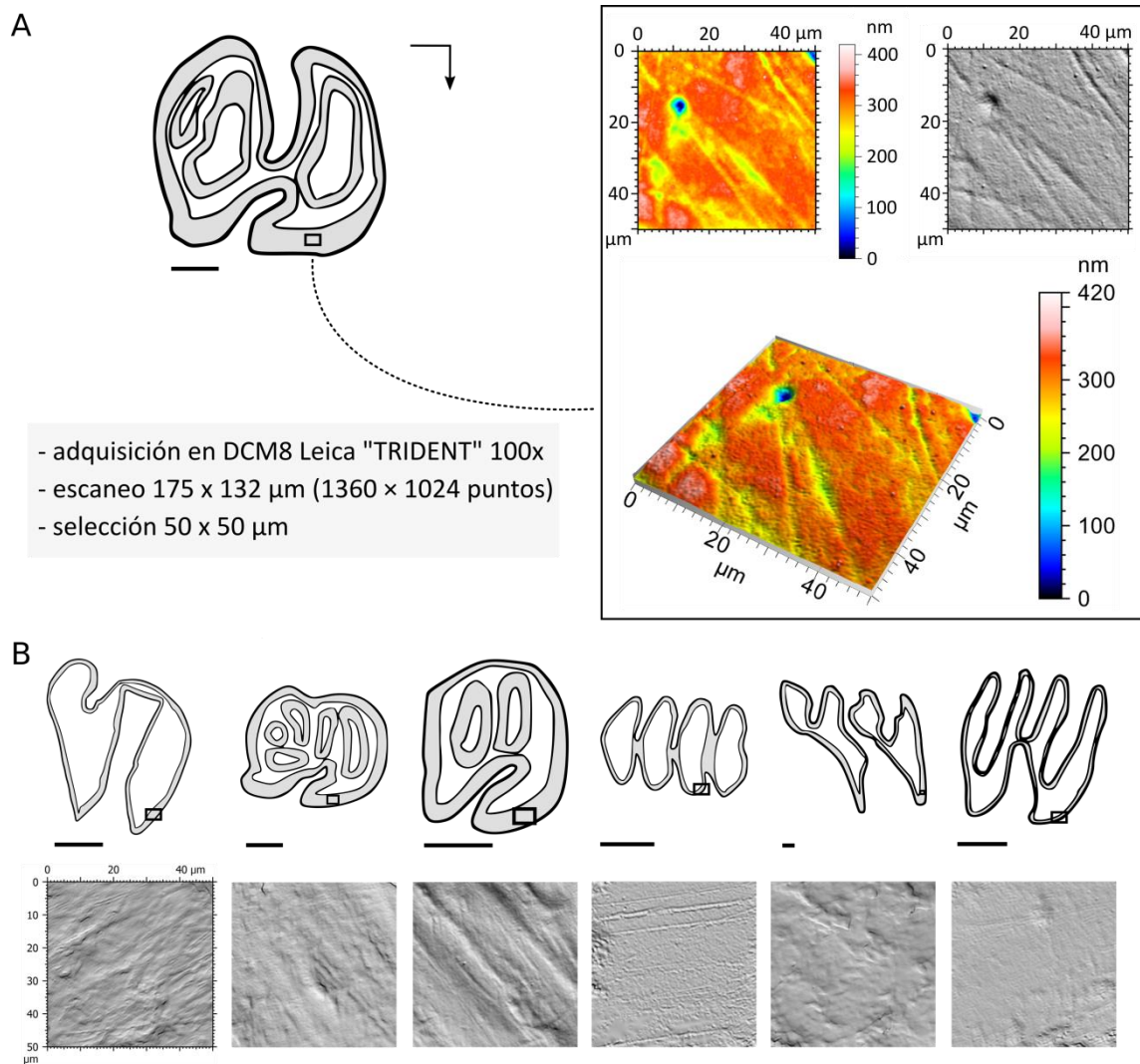


Figura 3.4: Representación gráfica del proceso de adquisición y posición de medición de la faceta de desgaste del primer molar superior derecho (M1) de *Coendou spinosus* (MN19327) y la correspondiente fotosimulación y representación en 3D de la superficie estudiada (A). Fotosimulaciones de las superficies 3D obtenidas para diferentes patrones oclusales (B). El tamaño original del escaneado 3D adquirido en el LeicaDCM "Trident" fue de 175 x 132 μm . La superficie generada fue tratada con el software LeicaMap (Mountain technology, Leica Microsystems). El tamaño del área de estudio corresponde a 50 x 50 μm . Los esquemas y las fotosimulaciones de (de izquierda a derecha): *Cavia aperea* (MN24372), *Dasyprocta leporina* (MN6694), *Euryzomatomys spinosus* (MN70164), *Phyllomys pattoni* (MN31566), *Hydrochoerus hydrochaeris* (MN73284) y *Kannabateomys amblyonyx* (MN6239). El relleno gris claro indica la capa de esmalte. La flecha indica la dirección mesiolingual. Escala = 1 mm.

Tamaño de la superficie de estudio

El tamaño estándar de escaneo de cuatro escáneres contiguos de $100 \times 140 \mu\text{m}$ (Scott et al. 2005, 2006) se definió en ungulados y primates para que coincidiera con el tamaño utilizado en los primeros estudios con MEB. Varios estudios, realizados en taxones más pequeños, como roedores o lagomorfos, utilizaron escaneos tan pequeños como $15 \times 15 \mu\text{m}$ (Schulz et al. 2013b; Withnell & Ungar 2014; Burgman et al. 2016; Calandra et al. 2016a, b).

En nuestro caso, estudiamos superficies de $50 \times 50 \mu\text{m}$. De hecho, debido a los diversos patrones de capa de esmalte y tamaños que se muestran entre las especies estudiadas (Fig. 3.4B), la superficie disponible de esmalte que pudo ser comparada a través de los taxones fue limitada. Por ejemplo, los dientes de *Cavia aperea* presentan una capa de esmalte estrecha. Winkler et al. (2019a) seleccionaron una superficie máxima de $60 \times 60 \mu\text{m}$ en esa capa ("enamel band" sensu Winkler et al. 2019a). Sin embargo, los ejemplares de *Kannabateomys amblyonyx* estudiados muestran una capa de esmalte más estrecha que *C. aperea*. Por lo tanto, el tamaño del cuadrado de estudio más grande capturado para *K. amblyonyx* (es decir, $50 \times 50 \mu\text{m}$) definió el tamaño máximo de la superficie estudiada para todas las demás especies. Además, algunos taxones fósiles presentan dientes muy pequeños y, por lo tanto, una superficie de esmalte gastada muy pequeña. En tales casos, se pudo seleccionar, como máximo, un cuadrado de estudio de $50 \times 50 \mu\text{m}$. Así, toda la muestra quedó estandarizada en estas dimensiones.

Aplicación del análisis fractal sensible a la escala (SSFA)

El análisis fractal sensible a la escala (SSFA; Scott et al. 2006) sobre la superficie de esmalte seleccionada se ejecuta con los programas informáticos Toothfrax y Sfrax (Surfract Corporation, Norwich, Vermont, EE.UU.), con el fin de cuantificar la complejidad ("Area-scale fractal complexity": **Asfc** [complejidad fractal a la escala del área]), la anisotropía ("exact proportion Length-scale anisotropy of relief": **epLsar** [proporción exacta a la escala de longitud de la anisotropía de relieve]), la heterogeneidad de la complejidad ("Heterogeneity of area-scale fractal complexity": **HAsfc** [heterogeneidad de la complejidad fractal a la escala del área entre las sub-superficies a partir de una superficie dada]) y el volumen de relleno textural ("Fine-

scale textural fill volume”: **Tfv** [volumen de relleno de la textura a escala pequeña]) (ver más abajo). Se calculan tres variables diferentes de heterogeneidad a partir de cuatro (HAsfc4), nueve (HAsfc9) y 16 (HAsfc16) sub-superficies. Estos cuatro parámetros describen la textura de la superficie de desgaste del esmalte (Fig. 3.5). Mientras que la complejidad parece estar relacionada con la dureza de los alimentos, la anisotropía se relaciona generalmente con la dureza y abrasividad (para una revisión, ver Ungar 2015). La heterogeneidad de la complejidad está relacionada con la diversidad de alimentos a los que un espécimen puede acceder. En este contexto, se espera que las especies con un espectro estrecho de recursos de alimentación tengan una heterogeneidad menor que las especies oportunistas. Respecto al volumen de relleno de la textura, su relación con las propiedades físicas de los alimentos no parece tan simple como la de los otros parámetros (ver más abajo).

Detalle de los parámetros SSFA

Para cada parámetro, Scott et al. (2006) figuraron estas descripciones (ver figuras 2 a 6 en Scott et al. 2006).

♦ **Complejidad.** El Área relativa ($RelA_{scale}$) es una medida de la rugosidad de la superficie a una escala dada. Los cambios en el Área relativa con escala pueden utilizarse para caracterizar la complejidad de la rugosidad de la superficie. La pendiente de la parte más empinada de la curva, que se ajusta a un diagrama logaritmo-logaritmo del Área relativa sobre el rango de escalas multiplicado por -1000, se denomina complejidad fractal a la escala del área (**Asfc**). Para cada escaneo estudiado aquí, se calcularon los Áreas relativas para escalas que van de 7200 mm² a 0.02 mm² utilizando el paquete de programas Toothfrax. La Asfc se calculó para cada escaneo en un orden de magnitud.

♦ **Anisotropía.** Las Longitudes relativas ($RelL_{scale}$) de los perfiles de profundidad difieren con la orientación cuando la rugosidad de una superficie tiene direccionalidad (es decir, es anisotrópica). Las longitudes relativas a orientaciones dadas pueden entonces definirse como vectores. Los vectores se calcularon a intervalos de 5° (para un total de 36 medidas en cada escala) y luego se normalizaron utilizando el método de proporción exacta. La longitud del vector medio es una medida de la anisotropía

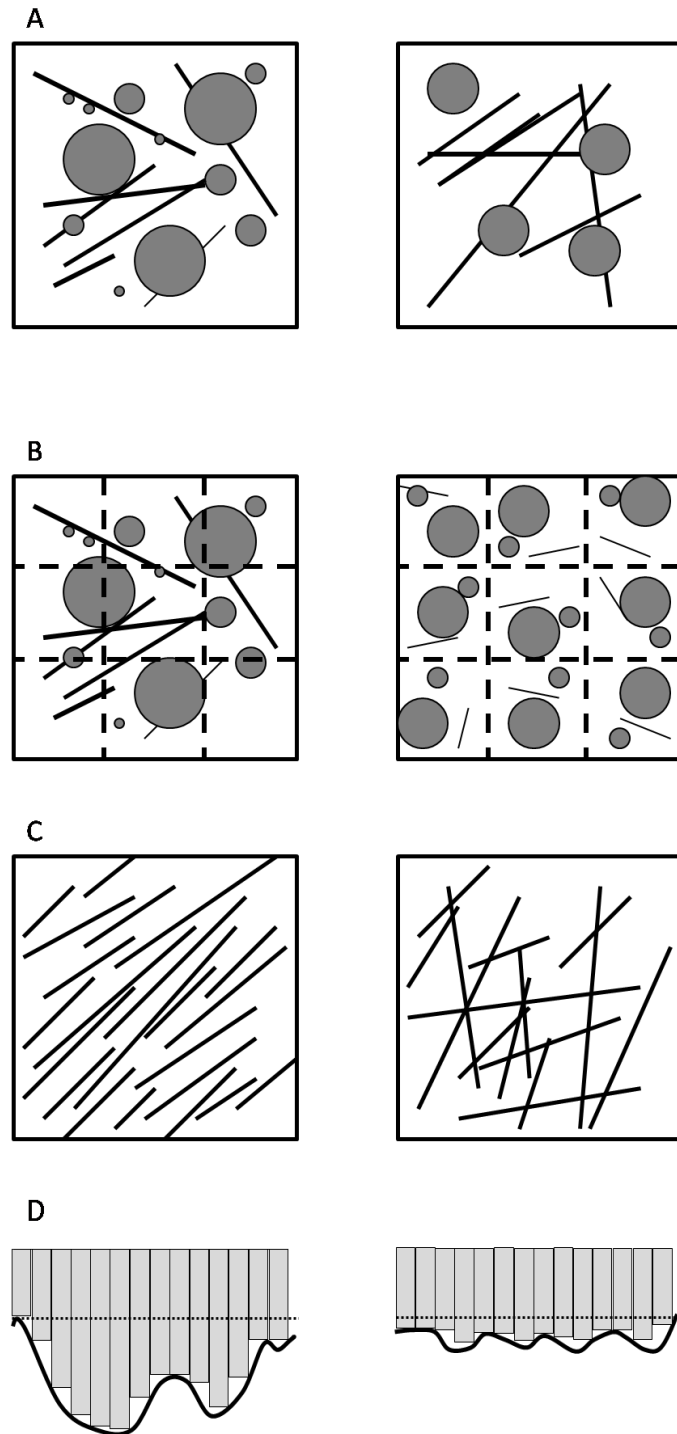


Figura 3.5: Representación esquemática de superficie de microdesgaste con altos valores (izquierda) y bajos valores (derecha) de los parámetros SSFA. A, complejidad (Asfc); B, heterogeneidad de complejidad calculada a partir de 9 subsuperficies (HAsfc9); C, anisotropía (epLsar); D, volumen de relleno de la textura (Tfv). Modificado de Scott et al. (2006).

superficial llamada proporción exacta en escala de longitud de la anisotropía del relieve (**epLsar**). La anisotropía del relieve en escala de longitud se calculó para cada escaneo utilizando Toothfrax (Surfract, www.surfract.com) en la escala de observación de 1.8 μm , la escala más fina para la cual se pudo determinar epLsar dada la necesidad de equilibrar la escala con el número de píxeles disponibles en todas las orientaciones para calcular valores de longitud relativa (RelL) robustos.

♦ **Heterogeneidad.** Mientras que las medidas de complejidad y anisotropía proporcionan caracterizaciones útiles de la textura, la variación en estas medidas a través de una superficie también puede ser importante. Por ejemplo, los escaneos adyacentes de la misma muestra pueden producir valores diferentes para Asfc. Por lo tanto, la heterogeneidad de la complejidad fractal a escala de área (**HAsfc**) también puede calcularse de manera sensible a la escala, dividiendo las áreas escaneadas individuales en subregiones sucesivamente más pequeñas con igual número de filas y columnas (4 celdas, 9 celdas, 16 celdas). Debido a que las distribuciones resultantes de Asfc son típicamente sesgadas, la variación relativa en complejidad para cada conjunto de subregiones de diferente tamaño se calculó como el desvío absoluto mediano de Asfc dividida por la mediana de Asfc. Luego se calculó la mediana de HAsfc para cada espécimen.

♦ **Volumen de relleno textural.** El algoritmo de relleno de volumen vs. escala llena una superficie con cuboides cuadrados de diferentes volúmenes. El volumen total relleno (**Tfv**) es una función de dos componentes: 1) la forma de la superficie y 2) la textura de la superficie. Una superficie más cóncava o convexa tendrá un mayor volumen total de relleno que una superficie plana, incluso si ambas superficies tienen una textura idéntica. El volumen de relleno estructural es el volumen de relleno que resulta de la forma pura de una superficie (p. ej., un tazón). Si bien esto puede ofrecer información sobre la forma general de las facetas de desgaste, el volumen de relleno textural de la superficie de microdesgaste (p. ej., las estriaciones en un cuenco), que representa los datos reales de interés, debe analizarse. El volumen de relleno estructural puede estimarse por el volumen de relleno a una escala suficientemente grande. El componente del volumen de relleno resultante de la textura puede estimarse restando el volumen de relleno estructural del volumen de relleno total a una escala determinada. En este caso, el volumen de relleno estructural (**Sfv**) se calculó como el volumen total de relleno generado utilizando cubos de relleno con caras cuadradas de 10 μm de lado.

El volumen de relleno textural se estimó como el volumen de relleno generado por cubos con caras cuadradas de 2 μm de lado menos el volumen de relleno estructural y se calculó en Sfrax (Surfract, www.surfract.com).

3.2.4. Análisis de los datos

Todos los análisis fueron realizados con R (R Development Core Team 2018).

Aquí se explican los protocolos de análisis generales aplicados a las muestras actuales y fósiles y las características que condicionan los diferentes tipos de pruebas utilizadas. Sin embargo, el detalle preciso de cada análisis está detallado en los capítulos IV, V, VI, VII y IX, dependiendo de las especificidades de cada conjunto de datos. Los análisis de los datos de los capítulos VI y VII (sección 7.1) son detallados en estos mismos capítulos (ya que refieren a trabajos publicados de mi autoría).

Análisis descriptivos

Se calcularon los promedios y los desvíos estándar de los 6 descriptores de textura del microdesgaste dentario del SSFA (Asfc, epLsar, HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16, Tfv) para cada conjunto de datos (actuales y fósiles) por especies, por categorías dietarias (en el caso de los actuales) y para cada uno de los diversos factores (p. ej., estación, localidad de captura, localidad fosilífera) según el tipo de datos asociados a los especímenes.

Análisis de Componentes Principales

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el paquete "FactoMineR" (Lê et al. 2008) basado en los 858 especímenes actuales (Apéndice 2.1). Para determinar qué parámetros incluir en el ACP, se calcularon los coeficientes de correlación entre los 6 descriptores de textura del microdesgaste dentario (Asfc, epLsar, HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16, Tfv; Tabla 3.1).

Como las tres variables de heterogeneidad de complejidad están altamente correlacionadas (Tabla 3.1), se seleccionó la heterogeneidad de complejidad calculada a partir de 16 subsuperficies (HAsfc16) ya que ésta expresaba más variabilidad entre los grupos que las otras dos heterogeneidades de complejidad (HAsfc4 y HAsfc9). Esta selección se hizo antes del ACP para evitar la ponderación artificial de la

heterogeneidad de complejidad sobre los otros tres parámetros (complejidad, anisotropía y volumen del relleno de la textura).

En el primer paso del ACP, las variables fueron centradas y normalizadas.

Tabla 3.1: Correlación entre parámetros de las texturas de microdesgaste dentario.

	Asfc	epLsar	HAsfc4	HAsfc9	HAsfc16
epLsar	-0.17				
HAsfc4	0.02	0.01			
HAsfc9	0.09	0.02	0.67		
HAsfc16	0.13	0.04	0.67	0.88	
Tfv	0.47	-0.01	0.19	0.21	0.26

Se probaron varias representaciones gráficas de los 858 especímenes actuales estudiados en los componentes principales: por individuos, por categorías dietarias con centroides y elipses de confianza a 95% y por especies (ver Cap. IV, Figs. 4.3 a 4.6). Se representaron las especies de la superfamilia Octodontoidea independientemente respecto de las especies de las otras tres superfamilias de caviomorfos, a fin de facilitar la visualización de los resultados obtenidos (ver Cap. IV, Figs. 4.7 y 4.8).

Análisis estadísticos

El protocolo estadístico que se aplicó a los datos del DMTA se describe en la figura 3.6.

Se comprobaron los requisitos para las pruebas paramétricas. Así, se probó la normalidad multivariada con la prueba de Mardia del paquete para R "MVN" (Korkmaz et al. 2014), la normalidad univariada con la prueba de Shapiro-Wilks y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Barlett. Cuando los datos no eran multivariados normales, se utilizó una transformación que pertenece a un tipo particular de transformaciones potenciales, la transformación Box-Cox (Box y Cox 1964) con el paquete "car" (Fox & Weisberg 2011) con el objeto de cumplir con los requisitos previos de las pruebas paramétricas (homogeneidad de varianzas y normalidad).

Para cada caso cumpliendo con los requisitos de las pruebas paramétricas, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) con el paquete "car" (Fox & Weisberg 2011), con el fin de evaluar si existía una diferencia significativa entre los

grupos y las interacciones potenciales. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) en el paquete "car" (Fox & Weisberg 2011) para cada variable, con el fin de determinar qué variables eran significativamente diferentes. Cuando se encontró una diferencia significativa, se aplicaron las pruebas *post-hoc* de la diferencia honestamente significativa ("Honestly Significant Difference": HSD) de Tukey, y la diferencia menos significativa ("Least Significant Difference": LSD) de Fisher por pares para determinar con mayor precisión dónde estaba la diferencia. La prueba de LSD se realizó con el paquete "agricolae" (de Mendiburu 2019). Ambas pruebas se utilizaron para equilibrar los riesgos de errores de tipo I y II (Cook & Farewell 1996). Cuando la prueba de Fisher detectó una variación significativa pero la de Tukey no lo hizo, se consideraron resultados de importancia marginal (Burgman et al. 2016; Hullot et al. 2019; Robinet et al. 2020). Cuando ambas pruebas detectaron una variación significativa, se consideraron resultados significativos. Las designaciones "marginal" (solo la prueba de Fisher es significativa) y "significativa" (ambas pruebas, la de Fisher y la de Tukey, son significativas) se aplicaron a todos los resultados y sus descripciones.

Cuando, a pesar de la transformación Box-Cox, un sub-conjunto de datos no cumplía los requisitos para las pruebas paramétricas, se utilizaron pruebas no-paramétricas. Por lo tanto, se realizó la prueba de suma de rango de Kruskal-Wallis en cada parámetro. Cuando esta última prueba fue significativa, se realizaron comparaciones por pares de Wilcoxon-Mann-Whitney para detectar qué grupo diferían entre sí.

Con respecto a las especies actuales, se comparó la textura del microdesgaste entre categorías alimentarias y entre taxones dentro de la misma categoría (Capítulo IV). Luego, el conjunto de datos fue subdividido por procedencia biogeográfica para comparar la dieta y los taxones dentro del mismo ambiente (a la escala de la ecorregión) y explorar la partición de recursos entre los caviomorfos actuales (Capítulos V y VI). Cuando los datos estuvieron disponibles, se exploraron las diferencias intraespecíficas, analizando el efecto del ambiente, la estacionalidad y el sexo en la textura del microdesgaste dentario (Capítulo VII).

Con respecto a las especies fósiles, se compararon las variables de textura del microdesgaste entre los taxones, para explorar la partición de los recursos, y dentro de los taxones entre diferentes localidades, cuando fue posible. Cuando los datos estuvieron disponibles, se probó el efecto del diente inferior *versus* el diente superior. Luego, comparamos los valores de los parámetros de textura de los microdesgastes

dentarios de los taxones fósiles con los de las especies actuales (Capítulo IX). Así, para cada localidad, los taxones fósiles se compararon con las 11 categorías dietarias establecidas (Tablas 2.2 a 2.5).

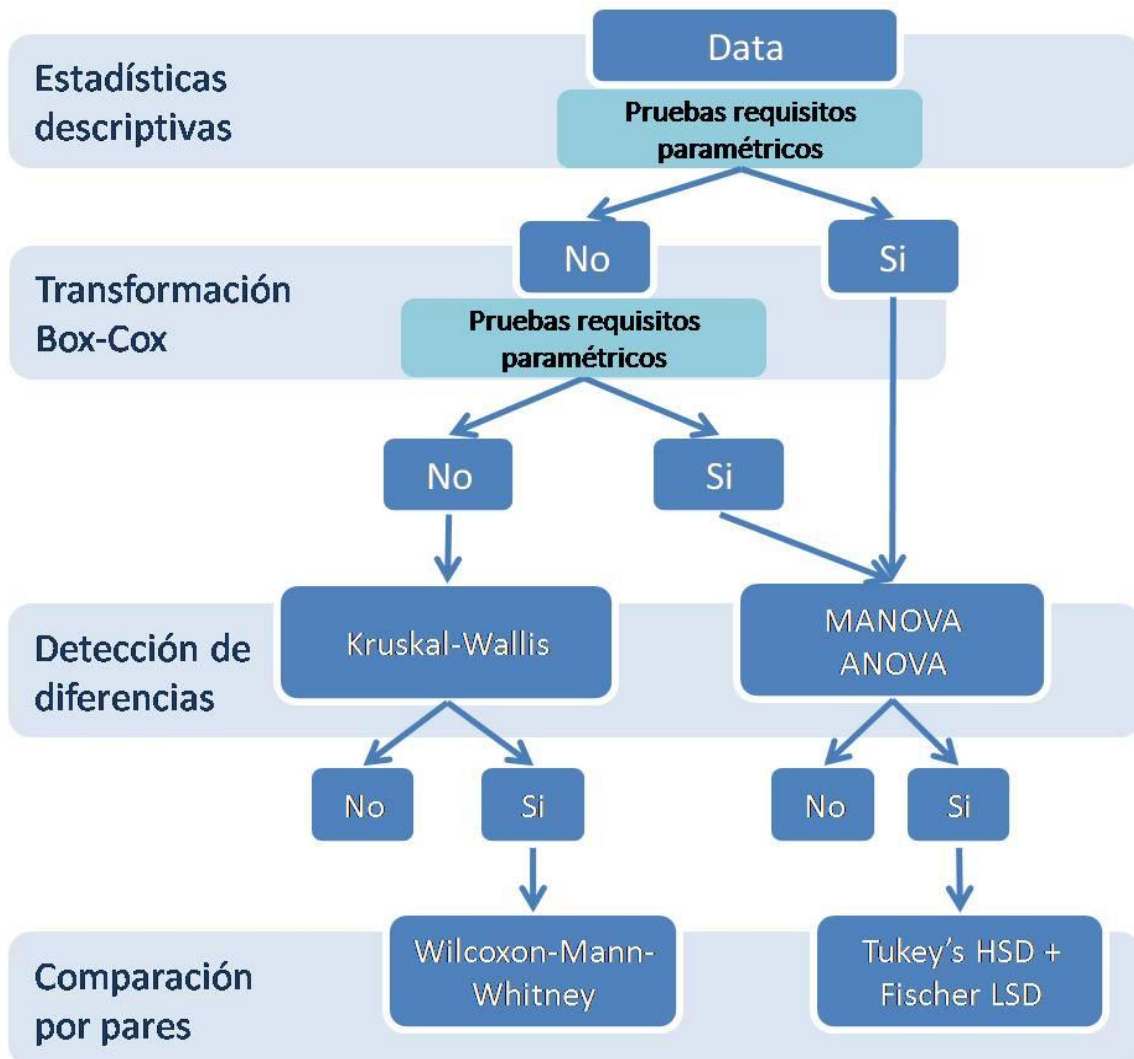


Figura 3.6: Esquema lógico detallando el protocolo estadístico aplicado a todos los conjuntos de datos estudiados.

Proyección de los taxones fósiles en la representación gráfica del Análisis de Componentes Principales

Como fue mencionado más arriba, no se pudieron incluir en los análisis estadísticos los taxones vivientes ni fósiles representados por solo un espécimen. Además, la escasez de ejemplares de muchos de los taxones fósiles no permitió alcanzar una alta robustez estadística. En estos casos, con el fin de no excluir a una gran parte de los taxones fósiles estudiados, el ACP se utilizó como para complementar los análisis estadísticos. Usando los componentes principales obtenidos con el conjunto de datos actuales (858 especímenes actuales), se proyectaron los taxones fósiles en superposición de la representación gráfica del ACP con el paquete "FactoMineR". Esto permitió visualizar dónde se sitúan los valores de los taxones fósiles respecto a los valores de las categorías dietarias establecidas en los actuales y de este modo complementar el procedimiento estadístico.

Capítulo IV: Modelo general "microdesgaste dentario / dieta" en los caviomorfos actuales

Este capítulo resume los resultados obtenidos acerca del estudio de las texturas del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales y discute la relación entre el microdesgaste y la dieta hasta formalizar tendencias que forman un modelo actual general. Este modelo está basado en todos los especímenes analizados, agrupados en categorías alimentarias, sin considerar sus procedencias geográficas ni el ambiente en el que habitan. Varios niveles de interpretación son explorados desde las relaciones entre las categorías alimentarias establecidas hasta las diferencias intra-categoría. El poder de resolución y los límites del método DMTA son también discutidos.

Para este propósito, se estudiaron un total de 858 especímenes de caviomorfos silvestres (Apéndice 4.1), que representan 80 especies agrupadas en 11 categorías alimentarias (Tablas 2.2 a 2.5). El detalle de las especies estudiadas, así como la descripción de cada categoría alimentaria están disponibles en el Capítulo II. La lista de los especímenes estudiados y sus procedencias está disponible en el Apéndice 2.1.

4.1. Resultados

El promedio y el desvío estándar calculados para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno fino de la textura (Tfv; volumen de relleno de la textura) y heterogeneidad de la complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) por categoría alimentaria y por especie están indicados en la Tablas 4.1A y B y en la Figura 4.1.

Tabla 4.1A: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (complejidad, anisotropía, volumen de relleno de la textura) para cada especie (en letra regular) agrupado por categoría alimentaria (en negrita). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
fruta-pasto	37	2.29	1.84	2.56	1.55	1206.10	868.33
<i>Dolichotis salinicola</i>	21	1.81	1.30	2.64	1.33	1346.14	852.94
<i>Octodontomys gliroides</i>	16	2.91	2.27	2.47	1.84	1022.31	880.96
fruta-insecto	54	2.37	2.14	3.84	1.48	493.06	563.06
<i>Mesomys hispidus</i>	21	2.83	2.27	4.12	1.76	647.67	620.71
<i>Proechimys cuvieri</i>	33	2.07	2.04	3.67	1.27	394.67	508.55
fruta-hoja	71	1.05	0.87	4.02	2.24	436.09	619.95
<i>Chaetomys subspinosus</i>	12	1.12	0.73	2.50	1.55	348.29	306.03
<i>Cuniculus paca</i>	18	1.18	0.68	4.69	2.17	629.95	857.48
<i>Dinomys branickii</i>	5	1.73	1.71	3.39	1.18	410.90	293.73
<i>Echimys chrysurus</i>	4	1.21	0.75	4.84	1.57	136.97	222.92
<i>Myocastor coypus</i>	16	1.01	1.05	4.13	2.71	626.72	711.67
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.65	0.47	4.28	2.30	175.88	407.21
fruta-semilla	222	1.51	1.23	4.12	2.09	945.40	920.76
<i>Clyomys laticeps</i>	16	1.57	1.33	4.06	2.37	1017.38	583.63
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	1.54	0.88	4.61	1.88	1004.18	1000.70
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3	1.50	0.99	5.40	1.69	2130.95	2134.64
<i>Dasyprocta leporina</i>	17	1.40	0.99	3.01	1.62	957.54	915.96
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	1.13	0.57	3.70	2.17	719.59	618.68
<i>Dasyprocta punctata</i>	5	1.40	1.03	4.75	0.88	186.77	201.52
<i>Dolichotis patagonum</i>	18	1.34	1.33	3.48	2.29	1138.84	853.71
<i>Makalata didelphoides</i>	18	2.39	2.06	5.13	2.23	809.34	980.07
<i>Makalata macrura</i>	7	1.37	1.15	4.13	1.51	361.09	492.35
<i>Myoprocta acouchy</i>	13	1.64	1.06	5.22	2.69	1443.09	1338.54
<i>Octomys mimax</i>	5	1.38	0.50	3.91	2.02	1032.64	466.53
<i>Proechimys longicaudatus</i>	5	1.87	1.64	3.05	1.02	1586.31	1792.34
<i>Proechimys roberti</i>	13	1.76	1.22	4.96	1.80	897.49	635.35
<i>Proechimys semispinosus</i>	8	2.03	2.05	4.58	1.79	1108.69	1008.20
<i>Thrichomys pachyurus</i>	15	0.85	0.43	4.35	1.82	912.83	692.00
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	1.41	1.33	3.39	1.97	316.68	256.85
<i>Trinomys eliasi</i>	8	1.85	1.57	3.31	2.30	719.59	624.38
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.88	0.39	4.91	2.44	849.81	788.58
<i>Trinomys iheringi</i>	12	1.17	0.68	3.35	2.07	873.67	1091.97
<i>Trinomys setosus</i>	12	1.41	1.02	3.45	2.25	1012.02	1008.68
<i>Trinomys yonenagae</i>	3	1.72	0.31	3.99	1.22	1377.96	1020.47
pasto-hoja	126	3.11	1.97	2.67	1.53	1382.63	806.54
<i>Abrocoma bennetti</i>	2	3.20	2.29	4.29	0.75	919.33	1147.52
<i>Galea leucoblephara</i>	20	2.10	1.14	3.35	1.71	1118.97	525.62
<i>Galea spixii</i>	12	4.02	2.04	2.46	1.61	1788.85	1040.38
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	8	3.80	2.46	3.15	1.82	1785.74	606.54
<i>Lagidium peruanum</i>	11	3.76	2.12	2.56	1.79	869.33	575.77
<i>Lagidium viscacia</i>	17	2.08	1.01	2.28	1.20	1067.40	896.52
<i>Lagostomus maximus</i>	29	3.16	2.34	2.52	1.48	1343.61	754.61
<i>Microcavia australis</i>	22	3.63	1.77	2.73	1.35	1806.93	753.97
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	3.30	2.37	1.16	0.36	1563.07	766.96

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
pasto-raíz	116	2.25	1.79	2.66	1.29	1146.75	881.34
<i>Ctenomys australis</i>	6	1.80	1.47	2.37	0.98	1194.64	1277.15
<i>Ctenomys azarae</i>	9	2.30	1.46	3.37	1.72	1306.94	721.10
<i>Ctenomys fulvus</i>	14	3.14	2.17	2.52	1.57	1385.96	876.57
<i>Ctenomys haigi</i>	5	4.73	2.62	2.10	1.21	1778.89	413.99
<i>Ctenomys magellanicus</i>	27	1.61	0.69	3.02	1.21	658.23	495.01
<i>Ctenomys opimus</i>	5	3.58	4.15	2.41	1.38	1241.82	854.78
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	2.49	1.71	2.37	0.74	1491.20	1464.19
<i>Ctenomys sylvanus</i>	2	2.81	0.74	2.67	1.11	1662.26	161.42
<i>Ctenomys talarum</i>	21	1.61	0.71	2.52	1.15	838.99	761.16
<i>Ctenomys tucumanus</i>	9	2.51	2.51	2.00	1.13	1412.54	1170.34
<i>Spalacopus cyanus</i>	11	1.87	1.28	2.90	1.48	1610.76	756.50
pasto-semilla	31	2.55	1.97	2.35	1.23	1102.95	712.73
<i>Aconaemys fuscus</i>	1	1.27	-	2.11	-	1070.82	-
<i>Cavia aperea</i>	24	2.88	2.12	2.30	1.11	1189.11	778.15
<i>Chinchilla chinchilla</i>	1	1.24	-	2.16	-	319.59	-
<i>Chinchilla lanigera</i>	3	1.76	0.16	1.78	1.52	838.39	315.74
<i>Chinchilla sp.</i>	2	1.06	0.16	3.94	2.53	873.67	73.37
insecto-semilla	44	1.54	1.34	3.82	1.98	1041.67	745.41
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	23	1.37	1.10	4.31	1.90	1126.94	693.82
<i>Thrichomys apereoides</i>	21	1.72	1.58	3.29	1.97	948.28	804.72
hoja	65	3.47	2.90	3.61	2.37	1257.37	963.35
<i>Abrocoma cinerea</i>	5	4.03	4.33	3.44	2.30	1502.47	1047.58
<i>Callistomys pictus</i>	1	2.19	-	4.49	-	1452.66	-
<i>Dactylomys dactylinus</i>	5	3.13	2.86	4.04	5.05	1184.54	1536.93
<i>Kerodon acrobata</i>	4	2.90	3.09	1.86	1.27	1254.48	953.24
<i>Kerodon rupestris</i>	10	2.24	1.65	2.38	1.13	854.58	467.08
<i>Phyllomys blainvillei</i>	17	3.63	3.33	5.52	2.33	1073.51	741.81
<i>Phyllomys lundi</i>	1	4.12	-	1.99	-	2100.14	-
<i>Phyllomys medius</i>	2	4.85	4.87	1.50	0.19	1371.73	554.68
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	5	5.03	2.53	2.68	0.57	2055.31	1085.74
<i>Phyllomys pattoni</i>	7	5.01	3.64	3.11	1.70	1196.79	1686.14
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	3	2.47	0.33	3.88	0.26	1520.46	695.85
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	5	2.12	0.96	3.13	0.97	1393.73	742.24
hoja-semilla	21	1.07	0.58	2.79	2.04	800.45	558.50
<i>Aconaemys porteri</i>	6	1.31	0.46	3.82	1.84	974.67	619.91
<i>Aconaemys sagei</i>	3	0.84	0.26	2.18	1.96	542.33	108.26
<i>Octodon bridgesi</i>	6	0.83	0.36	2.67	2.82	825.94	366.66
<i>Octodon degus</i>	6	1.17	0.89	2.19	1.37	729.79	800.69
hoja joven	71	0.67	0.49	3.89	2.10	370.09	505.18
<i>Coendou bicolor</i>	1	0.48	-	4.26	-	0.00	-
<i>Coendou insidiosus</i>	6	0.42	0.15	4.05	1.56	413.66	478.35
<i>Coendou nycthemera</i>	11	0.86	0.58	3.84	1.85	492.02	626.63
<i>Coendou prehensilis</i>	14	0.71	0.40	3.19	1.97	573.06	702.50
<i>Coendou spinosus</i>	15	0.37	0.18	4.37	2.40	211.40	410.76
<i>Coendou villosus</i>	8	0.50	0.19	3.50	1.91	144.23	173.04
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	16	0.97	0.65	4.19	2.47	377.17	376.92

Tabla 4.1B: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (heterogeneidad de complejidad calculada para 4, 9 y 16 subsuperficies) para cada especie (en letra regular) agrupado por categoría alimentaria (en negrita). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

B	HAsfc4			HAsfc9		HAsfc16	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
fruta-pasto	37	0.33	0.15	0.39	0.18	0.42	0.14
<i>Dolichotis salinicola</i>	21	0.33	0.15	0.40	0.19	0.43	0.15
<i>Octodontomys gliroides</i>	16	0.32	0.16	0.38	0.16	0.40	0.13
fruta-insecto	54	0.38	0.19	0.48	0.31	0.51	0.28
<i>Mesomys hispidus</i>	21	0.39	0.15	0.43	0.15	0.49	0.17
<i>Proechimys cuvieri</i>	33	0.37	0.21	0.51	0.38	0.53	0.33
fruta-hoja	71	0.35	0.14	0.42	0.25	0.47	0.24
<i>Chaetomys subspinosus</i>	12	0.34	0.12	0.39	0.17	0.40	0.11
<i>Cuniculus paca</i>	18	0.34	0.14	0.34	0.10	0.42	0.14
<i>Dinomys branickii</i>	5	0.31	0.08	0.41	0.15	0.46	0.05
<i>Echimys chrysurus</i>	4	0.30	0.12	0.55	0.28	0.62	0.38
<i>Myocastor coypus</i>	16	0.34	0.11	0.38	0.15	0.44	0.16
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.43	0.20	0.53	0.43	0.57	0.40
fruta-semilla	222	0.34	0.16	0.42	0.24	0.46	0.21
<i>Clyomys laticeps</i>	16	0.33	0.15	0.38	0.22	0.43	0.14
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	0.32	0.15	0.38	0.15	0.43	0.15
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3	0.33	0.22	0.40	0.19	0.43	0.12
<i>Dasyprocta leporina</i>	17	0.25	0.11	0.29	0.12	0.34	0.14
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	0.32	0.11	0.38	0.10	0.42	0.08
<i>Dasyprocta punctata</i>	5	0.25	0.13	0.28	0.08	0.30	0.09
<i>Dolichotis patagonum</i>	18	0.29	0.16	0.36	0.16	0.42	0.17
<i>Makalata didelphoides</i>	18	0.40	0.17	0.54	0.35	0.57	0.29
<i>Makalata macrura</i>	7	0.26	0.11	0.33	0.16	0.34	0.14
<i>Myoprocta acouchy</i>	13	0.42	0.20	0.56	0.37	0.58	0.33
<i>Octomys mimax</i>	5	0.36	0.15	0.38	0.12	0.44	0.12
<i>Proechimys longicaudatus</i>	5	0.49	0.12	0.54	0.29	0.61	0.24
<i>Proechimys roberti</i>	13	0.33	0.19	0.52	0.46	0.50	0.24
<i>Proechimys semispinosus</i>	8	0.40	0.15	0.41	0.12	0.47	0.16
<i>Trichomys pachyurus</i>	15	0.33	0.18	0.39	0.25	0.45	0.25
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	0.34	0.10	0.38	0.09	0.44	0.15
<i>Trinomys eliasi</i>	8	0.37	0.11	0.46	0.17	0.47	0.14
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.34	0.16	0.46	0.25	0.52	0.34
<i>Trinomys iheringi</i>	12	0.34	0.11	0.41	0.17	0.50	0.22
<i>Trinomys setosus</i>	12	0.31	0.17	0.42	0.22	0.50	0.19
<i>Trinomys yonenagae</i>	3	0.45	0.20	0.64	0.31	0.67	0.17
pasto-hoja	126	0.34	0.14	0.44	0.21	0.46	0.16
<i>Abrocoma bennetti</i>	2	0.23	0.04	0.35	0.19	0.32	0.07
<i>Galea leucoblephara</i>	20	0.33	0.15	0.44	0.22	0.46	0.15
<i>Galea spixii</i>	12	0.31	0.09	0.38	0.15	0.40	0.13
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	8	0.35	0.18	0.44	0.20	0.45	0.14
<i>Lagidium peruanum</i>	11	0.35	0.16	0.45	0.17	0.46	0.18
<i>Lagidium viscacia</i>	17	0.34	0.11	0.41	0.16	0.46	0.13
<i>Lagostomus maximus</i>	29	0.36	0.16	0.46	0.25	0.49	0.18
<i>Microcavia australis</i>	22	0.34	0.13	0.48	0.26	0.47	0.17
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	0.44	0.12	0.45	0.12	0.51	0.18

B	HAsfc4			HAsfc9		HAsfc16	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
pasto-raíz	116	0.40	0.18	0.54	0.29	0.57	0.26
<i>Ctenomys australis</i>	6	0.40	0.16	0.56	0.35	0.52	0.24
<i>Ctenomys azarae</i>	9	0.37	0.23	0.50	0.31	0.60	0.30
<i>Ctenomys fulvus</i>	14	0.36	0.15	0.50	0.25	0.49	0.20
<i>Ctenomys haigi</i>	5	0.25	0.08	0.39	0.12	0.43	0.17
<i>Ctenomys magellanicus</i>	27	0.50	0.21	0.70	0.36	0.74	0.30
<i>Ctenomys opimus</i>	5	0.31	0.14	0.47	0.24	0.54	0.20
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	0.45	0.19	0.56	0.40	0.58	0.27
<i>Ctenomys sylvanus</i>	2	0.38	0.01	0.34	0.04	0.40	0.07
<i>Ctenomys talarum</i>	21	0.39	0.14	0.53	0.21	0.55	0.21
<i>Ctenomys tucumanus</i>	9	0.24	0.10	0.34	0.07	0.40	0.14
<i>Spalacopus cyanus</i>	11	0.43	0.17	0.57	0.32	0.55	0.26
pasto-semilla	31	0.36	0.17	0.48	0.22	0.50	0.22
<i>Aconaemys fuscus</i>	1	0.80	-	0.73	-	0.83	-
<i>Cavia aperea</i>	24	0.36	0.15	0.47	0.21	0.50	0.23
<i>Chinchilla chinchilla</i>	1	0.50	-	0.56	-	0.45	-
<i>Chinchilla lanigera</i>	3	0.15	0.01	0.30	0.24	0.32	0.19
<i>Chinchilla sp.</i>	2	0.39	0.02	0.64	0.26	0.56	0.07
insecto-semilla	44	0.31	0.14	0.41	0.20	0.42	0.15
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	23	0.30	0.14	0.37	0.17	0.37	0.14
<i>Thrichomys apereoides</i>	21	0.33	0.15	0.46	0.23	0.48	0.14
hoja	65	0.36	0.20	0.55	0.51	0.61	0.48
<i>Abrocoma cinerea</i>	5	0.28	0.22	0.46	0.30	0.58	0.35
<i>Callistomys pictus</i>	1	0.29	-	0.29	-	0.32	-
<i>Dactylomys dactylinus</i>	5	0.43	0.18	1.04	1.39	0.95	1.24
<i>Kerodon acrobata</i>	4	0.53	0.14	0.59	0.20	0.61	0.19
<i>Kerodon rupestris</i>	10	0.27	0.12	0.37	0.16	0.38	0.13
<i>Phyllomys blainvillei</i>	17	0.26	0.17	0.44	0.29	0.52	0.32
<i>Phyllomys lundi</i>	1	0.15	-	0.51	-	0.48	-
<i>Phyllomys medius</i>	2	0.38	0.16	0.40	0.19	0.41	0.16
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	5	0.54	0.26	1.02	0.82	1.28	0.70
<i>Phyllomys pattoni</i>	7	0.44	0.22	0.58	0.29	0.59	0.28
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	3	0.45	0.13	0.46	0.13	0.65	0.06
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	5	0.44	0.20	0.56	0.29	0.61	0.26
hoja-semilla	21	0.35	0.14	0.47	0.26	0.50	0.22
<i>Aconaemys porteri</i>	6	0.28	0.09	0.33	0.22	0.39	0.13
<i>Aconaemys sagei</i>	3	0.34	0.17	0.45	0.12	0.49	0.03
<i>Octodon bridgesi</i>	6	0.38	0.17	0.47	0.16	0.50	0.21
<i>Octodon degus</i>	6	0.40	0.13	0.64	0.37	0.60	0.31
hoja joven	71	0.33	0.16	0.43	0.26	0.45	0.23
<i>Coendou bicolor</i>	1	0.48	-	0.64	-	0.47	-
<i>Coendou insidiosus</i>	6	0.29	0.15	0.34	0.12	0.34	0.11
<i>Coendou nycthemera</i>	11	0.29	0.16	0.38	0.21	0.37	0.15
<i>Coendou prehensilis</i>	14	0.33	0.19	0.35	0.20	0.42	0.29
<i>Coendou spinosus</i>	15	0.34	0.12	0.46	0.25	0.49	0.21
<i>Coendou villosus</i>	8	0.28	0.13	0.42	0.48	0.40	0.28
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	16	0.38	0.18	0.52	0.25	0.54	0.24

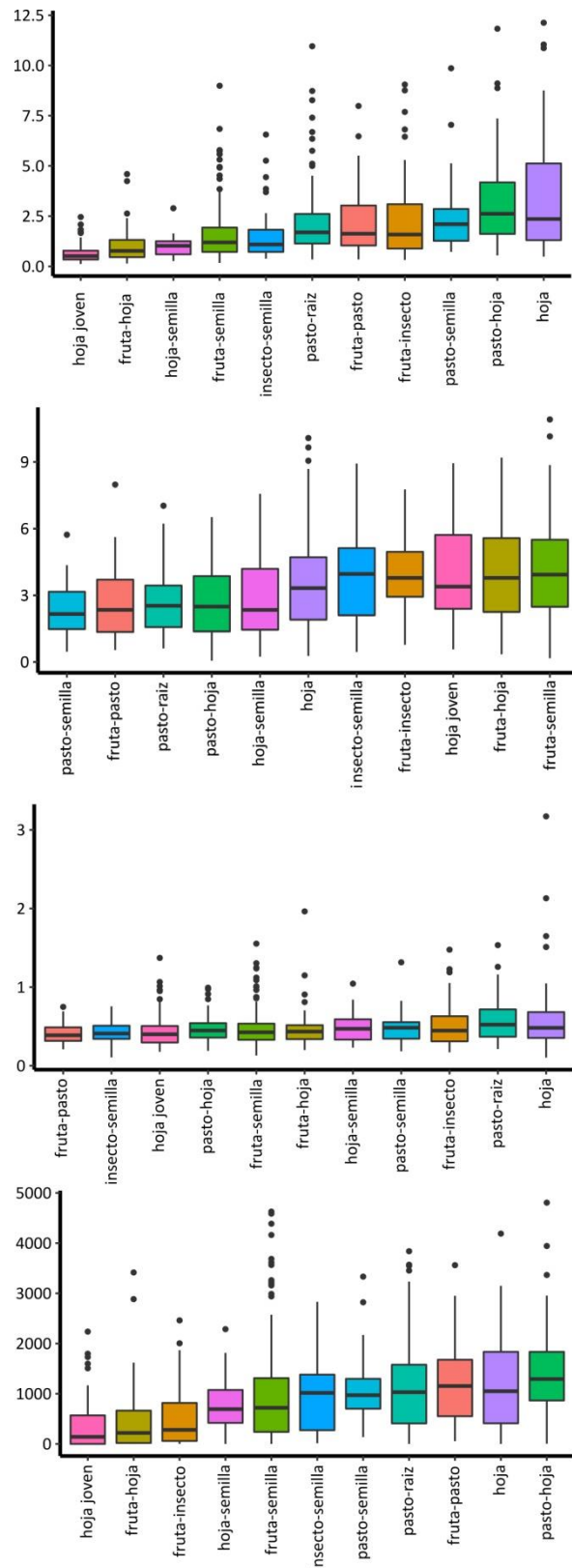


Figura 4.1: Representación gráfica mediante boxplots (línea negra gruesa horizontal, promedio; caja, primer cuartil; líneas negras verticales, intervalo de confianza a 95%; puntos negros, *outliers*) de las variables descriptivas de la textura de microdesgastes para cada categoría alimentaria: complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), heterogeneidad de complejidad (HASfc16), volumen de relleno de la textura (Tfv).

4.1.1. Análisis de Componentes Principales (ACP)

Ejes

Según el criterio de Kaiser-Guttman (Conway & Huffcutt 2003), que indica que en el contexto de un ACP centrado y normalizado, solo se retienen los componentes con un valor propio (*eigen values*) superior a 1, se retienen los dos primeros ejes y el tercer eje debe ser rechazado (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Valores propios y porcentaje de varianza asociados a cada componente principal del ACP. Componentes con valores propios superiores al criterio de Kaiser-Guttman en negrita.

Componente	Valor propio	Porcentaje de varianza total explicada	Porcentaje de varianza acumulada
1	1.61	40.35	40.35
2	1.07	26.68	67.03
3	0.82	20.58	87.61
4	0.50	12.40	100.00

El primer eje expresa el 40.35% de la varianza del conjunto de datos (Tabla 4.2; Fig. 4.2). Contribuyen positivamente al primer eje el volumen de relleno de la textura (Tfv) y la complejidad (Asfc; predominantemente) y la heterogeneidad de la complejidad (HASfc16; Fig. 4.2). Presenta las categorías dominadas por vegetación verde ("pasto-hoja", "pasto-semilla", "pasto-raíz", "hoja", "fruta-pasto") con valores positivos altos separadas de las categorías dominadas por elementos blandos, semillas y frutos ("hoja joven", "fruta-hoja", "hoja-semilla", "insecto-semilla", "fruta-semilla", "fruta-insecto") con valores bajos. Las categorías "insecto-semilla" y "hoja-semilla" tienen valores intermedios (Fig. 4.3).

El segundo eje expresa el 26.68% de la varianza del conjunto de datos (67.03% acumulado). Contribuyen positivamente el segundo eje la anisotropía (epLsar) y la heterogeneidad de la complejidad (HASfc16; Fig. 4.2). Parece separar más a los consumidores de partes aéreas de plantas (hojas, frutos) e insectos, ligadas a un estricto modo de vida sobre el suelo con valores positivos altos de los consumidores de las partes de plantas a nivel del suelo o subterráneas asociadas con el modo de vida semifosorial hasta el subterráneo con valores bajos (Fig. 4.3).

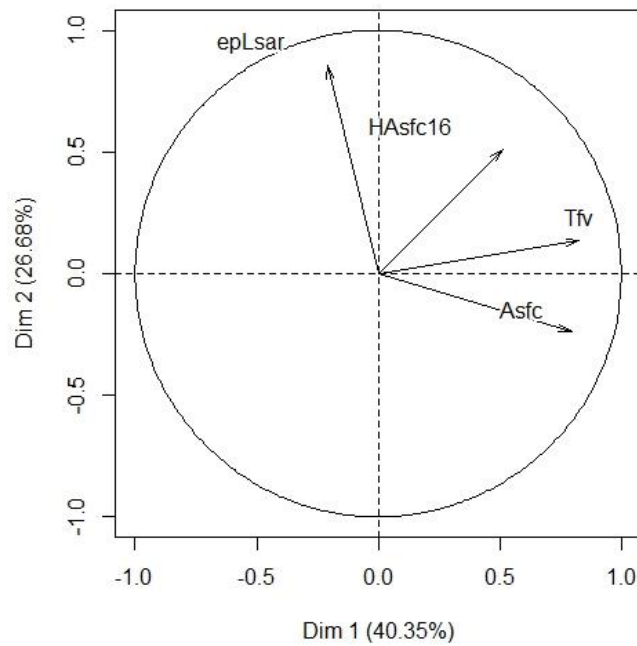


Figura 4.2: Representación gráfica de las variables de descripción de los microdesgastes y su participación en los componentes principales 1 y 2. Abreviaciones: epLsar, anisotropía; HAsfc16, heterogeneidad de complejidad calculada desde 16 subsuperficies; Tfv, volumen de relleno de la textura; Asfc, complejidad.

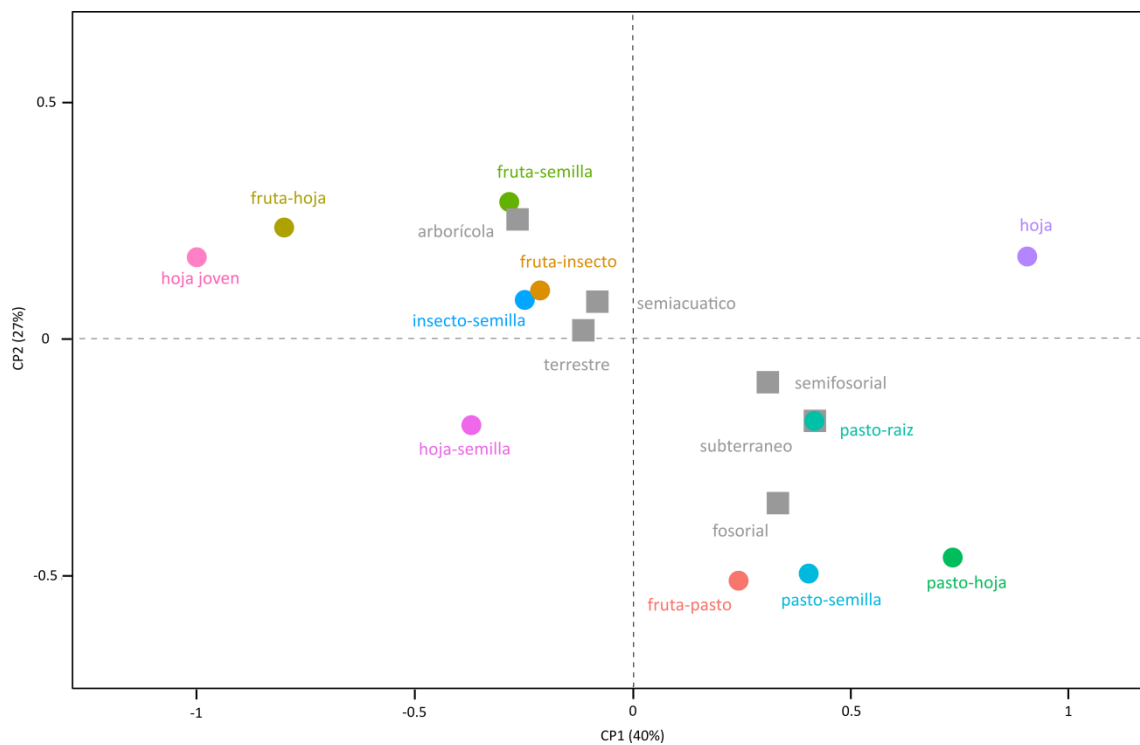


Figura 4.3: Representación gráfica sobre los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2) del ACP en los 858 especímenes actuales de los centroides de las 11 categorías alimentarias (círculos de colores) y de los hábitos (cuadrados gris) tal como detallados en el Capítulo II, sección 2.2.3, Tablas 2.2 a 2.5.

Representaciones gráficas

Cuando cada espécimen es proyectado en un gráfico bivariado de los dos primeros componentes principales (Fig. 4.4), las tendencias no aparecen ni intuitivamente ni de manera obvia. De hecho, la concentración de puntos en el espacio de los dos primeros componentes principales es demasiado alta y numerosos puntos se superponen o se ocultan parcialmente (Fig. 4.4). Aunque representa toda la variación de las texturas de microdesgaste dentario de forma absoluta, la representación de cada individuo no es la más comprensible. Por este motivo, se tomó la decisión de no representar cada espécimen de forma individual sino a grupos de especímenes (Figs. 4.2 y 4.5 a 4.8).

Dos niveles de grupos son considerados aquí: la categoría dietaria y la especie. Por un lado se representan las 80 especies en 11 áreas representando cada área una categoría alimentaria (Fig. 4.5) y por el otro lado, se representan las 80 especies en 80 puntos (Fig. 4.6).

Una representación clásica de los grupos en un ACP es la proyección de las elipses de confianza a 95% de cada grupo. La representación de las elipses de confianza (95%) de las categorías dietarias en el ACP (Fig. 4.5) refleja lo que es detectado con los análisis estadísticos (análisis de varianza; ver más abajo en este mismo capítulo) pero no representa de manera fiel la diversidad de las texturas. De hecho, las elipses de confianza dependen del número de especímenes por grupo. En este trabajo, las categorías dietarias están representadas por números desiguales de especímenes (grupos desequilibrados; Tabla 4.1), lo que puede producir elipses más grandes (p. ej., "hoja-semilla"), o al contrario, muy reducidas (p. ej., "fruta-semilla") respecto a las distribuciones reales de los especímenes. Además, estos intervalos de confianza "excluyen" los valores más extremos de la representación gráfica.

Dado que en los análisis de microdesgaste los valores atípicos o extremos representan una parte de la variación de la dieta real de las especies estudiadas, y no un error de medida o de observador, se optó por no excluir del análisis y de las representaciones gráficas a los especímenes atípicos de la muestra. Así, para complementar la representación gráfica correspondiente al enfoque estadístico (elipses de confianza), se decidió representar los especímenes por especie (80 puntos) y las categorías dietarias en forma de áreas delimitadas por los puntos (especies) más extremos de la categoría (Fig. 4.6).

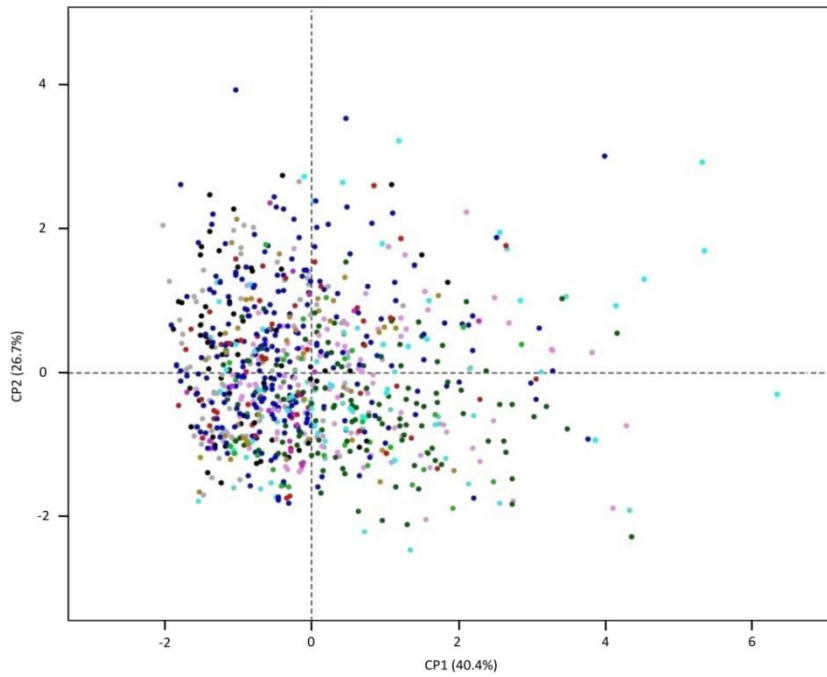


Figura 4.4: Proyección de los 858 individuos en los dos primeros componentes del ACP. Cada punto representa un espécimen.

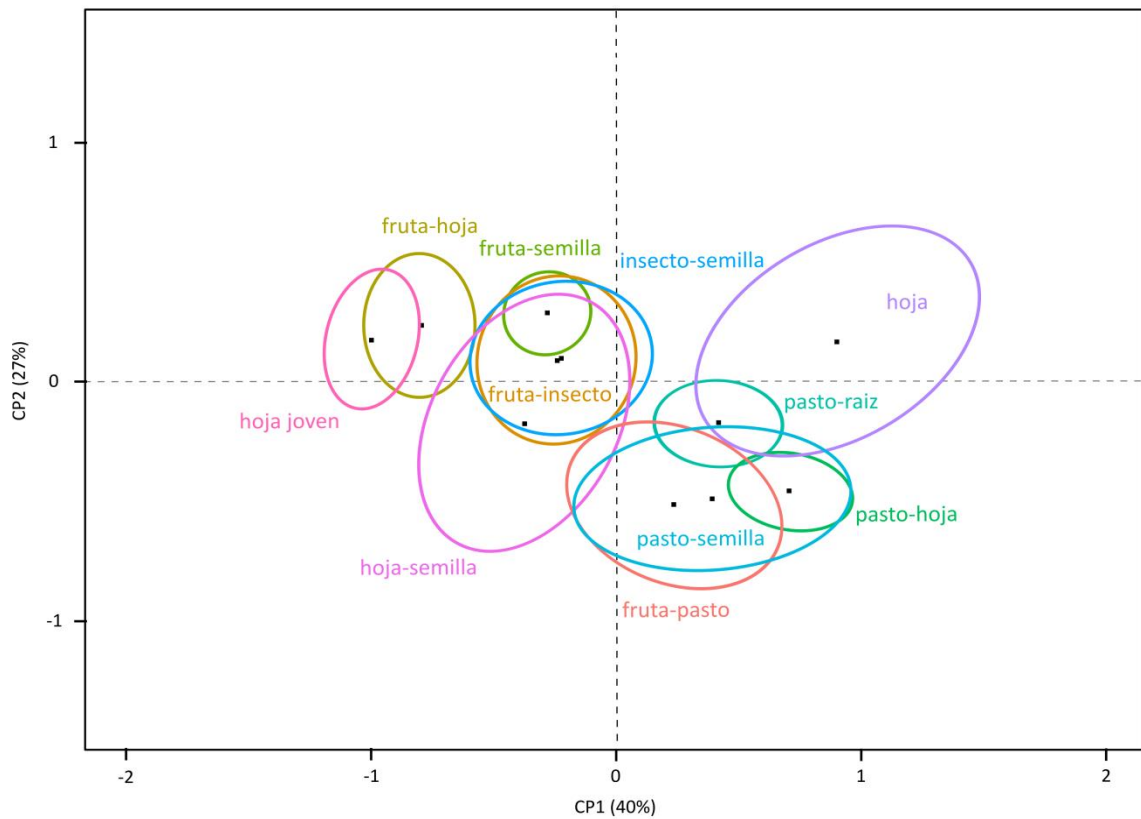


Figura 4.5: Proyección de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por los centroides (cuadrados negros) y las elipses de confianza (95%).

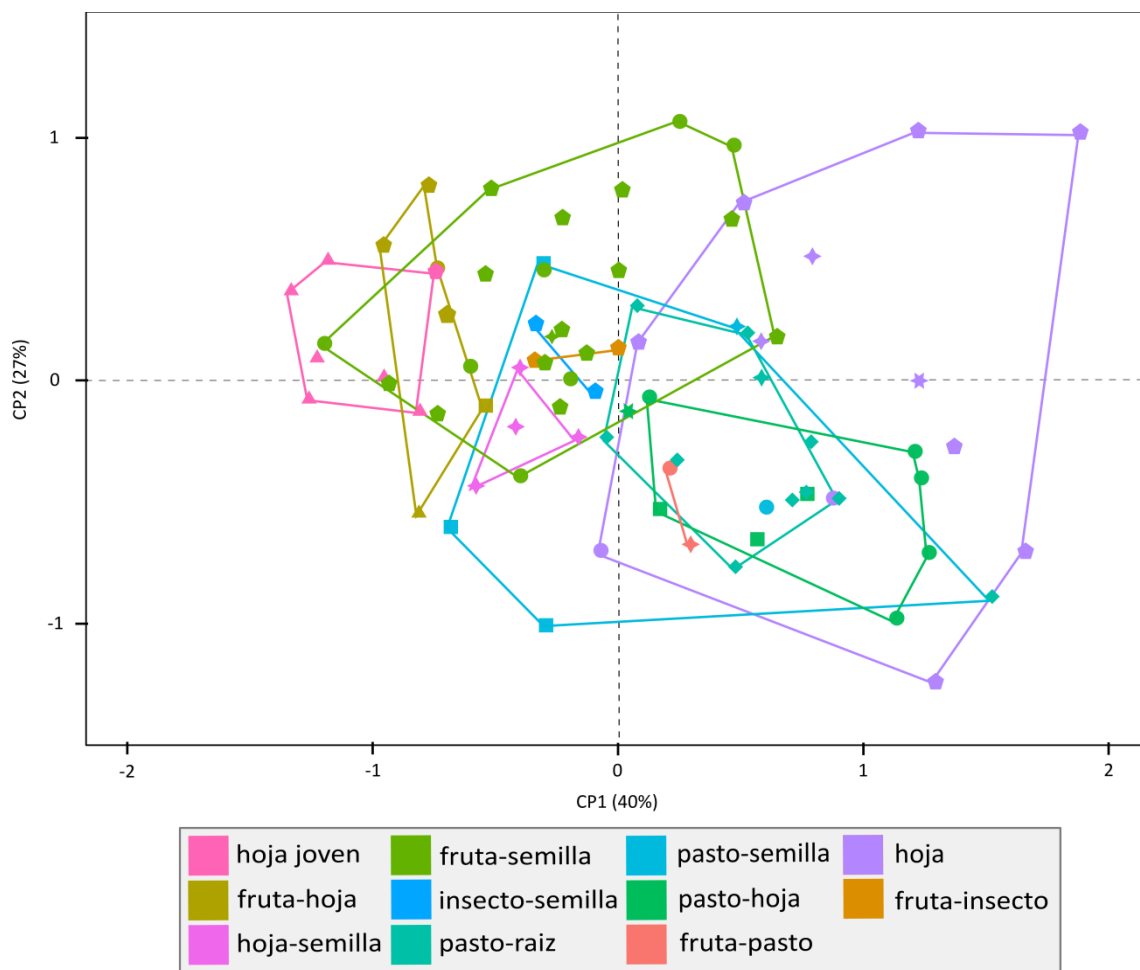


Figura 4.6: Proyección de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por las áreas de distribución delimitadas por las especies con valores más extremos de cada categoría. Cada punto representa el centroide de una especie. Los colores siguen la leyenda e indican las categorías dietarias. Los símbolos corresponden a las superfamilias y familias (en el caso de la superfamilia Octodontoidea) de *Caviomorpha*: Erethizontoidea (triángulo), Caviioidea (círculo), Chinchilloidea (cuadrado), Echimyidae (hexágono), Octodontidae (estrella de cuatro puntas), Abrocomidae (estrella de seis puntas), Ctenomyidae (rombo).

Diversidad taxonómica y diversidad ecológica

Las especies están representadas por superfamilias y familias (Figs. 4.7A y 4.8A).

La superfamilia Erethizontoidea (triángulos) no tiene una gran diversidad de dieta y hábitos. Las especies de esta superfamilia se encuentran en dos categorías dietarias cercanas ("hoja joven" y "fruta-hoja"). Así, como se esperaba, los ertizóntidos

quedan dentro un mismo espacio en la representación gráfica del ACP (Fig. 4.7), caracterizados por una baja complejidad de las texturas de microdesgaste dentario.

La superfamilia Cavioidea (círculos) se encuentra representada por varias familias que presentan dietas distintas (Caviidae, Dasyproctidae y Cuniculidae). Así dentro de esta superfamilia se reúnen especies incluidas en las categorías "fruta-hoja", "fruta-semilla" y consumidores de pasto ("pasto-hoja", "pasto-semilla"). Esta diversidad se ve reflejada en la representación gráfica del ACP con la ocupación de diferentes partes del gráfico que corresponden a las diferentes dietas (Fig. 4.7). Además, notablemente se observa la separación entre las familias Dasyproctidae (naranja) y Cuniculidae (verde), que consumen frutos, de la familia Caviidae (rojo), que consume pasto, excepto *D. patagonum* que consume frutos.

La superfamilia Chinchilloidea (cuadrados) incluye especies que presentan diferencias de dieta y hábitos. De un lado, *Dinomys branickii* (violeta) se incluye dentro de la categoría "fruta-hoja" y del otro lado, los Chinchillidae (azul) consumen pasto y hojas y pasto y semillas. Como se esperaba, *D. branickii* ocupa un espacio muy distinto al de las otras especies de Chinchilloidea (Fig. 4.7). Además, se observa una diversidad un poco inesperada dentro los Chinchillidae, con distintos valores entre las diferentes especies de *Chinchilla* que extienden el área de la categoría "pasto-semilla" hasta el área de la categoría "fruta-semilla" (Fig. 4.6).

La superfamilia Octodontoidea se encuentra representada por cuatro familias: Abrocomidae (estrellas de seis puntas azul oscuro), Ctenomyidae (rombos marrones), Echimyidae (hexágonos verdes) y Octodontidae (estrellas de cuatro puntas violetas) (Fig. 4.8A). La diversidad taxonómica de la superfamilia Octodontoidea se asocia a la diversidad ecológica. Sin embargo, la familia Ctenomyidae incluye solamente especies que pertenecen a la categoría "pasto-raíz", mientras que la familia Echimyidae incluye numerosas especies de dietas y hábitos variados (Tablas 2.2 a 2.5; Fig. 4.8B). Dentro de Echimyidae, las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" por un lado, o "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "fruta-insecto" por el otro, se superponen. Estos dos bloques ocupan espacios distintos uno del otro y también distinto del de las especies de la categoría "hoja". La familia Octodontidae (estrellas de cuatro puntas) también presenta texturas de microdesgaste que reflejan diferencias ecológicas con las especies de la categoría "hoja-semilla" bien distintas de las otras (Fig. 4.8B).

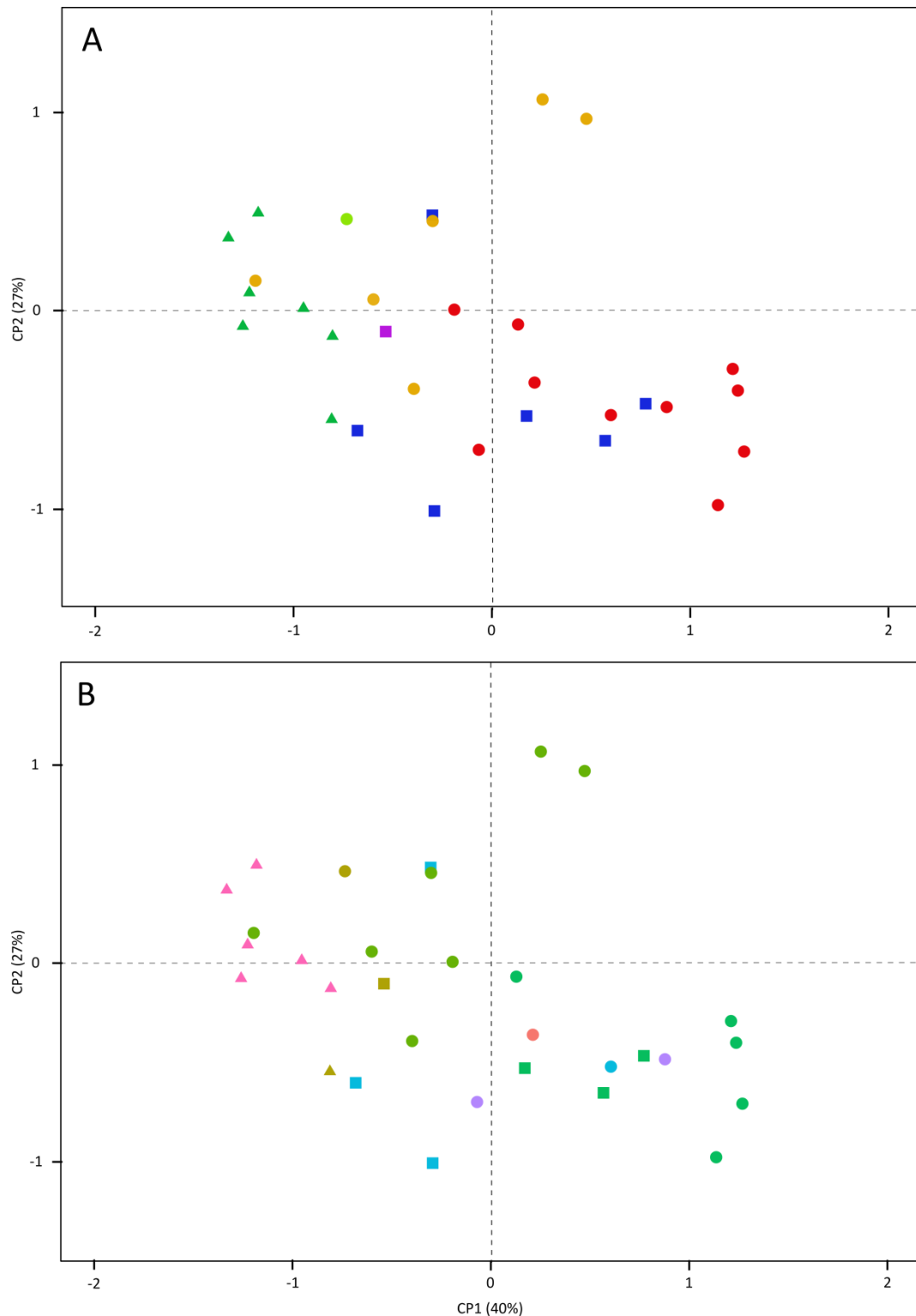


Figura 4.7: Proyección de las especies de Erethizontoidea (triángulos), Cavioida (círculos) y Chinchilloidea (cuadrados) en los dos primeros componentes del ACP. Cada punto representa el centroide de una especie. A. Los colores indican las familias: Erethizontidae (triángulos verdes), Cuniculidae (círculo verde claro), Dasyproctidae (círculos naranja), Caviidae (círculos rojos), Dinomyidae (cuadrado violeta), Chinchillidae (cuadrados azules). B. Los colores indican las categorías dietarias y siguen la codificación de la leyenda de la Figura 4.5.

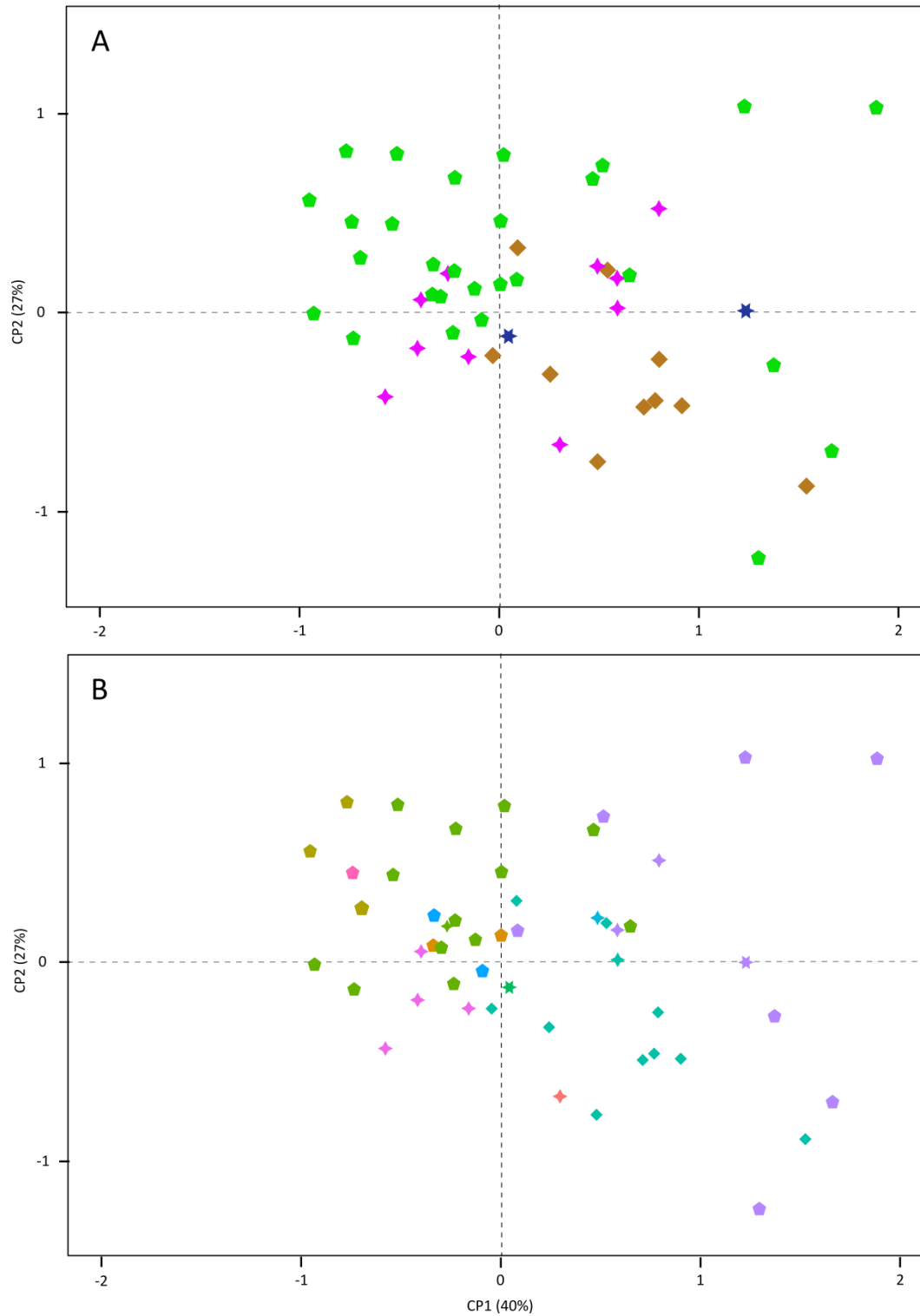


Figura 4.8: Proyección de las especies de Octodontoidea en los dos primeros componentes del ACP. Cada punto representa el centroide de una especie. Los símbolos indican las familias: Echimyidae (hexágonos), Octodontidae (estrellas de cuatro puntas), Abrocomidae (estrellas de seis puntas), Ctenomyidae (rombos). A. Los colores indican las familias. B. Los colores indican las categorías dietarias y siguen la codificación de la leyenda de la Figura 4.5.

4.1.2. Análisis estadísticos

El análisis multivariado de varianza (MANOVA) detectó diferencias entre las categorías alimentarias y entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 4.3). Los análisis univariados de varianza (ANOVAs) muestran que todas las variables difieren significativamente entre las categorías alimentarias, excepto la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4; Tablas 4.4 y 4.5), y que todas las variables excepto la heterogeneidad de complejidad (HAsfc9), difieren entre especies dentro las categorías (Tablas 4.4 y 4.6). Las comparaciones por pares detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias excepto entre: "pasto-semilla" y "fruta-pasto", "pasto-semilla" y "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "pasto-raíz" y entre "fruta-semilla" e "insecto-semilla" (Tabla 4.5; Fig. 4.1).

Diferencias de la textura del microdesgaste dentario entre las categorías alimentarias

Las pruebas post-hoc (Tabla 4.5) arrojaron los siguientes resultados:

- "Hoja joven": es significativamente diferente de todas las demás categorías. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste poco complejas (Asfc más bajo que todas las demás categorías) y con valores de volumen de relleno de la textura más bajos que todas las demás categorías excepto "fruta-hoja" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja semilla" (Tabla 4.1).

- "Fruta-hoja": es significativamente diferente de todas las demás categorías. Las texturas del microdesgaste de los consumidores de "fruta-hoja" son más complejas (Asfc) comparadas a los consumidores "hoja joven" pero menos complejas que todas las demás categorías excepto "hoja-semilla" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más bajos que las otras categorías excepto "fruta-insecto", con lo cual no difieren, y "hoja joven", respecto a lo cual son más altos (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja semilla" (Tabla 4.1).

- "Fruta-semilla": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría "insecto-semilla" con la cual no presenta diferencia. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-raíz", "pasto-hoja", "pasto-semilla", "fruta-insecto", "fruta-pasto" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "fruta-insecto", no presentan diferencia con las categorías "insecto-semilla" y "hoja-semilla" y son más bajos que todas las demás categorías (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja semilla" (Tabla 4.1).

- "Fruta-insecto": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría "hoja-semilla" con cual difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "hoja-semilla", "fruta-semilla" e "insecto-semilla" y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-hoja" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que la categoría "hoja joven" y más bajos que todas las demás categorías excepto "fruta-hoja" con la cual no presenta diferencia de volumen de relleno de la textura (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja semilla" (Tabla 4.1).

- "Insecto-semilla": es diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría "fruta-semilla" con cual no presenta diferencias. Esta categoría difiere marginalmente de "fruta-pasto" y "hoja-semilla". La misma se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-raíz", "pasto-hoja", "pasto-semilla", "fruta-insecto", "fruta-pasto" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "fruta-insecto" y son más bajos que la categoría "pasto-hoja" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja semilla" (Tabla 4.1).

- "Hoja-semilla": es significativamente diferente de todas las demás categorías excepto las categorías "fruta-insecto" e "insecto-semilla" con cuales difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de la categoría "hoja joven" y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-raíz", "pasto-semilla", "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-hoja" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "fruta-insecto" y más bajos que todas las demás categorías excepto "fruta-semilla" e "insecto-semilla" con las cuales no presenta diferencia de los valores del volumen de relleno de la textura (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja", "hoja joven", "fruta-hoja" y "insecto-semilla" (Tabla 4.1).

- "Fruta-pasto": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de las categorías "pasto-hoja", "insecto-semilla" y "hoja", con las cuales difiere marginalmente, y de la categoría "pasto-semilla", con cual no difiere. Las texturas de microdesgaste de los consumidores de "fruta-pasto" son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "hoja-semilla", "fruta-semilla" y "insecto-semilla" y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-hoja" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-insecto", "fruta-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja", "hoja joven", "fruta-hoja" y "insecto-semilla" (Tabla 4.1).

- "Pasto-semilla": no difiere de las categorías "fruta-pasto", "pasto-hoja" y "pasto-raíz", es marginalmente diferente de la categoría "hoja" y es significativamente diferente de las otras categorías. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-insecto", "fruta-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja", "hoja joven", "fruta-hoja" e "insecto-semilla" (Tabla 4.1).

- "Pasto-raíz": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de la categoría "pasto-semilla", con la cual no difiere, y con la categoría "hoja", con la cual difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla", y menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-hoja" y "hoja" (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-insecto", "fruta-semilla" y "hoja-semilla" y más bajos que la categoría "pasto-hoja" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja", "hoja joven", "fruta-hoja" y "insecto-semilla" (Tabla 4.1). Esta categoría se caracteriza por valores de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) más altos que las demás categorías, excepto "hoja" y "hoja-semilla", con las cuales no presenta diferencia de heterogeneidad, y de la categoría "pasto-semilla", con la cual ninguna variable presenta diferencia (Tabla 4.1).

- "Pasto-hoja": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de la categoría "pasto-semilla", con la cual no difiere, y de las categorías "fruta-pasto" y "hoja", con las cuales difiere marginalmente. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que todas las demás categorías, excepto "pasto-semilla", "pasto-raíz" y "hoja", con las cuales no presenta diferencia de complejidad, y por valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) más altos que todas las demás categorías, excepto "pasto-semilla", "fruta-pasto" y "hoja", con las cuales no presenta diferencia de volumen de relleno de la textura (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja", "hoja joven", "fruta-hoja" y "insecto-semilla" (Tabla 4.1).

Tabla 4.3: Resultados del MANOVA para las categorías alimentarias sobre los datos transformados por Box-Cox. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Pillai	F aprox.	valor p
Dieta	10	0.60	8.65	<0.001
Dieta x Taxón	70	0.68	1.42	<0.001
Residuos	777			

Tabla 4.4: Resultados de los ANOVAs entre las categorías alimentarias sobre los datos transformados por Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ($p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Variable	Tratamiento	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc	Dieta	10	174.44	17.44	37.78	<0.001
	Dieta x Taxón	70	50.93	0.73	1.58	0.003
	Residuos	777	358.78	0.46		
epLsar x10 ³	Dieta	10	103.37	10.34	10.57	<0.001
	Dieta x Taxón	70	100.60	1.44	1.47	0.009
	Residuos	777	759.76	0.98		
HAsfc4	Dieta	10	0.97	0.10	1.71	0.075
	Dieta x Taxón	70	6.45	0.09	1.62	0.002
	Residuos	777	44.24	0.06		
HAsfc9	Dieta	10	8.13	0.81	2.85	0.002
	Dieta x Taxón	70	25.91	0.37	1.30	0.057
	Residuos	777	221.55	0.29		
HAsfc16	Dieta	10	7.51	0.75	3.73	<0.001
	Dieta x Taxón	70	23.29	0.33	1.65	0.001
	Residuos	777	156.68	0.20		
Tfv	Dieta	10	38758	3875.80	24.71	<0.001
	Dieta x Taxón	70	19368	276.70	1.76	<0.001
	Residuos	777	121888	156.90		

Tabla 4.5: (página siguiente) Comparaciones post hoc por pares entre categorías alimentarias después de la transformación Box-Cox. El valor $p < 0.05$ se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raiz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla
fruta-insecto	ePLsar, TfV									
fruta-hoja	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc								
fruta-semilla	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, TfV	Asfc, TfV							
pasto-hoja	Asfc	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, TfV						
pasto-raiz	HAsfc9, HAsfc16	ePLsar, HAsfc16, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16, TfV	Asfc, HAsfc9, HAsfc16, TfV					
pasto-semilla		ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, TfV						
insecto-semilla	Asfc, ePLsar	Asfc, TfV	Asfc, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16	Asfc, ePLsar			
hoja	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16	Asfc, TfV	Asfc, HAsfc16, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16, TfV	ePLsar, HAsfc16	Asfc, ePLsar				
hoja-semilla	Asfc, TfV	Asfc, ePLsar, TfV	ePLsar, TfV	ePLsar	Asfc, TfV	Asfc, TfV	Asfc, TfV	epLsar	Asfc, ePLsar, TfV	
hoja joven	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, TfV	Asfc	Asfc, TfV	Asfc, ePLsar, TfV	Asfc, ePLsar, HAsfc9, HAsfc16, TfV	Asfc, TfV	Asfc, TfV	Asfc, HAsfc9, HAsfc16, TfV	Asfc, ePLsar, TfV

Tabla 4.6A: Resultados de los ANOVAs dentro de las categorías alimentarias sobre las variables de complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar) y volumen de relleno de la textura (Tfv) luego de la transformación Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ($p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Efecto	g.d.l.	Asfc		epLsar		Tfv	
		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
Fruta-pasto							
Taxón	1	1.68	0.203	0.40	0.529	0.37	0.549
Fruta-insecto							
Taxón	1	4.91	0.031	0.67	0.417	0.44	0.509
Fruta-hoja							
Taxón	5	0.57	0.721	2.09	0.077	2.10	0.077
Hábitat	2	0.11	0.895	2.15	0.124	1.47	0.237
Fruta-semilla							
Taxón	20	1.21	0.250	1.56	0.064	1.44	0.108
Hábitat	2	3.22	0.042	1.86	0.158	0.67	0.512
Pasto-hoja							
Taxón	8	1.99	0.054	1.84	0.077	2.51	0.015
Hábitat	3	1.07	0.364	0.55	0.651	4.08	0.008
Taxón x hábitat	5	2.50	0.035	2.59	0.029	1.52	0.188
Pasto-raíz							
Taxón	10	1.52	0.142	0.95	0.492	2.60	0.007
Pasto-semilla							
Taxón	4	1.56	0.215	0.93	0.462	0.61	0.657
Hábitat	1	0.34	0.566	0.05	0.832	0.01	0.933
Insecto-semilla							
Taxón	1	0.71	0.403	3.48	0.069	0.50	0.483
Hoja							
Taxón	11	0.46	0.917	2.63	0.009	1.04	0.424
Hábitat	2	0.90	0.414	3.59	0.034	0.36	0.700
Taxón x hábitat	9	0.39	0.936	2.28	0.031	1.19	0.319
Hoja-semilla							
Taxón	3	1.56	0.235	0.87	0.477	0.47	0.705
Hoja joven							
Taxón	6	0.61	0.721	0.51	0.800	0.73	0.626

Tabla 4.6B: Resultados de los ANOVAs dentro de las categorías alimentarias sobre las variables de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) luego de transformación Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ($p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Efecto	g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
Fruta-pasto							
Taxón	1	0.04	0.848	0.04	0.842	0.13	0.716
Fruta-insecto							
Taxón	1	0.82	0.370	2.46	0.123	4.36	0.042
Fruta-hoja							
Taxón	5	0.82	0.539	0.71	0.617	0.44	0.822
Hábitat	2	0.48	0.619	0.25	0.782	0.61	0.545
Fruta-semilla							
Taxón	20	1.48	0.090	1.20	0.261	1.27	0.200
Hábitat	2	0.17	0.846	0.84	0.433	0.06	0.942
Pasto-hoja							
Taxón	8	0.72	0.677	0.28	0.973	0.70	0.694
Hábitat	3	0.43	0.729	0.14	0.937	0.54	0.657
Taxón x hábitat	5	0.89	0.493	0.36	0.875	0.79	0.556
Pasto-raíz							
Taxón	10	2.19	0.024	0.74	0.687	0.43	0.932
Pasto-semilla							
Taxón	4	3.39	0.023	1.58	0.209	1.42	0.254
Hábitat	1	2.96	0.096	1.58	0.219	2.26	0.144
Insecto-semilla							
Taxón	1	0.94	0.338	0.56	0.458	7.46	0.009
Hoja							
Taxón	11	2.39	0.017	0.60	0.817	1.20	0.309
Hábitat	2	1.25	0.292	0.30	0.739	1.02	0.366
Taxón x hábitat	9	2.58	0.015	0.67	0.729	1.23	0.295
Hoja-semilla							
Taxón	3	0.68	0.577	1.11	0.371	0.38	0.769
Hoja joven							
Taxón	6	0.87	0.524	2.46	0.033	2.65	0.023

Tabla 4.7: Comparaciones *post hoc* por pares dentro la categoría "pasto-hoja" luego de la transformación Box-Cox, entre los hábitos (a) y entre las especies (b). El significado a valor $p < 0.05$ se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. Los hábitos siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

(a)	SA	SF	F
SF			
F			
T	Tfv	Tfv	

(b)	<i>H. hydrochaeris</i>	<i>M. australis</i>	<i>L. maximus</i>	<i>M. shiptoni</i>	<i>G. spixii</i>	<i>G. leucoblephara</i>	<i>L. viscacia</i>	<i>L. peruanum</i>
<i>M. australis</i>								
<i>L. maximus</i>								
<i>M. shiptoni</i>	epLsar	epLsar	epLsar					
<i>G. spixii</i>								
<i>G. leucoblephara</i>	Asfc, Tfv	Asfc, Tfv		epLsar	Asfc, Tfv			
<i>L. viscacia</i>	Tfv	Tfv			Asfc, Tfv			
<i>L. peruanum</i>	Tfv	Tfv			Tfv	Asfc		
<i>A. bennetti</i>	Tfv	Tfv		epLsar	Tfv			

Tabla 4.8: Comparaciones *post hoc* por pares dentro la categoría "hoja" luego de la transformación Box-Cox, entre los hábitos (a) y entre las especies (b). El significado a valor $p < 0.05$ se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. Los hábitos siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

(a)	A	F	T
F			
T	epLsar		

(b)	<i>A. cinerea</i>	<i>C. pictus</i>	<i>D. dactylinus</i>	<i>K. acrobata</i>	<i>K. rupestris</i>	<i>P. blainvillei</i>	<i>P. lundii</i>	<i>P. medius</i>	<i>P. nigrispinus</i>	<i>P. pattoni</i>	<i>P. aureus</i>	<i>T. barrerae</i>
<i>C. pictus</i>												
<i>D. dactylinus</i>												
<i>K. acrobata</i>	H4											
<i>K. rupestris</i>				H4								
<i>P. blainvillei</i>				epLsar H4	epLsar							
<i>P. lundii</i>				H4								
<i>P. medius</i>												
<i>P. nigrispinus</i>	H4				H4	H4	H4					
<i>P. pattoni</i>												
<i>P. aureus</i>												
<i>T. barrerae</i>												

- "Hoja": es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de las categorías "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla", con las cuales difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que todas las demás categorías, excepto "pasto-semilla" y "pasto-hoja", con las cuales no presenta diferencia de complejidad (Tabla 4.1). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-insecto", "hoja-semilla" y "fruta-semilla" (Tabla 4.1). La anisotropía (epLsar) es más baja que la categoría "fruta-semilla", y más alta que las categorías "fruta-pasto", "hoja-semilla", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "pasto-semilla" (Tabla 4.1). Esta categoría se caracteriza por valores de heterogeneidad de complejidad (HAsfc9 y HAsfc16) más altos que los de las categorías "fruta-hoja" (solo HAsfc16), "pasto-hoja" (solo HAsfc16), "fruta-pasto", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja joven" (Tabla 4.1).

Diferencias en la textura del microdesgaste dentario dentro de las categorías alimentarias

Los ANOVAs muestran que todas las variables, excepto unas de las variables que miden la heterogeneidad de complejidad (HAsfc9), difieren entre especies dentro de las distintas categorías dietarias (Tabla 4.6). Las variables complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar) y volumen de relleno textural (Tfv) difieren entre los hábitos dentro de las mismas categorías dietarias (Tabla 4.6).

El detalle de las diferencias dentro de las categorías alimentarias es el siguiente:

- "Hoja joven": se observa una diferencia significativa en las variables HAsfc9 y HAsfc16 entre *C. villosus* y *K. amblyonyx*.

La diferencia no es obvia al nivel de los estadísticos descriptivos, los promedios y desvíos estándar, aunque un espécimen atípico con valores muy altos aumenta artificialmente la heterogeneidad de complejidad media de la especie *Coendou villosus* (MHNG-96.038; ver Apéndice 4.1). Sin este espécimen, *C. villosus* presenta las heterogeneidades (HAsfc9 promedio 0.26, desvío estándar 0.09 y HAsfc16 promedio 0.31, desvío estándar 0.09) más bajas para el grupo de "hoja joven". *Kannabateomys amblyonyx* tiene altos valores de heterogeneidad de complejidad (HAsfc9 y HAsfc16, Tabla 4.1B).

- "Fruta-hoja": no se observa diferencia entre las especies dentro de la categoría.
- "Fruta-semilla": la complejidad (Asfc) es diferente entre especies según el hábitat. Las texturas de microdesgaste de las especies arborícolas (*Makalata didelphoides* y *M. macrura*) son más complejas que las texturas de microdesgaste de las especies estrictamente terrestres, como *Dasyprocta*, *Trinomys* y *Proechimys longicaudatus*, *P. roberti* o *P. semispinosus* (Tabla 4.1A).
- "Fruta-insecto": se observan diferencias para la complejidad (Asfc) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc16) entre *P. cuvieri* y *Mesomys hispidus*. De hecho, las texturas del microdesgaste de esta última especie tienen valores más altos de complejidad (Asfc) pero valores más bajos de heterogeneidad (HAsfc16, Tablas 4.1A y 4.1B).
- "Insecto-semilla": se observa una diferencia significativa de la heterogeneidad de complejidad (HAsfc16) entre *Euryzygomatomys* y *Thrichomys*. La heterogeneidad de complejidad (HAsfc16) de *T. apereoides* es ligeramente superior a la heterogeneidad de *E. spinosus* (Tabla 4.1B).
- "Hoja-semilla": no se observa diferencia entre las especies dentro de esta categoría.
- "Fruta-pasto": no se observa diferencia significativa entre las dos especies dentro de esta categoría.
- "Pasto-semilla": se observa una diferencia significativa de la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4). *Aconaemys fuscus* tiene valores superiores a los de *C. aperea* y *C. lanigera* y *C. lanigera* tiene valores inferiores a los de *C. chinchilla*. Se observa una diferencia para la variable HAsfc4 entre *C. lanigera* y *A. fuscus* (significativa) y entre *C. lanigera* y todas las demás "pasto-semilla" (marginal). La heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) en el microdesgaste de *C. lanigera* es muy baja (y su desvío estándar es muy bajo, Tabla 4.1B).
- "Pasto-raíz": la complejidad (Asfc) no presenta diferencia significativa (aunque *Ctenomys haigi* y *C. sylvanus* presentan valores ligeramente más altos), la anisotropía (epLsar) tampoco presenta diferencia significativa (pero las especies *C. azarae* y *C. fulvus* ambas presentan desviaciones estándares altas para la anisotropía), y se observa

diferencias de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) y de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies dentro de la categoría. De hecho, *Ctenomys magellanicus* se caracteriza por una heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) más alta que las de *C. tucumanus*, y los valores de volumen de relleno de la textura de *C. haigi* y *C. opimus* son marginalmente superiores a las de *C. magellanicus* y *C. talarum* (Tabla 4.1).

Las otras especies en esta categoría tienen valores de volumen de relleno de la textura promedio comparables a los de *C. opimus*, pero siempre asociados con desvíos estándar más altos (Tabla 4.1).

- "Pasto-hoja": diferencias son observadas entre especies dentro de esta categoría para la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar) y el volumen de relleno de la textura (Tfv).

Existe una diferencia significativa de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies terrestres y semifosoriales (Tabla 4.7a). La diferencia con la especie semiacuática, *H. hydrochaeris*, es marginal (Tabla 4.7a). Se observan diferencias marginales entre *G. leucoblephara* y *L. viscacia*, por una parte, y *G. spixii* (Asfc y Tfv), por otra. Otras diferencias marginales aparecen entre *G. spixii* y los 4 taxones terrestres restantes (valores más altos de Tfv para *G. spixii* en ambos casos). También se observa que *Microcavia australis* es marginalmente más anisotrópico que *M. shiptoni* (Tabla 4.7b).

- "Hoja": diferencias son observadas entre especies dentro de la categoría para la anisotropía (epLsar) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4). La anisotropía es significativamente diferente entre hábitos terrestres y arborícolas (Tabla 4.8a). Las especies arborícolas presentan valores más altos; especialmente *P. blainvillei* es más anisotrópico que *K. rupestris* y *K. acrobata* (Tablas 4.1A y 4.8b). Se observa una diferencia marginal de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) entre *K. acrobata* y *P. nigrispinus*, por un lado, que tienen valores superiores a los de *A. cinerea*, *C. pictus*, *K. rupestris*, *P. blainvillei*, y *P. lundii* por el otro lado (Tablas 4.1B y 4.8b).

4.2. Discusión

4.2.1. Diversidad en las texturas de microdesgaste dentario

En esta tesis se observa que las texturas de microdesgaste dentarios en los roedores caviomorfos muestran los mismos rangos de variación que los de otros grupos de mamíferos. Algunos parámetros varían menos (p. ej., heterogeneidad de complejidad) que en roedores múridos (Burgman et al. 2016), pero todos los otros parámetros presentan los mismos rangos de variación.

Tanto la dispersión observada en el ACP (Figs. 4.3, 4.5 y 4.6) como las diferencias detectadas dentro de las categorías (Tablas 4.6, 4.7 y 4.8) indican que las categorías dietarias (y por extensión, la dieta) se asocian solamente a una parte de la variación de las texturas de microdesgaste dentario. Esto confirma observaciones hechas en otros grupos de mamíferos mostrando la complejidad de la formación de los microdesgastes (p. ej., Ungar 2015; Calandra & Merceron 2016; Teaford et al. 2020). El ACP también indica un vínculo entre las texturas de microdesgaste y los hábitos (terrestre, arborícola, fosorial, subterráneo) que puede ser explicado por variaciones en la dieta asociada a cada hábito o indicar un efecto ambiental (exógeno) sobre los elementos de la dieta.

La diversidad de las texturas de microdesgaste dentario es tal que, como en otros grupos, es necesario considerar los especímenes agrupados para distinguir tendencias (p. ej., Merceron et al. 2014).

Señal filogenética en microdesgaste

Fraser et al. (2018) estudiaron las señales filogenéticas en la dieta y el desgaste de los dientes de los mamíferos y descubrieron que la dependencia entre la dieta y la filogenia es extremadamente fuerte y que existe una fuerte dependencia entre los indicadores de desgaste de los dientes y la filogenia. Este es uno de los resultados fundamentales del proceso evolutivo: una especie descendiente nunca se crea *de novo*, sino que se basa en la herencia de su antepasado inmediato. "Las especies del mismo género suelen tener, aunque no de manera invariable, cierta similitud en hábitos y constitución, y siempre en estructura" ("Species of the same genus have usually, though by no means invariably,

some similarity in habits and constitution, and always in structure"; Darwin 1872 p. 60), esto es una señal filogenética. Fraser et al. (2018) consideraron que las especies están limitadas por rasgos ancestrales y, por lo tanto, tienen una "capacidad dietaria reducida a lo largo del tiempo evolutivo" ("*phylogenetic niche conservatism*" o conservadurismo de nicho filogenético). El conservadurismo de nicho filogenético resulta cuando especies estrechamente relacionadas son más similares ecológicamente de lo que se esperaría en base a sus relaciones filogenéticas (Losos 2008). Sin embargo, De Santis et al. (2018) señalaron que esto es engañoso. Los métodos de estimación de la dieta a partir del desgaste de los dientes, así como de cualquier otro método analítico de determinación de la dieta, como los isótopos estables o los análisis fecales, no suponen ni requieren que la dieta sea independiente de las afinidades filogenéticas. Lo que suponen es que cada dieta deja un rastro detectable (es decir, que desgasta los dientes de forma distinta o deja una composición distinta de isótopos), independientemente del taxón del que provenga el diente. Los taxones relacionados de forma distante, con una dieta convergentemente similar, tienen resultados muy similares de todos los estimadores de desgaste dentario (Kingston 2011). Además, estudios experimentales han demostrado diferentes valores de atributos de microdesgaste en la misma especie cuando consumen alimentos con diferentes propiedades de textura y/o cargas de arenilla (p. ej., Schulz et al. 2013a; Merceron et al. 2016b). Así pues, estos estimadores no sólo detectan las similitudes en la dieta cuando podrían esperarse (p. ej., entre ciertos taxones relacionados de forma distante), sino que también documentan las diferencias en la dieta cuando no podrían esperarse necesariamente sobre la base de la morfología de los dientes (Merceron et al. 2016b). Así, no tiene sentido comparar directamente las familias de roedores caviomorfos entre ellas porque la señal de microdesgaste no es una señal de forma o de morfología sino una señal de uso. La morfología, que siempre tiene señal filogenética, se corresponde con una capacidad pero solamente corresponde a veces al uso. El vínculo entre morfología y uso no es una relación absoluta (ver Paradoja de Liem, Robinson & Wilson 1998; Ungar 2015). De hecho, que una morfología otorgue capacidad a un espécimen de hacer algo (o aquí, de comer algo) no significa que este espécimen vaya realmente a hacer, o a comer, este "algo", y tampoco que lo va a elegir, aunque tenga la posibilidad de hacerlo.

Entonces de forma lógica, si una familia tiene una dieta homogénea (como los Erethizontidea), el microdesgaste de las diferentes especies dentro la familia presentará texturas similares, pero en el caso de una familia que tenga varias dietas dependiendo de

las preferencias de cada especie, las texturas de microdesgaste serán muy diferentes dentro la misma familia. Esta relación se verifica por las observaciones hechas en roedores caviomorfos (Figs. 4.6 y 4.7), lo que corrobore el argumento de De Santis et al. (2018).

4.2.2. Texturas de microdesgaste dentario y categorías dietarias

Las texturas de microdesgastes son diferentes según la categoría dietaria (por el detalle de dieta de cada especie y cada categoría, ver Capítulo II). Cada categoría dietaria se caracteriza por una combinación de valores de los parámetros, que reflejan los elementos de la dieta.

"Hoja joven"

La categoría "hoja joven" se diferencia claramente de todas las demás categorías. Las texturas de microdesgaste se caracterizan por una baja complejidad y un bajo volumen de relleno de la textura que corresponden a una dieta compuesta de elementos blandos y poco resistentes (como hojas nuevas, brotes, flores; Charles-Dominique et al. 1981; Feer et al. 2001; Townsend & Croft 2008; Passamani 2010) que no marcan el esmalte en profundidad. Además, los valores altos de anisotropía están asociados con un comportamiento folívoro especialista (consumo de la hoja únicamente y no otras partes de las ramitas) en los primates (Ungar et al. 2007; Shearer et al. 2015). Así, las texturas de microdesgaste observadas corresponden bien a la dieta conocida por especies de la categoría "hoja joven".

Una diferencia de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) se detectó dentro de esta categoría entre *C. villosus* y *K. amblyonyx* (Tabla 4.1 y 4.7B). La rata del bambú, *K. amblyonyx*, presenta texturas muy heterogéneas, lo que puede estar asociado con una diversidad más importante en elementos consumidos. Sabiendo que esta especie es especialista en el consumo de bambú (Olmos 1991; Olmos et al. 1993), la observación puede corresponder al consumo de diferentes partes de la planta (hojas, tallos, etc.).

"Fruta-hoja"

La categoría "fruta-hoja" presenta texturas de microdesgaste que no difieren estadísticamente entre las especies que la representan. Estas texturas difieren de las

texturas de las otras categorías y se caracterizan por una baja complejidad, ligeramente más alta que en la categoría "hoja joven", y bajos valores de volumen de relleno de la textura, indicando que incluyen elementos poco duros y abrasivos a su dieta. A estos parámetros se suma una anisotropía alta, asociada con el consumo de hojas en primates (Shearer et al. 2015; Percher et al. 2017) y campañoles (Calandra et al. 2016a). Esta observación corresponde a la dieta conocida por las especies de esta categoría dietaria, incluyendo principalmente pulpa de frutos, hongos y frutos sin exocarpio, que se completa con hojas de dicotiledóneas.

"Fruta-semilla"

La categoría "fruta-semilla" se caracteriza por texturas de complejidad y volumen de relleno de la textura intermedios y valores de anisotropía altos. La complejidad y el volumen de relleno de la textura son más bajos que en las texturas de los consumidores de pasto y hojas ("pasto-hoja", "pasto-semilla", "pasto-raíz" y "hoja"), mientras que las texturas de microdesgaste de la categoría "fruta-semilla" son más anisotrópicas. La categoría "fruta-semilla" comparte elementos de la dieta con otras categorías. Se distingue claramente de la categoría "fruta-hoja" por tener texturas más complejas y valores de volumen de relleno de la textura más altos. Esto corresponde a la diferencia de efecto de las hojas sobre el esmalte respecto a las semillas. Se distingue de la categoría "hoja-semilla" por tener texturas más anisotrópicas. Esta diferencia, aunque inesperada cuando solo se toman en cuenta los elementos principales de la dieta (hojas de dicotiledóneas y sus semillas; Shearer et al. 2015), se explica por la inclusión de elementos bajo tierra (raíces y tubérculos) por parte de las especies de la categoría "hoja-semilla". Las raíces y tubérculos son elementos resistentes que llevan también partículas de tierra que pueden reducir la anisotropía de las texturas (p. ej., Percher et al. 2017). Se distingue de la categoría "fruta-insecto" por tener texturas de microdesgaste menos complejas, pero exhibiendo volúmenes de relleno de la textura más importantes. Estos valores indican que la dieta compuesta de frutos y semillas marca menos el esmalte, pero de forma más profunda y/o más amplia que la inclusión de insectos a la dieta en proporciones importantes. Esta observación es consistente con las propiedades de cada elemento: las semillas son elementos duros y rellenos que necesitan la aplicación de una fuerza más importante para masticarlas de forma eficaz, a diferencia de los insectos que, aunque teniendo un caparazón de quitina espeso, como por ejemplo los escarabajos (Scarabaeoidea), son elementos duros y huecos (o con un contenido no

sólido) que necesitan la aplicación de menor fuerza de intensidad para acceder al contenido (Vogel et al. 2014). Así, las texturas de microdesgaste no reflejan solo el elemento principal de la dieta (frutos) sino también de los elementos secundarios, permitiendo una diferenciación entre "fruta-semilla", "fruta-hoja" y "fruta-insecto". Este fenómeno de importancia de los elementos secundarios de la dieta fue observado ya en otros grupos (p. ej., ungulados, Merceron et al. 2014; Berlioz et al. 2018; primates, Ramdarshan 2011; Ramdarshan et al. 2012).

El análisis de microdesgaste no detecta ninguna diferencia entre la categoría "fruta-semilla" y la categoría "insecto-semilla". La gran diversidad de dieta de esta categoría puede explicar que los valores de los parámetros de las texturas de las categorías "fruta-semilla" e "insecto-semilla" se superpongan. Además, dentro la categoría "fruta-semilla", se detectaron diferencias de complejidad de textura de microdesgaste entre especies arborícolas, que presentan texturas más complejas, respecto de especies terrestres. Esta diferencia sugeriría que los roedores caviomorfos terrestres consumidores de frutos y semillas seleccionan alimentos menos duros entre los frutos caídos en el suelo. Esta diferencia intra-categoría explicaría la superposición con la categoría "insecto-semilla".

Algunas de estas observaciones pueden sorprender cuando son comparadas con lo que fue descrito en otros grupos (p. ej., primates, Shearer et al. 2015 y ungulados, Scott 2012; Ungar et al. 2012) respecto a la relación entre la inclusión de frutos a la dieta y los parámetros de microdesgaste. Sin embargo, la categoría "fruta-semilla" demuestra la necesidad de explorar la relación entre las texturas y la dieta en cada grupo de mamíferos de forma independiente. De hecho, más allá de la composición de la dieta, el comportamiento dietario es muy importante. Por ejemplo, por un lado, muchos ungulados consumidores de frutos no seleccionan las partes que consumen de igual manera que los roedores caviomorfos (Merceron et al. 2010a, b, 2014; Scott 2012). Por otro lado, el consumo de las mismas nueces en primates y en caviomorfos no tendrá el mismo impacto sobre el esmalte de los molares porque mientras que los primates usan sus premolares y molares para romper las nueces (Scott et al. 2012; Ramdarshan et al. 2016; Teaford et al. 2020), los caviomorfos usan los incisivos (Smythe 1978; Henry 1999; Olivares et al. 2004; Álvarez et al. 2011; Hautier et al. 2012; Álvarez & Pérez 2019). De hecho, las texturas de microdesgaste son diferentes según si los dientes tienen un rol importante en la ruptura inicial (ingestión) de los objetos duros grandes (nueces grandes), o no. Por ejemplo, en primates, los premolares muestran microdesgaste más

vinculado con la ingestión que con la masticación mientras que la tendencia es inversa en los molares (Teaford et al. 2020). La morfología del cráneo de los histricomorfos favorece una mayor fuerza de presión en los incisivos durante el ciclo masticatorio (Hautier et al. 2012; Álvarez et al. 2013). Las partes más difíciles de procesar son atacadas antes de llegar a los molares. Además, las semillas más pequeñas no son siempre masticadas. De hecho, varias especies de caviomorfos frugívoros son más dispersores de semillas que depredadores (Guillotín 1982; Forget 1997; Forget et al. 2002). Así, el comportamiento alrededor del consumo de alimentos parece explicar las diferencias de microdesgaste observadas dentro de la categoría "fruto-semilla".

"Fruta-insecto"

La categoría "fruta-insecto" presenta texturas de desgaste que difieren de las texturas de todas las demás categorías. Se caracterizan por ser de complejidad intermedia, todavía menos complejas que las texturas que se observan en las categorías "pasto-hoja" y "hoja", y de anisotropía alta. Al contrario, los valores de volumen de relleno de la textura son bajos.

Los elementos de la dieta de las especies de esta categoría presentan una gran diversidad de propiedades físicas (Strait 1993; Ramdarshan 2011; Ramdarshan et al. 2012). La denominación tanto de "frutos" como de "insectos" designa objetos muy diferentes. La diversidad de morfologías de los frutos es enorme y tiene consecuencias respecto a la dureza, la resistencia y la abrasividad. Además, las diferentes partes de un mismo fruto muestran propiedades distintas (Janson 1983; Vogel et al. 2014). La misma observación fue hecha para los insectos que pueden ser elementos blandos (p. ej., larvas) o duros (p. ej., cucarachas, escarabajos) dependiendo de la especie y de la etapa de desarrollo. De hecho, las partes de las cutículas secas de los insectos son más duras que el esmalte (Vincent & Wegst 2004). Las dificultades de interpretación del microdesgaste dentario de frugívoros e insectívoros ya fue establecida por varios autores (en primates, Strait 1993; Ramdarshan et al. 2012; en murciélagos, Purnell et al. 2013). Esta variabilidad intrínseca a los componentes de la dieta, asociada con un conocimiento limitado de las preferencias precisas de cada especie (al nivel de las especies consumidas), explica la variabilidad importante observada en la complejidad (Asfc; coeficiente de variación = 0.90) y el volumen de relleno de las texturas de microdesgaste (Tfv; coeficiente de variación = 1.14) de la categoría "fruta-insecto".

Además de esta variabilidad, las dos especies que representan la categoría difieren entre sí. Las texturas de *M. hispidus* son más complejas (Asfc) y menos heterogéneas (HASfc16) que las texturas de *P. cuvieri*. La complejidad puede reflejar el consumo de diferentes especies de insectos (*M. hispidus* siendo arborícola y *P. cuvieri* terrestre) y la heterogeneidad de complejidad, siendo asociada a la diversidad de la dieta (Scott et al. 2012; Souron et al. 2015), quizás refleja un comportamiento más selectivo de *Mesomys*. Sin embargo y a pesar de esta variabilidad, las texturas de microdesgaste observadas son consistentes con la dieta conocida y sus propiedades.

"Insecto-semilla"

La categoría "insecto-semilla" no presenta diferencia de textura de microdesgaste con "fruta-semilla" pero difiere de todas las demás categorías.

La dieta de las dos especies incluidas en la categoría "insecto-semilla", *E. spinosus* y *T. apereoides*, fue descrita como omnívora, incluyendo insectos, semillas, frutos y plantas diversas en proporciones más bajas. Así, la superposición de los parámetros de la textura de microdesgaste con los de las texturas de las otras categorías no es inesperada.

Se observa una diferencia intra-categoría de heterogeneidad de complejidad (HASfc16) entre las dos especies. La heterogeneidad de complejidad (HASfc16) más alta de *T. apereoides* puede indicar una dieta ligeramente más variada (Souron et al. 2015) que la dieta de *E. spinosus*. *Thrichomys apereoides* proviene de la ecorregión del Pantanal, que está sujeta a importantes variaciones entre el período de inundaciones y el período seco (Hamilton et al. 1996; Alho & Vieira 1997). De hecho, estas variaciones estacionales cambian la disponibilidad de los recursos y pueden explicar la diversidad de dieta reflejada por la alta heterogeneidad de complejidad.

"Hoja-semilla"

La categoría "hoja-semilla" se caracteriza por texturas de microdesgaste de complejidad y de volumen de relleno de la textura intermedios, asociados a valores bajos de anisotropía. La complejidad de las texturas y los valores de volumen de relleno de la textura se acercan a los valores observados en las categorías "fruta-semilla" e "insecto-semilla", pero asociados con una anisotropía más baja que se acerca a la anisotropía observada en los consumidores de pasto, hojas y raíces. A pesar de sus valores intermedios de parámetros descriptivos de la textura de microdesgaste, la categoría

"hoja-semilla" difiere de todas las otras categorías y el análisis no detecta diferencia entre las especies dentro de la categoría. Desafortunadamente, las especies están representadas por pocos especímenes, lo que puede ocultar un fenómeno de variabilidad entre ellas.

Las texturas del microdesgaste reflejan el consumo de semillas con los valores de complejidad y de volumen de relleno de la textura que corresponden a elementos aislados duros, que marcan el esmalte con baja a media frecuencia, pero de forma profunda por un lado, y el consumo de varias partes de las plantas (p. ej., hojas, ramitas, brotes), incluyendo a veces raíces y tubérculos (Verzi et al. 2015; Wilson et al. 2016) con los valores bajos de anisotropía por el otro. De hecho, los primates folívoros, que consumen exclusivamente hojas, presentan altos valores de anisotropía (Ungar et al. 2007; Shearer et al. 2015). Los ungulados ramoneadores, que consumen hojas dicotiledóneas y también otras partes de las plantas (como ramitas, corteza etc.), presentan texturas de microdesgaste poco anisotrópicas (Scott 2012; Ungar et al. 2012; Merceron et al. 2014). Este último caso es similar a lo de los roedores caviomorfos de la categoría "hoja-semilla".

"Fruta-pasto"

La categoría "fruta-pasto" presenta texturas de microdesgaste similares a las texturas que se observan en la categoría "pasto-semilla". Las dos especies incluidas dentro de esta categoría no difieren entre sí. Las texturas de la categoría "fruta-pasto" se caracterizan por una complejidad intermedia-alta, superior a la complejidad observada en los otros consumidores de frutos (excepto "fruta-insecto") y en los consumidores de semillas (excepto "pasto-semilla"), un volumen de relleno de la textura alto y valores de anisotropía más bajos que los de los otros consumidores de frutos y similares a los de los otros consumidores de pasto.

Esta textura refleja más el consumo de pasto que el de frutos. Ambas especies provienen de un ambiente árido. En contexto experimental, en *Cavia porcellus*, Winkler et al. (2019a) mostraron que el consumo de pasto seco deja texturas de desgaste más complejas que el consumo de la misma especie de pasto, pero húmedo. Los valores más altos de complejidad observados en los consumidores de pasto podrían explicarse, a menos parcialmente, por este factor. El consumo de tejidos de cactus, más resistente, por ambas especies puede también explicar la complejidad y el volumen de relleno de las texturas. Sin embargo, el consumo de frutos no es invisibilizado ya que, en estos

ambientes áridos, las plantas y los frutos presentan adaptaciones a la aridez, estrategias de resistencia al depredador que aumentan la dureza y resistencia de estos elementos de la dieta en las especies de la categoría "fruta-pasto" (Basu et al. 2016). La vegetación más seca y coriácea puede explicar los valores de complejidad más altos que los esperados por parte de los consumidores de frutos.

"Pasto-semilla"

La categoría "pasto-semilla" presenta texturas de desgaste similares a otras categorías: "fruta-pasto", "pasto-hoja" y "pasto-raíz". Esta ausencia de diferencia es discutida más adelante (ver abajo en este mismo capítulo). Las texturas de microdesgaste de la categoría "pasto-semilla" son complejas (valores altos de complejidad) y se caracterizan por valores de volumen de relleno de la textura altos. Los valores de estos dos parámetros son consistentes con el consumo de elementos duros de pequeño tamaño que gastan el esmalte con alta frecuencia (concentraciones más altas en elementos duros cuando son pequeños que cuando son grandes) y dejan marcas profundas. La baja anisotropía observada indica el consumo de elementos que no corresponden a hojas de gramíneas, pero es consistente con la inclusión de las semillas, otras partes de las plantas (como el caso de las especies de *Chinchilla*; ver Cap. II) y partes subterráneas de plantas (como el caso de *A. fuscus*; ver Cap. II).

Además de estas características, la complejidad y la anisotropía de las texturas no presentan diferencias entre las especies dentro de una misma categoría, la heterogeneidad de complejidad (HASfc4) si varía según un gradiente, donde *C. lanigera* es la más homogénea, seguida por *C. chinchilla*, *C. aperea* y por último, por *A. fuscus* con texturas más heterogéneas. La heterogeneidad de complejidad se encuentra asociada en algunos casos a una variabilidad en la dieta (Scott et al. 2012; Souron et al. 2015; Burgman et al. 2016). Dado que las especies de *Chinchilla* y *C. aperea* son conocidas por una preferencia muy marcada por las hojas de monocotiledóneas (pastos) mientras que *A. fuscus* parece incluir mayor cantidad de elementos diferentes en su dieta, los valores observados aquí (correspondiente a la alta heterogeneidad de complejidad) son consistentes con las conclusiones de estos autores.

"Pasto-raíz"

La categoría "pasto-raíz" no presenta diferencia de textura de microdesgaste con la categoría "pasto-semilla" pero difiere de todas las demás categorías. Las texturas de la

categoría "pasto-raíz" tienen las mismas características que las texturas de la categoría "pasto-semilla", es decir valores altos de complejidad, bajos de anisotropía y altos de volumen de relleno de la textura, pero asociadas a altos valores de heterogeneidad de complejidad (HAsfc9 y HAsfc16). Estos valores la diferencian de todas las categorías excepto de las categorías "hoja", "hoja-semilla" y "pasto-semilla", de la cual no difiere estadísticamente.

Las texturas de microdesgaste heterogéneas observadas son esperadas. El consumo de varias partes de plantas, incluyendo partes subterráneas como raíces y tubérculos, que son generalmente más fibrosas y se asocian a la presencia más marcada de elementos exógenos (tierra, arena, etc.), tiende a aumentar la variedad de tamaños y dureza de los elementos masticados. Esta variedad se refleja en la heterogeneidad de complejidad (Souron et al. 2015; Burgman et al. 2016). De hecho, los valores de complejidad y volumen de relleno de la textura también corresponden a la dieta conocida, por las mismas razones que por la categoría "pasto-semilla". En vez de semillas, los pequeños elementos duros responsable de las profundas y numerosas marcas en el esmalte suelen ser las partículas exógenas. Además del consumo de partes bajo tierra de monocotiledóneas y dicotiledóneas, las especies de esta categoría son subterráneas o fosoriales en el caso de *Spalacopus cyanus*, y son conocidas por hacer geofagia (Bidau 2015; Verzi et al. 2015; de Freitas 2016; Wilson et al. 2016).

De manera general, la categoría "pasto-raíz" presenta una alta variabilidad. Algunas especies presentan complejidades altas y valores variables, sin que sea estadísticamente diferente de las otras especies. Diferencias aparecen en los parámetros de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) y volumen de relleno de la textura (Tfv) dentro de las diferentes especies de *Ctenomys*. Así, *C. magellanicus*, que tiene una preferencia por vegetación bajo tierra, se caracteriza por texturas más heterogéneas que *C. tucumanus*, que tiene una preferencia por vegetación encima del suelo. Esto está en línea con la relación entre variedad de los elementos masticados y heterogeneidad de complejidad (Scott et al. 2012; Souron et al. 2015). Respecto al volumen de relleno de la textura, aunque se distinguen *C. magellanicus* y *C. talarum* de *C. opimus* y *C. haigi*, los valores observados por las dos últimas son muy similares a los valores de las otras especies de esta categoría (incluyendo *S. cyanus*). Los bajos valores de volumen de relleno de la textura observados en *C. magellanicus* y *C. talarum* indican un esmalte gastado con menos profundidad. Ambas especies tienen una dieta que incluye dicotiledóneas, hasta arbustos para el caso de *C. magellanicus*. Una explicación a las

texturas de microdesgaste observadas podría ser un comportamiento selectivo de elementos menos duros por parte de estas especies. La selectividad en la dieta se expresa de varias formas en los roedores caviomorfos, a veces según el contenido en agua (*Octodontomys gliroides*; ver Cap. II), a veces según el contenido en fibras (*Octodon degus*, *C. lanigera*; ver Cap. II) o en fitolitos (*M. coypus*; ver Cap. II).

"Pasto-hoja"

La categoría "pasto-hoja" no presenta diferencia de textura de microdesgaste con la categoría "pasto-semilla", pero difiere de todas las demás categorías. Las texturas de la categoría "pasto-hoja" tienen las mismas características que las texturas de la categoría "pasto-semilla", es decir una complejidad alta, valores de volumen de relleno de la textura altos y anisotropía baja. Las texturas de la categoría "pasto-hoja" son más complejas que las texturas de la categoría "pasto-raíz". Estos valores corresponden a la dieta mixta de hojas de monocotiledóneas y dicotiledóneas en proporciones variables así como a la inclusión de otras partes de plantas (tallos, ramitas, etc.). En ungulados, tales valores se esperan para los ramoneadores que consumen dicotiledóneas de forma casi exclusiva (Scott 2012).

Aunque las texturas de la categoría "pasto-hoja" difieren de las texturas de muchas otras categorías, diferencias entre especies dentro de esta categoría son detectadas en complejidad, anisotropía y volumen de relleno de la textura (Tabla 4.6). De hecho, la categoría "pasto-hoja" suele ser más heterogénea que lo esperado. Esta alta variabilidad intra-categoría debe reducir la potencia de diferenciación con las otras categorías.

Las diferencias intra-categoría de las texturas de microdesgaste corresponden en parte a los diferentes hábitos. Así, el volumen de relleno de la textura es más importante en las texturas del taxón semifosorial (significativamente) y del taxón semiacuático (marginamente) que en los taxones terrestres. El volumen de relleno de la textura en *L. maximus* es intermedio y no presenta diferencias con ninguno de los otros taxones con diferentes hábitos. *Microcavia australis* e *H. hydrochaeris* incluyen posiblemente más dicotiledóneas y diferentes partes de las plantas que las especies terrestres y *L. maximus*. Tal diferencia de proporciones puede explicar que las texturas de *M. australis* y *H. hydrochaeris* sean más profundamente marcadas.

Otras diferencias de complejidad, anisotropía y volumen de relleno de la textura son detectadas entre las especies terrestres. *Galea spixii* se caracteriza por texturas con

valores de volumen de relleno de la textura más altos que todos las otras especies terrestres, excepto *M. shiptoni*, y con valores de complejidad más altos que los de *L. viscacia* y *G. leucoblephara*. Estas observaciones indican una dieta compuesta por mayor cantidad de elementos duros que las otras especies de la categoría "pasto-hoja". *Microcavia shiptoni* se caracteriza por texturas poco anisotrópicas comparado con las especies con otros hábitos (*H. hydrochaeris*, *L. maximus* y *M. australis*) y con *G. leucoblephara* y *A. bennetti*. La dieta de *M. shiptoni* no se conoce bien, pero estas texturas, siguiendo las tendencias que surgen de este modelo general, corresponden a una dieta con proporciones más altas en vegetación verde respecto de las otras especies. Las diferencias observadas entre las especies terrestre de la categoría "pasto-hoja" son el producto de la inclusión en esta categoría de *G. spixii* y *M. shiptoni* que presentan texturas distintas a las otras especies. Ambas especies están representadas por especímenes colectados en una ecoregión en particular, Caatinga para el caso de *G. spixii* y Chaco Seco para el de *M. shiptoni*. Las diferencias que se observan podrían reflejar el tipo vegetación específica de cada ecoregión y/o diferencias en las proporciones de pasto, herbáceas y arbustos que son distintos de los de las otras especies, lo que impacta en la textura del microdesgaste (Ramdarshan et al. 2016; Winkler et al. 2019a, 2020a). Aunque no sea diferente estadísticamente, la especie *A. bennetti* presenta texturas de microdesgaste muy anisotrópicas reflejando su consumo de semillas de *Acacia* (Wilson et al. 2016).

"Hoja"

La categoría "hoja" se caracteriza por texturas de microdesgaste muy complejas asociadas a valores de volumen de relleno de la textura altos, mientras que su anisotropía media es intermedia, más baja que la anisotropía de las texturas de la categoría "fruta-semilla" pero más alta que las texturas de la categoría "hoja-semilla" y de los consumidores de pasto. Además, las texturas de la categoría "hoja" son muy heterogéneas (HASfc9 y HASfc16). Las texturas de microdesgaste de esta categoría se distinguen de todas las demás categorías confirmando que las hojas de dicotiledóneas marcan el esmalte de manera específica.

Sin embargo, las especies dentro de la categoría "hoja" muestran una variación en los parámetros de anisotropía y heterogeneidad de complejidad (HASfc4). De hecho, las dos especies de *Kerodon* presentan texturas menos anisotrópicas que *P. blainvillei* y en general, la anisotropía de las texturas de las especies terrestres es más baja que la de

las texturas de las especies arborícolas (Tabla 4.8). Los folívoros terrestres y arborícolas tienen acceso a diferentes tipos de hojas y el consumo de vegetación baja puede asociarse con la presencia de mayor cantidad de partículas exógenas sobre los elementos consumidos (Merceron et al. 2006). Aunque la dieta de las especies de *Phyllomys* no se conoce bien, altos valores de anisotropía están asociados con una folivoría más estricta en primates (Ramdarshan et al. 2012; Percher et al. 2017). La relativa alta heterogeneidad de complejidad (HASfc4) observada en *K. acrobata* y *P. nigrispinus* podría indicar dietas más diversas (Souron et al. 2015; Burgman et al. 2016).

4.2.3. Especificidades del microdesgaste dentario en los caviomorfos

Interpretación de los parámetros de las texturas de microdesgaste dentario

Los antecedentes en el estudio del microdesgaste dentario, ya sea en 2D ó 3D, demuestran dificultades en su interpretación (p. ej., ver Ungar 2015; Calandra & Merceron 2016; Belmaker 2018). En los últimos años, se generó (y sigue generándose) un esfuerzo para intentar identificar con la mejor exactitud posible cuáles son los factores de formación del microdesgaste dentario, definir cómo las diferentes propiedades físicas de los elementos consumidos cambian las marcas hechas en el esmalte y vincular este conocimiento a la interpretación de especímenes silvestres (de cuáles la dieta no es controlada), o aun, de especímenes fósiles (ver Cap. III). A pesar de las dificultades, los resultados de este análisis general de los especímenes actuales muestran tendencias marcadas respecto al vínculo entre los elementos masticados y las texturas de microdesgaste dentario.

Complejidad (Asfc)

La complejidad es el parámetro que diferencia más claramente las distintas categorías dietarias. De hecho, lo que se observa es que una baja complejidad refleja el consumo de elementos blandos, con pocos o sin elementos duros, que no marcan mucho el esmalte, mientras que una alta complejidad se asocia al consumo de elementos duros, abrasivos y difíciles que procesar que dejan marcas más importantes tanto en el tamaño relativo de la superficie de estudio como en profundidad (Fig. 4.1A).

Esto se corresponde con las conclusiones de Ramdarshan et al. (2016) respecto a la importancia de la presencia de elementos duros en la dieta en la formación de las texturas de microdesgaste dentario. Las superficies complejas a menudo parecen estar dominadas por marcas profundas y enredadas (Scott et al. 2006). Pero no concuerda con lo que fue establecido para ungulados, los cuales presentan texturas más simples, menos complejas, cuando consumen elementos muy abrasivos, gastando su esmalte rápidamente y desgastando marcas anteriores (Scott 2012; Ungar et al. 2012). Recientemente, Ackermans et al. (2020) mostraron que no solamente la presencia y las concentraciones de abrasivos, sino el tamaño de los abrasivos tienen un rol importante en la formación del microdesgaste. Así, estos autores observaron en ovejas, tras un experimento en cautiverio, que elementos abrasivos pequeños pulen la superficie de desgaste dejando texturas muy poco complejas, mientras que la complejidad y el volumen del microdesgaste aumentan con el tamaño de los abrasivos. Este nuevo resultado permite explicar en parte lo que se observa en caviomorfos, es decir que la presencia, aunque sea en pocas concentraciones, y el aumento de tamaño relativo de los abrasivos respecto a los especímenes, aumentan la complejidad de las texturas de microdesgaste (Ackermans et al. 2020; Teaford et al. 2020). Así, en los roedores caviomorfos, la baja complejidad de microdesgaste no parece estar asociada a dietas muy abrasivas. De hecho, los valores más bajos de complejidad se observan en especies que hacen una selección del consumo de las hojas más nuevas y blandas (p. ej., *Coendou spinosus*; Passamani 2010), o que pre-procesan las hojas con sus miembros anteriores e incisivos para no tener que masticar las partes más resistentes y duras (p. ej., *Kannabateomys amblyonyx*; Olmos et al. 1993). Las dietas abrasivas se caracterizan por valores más altos de complejidad. Esto indicaría que, en el caso de los roedores caviomorfos, los abrasivos en la dieta son de tamaños relativos demasiado grandes para tener el efecto pulidor potente que se observa en las texturas de microdesgaste dentario poco complejas de los ungulados pastadores estrictos (Scott 2012).

Volumen de relleno de la textura (Tfv)

El volumen de relleno de la textura varía mucho de una categoría dietaria a la otra, y refleja una señal dietaria. El volumen de relleno de la textura es una variable difícil de interpretar (Calandra & Merceron 2016). En otros grupos no suele ser la variable más distintiva (p. ej., Scott et al. 2006; Merceron et al. 2014). Sin embargo, para proponer

una interpretación de este parámetro el cual tiene una fuerte correlación con la complejidad (Tabla 4.1), se propone volver a su definición.

Altos valores de volumen de relleno de la textura son sinónimos de importantes pérdidas de esmalte en las superficies de desgaste (Scott et al. 2006). El volumen de relleno de la textura debería ser mayor en el caso de superficies con áreas de desgaste más grandes y más profundas (es decir, superficies muy picadas), ya que es probable que en esas áreas quepan más elementos de relleno (Scott et al. 2006). Dichos valores pueden ser obtenidos por pocas marcas anchas y/o profundas o muchas marcas acumuladas marcando el esmalte con profundidad. Así, intuitivamente, superficies de esmalte que se gastan poco debido a una dieta compuesta por elementos blandos se caracterizarán por valores bajos de volumen de relleno, mientras que el consumo de elementos duros de tamaño variable, con una frecuencia baja a media, marcará las superficies de forma profunda y estará asociado a altos valores de volumen de relleno.

En roedores caviomorfos se observa la siguiente tendencia: consumidores de frutos y elementos blandos ("hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-insecto") presentan bajos valores de volumen de relleno de la textura, mientras que consumidores de pasto y hojas, asociados a otros elementos de forma secundaria ("pasto-hoja", "hoja", "pasto-raíz", "fruta-pasto") se caracterizan por valores altos de volumen de relleno de la textura (Fig. 4.1D). Las categorías dietarias caracterizadas por los valores más bajos de volumen de relleno de la textura presentan texturas muy planas, sin marcas profundas (p. ej., distancia entre el punto más bajo y el punto más alto de la superficie de unos cientos nanómetros en lugar de varios micrómetros). Entre los valores extremos de la distribución, las categorías "hoja-semilla" y "fruta-semilla" presentan valores intermedios de volumen de relleno de la textura, asociados, en el caso de la categoría "fruta-semilla" a una variabilidad importante y la presencia de varios especímenes extremos (valores altos). La variabilidad observada es esperada considerando que la categoría "fruta-semilla" está compuesta de elementos que presentan una alta diversidad de formas y tamaños (así como de sus características físicas).

Anisotropía (epLsar)

La anisotropía (epLsar) es un parámetro menos distintivo en caviomorfos en comparación con otros grupos, como primates (Ungar et al. 2007; Ramdarshan 2011; Scott et al. 2012; Shearer et al. 2015; Ungar et al. 2020), ungulados (Scott 2012; Ungar

et al. 2012; Merceron et al. 2014, 2018b; Hullot et al. 2019), o roedores múridos (Calandra et al. 2016a).

Los valores de la anisotropía de los consumidores de pasto y hojas resultan algo sorprendente, tal como aquellos de la anisotropía de los consumidores de frutos ("fruta-semilla", "fruta-insecto"). En efecto, en los consumidores de pasto y hojas, la anisotropía es más baja que lo que se podía esperar, comparándolos con las texturas de microdesgaste de pastadores y folívoros en otros grupos (Scott 2012; Shearer et al. 2015; Calandra et al. 2016a). De la misma manera, los consumidores de elementos duros (como, p. ej., primates que consumen nueces) están generalmente asociados a valores bajos de anisotropía (Ramdarshan et al. 2011; Ungar et al. 2020). En roedores caviomorfos se observa lo contrario. O sea, los caviomorfos consumidores de "fruta-semilla" y "fruto-insecto" tienen valores altos de anisotropía (Fig. 4.1B).

Esta observación se puede explicar de dos maneras diferentes, siguiendo distintas hipótesis.

(1) La importancia de los elementos en bajas proporciones en la dieta, denominados elementos secundarios o elementos dietarios de apoyo (en inglés: "fallback food", Marshall et al. 2009), que pueden explicar altos valores de anisotropía en frugívoros (p. ej., hojas como elemento secundario) y bajos valores de anisotropía en herbívoros (p. ej., semillas como elemento secundario por la categoría "pasto-semilla").

(2) También es posible que el modo de masticación tenga un rol, en la direccionalidad del microdesgaste. De hecho, la asociación del consumo de alimentos duros con superficies de desgaste poco anisotrópicas fue establecida principalmente en los ungulados y los primates (Scott et al. 2012; Merceron et al. 2018a, b). En estos grupos los molariformes tienen el rol de romper los elementos duros más grandes que puedan ser masticados (Teaford et al. 2020). En los caviomorfos, el movimiento de masticación a la altura de los molariformes es más horizontal que vertical, a veces propalinal y a veces oblicuo (Olivares et al. 2004; Álvarez et al. 2011, 2013). Pero en ambos casos, la repetición del movimiento masticatorio con un efecto rallador podría explicar una direccionalidad más marcada (anisotropía más alta) que en otros grupos.

Puesto que varias categorías presentan valores inesperados de anisotropía y no solamente las categorías "fruta-hoja" o "pasto-semilla", el argumento de los elementos secundarios por sí solo no puede explicar las observaciones. La hipótesis de la importancia del modo de masticación en los caviomorfos parece más explicativa, porque se aplica a todas las categorías. De hecho, la unión de esta hipótesis y de la importancia de los elementos duros en particular en la formación del microdesgaste puede explicar los bajos valores de anisotropía observados en las especies herbívoras (Ramdarshan et al. 2016; Teaford et al. 2020). Las especies que consumen elementos resistentes y abrasivos (pasto, hojas, raíces), pero muy pocos elementos duros (semillas, insectos), podrían cambiar la fuerza y la frecuencia del ciclo masticatorio cuando mastican elementos duros tal como semillas o partículas exógenas de tierra. El mayor impacto de los pequeños elementos duros fue descrito en otros grupos (Ramdarshan et al. 2016).

Heterogeneidad de complejidad (HAsfc)

La heterogeneidad de complejidad no es muy distintiva en los roedores caviomorfos. De hecho, no se observan valores muy altos de heterogeneidad de complejidad como en ungulados (Merceron et al. 2014) o roedores múridos (Burgman et al. 2016). A escala de los caviomorfos, las variables de heterogeneidad de complejidad presentan valores más altos para las categorías "pasto-raíz" y "hoja" (Fig. 4.1C).

La heterogeneidad de complejidad describe el grado de variación de la complejidad dentro de la misma superficie de microdesgaste a través de diferentes escalas y puede estar potencialmente relacionada con diferentes factores, tales como el tamaño y la variabilidad de las partículas que causan el desgaste (Scott et al. 2006). De hecho, varios autores propusieron una asociación entre texturas heterogéneas y dietas variadas en primates (Scott et al. 2012), suidos (Souron et al. 2015) y múridos (Burgman et al. 2016).

Sin embargo, la variedad de la dieta no parece ser la única causa de los altos valores de heterogeneidad de complejidad observados en las categorías "pasto-raíz" y "hoja". Considerando que la categoría "pasto-raíz" se diferencia notablemente de las categorías "fruta-pasto" y "pasto-hoja" por tener altos valores de heterogeneidad de complejidad (HAsfc 9 en ambos casos y HAsfc16 en el caso de la categoría "fruta-pasto"), sus valores característicos pueden estar asociados al consumo de raíces y tubérculos (Mora et al. 2003). Otra causa probable de esta heterogeneidad de

complejidad de la textura podría ser el hábito subterráneo y el comportamiento de cavar con los incisivos ("chisel tooth digging"; Vassallo 1998). En ambos casos, el consumo de partículas exógenas de tierra podría reproducir el efecto del consumo de elementos dietarios variados (Townsend & Croft 2008; Gomes Rodrigues et al. 2009). No es posible explicar los valores observados para la categoría "hoja" de la misma manera ya que una parte de las especies incluidas en esta categoría son arborícolas. Además, el género *Ctenomys* es conocido por "limpiar" su comida antes de ingerirla y muy poco suelo es encontrado en su estómago (Altuna et al. 1998). Así, la heterogeneidad de complejidad no estaría vinculada a la presencia de partículas exógenas y dependería de los elementos de la dieta.

Siguiendo la relación establecida en otros grupos entre variedad de dieta (en particular tamaño de los elementos duros y/o abrasivos) y heterogeneidad de complejidad, los valores observados en las categorías "pasto-raíz" y "hoja" serían el reflejo de las propiedades físicas muy diversas de las partes de las plantas consumidas (desde partes aéreas hasta raíces y tubérculos por parte de las especies de la categoría "pasto-raíz" y desde hojas varias hasta ramitas y corteza para la categoría "hoja").

De los consumidores de pasto sensu lato

Las categorías "pasto-semilla", "pasto-hoja", "fruta-pasto" y "pasto-raíz" presentan pocas diferencias entre sí (p. ej., "pasto-semilla" no presenta diferencia con "pasto-hoja" y "pasto-raíz").

Las dietas de los taxones de estas categorías son muy parecidas y varían solamente por sus preferencias específicas o por el consumo de recursos secundarios en el caso de una menor disponibilidad de pasto. Los consumidores de pasto *sensu lato* presentan menos diferencias entre ellos que los consumidores de frutas *sensu lato*. Dos hipótesis pueden explicar la ausencia de diferencia.

(1) La variación intra-grupo (intra-categorías e intra-específicas) es importante y no permite la detección de diferencias en las texturas de microdesgaste entre grupos (categorías).

Por ejemplo, las variaciones estacionales en la dieta de cada taxón provocan una superposición de texturas de microdesgaste que no permite una distinción clara entre las categorías. Este efecto fue detectado en otros grupos, como

ungulados (Merceron et al. 2014; Bignon-Lau et al. 2017) o roedores campañoles (*Microtus agrestis*, Calandra et al. 2016a). Vale la pena mencionar que no se necesita un cambio de especies vegetales consumidas para observar un efecto de las condiciones ambientales sobre el microdesgaste. Winkler et al. (2019a) mostraron que el pasto seco y el pasto húmedo (correspondiente a la misma especie de pasto) marcan el esmalte de manera diferente. Varios estudios mostraron que la dieta de los roedores caviomorfos puede variar de forma notable dependiendo de la estación y del ritmo de reproducción (p. ej. Trillmich 2000; Bauer et al. 2009).

Varias especies de las categorías en cuestión están representadas por muestras capturadas en diferentes ambientes. El efecto de las diferentes condiciones ambientales y la disponibilidad de plantas diferentes, podría ser un factor de variación intraespecífica importante, como se observó en múridos sudafricanos (Burgman et al. 2016).

Otra fuente de variación existe en el comportamiento alimentario general de los taxones estudiados. Algunas especies son conocidas también por ser selectivas en su consumo, tanto por el taxón vegetal consumido como por las partes de plantas consumidas [p. ej., solo ciertas especies de plantas son ingeridas por *G. leucoblephara* (Wilson et al. 2016); solo las partes aéreas de las plantas son consumidas por *C. talarum* (Justo et al. 2003)] mientras que otras no hacen ninguna selección [varias partes de las plantas son ingeridas por *M. australis* (Rood 1970; Sassi et al. 2011); numerosas especies de plantas diferentes son consumidas por *L. maximus* (Jackson et al. 1996; Pereira et al. 2003)]. Los taxones generalistas tienen una dieta variada, reflejada en las texturas de microdesgastes por tener importantes variaciones en los parámetros, como *L. maximus* y *M. australis*, por ejemplo.

(2) Las texturas de microdesgaste no se distinguen entre las categorías "pasto-semilla", "pasto-hoja", "fruta-pasto" y "pasto-raíz" porque los elementos de la dieta que marcan más el esmalte de los taxones estudiados son compartidos por estos taxones.

Todas las categorías tienen en común una cierta proporción de pasto en la dieta (Patton et al. 2015; Lacher 2016). El consumo de pasto puede ser el factor principal de desgaste; los elementos secundarios, tales como las raíces, las hojas

de dicotiledóneas o las semillas milimétricas no gastarían el esmalte de forma suficientemente regular o marcada para impactar en los parámetros descriptivos de las texturas de microdesgaste. De hecho, el pasto es un elemento abrasivo en la dieta debido a su alta concentración en fitolitos (Piperno 1988; Hodson et al. 2005). Los ungulados consumidores de pasto (pastadores) presentan generalmente perfiles de baja complejidad asociados a alta anisotropía, no porque el esmalte se gasta poco sino, al contrario, porque se gasta mucho. La señal "pasto" borra las marcas que podrían hacer los otros elementos de la dieta (Scott 2012; Ungar et al. 2012).

Siguiendo la misma hipótesis, es posible que no sea el pasto el que marca más el esmalte en los roedores caviomorfos, sino que los elementos secundarios de la dieta en cada categoría tengan propiedades similares que explican la dificultad de distinguir sus impactos a través del DMTA. Así, pequeñas semillas, elementos exógenos de suelo asociados al consumo de raíces y tubérculos y vegetación de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (inclusión de ramitas, corteza, etc. a la dieta) tienen en común una dureza alta de elementos de pequeño tamaño. Los altos valores de complejidad observados en las categorías en cuestión tienden a confirmar un rol importante de las partículas duras en la formación del microdesgaste dentario (Ramdarshan et al. 2016; Teaford et al. 2020).

Una pista a seguir para inclinarse hacia un lado u otro es volver a las texturas de microdesgaste observadas en los roedores caviomorfos. De hecho, se esperaba, siguiendo el modelo establecido en ungulados (Scott 2012; Ungar et al. 2012), que los consumidores de pasto tuvieran texturas de microdesgastes menos complejas. Pero en los caviomorfos, los pastadores, siguiendo la nomenclatura aplicada a los ungulados, en realidad siempre incluyen semillas milimétricas u otros elementos vegetales de manera oportunista. Este comportamiento los acerca más a la definición de consumidores-mixtos (*mixed-feeder*). Lo que se observa en el microdesgaste de los roedores consumidores de pasto, de hecho, corresponde más a lo que se espera de los consumidores mixtos en ungulados (Scott 2012; Ungar et al. 2012; Merceron et al. 2014, 2018b). Así, estaría confirmada la importancia de los elementos duros en la formación del microdesgaste en estas especies de roedores.

Una interpretación razonable de la ausencia de diferencias entre las categorías "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla", considerando lo que se observa al nivel del modelo general, es probablemente una mezcla de ambas hipótesis. Los taxones que pertenecen a estas tres categorías muestran generalmente variaciones entre ellos dentro de una misma categoría y una variabilidad intraespecífica notable. Esta variación intra-categoría provoca superposiciones inter-categorías que suelen ser más importantes porque las características físicas de los elementos masticados por las especies que pertenecen a estas diferentes categorías comparten similitudes. Así, las pocas diferencias entre las categorías "pasto-semilla" y "fruta-pasto", "pasto-raíz" y "pasto-hoja" (o ausencia de diferencia según los pares comparados) confirman la importancia de los elementos duros (partes duras de los frutos, como las semillas, para la categoría "fruta-pasto" y geofagia para "pasto-raíz"). Se corroboran también las similitudes en las propiedades físicas de los elementos bajo tierra, como las raíces y los tubérculos, por un lado, y de las hojas de dicotiledóneas, por el otro, que son ambos materiales resistentes y abrasivos.

Tendencias generales establecidas

Tendencias generales se pueden establecer a partir de la exploración de las texturas de microdesgaste dentario en caviomorfos. Así, este modelo general establece respecto del microdesgaste de los roedores caviomorfos que:

(1) El análisis de la textura del microdesgaste dentario permite detectar diferencias de dieta. La mayoría de las categorías presentan diferencias entre ellas, apoyadas en una variable de microdesgaste o una combinación de variables. La amplitud de estas diferencias entre las distintas dietas es similar a lo que se observa en primates (Shearer et al. 2015; Martin et al. 2018; Ungar et al. 2020) y ungulados (Scott 2012; Ungar et al. 2012; Merceron et al. 2018b). Por otro lado, contradice a Townsend y Croft (2008) quienes observaron a través de estudios de microdesgaste 2D amplitudes de los parámetros estudiados más bajas en caviomorfos que en primates (2D, Godfrey et al. 2004) y ungulados (2D, Solounias & Semprebon 2002).

(2) La complejidad (Asfc) es el parámetro que permite detectar mayores diferencias entre las categorías dietarias, seguida por el volumen de relleno de la textura (Tfv). La anisotropía tiene menos poder de diferenciación en roedores

caviomorfos que en otros grupos. La heterogeneidad de complejidad (HASfc4) no parecería reflejar diferencias entre categorías sino a un nivel más fino entre especies dentro de ciertas categorías.

(3) Las texturas de microdesgaste dentario parecidas pueden ser el resultado del consumo de diferentes alimentos, como en otros grupos (Ungar 2015; Calandra & Merceron 2016; Belmaker 2018). En efecto, si las propiedades físicas de los alimentos son parecidas, entonces el microdesgaste será parecido. Pero la observación de texturas de microdesgaste diferentes indica siempre el consumo de diferentes alimentos, aunque éstos pueden ser diferentes elementos o partes del mismo organismo, como por ejemplo la hoja de una planta o su fruto.

(4) Se observa un rol particularmente importante de los elementos secundarios de la dieta en la formación de las texturas de microdesgaste dentario en roedores caviomorfos.

4.2.4. Límites del modelo general

Variación y resolución

Aunque las categorías dietarias establecidas tienen en cuenta las características físicas de cada elemento de la dieta, el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA) no siempre detecta diferencias entre categorías que comparten elementos en común. A la escala de todos los especímenes actuales, agrupados por especies, y luego por categoría, el método llegó a un límite en el poder de resolución.

Los resultados del ACP mostraron que la dieta explica solamente una parte de la variabilidad de las texturas de microdesgaste. De hecho, los estudios en microdesgaste en esta última década están de acuerdo en sugerir que la formación de los microdesgaste es un proceso aún poco explorado (Ungar 2015; Calandra & Merceron 2016; Ramdarshan et al. 2017). Durante los últimos años, muchos trabajos experimentales intentaron analizar en profundidad el efecto de diferentes factores, a fin de mejorar la resolución del método e identificar posibles fuentes de variación tal como el equipamiento (Arman et al. 2019), materiales de calco (Milhbachler et al. 2019), el tamaño de la superficie estudiada y diente estudiado (Merceron et al. 2018a; Winkler et al. 2021), la calidad de los elementos dietarios (Winkler et al. 2019a), los efectos post-

mortem (Böhm et al. 2019; Weber et al. 2021), la concentración y el tamaño de las partículas abrasivas (Ackermans 2019; Teaford et al. 2020; Winkler et al. 2020a; Ackermans et al. 2021) y la tasa de desgaste del diente (Winkler et al. 2020b; Teaford et al. 2021). Estos estudios fueron publicados una vez ya adquiridos los datos de las superficies estudiadas en este trabajo de tesis doctoral, y explican, en parte, la variabilidad que se observa en la mayoría de los estudios de texturas de microdesgaste. Sin embargo, tampoco aportan claves de interpretación universales a todos los grupos.

Así, aunque distintas fuentes de variación no pudieron ser controladas, la mayor parte fue anulada por el protocolo establecido (ver Capítulo III). De hecho, la toma de datos fue siempre realizada en un solo profilómetro, sobre el mismo diente (primer molar superior), razón por la cual estos factores (equipamiento y variaciones dependiendo del diente estudiado) no pueden ser responsables de la variación observada. La variación artificial (es decir, no debida a una variación en la ecología o biología de los especímenes estudiados) puede originarse en las etapas de moldeo y replicación de las superficies oclusales ya que la base de datos establecida especímenes moldeados (solo con silicona) y especímenes replicados (con silicona y luego resina). El tamaño de la superficie de estudio (50 x 50 μm) aumenta artificialmente y lógicamente la variación intra-grupos (Ramdarshan et al. 2017). Este factor, desafortunadamente, es limitado por el tamaño del esmalte gastado disponible.

Para algunas especies, la obtención de resultados inesperados indica la ausencia en el conocimiento detallado de su dieta y ecología. Muy pocas especies fueron estudiadas en detalle. Como han demostrado estudios recientes, factores como la concentración y el tamaño de los abrasivos, así como el estado de sequía de los elementos consumidos, pueden cambiar las texturas de microdesgaste (Ackermans 2019; Winkler et al. 2019a, 2020a; Teaford et al. 2020) incluso muy rápidamente (Teaford et al. 2021).

A esta falta de conocimiento se suma la falta de información asociada a muchos especímenes. En efecto, los datos disponibles en colecciones son a veces muy reducidos. Entonces, factores como el sexo, la procedencia geográfica exacta, o la fecha de captura no pueden ser siempre controlados. Además, debido a una voluntad de representar la diversidad taxonómica y ecológica de los roedores caviomorfos, el modelo general mezcla especímenes con procedencias geográficas variadas.

Con el fin de obtener una mejor descripción del poder y de las limitaciones del estudio de las texturas de microdesgaste dentario en caviomorfos, basándose en este

conjunto de datos de especímenes silvestres, diferentes niveles deben ser explorados: por ecoregión, entre ecorregiones, a una escala local, entre especies y dentro de las especies.

Puerta abierta a los estudios experimentales

Como muestra el aumento de trabajos publicados basados en datos experimentales en lugar de poblaciones naturales, tales estudios basados en especímenes silvestres no pueden responder a todas las preguntas que surgen en el DMTA. De hecho, la exploración necesaria de los diferentes tipos de masticación, y de las diferentes organizaciones de la microestructura del esmalte, solo puede realizarse en un contexto experimental con un control preciso de los elementos de la dieta. Cuando el tamaño y la concentración de los elementos abrasivos y duros parecen gobernar la formación del microdesgaste (Ackermans 2019; Teaford et al. 2020), el control necesario para saber qué consumen los especímenes estudiados solo puede lograrse en un ambiente experimental de tipo criadero.

Sin embargo, trabajar en un conjunto de datos compuesto de especímenes de poblaciones naturales y silvestres, permite obtener un panorama más realista de la diversidad sobre la cual los especímenes fósiles deben compararse.

Capítulo V: Microdesgaste dentario de las especies actuales dentro de la misma ecoregión

Este capítulo resume los resultados obtenidos en los análisis de las texturas de microdesgaste dentario en caviomorfos actuales estudiados por ecoregión de procedencia. Varios niveles de interpretación fueron explorados, desde las categorías alimentarias establecidas hasta las diferencias finas de la dieta de las especies dentro un mismo contexto geográfico y ambiental.

Cuando un número suficiente de especímenes procedentes de una misma región estuvo disponible, el microdesgaste dentario fue comparado entre taxones agrupados en categorías alimentarias, con el fin de explorar la validez y robustez del modelo general a nivel más regional. Además, una lectura al nivel de ecoregión se aproxima a lo que se intenta interpretar con el estudio de los caviomorfos fósiles por localidades. En efecto, comparar especies que viven en ambientes con condiciones ambientales similares permite explorar el poder de resolución de la metodología para discutir acerca del compartimiento de los recursos alimentarios, tal como se espera en las localidades fósiles.

Las ecorregiones estudiadas son la Caatinga, el Cerrado, la división Alto Paraná del Bosque atlántico, el Bosque húmedo de las Guayanas, la Pampa húmeda, el Alto Monte y el Chaco seco (Fig. 2.1.; Tabla 2.1). En este capítulo se discute también la noción de segregación ecológica entre especies dentro de cada ecoregión estudiada.

5.1. Caatinga - Estado de Ceará, Brasil

Se estudiaron 75 especímenes de roedores caviomorfos silvestres del estado de Ceará (Brasil; Fig. 2.1; Apéndice 5.1) depositados en la colección de mastozoología del Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro (MN-UFRJ). La muestra representa seis especies coexistentes divididas en cuatro categorías alimentarias: "fruta-semilla", "pasto-hoja", "insecto-semilla", "hoja" (Tabla 5.1). El estado de Ceará está totalmente incluido en la ecoregión de Caatinga.

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura fina (Tfv) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tabla 5.2).

Tabla 5.1: Taxones estudiados de la ecoregión Caatinga. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	8
<i>Galea spixii</i>	Caviidae	Cavioidea	T	pasto-hoja	12
<i>Kerodon rupestris</i>	Caviidae	Cavioidea	T	hoja	10
<i>Makalata didelphoides</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	fruta-semilla	10
<i>Phyllomys blainvillei</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	hoja	15
<i>Thrichomys apereoides</i>	Echimyidae	Octodontoidea	T	insecto-semilla	20

El MANOVA detecta diferencias entre las categorías alimentarias y entre las especies dentro de las categorías alimentarias (Tabla 5.3a). Los ANOVAs muestran que la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar) y el volumen de relleno textural (Tfv) difieren significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.3b).

Las comparaciones por pares detectan diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.3c).

- Las texturas de microdesgaste de los consumidores de "fruta-semilla" se caracterizan por una complejidad significativamente menor que la de "pasto-hoja" y la de "hoja", un menor volumen de relleno textural y una mayor anisotropía que la de "pasto-hoja".

- Las texturas de microdesgaste de los consumidores de "pasto-hoja" tienen una complejidad y un volumen de relleno de textura significativamente mayores que los de "insecto-semilla". Presentan una anisotropía significativamente menor, valores de volumen de relleno textural más altos y una complejidad marginalmente menor que los de la categoría "hoja".

Tabla 5.2: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de la Caatinga agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	18	1.25	1.27	0.54	4.65	5.25	1.99	713.19	462.78	809.49
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	1.13	1.05	0.57	3.70	3.21	2.17	719.59	599.74	618.68
<i>Makalata didelphoides</i>	10	1.35	1.47	0.52	5.40	5.40	1.54	708.07	267.71	969.53
pasto-hoja	12	4.02	3.96	2.04	2.46	2.09	1.61	1788.85	1573.03	1040.38
<i>Galea spixii</i>	12	4.02	3.96	2.04	2.46	2.09	1.61	1788.85	1573.03	1040.38
insecto-semilla	20	1.77	1.19	1.60	3.35	3.55	2.00	985.32	933.86	807.06
<i>Thrichomys apereoides</i>	20	1.77	1.19	1.60	3.35	3.55	2.00	985.32	933.86	807.06
hoja	25	2.81	1.87	2.32	4.17	3.68	2.43	914.43	817.64	611.74
<i>Kerodon rupestris</i>	10	2.24	1.59	1.65	2.38	2.13	1.13	854.58	811.42	467.08
<i>Phyllomys blunvillei</i>	15	3.19	2.47	2.66	5.37	5.17	2.33	954.33	996.11	705.00
	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	18	0.34	0.33	0.13	0.45	0.40	0.26	0.50	0.45	0.23
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	0.32	0.35	0.11	0.38	0.35	0.10	0.42	0.43	0.08
<i>Makalata didelphoides</i>	10	0.36	0.33	0.15	0.50	0.47	0.33	0.56	0.52	0.29
pasto-hoja	12	0.31	0.31	0.09	0.38	0.36	0.15	0.40	0.39	0.13
<i>Galea spixii</i>	12	0.31	0.31	0.09	0.38	0.36	0.15	0.40	0.39	0.13
insecto-semilla	20	0.33	0.37	0.15	0.47	0.44	0.23	0.48	0.49	0.14
<i>Thrichomys apereoides</i>	20	0.33	0.37	0.15	0.47	0.44	0.23	0.48	0.49	0.14
hoja	25	0.26	0.24	0.16	0.42	0.36	0.26	0.47	0.41	0.28
<i>Kerodon rupestris</i>	10	0.27	0.26	0.12	0.37	0.38	0.16	0.38	0.40	0.13
<i>Phyllomys blunvillei</i>	15	0.26	0.25	0.18	0.46	0.34	0.31	0.53	0.46	0.33

Tabla 5.3: Resultados de los (a) MANOVA y (b) ANOVA con los datos de los especímenes de la Caatinga luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias. (c) Las pruebas significativas ($p < 0.05$) tienen un valor p en negrita. Resultados de las comparaciones post hoc por pares (letra regular para las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox.	Valor p
Dieta	3	0.61	2.80	<0.001
Dieta x Taxón	2	0.31	1.97	0.032
Residuos	69			

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	3	8.31	2.77	8.38	<0.001
Dieta x Taxón	2	0.29	0.14	0.44	0.649
Residuos	69	22.83	0.33		
epLsar(x10³)					
Dieta	3	15.01	5.00	4.17	0.009
Dieta x Taxón	2	20.59	10.30	8.59	<0.001
Residuos	69	82.72	1.20		
HAsfc4					
Dieta	3	0.091	0.030	1.438	0.239
Dieta x Taxón	2	0.006	0.003	0.139	0.871
Residuos	69	1.454	0.021		
HAsfc9					
Dieta	3	0.339	0.113	0.482	0.696
Dieta x Taxón	2	0.238	0.119	0.508	0.604
Residuos	69	16.178	0.234		
HAsfc16					
Dieta	3	0.347	0.116	0.836	0.479
Dieta x Taxón	2	0.481	0.241	1.738	0.183
Residuos	69	9.553	0.138		
Tfv					
Dieta	3	1365	455.01	4.998	0.003
Dieta x Taxón	2	0.70	0.34	0.004	0.996
Residuos	69	6281.10	91.03		

(c)	fruta-semilla	pasto-hoja	insecto-semilla
pasto-hoja	Asfc, epLsar, Tfv		
insecto-semilla	epLsar	Asfc, Tfv	
hoja	Asfc	Asfc, epLsar, Tfv	Asfc

- Los consumidores de "insecto-semilla" sólo presentan diferencias marginales con los de las de "fruta-semilla" y "hoja". Tienen una anisotropía ligeramente inferior a los de la categoría "fruta-semilla", y una complejidad inferior a los de la categoría "hoja".

Los ANOVAs detectan diferencias entre especies dentro de las categorías alimentarias (Tablas 5.3b y 5.4a). Las pruebas post-hoc muestran que, dentro de la categoría "hoja", *Phyllomys blainvillei* tiene texturas de microdesgaste significativamente más anisotrópicas que *Kerodon rupestris*. No se encuentran diferencias significativas entre las dos especies de "fruta-semilla", *Dasyprocta prymnolopha* y *Makalata didelphoides*.

Cuando los taxones se comparan directamente, independientemente de sus categorías alimentarias (Tabla 5.4b), se detectan diferencias entre todos los pares, excepto entre *D. prymnolopha* y *M. didelphoides*, como se mencionó anteriormente, pero también entre *D. prymnolopha*, *K. rupestris* y *Thrichomys apereoides*. La complejidad de *K. rupestris* y *T. apereoides* tiene desvíos estándar altos, como la anisotropía de *D. prymnolopha* (Tabla 5.2).

Discusión

La ecoregión de Caatinga presenta una gran diversidad de coberturas de vegetación, así como una marcada estacionalidad. A su vez, alberga varias especies de caviomorfos coexistentes. El DMTA detectó diferencias entre las texturas de microdesgaste dentario de las diferentes especies que corresponden a sus dietas respectivas.

Galea spixii, un consumidor de "pasto-hoja", se caracteriza por altos valores de complejidad y volumen de relleno textural y bajos valores de anisotropía. Su preferencia por los pastos (Lacher 2016) no explica estas texturas de microdesgaste. De hecho, en los campañoles (Calandra et al. 2016a), una dieta compuesta de pasto y hojas de dicotiledóneas (dependiendo de la estación) se caracteriza por texturas poco complejas, altamente anisotrópicas y heterogéneas debido a las concentraciones de fitolitos (Hodson et al. 2005). En ungulados, tales valores se esperan para los ramoneadores que consumen dicotiledóneas de forma casi exclusiva (Scott 2012). Como varios otros caviomorfos, es posible que *G. spixii* incluya corteza en su dieta (Fabre et al. 2016), lo que explicaría una complejidad más alta y una anisotropía más baja que las esperadas.

Tabla 5.4: Resultados del (a) ANOVA con los datos luego de la transformación Box-Cox entre taxones (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$) y (b) comparaciones post hoc por pares (letra regular para las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	5	8.60	1.72	5.20	<0.001
Residuos	69	22.83	0.33		
epLsar(x10⁻³)					
Taxón	5	35.60	7.12	5.94	<0.001
Residuos	69	82.72	1.20		
HAsfc4					
Taxón	5	0.10	0.02	0.92	0.475
Residuos	69	1.45	0.02		
HAsfc9					
Taxón	5	0.58	0.12	0.49	0.781
Residuos	69	16.18	0.23		
HAsfc16					
Taxón	5	0.83	0.17	1.20	0.320
Residuos	69	9.55	0.14		
Tfv					
Taxón	5	1365.70	273.14	3.00	0.017
Residuos	69	6281.10	91.03		

(b)	<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	<i>Galea spixii</i>	<i>Kerodon rupestris</i>	<i>Makalata didelphoides</i>	<i>Phyllomys blainvillei</i>
<i>Galea spixii</i>	Asfc, Tfv				
<i>Kerodon rupestris</i>		Asfc, Tfv			
<i>Makalata didelphoides</i>		Asfc, epLsar, Tfv	epLsar		
<i>Phyllomys blainvillei</i>	Asfc	epLsar, Tfv	epLsar	Asfc	
<i>Thrichomys apereoides</i>		Asfc, Tfv		epLsar	Asfc, epLsar

Además, la inclusión de elementos duros a la dieta se encuentra asociada a valores de anisotropía más variables (desvío estándar más alta) en otros grupos de mamíferos (Calandra et al. 2016a). La aridez de la Caatinga también puede afectar el contenido de agua de los pastos de los cuales esta especie se alimenta y así aumentar la complejidad de las texturas de microdesgaste que forman (Winkler et al. 2019a). Una mayor proporción de hojas de dicotiledóneas herbáceas, respecto a los pastos en la dieta de *G. spixii* podría explicar los resultados. De hecho, sumándose a los factores ya mencionados, es muy posible que el consumo de vegetación de tipo arbustos tenga cierto impacto en las texturas del microdesgaste de este consumidor de "pasto-hoja" en el contexto de la Caatinga.

Los consumidores de "fruta-semilla" tienen texturas de microdesgaste relativamente menos complejas que las de las otras especies y de alta anisotropía. *Dasyprocta prymnolopha*, terrestre, y *M. didelphoides*, arborícola, tienen texturas de microdesgaste similares, lo que indica que, en este caso, los frutos que consumen conservan las mismas propiedades físicas, independientemente de que estén maduros, en el suelo, o inmaduros, aún en los árboles. Los altos valores de anisotropía observados, particularmente en *M. didelphoides*, se pueden relacionar con el consumo de hojas como alimento secundario (Shearer et al. 2015).

Los taxones que pertenecen a la categoría "hoja" se caracterizan por su alta complejidad y anisotropía. Mientras que altos valores de anisotropías son esperables en los folívoros, la alta complejidad generalmente significa la inclusión de elementos más duros que las hojas, las cuales son consideradas como resistentes (Percher et al. 2017). Estos elementos pueden ser partes de corteza, ramitas, tallos, etc. La diferencia de anisotropía entre *K. rupestris* y *P. blainvillei* podría indicar que esta última es más folívora que la primera. De hecho, altos valores de anisotropía están asociados al consumo de hojas en otros grupos, como los ungulados y los primates (Ungar et al. 2007; Merceron et al. 2009, 2010a; Scott 2012; Shearer et al. 2015). También esta diferencia podría estar relacionada con el hábito terrestre de *K. rupestris*. En efecto, los folívoros terrestres y arborícolas tienen acceso a diferentes tipos de hojas y el consumo de vegetación baja puede asociarse a la presencia de mayor cantidad de polvo y arena sobre los elementos consumidos.

El consumidor de "insecto-semilla", *T. apereoides*, es claramente diferente del consumidor de "pasto-hoja", *G. spixii*, pero presenta texturas solo ligeramente diferentes a las de los consumidores de "fruta-semilla" y "hoja". De hecho, la textura del

microdesgaste de *T. apereoides* no es diferente de la de *D. prymnolopha* y *K. rupestris*. Esto puede explicarse por la mayor variabilidad de los parámetros de la textura del microdesgaste de *T. apereoides*. Como la Caatinga es una ecoregión muy estacional, no es extraño observar una importante variabilidad de las texturas del microdesgaste. Las texturas de microdesgaste reflejan los últimos días o semanas de alimentación (Teaford & Oyen 1989a, c; Teaford et al. 2017). Además, los insectos pueden tener propiedades físicas muy diferentes según sean de cuerpo duro o blando (Strait 1993). Por último, *T. apereoides* es considerado por varios autores como omnívoro, lo que obviamente corresponde a una dieta muy variada. Por lo tanto, aunque pertenecen a distintas categorías dietarias, el DMTA por sí solo no permite la distinción de esas tres especies. Sin embargo, la masa corporal sería el factor que explica la segregación ecológica entre *D. prymnolopha* (3-4 kg), *K. rupestris* (800-1000 g) y *T. apereoides* (250-300 g), los cuales no entran en competencia directa por los recursos alimentarios.

5.2. Cerrado - Estado de Goiás, Brasil

Se estudiaron 50 especímenes de caviomorfos silvestres del estado de Goiás (Brasil; Fig. 2.1; Apéndice 5.2) depositados en la colección de mastozoología del Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro (MN-UFRJ). La muestra representa seis especies coexistentes divididas en tres categorías alimentarias: "fruta-semilla", "hoja" y "hoja joven" (Tabla 5.5). El estado de Goiás está totalmente incluido en la ecoregión del Cerrado.

Tabla 5.5: Taxones estudiados de la ecoregión Cerrado. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Clyomys laticeps</i>	Echimyidae	Octodontoidea	S-F	fruta-semilla	16
<i>Coendou prehensilis</i>	Erethizontidae	Erethizontoidea	A	hoja joven	6
<i>Dasyprocta azarae</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	9
<i>Kerodon acrobata</i>	Caviidae	Cavioidea	T	hoja	4
<i>Proechimys longicaudatus</i>	Echimyidae	Octodontoidea	T	fruta-semilla	2
<i>Proechimys roberti</i>	Echimyidae	Octodontoidea	T	fruta-semilla	13

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura (Tfv; volumen de relleno de textura) y para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tabla 5.6).

El MANOVA detecta diferencias entre las categorías alimentarias, pero no entre los taxones que pertenecen a la misma categoría alimentaria (Tabla 5.7a). Los ANOVAs muestran que la complejidad (Asfc) y la anisotropía (epLsar) difieren significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.7b). Los ANOVAs confirman que no se detecta diferencia entre los taxones dentro de la misma categoría alimentaria.

Las comparaciones por pares detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.7c).

- Los consumidores de "hoja joven" tienen texturas de microdesgaste significativamente menos complejas que las texturas de los consumidores de "fruta-semilla" y de "hoja".
- Las texturas de microdesgaste de los consumidores de "hoja" son las más complejas aunque no difieren significativamente de las de los consumidores de "fruta-semilla". Sin embargo, la anisotropía de las texturas de microdesgaste de los consumidores de "hoja" es significativamente más baja que la de los consumidores de "fruta-semilla".
- Los consumidores de "fruta-semilla" tienen texturas de microdesgaste dentario significativamente más complejas y más anisotrópicas que las texturas de las categorías "hoja joven" y "hoja" respectivamente.
- Aunque la categoría "fruta-semilla" es representada por cuatro especies en esta muestra, no se detectó ninguna diferencia entre estas especies.

Discusión

La ecoregión del Cerrado presenta una gran diversidad de coberturas de vegetación, así como una estacionalidad marcada. Alberga varias especies de caviomorfos coexistentes. El DMTA detectó diferencias entre las especies correspondientes a su dieta.

Tabla 5.6: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Cerrado agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	40	1.67	1.37	1.24	4.33	4.25	2.07	864.97	765.76	617.32
<i>Dasyprocta azarae</i>	9	1.48	1.43	0.89	4.17	4.42	2.08	567.23	381.84	560.23
<i>Proechimys longicaudatus</i>	2	2.68	2.68	2.60	3.13	3.13	0.07	774.06	774.06	1094.69
<i>Proechimys roberti</i>	13	1.76	1.45	1.22	4.96	4.74	1.80	897.49	742.93	635.35
<i>Clyomys laticeps</i>	16	1.57	1.18	1.33	4.06	3.68	2.37	1017.38	911.03	583.63
hoja	4	2.90	1.71	3.09	1.86	1.38	1.27	1254.48	1338.53	953.24
<i>Kerodon acrobata</i>	4	2.90	1.71	3.09	1.86	1.38	1.27	1254.48	1338.53	953.24
hoja joven	6	0.74	0.51	0.55	2.62	2.13	1.97	707.66	139.04	1006.19
<i>Coendou prehensilis</i>	6	0.74	0.51	0.55	2.62	2.13	1.97	707.66	139.04	1006.19

	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	40	0.33	0.30	0.17	0.44	0.35	0.32	0.46	0.41	0.20
<i>Dasyprocta azarae</i>	9	0.30	0.32	0.18	0.35	0.29	0.17	0.38	0.39	0.16
<i>Proechimys longicaudatus</i>	2	0.49	0.49	0.15	0.78	0.78	0.32	0.77	0.77	0.32
<i>Proechimys roberti</i>	13	0.33	0.27	0.19	0.52	0.43	0.46	0.50	0.47	0.24
<i>Clyomys laticeps</i>	16	0.33	0.31	0.15	0.38	0.35	0.22	0.43	0.40	0.14
hoja	4	0.53	0.52	0.14	0.59	0.59	0.20	0.61	0.59	0.19
<i>Kerodon acrobata</i>	4	0.53	0.52	0.14	0.59	0.59	0.20	0.61	0.59	0.19
hoja joven	6	0.28	0.18	0.19	0.30	0.28	0.12	0.33	0.32	0.10
<i>Coendou prehensilis</i>	6	0.28	0.18	0.19	0.30	0.28	0.12	0.33	0.32	0.10

Tabla 5.7: Resultados de (a) MANOVA y (b) ANOVA en los datos de los especímenes del Cerrado luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). (c) Resultados de las comparaciones post hoc por pares (letra regular para las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando las pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox	Valor p
Dieta	2	0.52	2.35	0.012
Dieta x Taxón	3	0.54	1.51	0.099
Residuos	44			

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	2	4.53	2.26	4.33	0.019
Dieta x Taxón	3	0.61	0.20	0.39	0.762
Residuos	44	22.97	0.52		
epLsar(x10³)					
Dieta	2	12.98	6.49	4.45	0.017
Dieta x Taxón	3	3.51	1.17	0.80	0.500
Residuos	44	64.16	1.46		
HAsfc4					
Dieta	2	0.45	0.22	2.77	0.073
Dieta x Taxón	3	0.18	0.06	0.75	0.527
Residuos	44	3.55	0.08		
HAsfc9					
Dieta	2	4.30	2.15	2.21	0.122
Dieta x Taxón	3	4.06	1.35	1.39	0.257
Residuos	44	42.76	0.97		
HAsfc16					
Dieta	2	1.18	0.59	3.07	0.057
Dieta x Taxón	3	1.27	0.42	2.21	0.101
Residuos	44	8.46	0.19		
Tfv					
Dieta	2	984	492.01	1.50	0.233
Dieta x Taxón	3	1652.10	550.69	1.68	0.184
Residuos	44	14392.30	327.10		

(c)	fruta-semilla	hoja
hoja	epLsar	
hoja joven	Asfc	Asfc

El puercoespín del Cerrado, que representa la categoría "hoja joven" sigue lo que se observa en el modelo general (en particular texturas de muy baja complejidad). La diferencia marcada con la categoría "fruta-semilla" indica que aunque *C. prehensilis* es uno de los puercoespines que incluye frutos en su dieta (Charles-Dominique et al. 1981; Feer et al. 2001; Townsend & Croft 2008), las texturas de microdesgaste quedan más afectadas por el consumo de brotes y elementos blandos. Esto puede indicar que el consumo de frutos es un comportamiento excepcional en *C. prehensilis* o, si éste fuera un comportamiento común, que *C. prehensilis* consume específicamente pulpa de frutos blandos sin protección externa.

Kerodon acrobata, que representa la categoría "hoja", se caracteriza por texturas de microdesgaste complejas con bajos valores de anisotropía, lo que corresponde a una dieta basada en arbustos (Lacher 2016). Estos valores se encuentran en ungulados herbívoros ramoneadores que comen hojas y partes aéreas de arbustos (Scott 2012; Merceron et al. 2014). Como en el caso de *K. rupestris* (ver Capítulo V - Caatinga), la inclusión de partes más duras de las plantas, además de las hojas, puede explicar las texturas observadas.

La categoría "fruta-semilla" presenta valores en los parámetros de descripción de las texturas de microdesgaste según lo esperado en el modelo general, con valores de complejidad intermedios entre los consumidores de materias blandas (*Coendou*) y los consumidores de arbustos dicotiledóneas (*Kerodon*). La diferencia de anisotropía entre *K. acrobata* que presenta texturas poco anisotrópicas y los consumidores de frutos y semillas que presentan valores altos de anisotropía es sorprendente. Tradicionalmente, altos valores de anisotropía se asocian al consumo de hojas, que dejan marcas en el esmalte siempre en la misma dirección (Merceron et al. 2009, 2010a; Scott 2012). Sin embargo, aquí observamos que los consumidores de hojas de dicotiledóneas presentan poca anisotropía, mientras que especies que consumen una proporción más baja de hojas presentan una alta anisotropía. En ungulados, los consumidores de frutos se caracterizan por bajos valores de anisotropía (Scott 2012; Merceron et al. 2014). Dentro la categoría "fruta-semilla", las especies del género *Proechimys* son conocidas por incluir hongos micorrízicos arbusculares ("arbuscular mycorrhizal fungi" HMA, Janos et al. 1995; Mangan & Adler 1999, 2002), los cuales pueden tener propiedades físicas similares a las de la vegetación con alto contenido en fitolitos, ya que estos hongos presentan esporocarpios de quitina (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson 1994). El consumo de HMA podría explicar los altos valores de anisotropía en ambas especies de

Proechimys. Aunque el agutí *D. azarae* consume una importante proporción de frutos en su dieta, con preferencia por la pulpa de los frutos de palma (Patton et al. 2015) y es considerado como un dispersador de semillas, los agutíes tienen una tendencia a complementar su alimentación con hojas de dicotiledóneas (Wilson et al. 2016). El consumo de hojas podría explicar una anisotropía más alta que la esperada para esta categoría. *Clyomys laticeps*, además de su consumo de semillas, incluye varias plantas monocotiledóneas a su dieta (Marinho-Filho 2016). Altos valores de anisotropía son esperados con el consumo de pasto, con propiedades físicas de robustez y no tanto de dureza (Calandra & Merceron 2016). Así, la alta anisotropía observada para la categoría "fruta-semilla" puede explicarse analizando el detalle de la dieta de cada especie estudiada, indicando una vez más la importancia del conocimiento y la comprensión de los hábitos alimentarios para interpretar las texturas de microdesgaste dentario.

No se observa diferencia entre *Clyomys laticeps* y otros taxones de la categoría "fruta-semilla". Esta similitud indica que el hábito semi-fosorial de *C. laticeps* no impacta de forma significativa en la formación del microdesgaste. *Clyomys laticeps*, como los otros caviomorfos con tendencia a la fosorialidad, usa sus incisivos para cavar y mover tierra (Patton et al. 2015). Supuestamente, este tipo de comportamiento es sinónimo de geofagia. Esta observación puede representar un argumento a favor de la hipótesis que propone que las partículas exógenas (granos de tierra por ejemplo) no tienen un rol mayor en la formación del microdesgaste dentario. La ausencia de diferencia entre las especies dentro de la categoría "fruta-semilla", cuyas dietas muestran diferencias en proporciones del tipo de alimento ingerido, comprueba también el poder del análisis de microdesgaste para caracterizar las categorías del modelo general.

En la ecoregión del Cerrado, el análisis de microdesgaste refleja las distintas dietas de los caviomorfos. Las variabilidades de clima o de cobertura vegetal no parecen tener un impacto fuerte sobre la dieta de cada especie estudiada o, al menos, no es suficiente para provocar una superposición de los patrones de textura del microdesgaste dentario. El límite de resolución de la DMTA en el Cerrado es la categoría: no se distinguen diferencias entre las especies dentro de la categoría "fruta-semilla". Sin embargo, la segregación ecológica se expresa claramente a través de otros factores biológicos como la masa corporal o el modo de vida. De hecho, *Dasyprocta* tiene una masa promedio mucho más importante (2.7 kg; Patton et al. 2015) que las dos especies de *Proechimys* (*P. roberti*, 217.4 g y *P. longicaudatus*, 206.7 g; Álvarez et al. 2017) y

C. laticeps se caracteriza por su uso semifosorial del substrato. No se encuentra diferencia que pueda ser ecológica (dieta y su microdesgaste asociado) o relacionada a la masa entre las dos especies de *Proechimys* lo que indica que la segregación ecológica entre ellos podría explicarse por otros factores, como el micro hábitat por ejemplo. Es el caso de varias especies dentro la familia Echimyidae que tienen una tendencia a la parapatría (misma ecología, pero áreas de distribución que se superponen poco) como las especies de *Trinomys* y *Phyllomys* (Fabre et al. 2016).

5.3. Bosque atlántico del Alto Paraná - provincia de Misiones

Se estudiaron 49 especímenes de caviomorfos silvestres (Apéndice 5.3) de la provincia de Misiones (Argentina) depositados en la colección de mastozoología del MACN (n=43), en la colección de mastozoología del Instituto Miguel Lillo (CML; n=5) y 1 espécimen del sur del estado de Paraná (Brasil) alojado en la colección de mastozoología del Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro (MN-UFRJ). La muestra representa seis especies coexistentes divididas en cinco categorías alimentarias: "fruta-semilla", "fruta-hoja", "insecto-semilla", "bambú" y "hoja joven" (Tabla 5.8). La provincia de Misiones y el sur del estado de Paraná están incluidos en la ecoregión del Bosque atlántico del Alto Paraná (Fig. 2.1).

Tabla 5.8: Taxones estudiados de la provincia de Misiones, dentro la ecoregión Bosque atlántico del Alto Paraná. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Coendou spinosus</i>	Erethizontidae	Erethizontoidea	A	hoja joven	4
<i>Cuniculus paca</i>	Cuniculidae	Cavioidea	T	fruta-hoja	18
<i>Dasyprocta azarae</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	9
<i>Dasyprocta punctata</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	1
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	Echimyidae	Octodontoidea	S-F	insecto-semilla	4
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	bambú	13

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura fina (Tfv) y para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tabla 5.9).

El MANOVA detectó diferencias entre las categorías alimentaria pero no entre los taxones dentro de estas categorías (Tabla 5.10a). Los ANOVAs muestran que la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno de la textura (Tfv) difieren significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.10b). Los ANOVAs no detectaron diferencia entre taxones dentro la misma categoría alimentaria.

Las comparaciones por pares no detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.10c).

- Las diferencias de complejidad (Asfc) y de volumen de relleno de la textura (Tfv) son significativas entre las categorías "hoja joven" y "fruta-semilla". Todas las otras diferencias detectadas entre las categorías son marginales.

- Las texturas de microdesgaste de los consumidores de "hoja joven" son menos complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "bambú", "fruta-hoja" y "fruta-semilla", y se caracterizan por valores de volumen de relleno de la textura más bajos que los de las categorías "fruta-semilla" y "insecto-semilla".

- La categoría "fruta-semilla" presenta diferencias con todas las demás categorías excepto con la de "insecto-semilla". Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) en los consumidores de "fruta-semilla" son más altos que los valores observados para las categorías "bambú", "fruta-hoja" y "hoja joven".

- La categoría "insecto-semilla" solo se diferencia de la categoría "hoja joven". Las categorías "bambú" y "fruta-hoja" no presentan ninguna diferencia.

Tabla 5.9: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Bosque atlántico Alto Paraná agrupados por categorías alimentarias. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	Asfc				epLsar (x10 ³)			Tfv		
	N	m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
bambú	13	1.04	0.90	0.70	4.45	3.97	2.49	371.63	311.29	322.78
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	13	1.04	0.90	0.70	4.45	3.97	2.49	371.63	311.29	322.78
fruta-hoja	18	1.18	1.03	0.68	4.69	4.23	2.17	629.95	369.39	857.48
<i>Cuniculus paca</i>	18	1.18	1.03	0.68	4.69	4.23	2.17	629.95	369.39	857.48
fruta-semilla	10	1.56	1.27	0.88	5.11	5.44	1.59	1309.89	1160.06	1184.47
<i>Dasyprocta azarae</i>	9	1.61	1.40	0.92	5.04	5.31	1.67	1441.14	1257.59	1176.67
<i>Dasyprocta punctata</i>	1	1.14	1.14	-	5.71	5.71	-	128.66	128.66	-
insecto-semilla	4	0.76	0.65	0.44	5.26	5.07	1.16	1099.87	1141.38	661.94
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	4	0.76	0.65	0.44	5.26	5.07	1.16	1099.87	1141.38	661.94
hoja joven	4	0.39	0.41	0.18	4.87	4.82	2.99	377.69	2.08	752.62
<i>Coendou spinosus</i>	4	0.39	0.41	0.18	4.87	4.82	2.99	377.69	2.08	752.62

	HAsfc4				HAsfc9			HAsfc16		
	N	m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
bambú	13	0.36	0.32	0.17	0.52	0.48	0.24	0.54	0.49	0.24
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	13	0.36	0.32	0.17	0.52	0.48	0.24	0.54	0.49	0.24
fruta-hoja	18	0.34	0.30	0.14	0.34	0.34	0.10	0.42	0.41	0.14
<i>Cuniculus paca</i>	18	0.34	0.30	0.14	0.34	0.34	0.10	0.42	0.41	0.14
fruta-semilla	10	0.33	0.30	0.11	0.39	0.36	0.14	0.46	0.46	0.13
<i>Dasyprocta azarae</i>	9	0.35	0.31	0.10	0.40	0.37	0.13	0.48	0.46	0.13
<i>Dasyprocta punctata</i>	1	0.19	0.19	-	0.26	0.26	-	0.33	0.33	-
insecto-semilla	4	0.26	0.30	0.11	0.43	0.48	0.28	0.42	0.46	0.23
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	4	0.26	0.30	0.11	0.43	0.48	0.28	0.42	0.46	0.23
hoja joven	4	0.30	0.29	0.10	0.44	0.30	0.32	0.56	0.54	0.23
<i>Coendou spinosus</i>	4	0.30	0.29	0.10	0.44	0.30	0.32	0.56	0.54	0.23

Tabla 5.10: Resultados de los (a) MANOVA y (b) ANOVA con los datos de los especímenes del Bosque atlántico Alto Paraná luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). (c) Resultados de las comparaciones post hoc por pares (letra regular para las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando las pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aproximado	Valor p	
Dieta	4	0.73	1.53	0.043	
Dieta x Taxón	1	0.09	0.60	0.732	
Residuos	43				

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	4	5.26	1.31	2.96	0.030
Dieta x Taxón	1	0.04	0.04	0.08	0.773
Residuos	43	19.10	0.44		
epLsar(x10³)					
Dieta	4	3.20	0.80	0.20	0.935
Dieta x Taxón	1	0.34	0.34	0.09	0.771
Residuos	43	169.47	3.94		
HAsfc4					
Dieta	4	0.09	0.02	0.42	0.793
Dieta x Taxón	1	0.07	0.07	1.27	0.266
Residuos	43	2.37	0.06		
HAsfc9					
Dieta	4	0.87	0.22	1.00	0.416
Dieta x Taxón	1	0.14	0.14	0.63	0.432
Residuos	43	9.28	0.22		
HAsfc16					
Dieta	4	0.49	0.12	0.94	0.452
Dieta x Taxón	1	0.07	0.07	0.55	0.463
Residuos	43	5.68	0.13		
Tfv					
Dieta	4	531.84	132.96	3.62	0.012
Dieta x Taxón	1	64.74	64.75	1.76	0.191
Residuos	43	1577.86	36.69		

(c)	bambú	fruta-hoja	fruta-semilla	insecto-semilla
fruta-hoja				
fruta-semilla	Tfv	Tfv		
insecto-semilla				
hoja joven	Asfc	Asfc	Asfc, Tfv	Tfv

Discusión

El Bosque atlántico se divide en varias ecorregiones. La ecoregión del Alto Paraná presenta una vegetación de bosque húmedo tropical y una estacionalidad no muy marcada, aunque existe una estación húmeda y una más seca. El DMTA detectó diferencias entre las especies correspondientes a su dieta, pero no entre todas las categorías dietarias.

El consumidor de "hoja joven", *Coendou spinosus*, se caracteriza por valores muy bajos de la textura de sus microdesgastes dentarios, lo que corresponde a su dieta de brotes y hojas blandas (Charles-Dominique et al. 1981; Passamani 2010). Las diferencias entre las categorías "hoja joven" y "bambú" confirman que el consumo específico de los brotes de bambú por parte de *K. amblyonyx* marca el esmalte de manera diferente que el consumo de hojas nuevas y blandas por parte de *C. spinosus*.

La ausencia de diferencia entre las categorías "bambú" y "fruta-hoja" no es sorprendente. Ambas categorías incluyen elementos más blandos que las semillas (Olmos et al. 1993; Robinet et al. 2020). *Cuniculus paca* es conocido por su consumo de pulpa de frutos caídos de los árboles (Pérez 1992) y *K. amblyonyx* fue observado varias veces extrayendo las partes más blandas de los brotes de bambú de manera sistemática (Olmos 1991). Aunque los elementos consumidos suelen ser muy distintos, las propiedades físicas son similares.

Las texturas de microdesgaste observadas para las categorías "bambú", "fruta-hoja" y "hoja joven" presentan valores de anisotropía (epLsar) muy variables (Tabla 5.9). El punto común entre estas tres categorías es la inclusión de hojas (aunque en menores proporciones en *C. paca*). En primates, altos valores de anisotropía están asociados a un comportamiento folívoro (Percher et al. 2017). En ungulados, el consumo de hojas de pastos (pastadores) con alto contenido en fitolitos sigue este patrón, aunque el consumo de hojas de dicotiledóneas (ramoneadores) está generalmente asociado con superficies de desgaste menos anisotrópicas (Scott 2012; Merceron et al. 2014). La variabilidad de la anisotropía puede ser un reflejo de una variación en la dieta (Calandra et al. 2016a), como en *C. paca*, que consume pulpa de frutos (Emmons & Feer 1990) o *C. spinosus*, que puede incluir pupas de hormigas además de hojas nuevas y brotes (Redford & Eisenberg 1992). En el caso de *K. amblyonyx*, esta variación no se puede explicar por una variación de alimentación en sí, porque esta especie es conocida por ser estricta en su dieta. Pero la variabilidad puede

reflejar el consumo de diferentes partes de la planta de bambú, por ejemplo, un consumo de hojas en diferentes etapas de desarrollo. De hecho, hojas nuevas y hojas maduras no tienen las mismas propiedades físicas y varias plantas son conocidas por cambiar la concentración en fitolitos de sus hojas de una estación a la otra o de un año al otro en respuesta a la depredación (Calandra et al. 2016a).

La categoría "fruta-semilla" tiene valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) muy variables, lo que puede reflejar la diversidad de propiedades físicas de los alimentos consumidos. Así, algunos elementos no marcan el esmalte en profundidad (p. ej., la pulpa) mientras que otros sí lo hacen (por ejemplo, las semillas de tamaño mediano a grande). Las diferencias de volumen de relleno de la textura (Tfv) que se detectan entre *Cuniculus paca* y los agutíes confirman la importancia de cada parte de la dieta, no solamente del elemento preferido (frutos en ambos casos). La importancia de los elementos secundarios de la dieta fue observada ya en varios grupos (p. ej., ungulados, Merceron et al. 2014; Berlioz et al. 2018; primates, Ramdarshan 2011; Ramdarshan et al. 2012). El consumo de semillas de *D. punctata* y *D. azarae* se encuentra asociado a un volumen de relleno de la textura más alto, mientras que las hojas consumidas por la paca son asociadas a valores bajos de volumen de relleno de la textura (Tabla 5.9).

La baja complejidad (Asfc) asociada a altos valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) en *Euryzomatomys spinosus* puede indicar marcas profundas y anchas pero poco numerosas. Dichas texturas serían coherentes con el consumo de elementos duros como algunas partes de los insectos (Strait 1993; Ramdarshan et al. 2012), ciertas semillas y el posible consumo accidental de partículas exógenas del suelo asociado al hábito semifosorial (Fabre et al. 2016). *Euryzomatomys spinosus* no presenta diferencias con la categoría "fruta-semilla" en esta división del Bosque atlántico. La dieta omnívora de *E. spinosus* puede superponerse tanto en los elementos consumidos (inclusión de frutos y de semillas a la dieta) como en las propiedades físicas de los alimentos consumidos, incluso si los elementos difieren (p. ej., la quitina de los insectos puede tener propiedades cercanas a la celulosa de las hojas; Ramdarshan et al. 2012).

La segregación alimentaria es detectada parcialmente por el DMTA. Las diferencias observadas por el DMTA se completan por la segregación por los hábitos. Así, *C. paca* y *K. amblyonyx* no difieren por su textura de microdesgaste, pero el primero es terrestre y el segundo arborícola (Tabla 5.8). *Euryzomatomys spinosus*, que no difiere por su textura de microdesgaste de los otros taxones terrestres, tiene

hábitos específicos de semifosorialidad. Además, *E. spinosus* es más pequeño (189 g; Álvarez et al. 2017) que *C. paca* (8.5 kg; Álvarez et al. 2017) o las especies de *Dasyprocta* (*D. azarae*, 2.7 kg; Patton et al. 2015 y *D. punctata*, 3 kg; Álvarez et al. 2017). Por lo tanto, aunque el análisis de la textura del microdesgaste no permite diferenciar entre *E. spinosus* y las otras especies terrestres, la masa corporal indicaría una segregación ecológica entre estas especies (Bowers & Brown 1982; Robinson & Redford 1986).

5.4. Bosque húmedo de las Guayanas - Guayana Francesa

Se estudiaron 87 especímenes de caviomorfos silvestres de Guayana Francesa (Apéndice 5.4) depositados en las colecciones de mastozoología del Museo de Historia Natural de Ginebra (MHNG; 65 especímenes), del Museo Nacional de Historia Natural en París (MNHN; 15 especímenes) y la colección de vertebrados actuales de la Universidad de Montpellier (UM; 4 especímenes). La muestra representa siete especies coexistentes divididas en tres categorías alimentarias: "fruta-semilla", "fruta-hoja" y "fruta-insecto" (Tabla 5.11). La Guayana Francesa está totalmente incluida en la ecoregión del Bosque húmedo de la Guayana (Fig. 2.1).

Tabla 5.11: Taxones estudiados de Guayana Francesa, dentro la ecoregión Bosque húmedo de la Guayana. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Dasyprocta leporina</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	5
<i>Myoprocta acouchy</i>	Dasyproctidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	3
<i>Mesomys hispidus</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	fruta-insecto	21
<i>Echimys chrysurus</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	fruta-hoja	4
<i>Makalata didelphoides</i>	Echimyidae	Octodontoidea	A	fruta-semilla	6
<i>Proechimys cuvieri</i>	Echimyidae	Octodontoidea	T	fruta-insecto	32
<i>Proechimys guyannensis</i>	Echimyidae	Octodontoidea	T	fruta-hoja	16

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura (Tfv; volumen de relleno de textura) y para la heterogeneidad de complejidad (HASfc4, HASfc9, HASfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tabla 5.12).

El MANOVA detecta diferencias entre las categorías alimentarias y entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 5.13a). Los ANOVAs muestran que la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno de la textura (Tfv) difieren significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.13b). Los ANOVAs confirman que se detecta diferencia de complejidad (Asfc) entre los taxones dentro la misma categoría alimentaria.

Las comparaciones por pares no detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.13c).

- La categoría "fruta-hoja" se caracteriza por texturas de microdesgaste diferentes significativamente de las texturas de las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto" por los parámetros de complejidad (Asfc) y volumen de relleno de la textura (Tfv). De hecho, las texturas de microdesgaste de la categoría "fruta-hoja" son menos complejas y presentan valores de volumen de relleno de la textura más bajos que las demás categorías.

- No se detectan diferencias entre las categorías "fruta-insecto" y "fruta-semilla".

- Las pruebas post hoc (Tabla 5.13d) muestran que, dentro de la categoría "fruta-semilla", existe una diferencia marginal en los valores de complejidad entre *M. didelphoides* y *D. leporina*. De hecho, *M. didelphoides* presenta texturas de microdesgaste más complejas que los de *D. leporina*. Se nota que ambos taxones presentan desviaciones estándar de la complejidad (Asfc) más importantes que los desvíos estándar calculados en *M. acouchy*. No hay diferencia entre *Dasyprocta leporina* y *Myoprocta acouchy*.

- No se detecta ninguna diferencia entre *Proechimys cuvieri* y *Mesomys hispidus* dentro de la categoría "fruta-insecto". Tampoco se detecta diferencia entre *Proechimys guyannensis* y *Echimyus chrysurus* dentro de la categoría "fruta-hoja".

Tabla 5.12: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de la Guayana Francesa agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-insecto	53	2.40	1.65	2.15	3.82	3.76	1.48	488.89	273.93	567.61
<i>Mesomys hispidus</i>	21	2.83	2.19	2.27	4.12	4.16	1.76	647.67	502.21	620.71
<i>Proechimys cuvieri</i>	32	2.11	1.12	2.06	3.62	3.65	1.26	384.70	139.04	513.40
fruta-hoja	20	0.76	0.59	0.56	4.39	4.57	2.15	168.09	2.08	372.84
<i>Echimys chrysurus</i>	4	1.21	1.00	0.75	4.84	4.68	1.57	136.97	39.43	222.92
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.65	0.51	0.47	4.28	4.57	2.30	175.88	0	407.21
fruta-semilla	14	2.09	1.83	1.50	4.26	3.31	2.98	593.52	205.45	818.32
<i>Dasyprocta leporina</i>	5	1.34	0.76	1.23	2.76	2.13	1.99	437.46	211.67	603.04
<i>Makalata didelphoides</i>	6	3.09	2.77	1.57	4.52	4.52	3.16	504.97	429.57	457.20
<i>Myoprocta acouchy</i>	3	1.32	1.48	0.39	6.23	5.51	3.61	1030.70	120.36	1652.81
	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-insecto	53	0.38	0.35	0.19	0.49	0.39	0.31	0.52	0.45	0.28
<i>Mesomys hispidus</i>	21	0.39	0.38	0.15	0.43	0.41	0.15	0.49	0.45	0.17
<i>Proechimys cuvieri</i>	32	0.37	0.32	0.21	0.52	0.39	0.38	0.54	0.43	0.33
fruta-hoja	20	0.41	0.35	0.19	0.54	0.39	0.40	0.58	0.45	0.39
<i>Echimys chrysurus</i>	4	0.30	0.33	0.12	0.55	0.52	0.28	0.62	0.51	0.38
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.43	0.37	0.20	0.53	0.39	0.43	0.57	0.45	0.40
fruta-semilla	14	0.38	0.34	0.18	0.47	0.39	0.32	0.51	0.44	0.26
<i>Dasyprocta leporina</i>	5	0.26	0.24	0.09	0.29	0.27	0.10	0.34	0.33	0.09
<i>Makalata didelphoides</i>	6	0.47	0.35	0.22	0.66	0.52	0.42	0.63	0.51	0.34
<i>Myoprocta acouchy</i>	3	0.40	0.41	0.09	0.39	0.37	0.06	0.56	0.53	0.18

- La comparación por pares entre taxones revela que si no se observa diferencia entre las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto", *M. hispidus* tiene texturas de microdesgaste marginalmente más complejas (Asfc) que las texturas de *D. leporina*.

Discusión

La ecoregión del Bosque húmedo de las Guayanas presenta una vegetación estratificada de bosque húmedo tropical y una estacionalidad variable dependiendo principalmente de la proximidad de la costa. La mayoría de las especies estudiadas es exclusivamente del bosque o de áreas adyacentes al bosque (p. ej., *Proechimys cuvieri*; Lambert et al. 2006; Patton & Leite 2015). El DMTA detecta diferencias entre las especies correspondientes a su dieta pero no entre todas las categorías dietarias.

En un mismo ambiente existen diferencias entre los taxones que comparten una misma base de dieta: los frutos. Dependiendo de los elementos que completan la dieta (hojas, semillas o insectos), las texturas de microdesgaste no son las mismas (Tabla 5.13). La ausencia de diferencia entre "fruta-semilla" y "fruta-insecto" puede explicarse por la alta variabilidad de las propiedades físicas tanto de los insectos (Strait 1993) como de los frutos, y el consumo diferencial de las distintas partes por parte de cada especie. Por cierto, bajo la denominación "frutos" existe una gran diversidad de morfologías (ver p. ej., Janson 1983) y varios elementos diferentes dentro del mismo fruto (exocarpio, pulpa, nueces, semillas, etc.). Así, las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto" se superponen de tal modo que no se distinguen diferencias de parámetros de DMTA.

La categoría "fruta-hoja" se caracteriza por texturas poco complejas asociadas a bajos valores de volumen de relleno de la textura, lo que corresponde al consumo de elementos poco duros que no gastan el esmalte en profundidad. Ciertos estudios mostraron que varias especies de *Proechimys* consumen semillas milimétricas pero que no las mastican (Guillotín 1982; Adler & Kestell 1998). Las semillas salen del sistema digestivo intactas. Este tipo de comportamiento explica cómo tales consumidores de frutos presentan texturas de microdesgaste de consumidores de materiales blandos. Los fitolitos contenidos en las hojas de plantas dicotiledóneas gastan el esmalte por abrasión (Lucas 2004), sin atacar el esmalte en profundidad. Además, *P. guyannensis* consume

Tabla 5.13: Resultados de los (a) MANOVA y (b) ANOVA con los datos de los especímenes de la Guayana Francesa luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). Resultados de las comparaciones post hoc por pares de las categorías (c) y de los taxones (d). Las letras regulares indican las pruebas LSD de Fischer y en negrita indican cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas (a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox	Valor p
Dieta	2	0.33	2.50	0.005
Dieta x Taxón	4	0.45	1.65	0.030
Residuos	80			

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	2	14.79	7.40	13.27	<0.001
Dieta x Taxón	4	7.26	1.82	3.26	0.016
Residuos	80	44.57	0.56		
epLsar(x10³)					
Dieta	2	1.39	0.70	0.45	0.638
Dieta x Taxón	4	10.38	2.59	1.68	0.162
Residuos	80	123.30	1.54		
HAsfc4					
Dieta	2	0.04	0.02	0.23	0.793
Dieta x Taxón	4	0.55	0.14	1.50	0.209
Residuos	80	7.31	0.09		
HAsfc9					
Dieta	2	0.30	0.15	0.35	0.703
Dieta x Taxón	4	2.04	0.51	1.22	0.307
Residuos	80	33.32	0.42		
HAsfc16					
Dieta	2	0.25	0.13	0.34	0.711
Dieta x Taxón	4	1.56	0.39	1.07	0.375
Residuos	80	29.14	0.36		
Tfv					
Dieta	2	354.01	177	11.75	<0.001
Dieta x Taxón	4	63.28	15.82	1.05	0.387
Residuos	80	1205.27	15.07		

(c)	fruta-insecto	fruta-hoja
fruta-hoja	Asfc, Tfv	
fruta-semilla		Asfc, Tfv

(d)	<i>Dasyprocta leporina</i>	<i>Echimys chrysurus</i>	<i>Makalata didelphoides</i>	<i>Mesomys hispidus</i>	<i>Myoprocta acouchy</i>	<i>Proechimys cuvieri</i>
<i>Echimys chrysurus</i>						
<i>Makalata didelphoides</i>	Asfc					
<i>Mesomys hispidus</i>	Asfc	Tfv				
<i>Myoprocta acouchy</i>						
<i>Proechimys cuvieri</i>						
<i>Proechimys guyannensis</i>	Tfv		Asfc, Tfv	Asfc, Tfv	Tfv	Asfc, Tfv

hongos (AMF) cuyas propiedades físicas se acercan de las propiedades de las hojas (Mangan & Adler 1999; Robinet et al. 2020, 2022).

Las texturas de microdesgaste presentan diferencias dentro la categoría "fruta-semilla" pero no entre las especies dentro las categorías "fruta-hoja" y "fruta-insecto". La complejidad (Asfc) de las texturas de microdesgaste es diferente entre *M. didelphoides* y *D. leporina* (Tabla 5.13d). No se detectan de manera estadísticamente significativa diferencias entre *M. didelphoides* y *M. acouchy*, posiblemente debido a que en este estudio *M. acouchy* está representado solo por tres especímenes. Los valores de complejidad de *D. leporina* y *M. acouchy* son cercanos (Tabla 5.12). La diferencia de complejidad que se observa dentro de los consumidores de frutos y de semillas parece darse entre los taxones terrestres (agutí y acouchy) y el taxón arborícola (*Makalata*). Dado que la dieta de *M. didelphoides* consiste en frutos y semillas no maduros (Feer et al. 2001), la diferencia entre *M. didelphoides* y *D. leporina* indica que los frutos maduros consumidos en los árboles (Charles-Dominique et al. 1981) tienen propiedades físicas diferentes, siendo más duros y resistentes, que los frutos caídos en el suelo del bosque (Feer et al. 2001). Esto es una prueba de que las diferencias de las propiedades físicas de un mismo tipo de recursos pueden ser detectadas por análisis de microdesgaste. Más allá de esto, la complejidad de las texturas de microdesgaste de las formas arborícolas parece ser más alta que en los taxones terrestres dentro una misma categoría (Tabla 5.12). Lo que se observa dentro de la categoría "fruta-semilla" se observa también (aunque no sea sostenido de forma estadística) entre la especie terrestre *P. guyannensis* y la especie arborícola *E. chrysurus* dentro de la categoría "fruta-hoja". Tal diferencia no existe en la categoría "fruta-insecto", lo que podría indicar la prevalencia de los insectos respecto a los frutos en la dieta de estos taxones. Los altos valores de desvío estándar de la complejidad de *P. cuvieri* y *M. hispidus* indican la presencia de elementos de dureza y robustez diversa dentro de la dieta. Esto podría confirmar una alta proporción de insectos en la dieta.

La segregación alimentaria es detectada parcialmente por DMTA dado que no se detecta diferencia en los parámetros de textura de microdesgaste entre los consumidores de "fruta-semilla" y de "fruta-insecto". Así, cuando se consideran agrupados en categorías *M. didelphoides*, *D. leporina*, *M. acouchy*, *M. hispidus* y *P. cuvieri*, no se diferencian por el microdesgaste. Cuando estos taxones son comparados directamente entre ellos *M. hispidus* se diferencia de *D. leporina* y *P. cuvieri* se diferencia de *M. acouchy*. Las diferencias detectadas por DMTA pueden explicarse, en parte, por

segregación en las preferencias de sustratos. Sin embargo, los taxones arborícolas *M. didelphoides* y *M. hispidus* no difieren por su textura de microdesgaste, así como dentro de los taxones terrestres, *P. cuvieri* no difiere de *D. leporina*. La comparación de las masas corporales promedio permite revelar una parte de la segregación ecológica, dado que la explotación de los recursos depende del tamaño (Bowers & Brown 1982). Así la segregación ecológica entre *D. leporina* (cerca 4 kg; Álvarez et al. 2017) y *P. cuvieri* (322.9 g; Álvarez et al. 2017) se evidencia a través de la diferencia de masa corporal. *Myoprocta acouchy* (cerca 1 kg; Álvarez et al. 2017) y *D. leporina* también se diferencian claramente por este factor. De la misma forma, *M. hispidus* (180 g; Álvarez et al. 2017) y *M. didelphoides* (348.7 g; Álvarez et al. 2017) tienen masas corporales relativamente distintas que sugieren una explotación diferencial de los recursos.

En el Bosque húmedo de las Guayanas, la diversidad de dietas no puede ser detectada completamente por el análisis de la textura del microdesgaste. La segregación trófica es invisibilizada parcialmente y debe complementarse teniendo en cuenta los factores de masa corporal y hábitos para entender el uso de recursos entre los numerosos taxones que coexisten en esta ecoregión.

5.5. Pampa húmeda - provincia de Buenos Aires

Se estudiaron 84 especímenes de caviomorfos silvestres de la provincia de Buenos Aires (Argentina; Apéndice 5.5) alojados en las colecciones de mastozoología del Museo de La Plata (MLP-Ma; 68 especímenes) y del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-Ma; 16 especímenes). La muestra representa ocho especies coexistentes divididas en cuatro categorías alimentarias: "pasto-semilla", "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "fruta-hoja" (Tabla 5.14). La provincia de Buenos Aires está totalmente incluida en la ecoregión de la Pampa húmeda (Fig. 2.1), con excepción del extremo sur de la provincia que pertenece a la ecoregión del Espinal (Fig. 2.1). Todos los especímenes provienen de la ecoregión Pampa húmeda.

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura fina (Tfv) y

para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tablas 5.15 y 5.16).

El MANOVA detectó diferencias entre las categorías alimentaria pero no entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 5.17a). Los ANOVAs mostraron que la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno de la textura (Tfv) difieren significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.17b).

Las comparaciones por pares no detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.17c).

- La categoría "fruta-hoja" difiere significativamente de "pasto-hoja" por texturas de microdesgaste menos complejas (Asfc), asociadas a valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) más bajos. Las texturas de microdesgaste de la categoría "fruta-hoja" también son significativamente menos complejas (Asfc) que las texturas de las categorías "pasto-raíz" y "pasto-semilla".

- No se detecta ninguna diferencia entre las categorías "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "pasto-raíz" en la muestra de la Pampa Húmeda.

Los ANOVAs confirman que no se detecta diferencia entre los taxones dentro la misma categoría alimentaria (Tabla 5.17b).

Discusión

La ecoregión de la Pampa húmeda se encuentra cubierta de pastizales que permanecen húmedos a lo largo de todo año, aunque existe una estacionalidad marcada. El ambiente es principalmente abierto con grandes extensiones de pasto y parcelas de vegetación semiacuática y acuática. El DMTA detectó diferencias entre las especies correspondientes a su dieta, pero no entre todas las categorías dietarias.

Myocastor coypus, que representa la categoría "fruta-hoja", tiene los parámetros de la textura del microdesgaste del modelo general, o sea: una baja complejidad (Asfc) asociada a bajos valores de volumen de relleno de las texturas (Tfv) que reflejan el consumo de elementos relativamente blandos, a veces robustos pero que no marcan el esmalte en profundidad. La anisotropía observada es variable pero relativamente alta, como consecuencia del consumo de hojas de plantas asociadas al ambiente acuático.

Tabla 5.14: Taxones estudiados de la ecoregión de la Pampa húmeda. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Cavia aperea</i>	Caviidae	Cavioidea	T	pasto-semilla	18
<i>Ctenomys australis</i>	Ctenomyidae	Octodontoidea	S	pasto-raíz	6
<i>Ctenomys talarum</i>	Ctenomyidae	Octodontoidea	S	pasto-raíz	21
<i>Galea leucoblephara</i>	Caviidae	Cavioidea	T	pasto-hoja	10
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Caviidae	Cavioidea	S-A	pasto-semilla	2
<i>Lagostomus maximus</i>	Chinchillidae	Chinchilloidea	F	pasto-hoja	7
<i>Microcavia australis</i>	Caviidae	Cavioidea	S-F	pasto-hoja	4
<i>Myocastor coypus</i>	Echimyidae	Octodontoidea	S-A	fruta-hoja	16

Tabla 5.15: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (Asfc: complejidad, epLsar: anisotropía y Tfv: volumen de relleno de la textura) para cada taxón de la muestra de la Pampa húmeda agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-hoja	16	1.01	0.60	1.05	4.13	3.47	2.71	626.72	437.87	711.67
<i>Myocastor coypus</i>	16	1.01	0.60	1.05	4.13	3.47	2.71	626.72	437.87	711.67
pasto-hoja	23	1.90	1.61	1.42	3.07	2.53	1.65	1131.09	1041.77	580.60
<i>Galea leucoblephara</i>	10	1.35	1.49	0.49	3.66	3.41	1.90	1045.09	991.96	533.78
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	2	2.25	2.25	0.09	3.87	3.87	0.23	1172.51	1172.51	155.55
<i>Lagostomus maximus</i>	7	2.67	1.67	2.27	2.20	1.33	1.32	1105.21	983.66	683.95
<i>Microcavia australis</i>	4	1.74	1.34	1.09	2.70	2.49	1.45	1370.69	1118.55	754.83
pasto- raíz	27	1.65	1.58	0.90	2.48	2.53	1.10	918.02	589.37	884.33
<i>Ctenomys australis</i>	6	1.80	1.46	1.47	2.37	2.23	0.98	1194.64	774.06	1277.15
<i>Ctenomys talarum</i>	21	1.61	1.58	0.71	2.52	2.53	1.15	838.99	510.51	761.16
pasto-semilla	18	2.20	2.21	1.20	2.25	2.28	1.05	1054.68	944.23	761.24
<i>Cavia aperea</i>	18	2.20	2.21	1.20	2.25	2.28	1.05	1054.68	944.23	761.24

Tabla 5.16: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (HAsfc4, 9 y 16: heterogeneidad de complejidad calculada desde 4, 9 y 16 subsuperficies) para cada taxón de la muestra de la Pampa húmeda agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	HAsfc4				HAsfc9			HAsfc16		
	N	m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-hoja	16	0.34	0.31	0.11	0.38	0.35	0.15	0.44	0.46	0.16
<i>Myocastor coypus</i>	16	0.34	0.31	0.11	0.38	0.35	0.15	0.44	0.46	0.16
pasto-hoja	23	0.32	0.29	0.14	0.46	0.41	0.21	0.45	0.43	0.17
<i>Galea leucoblephara</i>	10	0.36	0.34	0.16	0.52	0.45	0.26	0.50	0.48	0.19
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	2	0.26	0.26	0.20	0.31	0.31	0.15	0.34	0.34	0.21
<i>Lagostomus maximus</i>	7	0.27	0.27	0.11	0.40	0.39	0.17	0.44	0.39	0.19
<i>Microcavia australis</i>	4	0.32	0.29	0.08	0.49	0.45	0.19	0.41	0.41	0.07
pasto- raíz	27	0.40	0.40	0.14	0.54	0.45	0.24	0.54	0.51	0.21
<i>Ctenomys australis</i>	6	0.40	0.38	0.16	0.56	0.49	0.35	0.52	0.46	0.24
<i>Ctenomys talarum</i>	21	0.39	0.40	0.14	0.53	0.45	0.21	0.55	0.53	0.21
pasto-semilla	18	0.36	0.31	0.17	0.48	0.42	0.23	0.50	0.46	0.25
<i>Cavia aperea</i>	18	0.36	0.31	0.17	0.48	0.42	0.23	0.50	0.46	0.25

Tabla 5.17: Resultados de los (a) MANOVA y (b) ANOVA con los datos de los especímenes de la Pampa húmeda luego de la transformación de Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). (c) Resultados de las comparaciones post hoc por pares. Las letras regulares indican las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas (a valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox	Valor p
Dieta	3	0.47	2.25	0.003
Dieta x Taxón	4	0.23	0.75	0.792
Residuos	76			

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	3	9.28	3.09	6.86	<0.001
Dieta x Taxón	4	1.01	0.25	0.56	0.694
Residuos	76	34.28	0.45		
epLsar(x10³)					
Dieta	3	4.31	1.44	2.27	0.087
Dieta x Taxón	4	3.42	0.86	1.35	0.259
Residuos	76	48.14	0.63		
HAsfc4					
Dieta	3	0.30	0.10	1.30	0.280
Dieta x Taxón	4	0.26	0.06	0.84	0.506
Residuos	76	5.85	0.08		
HAsfc9					
Dieta	3	1.16	0.39	1.85	0.145
Dieta x Taxón	4	0.59	0.15	0.71	0.589
Residuos	76	15.90	0.21		
HAsfc16					
Dieta	3	0.51	0.17	1.09	0.357
Dieta x Taxón	4	0.42	0.11	0.67	0.614
Residuos	76	11.89	0.16		
Tfv					
Dieta	3	1011.70	337.23	3.04	0.034
Dieta x Taxón	4	82.40	20.61	0.19	0.945
Residuos	76	8442.60	111.09		

(c)	fruta-hoja	pasto-hoja	pasto- raíz
pasto-hoja	Asfc, Tfv		
pasto- raíz	Asfc		
pasto-semilla	Asfc		

Myocastor es conocido por ser un depredador oportunista de caracoles y otros moluscos (Eisenberg 1989). La textura del microdesgaste de los molares no permite detectar un consumo de elementos duros como pueden ser las conchas de los moluscos. Sin embargo, si *M. coypus* rompe dichas conchas con sus incisivos, el impacto del elemento duro debería aparecer en el esmalte de los incisivos y no el esmalte de los molares. Dependiendo del tipo de concha y su espesor, dado que una concha es un objeto duro "vacío" (el contenido no sostiene la concha, a diferencia de una nuez o una semilla), es posible también que el movimiento de ruptura de la concha no se haga con toda la fuerza de los músculos masticatorios y de hecho, que el esmalte no se gaste tanto como si fuese un objeto duro "lleno" (de tipo semilla, nuez, etc.). Es posible también que este comportamiento depredador de *M. coypus* observado (Eisenberg 1989) sea algo puntual. Los estudios más recientes sobre la composición de su dieta se enfocan exclusivamente en detallar las especies de plantas consumidas y no mencionan el consumo de otros elementos, ya que dichos estudios no se basan sobre la observación etológica de los individuos sino en el contenido de los heces (Borgna et al. 2000; Colares et al. 2010).

Las especies de las categorías "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "pasto-raíz" se caracterizan por texturas de microdesgaste más complejas que las texturas de la categoría "fruta-hoja". La anisotropía es relativamente baja en las tres categorías, lo que indicaría una dieta no solamente conformada por hojas de pasto. En la Pampa húmeda, estas tres categorías no se diferencian a través del análisis de microdesgaste. Es difícil separar "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "pasto-raíz" en el modelo general. Solo se distinguen significativamente la categoría "pasto-hoja" de la categoría "pasto-raíz" por la complejidad. Las diferencias detectadas en el modelo general entre estas dos categorías son marginales y están dadas por la heterogeneidad de complejidad y el volumen de relleno de la textura (ver Cap. IV). Esto indicaría que la ausencia de diferencia depende también del ambiente de la ecoregión Pampa húmeda. Esta ecoregión se caracteriza por sus grandes extensiones de pasto y su humedad. De hecho, es posible también que los especímenes colectados en esta ecoregión tengan una proporción todavía más alta de pasto en su dieta respecto a especímenes de otras ecorregiones [p. ej., *H. hydrochaeris* de la pampa argentina vs. de los llanos venezolanos; respectivamente Quintana et al. (1994, 1998) y Herrera & Macdonald (1989)]. Los taxones estudiados quizás no tuvieron que consumir los elementos secundarios conocidos de su dieta (ver Cap. II). Esto podría ser por falta de disponibilidad de dichos elementos secundarios o falta de necesidad complementar el

aporte nutritivo en caso de baja disponibilidad en pasto. Si estos taxones no consumen los elementos secundarios de su dieta entonces el desgaste causado por el pasto será lo más detectado en el microdesgaste. Aquí, en el caso de la Pampa húmeda, un ambiente en cual el recurso "pasto" es virtualmente ilimitado, con una humedad constante a lo largo del año (o sea, que no cambia las propiedades físicas del pasto consumido), las pocas diferencias que se distinguen en el modelo general desaparecen.

Un resultado interesante obtenido para la Pampa húmeda es la ausencia de diferencia de texturas de microdesgaste entre taxones dentro de la misma categoría. En el modelo general (ver Cap. IV), dentro la categoría "pasto-hoja" se detectan diferencias de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies terrestres (aquí *G. leucoblephara*), semifosoriales (*M. australis*) y semi-acuática (*H. hydrochaeris*). Estas tres especies se encuentran en otras ecorregiones. Por ejemplo, *G. leucoblephara* y *M. australis* están representadas por especímenes colectados también en el Chaco seco y el Alto Monte respectivamente (ver más adelante en este capítulo). Estas dos ecorregiones se caracterizan por condiciones ambientales más áridas, que se asocian a una disponibilidad en recursos alimentarios reducida. La ausencia de diferencia entre *G. leucoblephara* y *M. australis* en la Pampa húmeda, asociada con la detección de una diferencia en el modelo general indica que si las dietas de estas dos especies son similares en una ecoregión teniendo una abundancia de recursos, las poblaciones de *G. leucoblephara* del Chaco seco y de *M. australis* del Alto Monte deben diferenciarse mucho. Esta observación confirma que algunas especies de caviomorfos adaptan su comportamiento dietario (p. ej., esfuerzo de selección, flexibilidad de la especialización) a las variaciones ambientales en respuesta a la disponibilidad en recursos y/o las necesidades energéticas (Campos et al. 2001b; Sassi et al. 2011).

La segregación ecológica de las especies de la Pampa Húmeda basada en la dieta no se detecta totalmente por el análisis de textura del microdesgaste. Siete especies no presentan texturas de microdesgaste diferente, aunque se conocen variaciones entre sus dietas a través varios estudios de observación y etología (Capítulo II). Sin embargo, más allá de la dieta, tres factores parecen ser responsable de la segregación ecológica de estos taxones:

(1) la masa corporal.

Las siete especies tienen masas muy distintas. Así, se distinguen las especies de masas altas como *H. hydrochaeris* (alrededor de 52 kg; Álvarez et al.

2017) y *L. maximus* (alrededor de 4.8 kg; Álvarez et al. 2017) de las especies de masas intermedias como *C. aperea* (552.2 g; Álvarez et al. 2017), que tiene una masa todavía más alta que *G. leucoblephara* (393.2 g; Álvarez et al. 2017), *C. australis* (357.8 g; Álvarez et al. 2017) y *M. australis* (285.1 g; Álvarez et al. 2017). *Ctenomys talarum* (126.8 g; Álvarez et al. 2017) se caracteriza por una masa muy baja. En resumen, *G. leucoblephara*, *C. australis* y, en menor medida, *M. australis*, tienen masas similares.

(2) las preferencias de sustrato.

Los taxones de la muestra de la Pampa húmeda presentan una gran diversidad de hábitos: semiacuático en el caso de *H. hydrochaeris*, subterráneo en el caso de las dos especies de *Ctenomys*, fosorial en *L. maximus*, semifosorial en *M. australis* y terrestre en *G. leucoblephara* y *C. aperea*.

(3) la ocupación del espacio y diferentes hábitats (microhábitats).

Las distribuciones de las dos especies de *Ctenomys* no se superponen. De hecho, *C. australis* y *C. talarum* viven en dos partes diferentes de la Pampa húmeda, en el cordón de dunas en el caso de *C. australis* (Comparatore et al. 1992) y lugares más alejados de la costa en el caso de *C. talarum* (Bidau 2015). Del mismo modo, especies como *G. leucoblephara* y *M. australis* están asociadas a ambientes generalmente un poco más secos, o con menos cobertura vegetal, mientras que *C. aperea* vive en las extensiones cubiertas de pasto, y *H. hydrochaeris* se encuentra asociado a la presencia de cuerpos de agua (Eisenberg & Redford 1999).

El análisis de la textura del microdesgaste no es muy eficiente en el contexto de la Pampa húmeda para distinguir los diferentes tipos de dietas teniendo varios elementos en común. En tal caso, la segregación ecológica se observa únicamente a través de la masa corporal y de los diferentes modos de vida.

5.6. Alto Monte (Monte argentino)

Se estudiaron 63 especímenes de caviomorfos silvestres de las provincias de San Juan, La Rioja, Catamarca y Salta (Argentina; Apéndice 5.6) depositados en la colección de mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-Ma; 36 especímenes) y en la colección de mastozoología del Instituto Miguel Lillo (CML; 27 especímenes). La muestra representa siete especies coexistentes divididas en cuatro categorías alimentarias: "fruta-semilla", "hoja", "pasto-raíz" y "pasto-hoja" (Tabla 5.18). La ecoregión del Alto Monte se extiende en las provincias argentinas mencionadas. Los especímenes estudiados fueron colectados en la ecoregión del Alto Monte (Fig. 2.1).

Tabla 5.18: Taxones estudiados de la ecoregión del Alto Monte. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Ctenomys fulvus</i>	Ctenomyidae	Octodontoidea	S	pasto-raíz	11
<i>Ctenomys saltarius</i>	Ctenomyidae	Octodontoidea	S	pasto-raíz	7
<i>Dolichotis patagonum</i>	Caviidae	Cavioidea	T	fruta-semilla	6
<i>Lagidium viscacia</i>	Chinchillidae	Chinchilloidea	SAX	pasto-hoja	13
<i>Microcavia australis</i>	Caviidae	Cavioidea	S-F	pasto-hoja	18
<i>Octomys mimax</i>	Octodontidae	Octodontoidea	SAX	fruta-semilla	5
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	Octodontidae	Octodontoidea	F	hoja	3

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura fina (Tfv) y para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tablas 5.19).

El MANOVA detectó diferencias entre las categorías alimentaria y entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 5.20a). Los ANOVAs mostraron que la complejidad (Asfc) es significativamente diferente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.20b).

Las comparaciones por pares no detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias (Tabla 5.20c).

- El análisis de microdesgaste detectó una diferencia entre "fruta-semilla" y las demás categorías. Así, la categoría "fruta-semilla" presenta texturas significativamente menos complejas que las texturas de las categorías "pasto-raíz" y "pasto-hoja", y marginalmente menos complejas que las texturas de la categoría "hoja".

- No se detectó diferencia entre las categorías "hoja", "pasto-raíz" y "pasto-hoja".

Los ANOVAs detectaron una diferencia de complejidad (Asfc) entre los taxones dentro la de misma categoría alimentaria (Tabla 5.20b).

- No se detecta diferencia dentro las categorías "fruta-semilla" y "pasto-raíz" (Tabla 5.20d).

- Las texturas de microdesgaste presentaron diferencias dentro de la categoría "pasto-hoja" entre *L. viscacia* y *M. australis*. *Microcavia australis* tiene texturas de microdesgaste más complejas que las de *L. viscacia* (Tabla 5.20d).

- Cuando los taxones son comparados por pares (Tabla 5.20d), *D. patagonum* presenta texturas de microdesgaste menos complejas que todos los demás taxones excepto *O. mimax* y las texturas de microdesgaste de *M. australis* son más complejas que las de todos los demás taxones excepto el consumidor de hojas *P. aureus*.

- Aunque no sea significativo desde un punto de vista estadístico, *P. aureus* tiene altos valores de anisotropía.

Discusión

La ecoregión del Alto Monte es muy árida. Es un desierto de matorral cálido a veces muy abierto sujeto a una fuerte estacionalidad que condiciona la disponibilidad de varias especies vegetales (ver Cap. II). El DMTA detecta pocas diferencias entre las dietas.

La categoría "fruta-semilla" se caracteriza por texturas de baja complejidad que se diferencian de las demás categorías. Las texturas observadas corresponden a una dieta menos abrasiva y menos dura que las partes de plantas consumidas por las otras especies. Más precisamente, *D. patagonum* (Campos et al. 2001a), como *O. mimax* (Sobrero et al. 2010), consume los frutos de *Prosopis* sp. (frijol). De hecho, no se detecta ninguna diferencia de textura de microdesgastes entre estas dos especies.

Tabla 5.19: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Alto Monte agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	11	1.17	1.20	0.56	3.49	3.54	1.56	1016.49	1236.84	473.47
<i>Dolichotis patagonum</i>	6	1.00	0.90	0.59	3.15	3.48	1.14	1003.03	931.78	523.21
<i>Octomys mimax</i>	5	1.38	1.33	0.50	3.91	4.94	2.02	1032.64	1236.84	466.53
pasto-hoja	31	3.24	2.73	1.64	2.45	2.50	1.33	1631.11	1473.42	882.93
<i>Lagidium viscacia</i>	13	2.11	2.29	0.77	2.04	1.62	1.22	1253.44	1124.78	952.86
<i>Microcavia australis</i>	18	4.05	3.92	1.62	2.74	2.88	1.37	1903.87	1909.22	739.56
pasto-raíz	18	2.61	2.10	1.83	2.55	2.30	1.39	1586.86	1230.61	1068.24
<i>Ctenomys fulvus</i>	11	2.69	1.91	1.98	2.66	2.02	1.71	1647.74	1303.25	801.95
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	2.49	2.29	1.71	2.37	2.39	0.74	1491.20	767.84	1464.19
hoja	3	2.47	2.63	0.33	3.88	4.02	0.26	1520.46	1485.87	695.85
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	3	2.47	2.63	0.33	3.88	4.02	0.26	1520.46	1485.87	695.85

	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-semilla	11	0.27	0.25	0.14	0.33	0.33	0.10	0.40	0.37	0.11
<i>Dolichotis patagonum</i>	6	0.21	0.21	0.10	0.29	0.30	0.07	0.37	0.35	0.11
<i>Octomys mimax</i>	5	0.36	0.31	0.15	0.38	0.36	0.12	0.44	0.38	0.12
pasto-hoja	31	0.34	0.35	0.12	0.45	0.42	0.24	0.48	0.45	0.15
<i>Lagidium viscacia</i>	13	0.34	0.32	0.11	0.40	0.42	0.15	0.47	0.47	0.11
<i>Microcavia australis</i>	18	0.34	0.36	0.14	0.48	0.42	0.28	0.49	0.45	0.18
pasto-raíz	18	0.40	0.37	0.16	0.54	0.50	0.31	0.54	0.48	0.23
<i>Ctenomys fulvus</i>	11	0.37	0.35	0.14	0.53	0.47	0.27	0.51	0.40	0.21
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	0.45	0.43	0.19	0.56	0.52	0.40	0.58	0.57	0.27
hoja	3	0.45	0.50	0.13	0.46	0.40	0.13	0.65	0.64	0.06
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	3	0.45	0.50	0.13	0.46	0.40	0.13	0.65	0.64	0.06

Tabla 5.20: Resultados de (a) MANOVA y (b) ANOVA en los datos de los especímenes del Alto Monte luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). Resultados de las comparaciones post hoc por pares de las categorías (c) y de los taxones (d). Las letras regulares indican las pruebas LSD de Fischer y en negritas cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas (p valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox	Valor p	
Dieta	3	0.64	2.42	0.002	
Dieta x Taxón	3	0.43	1.49	0.100	
Residuos	56				

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	3	10.39	3.46	8.39	<0.001
Dieta x Taxón	3	5.59	1.86	4.52	0.007
Residuos	56	23.11	0.41		
epLsar(x10³)					
Dieta	3	6.09	2.03	2.37	0.080
Dieta x Taxón	3	2.09	0.70	0.81	0.492
Residuos	56	47.90	0.86		
HAsfc4					
Dieta	3	0.21	0.07	2.57	0.064
Dieta x Taxón	3	0.13	0.04	1.56	0.210
Residuos	56	1.54	0.03		
HAsfc9					
Dieta	3	0.90	0.30	1.33	0.273
Dieta x Taxón	3	0.23	0.08	0.33	0.801
Residuos	56	12.66	0.23		
HAsfc16					
Dieta	3	0.58	0.19	2.17	0.102
Dieta x Taxón	3	0.11	0.04	0.39	0.757
Residuos	56	4.97	0.09		
Tfv					
Dieta	3	1848.9	616.31	1.20	0.319
Dieta x Taxón	3	3320.5	1106.82	2.15	0.104
Residuos	56	28787.4	514.06		

(c)	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto- raíz
pasto-hoja	Asfc		
pasto- raíz	Asfc		
hoja	Asfc		

(d)	<i>Ctenomys fulvus</i>	<i>Ctenomys saltarius</i>	<i>Dolichotis patagonum</i>	<i>Lagidium viscacia</i>	<i>Microcavia australis</i>	<i>Octomys mimax</i>
<i>Ctenomys saltarius</i>						
<i>Dolichotis patagonum</i>	Asfc	Asfc				
<i>Lagidium viscacia</i>			Asfc			
<i>Microcavia australis</i>	Asfc	Asfc	Asfc	Asfc		
<i>Octomys mimax</i>					Asfc	
<i>Pipanaoctomys aureus</i>			Asfc			

Como en la ecoregión de la Pampa húmeda, varias categorías no se diferencian por las texturas de microdesgaste. Así, no se detecta diferencia entre "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "hoja". Respecto a la ausencia de diferencia entre las categorías "pasto-hoja" y "pasto-raíz", las hipótesis propuestas más arriba son mantenidas (ver *discusión* "Pampa Húmeda" en el mismo capítulo; Capítulo IV, *discusión* "De los consumidores de pasto *sensu lato*").

Las dietas de las especies en cuestión son muy similares y tienen varios elementos en común. *Lagidium viscacia* prefiere brotes y corteza más que plantas secas cuando las condiciones ambientales son desfavorables (Bernal 2016c; Wilson et al. 2016), pero en condiciones normales, puede consumir una gran variedad de plantas tanto de monocotiledóneas como dicotiledóneas.

La dieta de *P. aureus* es muy especializada en hojas de Chenopodiaceae (Verzi et al. 2015). Así lo refleja la baja variabilidad observada en las texturas de microdesgaste

entre los tres especímenes y la anisotropía más alta que las otras especies (aunque no de forma estadísticamente significativa), asociada al consumo de hojas.

Las dos especies de *Ctenomys* no presentan diferencias de textura de microdesgaste entre ellas, lo que es esperable dado que ambas especies consumen tanto partes aéreas como subterráneas de pastos y arbustos. Esta ausencia de selección respecto a las partes de las plantas consumidas tiende a aumentar la variabilidad intra-categoría ("pasto-raíz") y provocar superposiciones con las otras categorías.

Por último, *M. australis* se caracteriza por presentar texturas de microdesgaste que se diferencian de todas las otras especies, excepto de *P. aureus*. La dieta de *M. australis* del Monte fue específicamente estudiada (Campos et al. 2001b; Sassi et al. 2011). Estos autores mostraron que la dieta de *M. australis*, la cual incluye un alto porcentaje de dicotiledóneas, contiene más lignina (que reduce la digestibilidad; Robbins 1983) que la dieta de las otras especies de roedores simpátricos, como *L. viscacia* que incluye más pasto (Campos et al. 2001b). Dado que las plantas dicotiledóneas de ambientes áridos se desarrollan lentamente, fomentando la producción de lignina, celulosa y altas concentraciones en resina (Coley et al. 1985), estas plantas contienen elementos de la dieta que son más difíciles de procesar y marcan más el esmalte. Esto corresponde a lo que se observa en las texturas de *M. australis* del Monte, con altos valores de complejidad. Así, en esta ecoregión, *M. australis* tiene una dieta más similar a la categoría "hoja" que a la de "pasto-hoja".

La DMTA no detectó completamente el factor "dieta" en la segregación ecológica de las especies estudiadas del Monte. *Microcavia australis* y *D. patagonum* se diferencian de todas las demás especies por sus valores extremos opuestos de complejidad. Las dos especies de la categoría "pasto-hoja", *M. australis* y *L. viscacia*, se diferencian también por sus texturas de microdesgaste. Un factor de segregación es la masa corporal que distingue a las especies grandes, como *D. patagonum* (alrededor de 8 kg; Álvarez et al. 2017) y *L. viscacia* (alrededor de 1.8 kg; Álvarez et al. 2017) de las especies de tamaño intermedios, como las especies de *Ctenomys* (*C. saltarius*, 230 g; Álvarez et al. 2017; *C. fulvus*, 316.5 g; Álvarez et al. 2017) y de las especies más pequeñas, como *O. mimax* (111.7 g; Álvarez et al. 2017) y *P. aureus* (67-104 g; Patton et al. 2015).

5.7. Chaco Seco

Se estudiaron 27 especímenes de caviomorfos silvestres de las provincias de Salta, Formosa y Santiago del Estero (Argentina), depositados en la colección de mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-Ma; 15 especímenes) y en la colección de mastozoología del Instituto Miguel Lillo (CML; 12 especímenes) (Apéndice 5.7). La muestra representa tres especies coexistentes divididas en dos categorías alimentarias: "fruta-pasto" y "pasto-hoja" (Tabla 5.21).

La ecoregión del Chaco seco (Fig. 2.1) se extiende en las provincias argentinas mencionadas. Los especímenes estudiados fueron colectados en la ecoregión del Chaco seco.

Tabla 5.21: Taxones estudiados de la ecoregión del Chaco seco. Las letras siguen las abreviaturas (sección 2.1.2).

Taxón	Familia	Superfamilia	Hábitos	Dieta	N
<i>Dolichotis salinicola</i>	Caviidae	Cavioidea	T	fruta-pasto	12
<i>Galea leucoblephara</i>	Caviidae	Cavioidea	T	pasto-hoja	10
<i>Microcavia shiptoni</i>	Caviidae	Cavioidea	T	pasto-hoja	5

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura (Tfv; volumen de relleno de textura) y para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) para cada categoría alimentaria y para cada especie (Tabla 5.22).

El MANOVA detectó diferencias entre las categorías alimentarias y entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 5.23a). Los ANOVAs mostraron que la complejidad (Asfc) difiere significativamente entre las categorías alimentarias (Tabla 5.23b). También detectaron diferencias de anisotropía (epLsar) y heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) entre los taxones dentro de la misma categoría alimentaria (Tabla 5.23b).

Tabla 5.22: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Chaco seco agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	Asfc				epLsar (x10 ³)			Tfv		
	N	m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-pasto	12	1.51	1.23	0.63	2.41	2.41	1.38	1164.90	1043.84	643.65
<i>Dolichotis salinicola</i>	12	1.51	1.23	0.63	2.41	2.41	1.38	1164.90	1043.84	643.65
pasto-hoja	15	3.01	2.59	1.56	2.41	1.74	1.53	1316.25	1116.48	620.23
<i>Galea leucoblephara</i>	10	2.86	2.93	1.11	3.03	2.30	1.52	1192.85	1108.18	534.97
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	3.30	2.09	2.37	1.16	1.05	0.36	1563.07	1556.43	766.96

	HAsfc4				HAsfc9			HAsfc16		
	N	m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
fruta-pasto	12	0.35	0.31	0.14	0.37	0.32	0.14	0.40	0.37	0.14
<i>Dolichotis salinicola</i>	12	0.35	0.31	0.14	0.37	0.32	0.14	0.40	0.37	0.14
pasto-hoja	15	0.34	0.34	0.14	0.39	0.38	0.13	0.45	0.43	0.13
<i>Galea leucoblephara</i>	10	0.29	0.25	0.13	0.36	0.36	0.14	0.41	0.41	0.09
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	0.44	0.37	0.12	0.45	0.38	0.12	0.51	0.50	0.18

Tabla 5.23: Resultados de (a) MANOVA y (b) ANOVA en los datos de los especímenes del Chaco seco luego de la transformación Box-Cox entre categorías alimentarias (en negrita cuando son significativas a valor $p < 0.05$). (c) Resultados de las comparaciones post hoc por pares. Las letras regulares indican las pruebas LSD de Fischer y las negritas cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas (p valor $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Pillai	F aprox	Valor p
Dieta	1	0.42	2.31	0.046
Dieta x Taxón	1	0.42	2.28	0.049
Residuos	24			

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Dieta	1	1.68	1.68	9.81	0.005
Dieta x Taxón	1	0.01	0.01	0.06	0.804
Residuos	24	4.11	0.17		
epLsar (x10³)					
Dieta	1	0.01	0.01	0.02	0.888
Dieta x Taxón	1	2.66	2.66	9.82	0.004
Residuos	24	6.49	0.27		
HAsfc4					
Dieta	1	0.00	0.00	0.01	0.925
Dieta x Taxón	1	0.43	0.43	4.50	0.044
Residuos	24	2.31	0.10		
HAsfc9					
Dieta	1	0.01	0.01	0.14	0.710
Dieta x Taxón	1	0.12	0.12	1.58	0.220
Residuos	24	1.78	0.07		
HAsfc16					
Dieta	1	0.06	0.06	1.05	0.315
Dieta x Taxón	1	0.07	0.07	1.25	0.275
Residuos	24	1.40	0.06		
Tfv					
Dieta	1	1896	1896.20	0.32	0.577
Dieta x Taxón	1	6525	6525.20	1.10	0.305
Residuos	24	142343	5931		

(c)	<i>Dolichotis salinicola</i>	<i>Galea leucoblephara</i>
<i>Galea leucoblephara</i>	Asfc	
<i>Microcavia shiptoni</i>	Asfc, epLsar	epLsar, HAsfc4

Las comparaciones por pares detectaron diferencias entre todos los taxones (Tabla 5.23c).

- La categoría "fruta-pasto" se caracteriza por texturas de microdesgaste menos complejas (Asfc) que las texturas de la categoría "pasto-hoja".
- *Dolichotis salinicola* presenta una diferencia de complejidad (Asfc) significativa con *G. leucoblephara* y marginal con *M. shiptoni*, asociada con una diferencia marginal de anisotropía respecto a *M. shiptoni*. La anisotropía de las texturas de microdesgaste de *D. salinicola* es más alta que en *M. shiptoni*.
- *Galea leucoblephara* y *M. shiptoni* tienen texturas de microdesgaste de complejidades medias similares, pero *M. shiptoni* presenta una desvío estándar de la complejidad más alta que la de *G. leucoblephara*. Esto explica que la diferencia de complejidad con *D. salinicola* sea significativa en el caso de *G. leucoblephara* y solo marginal en el caso de *M. shiptoni*.
- *Microcavia shiptoni* se caracteriza por texturas de microdesgaste menos anisotrópicas (epLsar) que los demás taxones, con una diferencia significativa con *G. leucoblephara*, asociada a una heterogeneidad de complejidad (HASfc4) marginalmente más alta en *M. shiptoni* respecto a *G. leucoblephara*. No se detecta diferencia de heterogeneidad de complejidad entre *M. shiptoni* y *D. salinicola*.

Discusión

La ecoregión del Chaco seco es considerada como un desierto frío (Cabrera & Willing 1973) y se superpone con la provincia fitogeográfica del Chaco seco establecida por Cabrera (1976). La cobertura vegetal es heterogénea con parches de bosques, sabanas y extensiones de vegetación halófitas (Karlin et al. 1992), sujeta a una estacionalidad marcada (estación húmeda *versus* seca). El DMTA detectó diferencias entre y dentro de las categorías dietarias.

Las texturas de microdesgaste de *D. salinicola* corresponden a su dieta de frutos y en menor medida a las altas proporciones en herbáceas y pastos (Rosati & Bucher 1992, 1995). La baja anisotropía (epLsar) corresponde a la inclusión de varias partes de arbustos y herbáceas, y no refleja el consumo exclusivo de hojas o pasto. Los valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) indican que el esmalte está marcado con profundidad, lo que generalmente se asocia a elementos más duros. De hecho, los elementos duros tienden a gastar el esmalte con marcas más largas y profundas que los

elementos robustos que dejan mayor cantidad de marcas pero menos profundas. *Dolichotis salinicola* se ubica dentro del grupo "fruta-pasto", debido a su consumo de frutos, aunque los frutos no componen la mayor parte de su dieta. Su consumo de vegetación verde se divide entre herbáceas dicotiledóneas, monocotiledóneas (pastos), arbustos y corteza de dicotiledóneas. Sin embargo, en la ecoregión del Chaco seco, *D. salinicola* presenta diferencias con dos representantes de la categoría "pasto-hoja" (*M. shiptoni* y *G. leucoblephara*), lo que confirma que el consumo de frutos por parte de *D. salinicola*, aunque menor, es suficiente para que tenga texturas de microdesgaste dentario distintas.

Las dos especies de la categoría "pasto-hoja" se caracterizan por tener texturas de microdesgaste más complejas que las texturas de la categoría "fruta-pasto". Esto corresponde a una mayor proporción de pasto y plantas dicotiledóneas en la dieta. Diferencias de microdesgaste fueron detectadas entre *G. leucoblephara* y *M. shiptoni*. En la ecoregión árida del Monte, la otra especie de *Microcavia* (*M. australis*) presentó diferencias con otro representante de la categoría "pasto-hoja" (*L. viscaccia*). De hecho, en condiciones áridas, *Microcavia* tiene una propensión a consumir varias plantas dicotiledóneas de forma casi exclusiva cuando especies simpátricas, incluyendo *G. leucoblephara* (*G. musteloides* en Campos et al. 2001b) consumen más monocotiledóneas. Los valores bajos de anisotropía y altos de heterogeneidad de complejidad (HASfc4) corresponden a esta diferencia de dieta. La textura de microdesgaste de *M. shiptoni* refleja su consumo de varias partes de plantas dicotiledóneas. De hecho, algunas partes pueden ser más resistentes y difíciles de procesar, gastando el esmalte de forma distinta. Mientras que *G. leucoblephara*, que consume exclusivamente hojas de arbustos y gramíneas presenta altos valores de anisotropía y baja heterogeneidad de complejidad, que están asociados a menos variabilidad.

Las especies estudiadas en la ecoregión del Chaco seco siguen las tendencias establecidas a través del modelo general. Además, el análisis de microdesgaste muestra una potente capacidad para distinguir las diferencias de dieta hasta el nivel intra-categorico. De hecho, se detecta segregación ecológica, de la cual la dieta representa un factor importante en el Chaco seco. Además, a la segregación alimentaria se añade una diferencia clara de masa corporal entre *D. salinicola* (1.8 kg; Álvarez et al. 2017), *G. leucoblephara* (396.2 g; Álvarez et al. 2017) y *M. shiptoni* (entre 150 y 220 g; Patton et al. 2015).

Capítulo VI: Caso de estudio: el ensamblaje de especies actuales del Bosque atlántico Serra do Mar (Brasil)

Modificado del trabajo publicado (Apéndice 6.1):

Robinet, C., Merceron, G., Candela, A.M., & Marivaux, L. 2020. Dental microwear texture analysis and diet in caviomorphs (Rodentia) from the Serra do Mar Atlantic forest (Brazil). *Journal of Mammalogy* 101: 386–402.

Este capítulo resume los resultados obtenidos y la discusión del análisis de las texturas de microdesgaste dentario en el ensamblaje de especies de caviomorfos actuales del Bosque atlántico Serra do Mar, Brasil (Fig. 6.1).

Hoy en día, la mayor riqueza de especies de caviomorfos se observa en la Amazonía y el Bosque atlántico, donde pueden coexistir de 12 a 19 especies (Upham & Patterson 2015). Aquí, exploramos las preferencias alimentarias de varias especies simpátricas de roedores caviomorfos del bosque atlántico a través del análisis de microdesgaste dentario. Específicamente, probamos:

- 1) si las texturas de microdesgaste dentario difieren entre las dietas de las distintas especies de caviomorfos en la misma ecorregión;
- 2) si las diferencias en la textura de microdesgaste dentario aparecen entre los taxones que comparten la misma dieta primaria.

Además, exploramos la segregación interespecífica, evaluamos la importancia de las preferencias alimentarias en un ensamblaje de caviomorfos silvestres y evaluamos si la textura de microdesgaste dentario puede ser usada como un indicador de las preferencias alimentarias y la explotación de recursos alimentarios en caviomorfos extintos.

6.1. Contexto

Localidad

La ecorregión forestal costera de Serra do Mar (World Wildlife Foundation [WWF] for Nature sensu IBGE 1993; Olson et al. 2001) cubre una franja de 100 km de ancho dentro de la provincia biogeográfica del Bosque atlántico (Fig. 6.1) en la costa sudeste de Brasil (Morrone 2014). Esta parte de la costa brasileña es reconocida como uno de los principales puntos críticos de biodiversidad y endemismo en Sudamérica (Myers et al. 2000; Galindo-Leal & Câmara 2003). El ambiente se compone principalmente de bosque húmedo con varios estratos de vegetación y árboles que alcanzan los 30 m de altura (Veloso et al. 1991).

La Selva atlántica de la Sierra del Mar (SDMAf) está sometida a un clima subtropical con precipitaciones anuales que oscilan entre 1400 mm y 4000 mm (Mantovani 1993). Durante el invierno, las precipitaciones son regulares pero menos abundantes que en otras estaciones, lo que genera cierta estacionalidad, aunque el invierno no es un período seco. No se dispuso de datos sobre el efecto de la variación de las precipitaciones en la flora del SDMAf.

Materiales

Se estudiaron 83 especímenes de 12 especies y ocho géneros de roedores caviomorfos silvestres del SDMAf (Apéndice 6.2; sinonimia de *Coendou villosus* con *Coendou spinosus*) depositados en la colección del Museu Nacional do Universidad Federal do Rio de Janeiro (MN-UFRJ) en Brasil (Tabla 6.1). Todos los especímenes proceden de los estados de Rio de Janeiro y Sao Paulo (Fig. 6.1) y fueron recolectados entre los años 1916 y 2013. La fecha de captura, cuando se dispuso de ella, se utilizó para probar si las texturas del microdesgaste mostraban diferencias intragenéricas estacionales.

Algunas de las especies incluidas en la muestra son raramente capturadas o tienen una distribución restringida, lo que se refleja en el tamaño de la muestra. Debido a las trampas utilizadas, las especies que pesaban más de 1 kg generalmente no fueron capturadas durante el trabajo de campo dedicado a la captura de especies más pequeñas. La mayoría de los especímenes con un peso superior a 1 kg se recolectaron como animales muertos en la carretera.

Se estudiaron *Cavia aperea* Erxleben 1777, *Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus 1766, *Dasyprocta leporina* Linnaeus 1758, *Coendou spinosus* Cuvier 1823, *Euryzomatomys spinosus* Fischer 1814, *Kannabateomys amblyonyx* Wagner 1845, *Trinomys dimidiatus* Günther 1877, *T. eliasi* Pessôa & Reis 1993, *T. graciosus* Moojen 1948, *T. iheringi* Thomas 1911, *Phyllomys pattoni* Emmons et al. 2002 y *P. nigrispinus* Wagner 1842. Estos roedores presentan una gran diversidad de hábitos, incluyendo formas terrestres, arborícolas, semi-acuáticas y semifosoriales (Tabla 6.1).

Masa corporal

La masa corporal está correlacionada con muchos aspectos de la historia de vida, ecología y comportamientos (p. ej., McMahon & Bonner 1983; Calder 1984; Robinson & Redford 1986; McNab 2008). La masa corporal para cada especie (Tabla 6.1) fue estimada calculando la masa corporal media de todos los individuos muestreados cuando esta información fue registrada en el catálogo del MN-UFRJ. Cuando esta información no estaba disponible, se utilizó la masa corporal media propuesta por Álvarez et al. (2017).

Preferencias alimentarias

Se obtuvieron datos de la literatura, incluyendo observaciones de campo e informes etológicos, análisis fecales y contenido estomacal de especímenes silvestres (ver referencias en la Tabla 6.1). Para los taxones de amplia distribución, se registraron datos ecológicos derivados principalmente de especímenes de poblaciones de la selva atlántica. Algunos taxones como *Phyllomys nigrispinus* y *Trinomys eliasi* son poco conocidos y faltan datos dietarios completos. En estos casos, esperábamos que la DMTA proporcionara pistas sobre los recursos que consumen.

Se reconocieron siete categorías dietarias basadas en el componente principal de la dieta: vegetación acuática, bambú, pasto, fruta-semilla, hoja, hoja-insecto y hoja joven (Tabla 6.1). Debido a que la textura del microdesgaste dental refleja las propiedades físicas y biomecánicas de los artículos consumidos, tomamos en cuenta el contenido de sílice de las plantas (cuando se conocen) y la especialización de la dieta (cuando son extremas) para representar mejor el espectro de los hábitos dietarios de las especies muestreadas. Las amplias categorías alimentarias utilizadas en trabajos

anteriores que no se centraban en el microdesgaste (p. ej., Nowak 1991; Ojeda et al. 2015) y por lo tanto no eran adecuadas para los objetivos de este estudio. Lo mismo ocurre con las categorías utilizadas en Townsend y Croft (2008).

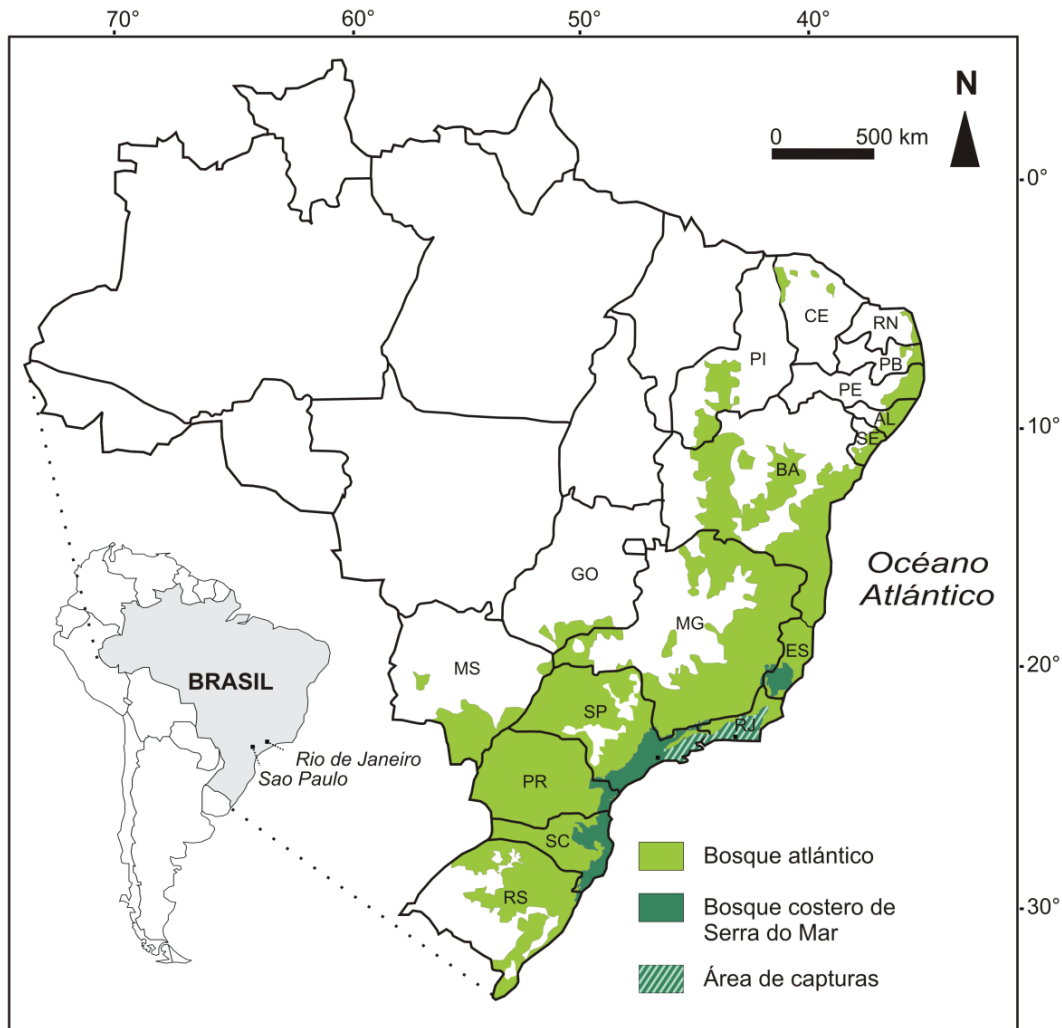


Figura 6.1: Ubicación geográfica del bosque costero de la Serra do Mar (delineado por WWF sensu IBGE 1993) situado en el Bosque atlántico (este de Brasil). Mapa simplificado del Bosque atlántico de Pinto y Grelle (2012). Abreviaturas de los estados brasileños: CE, Ceará; RN, Rio Grande do Norte; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; AL, Alagoas; SE, Sergipe; PI, Piauí; BA, Bahía; GO, Goiás; MG, Minas Gerais; ES, Espírito Santo; RJ, Rio de Janeiro; MS, Mato Grosso do Sul; SP, São Paulo; PR, Paraná; SC, Santa Catarina y RS, Rio Grande do Sul.

Tabla 6.1: Clasificación, ecología y tamaño de la muestra de caviomorfos utilizados en este estudio. Hábitos: arborícola (A), semiacuático (SA), semi-fosorial (SF) y terrestre (T). La masa corporal se expresa en gramos. Los asteriscos indican que las masas corporales no estaban disponibles para los especímenes muestreados y se obtuvieron de Álvarez et al. (2017; material suplementario). Los asteriscos dobles indican que la masa corporal estaba disponible para un único espécimen.

Taxón	Hábitos	Patrón de actividad	Masa promedio (desv. estándar)	Dieta	Categoría alimentaria	Referencias ^a
Caviidae						
<i>Cavia apera</i> Brazilian guinea pig Cuis	T	diurno	552.2*	principalmente pastos, incluyendo inflorescencias y semillas	pasto	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> Capybara Carpincho	S-A	diurno o nocturno	51899*	pastos, juncos, vegetación acuática, ocasionalmente hojas de arbustos	vegetación acuática	3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12
Dasyproctidae						
<i>Dasyprocta leporina</i> Red-rumped agouti Agutí brasileño	T	diurno	4136.7 (784)	frutas y semillas, y nueces (acaparador y dispersor), y hojas como alimento secundario	fruta-semilla	7, 8, 13, 14, 15, 16
Erethizontidae						
<i>Coendou spinosus</i> Paraguayan hairy dwarf porcupine Puercoespín paraguayo enano	A	nocturno	1435 (351)	hojas jóvenes de Fabaceae, Sapotaceae y Dilleniaceae, brotes y flores, pupas de hormigas	hoja joven	2, 7, 8, 11, 17, 18, 19
Echimyidae						
<i>Trinomys dimidiatus</i> Rio de Janeiro spiny rat Rata espinosa de Rio de Janeiro	T	nocturno	223.4 (12)	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla	7, 8, 20
<i>Trinomys eliasi</i> Elia's spiny rat Rata espinosa de Elia	T	nocturno	211.4 (32)	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla	7, 8, 21, 22
<i>Trinomys gratosus</i> Gracile Atlantic spiny rat Rata espinosa grácil	T	nocturno	241.7 (46)	frutas, semillas, quizás insectos	fruta-semilla	7, 8, 23

Taxón	Hábitos	Patrón de actividad	Masa promedio (desv. estándar)	Dieta	Categoría alimentaria	Referencias ^a
<i>Trinomys iheringi</i> São Paulo spiny rat Rata espinosa de São Paulo	T	nocturno	162.4 (22)	frutas, semillas (acaparador-dispersor, Arecaceae), quizás insectos	fruta- semilla	7, 8, 24, 25, 26, 27
<i>Euryzgomatomys spinosus</i> Guiara Rata espinosa	S-F	nocturno	241.2 (17)	hojas e insectos, a veces corteza, omnívoros	hoja- insecto	2, 5, 7, 8, 28, 29, 30
<i>Kannabateomys amblyonyx</i> Atlantic bamboo rat Rata de los bambués	A	nocturno o crepuscular	414.4 (43)	tejidos internos de los brotes de bambú, tras la eliminación de la capa externa dura y espinosa	bambú	3, 5, 7, 8, 11, 31, 32, 33
<i>Phyllomys pattoni</i> Patton's Atlantic tree rat Rata arborícola espinosa de Patton	A	nocturno	226.9 (5)	dieta folívora, tal vez más diversa que otras Echimyidae arborícolas	hoja	5, 6, 7, 8, 31
<i>Phyllomys nigrispinus</i> Black-spined Atlantic tree rat Rata arborícola espinosa de espina negra	A	nocturno	325**	dieta folívora	hoja	5, 6, 7, 8, 31

^a Referencias: 1) Rood 1972; 2) Redford & Eisenberg 1992; 3) Eisenberg & Redford 1999; 4) Guichón & Cassini 1998; 5) Woods & Kilpatrick 2005; 6) Canevari & Vaccaro 2007; 7) Patton et al. 2015; 8) Wilson et al. 2016; 9) Macdonald 1981; 10) Mones & Ojasti 1986; 11) Emmons & Feer 1997; 12) Quintana et al. 1998; 13) Smythe 1986; 14) Dubost 1988; 15) Henry 1999; 16) Jorge & Peres 2005; 17) Wilson & Reeder 2005; 18) Passamani 2010; 19) Caldara & Leite 2012; 20) Mello et al. 2015; 21) Brito & Figueiredo 2003; 22) Roach & Naylor 2016; 23) Patterson 2016; 24) Bergallo 1994; 25) Bergallo 1995; 26) Bergallo & Magnusson 1999; 27) Donatti et al. 2009; 28) Alho 1982; 29) Gonçalves et al. 2007; 30) Catzeflis et al. 2008; 31) Emmons & Feer 1990; 32) Olmos 1991; 33) Olmos et al. 1993.

Townsend y Croft (2008) trabajaron a nivel genérico, incluyendo varios datos de individuos alimentados en cautiverio. Nuestra muestra incluyó algunos taxones estrictamente folívoros (*Phyllomys*) que se alimentan de dicotiledóneas (Emmons & Feer 1997; Leite 2003; Wilson et al. 2016) las cuales generalmente tienen menor contenido de sílice que las monocotiledóneas (Hodson et al. 2005). Por lo tanto, asignamos estos taxones folívoros a la categoría "hoja". Townsend y Croft (2008) incluyeron tanto *Cavia aperea* como *Hydrochoerus hydrochaeris* en la categoría de "pasto-hoja". Además, *C. aperea* prefiere los pastos (Rood 1972; Guichón & Cassini 1998) que tienen un alto contenido de sílice, mientras que *H. hydrochaeris* consume una alta proporción de juncos (Quintana et al. 1998) y a veces consume arbustos (Macdonald 1981; Mones & Ojasti 1986; Wilson et al. 2016) que difieren en el contenido de biosílice (Piperno 1988; Prychid et al. 2003). Los separamos en dos categorías dietarias: "pasto" y "vegetación acuática". Según Townsend y Croft (2008), el género *Coendou* es un consumidor de fruta-hoja, pero la especie estudiada aquí, *Coendou spinosus*, no consume fruta y se ha observado que se alimenta de hojas jóvenes de seis especies de árboles, principalmente Fabaceae (Passamani 2010), con bajo contenido de sílice (Piperno 2006), y posiblemente algunas flores y pupas de hormigas (Redford & Eisenberg 1992). Asignamos a *C. spinosus* a la categoría "hoja joven". Por último, *Dasyprocta leporina* se clasifica con frecuencia como un consumidor de fruta-hoja. Debido a que se alimenta de más del 80% de pulpa de fruta y semillas (Dubost 1988; Henry 1999; Bongers et al. 2013), consideramos a esta especie como una consumidora de "fruta-semilla", como las cuatro especies de *Trinomys* que también consumen principalmente fruta y semillas (Bergallo & Magnusson 1999; Brito & Figueiredo 2003; Mello et al. 2015; Patterson 2016; Roach & Naylor 2016). *Kannabateomys amblyonyx* es un especialista en bambú (Olmos et al. 1993) que consume los tejidos internos de los brotes de bambú luego de retirar la lámina dura externa (Emmons & Feer 1990; Olmos 1991; Fabre et al. 2016). Debido a que su dieta es extremadamente especializada (un solo género de planta), asignamos esta especie a la categoría "bambú". *Euryzygomatomys spinosus* es omnívora (Alho 1982) e incluye una proporción significativa de insectos en su dieta (Gonçalves et al. 2007; Catzefflis et al. 2008; Fabre et al. 2016). Asignamos esta especie a la categoría de "hoja-insecto" correspondiente a su dieta mixta que incluye hojas, así como frutas, semillas, pastos e insectos.

En la Tabla 6.1 se resumen los datos ecológicos, las categorías dietarias y fuentes dietarias asignadas para cada especie.

6.2. Estadísticas

Debido a que los datos no mostraban una distribución normal, se utilizó una transformación Box-Cox (Box & Cox 1964) para asegurar la normalidad de las pruebas paramétricas. La normalidad multivariada se evaluó con la prueba de Mardia (paquete "MVN" para R). La normalidad univariada se evaluó con la prueba de Shapiro-Wilk.

Se realizó un MANOVA para determinar si las categorías dietarias comparten un patrón de textura de microdesgaste dentario similar. Posteriormente, se realizó un ANOVA unidireccional en cada variable para testear la hipótesis de que diferentes grupos comparten parámetros similares de textura de microdesgaste dentario. En el primer análisis se compararon los taxones de todas las categorías dietarias para todas las muestras. Luego, comparamos los taxones dentro de la categoría "fruta-semilla" y los taxones dentro de la categoría "hoja". Como el ANOVA general fue significativo, utilizamos la prueba de diferencia honestamente significativa (HSD) de Tukey y la prueba de diferencia menos significativa (LSD) de Fisher por pares para determinar exactamente dónde estaban las diferencias. Cuando la prueba de LSD detectó diferencias significativas pero la HSD no consideramos que los resultados eran marginalmente significativos (Burgman et al. 2016).

Siguiendo un protocolo estadístico propuesto por Burgman et al. (2016), los mismos análisis MANOVA, ANOVA y pruebas a posteriori (HSD de Tukey y LSD de Fisher) se realizaron sobre los datos después de una transformación de Levene (ver Plavcan & Cope 2001 para el detalle de la transformación) para analizar la dispersión de los valores de la muestra dentro y entre las categorías de la dieta.

Seguimos el mismo protocolo para comparar las texturas de microdesgaste dentario dentro de los taxones entre las "estaciones" húmedas y secas. Solo *Coendou spinosus* y las especies del género *Trinomys* estaban representados por suficientes especímenes en ambas estaciones para permitir el análisis. Por lo tanto, en cada caso (*Coendou* y *Trinomys* por separado), se realizaron MANOVAs para evaluar las diferencias entre las estaciones tanto con los datos transformados de Box-Cox como con los datos transformados de Levene.

6.3. Resultados

Variaciones de las texturas de microdesgaste dentario entre y dentro de las categorías alimentarias

Existen diferencias significativas entre promedios y varianzas de los parámetros de textura del microdesgaste (Tabla 6.2) para las dietas (MANOVAs, Tabla 6.3; ANOVAs, Tabla 6.4), y diferencias significativas de los promedios entre los taxones dentro de un grupo de dietas (ANOVAs, Tabla 6.5). Los resultados de los ANOVAs indican que los promedios y las varianzas de la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno textural (Tfv) difieren entre los grupos de dietas, pero no entre los taxones dentro de los grupos de dietas (Tabla 6.4 y 6.5). En contraste, las medias de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) son diferentes entre los grupos de dieta y también marginalmente entre los taxones dentro de los grupos de dieta (Tablas 6.4A y 6.5). La varianza de la heterogeneidad de complejidad (HASfc16) difiere entre los grupos de dieta (Tabla 4B). La anisotropía no fue significativamente diferente entre grupos de dieta o entre taxones (Tablas 6.2, 6.4 y 6.5). Los resultados de las pruebas post-hoc indican que la complejidad (Asfc) es la variable que más difiere entre grupos (Tabla 6.6; Fig. 6.2A).

Los consumidores de "hoja joven" se caracterizaron por una baja complejidad y valores más bajos de volumen de relleno textural (Figs. 6.2A y 6.2E) y se asociaron con grandes variaciones en el volumen de relleno textural en comparación con los consumidores de "vegetación acuática" e "hoja-insecto" (Tabla 6.6B).

Los consumidores de "bambú" se caracterizaron por tener una complejidad marginalmente más alta que los consumidores de "hoja joven" y no presentaron ninguna diferencia con respecto a los consumidores de "fruta-semilla" (Fig. 6.2). Los consumidores de "bambú", "fruta-semilla" y "hoja-insecto" presentaron una complejidad significativamente menor que los taxones consumidores de "pasto", "vegetación acuática" y "hoja" (Fig. 6.2A).

Los consumidores de "hoja-insecto" tuvieron volúmenes de relleno de textura marginalmente más altos que los consumidores de "bambú" y "fruta-semilla" (Figs. 6.2E y 6.3D). Entre los consumidores de "fruta-semilla", la heterogeneidad (HASfc9 y HASfc16) fue marginalmente diferente entre *Dasyprocta leporina* y tres de las cuatro especies del género *Trinomys* (*T. dimidiatus*, *T. eliasi*, y *T. gratiosus*; HASfc16, Fig. 6.3C).

Tabla 6.2: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Bosque atlántico de la Serra do Mar agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: n, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

Taxón	n	Asfc			epLsar ($\times 10^{-3}$)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Cavia aperea</i>	4	3.12	2.80	1.27	2.47	2.51	0.82	1334.38	1097.80	564.61
<i>Coendou spinosus</i>	18	0.37	0.33	0.17	4.12	3.62	2.25	100.76	22.83	172.70
<i>Dasyprocta leporina</i>	7	1.18	1.21	0.52	3.12	2.79	1.84	655.18	456.55	633.84
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	6	0.95	0.88	0.47	4.71	4.77	1.47	1736.28	1709.99	601.46
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	5	4.91	3.79	2.52	2.77	2.12	2.30	1801.30	1797.15	345.80
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	3	0.68	0.61	0.24	3.06	3.01	2.50	401.21	37.35	662.83
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	5	5.04	5.91	2.53	2.68	2.61	0.57	2055.31	2689.50	1085.74
<i>Phyllomys pattoni</i>	6	4.04	3.92	2.81	3.31	3.52	1.76	697.97	317.51	1149.61
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	1.41	0.98	1.33	3.39	3.34	1.97	316.68	302.98	256.85
<i>Trinomys eliasi</i>	4	1.33	1.16	0.94	4.14	4.03	3.10	617.38	460.70	738.06
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.88	0.83	0.39	4.91	5.39	2.44	849.81	747.08	788.58
<i>Trinomys iheringi</i>	7	1.10	1.06	0.62	3.48	3.40	2.12	499.84	149.42	706.34

Taxón	n	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Cavia aperea</i>	4	0.34	0.29	0.12	0.39	0.41	0.12	0.48	0.47	0.16
<i>Coendou spinosus</i>	18	0.29	0.30	0.12	0.35	0.37	0.12	0.37	0.34	0.11
<i>Dasyprocta leporina</i>	7	0.25	0.16	0.15	0.25	0.22	0.13	0.29	0.26	0.13
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	6	0.38	0.37	0.18	0.48	0.49	0.14	0.46	0.44	0.11
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	5	0.32	0.35	0.14	0.49	0.54	0.23	0.50	0.48	0.11
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	3	0.44	0.34	0.28	0.55	0.65	0.32	0.55	0.58	0.32
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	5	0.54	0.45	0.26	1.02	0.66	0.83	1.28	1.51	0.70
<i>Phyllomys pattoni</i>	6	0.41	0.36	0.23	0.53	0.47	0.29	0.53	0.48	0.24
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	0.35	0.34	0.10	0.38	0.37	0.09	0.44	0.42	0.15
<i>Trinomys eliasi</i>	4	0.44	0.45	0.02	0.54	0.56	0.05	0.53	0.52	0.11
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.34	0.30	0.16	0.46	0.40	0.25	0.52	0.38	0.34
<i>Trinomys iheringi</i>	7	0.29	0.28	0.08	0.36	0.34	0.10	0.37	0.35	0.09

Tabla 6.3: Resultados del MANOVA para las categorías alimentarias. A: sobre datos transformados Box-Cox; B: sobre datos transformados Levene. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Pillai	Valor F	Valor p
(A)				
Dieta	6	1.07	2.76	<0.05
Residuos	76			
(B)				
Dieta	6	0.78	1.90	<0.05
Residuos	76			

Tabla 6.4: Resultados del ANOVA sobre cada parámetro para las categorías alimentarias. A, en datos transformados Box-Cox; B, en datos transformados Levene. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Variables	Efecto	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
(A)						
Asfc	Dieta	6	54.02	9.00	25.78	<0.05
	Residuos	76	26.55	0.35		
epLsar (x10 ⁻³)	Dieta	6	9.82	1.64	1.01	0.43
	Residuos	76	123.58	1.63		
HAsfc4	Dieta	6	0.77	0.13	1.57	0.17
	Residuos	76	6.18	0.08		
HAsfc9	Dieta	6	3.97	0.66	2.57	<0.05
	Residuos	76	19.57	0.26		
HAsfc16	Dieta	6	5.91	0.99	3.08	<0.05
	Residuos	76	24.29	0.32		
Tfv	Dieta	6	2064.70	344.12	9.92	<0.05
	Residuos	76	2636.60	34.69		
(B)						
Asfc	Dieta	6	0.94	0.16	3.61	<0.05
	Residuos	76	3.30	0.04		
epLsar (x10 ⁻³)	Dieta	6	0.62	0.10	1.27	0.28
	Residuos	76	6.24	0.08		
HAsfc4	Dieta	6	0.02	0.00	0.62	0.71
	Residuos	76	0.36	0.00		
HAsfc9	Dieta	6	0.11	0.02	1.81	0.12
	Residuos	76	0.77	0.01		
HAsfc16	Dieta	6	0.22	0.04	3.07	<0.05
	Residuos	76	0.90	0.01		
Tfv	Dieta	6	38.63	6.44	3.46	<0.05
	Residuos	76	141.51	1.86		

Tabla 6.5: Resultados de los ANOVAs para especies dentro de las categorías alimentarias. A, en datos transformados Box-Cox; B, en datos transformados Levene. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Subconjunto	Efecto	g.d.l.	Asfc		epLsar (x10 ⁻³)		Tfv	
			Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p
(A)								
“fruta-semilla”	Taxa	4	0.25	0.91	0.65	0.63	0.46	0.76
“hoja”	Taxa	1	1.24	0.30	3.80	0.09	4.55	0.07
(B)								
“fruta-semilla”	Taxa	4	0.75	0.57	0.40	0.81	2.81	<0.05
“hoja”	Taxa	1	0.03	0.87	1.38	0.27	4.31	0.07

Subconjunto	Efecto	g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
			Valor F	Valor p	Valor F	Valor p	Valor F	Valor p
(A)								
“fruta-semilla”	Taxa	4	2.56	0.06	3.74	<0.05	2.90	<0.05
“hoja”	Taxa	1	0.71	0.42	1.53	0.25	4.50	0.07
(B)								
“fruta-semilla”	Taxa	4	7.60	<0.05	2.62	0.06	1.50	0.23
“hoja”	Taxa	1	0.19	0.68	0.27	0.62	0.64	0.45

La variabilidad de los valores de heterogeneidad (HAsfc4) en las muestras de *D. leporina* y *T. eliasi* fue significativamente más alta que en *T. dimidiatus*, *T. graciosus* y *T. iheringi*.

Los consumidores de "pasto", "vegetación acuática" y "hoja" tuvieron mayores valores de complejidad que los taxones pertenecientes a otros grupos dietarios, y mayores valores de volumen de relleno textural que los consumidores de "hoja joven" (Figs. 6.2A y 2E). Mostraron una importante variabilidad intragrupo e intraespecífica, pero no se diferenciaron entre sí (Fig. 6.4). Los consumidores de "vegetación acuática", "pasto" y "hoja-insecto" mostraron una dispersión marginalmente menor de los valores de volumen de relleno textural que los consumidores de "bambú", "fruta-semilla" y "hoja joven", mientras que los consumidores de "vegetación acuática" tuvieron un volumen de relleno textural marginalmente mayor que los de "bambú" y "fruta-semilla" (Fig. 6.2E).

Tabla 6.6: Comparaciones post hoc por pares entre categorías alimentarias. A, en datos transformados Box-Cox; B, en datos transformados Levene. La significación a $p < 0.05$ se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer y en negrita cuando ambas pruebas (HSD de Tukey y LSD de Fisher) son significativas.

(A)	vegetación acuática	bambú	fruta-semilla	pasto	hoja	hoja-insecto
bambú	Asfc, Tfv					
fruta-semilla	Asfc, Tfv					
pasto		Asfc, Tfv	Asfc, Tfv			
hoja		Asfc, Tfv	Asfc, HAsfc9, HAsfc16			
hoja-insecto	Asfc	Tfv	Tfv	Asfc	Asfc	
hoja joven	Asfc, Tfv	Asfc	Asfc, Tfv	Asfc, Tfv	Asfc, HAsfc9, HAsfc16, Tfv	Asfc, Tfv
(B)	vegetación acuática	bambú	fruta-semilla	pasto	hoja	hoja-insecto
bambú	Tfv					
fruta-semilla	Tfv					
pasto		Tfv	Tfv			
hoja	HAsfc16	Asfc	Asfc, HAsfc16	Asfc, HAsfc16		
hoja-insecto		Tfv	Tfv		Asfc, HAsfc16	
hoja joven	Tfv			Tfv	Asfc, HAsfc16	Tfv

Tabla 6.7: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para los especímenes de *Coendou* y *Trinomys* colectados durante la estación húmeda y durante el invierno. Abreviaturas: n, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

Taxón	Estación	n	Asfc			epLsar ($\times 10^{-3}$)			Tfv		
			m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Coendou</i>	húmeda	5	0.38	0.33	0.21	4.97	5.85	3.23	143.61	0	241.04
	invierno	7	0.42	0.43	0.18	3.99	3.07	1.67	138.15	49.81	188.47
<i>Trinomys</i>	húmeda	13	1.44	1.10	1.19	3.59	3.44	2.25	622.89	444.10	605.60
	invierno	9	1.04	0.87	0.68	4.39	3.63	1.83	302.98	120.36	583.15

Taxón	Estación	n	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
			m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Coendou</i>	húmeda	5	0.30	0.31	0.13	0.37	0.37	0.17	0.37	0.32	0.15
	invierno	7	0.27	0.22	0.13	0.29	0.28	0.11	0.32	0.32	0.07
<i>Trinomys</i>	húmeda	13	0.36	0.36	0.09	0.43	0.42	0.13	0.45	0.42	0.16
	invierno	9	0.34	0.28	0.15	0.40	0.39	0.20	0.43	0.41	0.21

Tabla 6.8: Resultados del MANOVA en *Coendou* y *Trinomys* colectados en diferentes estaciones. A, en datos transformados Box-Cox; B, en datos transformados Levene. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

		g.d.l.	Pillai	Valor F	Valor p
<i>Coendou</i>					
(A)	Estación	1	0.17	0.18	0.97
	Residuos	10			
(B)	Estación	1	0.57	1.12	0.46
	Residuos	10			
<i>Trinomys</i>					
(A)	Estación	1	0.11	0.32	0.92
	Residuos	20			
(B)	Estación	1	0.18	0.55	0.76
	Residuos	20			

Los consumidores de "pasto" mostraron un volumen de relleno de textura marginalmente más alto que los consumidores de "bambú" (Fig. 6.2E). Los consumidores de "hoja" tuvieron una heterogeneidad significativamente mayor (HASfc9 y HASfc16) que los consumidores de "hoja joven" y "fruta-semilla" (Fig. 6.2C-D). Los consumidores de "hoja" mostraron valores más dispersos de complejidad y heterogeneidad (HASfc16) que otros grupos dietarios, particularmente los consumidores "hoja joven" (Tabla 6.6B).

Intragenérica

Sólo *Coendou spinosus* y las especies de *Trinomys* tuvieron muestras de tamaños suficientes como para permitir una evaluación de los efectos "estacionales" sobre la textura del microdesgaste (Tabla 6.7). El MANOVA no detectó diferencias significativas entre las especies capturadas en la estación húmeda y las capturadas en invierno (Tabla 6.8; Fig. 6.5A-D).

6.4. Discusión

Interpretación de las variables de la textura del microdesgaste dentario

La complejidad mostró la mayor diferencia significativa entre dietas, seguida por el volumen del relleno de la textura. Observamos una tendencia creciente de complejidad y volumen de relleno de texturas, desde las especies que comen hojas jóvenes o brotes de bambú hasta las especies que se alimentan de pastos y hojas maduras (Figs. 6.2A y 6.2E).

La menor complejidad, el menor volumen de relleno de la textura y la menor heterogeneidad se observaron para *Coendou spinosus* (Tabla 6.2; Fig. 6.2). Los valores para esta especie son consistentes con su dieta folívora extremadamente especializada con preferencias por hojas jóvenes de Fabaceae (Passamani 2010) y de plantas dicotiledóneas con pequeñas cantidades de biosílice (Piperno 1988). Nuestros resultados son consistentes con los de Ramdarshan et al. (2016) quienes encontraron una menor complejidad en las facetas molares de cizallamiento en ovejas alimentadas

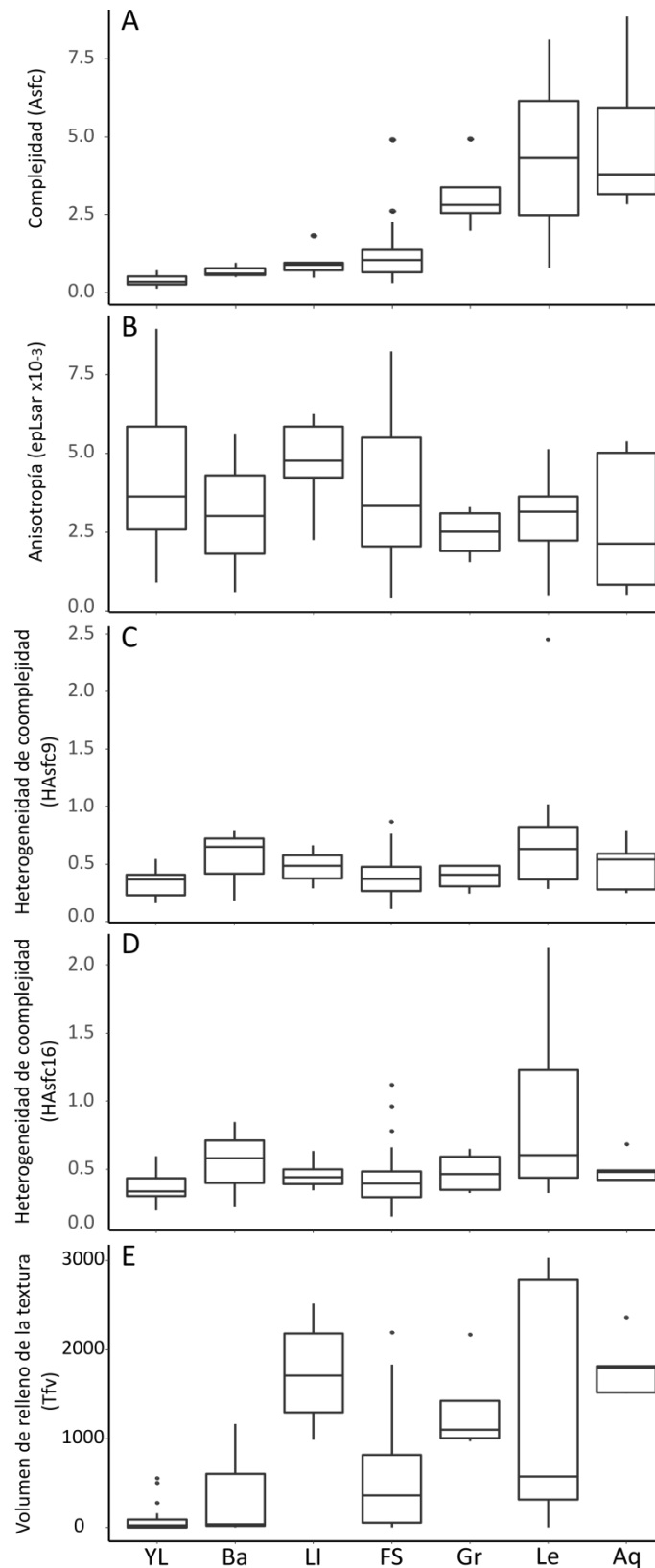


Figura 6.2: Boxplots de las variables de textura del microdesgaste por preferencias alimentarias. A, complejidad (Asfc); B, anisotropía (epLsar); C, heterogeneidad de complejidad (HAsfc9); D, heterogeneidad de complejidad (HAsfc16); E, volumen de relleno de la textura (Tfv). Categorías alimentarias: Aq, "vegetación acuática"; Ba, "bambú"; FS, "fruta-semilla"; Gr, "pasto"; Le, "hoja"; LI, "hoja-insecto"; YL, "hoja joven".

sólo con forraje de trébol rojo (Fabaceae) en comparación con las ovejas alimentadas con una mezcla de trébol rojo y cebada.

Kannabateomys amblyonyx fue el único especialista en bambú estudiado (Olmos et al. 1993). Consume los tejidos blandos internos de los brotes de bambú luego de retirar con sus miembros anteriores e incisivos la capa exterior dura y espinosa (Fabre et al. 2016). La parte interna blanda es la única parte procesada por los molares, lo que explica los bajos valores de complejidad. Desafortunadamente, solo pudimos analizar tres individuos de *K. amblyonyx*. Esta especie no es abundante en las colecciones del MN-UFRJ y los molariformes tienen una capa de esmalte muy delgada que se rompe fácilmente, lo que dificulta su conservación.

Los consumidores de "fruta-semilla" incluyeron cinco especies (*Dasyprocta leporina* y las cuatro especies de *Trinomys*; Tabla 6.1). Este grupo presentó una alta variabilidad que puede explicarse por la diversidad de elementos que componen las dietas típicas frugívoras y granívoras (Fig. 6.3). Estos taxones mostraron una mayor complejidad que los consumidores de hojas jóvenes como *Coendou spinosus*, pero una menor complejidad que los consumidores de "pasto", "vegetación acuática" y "hoja" (Fig. 6.2A). *Dasyprocta leporina* se alimenta principalmente de semillas y pulpa de fruta disponible en el suelo del bosque (p. ej., Henry 1999; Jorge & Peres 2005).

Trinomys y *Dasyprocta leporina* se encuentran entre los principales dispersores de semillas de palma en la selva atlántica de Brasil (Bergallo 1994; Bergallo & Magnusson 1999; Brito & Figueiredo 2003; Galetti et al. 2006; Donatti et al. 2009; Mello et al. 2015; Patton et al. 2015; Fabre et al. 2016). Eliminan el exocarpio usando sus incisivos para extraer las partes nutritivas blandas del interior de las semillas (Henry 1999), lo que explica por qué esta especie que come semillas no tiene la superficie del esmalte de sus molares caracterizada por valores altos de complejidad como se espera para las especies que comen semillas en otros grupos (Scott et al. 2012; Ramdarshan et al. 2016).

Dentro de los consumidores de "fruta-semilla" (Fig. 6.3C), la diferencia en la heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) entre tres de las cuatro especies de *Trinomys* y *Dasyprocta* podría reflejar la inclusión de insectos en la dieta de *Trinomys* (p.ej., Bergallo 1994; Bergallo 1995; Brito & Figueiredo 2003; Mello et al. 2015; Patton et al. 2015), mientras que *Dasyprocta* complementa su dieta con hojas (Dubost 1988; Henry 1999; Jorge & Peres 2005; Patton et al. 2015). En contraste, *T. iheringi* tuvo una textura de microdesgaste menos heterogénea que las otras especies de *Trinomys*, lo que

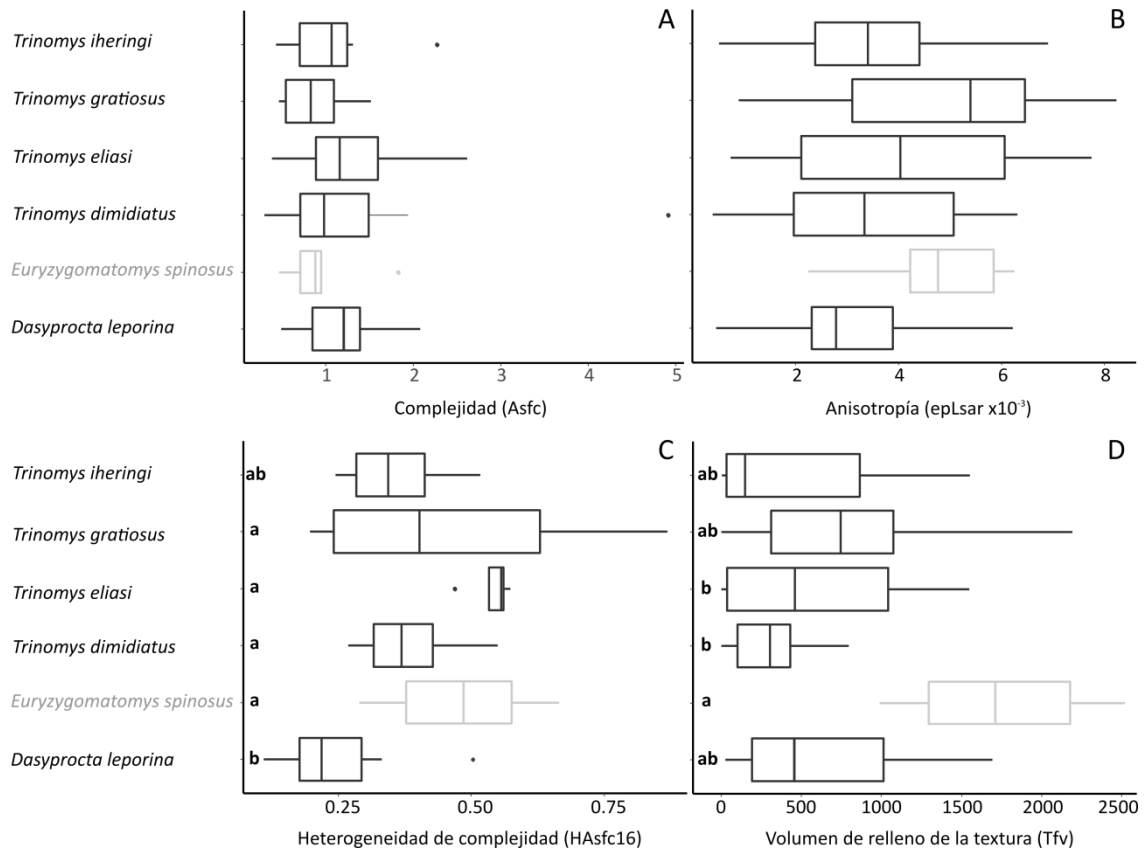


Figura 6.3: Boxplots de las variables de textura del microdesgaste para las especies consumidoras de "fruta-semilla" (negras) y "hoja-insecto" (grises). A, complejidad (Asfc); B, anisotropía (epLsar); C, heterogeneidad de complejidad (HASfc16); D, volumen de relleno de la textura (Tfv) Cuando la comparación por pares mostró una diferencia significativa entre los taxones, las diferentes letras (a y b) indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $p < 0.05$).

es consistente con el hecho de que esta especie no incluye insectos en su dieta en la misma medida que sus especies hermanas (Bergallo & Magnusson 1999). Scott et al. (2012) propusieron que los valores de heterogeneidad más altos podrían reflejar una dieta más variable. Burgman et al. (2016) también tuvieron resultados consistentes con esta interpretación. Dentro de la categoría "fruta-semilla" del presente estudio, se observaron las texturas de microdesgaste más heterogéneas cuando las dietas eran más variables, incluyendo a los insectos como un alimento secundario importante. Sin embargo, el muestreo heterogéneo entre estaciones, años y ambientes también podría explicar estas diferencias interespecíficas.

Las ratas espinosas incluyen *Proechimys* sp. y *Trinomys* sp. (la última originalmente considerada como un subgénero de *Proechimys*; Lara & Patton 2000). Estos géneros tienen muchas especies (10 especies de *Trinomys* y 22 especies de

Proechimys; Fabre et al. 2016). Al igual que las especies de *Proechimys*, las especies de *Trinomys* son parapátricas. Aunque incluso cuando están separadas espacialmente, tienen ecologías similares de una localidad a otra, incluyendo la dieta (Emmons 1982; Henry 1999; Adler 2000). Nuestros resultados para *Trinomys* confirman estas afirmaciones, ya que no hubo diferencias significativas en su textura de microdesgaste dentario (Fig. 6.3A-D). Incluso en el caso de *Trinomys eliasi*, cuyas preferencias dietéticas apenas se conocen, el DMTA sugiere una similitud ecológica con otras especies de *Trinomys*.

Euryzgomatomys spinosus se alimenta de hojas e insectos (p. ej., Alho 1982; Patton et al. 2015). Como consumidores de "hoja-insecto", la textura del microdesgaste observada es más compleja que la de los consumidores de "hoja joven", pero menos compleja que la de los consumidores de "vegetación acuática" y "hoja" (Tabla 6.5). Se diferencia de los consumidores de "bambú" y "fruta-semilla" por los valores marginalmente más altos de volumen de relleno de la textura (Tabla 6.5). Los principales componentes de la dieta de *E. spinosus* (hojas e insectos) son los alimentos

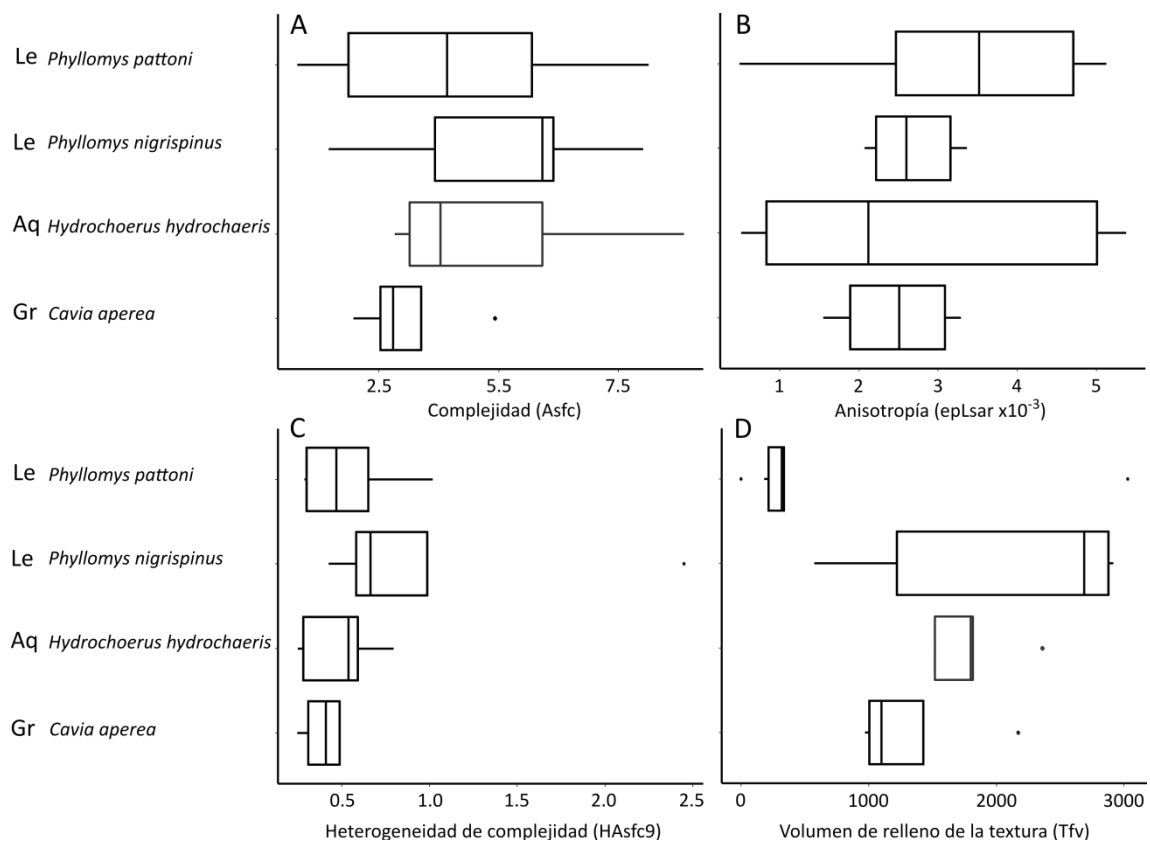


Figura 6.4: Boxplots de variables de textura de microdesgaste para las especies que consumen "pasto" (Gr), "vegetación acuática" (Aq) y "hojas" (Le). A, complejidad (Asfc); B, anisotropía (epLsar); C, heterogeneidad de complejidad (HASfc9); D, volumen de relleno de la textura (Tfv).

secundarios para *D. leporina* (hojas) y *Trinomys* (insectos). Por lo tanto, las pocas diferencias en sus texturas de microdesgaste tienen sentido. Los valores de heterogeneidad de *E. spinosus* fueron similares a los valores observados para las cuatro especies de *Trinomys*, pero fueron marginalmente mayores que los valores de heterogeneidad observados para *D. leporina* (Fig. 6.3C). Esto parece confirmar una relación entre la presencia de insectos en la dieta y una textura más heterogénea del microdesgaste. Esta interpretación se ve reforzada por el hecho de que, entre las especies de *Trinomys*, la heterogeneidad media más baja se observó en *T. iheringi*, que se alimenta más de frutos y semillas que de insectos, incluso cuando los primeros están menos disponibles (Bergallo & Magnusson 1999).

Cavia aperea es descrita como consumidora de pasto, ya que su dieta se basa principalmente en monocotiledóneas (Rood 1972; Guichón & Cassini 1998; Canevari & Vaccaro 2007). La textura de microdesgaste dentario de los ruminantes o équidos que pastan se caracteriza por una anisotropía media a alta y una complejidad baja a media debido a una dieta altamente abrasiva compuesta de elementos resistentes, pero no duros (Scott 2012; Merceron et al. 2018b). Sin embargo, *C. aperea* mostró altos valores de complejidad en comparación con los consumidores de dicotiledónea en la muestra de caviomorfos (Fig. 6.4A-B). Aunque *C. aperea* come brotes y hojas de pasto, prefiere las espigas llenas de semillas milimétricas (Lacher 2016). Ramdarshan et al. (2016) han demostrado que las ovejas alimentadas con trébol, con o sin suplemento de semillas, difieren en la complejidad del microdesgaste dentario. En ellas se registra la superficie de esmalte más compleja en el caso de las ovejas alimentadas con trébol con un 25% de cebada. Además, un experimento de alimentación controlada con monos capuchinos demostró que incluso un solo evento de alimentación que incluyera objetos duros tiene un efecto significativo en el microdesgaste dentario (Teaford et al. 2017). Por lo tanto, la inclusión de semillas pequeñas en la dieta de *C. aperea* probablemente resulte en una alta complejidad del desgaste en la superficie del esmalte. Además, *C. aperea* es exclusivamente terrestre y construye túneles a través de la vegetación (Eisenberg 1989; Redford & Eisenberg 1992; Eisenberg & Redford 1999; Nowak 1999) y, por lo tanto, también puede ingerir polvo o partículas de tierra. Esto puede incrementar la complejidad de la superficie del esmalte, aunque varios estudios demuestran que el impacto de estos elementos es mucho menos importante que el de los alimentos (Burgman et al. 2016; Merceron et al. 2018a).

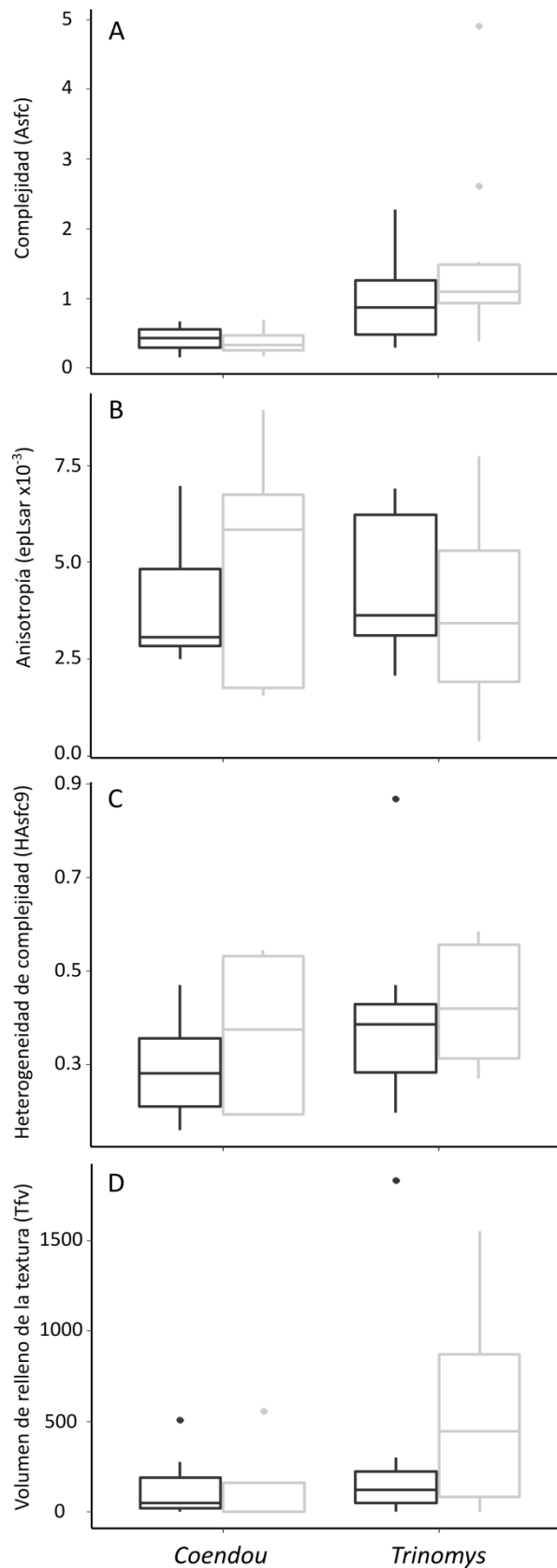


Figura 6.5: Boxplots de las variables de textura del microdesgaste de *Coendou* y *Trinomys* por estación de captura (estación húmeda en negro e invierno en gris). A, complejidad (Asfc); B, anisotropía (epLsar); C, heterogeneidad de complejidad (HASfc9); D, volumen de relleno de la textura (Tfv).

La dieta de *H. hydrochaeris* está compuesta principalmente de pastos y juncos (Mones & Ojasti 1986). También se alimenta de corteza y vegetación acuática (Macdonald 1981), lo que puede estar relacionado con la compleja textura del microdesgaste dentario (Fig. 6.4A-B). Tanto en *C. aperea* como en *H. hydrochaeris*, los componentes secundarios de la dieta (pequeñas semillas o corteza) afectan al microdesgaste dentario.

Phyllomys tiene una dieta folívora (Emmons & Feer 1997) y la textura del microdesgaste dentario para las especies que estudiamos fue compleja (Fig. 6.4A-B). La complejidad y heterogeneidad fueron variables entre los especímenes. Esta textura de microdesgaste tan compleja y variable indica que estas dos especies no se alimentan sólo de hojas, sino que su dieta puede ser más oportunista e incluir cantidades significativas de alimentos duros como semillas, insectos o corteza. Desafortunadamente, las especies de *Phyllomys* son difíciles de observar, lo que limita nuestro conocimiento de sus hábitos alimenticios (Leite 2003). *Phyllomys nigrispinus* no presenta una textura de microdesgaste significativamente distinta de la registrada para los dientes de *P. pattoni* (Fig. 6.4A-D) y es de esperar que *P. nigrispinus* tenga las mismas preferencias dietarias que *P. pattoni*.

Finalmente, nuestra evaluación de los posibles efectos de la "estacionalidad" sobre la textura del microdesgaste de *Coendou* y *Trinomys* no mostró diferencias significativas, lo que indica que las variaciones en la dieta a lo largo del año no fueron suficientes como para generar diferencias en las texturas del microdesgaste dentario (Tablas 6.7 y 6.8; Fig. 6.5A-D). El microdesgaste dentario registra el desgaste a corto plazo (días o semanas) (Teaford & Oyen 1989a, c; Schulz et al. 2013a). Por lo tanto, las diferencias significativas en las texturas del microdesgaste indicarían diferencias claras en las dietas estacionales. Sin embargo, la ausencia de diferencias significativas en el microdesgaste dentario no significa que los artículos consumidos sigan siendo los mismos a lo largo del año. Sugiere que las propiedades físicas de los elementos consumidos no cambian de una estación a otra. Puede haber disponibilidad durante todo el año de elementos análogos y selección por parte de estas especies para elementos que presenten las mismas propiedades físicas. Además, la estacionalidad en los estados de Rio de Janeiro y Sao Paulo no es muy marcada (Mantovani 1993) y se desconoce su efecto sobre la flora. En este contexto, no es sorprendente que la estacionalidad no haya tenido un gran impacto en las especies estudiadas.

Consideraciones sobre el microdesgaste de roedores caviomorfos

No está claro si el microdesgaste registra principalmente una señal ambiental (p. ej., arena exógena; Sanson et al. 2007; Lucas et al. 2013) o una señal dietética (p. ej., fitolitos endógenos y propiedades físicas de los alimentos procesados; Sanson 2006; Merceron et al. 2016b). En roedores, se encontraron diferencias entre poblaciones de distintos ambientes de Sudáfrica, pero esas diferencias se explicaron por la disponibilidad de diferentes alimentos, en lugar de arena exógena ambiental (Burgman et al. 2016). Debido a que en este caso estudiamos especies muestreadas de la misma ecorregión, no pudimos analizar el efecto de ambientes geográficamente diferentes sobre la textura del microdesgaste.

A través del análisis de microdesgaste de baja magnificación en 2D, Townsend & Croft (2008) concluyeron que las diferencias en los patrones de microdesgaste entre los roedores caviomorfos eran más sutiles que las de los ungulados (Solounias & Semprebon 2002) y los primates (Godfrey et al. 2004). Nuestros resultados del DMTA en una muestra geográficamente restringida y realizados a nivel de especie mostraron que las diferencias en las texturas del microdesgaste dentario entre roedores caviomorfos (Figs. 6.2-5; Tabla 6.6) tienen rangos similares a los observados para ungulados (Scott 2012) o primates (Ungar et al. 2020).

La variación intraespecífica de la textura del microdesgaste exhibida por los caviomorfos hace más difícil el análisis y la comprensión de la variabilidad interespecífica. Sin embargo, se esperaba variación intraespecífica. Aunque los caviomorfos son principalmente consumidores de hojas o frutas, muchos de ellos incluyen animales, corteza o semillas en sus dietas, y son más oportunistas que los ruminantes. Ramdarshan et al. (2016) mostraron que los objetos pequeños y duros marcan la superficie del esmalte en mayor medida que los grandes. Así, incluso un pequeño porcentaje de insectos o semillas duras pueden generar variaciones en el microdesgaste dentario, como hemos observado en *C. aperea* (Fig. 6.4) o en las diferentes especies de *Trinomys* dentro de la categoría "fruta-semilla" (Fig. 6.3). Como el microdesgaste dentario registra los últimos días o las últimas semanas de uso (Teaford & Oyen 1989a, c; Schulz et al. 2013a), es sensible a cualquier cambio en la dieta. Por lo tanto, el comportamiento oportunista aumentará la variación en las texturas del microdesgaste. Además, la importancia funcional de los incisivos en el procesamiento de alimentos entre roedores (p. ej., en *Dasyprocta* y *Kannabateomys*)

puede modular el rol de los molariformes en la fragmentación de los elementos alimentarios. Finalmente, un estudio experimental reciente mostró que la misma planta puede dejar diferentes texturas de microdesgaste, dependiendo de si se encuentra más húmeda o seca (Winkler et al. 2019a). Una parte de la variabilidad intraespecífica de la complejidad de la textura del microdesgaste de ambas especies de *Phyllomys* podría explicarse por tales alteraciones (Fig. 6.4).

Una parte de la alta variabilidad intraespecífica aparente también puede ser artificial. La superficie escaneada es pequeña debido al tamaño de los dientes y del cuerpo de los mamíferos estudiados aquí y el efecto de un pequeño elemento duro o abrasivo afecta a una porción mayor del área escaneada ($50\ \mu\text{m} \times 50\ \mu\text{m}$) en comparación con las superficies más grandes que normalmente se consideran para estudios en primates o ungulados ($200\ \mu\text{m} \times 200\ \mu\text{m}$; Martin et al. 2018; Merceron et al. 2018a). Esto significa que el análisis de pequeñas superficies en roedores o cualquier otro mamífero pequeño favorece la variabilidad intraespecífica (Ramdarshan et al. 2017). Además, nuestro estudio a nivel geográfico restringido y a nivel específico resultó en tamaños de muestra pequeños para algunos taxones, lo que puede haber resultado en algún sesgo. No obstante, las diferencias entre grupos interespecíficos e interdietarios fueron más importantes que las variaciones intraespecíficas en nuestra muestra (Tabla 6.6).

Un factor limitante para interpretar los resultados de la DMTA para los caviomorfos es la falta de datos etológicos y ecológicos detallados publicados para ellos. Existen pocos estudios etológicos detallados de caviomorfos comparados con primates o ungulados (para primates ver Napier & Napier 1967; Fleagle 1999; Conklin-Brittain et al. 2000; Percher et al. 2017; para ungulados ver Field 1972; Gebert & Verheyden-Tixier 2001; Azorit et al. 2012). Las listas detalladas de elementos consumidos que se pueden encontrar para algunas especies de ungulados o primates permiten una mejor interpretación de sus texturas de microdesgaste dentario. Los entornos experimentales (Merceron et al. 2016b; Ramdarshan et al. 2016; Teaford et al. 2017; Winkler et al. 2019a, 2020a) y los estudios aplicados (Merceron et al. 2010a; Berlioz et al. 2018) han demostrado que los alimentos secundarios pueden afectar en gran medida las texturas de los microdesgastes dentarios, lo que sugiere que los pobres registros de la dieta de algunos roedores en Sudamérica explican el aparente desacuerdo existente respecto a su desgaste dentario.

Compartir recursos y nichos

La división de los recursos, como los alimentos (Shiels et al. 2013), el espacio (Bowers 1982) y los patrones de actividad (es decir, diurnos, nocturnos, catemerales; Castro-Arellano & Lacher 2009), facilita la coexistencia de las especies (Schoener 1974). Como la masa corporal está relacionada con la partición de recursos (p. ej., Robinson & Redford 1986), discutimos las especies de caviomorfos simpátricos del SDMAf, teniendo en cuenta desde las especies más grandes hasta las más pequeñas registradas.

Hydrochoerus hydrochaeris (35-60 kg), *Dasyprocta leporina* (4 kg) y *Coendou spinosus* (1.5 kg) son los caviomorfos más grandes encontrados en el SDMAf. *Hydrochoerus hydrochaeris* es semi-acuático, *D. leporina* es terrestre y *C. spinosus* es arborícola. Todos tienen preferencias dietarias muy distintas: vegetación acuática, frutos y semillas y hojas jóvenes, respectivamente. Dadas estas diferencias ecológicas, no compiten entre sí por los recursos y sus texturas de microdesgaste dental reflejan estas diferentes ecologías de alimentación.

Cavia aperea (400-700 g) y *Kannabateomys amblyonyx* (400 g) tienen masas corporales superpuestas. Sin embargo, difieren en las preferencias alimentarias y no compiten en términos de hábitos, ya que *C. aperea* es terrestre y *K. amblyonyx* es arborícola.

Las texturas de los microdesgastes dentarios reflejan estas diferencias en los hábitos dietarios. Las masas corporales de las otras siete especies oscilan entre 160 g y 300 g. Las dos especies de *Phyllomys* son arborícolas como *K. amblyonyx*. Sin embargo, *Phyllomys* no parece competir con *K. amblyonyx* por los alimentos, ya que tienen preferencias dietarias distintas, como lo atestigua la textura de microdesgaste registrada. *Phyllomys nigrispinus* es ligeramente más grande que *P. pattoni*, pero esta última ocupa una gama más amplia de microhábitats que la primera (Fabre et al. 2016).

Euryzygomatomys spinosus y las cuatro especies de *Trinomys* no muestran diferencias significativas en la textura del microdesgaste, aunque *E. spinosus* consume principalmente hojas e insectos, mientras que las especies de *Trinomys* son principalmente frugívoras con el uso secundario de insectos como alimento alternativo. Esta división de los recursos alimentarios no se pone en evidencia aquí a través del análisis de la textura del microdesgaste dentario. *Euryzygomatomys spinosus* es un roedor omnívoro semifosorial, que ocupa varios tipos de microhábitats (Mares & Ojeda 1982) y parece confirmar que entre los roedores, cuanto menos selectiva es una especie

en términos de microhábitat, más generalista es en términos de dieta (Vieira 2003). Las cuatro especies de *Trinomys* tienen hábitos terrestres y son parapátricas (Fabre et al. 2016). Presentan rasgos ecológicos muy similares (hábitos, dietas) pero no compiten directamente por los recursos, ya que no ocupan los mismos espacios. *Trinomys graciosus* y *T. iheringi* se encuentran por encima de los 600 m en los estados de Rio de Janeiro y Sao Paulo, respectivamente. *Trinomys dimidiatus* prefiere los bosques interiores relativamente abiertos del clímax de las tierras bajas, mientras que *T. eliasi* prefiere los bosques costeros (Fabre et al. 2016).

Estudios previos sobre roedores mostraron que las preferencias de microhábitat (Vieira 2003), el tamaño corporal y los patrones de actividad (Bowers & Brown 1982) son componentes importantes que caracterizan a los nichos ecológicos. En el caso de los roedores caviomorfos del SDMAf, las preferencias dietarias y las masas corporales parecen explicar principalmente la división de los recursos de las especies, con la excepción de las especies parapátricas de *Trinomys* y *Phyllomys*. En algunos casos, la división temporal (p. ej., diurno vs. nocturno) facilita la coexistencia entre competidores (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). Los patrones de actividad no parecen estar implicados en la división de los recursos ni en evitar la competencia por interferencias. Las actividades diurnas *versus* nocturnas de las especies podrían estar más relacionadas con la presión de depredación, dado que las especies más grandes son diurnas y las más pequeñas son nocturnas.

Capítulo VII: Variación intra-específica del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales

Este capítulo resume los resultados obtenidos y la discusión realizada respecto al análisis de las texturas de microdesgaste dentario al nivel intraespecífico con el enfoque de explorar el impacto de la variación intraespecífica sobre las diferencias interespecífica y entre categorías.

Si el estudio de la textura del microdesgaste dentario está a la vanguardia de la caracterización metroológica de superficies (Ungar & Evans 2016; Arman et al. 2019), dos factores desafían la solidez de las reconstrucciones de la dieta basadas en la textura de microdesgaste: los pequeños tamaños de las muestras paleontológicas y una tendencia a la visión general de las potenciales fuentes de variación intraespecífica (Calandra & Merceron 2016; Arman et al. 2019). De hecho, los datos fósiles son fragmentarios y pueden sufrir alteraciones durante el proceso de fosilización. También aportan solo restringida información sobre muchos factores determinantes de las variaciones biológicas, como el sexo de los individuos, la estación correspondiente a la muerte de los individuos o las características del hábitat en el que vivían. Así, las inferencias paleoecológicas se realizan frecuentemente por analogía con los taxones vivientes, a nivel específico o genérico, bajo el supuesto de que la muestra elegida de ejemplares actuales es suficientemente representativa. Como tal, la mayoría de los estudios de DMTA se centran en las diferencias inter-específicas, aceptando una variabilidad intra-específica menor sin explorarla.

No obstante, recientemente varios estudios han revelado la variabilidad intraespecífica de las texturas de microdesgaste dentario en función de la composición de la dieta (p. ej., en ungulados, Merceron et al. 2010a; Ramdarshan et al. 2016; Bignon-lau et al. 2017) e incluso de la calidad de los artículos consumidos (p. ej., pasto seco frente a pasto húmedo en los cuyes; Winkler et al. 2019a). Las diferencias de dieta intraespecíficas ligadas a la geografía y la estacionalidad también son detectables con el microdesgaste (p. ej., en ungulados, Merceron et al. 2010a; roedores murinos, Burgman et al. 2016). La comprensión de las diferencias intraespecíficas podría permitir interpretaciones más precisas de la dieta para los taxones extintos (Arman et al. 2019).

Este capítulo trata por un lado del estudio de dos especies simpátricas de Guayana Francesa para las cuales se conocen datos ecológicos (p. ej., composición

detallada de la dieta, sexo de los especímenes, estación de captura), lo que permitió explorar la variación inter- e intra-específica. Por otro lado, trata del estudio de varias especies de caviomorfos representadas por poblaciones de diferentes ecoregiones para explorar la variabilidad geográfica y ambiental.

7.1. Caso de estudio: los microdesgastes dentarios entre y dentro de dos especies simpátricas de ratas espinosas de Guayana Francesa

Modificado del trabajo publicado (Apéndice 7.1):

Robinet, C., Merceron, G., Catzeflis, F., Candela, A.M., & Marivaux, L. 2022. About inter-and intra-specific variability of dental microwear texture in rodents: Study of two sympatric *Proechimys* (Echimyidae) species from the Cacao locality, French Guiana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110880.

Aquí exploramos el impacto de las diferencias dietéticas inter e intraespecíficas vinculadas al sexo, la estacionalidad y/o las variaciones de la cobertura vegetal dentro del mismo entorno forestal a través de la textura del microdesgaste dental. Para el propósito de este estudio, analizamos dos poblaciones simpátricas de dos especies de ratas espinosas (*Proechimys*, Echimyidae, Octodontoidea, Caviomorpha) de la Guayana Francesa. Nuestro objetivo fue:

- (1) probar si el DMTA puede detectar las diferencias de dieta entre las dos especies estudiadas,
- (2) analizar si el sexo, la estacionalidad y la cobertura vegetal tienen efectos detectables y significativos en la textura del microdesgaste dental,
- (3) evaluar si la variabilidad intraespecífica podría tener un impacto en la diferenciación interespecífica,
- (4) discutir las implicaciones en las interpretaciones paleoecológicas.

7.1.1. Contexto

Localidad

La localidad de Cacao está situada en el noreste de la Guayana Francesa, a lo largo del río Comté, a 45 kilómetros al sur de Cayena. Se estudiaron muestras provenientes de cinco lugares de captura (LI-1, LI-2, LI-4, LI-5 y LI-8; Tabla 7.1, Fig. 7.1). La cobertura vegetal en los lugares de captura varía desde áreas cultivadas cercanas (varias frutas y verduras) y áreas altamente perturbadas alrededor de esos campos (LI-4 y LI-5) hasta viejos bosques secundarios bien drenados (LI-1, LI-2 y LI-8) con dosel cerrado de altura media (alrededor de 28 m) y apertura de espacios por caídas de árboles por el viento (Guitet et al. 2015).

En la Guayana Francesa predomina un clima de selva tropical cálido y húmedo. Las precipitaciones en Cacao pueden oscilar entre 3500 y 4000 mm anuales, con más de 250 días de lluvia al año (Météo France, enlace ver referencias). Se pueden distinguir dos estaciones lluviosas y dos secas: una estación lluviosa corta de diciembre a febrero, una estación seca corta de marzo a mediados de abril, una estación lluviosa larga de abril a julio y, finalmente, una estación seca larga entre agosto y noviembre (Catzefflis et al. 2018). Los valores mensuales más bajos de precipitación se registran en septiembre y octubre (Catzefflis et al. 2018).

Tabla 7.1: Coordenadas GPS y elevación de los cinco lugares de captura en la Guayana Francesa.

Locus	Latitud	Longitud	Elevación
LI-1	N 4°33.935'	O52°26.640'	165 m
LI-2	N 4°34.010'	O52°26.940'	140 m
LI-4	N 4°33.950'	O52°27.130'	82 m
LI-5	N 4°34.150'	O52°27.315'	103 m
LI-8	N 4°33.708'	O52°26.590'	197 m

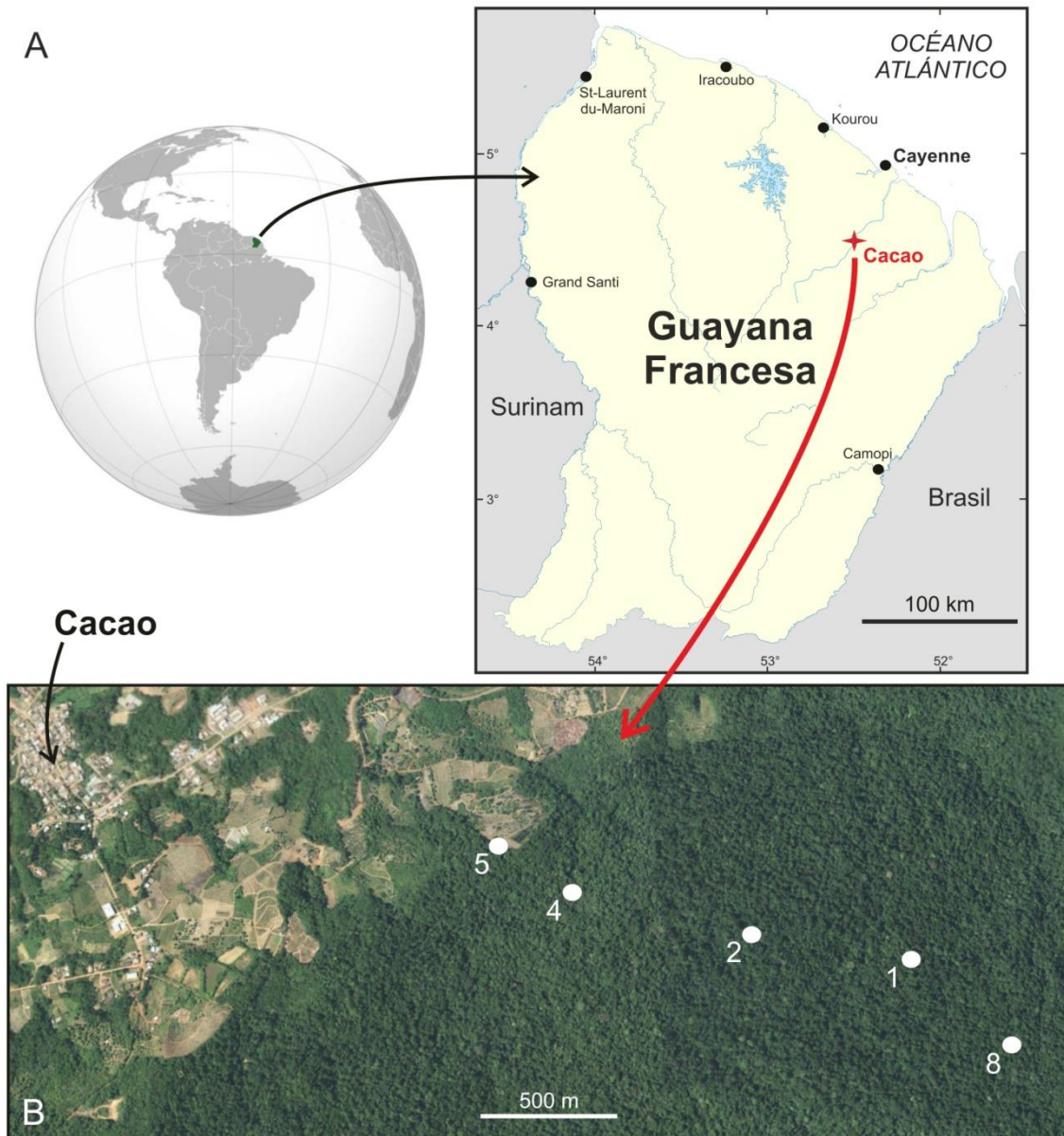


Figura 7.1: Mapa geográfico de la región de interés. A: Localización geográfica de la Guayana Francesa en América del Sur (izquierda) y del pequeño pueblo de Cacao (cruz roja), al sur de Cayena en el río Comté (derecha). B: Fotografía aérea (Geoportail; www.geoportail.gouv.fr) de la zona de Cacao con la ubicación de los cinco sitios de captura desde la región antropizada (izquierda) hacia el antiguo bosque secundario (derecha). Los círculos blancos numerados (1, 2, 4, 5, 8) corresponden a los cinco lugares de captura (respectivamente LI-1, LI-2, LI-4, LI-5 y LI-8). Véase la Tabla 7.1 para las coordenadas GPS exactas.

Materiales

Las especies estudiadas aquí son la rata espinosa de Cuvier, *Proechimys cuvieri* Petter, 1978 (Fig. 7.2) y la rata espinosa de Cayena, *Proechimys guyannensis* Geoffroy, 1803. Analizamos un total de 42 individuos adultos silvestres (27 de *P. cuvieri* y 15 de *P. guyannensis*; lista detallada en Apéndice 7.2) de los alrededores de Cacao (municipio de Roura), en la Guayana Francesa. Todos los especímenes fueron recolectados por un equipo dirigido por François Catzeflis (co-autor) durante varias temporadas de trabajo de campo realizadas entre los años 2007 y 2012, siguiendo las directivas éticas establecidas por la American Society of Mammalogists para el uso de mamíferos silvestres en la investigación (Gannon & Sikes 2007). Los especímenes se capturaron durante los meses de julio (n = 20) y octubre (n = 22). Todos los especímenes se identificaron siguiendo a Patton (1987), Malcolm (1992), Catzeflis & Steiner (2000) y Voss et al. (2001), y se encuentran depositados en las colecciones del Museo de Historia Natural de Ginebra, Suiza (MHNG).

El número de ejemplares estudiados es el resultado de un amplio esfuerzo de trampeo realizado a muy pequeña escala durante cinco campañas de trabajo de campo. Aunque pueda parecer algo limitada, esta muestra es equivalente en tamaño a otros estudios de microdesgaste en roedores colectados en la naturaleza (véase Burgman et al. 2016; Calandra et al. 2016a; Winkler et al. 2016). Este es el primer estudio de su tipo, ya que los estudios de microdesgaste de caviomorfos silvestres se basan generalmente en especímenes colectados en amplios rangos geográficos (a escala continental) y/o temporales (en muestras colectadas a lo largo de varias décadas/siglos; 2D, Townsend & Croft 2008; 3D, Robinet et al. 2020).

La rata espinosa de Cuvier (*Proechimys cuvieri*) se encuentra por igual en el bosque primario y secundario (Voss et al. 2001). Prefiere el sotobosque leñoso y generalmente se captura en el suelo (Adler et al. 2012). También puede encontrarse en jardines abandonados, bosques de segundo crecimiento y bosques perturbados (Lambert et al. 2006; Patton & Leite 2015; Fabre et al. 2016). La rata espinosa de Cayena (*Proechimys guyannensis*) es más común en los bosques primarios (Voss et al. 2001), pero también se encuentra en bosques secundarios y en bosques alterados por el hombre; esta especie puede sobrevivir en un ambiente agrícola si es que hay alguna cubierta forestal. Cuando ambas especies son simpátricas, la rata espinosa de Cuvier es

más abundante (Voss et al. 2001; Adler et al. 2012), una observación que es consistente con las muestras capturadas utilizadas aquí.

Las especies de *Proechimys* son principalmente frugívoras y granívoras (Tabla 7.2; Guillotin 1982; Forget 1991; Adler 1995; Henry 1997; Hoch & Adler 1997; Patton & Leite 2015). En ambas especies, los exocarpios duros de los frutos no se ingieren, sino que se roen con los incisivos para extraer la semilla nutritiva del interior. Feer et al. (2001) observaron que *P. cuvieri* consume la pulpa en mayor proporción que las semillas, y Guillotin (1982) enumeró 48 especies consumidas por *P. cuvieri* en dos Bosques de la Guayana francesa (Anexo 1; Guillotin 1982), con una preferencia por los frutos de 1 a 3 cm de diámetro. La dieta de *P. cuvieri* también incluye una notable proporción de insectos (Tabla 7.2; Guillotin 1982; Feer et al. 2001). Sin embargo, no se dispone de detalles sobre el tipo de insectos consumidos. Los machos de *P. cuvieri* son más frugívoros que las hembras y consumen menos insectos (Henry 1997). Los machos tienen un área de distribución del doble que las hembras (Guillotin 1982). Por otra parte, la dieta principalmente frugívora de *P. guyannensis* se complementa con hongos (hongos micorrízicos arbusculares, Janos et al. 1995; Mangan & Adler 1999) y hojas. No se dispone de datos detallados sobre la dieta de *P. guyannensis* (ausencia de proporciones claras de los diferentes elementos de la dieta; ver Tabla 7.2), sin embargo, en otras especies micófagas de *Proechimys*, se registra que el consumo varía a lo largo del año dependiendo de la disponibilidad de esporocarpios (Janos et al. 1995). Todos los datos sobre la dieta se obtuvieron mediante el estudio del contenido estomacal de varias poblaciones de *Proechimys* en la Guayana Francesa (Guillotin 1982; Henry 1997; Feer et al. 2001). Los datos ecológicos de cada especie se resumen en la Tabla 7.2.

Los ejemplares estudiados no fueron rastreados por radio, ya que el objetivo del trabajo de campo era recolectar (atrapar y matar) ejemplares. Sin embargo, Guillotin (1982) estudió en detalle el área de distribución (3.145 m² para las hembras y 8.431 m² para los machos, con un diámetro máximo del área de distribución de aproximadamente 85 m para las hembras y 131 m para los machos, Tabla 1 de Guillotin 1982), y la distancia acumulada recorrida por noche (297 m para las hembras y 586 m para los machos) de *P. cuvieri* en la Guayana Francesa. Everard y Tikasingh (1973) describieron el área de distribución de *P. guyannensis* (14.000 m² para los machos y 1.500 m² para las hembras). Estos valores indican que ambas especies permanecen en un área relativamente pequeña y no tienden a desplazarse grandes distancias.

Tabla 7.2: Datos ecológicos de las especies consideradas en este estudio. Masas corporales promedio, según Álvarez et al. (2017; material suplementario).

Taxón	N	Masa	Hábitos	Patrón reproductivo	Referencias ^a
<i>Proechimys cuvieri</i>	27	323 g	terrestre nocturno	todo al año (en Guayana Francesa)	1; 2; 5; 6; 8
		Dieta: pulpa de fruto (53%) y semillas (13%), insectos (32%), hojas y fibra (2%)			
<i>Proechimys guyannensis</i>	15	263 g	terrestre nocturno	estacional (supuestamente)	2; 3; 4; 7; 8
		Dieta: principalmente frugívoras (pulpa), pero también semillas y hongos micorrízicos arbusculares			

^aReferencias: 1) Guillotin 1982; 2) Emmons & Feer 1997; 3) Eisenberg & Redford 1999; 4) Mangan & Adler 1999; 5) Feer et al. 2001; 6) Catzefflis & Patton 2016a; 7) Catzefflis & Patton 2016b; 8) Fabre et al. 2016.

Análisis

Como los datos no estaban distribuidos normalmente, utilizamos una transformación Box-Cox (Box & Cox 1964) del paquete 'Car' (Fox & Weisberg 2011) para que los datos cumplieran los requisitos de las pruebas paramétricas.

Para cada parámetro, a fin de considerar todos los factores y sus interacciones, partimos de un modelo que puede describirse como: Parámetro DMT ~ Especie x Sexo x Cobertura vegetal x Mes de captura, donde el factor "especie" tiene las modalidades *Proechimys cuvieri* y *P. guyannensis*, el factor "sexo" tiene las modalidades machos y hembras, el factor "cobertura vegetal" tiene las modalidades bosque secundario viejo (correspondientes a los lugares de captura 1, 2 y 8) y bosque perturbado (correspondientes a los lugares de captura 4 y 5), y el factor "mes de captura" tiene las

modalidades julio y octubre. A continuación, realizamos una selección de modelos por pasos basada en los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC) utilizando la función `stepAIC` incorporada en el paquete MASS (Tabla 7.3a-f) y retuvimos el mejor modelo (valores más bajos de AIC).

Los especímenes fueron colectados durante cinco años diferentes: 2007, 2008, 2009, 2010 y 2012. El factor "año" no se incluyó en el modelo estudiado debido a su superposición con otros factores en nuestro conjunto de datos. Sin embargo, no parece tener un efecto significativo por sí mismo. Toda la información y los detalles sobre el factor "año" están disponibles en el Apéndice 7.3.

Se realizaron análisis de varianza ANOVA (Anova; paquete "Car") para evaluar si había una diferencia significativa entre los grupos para un parámetro de textura determinado. Se realizaron pruebas posthoc por pares que combinaban la prueba de diferencia honestamente significativa (HSD) de Tukey y la prueba de mínima diferencia significativa (LSD) de Fisher para detectar si existía una diferencia significativa entre los grupos. La prueba LSD está incorporada en el paquete R *agricolae* (de Mendiburu, 2019). Ambas pruebas se utilizaron para equilibrar los riesgos de errores de tipo I y de tipo II (Cook & Farewell 1996). Cuando solo la prueba LSD de Fisher detectó una variación significativa, consideramos los resultados de significación marginal (Burgman et al. 2016; Hullot et al. 2019; Robinet et al. 2020).

7.1.2. Resultados

La media, la mediana y el desvío estándar de la media para todos los parámetros se indican por grupo en la Tabla 7.4. Todos los modelos finales retenidos para cada parámetro están disponibles en Tablas 7.3a a 7.3f, e incluyen los factores especie, cobertura vegetal, sexo (excepto el modelo final para HASfc16) y mes de captura (excepto el modelo final para HASfc9), así como la combinación del factor especie x cobertura vegetal, especie x sexo (excepto el modelo final para HASfc16) y especie x mes de captura (excepto los modelos finales para HASfc4 y HASfc9). Los ANOVAs detectaron que la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno textural (Tfv) son significativamente diferentes entre taxones, sexos y meses de captura (Tabla 7.5). Los valores de volumen de relleno textural (Tfv) son significativamente diferentes entre los

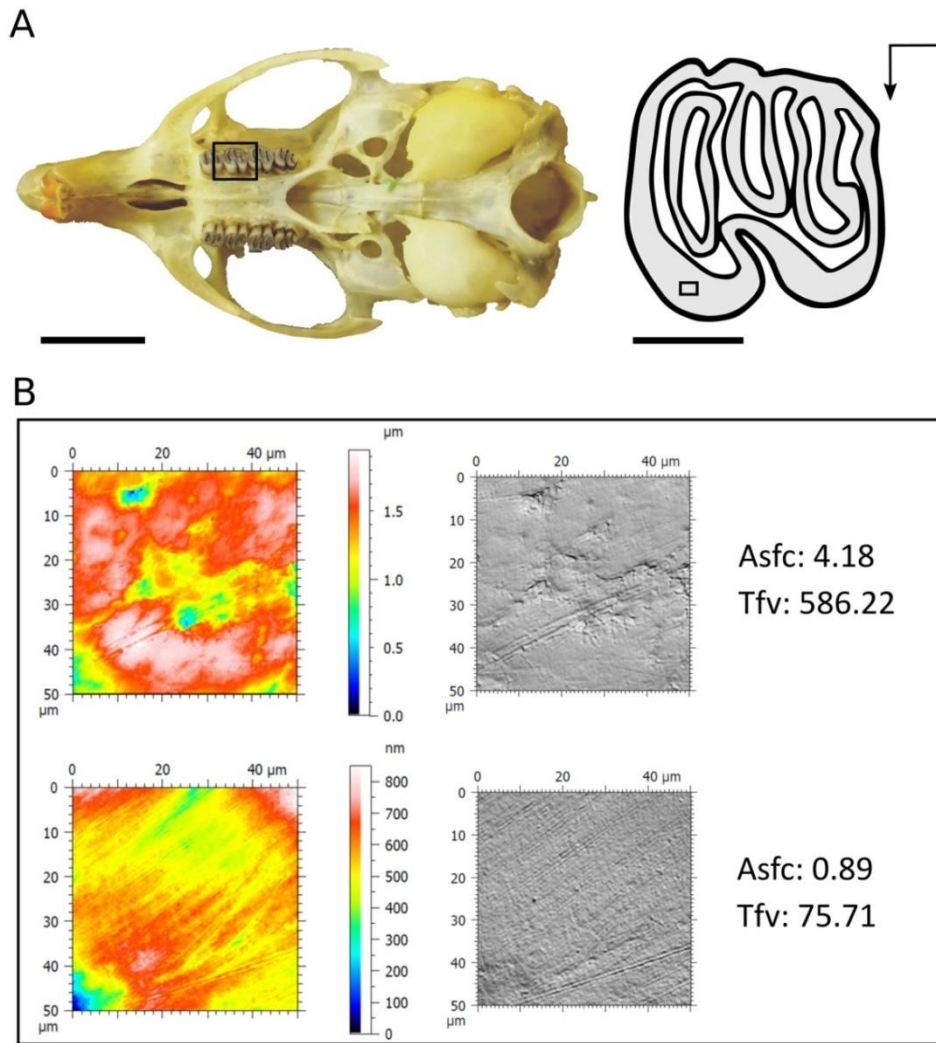


Figura 7.2: Representación gráfica del proceso de adquisición de parámetros de microdesgaste dentario desde los especímenes estudiados (A) hasta las superficies de microdesgaste dentario estudiadas (B). A, (izquierda) posición del primer molar superior izquierdo estudiado (M1) en el cráneo de *Proechimys cuvieri* (MHNG1975.046) en vista oclusal (barra de escala = 1 cm) y (derecha) posición de medición de la faceta masticatoria en el mismo diente (barra de escala = 1 mm). El relleno gris claro indica la capa de esmalte. El rectángulo negro indica el escaneo 3D de 175 x 132 μm adquirido en el LeicaDCM "Trident". La superficie generada fue tratada con el software LeicaMap (tecnología Mountain, Leica Microsystems). Se recortó manualmente un área de estudio de 50 x 50 μm. La flecha indica la dirección mesio-lingual. B, (izquierda) representaciones topográficas y (derecha) fotosimulaciones de la superficie estudiada de 50 × 50 μm de *Proechimys cuvieri* (MHNG1975.046, arriba) y *Proechimys guyannensis* (MHNG1984.001, abajo) con los valores de sus parámetros asociados Asfc (sin unidad) y Tfv (en μm³).

Tabla 7.3: Detalle del modelo de selección por pasos según el criterio AIC para cada uno de los parámetros de textura del microdesgaste (a, Asfc; b, epLsar; c, HAsfc4; d, HAsfc9; e, HAsfc16; f, Tfv). Los factores incluidos en el modelo de partida son: "especie" con las modalidades *Proechimys cuvieri* y *Proechimys guyannensis*, "sexo" con las modalidades machos y hembras, "cobertura vegetal" con las modalidades bosque secundario viejo (correspondiente a los lugares de captura 1, 2 y 8) y bosque perturbado (correspondiente a los lugares de captura 4 y 5), "mes de captura" con las modalidades julio y octubre, y todas las interacciones entre esos factores.

(a)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
Asfc			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	12.14	-24.11
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	12.14	-24.11
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	12.14	-24.11
	- especie:sexo:mes de captura	12.15	-26.11
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	12.16	-28.07
	- sexo:mes de captura	12.17	-30.03
	- especie:sexo:cobertura vegetal	12.39	-31.28
	modelo final = especie + sexo + cobertura vegetal + mes de captura + especie:sexo + especie:cobertura vegetal + especie:mes de captura + cobertura vegetal:mes de captura		

(b)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
epLsar			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	38.65	24.50
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	38.65	24.50
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	38.65	24.50
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	39.69	23.62
	- cobertura vegetal:mes de captura	39.76	21.70
	- especie:sexo:mes de captura	40.91	20.90
	- sexo:mes de captura	42.35	20.35
	modelo final = especie + sexo + cobertura vegetal + mes de captura + especie:sexo + especie:cobertura vegetal + sexo:cobertura vegetal + especie:mes de captura + especie:sexo:cobertura vegetal		

(c)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
HAsfc4			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	2.57	-89.36
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	2.57	-89.36
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	2.57	-89.36
	- especie:sexo:mes de captura	2.57	-91.35
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	2.61	-92.70
	- sexo:mes de captura	2.61	-94.66
	- especie:mes de captura	2.67	-95.69
	- especie:sexo:cobertura vegetal	2.72	-96.94
	- sexo:cobertura vegetal	2.75	-98.49
	- cobertura vegetal:mes de captura	2.82	-99.39
	modelo final = especie + sexo + cobertura vegetal + mes de captura + especie:sexo + especie:cobertura vegetal		

(d)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
HAsfc9			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	15.24	-14.59
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	15.24	-14.59
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	15.24	-14.59
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	15.27	-16.50
	- especie:sexo:cobertura vegetal	15.37	-18.22
	- especie:sexo:mes de captura	15.61	-19.58
	- sexo:mes de captura	15.71	-21.29
	- especie:mes de captura	15.88	-22.85
	- cobertura vegetal:mes de captura	15.99	-24.55
	- mes de captura	16.04	-26.44
	modelo final = especie + sexo + cobertura vegetal + especie:sexo + especie:cobertura vegetal + sexo:cobertura vegetal		

(e)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
HAsfc16			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	11.60	-26.03
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	11.60	-26.03
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	11.60	-26.03
	- especie:sexo:cobertura vegetal	11.64	-27.91
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	11.69	-29.73
	- sexo:cobertura vegetal	11.79	-31.37
	- especie:sexo:mes de captura	11.91	-32.95
	- especie:sexo	11.93	-34.87
	- sexo:mes de captura	12.07	-36.38
	- sexo	12.17	-38.04
	modelo final = especie + cobertura vegetal + mes de captura + especie:cobertura vegetal + especie:mes de captura + cobertura vegetal:mes de captura		

(f)

Variables	Pasos	Desvío residual	AIC
Tfv			
	modelo inicial = especie x sexo x cobertura vegetal x mes de captura	117.02	71.04
	- especie:sexo:cobertura vegetal:mes de captura	117.02	71.04
	- especie:cobertura vegetal:mes de captura	117.02	71.04
	- especie:sexo:cobertura vegetal	120.78	70.36
	- sexo:cobertura vegetal:mes de captura	125.63	70.02
	- cobertura vegetal:mes de captura	125.74	68.05
	- sexo:cobertura vegetal	125.81	66.08
	modelo final = especie + sexo + cobertura vegetal + mes de captura + especie:sexo + especie:cobertura vegetal + especie:mes de captura + sexo:mes de captura + especie:sexo:mes de captura		

tipos de cobertura vegetal (Tabla 7.5). La complejidad (Asfc), el volumen de relleno textural (Tfv) y la anisotropía (epLsar) muestran diferencias a través de la combinación de varios factores (Tabla 7.5; Figs. 7.3 y 7.4). Ninguna de las tres variables de heterogeneidad de la complejidad muestra diferencias significativas.

Las texturas de microdesgaste de *P. cuvieri* son más complejas (Asfc) y tienen valores más altos de volumen de relleno textural (Tfv) que *P. guyannensis* (Fig. 7.4). Los machos muestran texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) y valores más altos de volumen de relleno textural (Tfv) que las hembras (Tablas 7.4 y 7.5). Las pruebas posthoc revelan diferencias significativas de complejidad (Asfc) y volumen de relleno textural (Tfv) entre las hembras de *P. guyannensis* y tanto las hembras como los machos de *P. cuvieri* (Tabla 7.6; Fig. 7.3). Los machos de *P. guyannensis* también tienen valores más bajos de complejidad (Asfc) y volumen de relleno textural (Tfv) que los machos de *P. cuvieri*, pero no muestran diferencias significativas con las hembras de *P. cuvieri*. En el caso de *P. cuvieri*, la textura del microdesgaste dental de las hembras muestra un volumen de relleno textural (Tfv) y una complejidad (Asfc) marginalmente inferiores a los de los machos (Tabla 7.6; Fig. 7.3). Las texturas de microdesgaste dental de los individuos colectados durante el mes de octubre son significativamente menos complejas (Asfc) y tienen valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) que los individuos colectados en julio (Tablas 7.4 y 7.5). En particular, los individuos de *P. guyannensis* colectados durante el mes de octubre presentan texturas de microdesgaste dental significativamente menos complejas (Asfc) y se caracterizan por valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) que los individuos de *P. cuvieri* colectados durante ambos períodos, y los individuos de *P. guyannensis* colectados durante julio. Sin embargo, muestran valores de anisotropía (epLsar) solo marginalmente superiores a los individuos de *P. cuvieri* colectados durante octubre y a los individuos de *P. guyannensis* colectados durante julio (Tabla 7.6; Fig. 7.4). Los especímenes colectados en julio en el bosque perturbado muestran texturas de microdesgaste significativamente más complejas (Asfc) que los especímenes colectados durante octubre tanto en los bosques secundarios perturbados como en los antiguos (Tablas 7.4 y 7.5). Las texturas de microdesgaste de los individuos colectados en el bosque secundario antiguo (lugares de captura 8, 1 y 2) se caracterizan por valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) que los individuos colectados en el bosque perturbado (lugares de captura 4 y 5; Tablas 7.4 y 7.5; Fig. 7.4).

Tabla 7.4: Estadísticos descriptivos de los parámetros de la textura del microdesgaste dentario (Asfc, epLsar y Tfv) para cada especie por sexo, mes de captura y tipo de cobertura vegetal. Abreviaturas: m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar x10 ³			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
Por taxón										
<i>P. cuvieri</i>	27	1.98	1.09	2.06	3.68	3.68	1.35	330.27	137.97	438.74
machos	10	2.48	1.83	1.97	3.51	3.27	1.32	500.30	256.25	564.74
hembras	17	1.68	0.98	2.12	3.77	3.76	1.39	230.25	50.81	323.57
<i>P. guyannensis</i>	15	0.64	0.45	0.49	4.54	4.64	2.14	188.60	1.00	418.70
machos	10	0.73	0.51	0.55	3.90	4.48	1.82	274.52	13.45	497.60
hembras	5	0.44	0.28	0.29	5.82	6.34	2.34	16.77	1.00	33.00
Por mes de captura										
Julio	20									
<i>P. cuvieri</i>	16	2.23	0.92	2.54	3.83	3.65	1.34	219.42	61.18	302.57
<i>P. guyannensis</i>	4	1.16	0.99	0.66	3.37	2.54	2.69	378.69	125.51	590.74
Octubre	22									
<i>P. cuvieri</i>	11	1.61	1.10	1.07	3.46	4.11	1.39	491.51	287.38	561.15
<i>P. guyannensis</i>	11	0.45	0.36	0.22	4.96	4.87	1.87	119.48	1.00	347.89
Por cobertura vegetal										
Bosque secundario antiguo	28									
<i>P. cuvieri</i>	16	1.68	1.10	1.35	3.54	3.27	1.14	190.62	54.96	300.02
<i>P. guyannensis</i>	12	0.58	0.41	0.53	4.67	4.57	2.29	122.75	1.00	361.15
Bosque perturbado	14									
<i>P. cuvieri</i>	11	2.41	1.04	2.83	3.87	4.24	1.64	533.39	333.04	537.47
<i>P. guyannensis</i>	3	0.86	0.87	0.04	4.01	4.87	1.57	452.02	117.21	616.19

Tabla 7.4: Estadísticos descriptivos de los parámetros de la textura del microdesgaste dentario (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) para cada especie por sexo, mes de captura y tipo de cobertura vegetal. Abreviaturas: m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
Por taxón										
<i>P. cuvieri</i>	27	0.36	0.31	0.20	0.49	0.39	0.37	0.51	0.39	0.30
machos	10	0.31	0.25	0.18	0.39	0.29	0.24	0.47	0.32	0.30
hembras	17	0.39	0.37	0.21	0.55	0.40	0.42	0.53	0.45	0.31
<i>P. guyannensis</i>	15	0.39	0.36	0.13	0.44	0.39	0.19	0.48	0.44	0.16
machos	10	0.42	0.38	0.14	0.45	0.39	0.20	0.49	0.44	0.16
hembras	5	0.34	0.32	0.11	0.41	0.39	0.16	0.44	0.44	0.17
Por mes de captura										
Julio	20									
<i>P. cuvieri</i>	16	0.35	0.27	0.22	0.54	0.39	0.44	0.52	0.39	0.33
<i>P. guyannensis</i>	4	0.31	0.29	0.09	0.34	0.33	0.11	0.36	0.36	0.11
Octubre	22									
<i>P. cuvieri</i>	11	0.37	0.34	0.17	0.43	0.38	0.22	0.49	0.39	0.28
<i>P. guyannensis</i>	11	0.42	0.37	0.13	0.47	0.40	0.20	0.52	0.45	0.16
Por cobertura vegetal										
Bosque secundario antiguo	28									
<i>P. cuvieri</i>	16	0.34	0.29	0.21	0.52	0.37	0.44	0.49	0.35	0.31
<i>P. guyannensis</i>	12	0.42	0.38	0.13	0.47	0.41	0.19	0.50	0.46	0.16
Bosque perturbado	14									
<i>P. cuvieri</i>	11	0.38	0.37	0.20	0.46	0.40	0.24	0.53	0.45	0.30
<i>P. guyannensis</i>	3	0.30	0.29	0.07	0.29	0.26	0.10	0.36	0.40	0.10

Tabla 7.5: Análisis de varianza (ANOVA) significativos sobre los datos transformados en Box-Cox para la especie, el sexo, el tipo de cobertura vegetal y el mes de captura en todos los parámetros de textura del microdesgaste dentario^a.

Variable	Tratamiento	valor <i>F</i>	valor p
Asfc	especies	24.06	<0.001
	sexo	8.79	0.005
	mes de captura	8.42	0.007
	especies x mes de captura	8.07	0.008
	cobertura vegetal x mes de captura	4.96	0.033
epLsar	especies x mes de captura	5.47	0.026
	especies x sexo x cobertura vegetal	4.73	0.037
Tfv	especies	14.26	<0.001
	sexo	9.34	0.004
	cobertura vegetal	12.28	0.001
	mes de captura	6.42	0.016
	especies x mes de captura	5.08	0.031

^a Asfc: complejidad; epLsar: anisotropía; Tfv: volumen de relleno textural.

Tabla 7.6: Comparaciones posthoc por pares A, entre sexos (F, hembras; M, machos); B, entre meses de captura (Oct, octubre; Jul, julio). La significación a $p < 0,05$ se indica en letra normal para las pruebas LSD de Fischer (marginal), y en negrita para las pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher.

A	<i>P. guyannensis</i> F	<i>P. guyannensis</i> M	<i>P. cuvieri</i> F
<i>P. guyannensis</i> M			
<i>P. cuvieri</i> F	Asfc, Tfv		
<i>P. cuvieri</i> M	Asfc, Tfv	Asfc, Tfv	Asfc, Tfv
B	<i>P. guyannensis</i> Oct	<i>P. guyannensis</i> Jul	<i>P. cuvieri</i> Oct
<i>P. guyannensis</i> Jul	Asfc, Tfv, epLsar		
<i>P. cuvieri</i> Oct	Asfc, Tfv, epLsar		
<i>P. cuvieri</i> Jul	Asfc, Tfv		

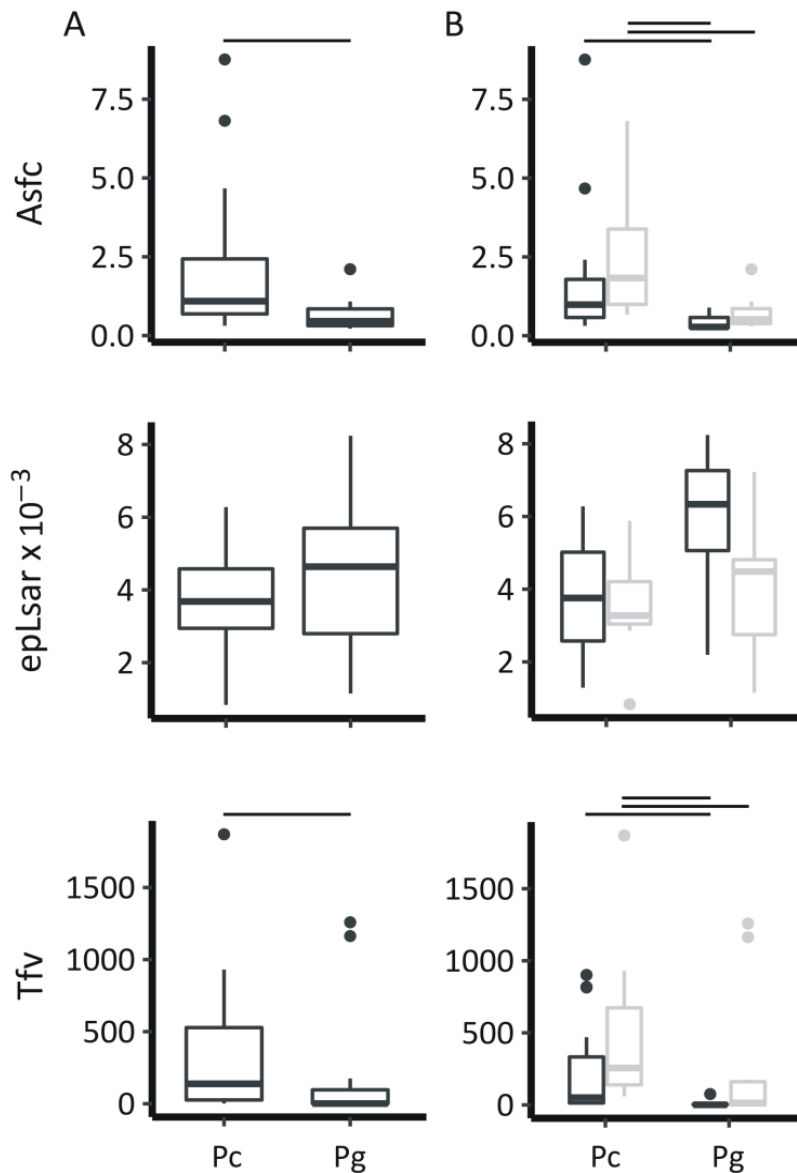


Figura 7.3: Boxplot de las variables significativas de la textura del microdesgaste. A, por especie; B, por especie y sexo. Las hembras están en negro y los machos en gris claro. Pc, *Proechimys cuvieri*; Pg, *Proechimys guyannensis*; Asfc, complejidad; epLsar, anisotropía; Tfv, volumen de relleno textural. Las líneas continuas de arriba de los boxplot indican que las pruebas HSD de Tukey fueron significativas ($p < 0,05$).

Se detectaron diferencias marginales para la anisotropía a través de la combinación de los factores especie, sexo y cobertura vegetal (Tabla 7.5), teniendo las hembras de *P. guyannensis* colectados en bosque secundario antiguo texturas de microdesgaste ligeramente más anisotrópicas que cualquier otro grupo, excepto los machos de *P. guyannensis* colectados en bosque perturbado, con los que no se detectaron diferencias (Tabla 7.4).

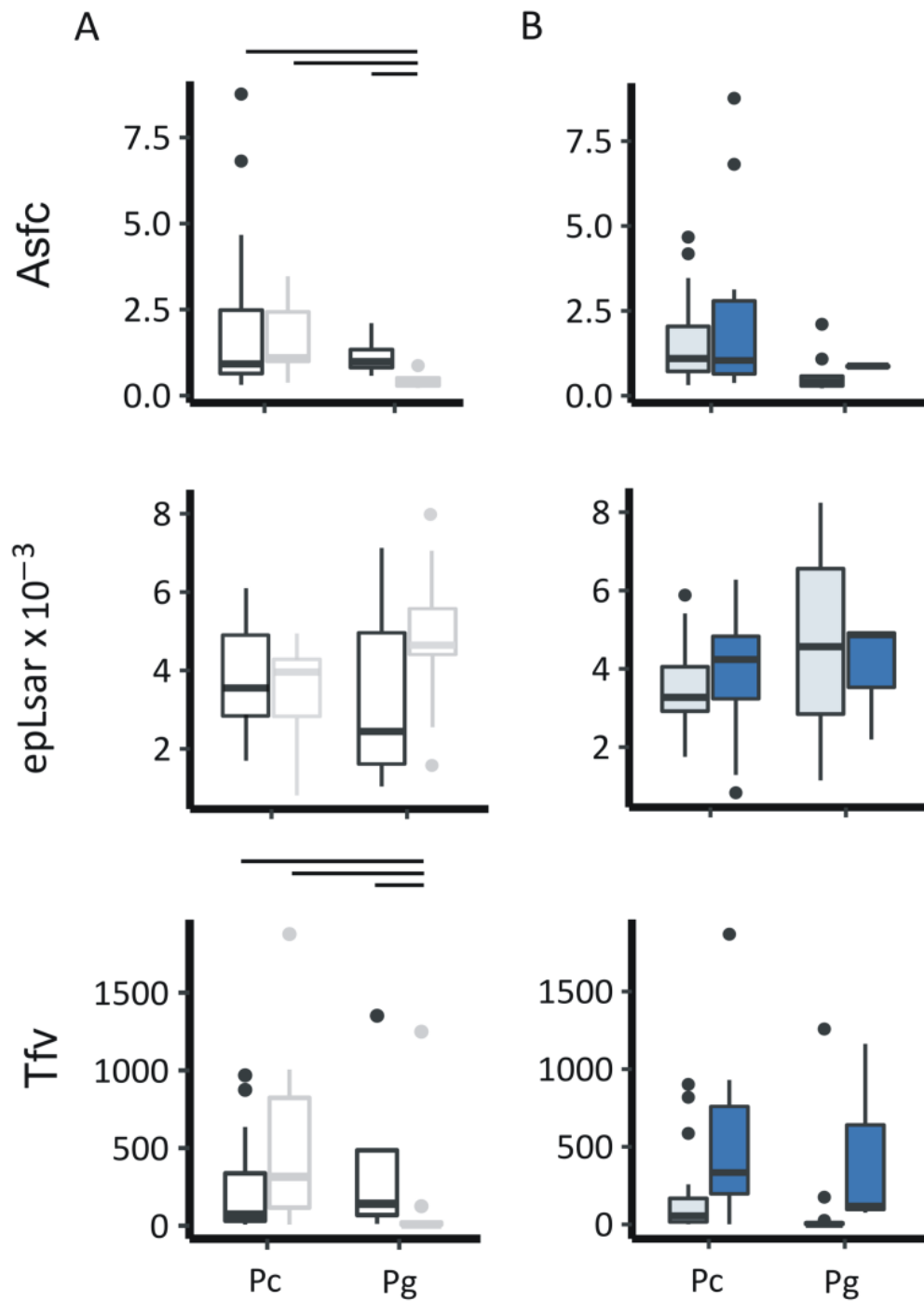


Figura 7.4: Boxplots de las variables significativas de la textura del microdesgaste. A, por especie y mes de captura; B, por especie y cobertura vegetal. Los especímenes colectados en julio están en negro, y en octubre en gris claro. La cobertura vegetal de bosque secundario antiguo está en relleno celeste, y la cobertura vegetal de bosque perturbado está en relleno azul. Pc, *Proechimys cuvieri*; Pg, *Proechimys guyannensis*; Asfc, complejidad; epLsar, anisotropía; Tfv, volumen de relleno textural. Las líneas continuas por arriba de los boxplot indican que las pruebas HSD de Tukey fueron significativas ($p < 0,05$).

7.1.3. Discusión

Interpretaciones ecológicas

Aplicado a estas dos especies simpátricas de *Proechimys*, el DMTA detectó diferencias interespecíficas coherentes con sus ecologías. El análisis también indicó diferencias intraespecíficas, en particular entre sexos y meses de captura, así como diferencias entre tipos de cobertura vegetal.

Aunque la pulpa de la fruta es el componente principal de la dieta de ambas especies de *Proechimys*, nuestros resultados muestran que este elemento "blando" (Vogel et al. 2014) probablemente no es el componente que tiene el mayor impacto en las superficies del esmalte, ya que se observan diferencias en las texturas del microdesgaste dentario entre las dos especies (Tabla 7.5; Fig. 7.3). Por un lado, la inclusión de semillas e insectos (Guillotín 1982; Feer et al. 2001), muchos de ellos duros y quebradizos, en la dieta de *P. cuvieri* puede generar texturas de microdesgaste más variables y complejas (Asfc), asociadas a texturas más profundamente marcadas, como ponen de manifiesto los mayores valores de volumen de relleno textural (Tfv) (Tabla 7.2; Fig. 7.3A). Por otro lado, la dieta de *P. guyannensis* se complementa con hojas, pero también con HMA (Hongos Micorrízicos Arbusculares, Janos et al. 1995; Mangan & Adler 1999). Estos HMA contienen esporas portadoras de quitina protegidas por agregados compactos de esporas llamados esporocarpios (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson 1994). Se puede suponer que esas esporas micrométricas (entre 30 y 160 μm ; Janos et al. 1995) podrían dar lugar a texturas de microdesgaste menos complejas (Asfc) y a valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) (Tablas 7.4 y 7.5; Fig. 7.3), teniendo un efecto similar al de los fitolitos silíceos y otros pequeños abrasivos en las especies herbívoras (Scott 2012).

En general, el volumen de relleno textural (Tfv) y la complejidad (Asfc) de las hembras son menores que los de los machos (Tablas 7.4 y 7.6), lo que puede reflejar las diferencias en la dieta entre sexos en *Proechimys*. Las diferencias dietéticas entre machos y hembras son conocidas en diferentes especies de mamíferos que reflejan diferencias en los requerimientos energéticos y la fisiología (p. ej., Cransac et al. 2001; Kamilar & Pokempner 2008). Estas diferencias se reflejan en los patrones de microdesgaste dental (véase Merceron et al. 2010a; Percher et al. 2017). La ecología de *P. guyannensis* no se conoce en detalle, pero los machos de *P. cuvieri* parecen ser más

frugívoros que las hembras y consumen menos insectos (Henry 1997). Como los machos tienen un área de distribución el doble que el de las hembras (Guillotin 1982), podrían recurrir a componentes secundarios de su dieta con menos frecuencia que las hembras. Además, los insectos podrían satisfacer las mayores necesidades proteicas de los períodos de gestación y lactancia en las hembras (Zambrano et al. 2005). Así, las ligeras diferencias de volumen de relleno textural (Tfv) y complejidad (Asfc) observadas entre machos y hembras de *P. cuvieri* podrían reflejar una proporción ligeramente mayor de semillas en la dieta de los machos en comparación con las hembras. Los valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) indican una textura menos profunda. Tanto los insectos (consumidos preferentemente por las hembras) como las semillas (consumidas preferentemente por los machos) son artículos duros, pero los primeros son más diversos mecánicamente (p. ej., los escarabajos frente a las orugas) y podrían ofrecer menos resistencia a la masticación que las semillas densas (Strait 1993).

Los especímenes colectados en octubre presentan texturas de microdesgaste menos complejas (Asfc) asociadas a valores más bajos de volumen de relleno textural (Tfv) que los especímenes colectados en julio (Tablas 7.4-7.6; Fig. 7.4). Estas diferencias se manifiestan principalmente en los individuos de *P. guyannensis* colectados en octubre, que también presentan valores más bajos de complejidad (Asfc) y de volumen de relleno textural (Tfv), así como valores ligeramente más altos de anisotropía que los de *P. cuvieri* colectados el mismo mes (Tabla 7.6, Fig. 7.4). Además, los individuos de *P. guyannensis* colectados en octubre también presentan valores de anisotropía ligeramente superiores a los individuos de la misma especie colectados en julio (Tabla 7.6). Se sabe que la disponibilidad de frutos es altamente estacional incluso en los bosques húmedos tropicales (Sabatier & Puig 1986; Leigh 1999; Forget et al. 2002; Jansen et al. 2002; Mendoza et al. 2018), aunque la amplitud de la estacionalidad de la fructificación es menor en los bosques secundarios en comparación con los bosques primarios de la Guayana Francesa (Sabatier 1985). El pico de fructificación coincide generalmente con el inicio de la estación húmeda, entre marzo y mayo. Ni julio ni octubre pueden considerarse como temporadas de alta fructificación. Sin embargo, la disponibilidad general de fruta parece ser mayor en julio que en octubre (Charles-Dominique et al. 1981; Guillotin 1982). Parece entonces que un descenso en la disponibilidad de alimento en estación seca (octubre) tiene un impacto significativo en la dieta, particularmente en la de *P. guyannensis*. Como se ha observado en otras

especies micófagas de *Proechimys*, los HMA pueden ser especialmente críticos cuando la competencia por los recursos primarios (fruta) es elevada debido a la escasez de fruta (Mangan & Adler 1999). No se detectaron diferencias en la textura del microdesgaste entre los individuos de *P. cuvieri* colectados en ambos meses, lo que podría indicar que *P. cuvieri* no modifica mucho su dieta a lo largo de los meses o que su potencial alimento de reserva -consumido mayoritariamente en octubre- tiene propiedades materiales similares a las de sus recursos alimenticios preferidos, o tiene pocos efectos sobre la superficie del esmalte. Por el contrario, las diferencias estacionales en la textura del microdesgaste dental en *P. guyannensis* apoyan la idea de que en octubre, cuando la fruta es menos abundante, el nuevo componente de la dieta, principalmente hojas y hongos (HMA), tiene propiedades diferentes a los componentes dietéticos primarios (fruta y semillas). Nuestros resultados también confirman que cuando la fruta es abundante, durante la estación húmeda de julio, ambas especies parecen tener dietas más similares.

Con respecto a la cobertura vegetal, los individuos del bosque perturbado muestran valores más altos de volumen de relleno textural (Tfv) que sus homólogos del antiguo bosque secundario (Tabla 7.5; Fig. 7.4). Estos resultados reflejan las diferencias en las propiedades del alimento disponible en el bosque perturbado. Los bosques alterados son generalmente menos diversos desde el punto de vista de la cobertura vegetal y la diversidad faunística (Weibull et al. 2003; de Thoisy et al. 2010; Mitchell et al. 2014). Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son especialmente sensibles a las perturbaciones del suelo, como sería el caso de las zonas cultivadas, que pueden reducir o incluso eliminar su presencia (Mangan & Adler 1999). Se sabe que ambas especies de *Proechimys* estudiadas mantienen su presencia en el bosque perturbado cuando estas perturbaciones antropogénicas son limitadas. Sin embargo, cabe mencionar que solo se capturaron tres especímenes de *P. guyannensis* en el bosque perturbado (Tabla 7.4). Winkler et al. (2016) obtuvieron resultados similares en *Rattus rattus*, comparando poblaciones de hábitats perturbados y naturales. Encontraron que los especímenes en el ambiente perturbado mostraban texturas de microdesgaste más ásperas, hasta el punto de que podrían pertenecer a especies diferentes, indicando una mayor abrasividad de la dieta (Winkler et al. 2016). Además, los especímenes colectados en julio en el bosque perturbado presentan texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que los colectados en octubre en ambos tipos de cobertura vegetal (Tablas 7.4 y 7.5). Esto podría mostrar que, aunque julio no sea el período alto de

fructificación (Catzeflis et al. 2018), se consumen frutos y semillas en el bosque perturbado.

Variación intraespecífica versus variación interespecífica

Hasta hace poco, sólo se había publicado un estudio sobre el microdesgaste dentario en especímenes silvestres de roedores caviomorfos (Townsend & Croft 2008). Estos autores centraron sus esfuerzos en las diferencias entre especies y en las diferencias entre categorías dietarias, trabajando a nivel genérico. Robinet et al. (2020) aplicaron DMTA a roedores caviomorfos silvestres, centrándose por primera vez en las diferencias entre categorías interespecíficas e interdietarias entre especies dentro de la misma ecorregión (ver Cap. VI). Estos autores destacaron las diferencias en la textura del microdesgaste entre y dentro de las categorías dietarias. Aquí no solo detectamos diferencias entre dos especies simpátricas del mismo género, sino que también observamos diferencias en las texturas de microdesgaste dentario entre estaciones del año, tipos de cobertura vegetal y sexos a la pequeña escala de 1.5 km de nuestro estudio (Tabla 7.5; Figs. 7.3 y 7.4). Estas diferencias están relacionadas con las variaciones estacionales en la disponibilidad de frutos y semillas, así como con las diferencias en los requisitos de alimentación entre machos y hembras. Tales diferencias intraespecíficas fueron encontradas en otros grupos de mamíferos (p. ej., Merceron et al. 2010a, b; Bignon-Lau et al. 2017). En algunos casos, la variabilidad intraespecífica de ambas especies se solapa, con lo que las diferencias interespecíficas quedan parcialmente ocultas. Por ejemplo, las diferencias interespecíficas son evidentes cuando se comparan todos los especímenes de *P. cuvieri* y *P. guyannensis*, sin embargo, no se encuentran diferencias significativas cuando se compara la textura del microdesgaste de sólo las hembras de *P. cuvieri* y los machos de *P. guyannensis* (Tabla 7.6; Fig. 7.3).

Otras fuentes pueden contribuir a aumentar las diferencias intraespecíficas. La superficie escaneada se fijó en $50\ \mu\text{m} \times 50\ \mu\text{m}$ para asegurar que se ajustara a la faceta dental de estas pequeñas especies. Estas dimensiones podrían parecer pequeñas, ya que los efectos de un pequeño elemento duro o abrasivo impactan en una mayor porción del área escaneada en comparación con las superficies más grandes que se suelen considerar para los estudios en otras especies de mamíferos de mayor tamaño ($200\ \mu\text{m} \times 200\ \mu\text{m}$; Martin et al. 2018; Merceron et al. 2018a). Esto significa que los análisis en superficies pequeñas (aquí para roedores, pero sigue siendo cierto para cualquier otro mamífero)

aumentan la variabilidad intraespecífica (véase Ramdarshan et al. 2017). Se sabe que la anisotropía (epLsar) es especialmente sensible al efecto del tamaño de la superficie escaneada (Ramdarshan et al. 2017). Como las variaciones intraespecíficas son elevadas, se explica en parte por qué se encontraron pocas diferencias interespecíficas significativas, especialmente en este mismo parámetro de textura.

Significado para la paleoecología

Aunque se compone de individuos silvestres pertenecientes a especies actuales, las características del presente conjunto de datos (especímenes silvestres, tamaño moderado de la muestra, captura multianual y multiestacional, y variaciones en el hábitat) reflejan lo que podrían ser las propiedades de una muestra fósil. De hecho, por naturaleza, una muestra fósil podría ser bastante homogénea en sus propiedades de desgaste dental si registra un único evento deposicional catastrófico (es decir, mortalidad debida a una inundación o a una erupción volcánica), o bastante heterogénea si registra sucesivos eventos de incrustación o retrabajo, distintos en duración (desde unos pocos años hasta unos pocos miles de años). La comparación de la variabilidad intramuestral de una muestra fósil con la de distintas muestras silvestres actuales con diferentes curvas de mortalidad permite estimar la modalidad y el momento de deposición de las muestras fósiles (Rivals et al. 2015).

Es importante tener en cuenta que las texturas de microdesgaste dentario similares pueden ser el resultado de diferentes alimentos ingeridos que comparten propiedades materiales similares. Al contrario, las diferencias significativas en las texturas de microdesgaste dentario en facetas dentales homólogas de diferentes especies son, de hecho, evidencia de la diferencia en los hábitos dietarios. El componente principal de una dieta no siempre tiene el mayor impacto en la textura del microdesgaste dentario. Marshall y Wrangham (2007) sugirieron que las adaptaciones en la morfología dentaria podrían reflejar el consumo de alimentos secundarios (como hongos, hojas e insectos, en este caso) más que alimentos primarios (como frutas, en este caso). Para muchas especies, los alimentos preferidos requieren poca especialización y pueden ser procesados con relativa facilidad. Al contrario, los alimentos de apoyo (o alternativos, ver Marshall y Wrangham 2007) son más difíciles de procesar y requieren más especialización en la morfología dentaria (Robinson & Wilson 1998). Los entornos

experimentales, es decir, en condiciones de dieta controlada en criadero (Merceron et al. 2016b; Ramdarshan et al. 2016; Teaford et al. 2017; Winkler et al. 2019a) y los estudios aplicados, es decir, con muestras compuestas por especímenes capturados en la naturaleza (Merceron et al. 2010a; Berlioz et al. 2018), han demostrado que los alimentos de apoyo y los componentes secundarios de la dieta pueden afectar considerablemente a las texturas del microdesgaste dentario. Nuestros resultados muestran diferencias en el microdesgaste dentario entre los dos períodos (julio y octubre), especialmente destacadas en *P. guyannensis*. Las diferencias podrían deberse a una disminución o cambio en la composición de la fruta o a la inclusión de hongos (AMF) e insectos en la dieta. Entre estos alimentos secundarios, los primeros contienen una alta concentración de esporas cubiertas por tejidos resistentes y protectores que probablemente actúan como agentes abrasivos sobre el tejido dentario, mientras que los insectos muestran diversas propiedades mecánicas, desde orugas de tejidos blandos hasta escarabajos duros y quebradizos. Estos alimentos secundarios podrían ser los responsables de las diferencias estacionales en las texturas del microdesgaste dentario (Ungar et al. 2008; Strani et al. 2019).

Recientemente, varios estudios han revelado la variabilidad intraespecífica de las texturas del microdesgaste dentario en función de la composición de la dieta (p. ej., en ungulados, Ramdarshan et al. 2016; Bignon-lau et al. 2017), o del contenido de agua en los elementos consumidos (es decir, pasto seco frente a húmedo en cuises; Winkler et al. 2019a). Otros estudios han ido más allá y estudiaron la variabilidad a nivel individual (Arman et al. 2019), basándose en entornos experimentales de alimentación controlada para identificar los factores implicados en la variabilidad intraindividual y cuantificarla (Ramdarshan et al. 2017; Winkler et al. 2021). La variabilidad intraespecífica debe explorarse desde el nivel individual, comparando dientes y facetas del mismo individuo para mejorar la adquisición de datos y la reproducibilidad (Ramdarshan et al. 2017; Arman et al. 2019; Winkler et al. 2021), hasta una escala mayor, comparando las variaciones entre y dentro de la población del mismo taxón en diferentes ecorregiones (Burgman et al. 2016; Arman et al. 2019). Este trabajo no aborda la variabilidad intraindividual, sino que se centra en los factores de variabilidad a nivel poblacional. Nuestros resultados muestran que las texturas de microdesgaste dentario reflejan las diferencias en la estructura del hábitat a una escala espacial pequeña (transecta de 1.5 km) enfatizando el beneficio del análisis del desgaste dentario

en general y especialmente del DMTA para rastrear las variaciones de la disponibilidad de alimento a la escala del microhábitat (Belmaker 2018). Las texturas de microdesgaste de ambas especies de *Proechimys* se solapan cuando se consideran factores como el sexo, la estacionalidad y los tipos de cobertura vegetal; pero se detectan diferencias interespecíficas cuando se comparan ambas especies independientemente de los demás factores. Estos resultados ilustran especialmente bien la variabilidad de las dietas y los comportamientos alimentarios de los roedores caviomorfos (Robinet et al. 2018). Además, esto subraya que explorar en distintas escalas la variabilidad que caracteriza a las especies vivientes es absolutamente obligatorio para cualquier interpretación relacionada con las especies extintas. También destaca la importancia de contar con un muestreo bien conocido y lo más detallado posible. De hecho, un factor que limita la interpretación de los resultados de la DMTA obtenidos para los caviomorfos es la falta de informes etológicos detallados publicados y de datos ecológicos para la mayoría de los grupos, así como los pocos datos experimentales sobre la textura del microdesgaste dentario entre los caviomorfos (aunque véase Winkler et al. 2019a, 2020a, b, 2021). En efecto, *P. cuvieri* está bien estudiado y se han realizado observaciones para ambos sexos, en ambas estaciones (Guillotin 1982; Feer et al. 2001), aunque no es el caso de *P. guyannensis*.

Esto subraya que la exploración de la variabilidad que caracteriza a las especies vivientes en diversas escalas añade más capas de complejidad a las interpretaciones paleoecológicas (Catz et al. 2020; Ungar et al. 2020). De hecho, cuestiones como la estacionalidad o el momento de la depositación son cuestiones importantes en paleontología, pero también en arqueología (Milner 2005; Sánchez-Hernández et al. 2014). El análisis del microdesgaste dental y su variación intra-muestra puede complementar otros enfoques para evaluar estos aspectos a escala de sitio (Kohn et al. 1999; Berlioz et al. 2017; Green & Croft 2018; Blumenthal et al. 2019; Merceron et al. 2021).

Los estudios experimentales *sensu stricto* son de gran importancia para comprender mejor la formación de los microdesgastes, pero el estudio de las poblaciones silvestres no debe ser despreciado. Las condiciones de ingesta de alimentos están menos controladas, pero se necesitan estudios sobre especímenes silvestres para mejorar nuestra comprensión de las texturas de microdesgaste y, por lo tanto, para

aplicar el principio del actualismo a la interpretación de las dietas de las especies extintas.

7.2. Comparación intra-específica entre ecorregiones

Entre los caviomorfos actuales estudiados, analizamos ocho especies, que representan a las cuatro superfamilias, las cuales fueron muestreadas en al menos dos ambientes (diferentes ecorregiones). Este muestreo (Apéndice 7.4) permite evaluar si las diferentes condiciones ambientales tienen un impacto significativo en los parámetros del microdesgaste para cada especie.

Resultados

El promedio, la mediana y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno de textura fina (Tfv; volumen de relleno de textura a 0,2 μm) (Tabla 7.7) y para la heterogeneidad de complejidad (HASfc4, HASfc9, HASfc16) (Tabla 7.8) para cada especie y para cada ecorregión dentro cada especie.

El MANOVA detectó diferencias entre taxones y entre ecorregiones dentro de los taxones (Tabla 7.9). El análisis de varianza (ANOVA) detectó que la complejidad es la única variable con la cual se observa una diferencia significativa entre ecorregiones dentro de los taxones (Tabla 7.10). Los ANOVAs indican los siguientes resultados por taxones (Tabla 7.11):

- *Cavia aperea*: no se encuentran diferencias entre la muestra de la Pampa Húmeda y la del Bosque atlántico de la Serra do Mar.
- *Galea leucoblephara*: se encuentra una diferencia significativa entre la muestra de la Pampa húmeda y la del Chaco seco. Las texturas del microdesgaste de las muestras del Chaco seco son significativamente más complejas.
- *Microcavia australis*: se encuentra una diferencia significativa entre la muestra de la Pampa húmeda y la del Alto Monte. Las texturas del microdesgaste de los especímenes del Alto Monte son significativamente más complejas.
- *Dasyprocta azarae*: no se encuentran ninguna diferencia entre la muestra del Bosque atlántico y la muestra del Cerrado.

- *Dasyprocta leporina*: no se encuentran ninguna diferencia entre la muestra del Bosque atlántico y la muestra de la Guayana Francesa (que pertenece al Bosque húmedo de las Guayanas).
- *Lagostomus maximus*: no se encuentran diferencias entre la muestra de la Pampa húmeda y la muestra del Espinal.
- *Coendou spinosus*: no se encuentran ninguna diferencia entre la muestra del Bosque atlántico del Alto Paraná y la muestra del Bosque atlántico del Serra do Mar.
- *Makalata didelphoides*: se encuentra una diferencia significativa entre la muestra de Guayana Francesa (que pertenece al Bosque húmedo de las Guayanas) y la muestra de Caatinga. Las texturas de microdesgaste dentario de los especímenes de la Caatinga son significativamente más complejas.

Discusión

Entre las ecorregiones estudiadas y comparadas, algunas no presentan una alta estacionalidad (Bosque húmedo de las Guayanas, Bosque atlántico de la Sierra del Mar) y otras se distinguen por variar mucho de una estación a la otra (Alto Monte, Chaco seco, Caatinga, Cerrado). Del mismo modo, algunas ecorregiones presentan una cobertura vegetal muy heterogénea (Caatinga, Cerrado) y otras más homogénea (p. ej., Pampa húmeda); algunas ecorregiones son muy estratificadas (Bosque húmedo de las Guayanas, Bosque atlántico) o, al contrario muy poco estratificadas (Pampa húmeda, Espinal).

Diferencias intraespecíficas

Cavia aperea es un pastador relativamente selectivo. Sin embargo, incluye inflorescencias de pasto en su dieta y las pequeñas semillas duras parecen ser el elemento responsable de su textura de microdesgaste dentario (ver Cap. V). La ausencia de diferencias entre las dos muestras de *C. aperea* es esperada. De hecho, tanto la Pampa húmeda como el Bosque atlántico de Serra do Mar son ambientes húmedos donde se puede encontrar pasto húmedo (ver Cap. II). Incluso en verano, la proximidad con el delta del Río de la Plata garantiza altos niveles de humedad en la mayor parte de la provincia de Buenos Aires (Argentina). El Bosque atlántico de la Serra do Mar, en el estado de Rio de Janeiro (Brasil), se caracteriza por sus altas precipitaciones, que en

Tabla 7.7: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (complejidad, anisotropía, volumen de relleno de la textura) para cada taxón de la muestra de la Caatinga agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	Asfc			epLsar (x10 ³)			Tfv		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	1.54	1.42	0.88	4.61	4.71	1.88	981.12	940.08	744.48
Bosque atlántico Alto Paraná	9	1.61	1.40	0.92	5.04	5.31	1.67	852.23	635.02	766.98
Cerrado	9	1.48	1.43	0.89	4.17	4.42	2.08	1110.02	942.16	743.06
<i>Dasyprocta leporina</i>	14	1.43	1.19	1.04	2.97	2.46	1.71	1291.09	1089.50	706.72
Bosque atlántico	9	1.48	1.21	1.00	3.08	2.79	1.65	1171.35	1045.92	643.47
Bosque húmedo de Guayana	5	1.34	0.76	1.23	2.76	2.13	1.99	1506.62	1133.08	839.52
<i>Makalata didelphoides</i>	16	2.09	1.85	1.26	5.14	5.39	2.30	1284.57	1143.45	752.20
Caatinga	9	1.44	1.47	0.46	5.26	5.33	1.56	1294.49	1116.48	968.64
Bosque húmedo de Guayana	7	2.93	2.57	1.50	4.99	5.46	3.14	1271.82	1249.29	403.94
<i>Cavia aperea</i>	22	2.37	2.31	1.23	2.29	2.28	1.00	379.39	49.81	609.17
Pampa Húmeda	18	2.20	2.21	1.20	2.25	2.28	1.05	417.35	6.23	665.43
Bosque atlántico Serra do Mar	4	3.12	2.80	1.26	2.47	2.51	0.82	208.56	128.66	202.24
<i>Galea leucoblephara</i>	20	2.10	1.64	1.14	3.35	2.34	1.71	841.09	742.93	753.25
Chaco Seco	10	2.86	2.93	1.11	3.03	2.30	1.52	1022.68	902.73	781.32
Pampa Húmeda	10	1.35	1.49	0.49	3.66	3.41	1.90	659.51	429.57	716.98
<i>Lagostomus maximus</i>	28	2.85	2.66	1.68	2.58	2.52	1.46	1189.85	1023.09	899.67
Espinal	21	2.91	3.02	1.49	2.71	2.63	1.51	1237.63	983.66	1009.66
Pampa Húmeda	7	2.67	1.67	2.27	2.20	1.33	1.32	1046.51	1062.52	460.82
<i>Microcavia australis</i>	22	3.63	3.53	1.77	2.73	2.82	1.35	1727.32	1703.77	817.85
Alto Monte	18	4.05	3.92	1.62	2.74	2.88	1.37	1613.11	1525.30	794.12
Pampa Húmeda	4	1.74	1.34	1.09	2.70	2.49	1.45	2241.25	2062.78	823.47
<i>Coendou spinosus</i>	22	0.38	0.33	0.17	4.26	3.67	2.34	629.36	356.94	685.38
Bosque atlántico Alto Paraná	4	0.39	0.41	0.18	4.87	4.82	2.99	78.86	18.68	133.98
Bosque atlántico Serra do Mar	18	0.37	0.33	0.17	4.12	3.62	2.25	751.70	585.22	699.97

Tabla 7.8: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (heterogeneidades de complejidad calculadas a partir de 4, 9 y 16 subsuperficies) para cada taxón de la muestra de la Caatinga agrupados por categoría alimentaria. Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; med, mediana; ds, desvío estándar.

	N	HAsfc4			HAsfc9			HAsfc16		
		m	med	ds	m	med	ds	m	med	ds
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	0.32	0.31	0.15	0.38	0.34	0.15	0.43	0.42	0.15
Bosque atlántico Alto Paraná	9	0.35	0.31	0.10	0.40	0.37	0.13	0.48	0.46	0.13
Cerrado	9	0.30	0.32	0.18	0.35	0.29	0.17	0.38	0.39	0.16
<i>Dasyprocta leporina</i>	14	0.24	0.24	0.12	0.28	0.25	0.12	0.32	0.30	0.12
Bosque atlántico	9	0.24	0.17	0.13	0.27	0.22	0.14	0.31	0.26	0.14
Bosque húmedo de Guayana	5	0.26	0.24	0.09	0.29	0.27	0.10	0.34	0.33	0.09
<i>Makalata didelphoides</i>	16	0.42	0.36	0.18	0.58	0.49	0.35	0.60	0.52	0.29
Caatinga	9	0.37	0.35	0.15	0.53	0.49	0.34	0.59	0.55	0.29
Bosque húmedo de Guayana	7	0.47	0.37	0.20	0.64	0.53	0.38	0.62	0.50	0.31
<i>Cavia aperea</i>	22	0.36	0.31	0.16	0.46	0.42	0.22	0.50	0.46	0.23
Pampa Húmeda	18	0.36	0.31	0.17	0.48	0.42	0.23	0.50	0.46	0.25
Bosque atlántico Serra do Mar	4	0.34	0.29	0.12	0.39	0.41	0.12	0.48	0.46	0.16
<i>Galea leucoblephara</i>	20	0.33	0.28	0.15	0.44	0.41	0.22	0.46	0.45	0.15
Chaco Seco	10	0.29	0.25	0.13	0.36	0.36	0.14	0.41	0.41	0.09
Pampa Húmeda	10	0.36	0.34	0.16	0.52	0.45	0.26	0.50	0.48	0.19
<i>Lagostomus maximus</i>	28	0.37	0.31	0.16	0.46	0.40	0.25	0.49	0.45	0.18
Espinal	21	0.40	0.33	0.16	0.48	0.42	0.27	0.51	0.50	0.18
Pampa Húmeda	7	0.27	0.27	0.11	0.40	0.39	0.17	0.44	0.39	0.19
<i>Microcavia australis</i>	22	0.34	0.33	0.13	0.48	0.42	0.26	0.47	0.45	0.17
Alto Monte	18	0.34	0.36	0.14	0.48	0.42	0.28	0.49	0.45	0.18
Pampa Húmeda	4	0.32	0.29	0.08	0.49	0.45	0.19	0.41	0.41	0.07
<i>Coendou spinosus</i>	22	0.29	0.29	0.12	0.36	0.35	0.17	0.40	0.37	0.15
Bosque atlántico Alto Paraná	4	0.30	0.29	0.10	0.44	0.30	0.32	0.56	0.54	0.23
Bosque atlántico Serra do Mar	18	0.29	0.29	0.12	0.35	0.37	0.12	0.37	0.34	0.11

Tabla 7.9: Resultados del MANOVA para los taxones y las ecorregiones sobre datos transformados Box-Cox. Los valores p significativos ($p < 0.05$) aparecen en negrita. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

MANOVA	g.d.l.	Pillai	<i>F</i> aprox.	Valor p
Taxón	7	1.14	4.90	<0.001
Provincia	8	0.43	1.42	0.034
Residuos	146			

Tabla 7.10: Resultados del ANOVA sobre cada parámetro para los taxones y las ecorregiones en datos transformados Box-Cox. Los valores p significativos ($p < 0.05$) aparecen en negrita. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	<i>Valor F</i>	Valor p
Asfc					
Taxón	7	76.32	10.90	24.86	<0.001
Provincia	8	12.65	1.58	3.60	<0.001
Residuos	146	64.03	0.44		
epLsar					
Taxón	7	37.14	5.31	5.79	<0.001
Provincia	8	2.72	0.34	0.37	0.935
Residuos	146	133.90	0.92		
HAsfc4					
Taxón	7	0.88	0.13	2.11	0.046
Provincia	8	0.48	0.06	1.00	0.437
Residuos	146	8.67	0.06		
HAsfc9					
Taxón	7	5.13	0.73	3.29	0.003
Provincia	8	1.21	0.15	0.68	0.708
Residuos	146	32.52	0.22		
HAsfc16					
Taxón	7	2.96	0.42	3.77	0.001
Provincia	8	1.00	0.13	1.12	0.356
Residuos	146	16.38	0.11		
Tfv					
Taxón	7	21428	3061.20	10.59	<0.001
Provincia	8	3126	390.80	1.35	0.223
Residuos	146	42204	289.07		

Tabla 7.11: Resultados de los ANOVA sobre cada parámetro entre ecorregiones para cada taxón en datos transformados Box-Cox. Los valores p significativos ($p < 0.05$) aparecen en negrita. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Entre ecorregiones intra:	g.d.l.	Asfc		epLsar		Tfv	
		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Cavia aperea</i>	1	1.833	0.191	0.113	0.741	0.634	0.435
<i>Coendou spinosus</i>	1	0.031	0.861	0.170	0.685	0.768	0.391
<i>Dasyprocta azarae</i>	1	0	0.996	1.339	0.264	0.411	0.530
<i>Dasyprocta leporina</i>	1	0.003	0.961	0.368	0.555	0.307	0.590
<i>Galea leucoblephara</i>	1	14.476	0.001	0.526	0.478	1.528	0.232
<i>Lagostomus maximus</i>	1	0.548	0.466	1.015	0.323	0.002	0.966
<i>Makalata didelphoides</i>	1	9.759	0.007	0.726	0.409	0.128	0.726
<i>Microcavia australis</i>	1	14.250	0.001	0.017	0.897	1.602	0.220

Entre ecorregiones intra:	g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Cavia aperea</i>	1	0.042	0.840	0.036	0.853	0.147	0.705
<i>Coendou spinosus</i>	1	0.022	0.885	0.089	0.769	3.994	0.059
<i>Dasyprocta azarae</i>	1	0.390	0.541	0.919	0.352	2.488	0.134
<i>Dasyprocta leporina</i>	1	0.252	0.625	0.097	0.760	0.009	0.925
<i>Galea leucoblephara</i>	1	1.095	0.309	0.589	0.453	0.869	0.364
<i>Lagostomus maximus</i>	1	4.187	0.051	0.055	0.816	1.325	0.260
<i>Makalata didelphoides</i>	1	2.273	0.154	0.180	0.678	0.023	0.882
<i>Microcavia australis</i>	1	0.144	0.708	0.747	0.398	0.744	0.399

invierno son ligeramente inferiores (ver Cap. II). Además de estas características ambientales, los pastos son perennes. Como tales, no varían en cuanto a su disponibilidad per se.

Las especies de la categoría "pasto-hoja", *Microcavia australis* y *Galea leucoblephara* muestran diferencias en la textura del microdesgaste dentario en función de la ecorregión, mientras que *Lagostomus maximus* no lo hace.

Las dos muestras de *L. maximus* estudiadas provienen de la Pampa húmeda y del Espinal. Si bien estas ecorregiones muestran diferencias, permanecen muy similares (ambientes abiertos, húmedos). Como ambas ecorregiones son geográficamente próximas, tienden a tener la misma estacionalidad. Se sabe que *L. maximus* consume entre 15 y 50 plantas diferentes dependiendo de la región en la que vive (ver Cap. II). Por lo tanto, no es una sorpresa que sus texturas de microdesgaste dentario no muestren diferencias entre ecorregiones. Hay que destacar que *L. maximus* tiende a tener valores muy variables en los parámetros de la textura del microdesgaste, independientemente de la ecoregión (ver Cap. IV).

Tanto las muestras de *G. leucoblephara* como las de *M. australis* de la Pampa húmeda se caracterizan por una textura de microdesgaste dental menos compleja que las muestras de Chaco seco y Alto Monte, respectivamente. Se sabe que estas dos últimas ecorregiones son áridas y con pocas precipitaciones (ver Cap. II). Las diferencias de complejidad observadas en cada caso pueden deberse al consumo de diferentes especies de plantas, pero también pueden deberse a la diferente humedad dentro la misma especie de planta. De hecho, se sabe que *G. leucoblephara* se alimenta de especies arbustivas y herbáceas que están distribuidas en una sola de las dos ecorregiones, como *Lepidophyllum* sp. o en ambas ecorregiones, como *Stipa* sp. (ver Cap. II). Lo mismo se observa en el caso de *M. australis*, que se alimenta de *Capparis atamisquea*, en la ecoregión del Alto Monte (Campos et al. 2001b; Sassi et al. 2011) y de *Prosopis* sp., que es un género de amplia distribución. En ambos casos, la vegetación en el ambiente xérico tiende a desarrollar adaptaciones para reducir la pérdida de agua (Nicotra & Davidson 2010) incluyendo las modificaciones de las paredes celulares (ver Houston et al. 2016). Estas modificaciones pueden tener impacto en las propiedades físicas de las plantas consumidas. Winkler et al. (2019) demostraron que los pastos secos dejan una textura de microdesgaste más áspera que los pastos húmedos en los cuises domesticados. Nuestros resultados solo confirmaron esos hallazgos experimentales.

Las dos muestras de *C. spinosus* no muestran diferencias en la textura del microdesgaste dentario. Fueron colectadas en dos ecorregiones distintas del Bosque atlántico: el Alto Paraná de la provincia de Misiones (Argentina) y la Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil). Además, *C. spinosus* se alimenta de hojas nuevas muy blandas de un número limitado de especies (ver Cap. II). Por lo tanto, no es sorprendente que no se observe ninguna diferencia en la textura del microdesgaste.

Entre los consumidores de frutas y semillas, ambas especies de *Dasyprocta* no muestran diferencias en la textura del microdesgaste entre muestras distintas. *Dasyprocta leporina* fue capturada en el Bosque húmedo de las Guayanas (Guayana Francesa) y en el Bosque atlántico de Serra do Mar (Brasil). Ambas ecorregiones son tropicales con importantes precipitaciones. La disponibilidad de fruta varía a lo largo del año. El número de especies frutales disponibles disminuye en la estación seca. Sin embargo, los frutos se pueden encontrar durante todo el año en ambas ecorregiones, y el comportamiento de los agutíes en la dispersión-acumulación (*scatter-hoarder*) puede reducir el impacto de la disponibilidad de fruta en su dieta. *Dasyprocta azarae* fue capturada en el Bosque atlántico y en el Cerrado. En este caso, las muestras de las ecorregiones son más diferentes entre sí que en el caso de *D. leporina*. De hecho, el Cerrado es una ecoregión muy heterogénea, con una alta estacionalidad. La ausencia de diferencias en la textura del microdesgaste dentario entre las muestras de *D. azarae* indica que se alimentan del mismo tipo de fruta o seleccionan fruta con las mismas propiedades físicas independientemente de la ecoregión. Como la textura del microdesgaste registra los últimos días a semanas de vida del animal, dependiendo de la abrasividad de los elementos consumidos (Teaford & Oyen 1989a, c; Teaford et al. 2017), el comportamiento de dispersión-acumulación podría haber reducido el impacto de la estacionalidad que se esperaría que fuera importante en la muestra del Cerrado.

La especie arborícola *M. didelphoides* muestra diferencias en la textura del microdesgaste entre las muestras de Bosque húmedo de las Guayanas y la de Caatinga. La menor complejidad de la textura del microdesgaste dentario observada para la muestra de la Guayana Francesa (Bosque húmedo de las Guayanas) podría deberse a la diferencia entre ambas ecorregiones. De hecho, la Caatinga es un ambiente árido con una fuerte estacionalidad. Entre seis y once meses se consideran secos (ver Cap. II), lo que sin duda conduce a una importante variabilidad de la disponibilidad de frutas, y a la presencia de frutas mejor adaptadas a ambientes áridos que en la Guayana Francesa.

Esas diferencias de vegetación y, por lo tanto, de disponibilidad de frutos, podrían explicar la diferencia en la complejidad de la textura del microdesgaste.

Conclusiones respecto a las diferencias entre ecorregiones

La textura del microdesgaste observada para cada muestra es consistente con las observaciones experimentales que vinculan la rugosidad de la textura del microdesgaste y el contenido de agua de los elementos consumidos (Winkler et al. 2019a). Sin embargo, cuando se compararon diferentes muestras de roedores muroideos, las diferencias aparecieron en la heterogeneidad de la complejidad más que en la complejidad misma (Burgman et al. 2016). Un estudio de los grandes simios africanos vivientes realizado por Galbany et al. (2009) proporciona un ejemplo en el que los cambios en la textura del desgaste dentario y la complejidad surgen debido a las diferencias en el medio ambiente, a saber, la arena exógena. Es difícil separar el debate sobre las diferencias en la disponibilidad de alimentos y las propiedades físicas de los alimentos como subproducto de las diferencias ambientales, y el debate sobre las diferencias ambientales directas. El primero discute sobre las variaciones endógenas y el segundo sobre el impacto del grano exógeno en la formación de la textura del microdesgaste. Es obvio que la arena exógena tiene un impacto en el microdesgaste dentario. El debate consiste en determinar si el elemento exógeno es la principal fuente de variación antes que los propios alimentos.

El polvo se encuentra en todas partes y, como tal, puede afectar a la textura del microdesgaste. La cantidad de polvo y arena en los alimentos varía con la fuerza del viento, el patrón climático, la composición del suelo y el uso antropogénico de la tierra. Hasta donde sé, no se han realizado estudios comparativos para medir la acumulación de polvo en los ambientes representados en este estudio, aunque si se ha hecho en otras partes del mundo para comparar los niveles de polvo en el follaje (p. ej., Dochinger 1980; Ungar et al. 1995; Prusty et al. 2005). No obstante, es razonable suponer que las regiones con menor cobertura vegetal tienen una mayor acumulación de polvo, dadas las mayores tasas de erosión del suelo a través de la acción del viento. Es evidente que tanto el tipo de vegetación como su densidad influyen en la cantidad de polvo en la atmósfera (Wolfe & Nickling 1993). Además, debería haber más arena o polvo en las superficies del follaje ingerido en los hábitats donde el suelo está suelto y se desmorona con mayor facilidad.

Si el grano fuera el verdadero responsable de la formación del patrón de microdesgaste, entonces los valores derivados del análisis de textura deberían diferir según el hábitat de cada especie analizada. De forma general, se observaron diferencias entre las muestras de especies incluidas en diferentes categorías alimentarias e incluidas en diferentes familias. A través de la muestra, se detectaron además diferencias cuando se comparó un ambiente árido con otro húmedo. De hecho, un punto común entre el Alto Monte, el Chaco seco y la Caatinga es el grado de aridez. También representan tres ecorregiones relativamente más abiertas que el Bosque guayanés o el Bosque atlántico. Sin embargo, la ecoregión de la Pampa húmeda y Espinal también son abiertas. Además, no se detectaron diferencias para *C. aperea* entre la muestra del Bosque atlántico de Serra do Mar y la muestra de la Pampa húmeda, ni para *D. azarae* entre la muestra del Bosque atlántico y la muestra del Cerrado, lo que indica que la diferencia entre el ambiente abierto y el ambiente cerrado, y por lo tanto la cantidad relativa de elemento exógeno, no es suficiente para explicar la diferencia observada en la textura del microdesgaste. Como la aridez parece ser más decisiva, las diferencias de vegetación y las propiedades físicas de los alimentos disponibles, más que la cantidad de polvo, explican mejor las diferencias en las texturas del microdesgaste observadas a lo largo de nuestra muestra.

Capítulo VIII: Conclusiones acerca del estudio del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales

En este capítulo, propuse reunir conclusiones sobre el estudio de las texturas de microdesgaste dentario en los roedores caviomorfos actuales luego del análisis de todos los especímenes y la exploración de varios casos a diferentes escalas: dentro de las ecorregiones, entre ecorregiones, entre especies simpátricas con dietas diferentes, entre y dentro de especies simpátricas.

Aquí se discute también la especificidad del DMTA en los caviomorfos, los aportes del estudio del microdesgaste dentario en los caviomorfos a los debates acerca de DMTA y del poder de esta metodología para estimar la dieta de las especies fósiles y detectar la segregación ecológica y el uso de recursos alimentarios entre especies fósiles.

8.1. Interpretando la señal de la textura del microdesgaste dentario

El microdesgaste dentario y, en particular, la textura de microdesgaste dentario es una herramienta poderosa para estimar la dieta. Sin embargo, su sensibilidad (ver Cap. 3) requiere estar atentos a no generalizar a partir de otros grupos como ungulados, primates o roedores múridos. De hecho, considerando un grupo como los roedores caviomorfos, que han sido muy poco estudiados (2D, Townsend & Croft 2008; 3D, experimental, Winkler et al. 2019a, 2020a, b, 2021; silvestres, Robinet et al. 2020, 2022, esta tesis), la tentación de buscar patrones de interpretaciones en común con otros grupos de mamíferos, como los ungulados o los primates, en los cuales las texturas de microdesgastes fueron estudiadas desde hace más tiempo, es fuerte. Todas las comparaciones con otros grupos de mamíferos deben realizarse cuidadosamente, teniendo en cuenta que el modo de masticación (en particular los movimientos y dirección del proceso masticatorio) y la manera de recoger y procesar los elementos de la dieta, tienen un impacto en la relación entre microdesgaste y dieta. Por ejemplo, se observó que los ungulados consumidores de pasto (Scott 2012; Berlioz et al. 2018) no presentan las mismas texturas de microdesgaste que los caviomorfos consumidores de pasto (ver Cap. IV) y que los primates consumidores de frutos (Percher et al. 2017) no

presentan las mismas texturas de microdesgastes que los caviomorfos consumidores de frutos (ver Cap. IV).

De la misma manera, cuando se estudia el microdesgaste dentario es necesario pensar las categorías dietarias como categorías de elementos de dieta que tienen propiedades físicas diversas (porque el microdesgaste dentario detecta las propiedades físicas de los elementos masticados y no corresponde a una observación directa de la dieta). Por ejemplo, las especies del género *Coendou* y las del género *Phyllomys* son consumidoras de hojas de árboles dicotiledóneos, pero sus texturas de microdesgaste son extremadamente diferentes debido a que existe una diferencia marcada entre hojas jóvenes y brotes por un lado (para el caso de *Coendou*), y entre hojas maduras y elementos de corteza por el otro (ver Caps. II y IV). Así, es necesario un conocimiento detallado de la ecología de las especies que son utilizadas como referencia para establecer un modelo de interpretación de la textura de los microdesgastes dentarios.

Respecto al tratamiento de los datos, considerando la sensibilidad del método y el comportamiento oportunista de una gran parte de los caviomorfos respecto al consumo de alimentos, así como las variaciones conocidas de la dieta a lo largo de la vida de un individuo, existe la necesidad de considerar el estudio de los microdesgastes dentarios a nivel específico para interpretar las categorías. Esto fue demostrado en otros grupos (Merceron et al. 2018a, b) y se aplicó aquí a los caviomorfos. De hecho, cada categoría incluye a individuos que presentan texturas similares a las de especímenes de otras categorías, lo que produce una superposición entre las categorías (ver Fig. 4.3). Trabajar a nivel específico permite reducir este fenómeno de superposición. Además, las categorías se diferencian en mayor o menor grado, dependiendo de la escala de estudio y del tipo de ecoregión. Así, dos especies simpátricas de las categorías dietarias "fruta-insecto" y "fruta-hoja", que muestran elementos de dieta en común (pulpa de frutos y una proporción significativa de semillas), presentan diferencias de textura de microdesgaste dentario (ver Cap. VII). De la misma manera, el análisis de la textura de microdesgaste dentario permite diferenciar entre las distintas categorías dietarias de taxones encontrados en el Cerrado o la Caatinga (ver Cap. V). Al contrario, las categorías "pasto-semilla", "pasto-raíz" y "pasto-hoja" que se diferencian en el modelo general, no se diferencian en la ecoregión de Pampa húmeda (ver Cap. V), así como las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "hoja" no se diferencian en el Monte (ver Cap. V). Los análisis por ecoregión muestran la importancia de la disponibilidad de los

elementos dietarios en la distinción entre categorías que comparten elementos de dieta (ver Caps. V y VI). Es decir, en ambientes donde la disponibilidad de distintos tipos de vegetación es alta, las diferencias entre categorías son más marcadas que en los ambientes donde el tipo de vegetación es más homogéneo. Otro caso es el de las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto", las cuales no se diferencian en la ecoregión del Bosque húmedo de las Guayanas (ver Cap. V). En este caso, no se debe a la disponibilidad, ya que el ambiente del bosque húmedo es uno de los que tiene la mayor disponibilidad en recursos alimentarios (ver Cap. II), sino a la variabilidad de las propiedades físicas de los elementos de cada dieta. De hecho, los frutos, las semillas y los insectos cubren cada uno una gran variedad de formas, tamaños y durezas (Janson 1983; Strait 1993). Así, este caso particular muestra que el análisis de microdesgaste dentario no se relaciona con la dieta en sí misma sino con las propiedades físicas de los elementos de la dieta.

Las grandes tendencias establecidas en el modelo general (ver Cap. IV) se confirman. Es decir, (1) las categorías dietarias generalmente se diferencian por las texturas de microdesgaste dentario; (2) la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno de la textura (Tfv) son los parámetros que varían más entre categorías, aunque la anisotropía (epLsar) parece variar de forma significativa cuando se comparan taxones dentro una misma ecoregión (ver Caps. V y VI); (3) las texturas de microdesgaste dentario similares no significan misma dieta, pero texturas diferentes confirman diferencias de dieta; y (4) se confirmó (ver Cap. VII) que los elementos secundarios de la dieta ("*fallback food*"; Marshall et al. 2009) tienen una gran importancia en la formación del microdesgaste dentario en caviomorfos.

Las tendencias de cada parámetro están resumidas en la Figura 8.1. Texturas de microdesgaste dentario caracterizadas por bajos valores de volumen de relleno de la textura y complejidad corresponden a alimentos más blandos, sin o con pocos elementos duros (como semillas o insectos), mientras que texturas con altos valores de estos parámetros corresponden a dieta con altas proporciones de hojas, pasto y elementos subterráneos (raíces, tubérculos, etc.). Generalmente, los consumidores de hojas de dicotiledóneas maduras presentan texturas de microdesgaste dentario más anisotrópicas, mientras que consumidores de raíces y tubérculos presentan texturas con una complejidad más heterogénea (ver Cap. IV; Fig. 8.1). Esta relación entre alta anisotropía y comportamiento arborícola y alta heterogeneidad de complejidad y comportamiento

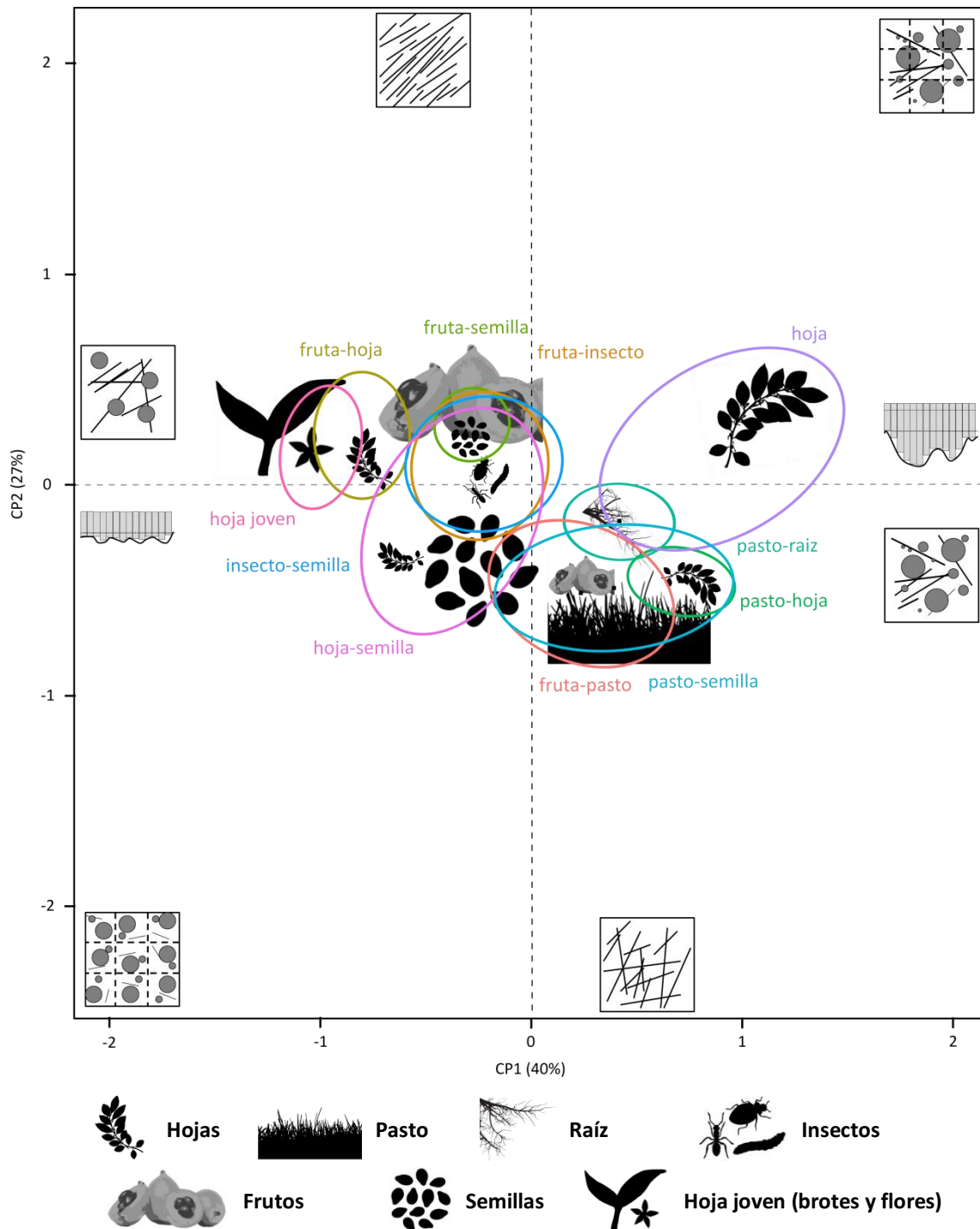


Figura 8.1: Representación de las tendencias de los parámetros de texturas de microdesgaste dentario (Asfc, Tfv, epLsar, HAsfc; ver Fig. 3.5) según su participación en los dos primeros componentes principales del ACP (Fig. 4.1), de las 11 categorías dietarias (ver Cap. II) representadas por las elipses de confianza (95%) y de los elementos componentes de la dieta según leyenda asociada (abajo).

semi-fosorial, fosorial o subterráneo se observa dentro de los consumidores de las categorías "hoja", "fruta-semilla" y "insecto-semilla", por ejemplo (ver Cap. V).

Las especies que pertenecen a diferentes categorías dietarias se diferencian menos entre ellas dependiendo del tipo de ambiente. Por ejemplo, las especies de las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto" no se diferencian entre sí en ambientes como el Bosque húmedo de la Guayana, donde existe una abundancia de tipos de frutos e insectos (ver Cap. V, sección 5.4). En tal caso, las propiedades físicas de los elementos de las dietas de ambas categorías tienen una tendencia a hacerse inconfundibles. Otro ejemplo es el de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla", las cuales no se diferencian entre sí en la Pampa húmeda (ver Cap. V, sección 5.5). En tal caso, se supone que la abundancia de pasto en la Pampa húmeda tiene como consecuencia que las diferentes especies usan más este recurso que otros componentes conocidos de sus dietas (ver Cap. V). Este fenómeno se produce también cuando un ambiente árido tiene menos disponibilidad en vegetación, lo que obliga a las especies simpátricas a compartir los mismos elementos de dieta (ver Cap. V, sección 5.6). En ambientes donde la disponibilidad en recursos alimentarios es reducida, se detectan diferencias de textura de microdesgaste dentario entre especies dentro de la misma categoría dietaria (p. ej., "pasto-hoja"). Esto ocurre cuando estas especies tienen estrategias de selección de elementos de dieta opuestas (p. ej., principalmente basadas en dicotiledóneas *versus* favorecer monocotiledóneas) tal como en el Chaco seco (ver Cap. V, sección 5.7).

Los resultados obtenidos, y presentados en los capítulos IV a VII, muestran que el tipo de ambiente y sus características, la disponibilidad de cada elemento de la dieta, así como las estrategias de cada especie son factores importantes al momento de interpretar las texturas de microdesgaste dentario.

8.2. Abrasivos endógenos *vs.* exógenos

La cuestión del rol de los abrasivos endógenos *versus* exógenos, es decir, de los abrasivos contenidos dentro de los elementos de la dieta (como los fitolitos) o del polvo y de la arena del ambiente ingeridos por un animal, es un debate muy activo entre los especialistas en los métodos de microdesgaste dentario (p. ej., Ungar et al. 2015 y ver Cap. III). Algunos autores concluyeron que la formación del microdesgaste dentario no "solamente" es el resultado del efecto de elementos de dureza y resistencia diversos sino

de procesos más complejos (Teaford et al. 2020). De hecho, Winkler et al. (2019a) mostraron la importancia del contenido en agua de los elementos masticados (seco *versus* húmedo).

Es exactamente este efecto (aridez *versus* humedad) el que parece explicar de la mejor forma los resultados obtenidos entre las diferentes ecorregiones (ver Cap. VII), más que la diferencia en abundancia de arena y polvo en el ambiente (es decir, entre ambientes cerrados con poco polvo y arena y ambientes abiertos con mucho polvo y arena). Además, taxones caviomorfos con hábitos de tipo semifosorial, fosorial y subterráneo presentan texturas de microdesgaste dentarios esperados para su dieta, lo que indicaría una relación más fuerte con las propiedades de los alimentos consumidos que con las partículas exógenas ingeridas en el proceso de excavación (ver Cap. V). Esto vendría a confirmar las interpretaciones de Burgman et al. (2016) en roedores múridos sudafricanos que indicaron que la señal exógena no supera la endógena.

8.3. Acerca de la variación en microdesgaste

Las diferentes fuentes de variación identificadas o verificadas en este trabajo y sus efectos en las texturas de microdesgaste dentario están resumidas en la Figura 8.2.

8.3.1. La variación biológica

Varios estudios en otros grupos exploraron factores biológicos de variación y sus impactos en el microdesgaste dentario (Merceron et al. 2010a; Percher et al. 2017; Berlioz et al. 2018) y algunos autores enfatizaron la necesidad de tener en cuenta la variación "intra-específica" en los análisis (Arman et al. 2019). Los estudios experimentales en caviomorfos (realizados en *Cavia porcellus*) intentaron comprobar que el contenido en agua y/o el tamaño de los elementos consumidos pueden afectar la variabilidad de la textura de microdesgaste dentario (Winkler et al. 2019a, 2020a). Sin embargo, estos estudios controlados no pueden explicar qué factores son responsables de las variaciones que pueden observarse en las poblaciones naturales. Estas poblaciones naturales (es decir, individuos que viven en la naturaleza) están potencialmente influenciadas por una multitud de factores que son difíciles de separar y cuantificar. Para proponer respuestas a esta pregunta, es necesario estudiar especímenes

salvajes, de procedencia conocida. Debido a que la variación intra-específica es esencial a la comprensión del microdesgaste dentario, ésta fue estudiada cada vez que el conjunto de datos lo permitía.

La variación intra-específica puede reflejar tanto una variación de dieta de un individuo a otro debido a preferencias ligeramente distintas, como una variación estacional arraigada en la disponibilidad de alimentos o en las necesidades fisiológicas variables según el ciclo de reproducción. El estudio de casos particulares, tanto en el Bosque atlántico del Serra do Mar en Brasil (ver Cap. VI), como en los alrededores de Cacao en Guayana Francesa (ver Cap. VII), demostró que factores como las estaciones pueden impactar (en el caso de *Proechimys* de Cacao) o no (en *Trinomys* y *Coendou* en Brasil) en la variabilidad intra-específica. Otros factores como el sexo o variaciones en la cobertura vegetal pueden generar una variabilidad significativa en las texturas de microdesgaste, incluso dentro de la misma especie (ver Cap. VII). Estos resultados indican que el análisis de la textura del microdesgaste dentario tiene la capacidad de ser muy sensible y detectar variaciones de dieta muy finas, cuando se enfoca en conjuntos de datos muy bien documentados.

La variación intra-específica puede también reflejar un área de distribución muy amplia de un taxón, como es el caso de *Cavia aperea*, cuya distribución incluye varias ecorregiones (ver Cap. VII). Los resultados indican que poblaciones de la misma especie distantes a miles de kilómetros pueden no mostrar ninguna diferencia en la textura de microdesgaste, indicando que las propiedades físicas de los elementos de la dieta son las mismas, incluso en diferentes ambientes (p. ej., *Lagostomus maximus* o *Cavia aperea*, ver Cap. VII, sección 7.2). A su vez, existen casos en los que se detectaron diferencias significativas entre diferentes ambientes. El gradiente entre ambientes abiertos y ambientes cerrados es debatido cuando se trata de reconstruir paleoambientes (p. ej., MacFadden 1990; Croft 2001; Billet et al. 2008). Precisamente, se esperaban diferencias entre estos tipos de ambientes. Sin embargo, los resultados obtenidos parecen indicar diferencias entre ambientes húmedos y secos (p. ej., *Galea leucoblephara* en el Chaco seco y la Pampa húmeda, o *Microcavia australis* en el Alto Monte y la Pampa húmeda, ver Cap. VII, sección 7.2). Este resultado, aunque pueda sorprender, está relacionado con los resultados obtenidos en condiciones experimentales que apoyan la importancia de este factor (aridez *versus* humedad) en la formación del microdesgaste dentario en caviomorfos (Winkler et al. 2019a).

Euryzomatomys spinosus MN70164

Lo que consume el animal
insectos, semillas, hojas, corteza

Lo que detecta el DMTA
- pequeños elementos duros
- abrasividad
- variabilidad de la dieta

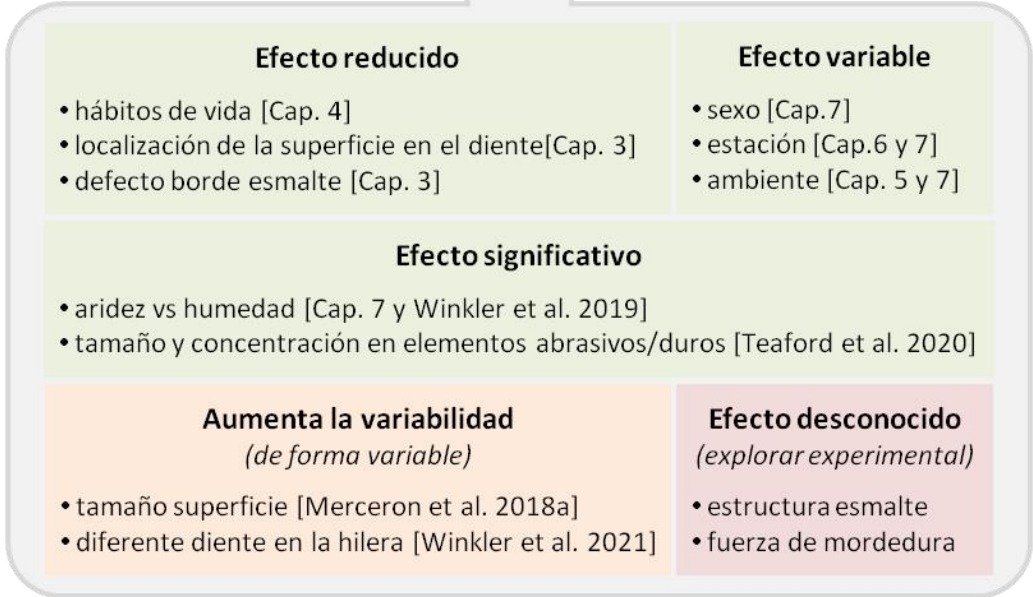
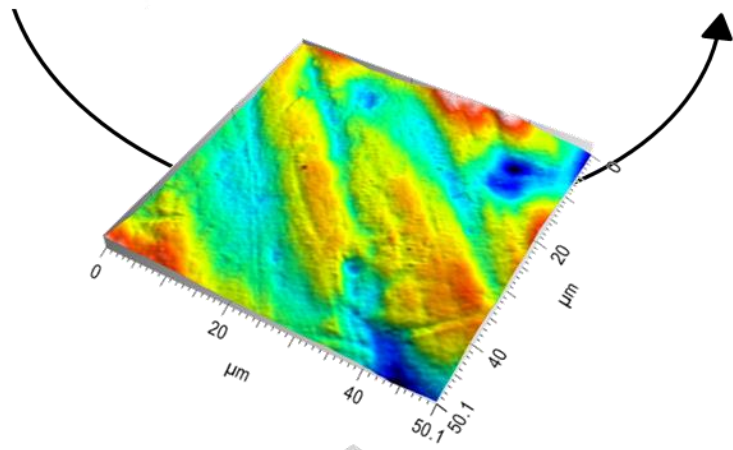


Figura 8.2: Esquema sintético de los diferentes efectos sobre los parámetros de la textura de microdesgaste dentario explorados (verde y naranja) en este trabajo de tesis (capítulos IV a VII) y en la literatura, y no explorados (rojo). La superficie de 50x50 µm de microdesgaste dentario ilustrada pertenece al espécimen MN70164 de *Euryzomatomys spinosus*.

8.3.2. La variación metodológica

Además de las fuentes naturales de variación, el protocolo de estudio y las especificidades del grupo estudiado suelen sumar más variación. Algunas de las fuentes de variación conocidas e identificadas por estudios experimentales son:

(1) El tamaño de las superficies de estudio: las superficies pequeñas aumentan matemáticamente la variabilidad de algunos parámetros (p. ej., anisotropía, Ramdarshan et al. 2017). Otra pregunta relativa al tamaño de la superficie estudiada es la representatividad respecto al tamaño de la superficie total del diente. O sea, se puede formular la siguiente pregunta: ¿una superficie de 50x50 μm en un diente de roedor sería suficiente para afirmar que lo que se estudia representa de forma correcta la textura de microdesgaste del diente, sabiendo que los tamaños de superficie estudiados en microdesgaste dentario en ungulados y primates son generalmente alrededor de 200x200 μm ó 100x100 μm respectivamente (Martin et al. 2018; Merceron et al. 2018a)? Aunque no sea intuitivo, en promedio, una superficie de 50x50 μm representa más área de la superficie oclusal total del diente en un roedor que una superficie de 200x200 μm en un diente de ungulado. Sin embargo, algunos autores intentaron resolver este problema con un protocolo de multiplicación de las superficies estudiadas en un mismo diente (por ejemplo, cuatro sub-superficies 50x50 μm sin superposición; Schulz et al. 2013b; Winkler et al. 2019a, 2020a, 2021). El problema que surge con este enfoque es que cuando se trata de dientes muy pequeños o con superficie de esmalte limitada, la primera y la cuarta superficies pueden no pertenecer a la misma parte del diente (ver Calandra et al. 2016b), lo que suele generar más variación. Debido a que todavía no fue estudiado este factor, no se puede controlar su impacto sobre los resultados por ahora.

(2) El foco del estudio en un único diente no permite tener en cuenta la variabilidad a lo largo de la hilera dentaria cuando el método se aplica a especímenes fósiles (para los cuales no siempre es posible limitar el muestreo a un diente específico y no siempre se puede identificar el locus dentario con certeza). Este efecto, "posición del diente", fue explorado recientemente en *Cavia porcellus* (una especie de caviomorfo domesticada y de morfología bastante especializada) en un contexto experimental (Winkler et al. 2021). Este estudio demostró que el

impacto del factor "posición del diente" depende del tipo de alimento (exclusivamente pasto o compuesto de elementos duros). Existe un gradiente de complejidad (*sensu* método DMT) desde el P4 hasta el M3, a partir del cual la direccionalidad (menor a mayor o mayor a menor complejidad) cambia según que se prueba con una dieta de pasto exclusivamente o con una de elementos duros. Como la composición exacta de la dieta no es conocida en los especímenes fósiles, por ahora, no se puede extender la aplicación de los resultados de este estudio en *C. porcellus* con fines de mejorar la estimación de la dieta.

(3) La gran variabilidad de morfologías dentarias en caviomorfos (ver Cap. III, Fig. 3.4B) hace difícil seleccionar exactamente la misma área del diente donde escanear la superficie de estudio. De hecho, esta variabilidad morfológica puede agregar una variación adicional según la localización de la superficie estudiada en el diente. Un esfuerzo particular fue hecho en el protocolo de estudio para seleccionar un área lo más análoga posible (ver Cap. III).

(4) En varios taxones (p. ej., en Caviidae y en Echimyidae, como *Phyllomys*, *Kannabateomys*, etc.; ver Fig. 3.4B), debido a la morfología de los dientes, las áreas oclusales de esmalte gastado presentan bordes muy abruptos, que forman un ángulo cortante con un función de cizallamiento. Las áreas de desgaste estrechas obligan a veces a seleccionar superficies de estudio con límites cerca de este borde. Esta proximidad con el borde puede impactar la textura del microdesgaste dentario, aunque se prestó particular atención en este tipo de efecto durante la toma de datos.

Todos estos puntos de variabilidad artificial (en oposición a la variabilidad biológica) o metodológica solo pueden ser explorados rigurosamente con protocolos de estudios experimentales, incluyendo un control preciso de los elementos consumidos (solo posible en criaderos). Estos contextos controlados son necesarios para poder considerar cada fuente de variación de forma separada, sin riesgo de que la variación observada sea por otra fuente.

8.4. Instrucciones para el uso de la DMTA en caviomorfos fósiles

En los taxones fósiles poco se conoce acerca de los especímenes que les representan. En efecto, el registro fósil puede representar tanto un evento único y súbito de muerte que sería como una fotografía fiel de la diversidad en dicho momento, como una acumulación de varios eventos en un período desconocido (año, cientos de años, miles de años, cientos miles de años). De la misma forma, los especímenes fosilizados pueden estar en el lugar en cual murieron, o haber sido desplazados kilómetros entre el lugar de muerte y el lugar de fosilización (p. ej., transporte a través de un río, traslado por un depredador). Otra información permanece fuera de alcance, como el sexo de los individuos (el dimorfismo sexual no es muy pronunciado en este grupo). Además, los yacimientos pueden contener casi exclusivamente dientes aislados, en particular en los sitios más antiguos estudiados en este trabajo, lo que en algunos casos impide reconocer el locus dentario con precisión. Algunos taxones están representados por pocos especímenes, en ciertos casos solo por un único espécimen. De estos pocos dientes, no todos van a poder ser analizados por el método DMTA. Esto genera un conjunto de datos con limitaciones que uno debe reconocer antes de interpretar los resultados.

Una vez que se consideran estas limitaciones, el modelo actual permite interpretar las texturas de microdesgaste dentario observadas en los especímenes fósiles con el fin de inferir la dieta de estos taxones.

El estudio de una gran variedad de taxones actuales, provenientes de varios ambientes, permitió comprobar que se pueden detectar diferencias de textura de microdesgaste dentario entre las diferentes categorías dietarias (ver Cap. IV). Sin embargo, ciertas categorías pueden ser difíciles de distinguir dependiendo del tipo de ambiente (ver Cap. V). Así, al momento de interpretar la señal observada en especímenes fósiles, una lectura de las tendencias más generales parece más adecuada.

Se pueden distinguir varias tendencias generales (Figs. 8.1 y 8.3): los consumidores de "hoja joven" y "fruta-hoja", elementos más blandos, se caracterizan por valores de complejidad y volumen de relleno de la textura bajos; los consumidores de "fruta-semilla", "fruta-insecto", "insecto-semilla", "hoja-semilla", con una presencia importante de los elementos duros (de tipo frutos, semillas e insectos), tienen valores intermedios en la mayoría de los parámetros; y los consumidores de "pasto-hoja",

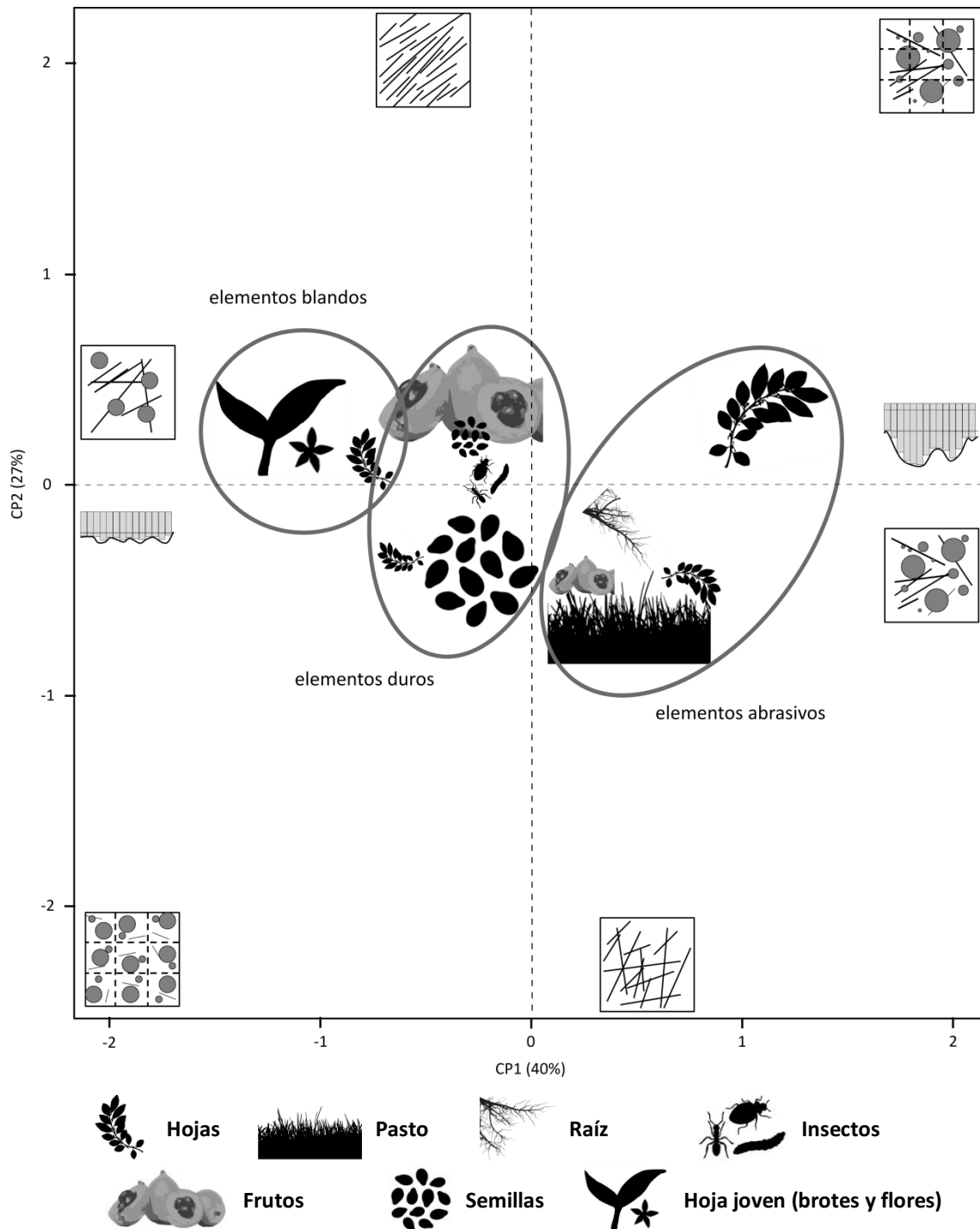


Figura 8.3: Tendencias generales de las propiedades físicas de los elementos componentes de la dieta (en lugar de las elipses de confianza de las 11 categorías dietarias; Fig. 8.1) para la interpretación de los especímenes fósiles y los elementos componentes de la dieta según leyenda asociada (abajo). Los esquemas representan los parámetros de texturas de microdesgaste dentario (Asfc, Tfv, epLsar, HAsfc; ver Fig. 3.5) según su participación en los dos primeros componentes principales del ACP (Fig. 4.1).

"pasto-raíz", "pasto-semilla", "fruta-pasto" y "hoja", con presencia de elementos más abrasivos, como el pasto (hojas monocotiledóneas) y las hojas de dicotiledóneas, se caracterizan por valores de complejidad y volumen de relleno de la textura altos, a veces asociados con una heterogeneidad de complejidad más importante.

Además de estas grandes tendencias, la combinación de los valores de los parámetros de la textura de microdesgaste dentario puede llevar a interpretaciones más finas, siguiendo el modelo general (ver Cap. IV), en particular cuando los taxones estudiados están representados por un número importante de especímenes.

A menudo el microdesgaste no es suficiente para detectar la segregación ecológica entre las diferentes especies cuando esta misma segregación se realiza por otros factores como el tamaño, el microhábitat, el uso del sustrato, o hábitos (ver Cap. V y VI). De hecho, algunos ambientes favorecen la superposición de los valores de variables de textura de microdesgaste entre categorías dietarias (ver Cap. V). Otros tipos de variación ambiental pueden impactar en las texturas de microdesgaste dentario de forma significativa como, por ejemplo, la aridez o la humedad que tienen un efecto sobre las propiedades físicas de los alimentos (Winkler et al. 2019a). Este efecto aridez *versus* humedad sería, finalmente, más importante que el potencial efecto de un ambiente abierto *versus* cerrado (ver Cap. VII). Sin embargo, cuando se cruzan los datos de tamaño y de microdesgaste dentario, se detecta la segregación entre taxones de la misma localidad.

La variación intra-específica es un fenómeno frecuente, que puede ser el resultado de variaciones dietarias entre sexo, entre estaciones, entre ambientes (ver Cap. VII). Esta variación, al momento de estudiar especímenes fósiles, no se puede controlar, pero podría explicar la observación de dispersiones muy importantes entre especímenes pertenecientes al mismo taxón. Por esta razón, en estudios de textura de microdesgaste dentario, lo mejor es tener más de cinco especímenes por taxón para poder estimar, a pesar de la existencia de especímenes con valores extremos, cuáles son los valores promedios de cada taxón. Desafortunadamente, el registro fósil y la calidad de conservación de los especímenes fósiles de los sitios con roedores caviomorfos más antiguos raramente permiten llegar a un efectivo óptimo de cinco especímenes, o más, por taxón. Las interpretaciones de los taxones representados por menos de cinco especímenes tienen que tener en cuenta esta limitación en el poder de resolución.

Capítulo IX: Resultados en caviomorfos fósiles

Este capítulo reúne los resultados obtenidos en los caviomorfos fósiles, respecto a la estimación de masa corporal y a la confrontación de los datos de microdesgastes dentarios de los taxones fósiles en relación a lo establecido en las especies actuales.

9.1. Contamana [Eoceno - Oligoceno]

9.1.1. Formación Pozo [Eoceno medio tardío]

Masas corporales

Un total de 30 m1, 14 m2, 26 M1 y 22 M2 fueron utilizados para estimar la masa corporal de los taxones del Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana (localidad CTA-27 y CTA-29; ver Capítulo II). Las medidas de los especímenes provienen de los apéndices de la tesis doctoral de M. Boivin (2017), con el acuerdo de la autora. Las masas corporales estimadas a través de las ecuaciones alométricas de Legendre (1986) y Croft (2001) se resumen en la Tabla 9.1. De las cinco fórmulas disponibles, la estimación de masa obtenida aplicando la fórmula de Legendre (1986) es la más baja y la menos variable. Las estimaciones basadas en la longitud de los segundos molares inferiores y superiores (Croft 2001) son más altas. A continuación se describe en particular las estimaciones obtenidas a partir de la ecuación de Croft (2001) basadas en el M2, ya que éstas se obtuvieron para todos los taxones de la muestra y permitieron comparar los taxones entre sí.

Las masas corporales se estiman para siete taxones. La especie más pequeña es el Caviomorpha indeterminado de CTA-29, con una masa corporal estimada de 61 g seguido por cf. *Eoespina* sp. y *Pozomys ucayalensis*, ambos con una masa estimada de 83 g (Tabla 9.1). Las especies más grandes son *Eobranisamys javierpradoi* y *Cachiyacuy contamanensis* con masas corporales de 376 g y 257 g respectivamente. Las diferencias entre las masas de ambas especies varían dependiendo de la ecuación aplicada y del molar estudiado (Tabla 9.1).

No se aplicaron análisis estadísticos para comparar las masas corporales estimadas entre taxones porque algunos de ellos están representados por menos de tres especímenes (cualquiera sea la ecuación de masa corporal elegida). Los taxones representados por más de tres especímenes, al aplicar la ecuación de Croft (2001) en el M2, son *C. contamanensis*, con una masa estimada en 257 g, *C. kummeli*, con una masa estimada en 103 g y cf. *Eoespina* sp., con una masa estimada en 83 g. *Cachiyacuy contamanensis* es claramente más grande que *C. kummeli*. *C. kummeli* es más grande que cf. *Eoespina* sp. (Tabla 9.1; Fig. 9.1). *Cachiyacuy kummeli* y *Canaanimys maquiensis* tienen estimaciones de masa corporal similares entre sí independientemente de la ecuación (excepto la ecuación de Croft (2001) en el m2 que da valores muy diferentes para *C. maquiensis* y *P. ucayaliensis*).

Tabla 9.1: Estadísticos descriptivos de las estimaciones de masa corporal (en gramos) para cada taxón de la muestra del Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana siguiendo las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2001) como fue detallado en el capítulo III. Abreviaturas: m1, primer molar inferior; m2, segundo molar inferior; M1, primer molar superior; M2 segundo molar superior; N, número de individuos por muestra; m, masa estimada promedia; ds, desvío estándar.

Taxones	Legendre m1			Croft m1			Croft m2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
CTA-27									
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	17	108.33	16.55	17	215.08	23.75	9	297.50	53.67
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	6	37.66	4.07	6	71.04	7.75	2	79.26	34.00
<i>Canaanimys maquiensis</i>	5	38.50	4.12	5	75.19	17.55	1	166.01	
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	1	104.16		1	165.24		1	212.05	
CTA-29									
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	1	42.77		1	81.08		1	204.77	

Taxones	Croft M1			Croft M2		
	N	m	ds	N	m	ds
CTA-27						
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	18	171.48	25.61	12	256.63	32.72
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	3	74.56	8.08	3	103.48	21.97
<i>Canaanimys maquiensis</i>	1	69.88		1	115.70	
cf. <i>Eoespina</i> sp.				3	83.26	12.75
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	3	310.01	46.53	1	376.32	
CTA-29						
Caviomorpha indet.	1	49.50		1	61.13	
<i>Pozomys ucayaliensis</i>				1	82.54	

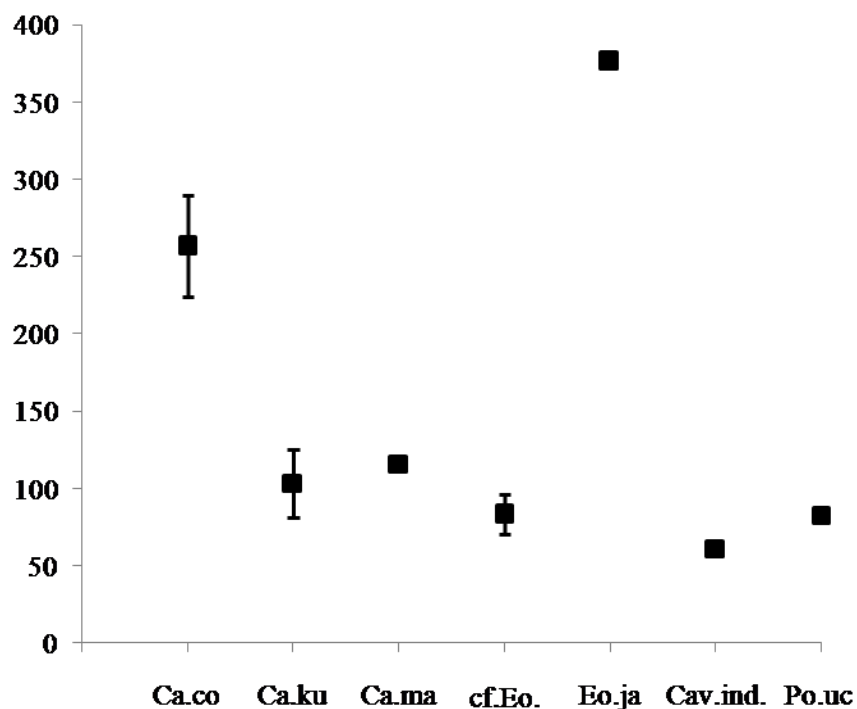


Figura 9.1: Representación gráfica del promedio y desvío estándar de la masa corporal estimada (en gramos) a través de la ecuación de Croft (2001) basada en el M2 para los taxones del Miembro Inferior de la Formación Pozo en Contamana (ver Tabla 9.1). Los taxones representados son: *C. contamanensis* (Ca.co), *C. kummeli* (Ca.ku), *Canaanimys maquiensis* (Ca.ma), cf. *Eoespina* sp. (cf.Eo.), *E. javierpradoi* (Eo.ja), *Caviomorpha* indet. (Cav.ind.) y *Pozomys ucayaliensis* (Po.uc).

Así, a pesar de las diferencias entre las distintas estimaciones, se nota que los taxones del Miembro Inferior de la Formación Pozo (Eoceno medio-tardío) de Contamana son bastante pequeños. Se observan variaciones entre ellos, pero no se encuentran especies más grandes que los 400 g (Tabla 9.1; Fig. 9.1).

Texturas del microdesgaste dentario

Se estudiaron un total de 34 especímenes de caviomorfos fósiles (Apéndice 9.1), que representan siete taxones (Tabla 9.2). El caviomorfo indeterminado se encuentra representado por un solo espécimen y, de hecho, no fue incluido en las pruebas estadísticas. El promedio y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno textural fino (Tfv; volumen de relleno textural a 0,2 μ m) y para la heterogeneidad de complejidad (HASfc4, HASfc9, HASfc16) en los siete taxones (Tabla 9.2).

Tabla 9.2: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra del Miembro Inferior de la Formación Pozo de la localidad de Contamana (Perú). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	N	Asfc		epLsar		HAsfc4	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	12	1.65	0.59	3.35	2.54	0.35	0.17
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	6	1.91	1.09	3.83	2.46	0.21	0.11
<i>Canaanimys maquiensis</i>	6	1.83	1.38	1.82	1.16	0.33	0.17
Caviomorpha indet.	1	2.34	-	5.90	-	0.30	-
cf. <i>Eoespina</i> sp.	2	2.18	0.98	2.07	1.23	0.66	0.24
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	3	0.96	0.35	3.46	1.30	0.17	0.09
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	4	0.99	0.32	3.77	3.76	0.34	0.08

Taxones	N	HAsfc9		HAsfc16		Tfv	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	12	0.45	0.32	0.41	0.18	1226.12	790.77
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	6	0.32	0.10	0.39	0.13	1684.40	914.48
<i>Canaanimys maquiensis</i>	6	0.44	0.22	0.43	0.21	1045.23	551.68
Caviomorpha indet.	1	0.64	-	0.67	-	4665.13	-
cf. <i>Eoespina</i> sp.	2	0.82	0.38	0.72	0.29	1712.07	578.16
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	3	0.24	0.12	0.40	0.05	257.33	194.63
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	4	0.49	0.28	0.41	0.10	712.84	81.36

Tabla 9.3: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de textura de microdesgaste dentario, en los datos siguiendo una transformación de Box-Cox, entre los taxones de los sitios CTA-27 y CTA-29 (Miembro Inferior de la Formación Pozo). La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Efecto Taxón	g.d.l.	Valor F	Valor p
Asfc	5	1.65	0.180
epLsar	5	0.94	0.474
HAsfc4	5	2.17	0.088
HAsfc9	5	1.05	0.408
HAsfc16	5	0.44	0.819
Tfv	5	4.07	0.007

Tabla 9.4: Comparaciones post-hoc por pares entre taxones después de transformación Box-Cox. En letra regular cuando la prueba LSD de Fisher es significativa y en letra negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas.

	<i>Cachiyacuy contamaneensis</i>	<i>Cachiyacuy kummeli</i>	<i>Canaanimys maquiensis</i>	<i>cf. Eoespina sp.</i>	<i>Eobranisamys javierpradoi</i>
<i>Cachiyacuy kummeli</i>					
<i>Canaanimys maquiensis</i>					
<i>cf. Eoespina sp.</i>					
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	Tfv	Tfv	Tfv	Tfv	
<i>Pozomys ucayaliensis</i>					Tfv

Tabla 9.5: Comparaciones post-hoc por pares de Wilcoxon no paramétricas entre los taxones de las localidades del Miembro Inferior de la Formación Pozo de Contamana y las categorías alimentarias establecidas en las especies actuales. Una casilla vacía indica que ninguno de los parámetros del DMTA mostraban una diferencia significativa.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
<i>Cachiyacuy contamaneensis</i>		Tfv	Asfc, Tfv		Asfc					Asfc	Asfc, Tfv
<i>Cachiyacuy kummeli</i>		Tfv	Tfv								Asfc, Tfv
<i>Canaanimys maquiensis</i>		epLsar		epLsar							Asfc, epLsar
<i>cf. Eoespina sp.</i>											Asfc
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>					Asfc, Tfv						
<i>Pozomys ucayaliensis</i>					Asfc		Asfc				

Texturas de microdesgaste entre las especies

Los ANOVAs en todos especímenes fósiles del Miembro Inferior de la Formación Pozo, indicaron que solo el volumen de relleno textural (Tfv) muestra diferencias significativas entre especies (Tabla 9.3). Las comparaciones post-hoc indicaron que *Eobranisamys javierpradoi* se caracteriza por un volumen de relleno de la textura más bajo que todos los otros taxones (Tablas 9.2 y 9.4). Esta diferencia es significativa para ambas especies de *Cachiyacuy* y cf. *Eoespina* sp. y marginal para *Canaanimys maquiensis* y *Pozomys ucayaliensis*.

Texturas de microdesgaste comparadas con las categorías alimentarias

Un taxón fósil (Caviomorpha indeterminado) fue excluido de la comparación estadística con las categorías dietarias existentes, ya que está representado por un solo espécimen. Como los datos de la muestra no eran paramétricos, incluso después de una transformación Box-Cox, se empleó una prueba de Wilcoxon por pares, con el fin de determinar dónde se encontraban las diferencias entre las distintas categorías de dietas y los taxones fósiles (Tabla 9.5).

Todos los taxones fósiles fueron proyectados sobre los ejes de componentes principales establecidos con los especímenes y categorías dietarias actuales en el Capítulo IV (Figs. 9.2 y 9.3).

Cachiyacuy contamanensis no difiere de las categorías "fruta-semilla", "fruta-pasto", "pasto-raíz", "pasto-semilla", "insecto-semilla" y "hoja". Se detectaron diferencias significativas en cuanto a la complejidad y el volumen del relleno de la textura en comparación con las categorías alimentarias. Se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas que las de los consumidores de "hoja-semilla", "fruta-hoja", "hoja-semilla" y "hoja joven", y menos complejas que las de los consumidores de "pasto-hoja". Los valores de volumen de relleno de la textura del microdesgaste de *C. contamanensis* son más altos que los valores de volumen de relleno de la textura de los consumidores de "fruta-insecto". De hecho *C. contamanensis* se caracteriza por valores medios en comparación a la variabilidad encontrada en los valores de parámetros de textura de microdesgaste en caviomorfos, tanto cualitativamente como desde un punto de vista estadístico. Estos valores pueden corresponder a las categorías "fruta-semilla" y "pasto-semilla" (Tabla 9.2; Fig. 9.3).

Cachiyacuy kummeli difiere de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "hoja joven" por tener valores de volumen de relleno de la textura del microdesgaste más altos. Se detectó también una diferencia significativa en cuanto a la complejidad en comparación con la categoría "hoja joven" que se caracteriza por texturas de microdesgaste muy poco complejas. *Cachiyacuy kummeli* es muy similar a *C. contamanensis* tanto cualitativamente como estadísticamente. Se puede observar que esta especie se ubica más próxima a los valores, o en los mismos valores, que las categorías "pasto-semilla" u "hoja" que su especie hermana (Tabla 9.2; Fig. 9.3). Ambas especies de *Cachiyacuy* tienen valores medios que pueden reflejar una dieta agregando elementos de las diferentes categorías mencionadas ("fruta-semilla", "pasto-semilla", o eventualmente "pasto-raíz"; Tabla 9.2). Estos resultados podrían indicar un comportamiento generalista para ambas especies de *Cachiyacuy*.

Los valores de *C. maquiensis* difieren de los de las categorías "fruta-insecto" y "fruta-semilla" con texturas de microdesgaste menos anisotrópicas. Se detectan también diferencias significativas de complejidad y anisotropía con la categoría "hoja joven". Aunque no difiere estadísticamente de las categorías "fruta-hoja" u "hoja-semilla", se puede observar que *C. maquiensis* tiene valores que se acercan más a los de las categorías "pasto-semilla" y "fruta-pasto" (Tabla 9.2; Fig. 9.3). Teniendo en cuenta los resultados del Capítulo IV respecto a la interpretación del segundo eje del ACP, *C. maquiensis* tiene valores que pueden reflejar una dieta basada en elementos vegetales que crecen cerca del suelo o incluso debajo de él.

Los dos especímenes de cf. *Eoespina* sp. solo difieren de la categoría "hoja joven" por tener texturas de microdesgaste más complejas. Aunque no se apoye estadísticamente, cualitativamente las texturas de microdesgaste de cf. *Eoespina* sp. son consistentes con lo que se espera encontrar para los consumidores de "pasto-hoja" (alta complejidad y volumen de relleno textural) y "hoja" (alta complejidad, alta anisotropía, y alto volumen de relleno textural; Tabla 9.2; Fig. 9.3).

Eobranisamys javierpradoi, representado por tres especímenes, solo difiere de la categoría "pasto-hoja" por tener texturas de microdesgaste menos complejas, asociadas con valores de volumen de relleno de la textura más bajos. Cualitativamente, las texturas de microdesgaste de *E. javierpradoi* son consistentes con lo que se espera encontrar para los consumidores de "hoja joven" y "fruta-hoja" (muy baja complejidad y volumen de relleno textural; Tabla 9.2; Fig. 9.3).

Pozomys ucayaliensis, representado por cuatro especímenes, difiere de las categorías "pasto-hoja" y "pasto-semilla" por tener texturas de microdesgastes menos complejas que las de los consumidores de estas categorías. Cualitativamente, las texturas de microdesgaste de *P. ucayaliensis* son consistentes con lo que se espera encontrar para los consumidores de "hoja joven" y "fruta-hoja", "fruta-semilla" y "hoja-semilla" (baja complejidad y volumen de relleno textural; Tabla 9.2; Fig. 9.3).

Cuando el único espécimen de *Caviomorpha* indeterminado (MUSM 2835) se proyectó en la representación gráfica del ACP, sus valores extremos lo ubicaron por fuera del cuadro representado (esto es por fuera de los valores (-2;2) en el CP1 y (-2;2) en el CP2). Para explicar este fenómeno, se debe volver a los valores de parámetros de textura de microdesgaste (Tabla 9.2). Se explica por valores extremos de volumen de relleno de la textura ($Tfv = 4665,13 \mu\text{m}^3$) que causan una proyección en valores muy altos en el eje CP1 del ACP. Al comparar los valores de los parámetros del *Caviomorpha* indeterminado (MUSM 2835) con los especímenes actuales, se observa que MUSM 2835 tiene valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) y anisotropía ($epLsar$) similares a los de algunos especímenes de *Galea spixii*, que pertenecen a la categoría "pasto-hoja" (Tablas 4.1A y 9.2; Apéndice 4.1). Sin embargo, siendo un espécimen aislado, no se puede concluir con confianza respecto a la dieta.

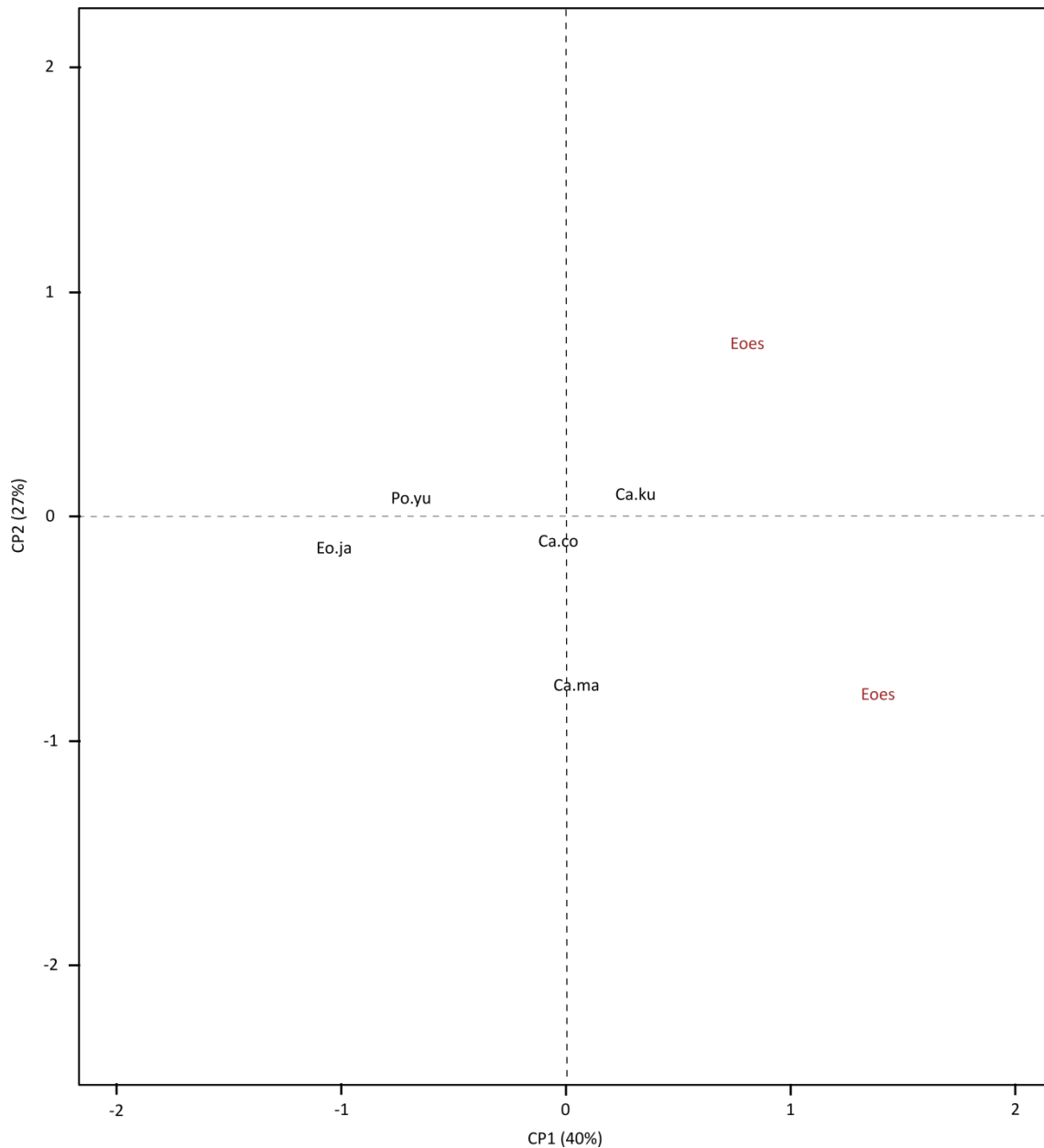


Figura 9.2: Proyección de los taxones fósiles de la Formación Pozo en Contamana en los dos primeros componentes del ACP establecidos en el Capítulo IV. Las letras representan los centroides de cada taxón como sigue: Ca.co, *Cachiyacuy contamanensis*; Ca.ku, *Cachiyacuy kummeli*; Ca.ma, *Canaanimys maquiensis*; Eoes, cf. *Eoespina* sp.; Eo.ja, *Eobranisamys javierpradoi*; Po.yu, *Pozomys ucayaliensis*, excepto cf. *Eoespina* sp. (en rojo) representado solamente por dos especímenes.

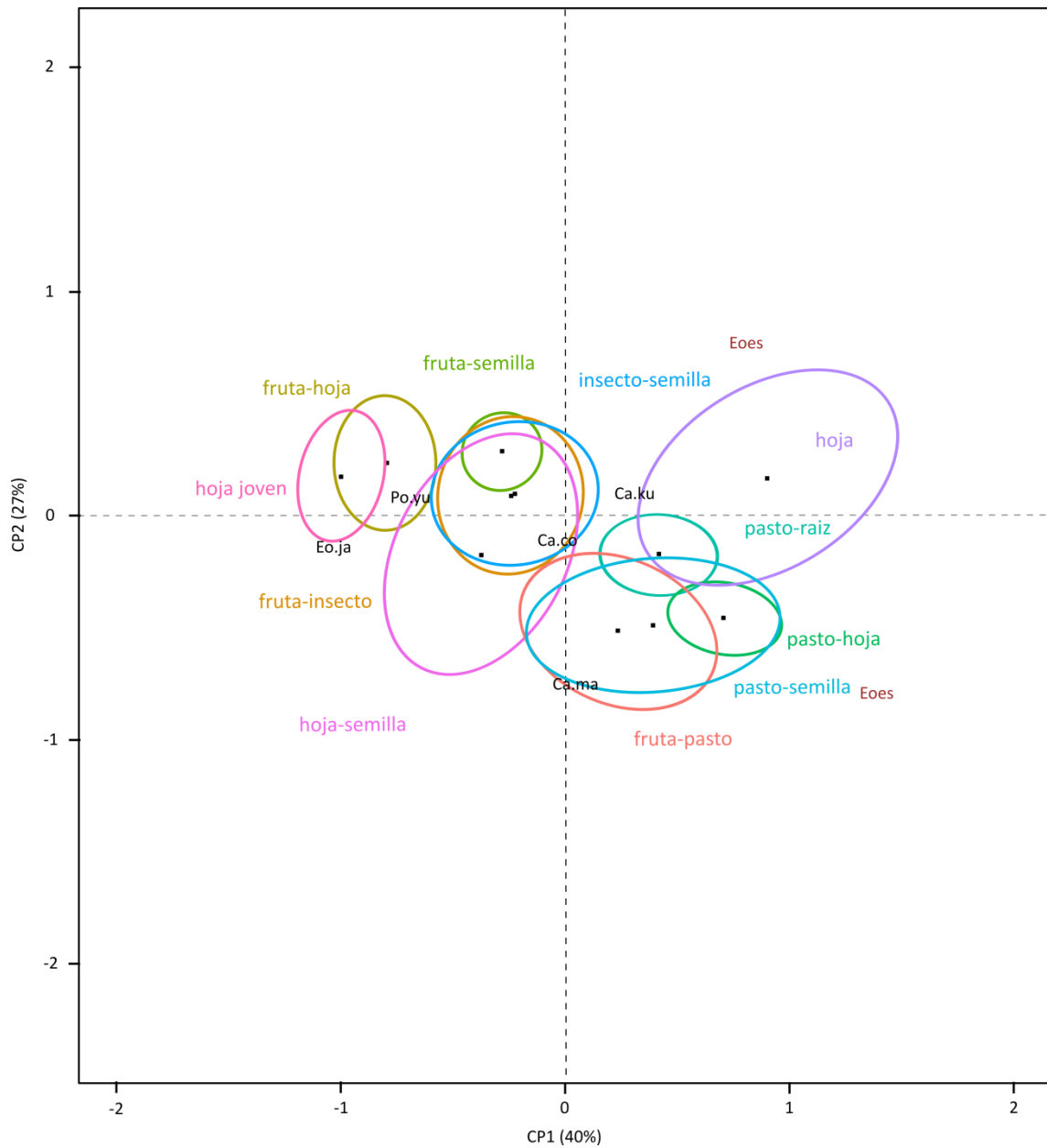


Figura 9.3: Proyección de los taxones fósiles de la Formación Pozo en Contamana (siguiendo la leyenda de la Figura 9.2) sobre la dispersión de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por las elipses de confianza (95%). Cada punto negro representa el centroide de una categoría dietaria.

9.1.2. Formación Chambira [Oligoceno temprano]

Masas corporales

Un total de un m1, dos m2, 11 M1 y 18 M2 fueron utilizados para estimar la masa corporal de los taxones del Miembro Superior de la Formación Chambira en Contamana (localidad CTA-32 y CTA-61; ver Capítulo II). Las medidas de los especímenes provienen de los apéndices de Boivin (2017), con el acuerdo de la autora. La masa corporal estimada a través de las ecuaciones alométricas de Legendre (1986) y Croft (2001) se resume en la Tabla 9.6. De las cinco fórmulas disponibles, solo la ecuación (Croft 2001) basada en la longitud del M2 permitió obtener estimaciones para todos los taxones (Tabla 9.6). Así, a continuación se describe en particular las estimaciones obtenidas a partir de la ecuación de Croft (2001) en el M2, ya que permiten comparar los taxones entre sí.

Tabla 9.6: Estadísticos descriptivos de las estimaciones de masa corporal (en gramos) para cada taxón de la muestra del Miembro Superior de la Formación Chambira en Contamana siguiendo las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2001) como fue detallado en el capítulo III. Abreviaturas: m1, primer molar inferior; m2, segundo molar inferior; M1, primer molar superior; M2 segundo molar superior; N, número de individuos por muestra; m, masa estimada promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	Legendre m1			Croft m1			Croft m2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
CTA-61									
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	1	61.90		1	152.22		2	261.79	54.91
Taxones	Croft M1						Croft M2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
CTA-32									
aff. <i>Eosallamys</i> sp.							1	534.48	
<i>Chambiramys shipiborum</i>	4	98.18	36.16	4	115.03	39.52			
<i>Loretomys minutus</i>				1	67.66				
<i>Palaeosteiromys amazonensis</i>	1	159.62		3	269.53	9.56			
<i>Ucayalimys crassidens</i>				1	1982.14				
CTA-61									
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	3	106.75	5.72	3	124.74	6.20			
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>				1	261.52				
<i>Plesiosteiromys newelli</i>				1	810.36				
<i>Maquiamys praecursor</i>	3	793.93	129.44	3	802.73	121.77			

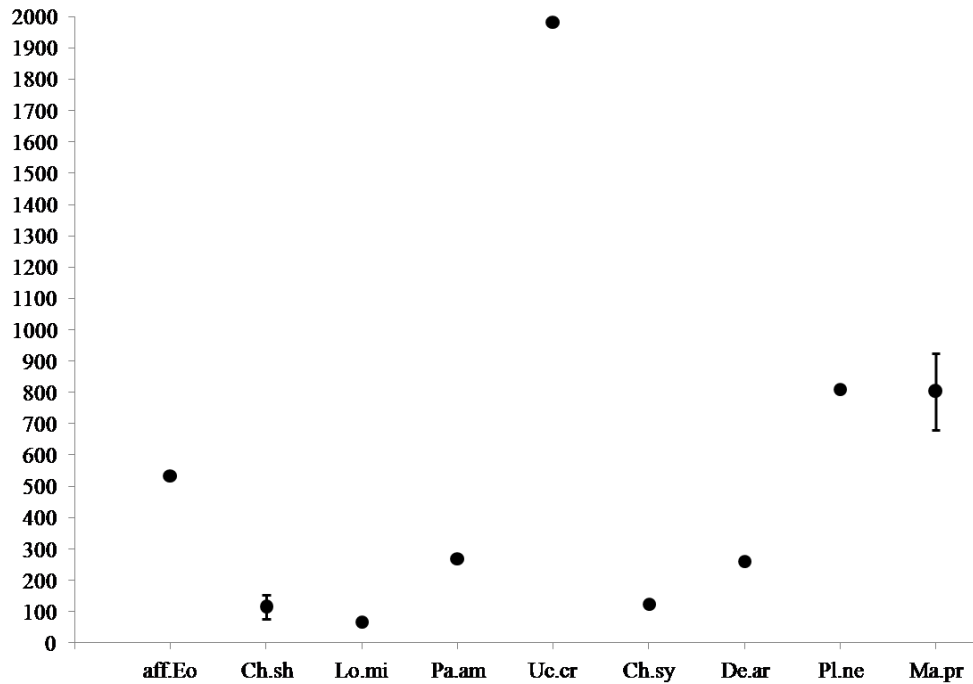


Figura 9.4: Representación gráfica del promedio y desvío estándar de la masa corporal estimada (en gramos) a través de la ecuación de Croft (2001) en el M2 (ver Tabla 9.6) para los taxones del Miembro Superior de la Formación Chambira en Contamana. Los taxones representados son: aff. *Eosallamys* sp. (aff.Eo), *C. shipiborum* (Ch.sh), *L. minutus* (Lo.mi), *P. amazonensis* (Pa.am), *U. crassidens* (Uc.cr), *C. sylvaticus* (Ch.sy), *D. cf. arambourgi* (De.ar), *P. newelli* (Pl.ne) y *M. praecursor* (Ma.pr).

Las masas corporales se estimaron para nueve taxones. La especie más pequeña es *Loretomys minutus*, con una masa corporal estimada en 68 g y las más grandes son *Ucayalimys crassidens*, con una masa estimada en 1982 g, *Pleisiosteirromys newelli*, con una masa estimada en 810 g, y *Maquiamys praecursor*, con una masa estimada en 803 g (Tabla 9.6).

No se aplicaron análisis estadísticos para comparar las masas corporales estimadas entre los taxones analizados debido a que algunos de estos están representados por menos de tres especímenes. Sin embargo, se observa claramente que existen diferencias entre las masas corporales estimadas para los taxones de CTA-32 y CTA-61 (Fig. 9.4). Algunas especies presentan masas corporales estimadas inferiores a 150 g como *L. minutus* y ambas especies de *Chambiramys*. Dos taxones, *Palaeosteirromys amazonensis* y *Deseadomys cf. arambourgi*, tienen masas corporales estimadas en alrededor de 260 g y aff. *Eosallamys* sp. tiene una masa corporal estimada en alrededor de 550 g. Estas especies son pequeñas en comparación con *P. newelli* y *M.*

praecursor y estas son pequeñas en comparación con *U. crassidens*, la cual representa una especie de mayor tamaño.

Así, a pesar de las diferencias entre las diferentes estimaciones, se observa que los taxones del Oligoceno temprano de Contamana presentan un mayor rango de masas corporales (68 g - 1982 g; Tabla 9.6, Fig. 9.4) con respecto a aquellos del Eoceno, los cuales están representados solo por especies de pequeña masa corporal (61 g - 376 g; Tabla 9.1, Fig. 9.1). Se nota también que existe un solapamiento alrededor de los 100 g

Texturas de los microdesgaste dentarios

Se estudiaron un total de 23 especímenes de caviomorfos fósiles (Apéndice 9.2), que representan 13 taxones (Tabla 9.7). Sin embargo, solo cinco de ellos se encuentran representados por más de un espécimen, y fueron incluidos en las pruebas estadísticas. El promedio y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno textural fino (Tfv; volumen de relleno textural a 0,2 μm) y para la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9, HAsfc16) en todos taxones (Tabla 9.7).

Texturas de microdesgaste entre las especies

Los ANOVAs basados en los taxones de la Formación Chambira no detectaron ninguna diferencia significativa entre especies (Tabla 9.8). De forma general, las texturas de microdesgaste son poco complejas. La anisotropía varía mucho entre taxones, pero también dentro cada taxón. La heterogeneidad de complejidad es alta en cada taxón, excepto en aff. *Eosallamys* y el octodontoideo indeterminado. Los valores de volumen de relleno de la textura son muy variables de un taxón al otro, pero los números bajos de especímenes no permiten expresar esta diferencia de forma estadística.

Texturas de microdesgaste comparadas con las categorías alimentarias

Varios taxones (Adelphominae indeterminado morfotipo 1, Caviomorpha indeterminado morfotipo 2, *Deseadomys* cf. *arambourgi*, *Loretomys minutus*, Octodontoidea indeterminado morfotipo 2, *Palaeosteiomys amazonensis*, *Plesiosteiomys newelli*, *Ucayalimys crassidens*) fueron excluidos de la comparación

estadística con las categorías dietarias existentes porque están representados por un solo espécimen. Como los datos no fueron paramétricos, incluso después de una transformación Box-Cox, se empleó una prueba de Wilcoxon por pares, con el fin de determinar dónde se encontraban las diferencias entre las diferentes categorías de dietas y los taxones fósiles (Tabla 9.9).

Todos los taxones fósiles fueron proyectados sobre los ejes de componentes principales establecidos con los especímenes y categorías dietarias actuales en el Capítulo IV (Figs. 9.5 y 9.6).

El Adelphominae indet.1, representado por un solo espécimen, tiene valores de la textura del microdesgaste dentro los rangos de variación observada en las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

El taxón aff. *Eosallamys* está representado por dos especímenes, los cuales tienen texturas de microdesgaste muy diferentes (Fig. 9.5) y no se detectan diferencias significativas con ninguna de las categorías dietarias (Tabla 9.6). A pesar de esto, ninguno de estos especímenes parece acercarse de los valores que caracterizan las categorías "hoja", "pasto-hoja" o "pasto-raíz". Estos especímenes podrían reflejar puntos extremos de categorías como "fruta-semilla", "hoja-semilla" o "insecto-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

El Caviomorpha indet. 2, representado por un solo espécimen, tiene valores de textura de microdesgaste consistente con las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto" o "hoja-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

El Caviomorpha indet. 3 está representado por dos especímenes que muestran variación entre ellos, aunque no tan marcada como la observada para aff. *Eosallamys*. Los valores de textura de microdesgaste son menos complejos que los de la categoría "pasto-hoja" (Tabla 9.9). Un espécimen presenta texturas de microdesgaste muy similares a las de la categoría "fruta-hoja", mientras que el otro espécimen muestra valores similares a las de las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6). De hecho, ambos podrían también representar puntos extremos dentro la categoría "fruta-semilla".

Chambiramys shipiborum presenta valores de volumen de relleno de la textura más altos que los de las categorías "fruta-hoja", "fruta-insecto" y "hoja joven" de la cual difiere también por tener una complejidad más baja (Tablas 9.7 y 9.9). Cualitativamente, los valores de textura de microdesgaste se acercan de la categoría "hoja" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

Tabla 9.7: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de la Formación Chambira de la localidad de Contamana (Perú). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	N	Asfc		epLsar		HAsfc4	
		m	ds	m	ds	m	ds
Adelphominae indet.1	1	1.43	-	1.11	-	0.42	-
aff. <i>Eosallamys</i>	2	1.01	0.57	3.37	3.89	0.19	0.24
Caviomorpha indet.2	1	0.98	-	1.29	-	0.41	-
Caviomorpha indet.3	2	0.92	0.26	3.17	2.11	0.34	0.33
<i>Chambiramys shipiborum</i>	3	1.74	1.30	3.39	1.89	0.44	0.12
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	4	1.72	1.44	3.05	1.87	0.49	0.34
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>	1	0.40	-	1.84	-	0.45	-
<i>Loretomys minutus</i>	1	1.10	-	2.73	-	0.71	-
<i>Maquiamys praecursor</i>	4	0.87	0.31	1.60	0.41	0.44	0.13
Octodontoidea indet. 2	1	0.65	-	0.11	-	0.18	-
<i>Palaeosteiomys amazonensis</i>	1	0.84	-	4.81	-	0.38	-
<i>Plesiosteiomys newelli</i>	1	0.55	-	1.14	-	0.32	-
<i>Ucayalimys crassidens</i>	1	1.06	-	2.64	-	0.41	-

Taxones	N	HAsfc9		HAsfc16		Tfv	
		m	ds	m	ds	m	ds
Adelphominae indet.1	1	0.55	-	0.54	-	904.80	-
aff. <i>Eosallamys</i>	2	0.28	0.25	0.37	0.11	908.95	1285.45
Caviomorpha indet.2	1	0.71	-	0.61	-	900.65	-
Caviomorpha indet.3	2	0.34	0.13	0.43	0.12	996.11	111.52
<i>Chambiramys shipiborum</i>	3	0.61	0.39	0.76	0.50	1741.81	984.22
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	4	1.21	1.69	1.10	1.21	789.63	584.34
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>	1	0.76	-	0.63	-	124.51	-
<i>Loretomys minutus</i>	1	0.59	-	0.59	-	1012.71	-
<i>Maquiamys praecursor</i>	4	0.48	0.18	0.58	0.22	719.07	201.50
Octodontoidea indet. 2	1	0.29	-	0.22	-	211.67	-
<i>Palaeosteiomys amazonensis</i>	1	0.51	-	0.68	-	605.97	-
<i>Plesiosteiomys newelli</i>	1	0.29	-	0.30	-	1216.09	-
<i>Ucayalimys crassidens</i>	1	0.28	-	0.30	-	0	-

Tabla 9.8: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de textura de microdesgaste dentario, en los datos siguiendo una transformación de Box-Cox, entre los taxones de los sitios CTA-32 y CTA-61 (Formación Chambira). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Efecto Taxón	g.d.l.	Valor F	Valor p
Asfc	4	0.22	0.921
epLsar	4	0.70	0.610
HAsfc4	4	0.25	0.906
HAsfc9	4	0.37	0.828
HAsfc16	4	0.50	0.738
Tfv	4	1.29	0.339

Tabla 9.9: Comparaciones post-hoc por pares de Wilcoxon no paramétricas entre los taxones de las localidades de la Formación Chambira y las categorías alimentarias establecidas en las especies actuales. Una casilla vacía indica que ninguno de los parámetros del DMTA mostraban una diferencia significativa. Abreviatura: H, para HAsfc, heterogeneidad de complejidad.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
aff. <i>Eosallamys</i>											
Caviomorpha indet.3					Asfc						
<i>Chambiramys shipiborum</i>		Tfv	Tfv								Asfc, Tfv
<i>Chambiramys sylvaticus</i>											
<i>Maquiamys praecursor</i>	Asfc	epLsar	epLsar	epLsar	Asfc, Tfv	Asfc	Asfc	epLsar	Asfc, epLsar		epLsar

Chambiramys sylvaticus no presenta diferencia significativa con ninguna de las categorías dietarias (Tabla 9.9). Sin embargo, cualitativamente, tiene valores muy cercanos a los de su especie hermana, *C. shipiborum*, y se acerca también de los valores de la categoría "hoja" (Tabla 9.7, Figs. 9.5 y 9.6).

Deseadomys cf. *arambourgi* está representado por un solo espécimen. Cualitativamente, su proyección en el ACP lo acerca a los valores de las categorías "fruta-hoja" y "hoja-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6). La baja complejidad y el valor relativamente bajo del volumen de relleno de la textura corresponden más a los valores promedios de la categoría "fruta-hoja" que a los de la categoría "hoja-semilla" (Tablas 4.1 y 9.7).

Loretomys minutus está representado por un solo espécimen. Este taxón tiene valores medios (Tabla 9.7) que lo acercan a los valores de textura de microdesgaste de las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto", "hoja-semilla", e "insecto-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

Maquiamys praecursor presenta diferencias significativas de complejidad, anisotropía y volumen de relleno de la textura (Tabla 9.9). La complejidad de las texturas de microdesgaste de *M. praecursor* es más baja que la de las categorías "hoja", "pasto-semilla", "pasto-raíz", "fruta-pasto" y "pasto-hoja", de las cuales difiere también por valores de volumen de relleno de la textura (Tabla 9.9). *Maquiamys praecursor* presenta texturas de microdesgaste menos anisotrópicas que las de los consumidores de las categorías "hoja joven", "fruta-insecto", "fruta-hoja", "fruta-semilla" e "insecto-semilla" (Tablas 9.7 y 9.9). La textura de microdesgaste de *M. praecursor* no difiere estadísticamente de la de la categoría "hoja-semilla" (Tabla 9.9, Fig. 9.6).

El Octodontoidea indet. 2 está representado por un solo espécimen cuyos valores de textura de microdesgastes son extremos en comparación a los de las categorías dietarias establecidas (Fig. 9.6). En el eje 1 del ACP, los valores de textura de microdesgaste del Octodontoidea indet. 2 se acercan de los de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", mientras que en el eje 2, se acercan más a los de las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla", sin estar dentro los rangos de variación de ninguna categoría (Tabla 9.7, Fig. 9.6). La proyección en los valores negativos del eje 2 corresponde al valor muy bajo de anisotropía que tiene la textura de microdesgaste dentario del espécimen estudiado (Tabla 9.7).

Palaeosteiomys amazonensis está representado por un solo espécimen. Cualitativamente, los valores de los parámetros de la textura del microdesgaste de este

espécimen lo acercan a los de las categorías "fruta-semilla" y "fruta-hoja" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

Plesiosteiromys newelli está representado por un solo espécimen. Cualitativamente, los valores de textura de microdesgaste son un poco extremos (negativamente, en el eje 2; Fig. 9.5) pero pueden acercarse a los de las categorías "fruta-semilla", "hoja semilla", y "pasto-semilla" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

Ucayalimys crassidens está representado por un solo espécimen. Cualitativamente, la proyección de sus valores de textura de microdesgaste en el ACP, establecida con las categorías dietarias actuales lo acerca a los valores de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" (Tabla 9.7, Fig. 9.6).

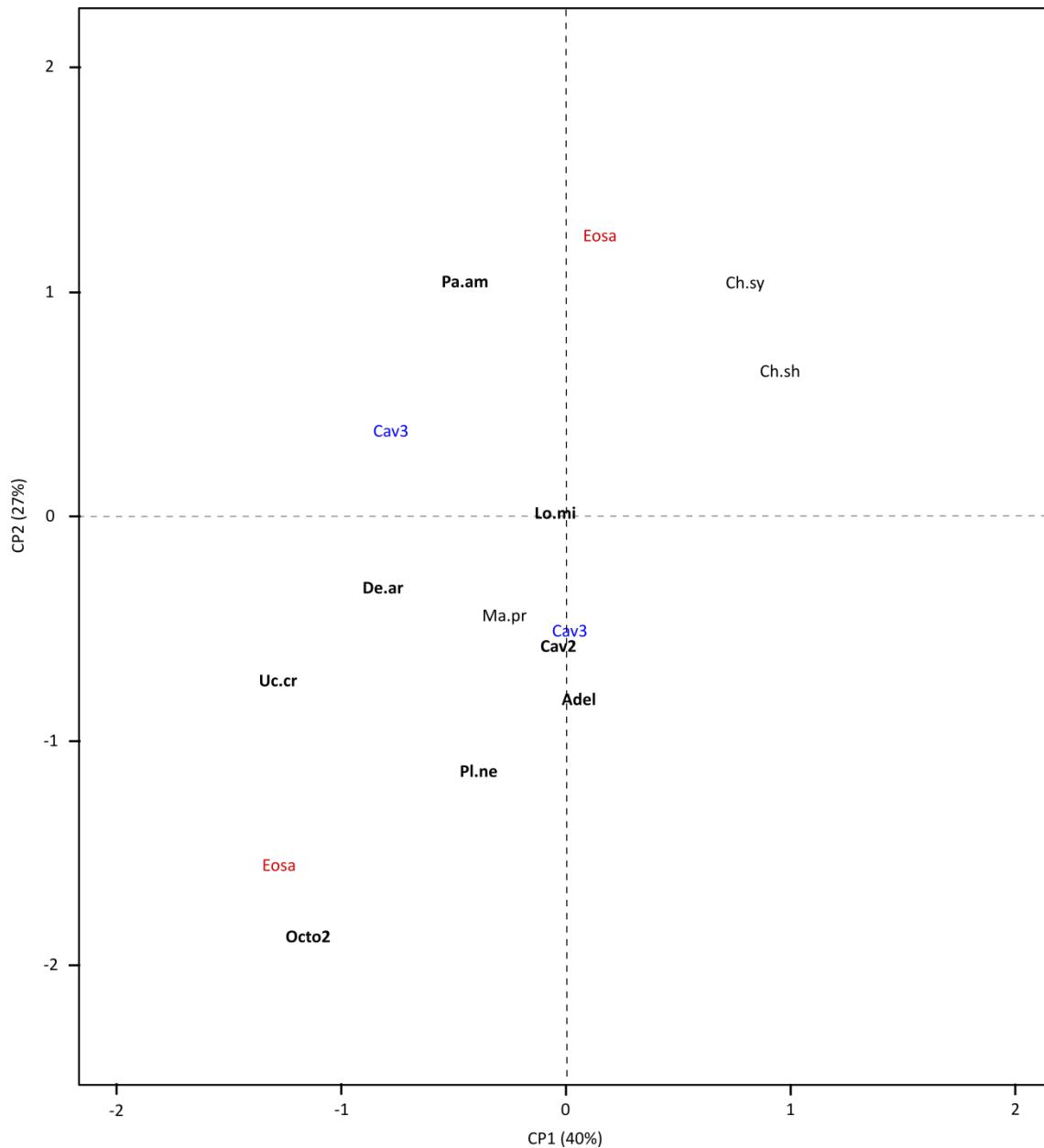


Figura 9.5: Proyección de los taxones fósiles de la Formación Chambira en los dos primeros componentes del ACP establecidos en el Capítulo IV. Las letras representan los centroides de cada taxón como sigue: Adel, Adelphominae indet. 1; Cav2, Caviomorpha indet. 2; Cav3, Caviomorpha indet. 3 (en azul); Ch.sh., *Chamiramys shipiborum*; Ch.sy, *Chamiramys sylvaticus*; De.ar, *Desaedomys* cf. *arambourgi*; Eosa, aff. *Eosallamys* (en rojo); Lo.mi, *Loretomys minutus*; Ma.pr, *Maquiamys praecursor*; Pa.am, *Palaeosteiomys amazonensis*; Pl.ne, *Plesiosteiomys newelli*; Octo2, *Octodontoidea* indet. 2; Uc.cr, *Ucayalimys crassidens*. Caviomorpha indet. 3 y aff. *Eosallamys* representados solamente por dos especímenes. Letras en negrita representan taxones representados por un único espécimen.

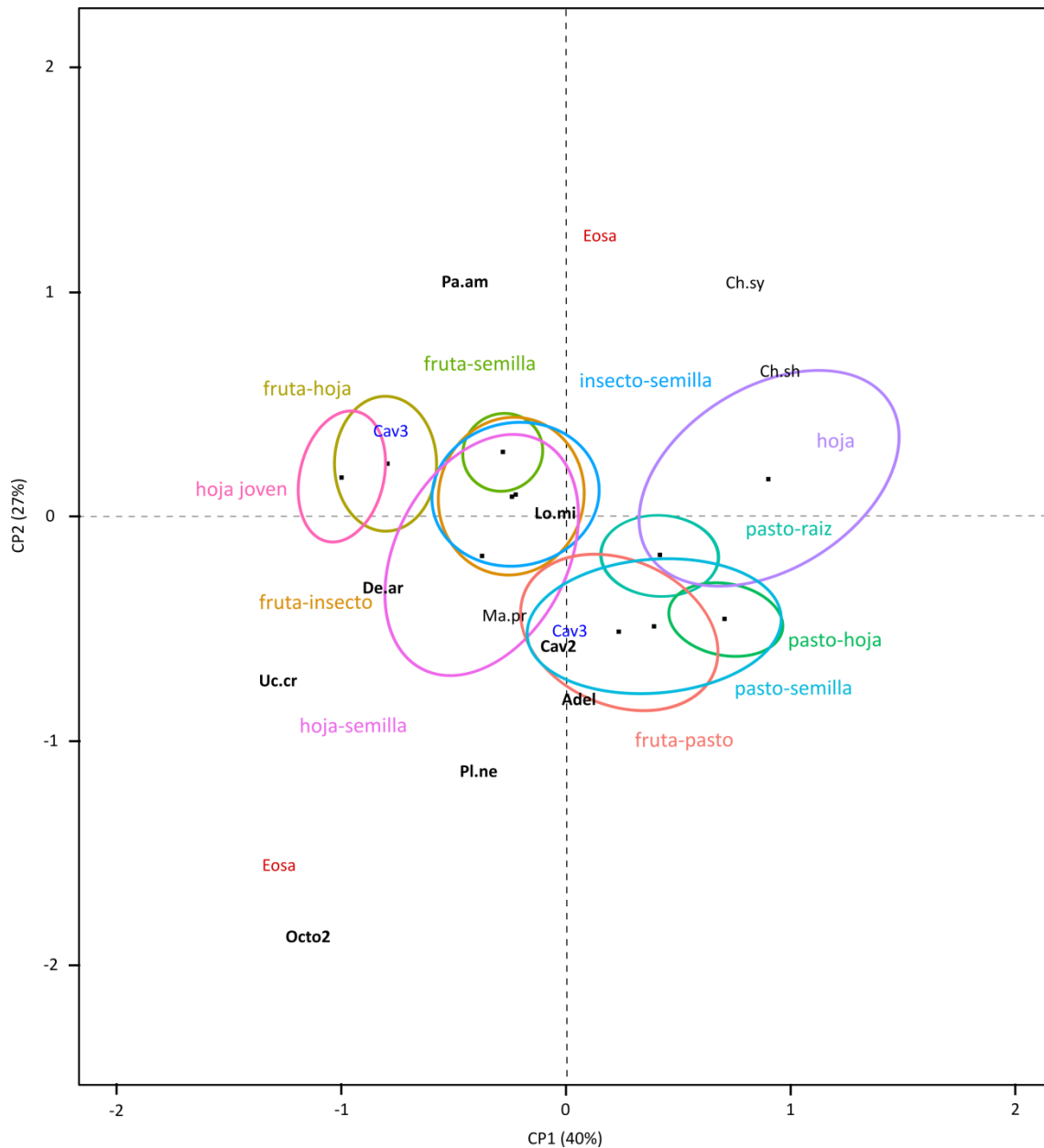


Figura 9.6: Proyección de los taxones fósiles de la Formación Chambira (siguiendo la leyenda de la Figura 9.5) sobre la dispersión de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por las elipses de confianza (95%). Cada punto negro representa el centroide de una categoría dietaria.

9.2. Shapaja [Eoceno tardío - Oligoceno temprano]

Masas corporales

Un total de 56 m1, 33 m2, 58 M1 y 56 M2 fueron utilizados para estimar la masa corporal de los taxones del Miembro Superior de la Formación Pozo en Shapaja (Tarapoto; sitios TAR-01, TAR-13, TAR-20, TAR-21 y TAR-22; ver Capítulo II). Las medidas de los especímenes provienen de los apéndices de Boivin (2017), con el acuerdo de la autora. La masa corporal estimada a través de las ecuaciones alométricas de Legendre (1986) y Croft (2001) se resume en la Tabla 9.10. De las cinco fórmulas, solo la ecuación basada en la longitud del M2 (Croft 2001) permitió obtener estimaciones para todos los taxones (Tabla 9.10). Así, a continuación se describe en particular las estimaciones obtenidas a partir de la ecuación de Croft (2001) en el M2, ya que permiten comparar los taxones entre sí.

Las masas corporales se estimaron para 12 taxones. Las especies más pequeñas son *Selvamys paulus*, con una masa corporal estimada de 48 g y *Eoincamys parvus* de TAR-21, con una masa corporal estimada de 81 g. La especie más grande es *?Eoincamys* sp., con una masa estimada de 633 g (Tabla 9.10).

No se realizaron análisis estadísticos para comparar las masas estimadas entre los taxones debido a que algunos de ellos están representados por menos de tres especímenes. Sin embargo, se observaron diferentes rangos de masas corporales estimadas. Dos especies presentan las masas corporales más bajas, inferiores a 100 g, otras, como aff. *Tarapotomys* sp., *Tarapotomys subandinus* y *Mayomys confluens*, están dentro de un rango alrededor de 100 g y varias especies tienen masas corporales entre 150 g y 250 g. Dentro las especies más grandes, excepto *?Eoincamys* sp., solo *Shapajamys labocensis* presenta una masa corporal estimada superior a 300 g (Tabla 9.10, Fig. 9.7).

Esta observación se confirma generalmente en las masas estimadas obtenidas con las otras ecuaciones. Sin embargo, se observan variaciones importantes entre las masas estimadas, dependiendo de las diferentes ecuaciones, incluso sin considerar las estimaciones aplicando la ecuación de Legendre (1986) que a menudo son sensiblemente más bajas que las obtenidas con las otras ecuaciones. De hecho, cf. *Tarapotomys* sp. de TAR-20 presenta una estimación de masa basada en la longitud del

Tabla 9.10: Estadísticos descriptivos de las estimaciones de masa corporal (en gramos) para cada taxón de la muestra del Miembro Superior de la Formación Pozo en Shapaja siguiendo las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2001) como fue detallado en el capítulo III. Abreviaturas: m1, primer molar inferior; m2, segundo molar inferior; M1, primer molar superior; M2 segundo molar superior; N, número de individuos por muestra; m, masa estimada promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	Legendre m1			Croft m1			Croft m2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
TAR-01									
<i>Eoicamys cf. pascuali</i>	3	107.57	31.66	3	177.62	57.93	5	286.99	102.16
<i>Mayomys confluens</i>	36	42.09	7.07	36	93.13	15.56	16	162.99	14.72
<i>Shapajamys labocensis</i>	3	137.13	26.02	3	263.95	35.04	2	535.89	84.36
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	4	43.76	5.05	4	92.22	6.16	2	141.03	64.14
TAR-13									
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	1	121.37		1	155.20				
TAR-20									
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	2	75.64	1.76	2	139.55	13.77	1	197.66	
TAR-21									
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	1	74.62		1	137.92		2	177.63	0.42
<i>Eoicamys valverdei</i>	3	63.94	49.21	3	150.29	98.28	2	126.35	19.99
<i>Tarapotomys subandinus</i>	1	19.71		1	57.80		1	81.04	
TAR-22									
<i>Eoicamys parvus</i>	2	46.65	25.48	2	96.30	61.36	2	129.95	78.08

Taxones	Croft M1			Croft M2		
	N	m	ds	N	m	ds
TAR-01						
<i>Eoicamys cf. pascuali</i>	2	220.10	46.88	1	292.05	
<i>Mayomys confluens</i>	27	93.10	13.01	28	126.52	17.89
<i>Shapajamys labocensis</i>	2	319.89	54.32	1	359.45	
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	7	101.17	29.60	7	156.97	33.27
TAR-13						
? <i>Eoicamys</i> sp.	1	614.34		1	633.09	
TAR-20						
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	1	89.74		2	180.19	31.04
<i>Eoicamys valverdei</i>	2	201.51	47.32	1	190.09	
TAR-21						
aff. <i>Tarapotomys</i> sp.	1	84.25		1	100.15	
<i>Eoicamys parvus</i>	3	75.93	8.57	1	80.60	
<i>Eoicamys valverdei</i>	5	205.82	24.80	4	218.08	33.49
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>				1	142.08	
<i>Tarapotomys subandinus</i>	1	57.39		2	105.49	17.04
TAR-22						
<i>Eoicamys parvus</i>	2	108.76	11.43	3	131.43	11.74
<i>Eoicamys valverdei</i>	1	90.45		1	106.96	
<i>Selvamys paulus</i>	1	35.88		2	47.93	3.65

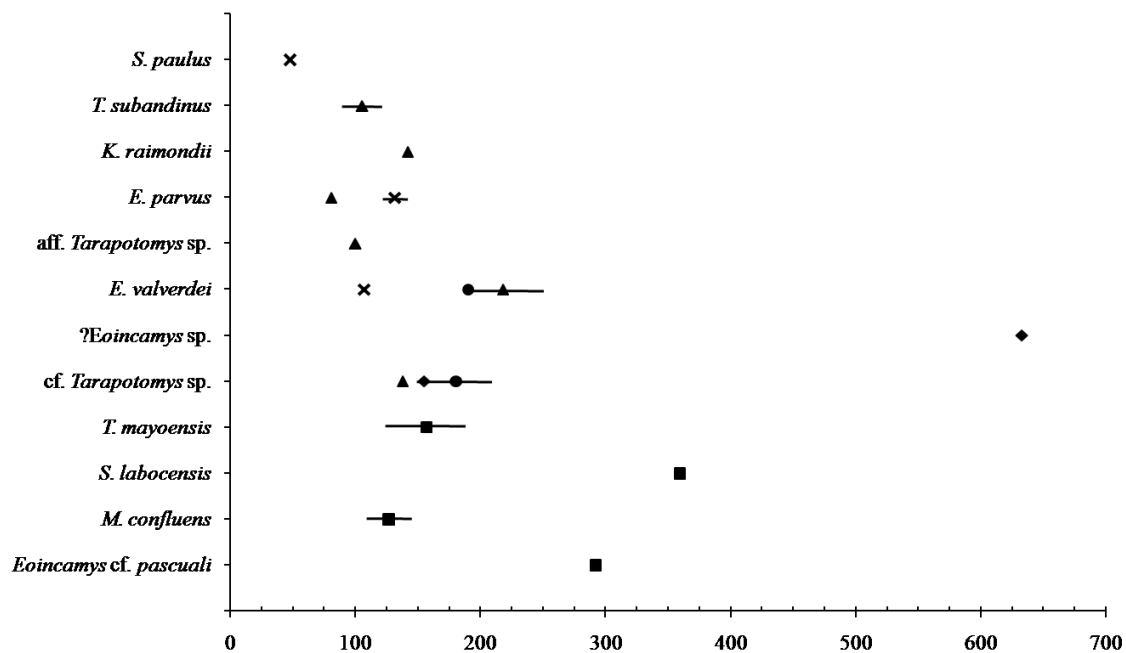


Figura 9.7: Representación gráfica del promedio y desvío estándar de la masa corporal estimada (en gramos) a través de la ecuación de Croft (2001) con el M2 (ver Tabla 9.10) para los taxones del Miembro Superior de la Formación Pozo en Shapaja (Tarapoto). Los sitios están representados por: cuadrados (TAR-01), diamantes (TAR-13), círculos (TAR-20), triángulos (TAR-21) y cruces (TAR-22). Las masas corporales estimadas de los taxones cf. *Tarapotomys* sp. de TAR-13 y TAR-21 fueron calculadas a través de la ecuación de Croft (2001) basada en el m1.

M1 (Croft 2001) más baja que la estimación con el M2, mientras que las estimaciones de masa corporal de *E. valverdei* de TAR-21, basadas en la longitud de los molares superiores (Croft 2001) y de *S. labocensis*, basada en la longitud del m2 (Croft 2001), son altas (Tabla 9.10).

Los taxones *E. parvus*, *E. valverdei* y cf. *Tarapotomys* sp. están representados en varios niveles de la localidad de Shapaja. Las masas corporales estimadas para cf. *Tarapotomys* sp. de TAR-13, TAR-20 y TAR-21 no parecen variar sustancialmente, mientras que las estimaciones obtenidas para *E. parvus* y *E. valverdei* de TAR-22 difieren de las estimaciones obtenidas para *E. parvus* de TAR-21 y *E. valverdei* de TAR-20 y TAR-21. Así, las masas corporales estimadas para ambas especies de *Eoicamys* son más similares una de la otra para los especímenes de TAR-22. Al contrario, en TAR-21, la masa corporal estimada para *E. parvus* es diferente de la de *E. valverdei* (Tabla 9.10, Fig. 9.7).

Así, a pesar de las diferencias entre las diferentes estimaciones, queda evidenciado que los taxones del Eoceno tardío-Oligoceno temprano de Shapaja

presentan un rango de masas corporales desde *circa* cincuenta gramos hasta más de medio kilo (Tabla 9.10, Fig. 9.7) comparable a lo que se observó entre los taxones del miembro inferior de la Formación Pozo en Contamana (Tabla 9.1, Fig. 9.1) pero sin alcanzar tamaños más grandes como se observó entre los taxones de la Formación Chambira en Contamana (Tabla 9.6, Fig. 9.4) y los de Salla (ver más abajo; Tabla 9.17, Fig. 9.10).

Texturas de los microdesgaste dentarios

Se estudiaron un total de 122 especímenes de caviomorfos fósiles (Apéndice 9.3), que representan 13 taxones distribuidos en tres unidades estratigráficas: A, que agrupa a TAR-01 y TAR-22, B, que agrupa a TAR-13 y TAR-21, y C, que corresponde a TAR-20 que no puede ser asociada ni a A ni a B (Tabla 9.11). Sin embargo, varios taxones están representados por un único espécimen y fueron excluidos de las pruebas estadísticas. El promedio y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), el volumen de relleno textural fino (Tfv; volumen de relleno textural a 0,2 μm) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) en los taxones analizados (Tabla 9.11 y 9.12).

Texturas de microdesgaste entre y dentro de las especies

Se compararon los taxones mezclando los especímenes de las tres unidades y estimando el efecto de las unidades (Tabla 9.13a), los taxones de la unidad A únicamente (Tabla 9.13b) y los taxones de la unidad B únicamente (Tabla 9.13c). Dentro los taxones de TAR-01, representados por numerosos especímenes, se compararon los taxones: sin separar los dientes superiores de los inferiores, estimando el efecto diente (Tabla 9.14a), comparando solo los dientes superiores (Tabla 9.14b) y solo los dientes inferiores (Tabla 9.14c). Los ANOVAs en los taxones fósiles de Shapaja no detectaron ninguna diferencia significativa de las texturas de microdesgaste entre especies (Tablas 9.13 y 9.14).

Tres taxones están representados por un número suficiente de dientes superiores e inferiores permitiendo una comparación estadística entre dientes superiores e inferiores (Tabla 9.15). No se detectaron diferencias entre dientes superiores e inferiores en *Shapajamys labocensis* y *Tarapodomys mayoensis*. Los dientes superiores de

Tabla 9.11: Estadísticos descriptivos de los parámetros (complejidad, anisotropía y heterogeneidad de complejidad calculada desde cuatro sub-superficies) de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de las localidades de Shapaja (Tarapoto, Perú). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar. Las letras A, B y C indican las unidades estratigráficas.

Taxones	N	Asfc		epLsar		HAsfc4	
		m	ds	m	ds	m	ds
A							
<i>Eoincamys cf. pascuali</i>	7	0.87	0.46	3.26	2.76	0.29	0.11
<i>Eoincamys parvus</i>	4	0.88	0.32	2.47	0.98	0.46	0.19
<i>Eoincamys valverdei</i>	1	0.73	-	1.29	-	0.51	-
<i>Mayomys confluens</i>	54	1.21	0.78	3.71	2.10	0.35	0.16
dientes inferiores	25	0.99	0.62	3.83	2.15	0.34	0.15
dientes superiores	29	1.41	0.86	3.61	2.09	0.36	0.17
<i>Selvamys paulus</i>	2	4.54	4.91	4.22	4.74	0.53	0.58
<i>Shapajamys labocensis</i>	13	1.01	0.52	2.83	1.56	0.29	0.13
dientes inferiores	6	0.83	0.32	2.80	1.67	0.26	0.14
dientes superiores	7	1.16	0.63	2.85	1.59	0.32	0.12
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	18	1.10	0.63	3.72	2.06	0.37	0.20
dientes inferiores	6	1.26	0.87	3.59	1.63	0.39	0.26
dientes superiores	12	1.02	0.50	3.79	2.31	0.37	0.17
B							
aff. <i>Tarapotomys</i>	1	0.44	-	4.47	-	0.18	-
Caviomorpha indet.	1	2.02	-	1.13	-	0.34	-
Caviomorpha indet.1	2	0.91	0.39	2.12	1.25	0.36	0.36
cf. <i>Tarapotomys</i>	2	0.70	0.01	3.85	2.57	0.57	0.02
<i>Eoincamys parvus</i>	1	2.88	-	2.77	-	0.14	-
<i>Eoincamys valverdei</i>	6	0.82	0.11	2.67	1.00	0.39	0.11
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	1	0.98	-	3.99	-	0.33	-
<i>Tarapotomys subandinus</i>	5	0.90	0.65	3.28	1.31	0.38	0.24
C							
cf. <i>Tarapotomys</i>	3	0.73	0.18	2.65	1.00	0.26	0.15
<i>Eoincamys valverdei</i>	1	0.39	-	3.10	-	0.70	-

Tabla 9.12: Estadísticos descriptivos de los parámetros (heterogeneidad de complejidad calculada desde 9 y 16 sub-superficies y volumen de relleno de la textura) de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de las localidades de Shapaja (Tarapoto, Perú). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar. Las letras A, B y C indican las unidades estratigráficas.

Taxones	N	HAsfc9		HAsfc16		Tfv	
		m	ds	m	ds	m	ds
A							
<i>Eoincamys cf. pascuali</i>	7	0.35	0.15	0.37	0.13	1009.16	1325.92
<i>Eoincamys parvus</i>	4	0.51	0.32	0.54	0.22	1070.82	734.89
<i>Eoincamys valverdei</i>	1	0.39	-	0.47	-	178.47	-
<i>Mayomys confluens</i>	54	0.47	0.27	0.49	0.28	1155.52	982.68
dientes inferiores	25	0.43	0.18	0.45	0.18	1099.38	1062.33
dientes superiores	29	0.50	0.34	0.53	0.34	1203.92	924.82
<i>Selvamys paulus</i>	2	0.64	0.73	0.55	0.39	2380.29	1323.61
<i>Shapajamys labocensis</i>	13	0.43	0.22	0.42	0.17	862.98	649.17
dientes inferiores	6	0.39	0.19	0.36	0.14	768.53	498.17
dientes superiores	7	0.47	0.24	0.46	0.20	943.94	787.06
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	18	0.46	0.22	0.50	0.19	1088.35	731.92
dientes inferiores	6	0.50	0.25	0.60	0.22	970.52	325.55
dientes superiores	12	0.44	0.21	0.45	0.16	1147.26	876.57
B							
aff. <i>Tarapotomys</i>	1	0.28	-	0.31	-	967.06	-
Caviomorpha indet.	1	0.39	-	0.47	-	464.85	-
Caviomorpha indet.1	2	0.29	0.01	0.41	0.20	1101.95	1458.61
cf. <i>Tarapotomys</i>	2	0.67	0.14	0.51	0.07	921.40	170.22
<i>Eoincamys parvus</i>	1	0.32	-	0.51	-	3918.04	-
<i>Eoincamys valverdei</i>	6	0.58	0.31	0.53	0.30	504.28	207.83
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	1	0.57	-	0.55	-	1606.23	-
<i>Tarapotomys subandinus</i>	5	0.39	0.20	0.38	0.21	1081.61	882.94
C							
cf. <i>Tarapotomys</i>	3	0.71	0.91	0.55	0.59	420.58	348.87
<i>Eoincamys valverdei</i>	1	0.82	-	0.77	-	78.86	-

Tabla 9.13: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de textura de microdesgaste dentario en los datos de la transformación de Box-Cox (a) entre los taxones de Shapaja, incluyendo dientes superiores e inferiores de las tres unidades A, B y C, sin distinción, (b) entre los taxones de Shapaja, considerando solamente los especímenes de la unidad A, y (c) entre los taxones de Shapaja, considerando solamente los especímenes de la unidad B. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	9	2.74	0.30	1.07	0.390
Taxón x Unidad	1	<0.01	<0.01	<0.01	0.968
Residuos	105	29.90	0.28		
epLsar					
Taxón	9	3.55	0.39	0.47	0.894
Taxón x Unidad	1	0.27	0.27	0.31	0.577
Residuos	105	88.91	0.85		
HAsfc4					
Taxón	9	0.47	0.05	0.50	0.871
Taxón x Unidad	1	0.37	0.37	3.51	0.064
Residuos	105	10.95	0.10		
HAsfc9					
Taxón	9	1.42	0.16	0.44	0.909
Taxón x Unidad	1	0.42	0.42	1.18	0.279
Residuos	105	37.28	0.36		
HAsfc16					
Taxón	9	1.20	0.13	0.52	0.858
Taxón x Unidad	1	0.12	0.12	0.48	0.488
Residuos	105	26.90	0.26		
Tfv					
Taxón	9	526.60	58.52	0.86	0.562
Taxón x Unidad	1	67.70	67.73	1.00	0.320
Residuos	105	7128.20	67.89		

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	5	1.94	0.39	1.30	0.273
Residuos	92	27.57	0.30		
epLsar					
Taxón	5	2.68	0.54	0.55	0.739
Residuos	92	89.79	0.98		
HAsfc4					
Taxón	5	0.39	0.08	0.78	0.566
Residuos	92	9.21	0.10		
HAsfc9					
Taxón	5	0.48	0.10	0.34	0.890
Residuos	92	26.04	0.28		
HAsfc16					
Taxón	5	0.76	0.15	0.65	0.664
Residuos	92	21.72	0.24		
Tfv					
Taxón	5	416.00	83.21	0.89	0.489
Residuos	92	8563.70	93.08		

(c)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	3	0.19	0.06	0.29	0.834
Residuos	11	2.40	0.22		
epLsar					
Taxón	3	0.37	0.12	0.72	0.561
Residuos	11	1.88	0.17		
HAsfc4					
Taxón	3	0.24	0.08	0.62	0.618
Residuos	11	1.41	0.13		
HAsfc9					
Taxón	3	2.59	0.86	1.14	0.376
Residuos	11	8.33	0.76		
HAsfc16					
Taxón	3	0.71	0.24	0.47	0.710
Residuos	11	5.58	0.51		
Tfv					
Taxón	3	1.14	0.38	0.54	0.664
Residuos	11	7.70	0.70		

Tabla 9.14: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios en los datos de la transformación de Box-Cox entre los taxones de la unidad A de Shapaja (a) incluyendo el efecto de la interacción de los dientes inferiores y superiores, (b) considerando solamente los dientes superiores y (c) considerando solamente los dientes inferiores. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	5	1.94	0.39	1.32	0.264
Taxón x Diente	5	1.93	0.39	1.31	0.267
Residuos	87	25.64	0.29		
epLsar					
Taxón	5	2.68	0.54	0.52	0.760
Taxón x Diente	5	0.22	0.04	0.04	0.999
Residuos	87	89.57	1.03		
HAsfc4					
Taxón	5	0.39	0.08	0.75	0.586
Taxón x Diente	5	0.19	0.04	0.37	0.865
Residuos	87	9.02	0.10		
HAsfc9					
Taxón	5	0.48	0.10	0.33	0.895
Taxón x Diente	5	0.80	0.16	0.55	0.738
Residuos	87	25.24	0.29		
HAsfc16					
Taxón	5	0.76	0.15	0.64	0.669
Taxón x Diente	5	0.99	0.20	0.83	0.532
Residuos	87	20.74	0.24		
Tfv					
Taxón	5	416.00	83.21	0.88	0.498
Taxón x Diente	5	343.40	68.69	0.73	0.605
Residuos	87	8220.30	94.49		

(b)	g.d.l.	Valor F	Valor p	(c)	g.d.l.	Valor F	Valor p
Asfc				Asfc			
Taxón	5	0.65	0.660	Taxón	4	0.29	0.885
Residuos	49			Residuos	38		
epLsar				epLsar			
Taxón	5	0.17	0.973	Taxón	4	0.59	0.675
Residuos	49			Residuos	38		
HAsfc4				HAsfc4			
Taxón	5	0.36	0.874	Taxón	4	1.15	0.349
Residuos	49			Residuos	38		
HAsfc9				HAsfc9			
Taxón	5	0.20	0.960	Taxón	4	0.52	0.721
Residuos	49			Residuos	38		
HAsfc16				HAsfc16			
Taxón	5	0.54	0.744	Taxón	4	1.27	0.298
Residuos	49			Residuos	38		
Tfv				Tfv			
Taxón	5	0.48	0.789	Taxón	4	1.89	0.132
Residuos	49			Residuos	38		

Tabla 9.15: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios en los datos transformados siguiendo Box-Cox entre los dientes inferiores y superiores para cada taxón representado por ambos dientes en número suficiente. Los especímenes incluidos son todos de TAR-01. La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Taxones	N		g.d.l.	Asfc		epLsar		Tfv	
	inf	sup		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Mayomys confluens</i>	25	29	1	4.15	0.047	0.16	0.690	1.64	0.206
<i>Shapajamys labocensis</i>	6	7	1	0.83	0.382	0.02	0.894	0.12	0.737
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	6	12	1	0.28	0.607	0.03	0.867	<0.01	0.970

Taxones	N		g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
	inf	sup		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Mayomys confluens</i>	25	29	1	0.53	0.470	0.23	0.632	0.73	0.397
<i>Shapajamys labocensis</i>	6	7	1	1.37	0.267	0.65	0.436	1.18	0.301
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	6	12	1	0.01	0.942	0.28	0.604	1.89	0.188

Mayomys confluens presentan texturas de microdesgaste ligeramente más complejas que las texturas de los dientes inferiores (Tablas 9.11 y 9.15).

De forma general, los taxones de Shapaja presentan texturas de microdesgaste caracterizadas por valores bajos de complejidad, asociados a volúmenes de relleno de la textura variables (bajos a intermedios; Tablas 9.11 y 9.12).

Texturas de microdesgaste comparadas con las categorías alimentarias

Tres taxones fósiles (Caviomorpha indeterminado [sin núm.], *Kichkasteiromys raimondii* y aff. *Tarapotomys*) fueron excluidos de la comparación estadística con las categorías dietarias existentes, ya que están representados por un solo espécimen. Como los datos no eran paramétricos, incluso después de una transformación Box-Cox, se empleó una prueba de Wilcoxon por pares, con el fin de determinar dónde se encontraban las diferencias entre las diferentes categorías de dietas y los taxones fósiles (Tabla 9.16).

Todos los taxones fósiles fueron proyectados sobre los ejes de componentes principales establecidos con los especímenes y categorías dietarias actuales en el Capítulo IV (Figs. 9.8 y 9.9).

Eoicamys cf. pascuali, de la unidad estratigráfica A, se caracteriza por texturas de microdesgaste menos complejas que las de los consumidores de las categorías "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). Al contrario, estas texturas no presentan diferencia significativa con las categorías "fruta-hoja", "fruta-semilla", "insecto-semilla", "hoja semilla" y "hoja joven" (Tabla 9.16). Sin embargo, cualitativamente, cuando los valores de las texturas de microdesgaste de los especímenes de *E. cf. pascuali* se proyectan en el ACP previamente establecido, el taxón aparece más cercano a los valores observados para las categorías "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Eoicamys parvus de la unidad estratigráfica A, presenta texturas de microdesgaste menos complejas que las de los consumidores de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). En el ACP se proyectan los especímenes de este taxón proviniendo de las localidades TAR-21 y TAR-22 (respectivamente Eo.pa21 y Eo.pa22, Fig. 9.8). Ambos Eo.pa21 y Eo.pa22 presentan valores diferentes entre sí que los acercan a diferentes categorías dietarias.

Los especímenes representados por Eo.pa22, de la unidad estratigráfica A, tienen valores más cercanos a los de las categorías "fruta-semilla", "hoja-semilla", "fruta-insecto" e "insecto-semilla" (Fig. 9.9). Cualitativamente, no se acercan a los de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja". Por otro lado, los valores, más extremos, de Eo.pa21 (n=1) indican una proximidad con la categoría "hoja" (Fig. 9.9). Debido a estas diferencias entre Eo.pa21 y Eo.pa22, aunque ambos representan *E. parvus* (Eo.pa; Fig. 9.8) en el ACP, parece mejor interpretar Eo.pa21 y Eo.pa22 por separado.

Eoicamys valverdei de la unidad estratigráfica B y *Eoicamys* cf. *pascuali* tienen texturas de microdesgaste menos complejas que las de los consumidores de las categorías "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). Además, sus texturas de microdesgaste difieren también de las de las categorías "pasto-hoja" y "pasto-semilla" por tener valores de volumen de relleno de la textura más bajos (Tabla 9.12). Además de los seis especímenes de la unidad estratigráfica B que pudieron ser incluidos a los análisis estadísticos (cuatro especímenes de TAR-21 representados por Eo.va21 y dos de TAR-13 representados por Eo.va13), otros dos especímenes que provienen de TAR-22 (Eo.va22) y TAR-20 (Eo.va20) se proyectan en la representación gráfica del ACP (Figs. 9.8 y 9.9). La proyección de los especímenes de la unidad estratigráfica B refleja una variabilidad importante, la observación cualitativa corresponde a los análisis estadísticos, acercando estos especímenes de *E. valverdei* a las categorías "fruta-semilla", "hoja-semilla" e "insecto-semilla". Las diferencias entre los especímenes de la unidad B y los especímenes aislados de las unidades A y C no son tan importantes como en el caso de *E. parvus*. Sin embargo, el espécimen de *E. valverdei* de TAR-20 parece más cercano de la categoría dietaria "fruta-hoja" que el espécimen de *E. valverdei* de TAR-22, el cual se acerca más a la categoría "hoja-semilla" o podría pertenecer a la categoría "fruta-hoja", aunque en uno de sus extremos (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Mayomys confluens, de la unidad estratigráfica A, difiere de todas las categorías dietarias, excepto las categorías "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 9.16). Las texturas de microdesgaste de *M. confluens* difieren de las otras categorías por la complejidad, la anisotropía y el volumen de relleno de la textura. De hecho, las texturas de microdesgaste de *M. confluens* son más complejas que las de los consumidores de "hoja joven", pero menos complejas que las de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla", "hoja", "fruta-insecto" y "fruta-pasto", y presentan valores de volumen de relleno de la textura más altos que los de las categorías "fruta-

insecto", "fruta-hoja", "pasto-hoja" y "hoja joven" (Tablas 9.11, 9.12 y 9.16). Además, las texturas de microdesgaste de *M. confluens* son más anisotrópicas que las de los consumidores de las categorías "fruta-pasto", "pasto-semilla", "pasto-raíz" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). Cualitativamente, *M. confluens* presenta valores que corresponden exactamente a la categoría "fruta-semilla" (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Selvamys paulus, de la unidad estratigráfica A, y representado por dos especímenes, no difiere estadísticamente de ninguna categoría dietaria. Los valores extremos de *S. paulus* quedan por fuera de las categorías en la representación gráfica del ACP (Figs. 9.8 y 9.9). Sin embargo, los valores son extremos únicamente en el eje 2. Los valores de texturas de microdesgaste de *S. paulus* se proyectan en los valores intermedios del eje 1, correspondiendo a categorías como "fruta-pasto", "pasto-semilla", y "hoja" (Fig. 9.9). La posición en el eje 2 de *S. paulus* se acerca a la categoría "hoja" con valores positivos en el eje 2, que las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla", que se caracterizan por tener valores negativos en el eje 2 (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Shapajamys labocensis, de la unidad estratigráfica A, tiene una complejidad de textura de microdesgaste más alta que la de las texturas de los consumidores de la categoría "hoja joven" pero más baja que la de las texturas de los consumidores de las categorías "fruta-insecto", "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). No se detectaron diferencias entre los valores de las texturas de microdesgaste de *S. labocensis* y los de las categorías "fruta-hoja", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 9.16). La proyección de los valores de textura de microdesgaste de *S. labocensis* en la representación gráfica del ACP establecida en los actuales es consistente con el resultado de los análisis estadísticos (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Tarapotomys mayoensis, de la unidad estratigráfica A, se caracteriza por tener texturas de microdesgaste que no difieren de las de los consumidores de las categorías "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla". Como *M. confluens*, las texturas de microdesgaste de *T. mayoensis* son más complejas que las de los consumidores de "hoja joven" pero menos complejas que las de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla", "hoja", "fruta-insecto" y "fruta-pasto" (Tablas 9.11 y 9.16). Las texturas de microdesgaste de *T. mayoensis* presentan también valores de volumen de relleno de la textura más altos que los de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "hoja joven" (Tablas 9.12 y 9.16). A diferencia de *M. confluens*, no se detecta diferencia de anisotropía entre *T. mayoensis* y las diferentes categorías dietarias (Tabla 9.16). La

proyección de los valores de textura de microdesgaste de *T. mayoensis* en la representación gráfica del ACP establecida en los actuales es consistente con el resultado de los análisis estadísticos (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Tarapotomys subandinus, de la unidad estratigráfica B, presenta texturas de microdesgastes menos complejas que las de los consumidores de las categorías "pasto-semilla", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja" (Tablas 9.11 y 9.16). Cualitativamente, cuando los valores de las texturas de microdesgaste de *T. subandinus* se proyectan en la representación gráfica del ACP establecido en los actuales, el taxón aparece más cercano de los valores observados de las categorías "fruta-insecto", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla", y no tanto a los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "fruta-pasto" (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

El taxón cf. *Tarapotomys*, de la unidad estratigráfica B, difiere en complejidad y volumen de relleno de la textura con categorías dietarias. Así, presenta texturas de microdesgastes menos complejas que las de los consumidores de las categorías "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-semilla", "pasto-raíz", "pasto-hoja" y "hoja", y valores de volumen de relleno de la textura más bajos que las de la categoría "pasto-hoja" (Tablas 9.11, 9.12 y 9.16). Además de los dos especímenes de la unidad estratigráfica B que pudieron ser incluidos en los análisis estadísticos (un espécimen proveniente de TAR-21 representado por cf.Ta21 y otro de TAR-13 representado por cf.Ta13), otros tres especímenes procedentes de TAR-20 (cf.Ta20) se proyectan en la representación gráfica del ACP (Figs. 9.8 y 9.9). La proyección de los especímenes de la unidad estratigráfica B reflejan una variabilidad importante, particularmente en el eje 2. la observación cualitativa se corresponde con los resultados del análisis estadístico. Así, los especímenes de cf. *Tarapotomys* de la unidad B se acercan a las categorías "fruta-semilla", "hoja-semilla" e "insecto-semilla", y cf. *Tarapotomys* de TAR-13 se acerca más a la categoría "fruta-hoja" que cf. *Tarapotomys* de TAR-21. Los especímenes referidos a cf. *Tarapotomys* de la unidad C tienen valores en los mismos rangos que los de los otros cf. *Tarapotomys*, y se acercan también a los valores de la categoría "fruta-hoja" (Tablas 9.11 y 9.12, Figs. 9.8 y 9.9).

El único espécimen referido a aff. *Tarapotomys* está excluido de los análisis estadísticos. Cualitativamente, cuando sus valores de textura de microdesgaste se proyectan en la representación gráfica del ACP, se acerca a las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Kichkasteiromys raimondii, representado por un solo espécimen, se caracteriza por valores de textura de microdesgaste intermedios (Tablas 9.11 y 9.12) que, una vez proyectados en la representación gráfica del ACP, pueden corresponder a las categorías "fruta-semilla", "hoja-semilla" y "insecto-semilla" por un lado, y "hoja" por el otro (Fig. 9.9).

Caviomorpha indeterminado (sin núm.), representado por un solo espécimen, fue excluido de los análisis estadísticos. La proyección de sus valores de parámetros de textura de microdesgaste en la representación gráfica del ACP establecida en los actuales resulta en una posición por debajo de las categorías dietarias en el eje 2 (notado CavB en la Figura 9.9). Esto se explica por su anisotropía relativamente baja (Tabla 9.12). Los valores de sus otros parámetros lo acercaría a las categorías "hoja-semilla", "fruta-pasto" y "pasto-semilla" (Tablas 9.11 y 9.12, Fig. 9.9).

Caviomorpha indeterminado (numerado 1), representado por dos especímenes, no difiere estadísticamente de ninguna categoría dietaria (Tabla 9.16). De hecho, presenta una variación muy importante entre ambos especímenes (notado CavC en la Figura 9.8), particularmente en el volumen de relleno de la textura (Tabla 9.12). Así, un espécimen parece acercarse a la categoría "hoja" cuando sus valores se proyectan en la representación gráfica del ACP establecido en los actuales (Fig. 9.9), soportado por valores de volumen de relleno de la textura y una anisotropía altos. Al contrario, el otro espécimen que combina baja complejidad y valores de volumen de relleno de la textura bajos se acercaría más a la categoría "hoja joven" (Tabla 9.12, Fig. 9.9).

Tabla 9.16: Comparaciones post-hoc por pares de Wilcoxon no paramétricas entre los taxones de las localidades amazónicas de Shapaja y las categorías alimentarias establecidas en las especies actuales. Una casilla vacía indica que no se detectó una diferencia significativa.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
A: TAR-01 y -22											
<i>Eoimamys pascuali</i> cf.	Asfc	Asfc			Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		
<i>Eoimamys parvus</i>					Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		
<i>Mayomys confluens</i>	Asfc, epLsar	Asfc, Tfv	Tfv		Asfc, epLsar, Tfv	Asfc, epLsar	Asfc, epLsar		Asfc		Asfc, Tfv
<i>Selvamys paulus</i>											
<i>Shapajamys labocensis</i>	Asfc	Asfc			Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		Asfc
<i>Tarapodomys mayoensis</i>	Asfc	Asfc, Tfv	Tfv		Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		Asfc, Tfv
B: TAR-13 y -21											
Caviomorpha indet. 1											
cf. <i>Tarapodomys</i>	Asfc	Asfc			Asfc, Tfv	Asfc	Asfc		Asfc		
<i>Eoimamys valverdei</i>	Asfc	Asfc			Asfc, Tfv	Asfc	Asfc, Tfv		Asfc		
<i>Tarapodomys subandinus</i>					Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		

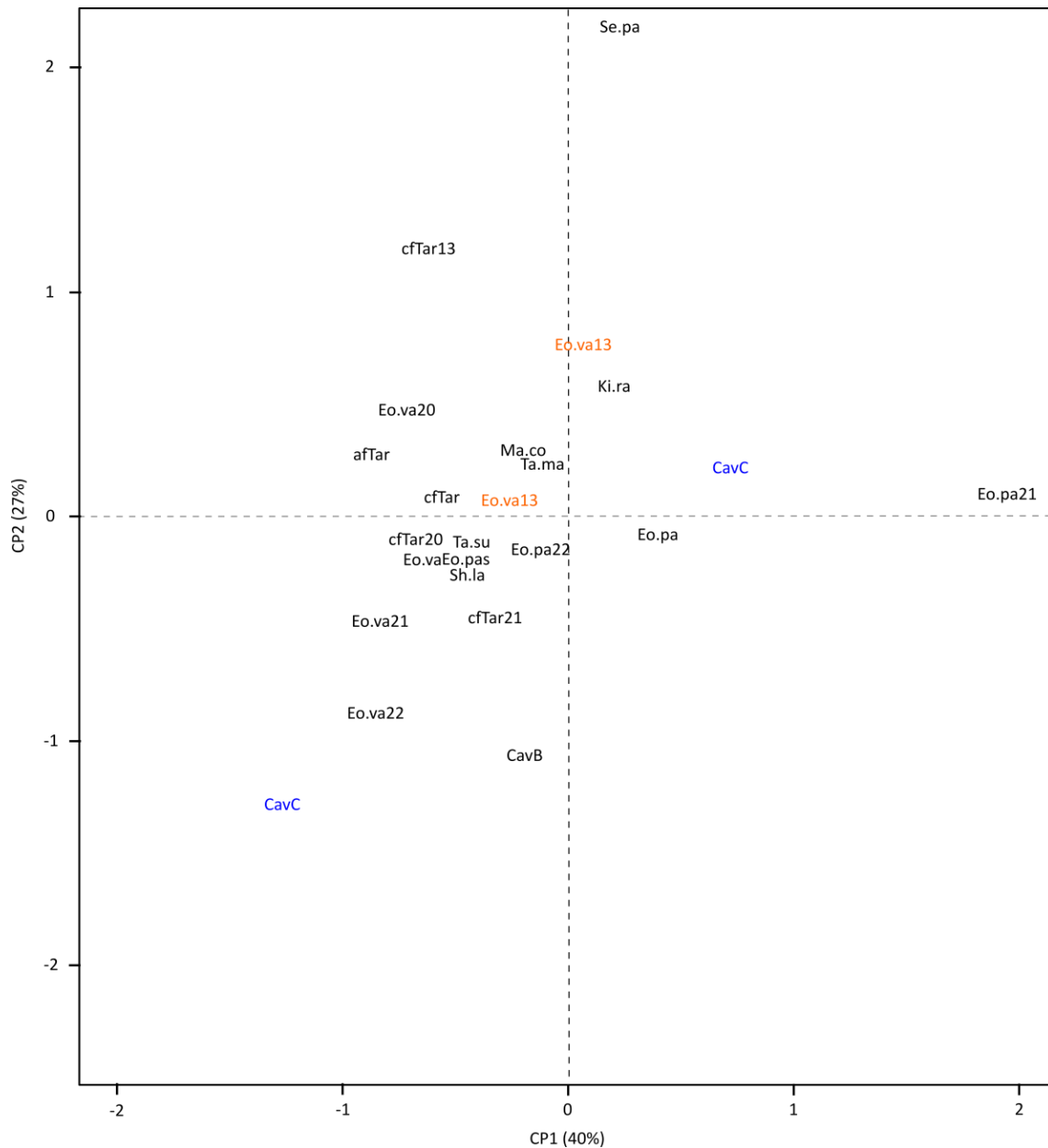


Figura 9.8: Proyección de los taxones fósiles de los distintos niveles de Shapaja en los dos primeros componentes del ACP establecidos en el Capítulo IV. Las letras representan los centroides de cada taxón como sigue: afTar, aff. *Tarapotomys*; CavB, *Caviomorpha* indet. ; CavC, *Caviomorpha* indet. 1; cfTar, cf. *Tarapotomys*; Eo.pa, *Eoicamys parvus*; Eo.pas, *Eoicamys* cf. *pascuali*; Eo.va, *Eoicamys valverdei*; Ki.ra, *Kichkasteiromys raimondii*; Ma.co, *Mayomys confluens*; Se.pa, *Selvamys paulus*; Sh.la, *Shapajamys labocensis*; Ta.ma, *Tarapotomys maquiensis*; Ta.su, *Tarapotomys subandinus* excepto *Eoicamys valverdei* de TAR-13 (en rojo) y *Caviomorpha* indet. C (en azul) representados solamente por dos especímenes. Los números 13, 20, 21 y 22 indican las localidades de Shapaja TAR-13, TAR-20, TAR-21, y TAR-22 respectivamente. La combinación letras y número es utilizada cuando un mismo taxón se encuentra en varios sitios. En tales casos, el taxón está representado con su centroide (solo letras) y los centroides de las poblaciones en cada sitio (letras y números). Por ejemplo, Eo.va21 representa los especímenes identificados como pertenecientes a *Eoicamys valverdei* del sitio TAR-21.

9.3. Salla [Oligoceno tardío]

Masas corporales

Un total de 269 m1, 257 m2, 128 M1 y 97 M2 fueron medidos (longitud) para estimar la masa corporal de los taxones de Salla (Apéndice 2.3). Entre los m1 se midió el área del diente en 246 especímenes para aplicar la fórmula de Legendre (1986). Sólo las medidas del m1 de *Cholamys tetralophodonta* provienen de la literatura (Pérez et al. 2018). La masa corporal estimada a través de las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2001) se resume en la Tabla 9.17. Entre las cinco fórmulas, la estimación de Legendre (1986) es la que da resultados más bajos y menos variables. Las estimaciones basadas en la longitud de los m2 y M2 (Croft 2001) son más altas. Las masas corporales se pudieron estimar para cada uno de los 13 taxones con la fórmula de Legendre (1986) en el área del m1. Como esta misma es menos variable (Tabla 9.17), utilizamos estas estimaciones para comparar los taxones de Salla.

El caviomorfo más pequeño es *Sallamys* sp., con una masa corporal estimada en unos 50 g y las más grandes son *Branisamys luribayensis* y *Protosteiomys pattersoni*, con masas estimadas en unos 3700 g y unos 2300 g, respectivamente (Tabla 9.17).

Las comparaciones por pares excluyen a *P. pattersoni*, *Incamys pretiosus*, *Lapazomys hartenbergeri* y *Cholamys tetralophodonta* porque cada una de estas especies está representada por un solo espécimen. Existen diferencias significativas de masa corporal entre los taxones de Salla (Kruskal-Wallis; gdl=8; $\chi^2=194.83$; valor $p<0.001$). *Branisamys luribayensis* es significativamente mayor que todos los demás taxones. *Eoviscaccia* sp. es más pequeño que *B. luribayensis* y más grande que todos los demás taxones, con la excepción de *Incamys bolivianus*. Las especies *Asteromys bolivianus*, *Migraveramus beatus*, *Migraveramus lavocati*, *Sallamys pascuali*, *Sallamys* sp. y *Sallamys woodi* no difieren significativamente entre sí y son más pequeñas que *B. luribayensis*, *Eoviscaccia* sp. e *I. bolivianus*, con la excepción de *M. lavocati* que no difiere significativamente de *I. bolivianus* (Fig. 9.10).

Cuando se aplicó una transformación por logaritmo a las estimaciones de masa corporal, se detectaron diferencias adicionales en la masa corporal entre los taxones más pequeños (Tabla 9.18). Así, entre estos taxones, *A. bolivianus* es más grande que *M. beatus*, *S. pascuali* y *Sallamys* sp. Mientras que *Migraveramus lavocati* es más pequeño

Tabla 9.17: Estadísticos descriptivos de las estimaciones de masa corporal (en gramos) para cada taxón de la muestra de Salla-Luribay por unidad estratigráfica siguiendo las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2000, 2001) como fue detallado en el capítulo III. Los números 3, 5 y 6 indican las unidades estratigráficas en la localidad de Salla. El asterisco marca los especímenes para los cuales no se conoce con certeza la unidad estratigráfica de procedencia. Abreviaturas: m1, primer molar inferior; m2, segundo molar inferior; M1, primer molar superior; M2 segundo molar superior; N, número de individuos por muestra; m, masa estimada promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	Legendre m1			Croft m1			Croft m2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
<i>Asteromys bolivianus</i>	34	124.07	30.13	36	228.74	57.60	41	352.64	91.05
3	5	104.90	13.22	5	194.52	57.32	6	320.22	48.18
5	5	132.80	22.70	5	250.55	42.21	5	380.41	82.57
6	3	130.12	19.06	3	252.75	34.64	4	460.30	135.44
*	21	125.70	34.70	23	228.30	61.60	26	338.22	83.85
<i>Branisamys luribayensis</i>	7	3736.00	598.69	19	5115.13	1019.00	11	4970.04	656.52
5	6	3834.80	590.02	6	5985.41	621.76	6	5017.38	912.61
*	1	3143.21	-	13	4713.46	918.15	5	4913.24	170.55
<i>Eoviscaccia</i> sp.	2	655.97	248.30	2	787.89	274.18	1	655.27	-
<i>Incamys bolivianus</i>	99	443.03	118.80	107	778.17	219.68	100	962.69	286.07
3	1	603.06	-	1	981.77	-	1	1156.29	-
5	38	454.43	132.28	38	775.16	218.04	33	940.75	220.50
6	13	448.41	117.39	13	780.81	250.17	13	961.98	260.97
*	47	428.91	107.34	55	775.91	217.86	53	972.88	330.20
<i>Incamys pretiosus</i>	1	663.96	-	1	796.37	-	1	1034.64	-
<i>Migraveramus beatus</i>	30	89.86	27.94	30	182.14	68.01	30	253.66	75.79
5	9	93.70	34.68	9	198.04	72.05	7	287.50	86.55
6	3	113.36	16.80	3	246.71	37.87	2	258.46	121.80
*	18	84.02	24.32	18	163.44	63.55	21	241.91	69.22
<i>Migraveramus lavocati</i>	2	169.82	4.59	2	295.53	3.03	1	363.51	-
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	1	2369.89	-	1	5047.78	-	3	4603.41	1370.08
5	1	2369.89	-	1	5047.78	-	1	4856.03	-
*							2	4477.11	1912.72
<i>Sallamys pascuali</i>	64	98.73	18.51	65	180.66	35.26	64	293.72	54.30
5	41	96.56	19.53	41	173.36	36.43	41	290.85	53.52
6	5	108.97	20.43	5	185.57	44.13	4	309.26	43.78
*	18	100.83	15.07	19	195.11	26.26	19	296.66	59.61
<i>Sallamys woodi</i>	2	110.39	42.00	2	184.24	81.02	2	248.32	49.86
<i>Sallamys</i> sp.	2	48.79	2.22	2	95.84	6.87	2	158.16	50.03
<i>Cholamys tetralophodonta</i>	1	1422.79	-	1	2219.34	-			
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	1	175.20	-	1	347.77	-	1	358.72	-

Taxones	Croft M1			Croft M2		
	N	m	ds	N	m	ds
<i>Asteromys bolivianus</i>	22	232.66	62.27	12	266.59	51.14
3	1	206.31	-	1	226.78	-
5						
6	4	244.38	23.02	3	288.36	69.75
*	17	231.45	70.08	8	263.41	47.75
<i>Branisamys luribayensis</i>	9	4047.76	813.21	1	3947.80	-
5	1	5523.38	-	1	3947.80	-
6	1	3303.00	-			
*	7	3943.35	643.18			
<i>Eoviscaccia</i> sp.	1	427.20	-	1	368.47	-
<i>Incamys bolivianus</i>	72	593.66	180.28	62	652.25	188.15
3	20	591.00	246.34	16	659.44	176.59
5	8	487.37	82.71	8	492.97	53.27
6	44	614.20	152.32	38	682.75	196.77
*	1	1615.41	-	2	2568.77	281.58
<i>Sallamys pascuali</i>	23	173.17	33.96	19	222.66	35.47
3	1	182.66	-	1	233.15	-
5	14	169.41	29.22	12	230.15	23.60
*	8	178.58	44.31	6	205.93	53.03

Tabla 9.18: Diferencias significativas, marcadas con una "X", de los logaritmos de las masas corporales entre taxones una vez aplicada la prueba post-hoc de Tukey-Kramer.

	<i>A. bolivianus</i>	<i>B. luribayensis</i>	<i>Eoviscaccia</i> sp.	<i>I. bolivianus</i>	<i>M. beatus</i>	<i>M. lavocati</i>	<i>S. pascuali</i>	<i>Sallamys</i> sp.
<i>Branisamys luribayensis</i>	X							
<i>Eoviscaccia</i> sp.	X	X						
<i>Incamys bolivianus</i>	X	X						
<i>Migraveramus beatus</i>	X	X	X	X				
<i>Migraveramus lavocati</i>		X	X	X	X			
<i>Sallamys pascuali</i>	X	X	X	X				
<i>Sallamys</i> sp.	X	X	X	X		X	X	
<i>Sallamys woodi</i>		X	X	X				

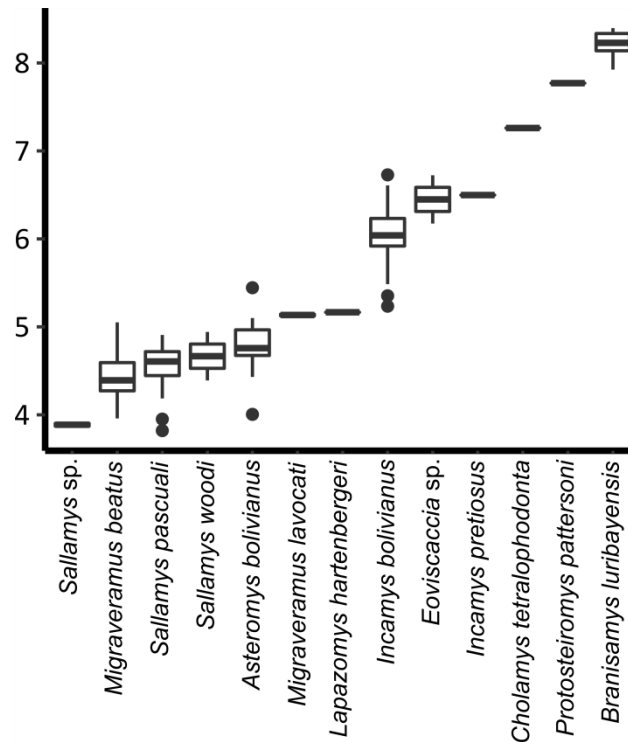


Figura 9.10: Diagrama en caja del logaritmo de la masa corporal estimada a través de la ecuación de Legendre (1986) para los taxones fósiles de Salla.

Tabla 9.19: Resultados de las pruebas para la masa corporal entre las diferentes unidades de procedencia para cada taxón. Cuando se compararon dos grupos se realizó la prueba t-test de Welch (t) y cuando se compararon tres grupos se realizó un ANOVA (F).

	U3	U5	U6	F / t	valor p
<i>Asteromys bolivianus</i>	5	5	3	3.03	0.09
<i>Incamys bolivianus</i>		38	13	-0.05	0.96
<i>Migraveramus beatus</i>		9	2	-1.65	0.17
<i>Sallamys pascuali</i>		41	5	-0.74	0.52

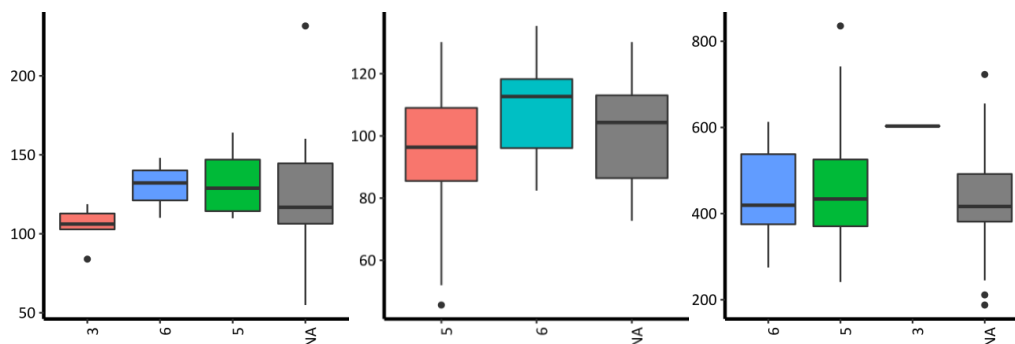


Figura 9.11: Diagrama en caja de la masa corporal estimada (en gramos) a través de la ecuación de Legendre (1986) para (de izquierda a derecha) *Asteromys bolivianus*, *Sallamys pascuali* e *Incamys bolivianus* por procedencia estratigráfica (unidades 3, 5 y 6 para *A. bolivianus* e *I. bolivianus*, y 5 y 6 para *S. pascuali*). NA indica que la unidad de procedencia no es conocida.

que *I. bolivianus* y más grande que *M. beatus*. Finalmente, *Sallamys* sp. es más pequeño que *M. lavocati* y *S. pascuali* (Tablas 9.17 y 9.18).

Entre los taxones muestreados, *M. beatus*, *S. pascuali*, *A. bolivianus* e *I. bolivianus* están representados por especímenes provenientes de varios niveles (unidades) de Salla: unidad 3, unidad 5 y unidad 6 (ver Cap. II, sección 2.3.4). Las comparaciones de poblaciones de diferentes unidades entre los taxones no arrojan ninguna diferencia de masa corporal (Tabla 9.19, Fig. 9.11).

Texturas de los microdesgaste dentarios

Se estudiaron un total de 324 especímenes de caviomorfos fósiles (Apéndice 9.4), que representan 13 taxones (Tabla 9.20) e incluyen miembros de las cuatro superfamilias actuales. El promedio y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar), el volumen de relleno textural fino (Tfv; volumen de relleno textural a 0.2 μm) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) en los taxones analizados (Tabla 9.20).

Texturas de microdesgaste entre y dentro de las especies

Los ANOVAs en todos los especímenes fósiles indican que la complejidad (Asfc), los tres tipos de heterogeneidades (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16), y el volumen de relleno textural (Tfv) muestran diferencias significativas entre especies. Por el contrario, la anisotropía (epLsar) no es significativa cuando se comparan los taxones fósiles (Tabla 9.21a).

De los 13 taxones estudiados, todos están representados por molares inferiores (m1 y m2) y seis de ellos están representados por molares superiores (M1 y M2). Así, se realizó un ANOVA anidado para determinar el efecto del factor "diente" (superior e inferior; Tabla 9.22). Se determinó que la anisotropía no es significativa entre los taxones, pero es significativa entre los dientes superiores e inferiores. La heterogeneidad de cuatro subsuperficies (HAsfc4) y el volumen del relleno textural (Tfv) son significativos tanto entre los taxones como entre los dientes dentro de los taxones. La complejidad (Asfc) y las otras dos heterogeneidades (HAsfc9 y HAsfc16) son significativas entre los taxones, pero no entre los dientes. Se realizaron dos juegos de ANOVAs a un solo factor en cada parámetro, en los dientes inferiores y superiores

respectivamente, para explorar la fuente de la variación significativa (Tablas 9.21b y 9.21c).

Cuando los taxones se compararon entre ellos con los molares inferiores, se confirman diferencias significativas en cuanto a complejidad (Asfc), heterogeneidad (HAsfc4) y volumen de relleno textural (Tfv). Cuando los taxones se compararon entre ellos con los molares superiores (seis taxones solamente), la complejidad (Asfc) y las tres heterogeneidades (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) muestran diferencias significativas. Finalmente, los ANOVAs se realizaron en parámetros donde se detectó un efecto significativo dentro de los taxones (epLsar, HAsfc4 y Tfv), para cada especie representada por los molares superiores e inferiores, a fin de determinar si las diferencias entre los dientes superiores e inferiores pueden ser interpretadas como sistemáticas o no (Tabla 9.23).

Entre los seis taxones representados por molares superiores e inferiores, sólo *Asteromys bolivianus* y *Sallamys pascuali* muestran diferencias significativas en la textura del microdesgaste entre los dientes superiores e inferiores (Tabla 9.23).

- *Asteromys bolivianus* presenta diferencias de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) entre los dientes inferiores y superiores. Los molares superiores de *Asteromys bolivianus* parecen ser menos heterogéneos que los molares inferiores. Debido a que *Asteromys bolivianus* está representado por 27 molares inferiores y 15 molares superiores (proporción 1,28 a favor de los molares inferiores), las diferencias observadas entre ellos traen más variación intraespecífica ponderada por las heterogeneidades de los molares inferiores. Así, las heterogeneidades medias (HAsfc4) calculadas para esta especie son un poco más altas que si la relación, molares inferiores/superiores, fuera más cercana a 1.

- *Sallamys pascuali* presenta diferencias de anisotropía (epLsar) y volumen de relleno textural (Tfv) entre los dientes inferiores y superiores. Los molares superiores de *S. pascuali* parecen ser menos anisotrópicos y se caracterizan por valores más bajos de volumen de relleno textural que sus molares inferiores. Debido a que *S. pascuali* está documentada por 52 molares inferiores y 58 molares superiores (proporción 0.90 a favor de los molares inferiores), las diferencias observadas entre ellos traen más variación intraespecífica sin ponderarla en una u otra dirección.

Los afloramientos de Salla están compuestos por varios niveles llamados "unidades" (ver Cap. II, sección 2.3.4). Muchos de los especímenes recolectados en Salla no están asociados con información precisa de procedencia estratigráfica. Sin embargo, cuatro de los taxones estudiados (*A. bolivianus*, *I. bolivianus*, *M. beatus* y *S. pascuali*) están representados por suficientes especímenes con datos precisos de procedencia de dos o tres unidades distintas (Tabla 9.24). Los ANOVAs de cada parámetro textural para cada uno de estos cuatro taxones no detectan diferencias significativas entre unidades (Tabla 9.24).

Las pruebas a-posteriori por pares, el método de Tukey (HSD) y la diferencia menos significativa de Fisher (LSD), detectaron dónde estaban las diferencias entre los taxones (Tabla 9.25).

Asteromys bolivianus se diferencia de *Branisamys luribayensis* por tener texturas de microdesgaste significativamente más complejas. Se diferencia de las texturas de *Protosteioromys pattersoni* por tener valores marginalmente más complejos y significativamente más altos de volumen de relleno textural. Se diferencia de *Eoviscaccia* sp. por tener texturas de microdesgaste marginalmente menos complejas caracterizadas por valores marginalmente más bajos de volumen de relleno textural. Se diferencia de *M. beatus* por tener una textura de microdesgaste significativamente más heterogénea (HASfc4). No se encuentra ninguna diferencia entre *A. bolivianus* y los demás taxones.

Branisamys luribayensis se diferencia de *Eoviscaccia* sp. por tener una textura de microdesgaste significativamente menos compleja asociada con valores marginalmente más bajos de volumen de relleno textural. Se diferencia de *Incamys bolivianus*, *M. beatus* y *Sallamys pascuali* por tener texturas de microdesgaste significativamente menos complejas y significativamente más heterogéneas (HASfc9 y HASfc16). Las texturas de microdesgaste de *B. luribayensis* son significativamente menos complejas que las de *Migraveramus lavocati* y marginalmente menos complejas que las de *Sallamys* sp. Los valores del volumen del relleno textural son marginalmente mayores en *B. luribayensis* que en *P. pattersoni*. No se encuentran diferencias entre *B. luribayensis*, e *Incamys pretiosus* y *Lapazomys hartenbergi*, *Sallamys woodi* y el *Octodontoidea* indet.

La textura del microdesgaste de *Eoviscaccia* sp. es la más compleja entre los taxones fósiles de Salla. *Eoviscaccia* sp. se diferencia de *P. pattersoni* por tener texturas de microdesgaste significativamente más complejas, caracterizadas por valores más

altos de volumen de relleno textural. Se diferencia de *I. bolivianus*, *I. pretiosus* y *S. pascuali* por tener una textura de microdesgaste marginalmente más compleja caracterizada por valores marginalmente más altos de volumen de relleno textural. Las texturas de microdesgaste de *L. hartenbergeri*, *M. beatus*, *S. woodi* y del Octodontoidea indet. tienen una complejidad marginalmente inferior a la de *Eoviscaccia* sp. No difiere de las texturas de microdesgastes observadas en *M. lavocati* y *Sallamys* sp.

No se encuentran diferencias entre *I. bolivianus* e *I. pretiosus*. Ambos se diferencian de *M. lavocati* por tener texturas de microdesgaste marginalmente menos heterogéneas (HAsfc4). Las texturas de microdesgaste de *I. bolivianus* tienen valores significativamente más altos de volumen de relleno textural que *P. pattersoni*, mientras que esta diferencia es sólo marginal entre *I. pretiosus* y *P. pattersoni*.

Lapazomys hartenbergeri se diferencia de *M. lavocati* por tener texturas de microdesgaste marginalmente menos heterogéneas (HAsfc4), y de *P. pattersoni* por tener valores marginalmente más altos de volumen de relleno textural.

Migraveramus beatus se diferencia de *M. lavocati* por tener texturas de microdesgaste significativamente menos heterogéneas (HAsfc4). Se diferencia de *P. pattersoni* por tener texturas de microdesgaste marginalmente más complejas y heterogéneas (HAsfc4), asociadas con un volumen de relleno textural significativamente mayor.

Migraveramus lavocati se diferencia tanto de *S. pascuali* como de *S. woodi* por tener texturas de microdesgaste marginalmente más heterogéneas (HAsfc4). Se diferencia de *P. pattersoni* por tener una textura de microdesgaste marginalmente más compleja asociada a un volumen de relleno textural marginalmente más alto.

El Octodontoidea indet., *S. pascuali* y *S. woodi* no difieren entre sí.

El volumen de relleno textural de *P. pattersoni* es diferente de todos los demás taxones fósiles de Salla, siendo el más bajo en esta especie. Además de las diferencias resaltadas anteriormente, la diferencia de volumen del relleno textural es significativa entre *P. pattersoni* y *S. pascuali*, así como entre *P. pattersoni* y el Octodontoidea indet. La diferencia es marginal entre *P. pattersoni* y *S. woodi*, así como entre *P. pattersoni* y *Sallamys* sp. *Protosteioromys pattersoni* también tiene una textura de microdesgaste marginalmente menos compleja que la de *Sallamys* sp.

Tabla 9.20: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de Salla. Abreviaturas: n, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

	N	Asfc		epLsar		Tfv	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Asteromys bolivianus</i>	42	1.46	0.82	4.55	1.76	1171.82	977.18
<i>Branisamys luribayensis</i>	25	0.80	0.40	4.91	2.32	816.81	604.23
<i>Eoviscaccia</i> sp.	2	3.25	0.24	7.21	1.68	2473.68	645.66
<i>Incamys bolivianus</i>	95	1.15	0.56	4.65	2.12	969.38	764.36
<i>Incamys pretiosus</i>	2	1.11	0.49	7.23	2.33	896.50	434.35
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	2	1.09	0.26	6.09	0.28	1463.04	789.47
<i>Migraveramus beatus</i>	29	1.40	0.83	4.04	1.93	1133.65	811.79
<i>Migraveramus lavocati</i>	5	1.85	0.82	3.76	1.81	1000.26	274.51
<i>Protosteiomys pattersoni</i>	3	0.55	0.19	3.56	0.56	74.71	70.92
Octodontoideo indet.	6	1.26	0.84	4.78	0.91	1325.38	628.63
<i>Sallamys pascuali</i>	110	1.23	0.90	4.94	2.18	1112.62	953.93
<i>Sallamys</i> sp.	1	2.76	-	4.74	-	1680.94	-
<i>Sallamys woodi</i>	2	1.33	1.01	6.11	2.23	1120.63	416.75

	N	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Asteromys bolivianus</i>	42	0.34	0.16	0.41	0.19	0.45	0.16
<i>Branisamys luribayensis</i>	25	0.40	0.20	0.51	0.28	0.54	0.27
<i>Eoviscaccia</i> sp.	2	0.35	0.20	0.50	0.19	0.54	0.12
<i>Incamys bolivianus</i>	95	0.29	0.12	0.34	0.15	0.38	0.13
<i>Incamys pretiosus</i>	2	0.23	0.11	0.26	0.08	0.33	0.17
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	2	0.22	0.02	0.37	0.12	0.37	0.13
<i>Migraveramus beatus</i>	29	0.23	0.12	0.33	0.18	0.37	0.19
<i>Migraveramus lavocati</i>	5	0.48	0.23	0.51	0.44	0.54	0.33
<i>Protosteiomys pattersoni</i>	3	0.44	0.15	0.55	0.48	0.40	0.17
Octodontoideo indet.	6	0.36	0.26	0.41	0.24	0.47	0.20
<i>Sallamys pascuali</i>	110	0.29	0.13	0.36	0.23	0.41	0.21
<i>Sallamys</i> sp.	1	0.36	-	0.31	-	0.36	-
<i>Sallamys woodi</i>	2	0.26	0.03	0.35	0.04	0.37	0.05

Tabla 9.21: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de textura de microdesgaste dentario en los datos de la transformación de Box-Cox, (a) entre los taxones de Salla incluyendo dientes superiores e inferiores, (b) entre los taxones de Salla considerando solamente los dientes inferiores (13 taxones representados) y (c) entre los taxones de Salla considerando solamente los dientes superiores (solo cinco taxones representados). La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

(a)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor <i>F</i>	Valor p
Asfc					
Taxón	12	11.75	0.98	3.95	<0.001
Residuos	311	77.16	0.25		
epLsar					
Taxón	12	36.91	3.08	1.16	0.309
Residuos	311	822.39	2.64		
HAsfc4					
Taxón	12	2.90	0.24	2.98	<0.001
Residuos	311	25.24	0.08		
HAsfc9					
Taxón	12	5.55	0.46	1.90	0.033
Residuos	311	75.58	0.24		
HAsfc16					
Taxón	12	5.63	0.47	2.41	0.005
Residuos	311	60.55	0.19		
Tfv					
Taxón	12	2819.40	234.95	2.44	0.005
Residuos	311	29909.90	96.17		

(b)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	12	11.00	0.92	3.71	<0.001
Residuos	137	33.86	0.25		
epLsar					
Taxón	12	27.43	2.29	1.22	0.276
Residuos	137	256.74	1.87		
HAsfc4					
Taxón	12	2.23	0.19	2.04	0.025
Residuos	137	12.47	0.09		
HAsfc9					
Taxón	12	3.35	0.28	1.08	0.381
Residuos	137	35.37	0.26		
HAsfc16					
Taxón	12	3.92	0.33	1.35	0.197
Residuos	137	33.08	0.24		
Tfv					
Taxón	12	2161.80	180.15	3.24	<0.001
Residuos	137	7621.90	55.63		

(c)	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	4	2.42	0.48	2.71	0.032
Residuos	168	40.23	0.24		
epLsar					
Taxón	4	8.04	1.61	0.51	0.732
Residuos	168	450.05	2.68		
HAsfc4					
Taxón	4	1.29	0.26	3.44	0.010
Residuos	168	11.47	0.07		
HAsfc9					
Taxón	4	3.24	0.65	3.74	0.006
Residuos	168	39.28	0.23		
HAsfc16					
Taxón	4	2.40	0.48	3.31	0.012
Residuos	168	24.69	0.15		
Tfv					
Taxón	4	321.50	64.30	0.47	0.755
Residuos	168	25127.80	149.57		

Tabla 9.22: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios en los datos de la transformación de Box-Cox entre los taxones y el efecto de la interacción de los dientes (inferiores y superiores) dentro los taxones de Salla. La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Suma Cuadrados	Promedio Cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	12	11.75	0.98	3.99	<0.001
Taxón x Diente	6	2.36	0.39	1.60	0.147
Residuos	305	74.81	0.25		
epLsar					
Taxón	12	36.91	3.08	1.20	0.284
Taxón x Diente	6	38.96	6.49	2.53	0.021
Residuos	305	783.43	2.57		
HAsfc4					
Taxón	12	2.90	0.24	3.06	<0.001
Taxón x Diente	6	1.18	0.20	2.49	0.023
Residuos	305	24.06	0.08		
HAsfc9					
Taxón	12	5.55	0.46	1.92	0.031
Taxón x Diente	6	2.23	0.37	1.55	0.163
Residuos	305	73.35	0.24		
HAsfc16					
Taxón	12	5.63	0.47	2.43	0.005
Taxón x Diente	6	1.77	0.29	1.53	0.169
Residuos	305	58.78	0.19		
Tfv					
Taxón	12	2819.40	234.95	2.51	0.004
Taxón x Diente	6	1309.70	218.28	2.33	0.033
Residuos	305	28600.20	93.77		

Tabla 9.23: Resultados de los ANOVA para la heterogeneidad (HAsfc4), la anisotropía y el volumen de relleno de la textura, en los datos transformados siguiendo Box-Cox entre los dientes inferiores y superiores para cada taxón representado por ambos dientes. La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	N		g.d.l.	HAsfc4		epLsar		Tfv	
	inf	sup		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Asteromys bolivianus</i>	27	15	1	9.64	0.003	0.01	0.925	1.80	0.187
<i>Branisamys luribayensis</i>	9	16	1	0.79	0.384	0.38	0.542	0.10	0.752
<i>Incamys bolivianus</i>	26	69	1	0.16	0.687	3.79	0.055	2.90	0.092
<i>Migraveramus beatus</i>	14	15	1	1.18	0.287	0.97	0.333	0.02	0.876
<i>Migraveramus lavocati</i>	4	1	1	1.85	0.267	1.38	0.325	1.00	0.390
<i>Sallamys pascuali</i>	52	58	1	0.43	0.513	7.07	0.009	12.85	0.001

Tabla 9.24: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios en los datos transformados siguiendo Box-Cox entre las diferentes unidades de procedencia para cada taxón. La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	N			g.d.l.	Asfc		epLsar		Tfv	
	U3	U5	U6		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Asteromys bolivianus</i>	5	2	5	2	4.14	0.053	0.79	0.482	0.21	0.817
<i>Incamys bolivianus</i>		36	8	1	0.81	0.375	0.78	0.383	0.02	0.897
<i>Migraveramus beatus</i>		21	4	1	0.48	0.497	0.02	0.887	0.37	0.550
<i>Sallamys pascuali</i>	1	79	4	2	0.33	0.719	0.10	0.909	0.20	0.823

	N			g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
	U3	U5	U6		valor F	valor p	valor F	valor p	valor F	valor p
<i>Asteromys bolivianus</i>	5	2	5	2	0.34	0.719	0.04	0.958	0.05	0.954
<i>Incamys bolivianus</i>		36	8	1	2.29	0.138	0.28	0.598	0.25	0.620
<i>Migraveramus beatus</i>		21	4	1	0.00	0.960	0.15	0.702	0.00	0.955
<i>Sallamys pascuali</i>	1	79	4	2	1.74	0.182	2.71	0.073	0.67	0.516

Tabla 9.25: Comparaciones post-hoc por pares entre taxones luego de la transformación Box-Cox. En letra regular cuando la prueba LSD de Fischer es significativa y en letra negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. Abreviaturas: H, para HAsfc, heterogeneidad de complejidad.

	<i>Asteromys bolivianus</i>	<i>Branisamys luribayensis</i>	<i>Eoviscaccia</i> sp.	<i>Incamys bolivianus</i>	<i>Incamys pretiosus</i>	<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	<i>Migraveramus beatus</i>	<i>Migraveramus lavocati</i>	<i>Protosteiromys pattersoni</i>	<i>Octodontoidea</i> indet.	<i>Sallamys pascuali</i>	<i>Sallamys</i> sp.
<i>Branisamys luribayensis</i>	Asfc											
<i>Eoviscaccia</i> sp.	Asfc, Tfv	Asfc, Tfv										
<i>Incamys bolivianus</i>		Asfc, H9, H16	Asfc, Tfv									
<i>Incamys pretiosus</i>			Asfc, Tfv									
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>			Asfc									
<i>Migraveramus beatus</i>	H4	Asfc, H4, H16	Asfc									
<i>Migraveramus lavocati</i>		Asfc		H4	H4	H4	H4					
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	Asfc, Tfv	Tfv	Asfc, Tfv	Tfv	Tfv	Tfv	Asfc, H4, Tfv	Asfc, Tfv				
<i>Octodontoidea</i> indet.			Asfc						Tfv			
<i>Sallamys pascuali</i>		Asfc, H9, H16	Asfc, Tfv					H4	Tfv			
<i>Sallamys</i> sp.		Asfc							Asfc, Tfv			
<i>Sallamys woodi</i>			Asfc					H4	Tfv			

Texturas de microdesgaste comparadas con las categorías alimentarias

Sallamys sp. fue excluido de la comparación estadística con las categorías dietarias existentes, ya que está representado por un solo espécimen. Como los datos no eran paramétricos incluso después de una transformación Box-Cox, se empleó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis en cada parámetro (Tabla 9.26), seguida de una prueba de Wilcoxon por pares, con el fin de determinar dónde se encontraban las diferencias entre las diferentes categorías de dietas y los taxones fósiles (Tabla 9.27).

Todos los taxones fósiles fueron proyectados sobre los ejes de componentes principales establecidos con los especímenes y categorías dietarias actuales en el Capítulo IV (Figs. 9.12 y 9.13).

Asteromys bolivianus no difiere de las categorías "fruta-semilla" e "insecto-semilla". Se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas que las de los consumidores de "fruta-hoja" u "hoja joven" y menos complejas que las de los consumidores de "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja". La textura del microdesgaste de *A. bolivianus* es más anisotrópica que la de los consumidores de "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja-semilla". El volumen de relleno de la textura del microdesgaste de *A. bolivianus* es mayor que el volumen de relleno de la textura de los consumidores de "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "hoja joven" (Tablas 9.20 y 9.27). No se detectaron diferencias en la heterogeneidad de complejidad. Cualitativamente, los valores de textura de microdesgaste de *A. bolivianus* proyectados en la representación gráfica del ACP ocupan un espacio que corresponde a los resultados estadísticos, con una superposición con el espacio ocupado por la categoría "fruta-semilla" y una superposición parcial con el espacio ocupado por la categoría "insecto-semilla" (Figs. 9.12 y 9.13). No se observa la diferencia detectada de volumen de relleno con la categoría "fruta-insecto" (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Branisamys luribayensis no se diferencia de las categorías "fruta-hoja" y "hoja joven". Las texturas de microdesgaste de *B. luribayensis* son menos complejas que todas las demás categorías, a excepción de los consumidores de "hoja-semilla". También son más anisotrópicas que las texturas de los consumidores de "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja-semilla". El volumen de relleno de la textura del microdesgaste de *B. luribayensis* es significativamente diferente solo cuando se compara con la categoría "pasto-hoja" que muestra valores más altos (Tablas 9.20 y

9.27). La proyección en la representación gráfica del ACP de los valores de textura de microdesgaste de *B. luribayensis* lo acerca más a la categoría "fruta-hoja" que "hoja joven" (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Eoviscaccia sp. solo está representado por dos ejemplares. Se detectaron diferencias significativas en cuanto a complejidad y anisotropía en comparación con las categorías alimentarias. *Eoviscaccia* sp. exhibe texturas de microdesgaste más complejas que las de los consumidores de "fruta-hoja", "hoja-semilla" y "hoja joven" y texturas de microdesgaste más anisotrópicas que las de los consumidores de "fruta-pasto" y "pasto-semilla" (Tablas 9.20 y 9.27). Aunque no se apoye estadísticamente, cualitativamente, las texturas de microdesgaste de *Eoviscaccia* sp. son consistentes con lo que se espera encontrar para los consumidores de "pasto-hoja" (alta complejidad y volumen de relleno textural) y "hoja" (alta complejidad, alta anisotropía, alto volumen de relleno textural; Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Incamys bolivianus no difiere de la categoría "insecto-semilla". Las texturas de microdesgaste de *I. bolivianus* son más complejas que las de los consumidores de "hoja joven". Son menos complejas y más anisotrópicas que las de "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla". También son menos complejas que las de los consumidores de "fruta-insecto" y "hoja". Son más anisotrópicas que las de los que comen "hoja-semilla" (Tablas 9.20 y 9.27). *Incamys bolivianus* exhibe texturas de microdesgaste menos heterogéneas que las de todas las categorías dietarias existentes, excepto "fruta-pasto", "insecto-semilla" y "hoja joven". El volumen de relleno textural de las texturas de microdesgaste de *I. bolivianus* es mayor que el de los consumidores de "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "hoja joven" y menor que el de los consumidores de "pasto-hoja" (Tablas 9.20 y 9.27). Cualitativamente, la elipse de confianza (95%) de los valores de textura de *I. bolivianus* en la representación gráfica del ACP es relativamente pequeña, debido a los numerosos especímenes estudiados (Fig. 9.12). Su posición es consistente con los resultados de los análisis estadísticos, aunque no se nota fuertemente la diferencia de heterogeneidad de complejidad con "fruta-semilla" (Tabla 9.20, Fig. 9.13). Esta observación es lógica considerando que el ACP solo incluyó a unas de las tres variables de heterogeneidad (ver Cap. III).

Tabla 9.26: Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis entre los taxones de Salla y las categorías alimentarias establecidas en las especies actuales. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	χ^2	Valor p
Asfc	23	273.18	<0.001
epLsar	23	187.07	<0.001
HAsfc4	23	65.90	<0.001
HAsfc9	23	83.76	<0.001
HAsfc16	23	95.14	<0.001
Tfv	23	134.82	<0.001

Tabla 9.27: Comparaciones post-hoc por pares de Wilcoxon no paramétricas entre los taxones de Salla y las categorías dietarias establecidas en las especies actuales. Una casilla vacía indica que ninguno de los parámetros del DMTA mostraba una diferencia significativa. Abreviatura: H, para HAsfc, heterogeneidad de complejidad.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
<i>Asteromys bolivianus</i>	epLsar	Tfv	Asfc Tfv		Asfc epLsar	Asfc epLsar	Asfc epLsar		Asfc	epLsar	Asfc Tfv
<i>Branisamys luribayensis</i>	Asfc epLsar	Asfc		Asfc	Asfc epLsar Tfv	Asfc epLsar	Asfc epLsar	Asfc	Asfc	epLsar	
<i>Eoviscaccia</i> sp.	epLsar		Asfc				epLsar			Asfc	Asfc
<i>Incamys bolivianus</i>	Asfc epLsar	Asfc H9 H16 Tfv	H16 Tfv	H9 H16	Asfc epLsar H9 H16 Tfv	Asfc epLsar H4 H9 H16	Asfc epLsar H9 H16		Asfc H9 H16	epLsar H16	Asfc Tfv
<i>Incamys pretiosus</i>	epLsar						epLsar				
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	epLsar						epLsar				
<i>Migraveramus beatus</i>	epLsar	H4 H9 H16 Tfv	H4 H16 Tfv	H4 H9 H16	Asfc epLsar H4 H9 H16	Asfc epLsar H4 H9 H16	Asfc epLsar H4 H9 H16		Asfc H9 H16	H4 H9 H16	Asfc Tfv

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
<i>Migraveramus lavocati</i>										Asfc	Asfc
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	Asfc Tfv				Asfc Tfv	Asfc Tfv	Asfc Tfv		Asfc Tfv	Tfv	
Octodontoidea indet.	epLsar	Tfv	Tfv		Asfc epLsar	epLsar	epLsar				Tfv
<i>Sallamys pascuali</i>	Asfc epLsar	Asfc epLsar H9 H16 Tfv	Tfv	epLsar H16	Asfc epLsar H4 H9 H16 Tfv	Asfc epLsar H4 H9 H16	Asfc epLsar H9	epLsar	Asfc epLsar H9 H16	epLsar	Asfc epLsar Tfv
<i>Sallamys woodi</i>							epLsar				

Incamys pretiosus y *L. hartenbergeri* están representados por dos ejemplares cada uno. Estadísticamente, solo se diferencian de los consumidores de "fruta-pasto" y "pasto-semilla" por tener texturas de microdesgaste más anisotrópicas (Tablas 9.20 y 9.27). Cualitativamente, los especímenes de *I. pretiosus* se acercan más a la categoría "fruta-hoja" y "hoja joven" (Fig. 9.13) mientras que los especímenes de *L. hartenbergeri* muestran una variación importante. De hecho, uno de los especímenes exhibe valores más cercanos a los de la categoría "fruta-hoja", pero podría representar un valor extremo de otra categoría como "fruta-semilla" u "hoja joven". El otro espécimen de *L. hartenbergeri* exhibe valores que se acercan a los extremos de la categoría "fruta-semilla" (Tabla 9.20, Figs. 9.12 y 9.13).

Migraveramus beatus no se diferencia de la categoría "insecto-semilla". Las texturas de microdesgaste de *M. beatus* son más complejas y se caracterizan por un mayor volumen de relleno textural que las de los consumidores de "hoja joven". Son menos complejas y más anisotrópicas que las de los consumidores de "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla", menos complejas que las de los consumidores de "hoja" y más anisotrópicas que las de los consumidores de "pasto-fruta". *Migraveramus beatus* presenta texturas de microdesgaste menos heterogéneas que todas las categorías

alimentarias existentes, excepto "fruta-pasto", "insecto-semilla" y "hoja joven". Las texturas de microdesgaste de *M. beatus* se caracterizan por un mayor volumen de relleno textural que las de los consumidores de "fruta-insecto" y "fruta-hoja", además de las de los consumidores de "hoja joven" mencionadas anteriormente (Tablas 9.20 y 9.27). Aunque se detectaron diferencias de heterogeneidad de complejidad con las categorías "hoja-semilla" y "fruta-semilla", la proyección de los valores de textura de microdesgaste de *M. beatus* en la representación gráfica del ACP se superpone de forma importante a las proyecciones de las categorías "hoja-semilla" y "fruta-semilla" además de la categoría "insecto-semilla" (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Migraveramus lavocati está representado por cinco ejemplares. Estadísticamente, solo se diferencia de los consumidores de "hoja-semilla" y de "hoja joven" por tener texturas de microdesgaste más complejas (Tablas 9.20 y 9.27). Cuando se proyectan los valores de textura de microdesgaste en la representación gráfica del ACP, se observa que *M. lavocati* presenta una alta variabilidad (Fig. 9.12). La elipse de confianza (95%) de *M. lavocati* se superpone a varias categorías pero no a las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "pasto-hoja" (Fig. 9.13). El centroide de los valores de *M. lavocati* está entre las categorías "fruta-semilla", "fruta-insecto" y "insecto-semilla" por un lado, y entre las categorías "pasto-semilla", "pasto-raíz" y "hoja", por el otro (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Protosteiromys pattersoni está representado por tres ejemplares. Se detectan diferencias significativas en cuanto a la complejidad y el volumen del relleno de la textura en comparación con las categorías alimentarias. Las texturas de microdesgaste de *P. pattersoni* son menos complejas y se caracterizan por un menor volumen de relleno textural que las de los consumidores de "fruta-pasto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja". El volumen de relleno textural de la textura de microdesgaste de *P. pattersoni* es inferior al de los consumidores de "hoja-semilla" (Tablas 9.20 y 9.27). Aunque no se apoye estadísticamente y cualitativamente (Tabla 9.20, Fig. 9.13), las texturas de microdesgaste de *P. pattersoni* son consistentes con lo que se espera encontrar para los consumidores de "hoja joven" y "fruta-hoja" (baja complejidad y bajo volumen de relleno textural; Tabla 9.20).

Las texturas de microdesgaste del Octodontoidea indet. se diferencian de las de los consumidores de "pasto-hoja" por ser menos complejas y más anisotrópicas. Son más anisotrópicas que los de los consumidores de "fruta-pasto", "pasto-raíz" y "pasto-semilla", y se caracterizan por un mayor volumen de relleno textural que los de los

consumidores de "fruta-insecto", de "fruta-hoja" y "hoja joven" (Tablas 9.20 y 9.27). Las texturas de microdesgaste del *Octodontoidea* indet. de Salla no difieren de las texturas de microdesgaste de las categorías "fruta-semilla", "insecto-semilla", "hoja" y "hoja-semilla" (Tablas 9.20 y 9.27). Cualitativamente, los valores de textura de los microdesgaste de *Octodontoidea* indet. proyectados en la representación gráfica del ACP corresponden a los resultados estadísticos, excepto por una superposición parcial con la categoría "fruta-insecto" y, al contrario, ninguna superposición con la categoría "hoja" (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

Sallamys pascuali muestra diferencias con todas las categorías alimentarias. Las texturas de microdesgaste de *S. pascuali* son más anisotrópicas que las de cualquier categoría alimentaria, excepto en el caso de los consumidores de "fruta-hoja", de los que se diferencian por tener un mayor volumen de relleno textural. Se diferencian de los consumidores de "hoja joven" por ser más complejos y tener un mayor volumen de relleno textural (Tablas 9.20 y 9.27). En asociación con una mayor anisotropía, *S. pascuali* difiere de los consumidores de "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" por tener texturas de microdesgaste menos complejas. Las texturas de microdesgaste de *S. pascuali* son menos heterogéneas que las de los consumidores de "fruta-insecto", "fruta-semilla", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja" (Tablas 9.20 y 9.27). Tienen un mayor volumen de relleno de textura que los de los consumidores de "fruta-insecto" y "fruta-hoja", y un menor volumen de relleno de textura que los de los consumidores de "pasto-hoja". Aunque *S. pascuali* presenta diferencias con todas las categorías alimentarias, comparte más similitudes con las categorías alimentarias "fruta-hoja" e "insecto-semilla", ya que la diferencia en la anisotropía de la textura de los microdesgastes entre los consumidores de *S. pascuali* y los de "hoja-semilla" es más pronunciada que entre *S. pascuali* y los consumidores de "insecto-semilla" (Fig. 9.13). La proyección de los valores de *S. pascuali* en la representación gráfica del ACP forma una elipse relativamente pequeña (Fig. 9.12). Como en el caso de *I. bolivianus*, esta elipse reducida es la consecuencia de los numerosos especímenes estudiados de este taxón. La posición de la elipse corresponde a los resultados estadísticos excepto por la superposición con la categoría "fruta-semilla" (Tabla 9.20, Fig. 9.13). La diferencia entre *S. pascuali* y la categoría "fruta-semilla" es detectada en la heterogeneidad de complejidad. Así, la superposición observada es la consecuencia de que el ACP fue calculado solamente con unas de las tres variables de heterogeneidad de complejidad (cf. Cap. III).

Sallamys woodi solo está representado por dos ejemplares. En comparación con las categorías alimentarias existentes, solo se diferencia de los consumidores de "pasto-semilla" por tener texturas de microdesgaste más anisotrópicas (Tablas 9.20 y 9.27). Cualitativamente, la proyección de los valores de textura de microdesgaste de *S. woodi* se acerca a los valores de las categorías "fruta-hoja" y "fruta-semilla" (Fig. 9.13). El espécimen de *Sallamys* sp. se acerca a los valores de la categoría "hoja" (Tabla 9.20, Fig. 9.13).

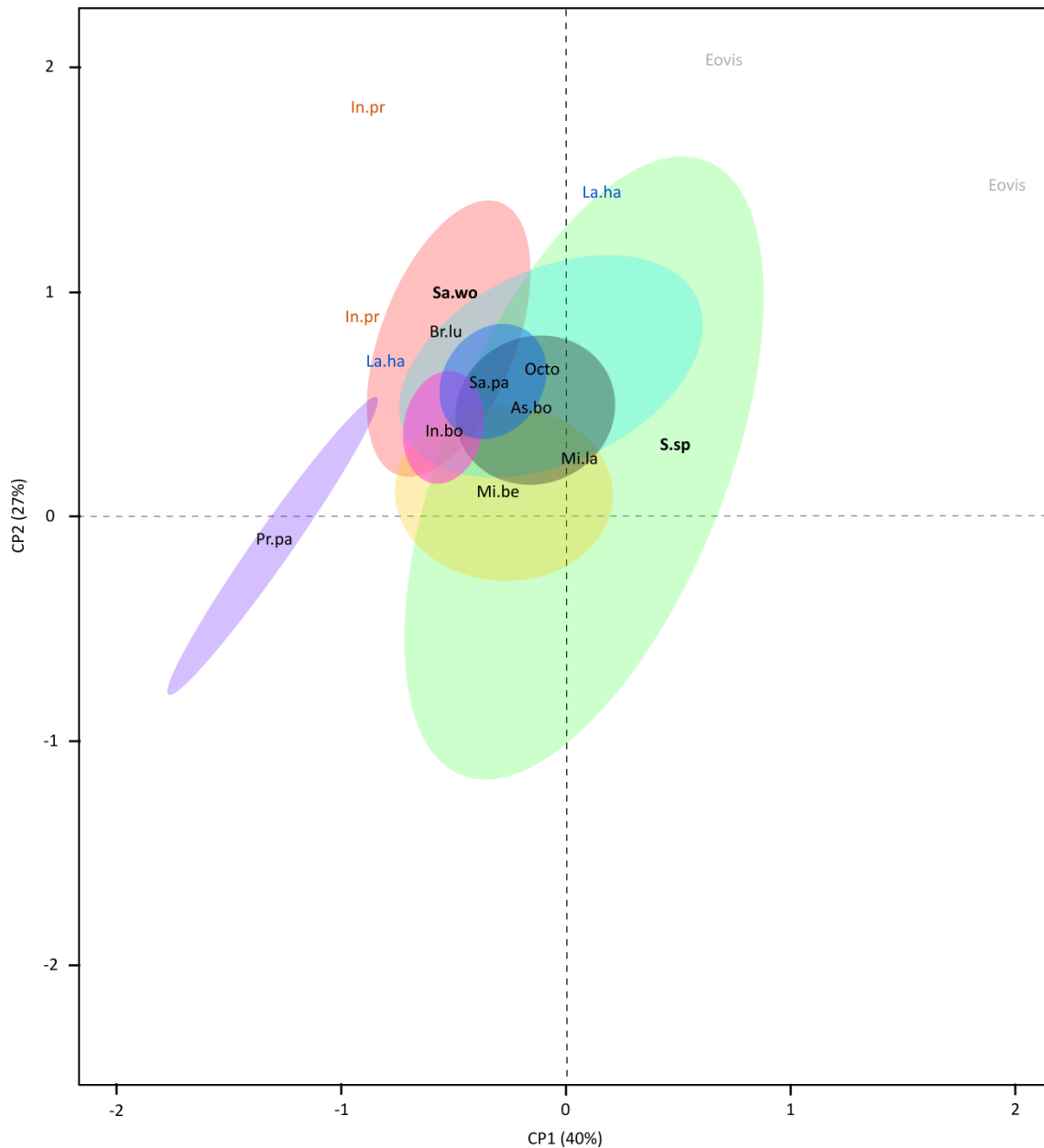


Figura 9.12: Proyección de los taxones fósiles de Salla en los dos primeros componentes del ACP establecidos en el Capítulo IV. Las letras solas representan los taxones (cuando están representados por menos de tres especímenes) como sigue: Eovis, *Eoviscaccia* sp. (gris, dos especímenes); In.pr, *Incamys pretiosus* (naranja, dos especímenes); La.ha, *Lapazomys hartenbergeri* (azul, dos especímenes); Sa.wo, *Sallamys woodi* (negrita, un espécimen); S.sp, *Sallamys* sp. (negrita, un espécimen). Las elipses de confianza (95%) representan las dispersiones de los taxones (cuando están representados por más de tres especímenes) y son asociados a letras: As.bo, *Asteromys bolivianus* (elipse gris); Br.lu, *Branisamys luribayensis* (elipse roja); In.bo, *Incamys bolivianus* (elipse rosa); Mi.be, *Migraveramus beatus* (elipse amarilla); Mi.la, *Migraveramus lavocati* (elipse verde); Octo, Octodontoidea indet. (elipse azul claro); Pr.pa, *Protosteioromys pattersoni* (elipse violeta); Sa.pa, *Sallamys pascuali* (elipse azul oscuro).

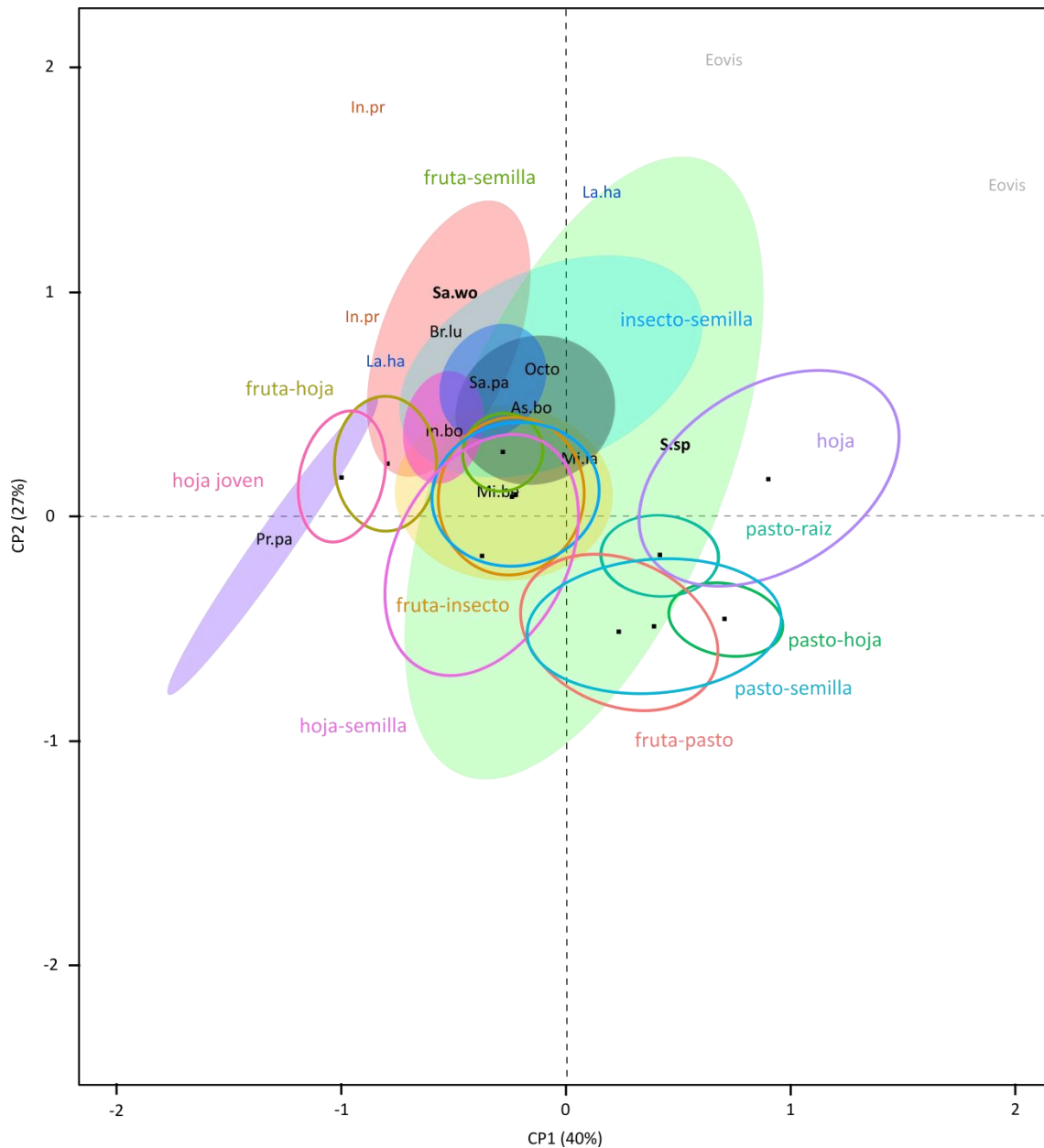


Figura 9.13: Proyección de los taxones fósiles de Salla (siguiendo la leyenda de la Figura 9.12) sobre la dispersión de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por las elipses de confianza (95%). Cada punto negro representa el centroide de una categoría dietaria.

9.4. Patagonia argentina - Formación Sarmiento [Oligoceno tardío]

Masas corporales

Un total de diez m1, nueve m2, 11 M1 y seis M2 fueron utilizados para estimar la masa corporal de los taxones de las localidades del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de la Patagonia argentina (Cabeza Blanca y La Flecha; ver Capítulo II; Apéndice 2.3). La masa corporal estimada a través de las ecuaciones alométricas de Legendre (1986) y Croft (2001) se resume en la Tabla 9.28. Entre las cinco fórmulas, la ecuación basada en la longitud del m1 (Croft 2001) permitió obtener estimaciones para todos los taxones, excepto para *Eoviscaccia australis* (Tabla 9.28). Se observan diferencias importantes en las estimaciones de masas aplicando diferentes ecuaciones (Tabla 9.28), en particular para las de *Cephalomys arcidens* (en los molares superiores) y *Asteromys punctus* (entre el m1 y m2). A continuación se describen principalmente los resultados obtenidos con la ecuación de Croft (2001) en el m1, ya que esta ecuación permite comparar todos los taxones directamente entre sí, excepto *E. australis* que solo pudo ser estimado a partir de su M1 con la ecuación de Croft (2001), basada en la longitud del M1.

Las masas corporales se estimaron para siete taxones (Tabla 9.28). Considerando las estimaciones basadas en la longitud del m1 (Croft 2001), debido a que se pudieron realizar para la mayoría de los taxones lo que facilitó la comparación entre ellos, la especie más pequeña es *A. punctus*, con una masa corporal estimada de 287 g. Sin embargo, aplicando la ecuación de Croft (2001) basada en la longitud del m2, la masa estimada para *C. arcidens* es de 510 g, ligeramente inferior a la de *A. punctus*, 530 g. La especie más grande es *Protosteioromys medianus*, con una masa estimada de 4110 g, basada en el m1 y 4495 g, basada en el m2 (Tabla 9.28).

No se aplicaron análisis estadísticos para comparar las masas corporales estimadas entre los taxones debido a que solo *C. arcidens* está representada por más de tres especímenes. Sin embargo, se observan distintas masas corporales entre los taxones. Así, ambas especies de *Cephalomys* y *E. australis* presentan masas corporales estimadas de alrededor de 350 a 550 g, mientras que las masas corporales de *Deseadomys arambourgi* y *Scotamys antiquus* se estiman superiores a 500 g, incluso con valores más altos, de alrededor de 700 a 800 g (Tabla 9.28; Fig. 9.14). Con variaciones de rangos, esta observación se confirma generalmente en las masas estimadas con las diferentes ecuaciones.

Tabla 9.28: Estadísticos descriptivos de las estimaciones de masa corporal (en gramos) para cada taxón de la muestra de La Flecha y Cabeza Blanca en la Patagonia argentina siguiendo las ecuaciones de Legendre (1986) y Croft (2000, 2001), como fue detallado en el capítulo III. Abreviaturas: m1, primer molar inferior; m2, segundo molar inferior; M1, primer molar superior; M2 segundo molar superior; N, número de individuos por muestra; m, masa estimada promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	Legendre m1			Croft m1			Croft m2		
	N	m	ds	N	m	ds	N	m	ds
<i>Asteromys punctus</i>	1	91.23		1	287.07		1	530.18	
" <i>Cephalomys plexus</i> "	3	269.05	87.58	3	503.03	107.19	2	564.29	217.31
<i>Cephalomys arcidens</i>				1	430.81		1	509.97	
<i>Deseadomys arambourgi</i>	2	296.27	119.86	2	809.03	210.38	2	900.26	34.31
<i>Scotamys antiquus</i>	2	488.03	5.59	2	720.62	75.03			
<i>Protosteiromys medianus</i>				1	4110.00		2	4495.41	315.98

Taxones	Croft M1			Croft M2		
	N	m	ds	N	m	ds
" <i>Cephalomys plexus</i> "	3	431.47	47.92	1	637.75	
<i>Cephalomys arcidens</i>	4	763.22	359.67	4	769.91	339.39
<i>Eoviscaccia australis</i>	1	352.32				
<i>Scotamys antiquus</i>	3	611.61	109.58			
<i>Protosteiromys medianus</i>				1	2213.13	

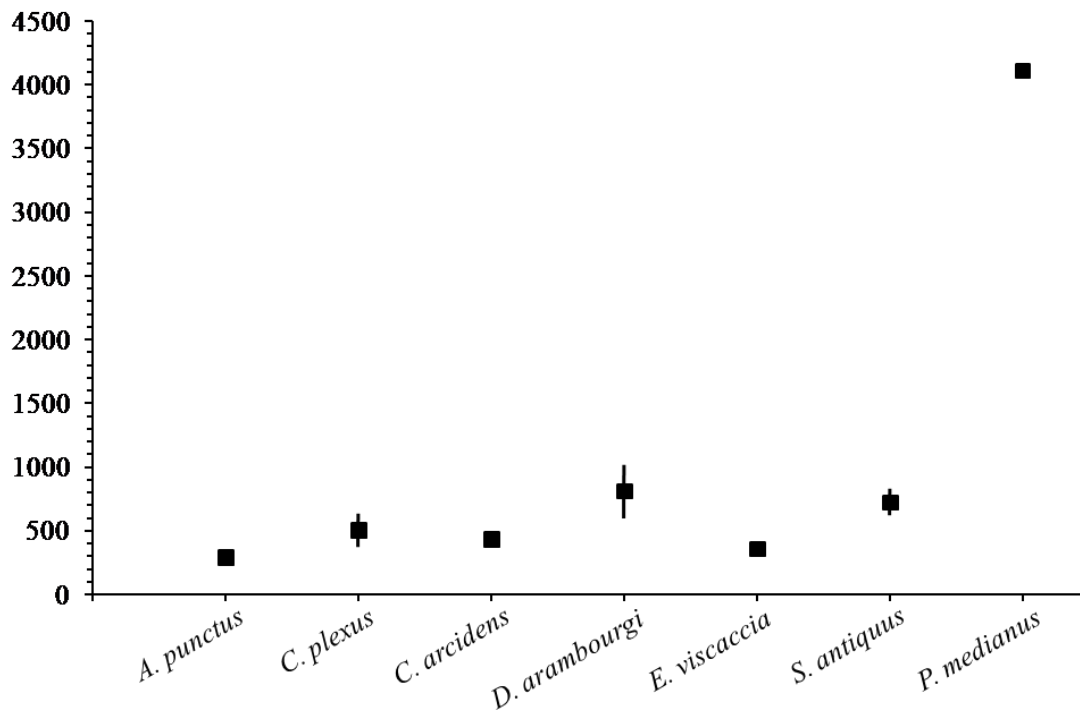


Figura 9.14: Representación gráfica del promedio y desvío estándar de la masa corporal estimada (en gramos) aplicando la ecuación de Croft (2001) en el m1 (ver Tabla 9.28) para los taxones de Cabeza Blanca y La Flecha. La masa corporal estimada de *E. viscaccia* fue calculada aplicando la ecuación de Croft (2001) en el M1.

A pesar de las diferencias entre las diferentes estimaciones, es evidente que los taxones del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de Cabeza Blanca y La Flecha tienen masas corporales más altas que las de los taxones más antiguos de la Amazonía peruana (Contamana y Shapaja). Las masas corporales estimadas para los taxones de Cabeza Blanca y La Flecha (287 g a 4.1 kg, con la ecuación de Croft (2001) basada en el m1; Tabla 9.28) están dentro de los rangos de las masas estimadas para los taxones de Salla (95 g a 5.1 kg, estimadas con la ecuación de Croft (2001) basada en el m1; Tabla 9.17). De hecho, al contrario de las localidades mencionadas arriba en este capítulo IX (Formación Pozo en Contamana, Tabla 9.1; Formación Chambira en Contamana, Tabla 9.6; Formación Pozo en Shapaja, Tabla 9.10; Afloramientos de Salla, Tabla 9.17), no se encuentran taxones de masa corporal estimada inferior o alrededor de 100g dentro de los taxones estudiados de Cabeza Blanca y La Flecha (Tabla 9.28, Fig. 9.14). Es posible que esto se deba a un sesgo tafonómico o de la toma de datos en colección.

Texturas de los microdesgaste dentarios

Se estudiaron un total de 68 dientes de caviomorfos fósiles (Apéndice 9.5), que representan siete taxones provenientes de dos localidades patagónicas: Cabeza Blanca y La Flecha (Tabla 9.29). *Eoviscaccia australis* está representado por un único espécimen y fue excluido de las pruebas estadísticas. El promedio y el desvío estándar del promedio se calcularon para la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar), el volumen de relleno textural fino (Tfv; volumen de relleno textural a 0,2 µm) y la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) en los taxones (Tabla 9.29).

Texturas de microdesgaste entre y dentro de las especies

Como *Cephalomys arcidens* está representada por especímenes de Cabeza Blanca y La Flecha, se compararon los especímenes de cada una de estas localidades para determinar si esta especie puede ser considerada como una sola población estadística o si debe ser considerada como dos poblaciones distintas. Las pruebas de Wilcoxon - Whitney - Mann sobre cada parámetro de la textura de microdesgaste no detectaron diferencia entre los especímenes de *C. arcidens* de Cabeza Blanca y los de La Flecha (Tabla 9.30).

Los ANOVAs en los taxones fósiles de la Patagonia argentina detectaron diferencias significativas de complejidad (Asfc) y de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies (Tabla 9.31). Las comparaciones post-hoc por pares detectaron diferencias entre varios taxones, pero no entre todos (Tabla 9.32).

- *Asteromys punctus* se caracteriza por texturas de microdesgaste de baja complejidad asociada a bajos valores de volumen de relleno de la textura que la diferencian de los especímenes de *C. arcidens* de Cabeza Blanca y La Flecha, y de la especie *Scotamys antiquus* (Tablas 9.29 y 9.32).
- *Deseadomys arambourgi* también se caracteriza por texturas poco complejas, asociadas a bajos valores de volumen de relleno de la textura que la diferencian de *C. arcidens* de Cabeza Blanca y La Flecha, como de *S. antiquus*, de la cual difiere significativamente por su complejidad (Tablas 9.29 y 9.32).
- Además, los especímenes de *C. arcidens* de Cabeza Blanca presentan valores de volumen de relleno de la textura marginalmente más altos que los de "*Cephalomys plexus*" y *Protosteirromys medianus* (Tablas 9.29 y 9.32). No se detectaron

Tabla 9.29: Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario para cada taxón de la muestra de las localidades deseadenses de la Formación Sarmiento (Patagonia Argentina). Abreviaturas: n, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.

Taxones	N	Asfc		epLsar		HAsfc4	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Asteromys punctus</i>	2	0.68	0.33	3.36	0.26	0.26	0.14
<i>Cephalomys arcidens</i>	27	1.38	0.81	2.78	1.13	0.23	0.10
Cabeza Blanca	15	1.36	0.77	3.10	1.32	0.21	0.11
La Flecha	12	1.40	0.87	2.38	0.90	0.27	0.09
" <i>Cephalomys plexus</i> "	12	1.28	0.69	2.57	1.62	0.24	0.13
<i>Eoviscaccia australis</i>	1	0.80	-	5.80	-	0.14	-
<i>Deseadomys arambourgi</i>	5	0.79	0.43	2.66	1.34	0.21	0.04
<i>Protosteioromys medianus</i>	5	1.01	0.33	1.77	1.21	0.25	0.17
<i>Scotomys antiquus</i>	16	1.72	0.90	2.42	1.23	0.29	0.16

Taxones	N	HAsfc9		HAsfc16		Tfv	
		m	ds	m	ds	m	ds
<i>Asteromys punctus</i>	2	0.30	0.14	0.34	0.08	149.42	146.74
<i>Cephalomys arcidens</i>	27	0.26	0.09	0.32	0.10	983.20	581.93
Cabeza Blanca	15	0.26	0.10	0.32	0.11	1064.73	597.51
La Flecha	12	0.26	0.08	0.32	0.09	881.28	562.46
" <i>Cephalomys plexus</i> "	12	0.31	0.13	0.34	0.12	536.79	271.06
<i>Eoviscaccia australis</i>	1	0.22	-	0.35	-	792.74	-
<i>Deseadomys arambourgi</i>	5	0.27	0.05	0.30	0.05	395.95	408.64
<i>Protosteioromys medianus</i>	5	0.30	0.14	0.30	0.13	602.65	569.43
<i>Scotomys antiquus</i>	16	0.35	0.16	0.37	0.13	1019.20	613.36

Tabla 9.30: Resultados de la prueba de Wilcoxon - Whitney - Mann para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios entre las poblaciones de *Cephalomys arcidens* de Cabeza Blanca y La Flecha. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Valor U	Valor p
Asfc	1	97.00	0.751
epLsar	1	119.00	0.164
HAsfc4	1	60.00	0.150
HAsfc9	1	85.00	0.826
HAsfc16	1	82.00	0.714
Tfv	1	105.00	0.479

Tabla 9.31: Resultados de los ANOVA para cada parámetro de la textura de los microdesgastes dentarios en los datos de la transformación de Box-Cox entre los taxones de las localidades patagónicas. La letra en negrita indica cuando la diferencia es significativa (valor de $p < 0.05$). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

	g.d.l.	Suma cuadrados	Promedios cuadrados	Valor F	Valor p
Asfc					
Taxón	5	3.31	0.66	2.59	0.035
Residuos	61	15.62	0.26		
epLsar					
Taxón	5	3.36	0.67	0.93	0.469
Residuos	61	44.14	0.72		
HAsfc4					
Taxón	5	0.09	0.02	0.54	0.746
Residuos	61	2.07	0.03		
HAsfc9					
Taxón	5	0.36	0.07	0.99	0.434
Residuos	61	4.51	0.07		
HAsfc16					
Taxón	5	0.26	0.05	0.65	0.660
Residuos	61	4.83	0.08		
Tfv					
Taxón	5	2313.00	462.59	3.66	0.006
Residuos	61	7719.30	126.55		

Tabla 9.32: Comparaciones post-hoc por pares entre taxones patagónicos después de la transformación Box-Cox. En letra regular cuando la prueba LSD de Fischer es significativa y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas.

	<i>Asteromys punctatus</i>	<i>Cephalomys arcidens</i> Cabeza Blanca	<i>Cephalomys arcidens</i> La Flecha	" <i>Cephalomys plexus</i> "	<i>Deseadomys arambourgi</i>	<i>Protosteiromys medianus</i>
<i>Cephalomys arcidens</i> Cabeza Blanca	Asfc, Tfv					
<i>Cephalomys arcidens</i> La Flecha	Asfc, Tfv					
" <i>Cephalomys plexus</i> "		Tfv				
<i>Deseadomys arambourgi</i>		Asfc, Tfv	Asfc, Tfv			
<i>Protosteiromys medianus</i>		Tfv				
<i>Scotomys antiquus</i>	Asfc, Tfv				Asfc, Tfv	

Tabla 9.33: Resultados de las pruebas Wilcoxon - Whitney - Mann para cada parámetro de la textura de los microdesgastes entre los dientes inferiores y superiores para cada taxón representado por ambos dientes en números suficientes. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

Taxones	N		g.d.l.	Asfc		epLsar		Tfv	
	inf.	sup.		Valor U	Valor p	Valor U	Valor p	Valor U	Valor p
<i>Cephalomys arcidens</i> Cabeza Blanca	10	5	1	25.00	1.000	24.00	0.951	10.00	0.076
<i>Cephalomys arcidens</i> La Flecha	6	6	1	17.00	0.936	24.00	0.378	9.00	0.173
" <i>Cephalomys plexus</i> "	5	7	1	27.00	0.144	13.00	0.516	12.00	0.417
<i>Scotomys antiquus</i>	5	11	1	32.00	0.650	38.00	0.257	28.00	1.000

Taxones	N		g.d.l.	HAsfc4		HAsfc9		HAsfc16	
	inf.	sup.		Valor U	Valor p	Valor U	Valor p	Valor U	Valor p
<i>Cephalomys arcidens</i> Cabeza Blanca	10	5	1	16.00	0.298	11.00	0.098	10.00	0.075
<i>Cephalomys arcidens</i> La Flecha	6	6	1	18.00	1.000	23.00	0.471	20.00	0.810
" <i>Cephalomys plexus</i> "	5	7	1	29.00	0.074	23.00	0.417	28.00	0.104
<i>Scotomys antiquus</i>	5	11	1	16.00	0.213	31.00	0.734	35.00	0.427

diferencias entre estos mismos taxones y los especímenes de *C. arcidens* de La Flecha.

Dentro la muestra, *C. arcidens* de Cabeza Blanca y de La Flecha, "*C. plexus*" y *S. antiquus*, están representados por un número suficiente de dientes superiores e inferiores como para realizar las comparaciones estadísticas intraespecíficas. Las pruebas de Wilcoxon - Whitney - Mann sobre cada parámetro no detectaron ninguna diferencia entre las texturas de microdesgaste de los dientes superiores respecto a las texturas de los dientes inferiores en los taxones estudiados (Tabla 9.33).

Texturas de microdesgaste comparadas con las categorías alimentarias

La especie fósil *Eoviscaccia australis* fue excluida de la comparación estadística con las categorías dietarias existentes, ya que se conoce por un solo espécimen. Como los datos no eran paramétricas, incluso después de una transformación Box-Cox, se empleó una prueba de Wilcoxon por pares, con el fin de determinar dónde se encontraban las diferencias entre las diferentes categorías de dietas y los taxones fósiles (Tabla 9.34).

Todos los taxones fósiles fueron proyectados sobre los ejes de componentes principales establecidos con los especímenes y categorías dietarias actuales en el Capítulo IV (Figs. 9.15 y 9.16).

Asteromys punctus no presenta diferencias significativas con las categorías dietarias (Tabla 9.34). Se caracteriza por valores de textura de microdesgaste que, una

vez proyectados en la representación gráfica del ACP, pueden corresponder a las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

Cephalomys arcidens está representada por dos poblaciones: la de la localidad de La Flecha y la de la localidad de Cabeza Blanca. Ambas poblaciones se diferencian de todas las categorías dietarias (Tabla 9.34). Las texturas de microdesgaste de ambas poblaciones de *C. arcidens* presentan diferencias de complejidad y heterogeneidad de complejidad (HASfc 4, HASfc9 y HASfc16) respecto a las categorías dietarias. La población de La Flecha se diferencia también de las categorías dietarias por la anisotropía, mientras que *C. arcidens* de Cabeza Blanca se diferencia por el volumen de relleno de la textura (Tabla 9.34). En ambas poblaciones, las texturas de microdesgaste se caracterizan por ser menos complejas que las texturas de microdesgaste de los consumidores de las categorías "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "hoja", y más complejas que las texturas de microdesgaste de la categoría "hoja joven" (Tablas 9.29 y 9.34). La heterogeneidad de complejidad de ambas poblaciones de *C. arcidens* difiere de la de todas las categorías dietarias, excepto de la de "hoja joven". Los especímenes de La Flecha se caracterizan por valores de heterogeneidad de complejidad más bajos que los de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja", "fruta-semilla", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla", "hoja" y "hoja-semilla" (HASfc9 y HASfc16), así como los de "fruta-pasto" e "insecto-semilla" (HASfc16; Tablas 9.29 y 9.34). La heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) de *C. arcidens* de Cabeza Blanca difiere de estas mismas categorías también por sus valores más bajos, así como de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja", "fruta-semilla", "pasto-hoja", "pasto-raíz" y "pasto-semilla" por tener una heterogeneidad de complejidad calculada en cuatro sub-superficies más baja (Tablas 9.29 y 9.34). Las texturas de microdesgaste de los especímenes de La Flecha son menos anisotrópicas que las de las categorías "fruta-insecto" y "fruta-semilla" (Tablas 9.29 y 9.34). Los valores de volumen de relleno de la textura de *C. arcidens* de Cabeza Blanca son más altos que los de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "hoja joven" (Tablas 9.29 y 9.34). La proyección de los valores de ambas poblaciones de *C. arcidens* en la representación gráfica del ACP muestra claramente que ambas poblaciones se ubican muy próximas entre sí (Fig. 9.15). De hecho, aunque se detectan diferencias con cada una de las 11 categorías dietarias, tanto *C. arcidens* de La Flecha como *C. arcidens* de Cabeza Blanca entran en la elipse de confianza de la categoría "hoja-semilla" (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

"*Cephalomys plexus*" no difiere de las categorías "fruta-pasto", "fruta-insecto", "fruta-hoja", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 9.34). Las texturas de microdesgaste de "*C. plexus*" presentan diferencias de complejidad, heterogeneidad de complejidad y anisotropía con las categorías dietarias. Estas texturas de microdesgaste se caracterizan por ser menos complejas que las texturas de microdesgaste de los consumidores de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja", y más complejas que las texturas de microdesgaste de la categoría "hoja joven". A su vez, las texturas de microdesgaste de "*C. plexus*" son menos anisotrópicas que las de la categoría "fruta-semilla" y presentan una heterogeneidad de complejidad (HASfc4, HASfc9 y HASfc16) más baja que la de la categoría "pasto-raíz" (Tablas 9.29 y 9.34). Cualitativamente, "*C. plexus*" se aleja un poco de valores medios, pero su proyección en la representación gráfica del ACP acerca esta especie a los de las categorías "hoja-semilla" y "fruta-hoja" (Tabla 9.29, Figs. 9.15 y 9.16).

Eoviscaccia australis, representada por un solo espécimen, se caracteriza por valores de textura de microdesgaste que, una vez proyectadas en la representación gráfica del ACP, pueden corresponder a las categorías "hoja joven", "fruta-hoja" y "fruta-semilla" (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

Deseadomys arambourgi no difiere de las categorías "fruta-hoja", "fruta-semilla", "hoja-semilla", "hoja joven" e "insecto-semilla" (Tabla 9.34). Las texturas de microdesgaste de *D. arambourgi* se caracterizan por ser menos complejas que las texturas de microdesgaste de los consumidores de las categorías "fruta-pasto", "fruta-insecto", "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja", y por tener una heterogeneidad de la complejidad (HASfc16) más baja que las de las categorías "pasto-hoja" y "pasto-raíz" (Tablas 9.29 y 9.34). Cualitativamente, la proyección en la representación gráfica del ACP de *D. arambourgi* es consistente con los resultados de los análisis estadísticos, aunque los valores de esta especie se acercan más a los de las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "hoja-semilla" y "fruta-semilla" que los de la categoría "insecto-semilla" (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

Protosteiromys medianus no difiere de las categorías "fruta-pasto", "insecto-semilla", "hoja-semilla" y "hoja joven". Las texturas de microdesgaste presentan diferencias de complejidad y anisotropía con las otras categorías. Se caracterizan por ser menos complejas que las texturas de microdesgaste de los consumidores de las categorías "pasto-hoja", "pasto-raíz", "pasto-semilla" y "hoja", y menos anisotrópicas que las de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja" y "fruta-semilla" (Tablas 9.29 y

9.34). Cualitativamente, la posición de *P. medianus* en la representación gráfica del ACP corresponde a los resultados de los análisis estadísticos. Dentro las categorías con las cuales no se detectan diferencias, *P. medianus* está más cerca de la categoría "hoja-semilla" (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

Scotamys antiquus no difiere de las categorías "pasto-semilla", "hoja" y "fruta-pasto". Las texturas de microdesgaste de *S. antiquus* son más complejas que las de los consumidores de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" y menos complejas que las de los de la categoría "pasto-hoja" (Tablas 9.29 y 9.34). Las texturas de microdesgaste se caracterizan por ser menos anisotrópicas que las de las categorías "fruta-insecto", "fruta-hoja", "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja joven", tener valores de volumen de relleno de la textura más altos que los de la categorías "hoja joven", "fruta-insecto" y "fruta-hoja", y presentar una heterogeneidad de complejidad (HAsfc9 y HAsfc16) más baja que la que se observa en la categoría "pasto-raíz" (Tablas 9.29 y 9.34). Cualitativamente, observando la proyección de *S. antiquus* en la representación gráfica del ACP establecida en los actuales, se observa que los valores de esta especie están más cercanos a los de las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla" que a los de la categoría "hoja", aunque no se detectaron diferencias significativas (Tabla 9.29, Fig. 9.16).

Tabla 9.34: Comparaciones post-hoc por pares de Wilcoxon no paramétricas entre los taxones de las localidades patagónicas y las categorías alimentarias establecidas en las especies actuales. Una casilla vacía indica que ninguno de los parámetros del DMTA mostró diferencias significativas. Abreviaturas: H, para HAsfc, heterogeneidad de complejidad.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla	hoja joven
<i>Asteromys punctus</i>											
<i>Cephalomys arcidens</i> La Flecha	H16	epLsar, H9, H16	H9, H16	epLsar, H9, H16	Asfc, H9, H16	H9, H16	Asfc, H9, H16	H16	Asfc, H9, H16	H9, H16	Asfc
<i>Cephalomys arcidens</i> Cabeza Blanca	H9, H16	H4, H9, H16, Tfv	H4, H9, H16, Tfv	H4, H9, H16	Asfc, H4, H9, H16	H4, H9, H16	Asfc, H4, H9, H16	H9, H16	Asfc, H9, H16	H9, H16	Asfc, Tfv
" <i>Cephalomys plexus</i> "				epLsar	Asfc, Tfv	Asfc, H4, H9, H16	Asfc, Tfv		Asfc		Asfc
<i>Deseadomys arambourgi</i>	Asfc	Asfc			Asfc, H16, Tfv	Asfc, H16	Asfc		Asfc		
<i>Protosteiromys medianus</i>		epLsar	epLsar	epLsar	Asfc	Asfc	Asfc		Asfc		
<i>Scotamys antiquus</i>		epLsar, Tfv	Asfc, epLsar, Tfv	epLsar	Asfc	H9, H16		epLsar			Asfc, epLsar, Tfv

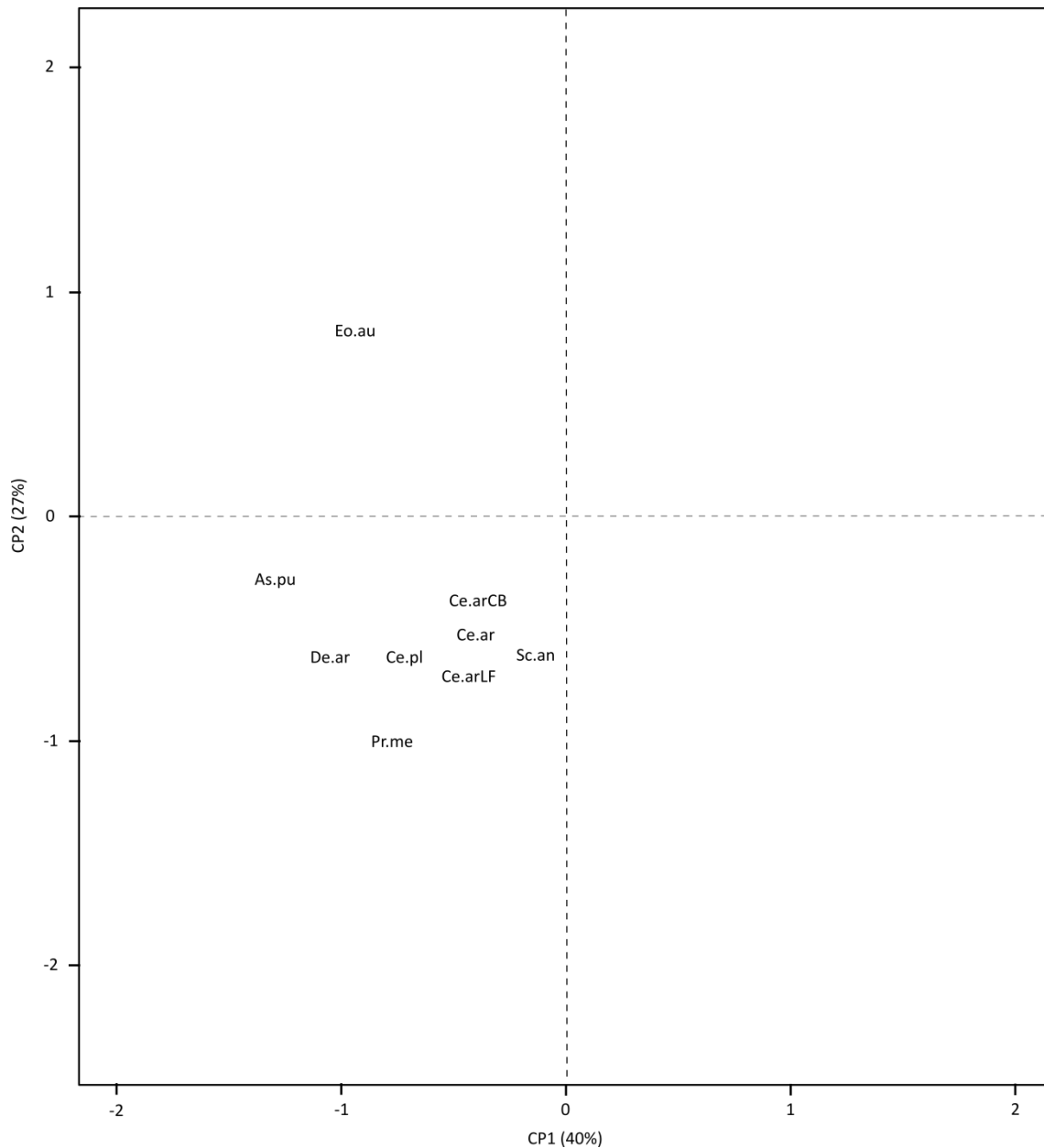


Figura 9.15: Proyección de los taxones fósiles de los sitios de Cabeza Blanca y La Flecha en la Patagonia en los dos primeros componentes del ACP establecidos en el Capítulo IV. Las letras representan los centroides de cada taxón como sigue: As.pu, *Asteromys punctus*; Ce.ar, *Cephalomys arcidens* (CB, Cabeza Blanca; LF, La Flecha); Ce.pl, "*Cephalomys plexus*"; De.ar, *Deseadomys arambourgi*; Eo.au, *Eoviscaccia australis*; Pr.me, *Protosteioromys medianus*; Sc.an, *Scotamys antiquus*.

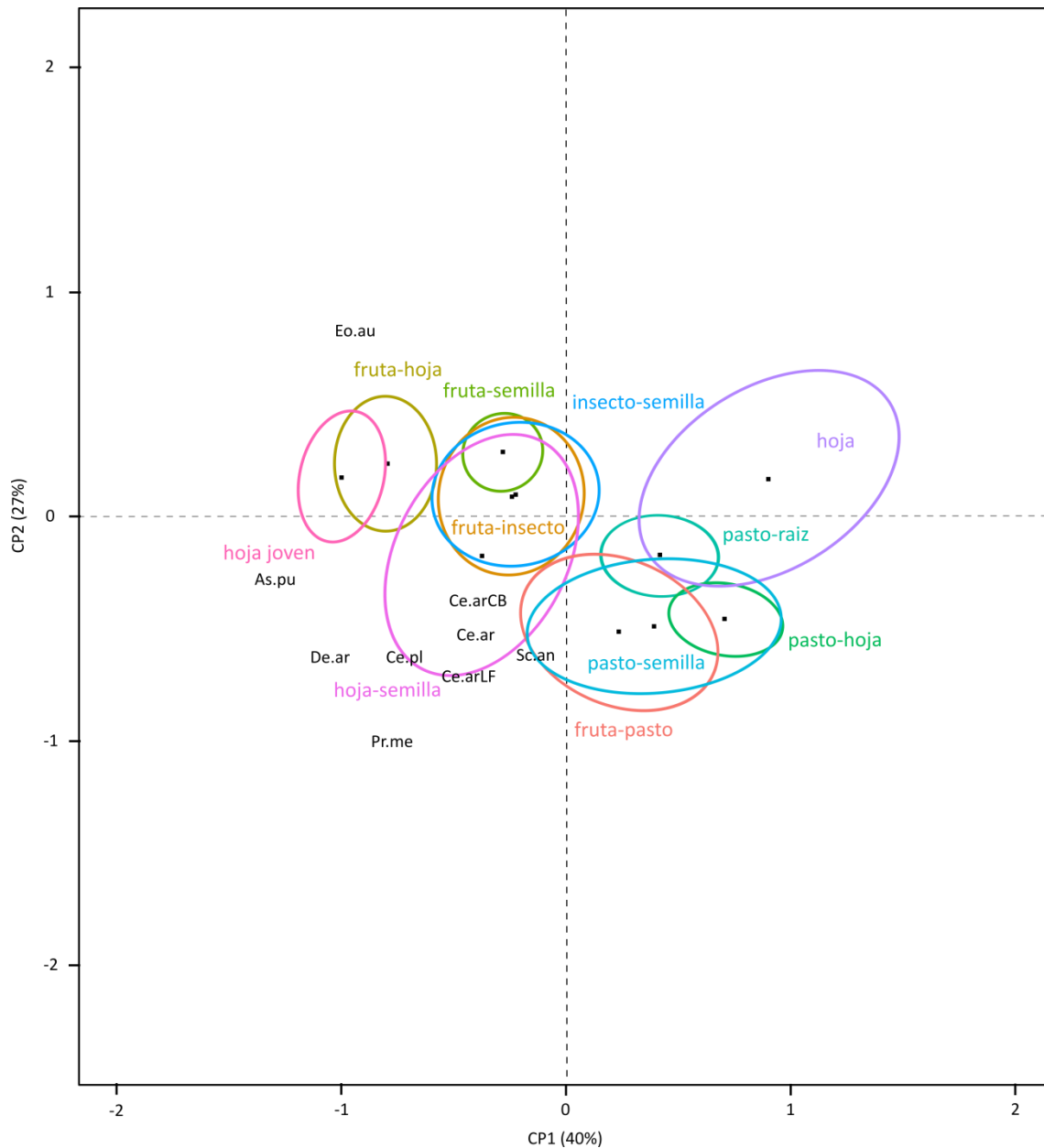


Figura 9.16: Proyección de los taxones fósiles de los sitios de Cabeza Blanca y La Flecha en la Patagonia (siguiendo la leyenda de la Figura 9.15) sobre la dispersión de las 11 categorías dietarias en los dos primeros componentes del ACP representada por las elipses de confianza (95%). Cada punto negro representa el centroide de una categoría.

Capítulo X: Interpretación y discusión en caviomorfos fósiles

En este capítulo se interpretan los resultados obtenidos a través del estudio de los roedores caviomorfos fósiles y se discute la paleoecología de los caviomorfos paleógenos, tanto a escala de cada localidad fosilífera como en un contexto más global, filogenético y macroevolutivo.

10.1 Paleoecología de los caviomorfos paleógenos

Al momento de discutir los resultados obtenidos en los taxones fósiles, vale la pena recordar que varios taxones estudiados provenientes de los diferentes niveles de la localidad de Shapaja o de los niveles eocénicos de la Formación Pozo y los niveles oligocénicos de la Formación Chambira en Contamana, son conocidos por muy pocos ejemplares. Además, de estos escasos ejemplares, no todos pudieron ser estudiados y analizados cualitativamente (ver Caps. III y IX). Por ello, las estimaciones respecto a la dieta de estos taxones son más sensibles a los factores que pueden influir sobre la variabilidad (ver Cap. VIII; Fig. 8.2). Sin embargo, a pesar de su escasez, estos especímenes permitieron realizar estimaciones e interpretaciones paleoecológicas (ver más abajo).

Respecto a la masa corporal, las comparaciones entre localidades deben ser hechas con cuidado. De hecho, las estimaciones de masa corporal obtenidas varían según la ecuación utilizada (dependiendo de los materiales disponibles para cada taxón por localidad; ver Cap. IX). Así, no siempre es posible comparar directamente las masas corporales de una localidad a la otra. Además, es posible que exista un sesgo de representación en algunas localidades, en particular en los sitios amazónicos que podrían representar acumulaciones por parte de depredadores (p. ej., "egagrópilas de aves rapaces"; Fernández-Jalvo et al. 2016). Los depredadores seleccionan sus presas con criterios de tamaño, tipo de locomoción, patrón de actividad (diurna vs. nocturna), etc. Por lo tanto, es probable que el registro fósil no represente de forma fiel la diversidad total de los caviomorfos fósiles, sino una imagen reducida y sesgada. Esta

hipótesis no cuestiona la validez de las interpretaciones paleoecológicas, pero limita la interpretación respecto al compartimiento del uso de recursos.

El análisis de la textura de los microdesgastes dentarios permite una estimación de la dieta a través del uso del diente, pero no siempre refleja lo que da una ventaja evolutiva a un taxón respecto a la dieta (Calandra & Merceron 2016). Una ventaja evolutiva corresponde a la capacidad de alcanzar o explotar de la manera más eficaz un recurso en un contexto de competencia por este mismo recurso o de escasez de recursos (Darwin 1859). Por ejemplo, la capacidad de romper cáscaras duras de semillas puede dar una ventaja a un taxón (alcanzar al contenido), pero no significa que este taxón, cuando tiene varios recursos a disposición, siempre preferirá consumir semillas. Así, la textura del microdesgaste dentario, en este ejemplo, no siempre será el resultado de un consumo de semillas duras. A menudo, un roedor va a tener una preferencia por el recurso que es más fácil de alcanzar y que cumple con sus requisitos (Patton et al. 2015). Esta diferencia entre capacidad (lo que puede hacer) y uso (lo que hace), sumado al hecho que el análisis de la textura del microdesgaste dentario corresponde al uso del diente, hace que las dietas estimadas a través del análisis de los microdesgastes dentarios no siempre permitan identificar el rol de la ecología dentro de los eventos de radiación o extinción en el transcurso de la historia evolutiva de los roedores caviomorfos.

10.1.1. Contamana - Formación Pozo - Eoceno medio tardío

La información respecto a la taxonomía y a la morfología de los molares de los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.1. La información recopilada a partir de los resultados presentados en el Capítulo IX respecto al tamaño y los estudios de la textura del microdesgaste dentario en los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.2.

La morfología de los taxones de los sitios CTA-27 y CTA-29 es relativamente homogénea. Todos los taxones presentan dientes braquiodontes. Los taxones son de pequeño tamaño (Tabla 10.2), de masas corporales por debajo o alrededor de 100 g, excepto la de *Cachiyacuy contamanensis* (257 g) y *Eobranisamys javierpradoi* (376 g).

Solo *E. javierpradoi* presenta texturas de microdesgaste dentario diferente estadísticamente a las de las otras especies. De hecho, *E. javierpradoi*, uno de los dos roedores más grandes encontrado en el miembro inferior de la Formación Pozo en Contamana, junto con *C. contamanensis* (Tabla 9.1), presenta texturas de microdesgaste

similares a las que se encuentran en las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", que tienen en común el consumo de elementos generalmente más blandos que los de las otras categorías estudiadas (Tabla 10.2). Los otros taxones no presentan diferencias estadísticas entre ellos en los valores de los parámetros de textura de microdesgaste. Sin embargo, *C. contamanensis* presenta texturas de microdesgaste que se caracterizan por valores similares a los de las categorías "fruta-semilla" y "pasto-semilla" (Tabla 10.2). Estas dos categorías tienen en común el consumo de elementos duros (p. ej., semillas). *Pozomys ucayaliensis* se acerca a las categorías "hoja joven", "fruta-hoja", "fruta-semilla" y "hoja-semilla", pero sus valores de textura de microdesgaste (en particular los valores de volumen de relleno de la textura) indican una tendencia al consumo de elementos duros (p. ej., semillas) más que de elementos blandos (p. ej., hoja joven y pulpa de frutas). Los otros taxones reconocidos para esta localidad presentan texturas de microdesgaste cercanas a las texturas observadas en las categorías "pasto-semilla", "fruta-pasto", "pasto-hoja", u "hoja", que comparten el consumo de elementos abrasivos (p. ej., pasto u hojas; Tabla 10.2). De este modo, aunque no haya diferencias estadísticas, se observa una cierta variabilidad que refleja una ligera preferencia de *C. contamanensis* y *P. ucayaliensis* por el consumo de elementos duros, como semillas, dentro de su dieta, mientras que los otros taxones (*Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys maquiensis*, cf. *Eoespina* sp. y *Caviomorpha* indeterminado) habrían consumido más elementos abrasivos, como hojas. Además, los valores de textura de microdesgaste dentario de *C. maquiensis* pueden indicar una dieta incluyendo elementos vegetales cerca o debajo del suelo (ver Cap. IX, sección 9.1.1).

Aunque la morfología dentaria sea homogénea, en esta etapa temprana de la historia evolutiva del grupo (Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2019a; Tabla 10.1) se observa una variación de tamaño que está asociada a una variación en las preferencias alimentarias (Tabla 10.2). El análisis de la textura del microdesgaste dentario permite revelar una variabilidad en las preferencias alimentarias que no era obvia desde un punto de vista estrictamente morfológico. Asimismo, si bien no se detectan muchas diferencias estadísticas, la comparación entre los valores de textura de microdesgaste de los especímenes fósiles con los valores de las especies actuales (con sus categorías alimentarias conocidas) indica que tampoco los taxones fósiles tenían dietas similares (ver Cap. IX, Fig. 9.3). Varios taxones, que estadísticamente no se diferencian, parecen haber tenido dietas con un fuerte componente de elementos abrasivos, tanto de hojas, en

el caso de cf. *Eoespina* sp. y *C. kummeli* por ejemplo, como de raíces, en el caso de *C. maquiensis*.

El paleoambiente de estas localidades fue descrito como un ambiente forestado con cuerpos de agua dulce que presentaba una estacionalidad marcada (Antoine et al. 2012, 2016; Adnet et al. 2014; Chabain et al. 2017). La variación en las dietas de los diferentes roedores estudiados puede representar este ambiente forestado, estratificado, que albergaba una alta diversidad de plantas. Varios taxones presentan texturas de microdesgaste dentario que no difieren estadísticamente. Esta superposición, o falta de segregación estadísticamente sostenida, en las preferencias alimentarias se observa, en la naturaleza actual, en ambientes tipo Bosque atlántico, Bosque de las Guayanas y Cerrado (ver Cap. V secciones 5.2, 5.3 y 5.4 y Cap. VI), que son forestados. De hecho, la observación de consumidores de elementos blandos, como *E. javierpradoi*, asociados a consumidores de elementos duros, como *C. contamanensis* y *P. ucayaliensis* y consumidores de elementos más abrasivos, incluyendo por ejemplo hojas variadas y raíces, como los otros taxones estudiados, corresponde a un ambiente forestado (Tabla 10.2; ver Cap. IX, Fig. 9.3). En tal ambiente, los recursos permitieron una cierta especialización en la dieta de elementos más blandos y una superposición de las texturas de microdesgaste de un importante número de taxones (Tabla 10.2; ver Cap. IX, Fig. 9.3).

Tabla 10.1: Síntesis de los datos sistemáticos y de morfología dentaria de los taxones fósiles del miembro inferior de la Formación Pozo en Contamana siguiendo a Antoine et al. (2012) y Boivin et al. (2018a).

Taxón	Sistemática	Tipo de crecimiento dentario	Altura de la corona
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
<i>Canaanimys maquiensis</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
cf. <i>Eoespina</i> sp.	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
Caviomorpha indeterminado	Caviomorpha	braquiodonte	baja

Tabla 10.2: Síntesis de los resultados de las estimaciones de masa corporal siguiendo la ecuación de Croft (2001) sobre el M2 y del análisis de la textura de microdesgaste dentario en los taxones fósiles del miembro inferior de la Formación Pozo en Contamana (ver Cap. IX, sección 9.1.1).

Taxón	Sistemática	Tamaño estimado (M2)	Microdesgaste tendencias	Microdesgaste categorías posibles
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	Caviomorpha basal	257 g	elementos duros	fruta-semilla pasto-semilla
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	Caviomorpha basal	104 g	elementos abrasivos	pasto-semilla fruta-semilla hoja
<i>Canaanimys maquiensis</i>	Caviomorpha basal	116 g	elementos abrasivos	pasto-semilla fruta-pasto
cf. <i>Eoespina</i> sp.	Caviomorpha basal	83 g	elementos abrasivos	pasto-hoja hoja
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	Caviomorpha basal	376 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	Caviomorpha basal	83 g	elementos duros	hoja joven fruta-hoja fruta-semilla hoja-semilla
Caviomorpha indet.	Caviomorpha	61 g	elementos abrasivos	?pasto-hoja

10.1.2. Shapaja - Formación Pozo

La información respecto a la taxonomía y a la morfología dentaria de los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.3. La información recopilada de los resultados presentados en el Capítulo IX respecto al tamaño y a los estudios de la textura del microdesgaste dentario en los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.4 y sintetizada en la Figura 10.1.

La morfología dentaria de los taxones de Shapaja presenta una variabilidad importante, con la presencia de taxones con dientes de coronas bajas, similares a las observadas en CTA-27 y CTA-29 y de varios taxones de coronas más altas. Ya desde el nivel más antiguo estudiado en la sección de Shapaja (TAR-20), *Eoincamys valverdei*

presenta coronas más altas que las de los taxones de la Formación Pozo en Contamana (Boivin et al. 2018a). Los niveles correspondientes a la transición Eoceno/Oligoceno

Tabla 10.3: Síntesis de los datos sistemáticos y de morfología dentaria de los taxones fósiles de los niveles de Shapaja siguiendo a Antoine et al. (2021) y Boivin et al. (2018a).

Taxón	Sistemática	Tipo de crecimiento dentario	Altura de la corona
aff. <i>Tarapotomys</i> sp.	Caviomorpha basal	mesodonte o protohipsodonte	intermedia o alta
Caviomorpha indet.	Caviomorpha	NA	NA
Caviomorpha indet.1	Caviomorpha	braquiodonte	baja
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-13	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-20	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-21	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
? <i>Eoincamys</i> sp.	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Eoincamys</i> cf. <i>pascuali</i>	Chinchilloidea	braquiodonte	baja
<i>Eoincamys parvus</i> - TAR-22	Chinchilloidea	mesodonte	intermedia
<i>E. parvus</i> - TAR-21	Chinchilloidea	mesodonte	intermedia
<i>Eoincamys valverdei</i> - TAR-21	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>E. valverdei</i> - TAR-20	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>E. valverdei</i> - TAR-22	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	Erethizontoidea	braquiodonte	baja
<i>Mayomys confluens</i>	Octochinchilloi	braquiodonte	baja
<i>Selvamys paulus</i>	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Shapajamys labocensis</i>	Caviomorpha basal	braquiodonte	baja
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	Caviomorpha basal	mesodonte	intermedia
<i>Tarapotomys subandinus</i>	Caviomorpha basal	protohipsodonte	alta

Tabla 10.4: Síntesis de los resultados de las estimaciones de masa corporal siguiendo la ecuación de Croft (2001) sobre el M2 y del análisis de la textura de microdesgaste dentario en los taxones de Shapaja indicadas por niveles (ver Cap. IX, sección 9.2).

Taxón	Sistemática	Tamaño estimado (M2)	Microdesgaste tendencias	Microdesgaste categorías posibles
aff. <i>Tarapotomys</i> sp.	Caviomorpha basal	100 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja
Caviomorpha indet.	Caviomorpha	NA	elementos abrasivos	hoja-semilla fruta-pasto pasto-semilla
Caviomorpha indet.1	Caviomorpha	NA	NA	?hoja ?hoja joven
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-13	Caviomorpha basal	155 g*	elementos duros	fruta-hoja hoja-semilla insecto-semilla
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-20	Caviomorpha basal	180 g	elementos duros	fruta-hoja hoja-semilla insecto-semilla
cf. <i>Tarapotomys</i> sp. - TAR-21	Caviomorpha basal	138 g*	elementos duros	fruta-hoja hoja-semilla insecto-semilla
? <i>Eoincamys</i> sp.	Chinchilloidea	633 g	NA	NA
<i>Eoincamys</i> cf. <i>pascuali</i>	Chinchilloidea	292 g	elementos duros	fruta-semilla insecto-semilla hoja-semilla
<i>Eoincamys parvus</i> - TAR-22	Chinchilloidea	131 g	elementos duros	fruta-semilla hoja-semilla fruta-insecto insecto-semilla
<i>E. parvus</i> - TAR-21	Chinchilloidea	81 g	elementos abrasivos	hoja
<i>Eoincamys valverdei</i> - TAR-13	Chinchilloidea	NA	elementos duros	fruta-semilla fruta-insecto insecto-semilla
<i>E. valverdei</i> - TAR-20	Chinchilloidea	190 g	elementos blandos	fruta-hoja
<i>E. valverdei</i> - TAR-21	Chinchilloidea	218 g	elementos duros	fruta-semilla hoja-semilla insecto-semilla
<i>E. valverdei</i> - TAR-22	Chinchilloidea	107 g	elementos blandos	hoja-semilla fruta-hoja
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	Erethizontoidea	142 g	elementos duros	fruta-semilla hoja-semilla insecto-semilla hoja
<i>Mayomys confluens</i>	Octochinchilloi	127 g	elementos duros	fruta-semilla
<i>Selvamys paulus</i>	Octodontoidea	48 g	elementos abrasivos	hoja fruta-pasto? pasto-semilla?
<i>Shapajamys labocensis</i>	Caviomorpha basales	359 g	elementos duros	fruta-hoja fruta-semilla insecto-semilla hoja-semilla
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	Caviomorpha basal	157 g	elementos duros	fruta-semilla insecto-semilla hoja-semilla
<i>Tarapotomys subandinus</i>	Caviomorpha basal	105 g	elementos duros	fruta-insecto fruta-semilla insecto-semilla hoja-semilla

* a partir del primer molar inferior

Tabla 10.5: Síntesis de las estimaciones de masa corporal por categorías de los taxones fósiles de Shapaja por niveles. Las categorías de masa corporal corresponden a: inferior a 100 g, 100 g \pm 25, 150 g \pm 25, 200 g \pm 25, superior a 250 g.

Taxón	Nivel	Categorías de masa corporal estimada				
		<100 g	<100 g>	<150 g>	<200 g>	>250 g
<i>Eoicamys cf. pascuali</i>	TAR-01					X
<i>Mayomys confluens</i>	TAR-01			X		
<i>Shapajamys labocensis</i>	TAR-01					X
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	TAR-01			X		
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	TAR-13			X		
? <i>Eoicamys</i> sp.	TAR-13					X
<i>Eoicamys parvus</i>	TAR-22			X		
<i>E. valverdei</i>	TAR-22		X			
<i>Selvamys paulus</i>	TAR-22	X				
aff. <i>Tarapotomys</i> sp.	TAR-21		X			
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	TAR-21			X		
<i>E. parvus</i>	TAR-21		X			
<i>Eoicamys valverdei</i>	TAR-21				X	
<i>Kichkasteiromys raimondii</i>	TAR-21			X		
<i>Tarapotomys subandinus</i>	TAR-21		X			
cf. <i>Tarapotomys</i> sp.	TAR-20				X	
<i>E. valverdei</i>	TAR-20				X	

(TAR-21) y al Oligoceno temprano (TAR-13, TAR-22 y TAR-01) contienen ensamblajes de taxones de morfologías dentarias diversas (Tabla 10.3). A esta diversidad de morfologías dentarias se suma una diversidad de tamaños, desde taxones como *Selvamys paulus*, con una masa corporal estimada de menos de 50 g, hasta *Shapajamys labocensis*, con una masa corporal estimada alrededor de 350 g (Tabla 10.4). Este rango de tamaños es similar a lo que se observa, con el mismo estimador (ecuación de Croft (2000) en el M2), en el miembro inferior de la Formación Pozo en Contamana (Tabla 10.2). Excepto por el nivel TAR-20, donde los dos taxones con masas corporales estimadas se acercan a 200 g, los otros niveles presentan taxones de tamaños diversos (Tabla 10.5).

Al contrario de la diversidad morfológica de los dientes tanto en altura como en patrones oclusales (Boivin et al. 2018a) y de la diversidad de los tamaños estimados, las texturas de microdesgaste dentario en los taxones de la sección estratigráfica de Shapaja no presentan diferencias significativas desde un punto de vista estadístico entre ellos (ver Cap. IX, Tablas 9.11 y 9.12). El escaso número de especímenes por taxón explica

la ausencia de robustez estadística. Por lo tanto, los pocos taxones representados por más de diez especímenes (*Mayomys confluens*, *Shapajamys labocensis* y *Tarapotomys mayoensis*) presentan texturas de microdesgaste dentario muy similares entre sí (ver Cap. IX, Tablas 9.11, 9.12. y 9.13b). Sin embargo, los análisis exploratorios permitieron observar tendencias distintas entre los taxones (ver Cap. IX, Figs. 9.8 y 9.9; Tabla 10.4).

10.1.2.1. TAR-20 - Eoceno tardío

Solo dos taxones, cf. *Tarapotomys* sp. y *Eoincamys valverdei*, pudieron ser estudiados en el nivel TAR-20, el cual representa el nivel más antiguo donde se encontraron fósiles de roedores en esta localidad (ver Cap. II, sección 2.3.3; Fig. 10.1).

Los dos taxones son de tamaños similares, de alrededor de 200 g (180–190 g; Tablas 10.4 y 10.5). Sin embargo, la morfología de los molares de *Eoincamys valverdei* y cf. *Tarapotomys* sp. es muy distinta. *Eoincamys valverdei* tiene molares de coronas relativamente más altas (protohipsodontes) respecto de las de cf. *Tarapotomys* sp. que tiene molares braquiodontes (Tabla 10.3). La diferencia en la morfología de los molares está asociada a texturas de microdesgaste distintas (ver Cap. IX, Fig. 9.9). Así, se estima una dieta compuesta de elementos blandos correspondiendo a la categoría "fruta-hoja" para *E. valverdei*, y una dieta que incluye más elementos duros para cf. *Tarapotomys* sp., un taxón que presenta texturas de microdesgaste similares a las de las categorías "fruta-hoja" pero también "hoja-semilla" e "insecto-semilla" (Tabla 10.4).

Una preferencia por elementos blandos en la dieta puede parecer sorprendente para un taxón con molares de corona relativamente alta, como lo que se observa en *E. valverdei*, respecto de las del otro caviomorfo fósil estudiado de esta localidad. De hecho, esta morfología se encuentra a menudo asociada al consumo de una dieta abrasiva que gasta el esmalte más rápidamente que con elementos más blandos (Janis 1988). Sin embargo, es posible que la ventaja de tener molares con coronas relativamente altas se asocie con la capacidad de procesar elementos más abrasivos en el caso que sea absolutamente necesario, sin que sea una preferencia habitual (p. ej., alimentos alternativos en circunstancias de escasez del alimento preferido). Vale la pena recordar que solo un espécimen de *E. valverdei* pudo ser estudiado en el nivel TAR-20 y que el estudio de los caviomorfos actuales mostró, por un lado que existía una variabilidad intra-específica muy marcada en algunas especies (ver Cap. VII) y, por el

otro, que no siempre eran los elementos más consumidos los que tenían el mayor impacto en la formación del microdesgaste dentario (ver Cap. VIII).

10.1.2.2. TAR 21- Transición Eoceno/Oligoceno

El nivel TAR-21 fue datado en el Eoceno tardío o posiblemente la Transición Eoceno/Oligoceno (Antoine et al. 2021). Dentro de los niveles estudiados en la localidad de Shapaja, el nivel TAR-21 es el más diverso desde un punto de vista taxonómico con ocho taxones diferentes de cuales dos no pudieron ser identificados más allá de Caviomorpha indeterminado (ver Cap. II, Tabla 2.8). Además, los taxones presentes en TAR-20 siguen siendo registrados en TAR-21.

La diversidad taxonómica que se observa en TAR-21 está asociada a la disparidad tanto de tamaños (las masas estimadas varían entre 81 g para *Eoincamys parvus* y 218 g para *E. valverdei*; Tabla 10.4) como de morfologías dentarias (Tablas 10.3). Se observan taxones con coronas bajas, como el eretizóntido *Kichkasteiromys raimondii* y al menos uno de los taxones de Caviomorpha indeterminado (Caviomorpha indeterminado 1), también taxones de coronas de altura intermedia, como *E. parvus*, y taxones de molares de coronas relativamente altas (protohipsodontes), como *E. valverdei* y *Tarapotomys subandinus* (Tabla 10.3), respecto de los restantes caviomorfos fósiles de TAR-21. Esta diversidad morfológica se asocia a tendencias alimentarias distintas. Mientras que la dieta de aff. *Tarapotomys* sp. se estima compuesta de elementos blandos, como los de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", las texturas de microdesgaste dentario de *E. parvus* y del taxón Caviomorpha indeterminado indican la presencia de elementos abrasivos, como hojas maduras de dicotiledóneas, en el caso de *E. parvus*, y hojas asociadas a elementos abrasivos como el pasto, en el caso del Caviomorpha indeterminado (Fig. 10.1; Tabla 10.4). Entre estas dos tendencias, las texturas de microdesgaste dentario de los otros taxones indican la presencia de elementos duros en la dieta (Tabla 10.4). Así, *E. valverdei* registrado en TAR-21 presenta texturas de microdesgastes dentario similares a las que se encuentran en las categorías "hoja-semilla" e "insecto-semilla", a diferencia de lo que se observa en TAR-20 (ver Cap. IX, Fig. 9.9). Dentro de la tendencia a consumir elementos duros, *Tarapotomys subandinus* se acerca más a las categorías "fruta-semilla" y "fruta-insecto", mientras que *K. raimondii* presenta texturas de microdesgaste dentario que presentan similitudes con las de la categoría "hoja" (Tabla 10.4 y Fig. 10.1). Los dos

especímenes del Caviomorpha indeterminado 1 presentan texturas de microdesgaste dentario muy distintas entre sí: cerca de la categoría "hoja joven" en el caso de uno de los especímenes, y cerca de la categoría "hoja" en el otro espécimen (ver Cap. IX, Fig. 9.9; Tabla 10.4). Este resultado puede reflejar una variación de tipo estacional o en el uso de distintos microhábitats.

Se interpreta aquí que la diversidad de dietas refleja la disponibilidad de varios recursos, pero también indica una segregación en la explotación de los mismos. Esto corresponde al paleoambiente de bosque húmedo tropical estratificado propuesto para el nivel de TAR-21 (Antoine et al. 2021).

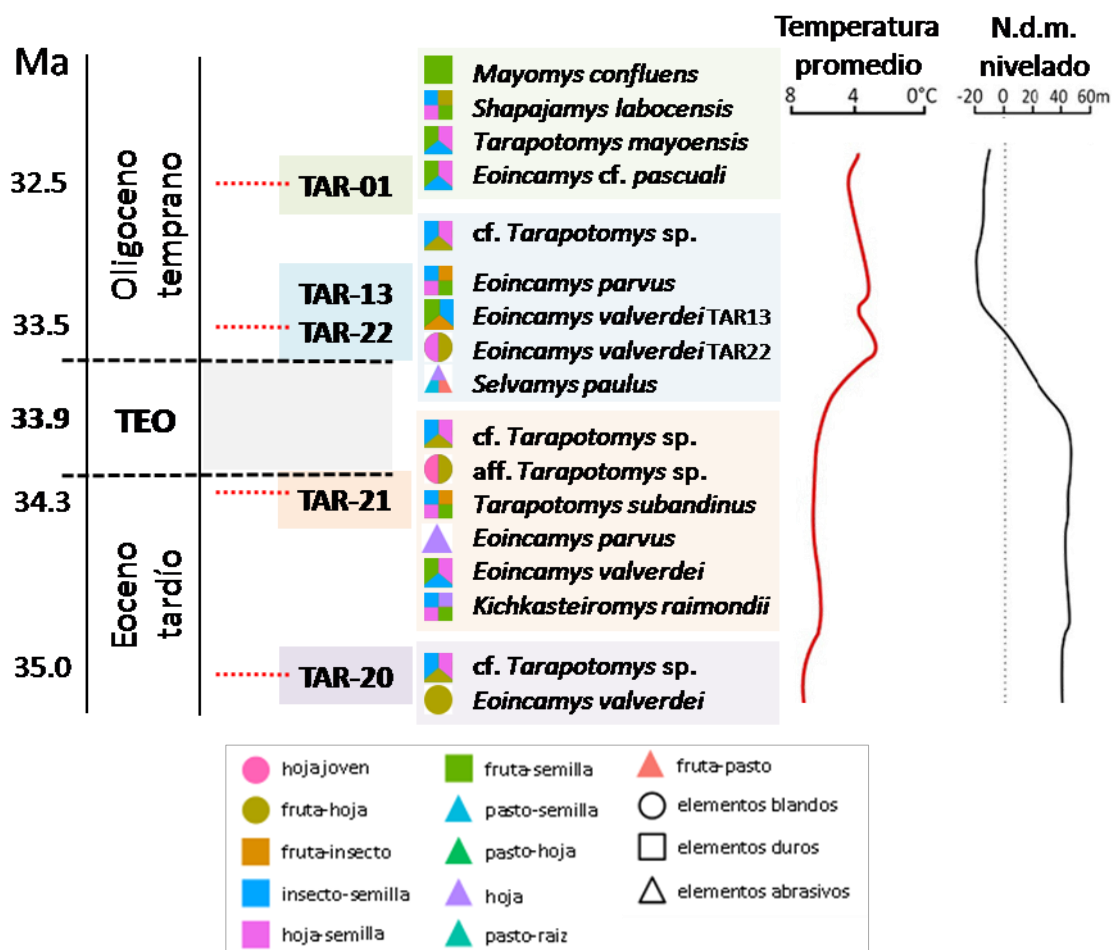


Figura 10.1: Esquema sintético de los taxones de roedores estudiados y sus dietas estimadas (ver Cap. IX, sección 9.2) en los diferentes niveles de la sección de Shapaja (Tarapoto, Departamento de San Martín, Amazonía peruana) entre el Eoceno tardío y el Oligoceno temprano. La escala temporal sigue a Vandenberghe et al. (2012). Las dataciones de los diferentes niveles siguen a Antoine et al. (2021). Las curvas de temperatura (Westerhold et al. 2020) y del nivel del mar (Miller et al. 2020) están adaptadas para corresponderse con la ventana temporal ilustrada, siguiendo la representación de la figura 6 de Antoine et al. (2021).

10.1.2.3. TAR-22/13 - Oligoceno temprano

Los niveles TAR-22 y TAR-13, sincrónicos, fueron datados para el Oligoceno y son los primeros registros luego de la Transición Eoceno/Oligoceno ("*Eocene-Oligocene Transition*", abreviado TEO) en Shapaja (Fig. 10.1). La diversidad taxonómica de ambos niveles es más baja que la del nivel subyacente, y el único taxón estudiado que no ocurre en TAR-21 es *Selvamys paulus*, que representa localmente el registro más antiguo de Octodontidae (Antoine et al. 2021).

A pesar de esta baja diversidad taxonómica, se mantiene una diversidad morfológica tanto de tamaños, desde 48 g para *S. paulus* hasta 155 g para cf. *Tarapotomys* sp. (Tabla 10.4), como de altura de coronas, con molares de coronas bajas, como las de *S. paulus* y cf. *Tarapotomys* sp., hasta molares con coronas más altas, como las de *E. valverdei* (Tabla 10.3). Esta diversidad se nota también en las dietas (Tabla 10.4 y Fig. 10.1), con tendencias hacia el consumo de elementos blandos (*E. valverdei* de TAR-22), abrasivos (*S. paulus*) y duros (cf. *Tarapotomys* sp., *E. valverdei* de TAR-13 y *E. parvus*). La dieta compuesta de elementos abrasivos es menos marcada (valores de los parámetros más bajos comparados con los de *E. parvus* de TAR-21) que lo que se observa en el nivel inferior (TAR-21), y se notan cambios en las tendencias observadas en *E. valverdei* y *E. parvus* hacia la "misma dirección". Es decir, la tendencia hacia el consumo de elementos abrasivos de *E. parvus* en TAR-21 se torna en una tendencia hacia el consumo de elementos duros en TAR-22, mientras que *E. valverdei*, que tiene una dieta de elementos duros en TAR-21, muestra una dieta de elementos blandos en TAR-22.

A pesar de registrarse en un ambiente luego de la TEO (Antoine et al. 2021) que se caracteriza por un enfriamiento y un aumento marcado de la estacionalidad asociado a condiciones globalmente más secas (Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz 2005; Woodcock et al. 2017; Martínez et al. 2021), los niveles TAR-13 y TAR-22 parecen albergar una importante diversidad de recursos alimentarios para los roedores. La segregación ecológica de los taxones estudiados es clara. Antoine et al. (2021) propusieron que las condiciones locales tuvieron como efecto mantener condiciones ambientales estables por más tiempo que los que se detectan a escalas más globales.

10.1.2.4. TAR-01 - Oligoceno temprano

Cuatro taxones fueron estudiados en el nivel más reciente de esta sección estratigráfica, TAR-01 (ver Cap. II, sección 2.3.3; Fig. 10.1), en el que se observa un reemplazo taxonómico (Antoine et al. 2021). De hecho, los taxones que se encuentran en el nivel TAR-01 no están registrados en los niveles inferiores. Esto podría corresponder a una estabilización del ecosistema luego del cambio climático y medioambiental que marca la transición Eoceno/Oligoceno (Fig. 10.1; Antoine et al. 2021).

Los taxones son de tamaño mediano, alrededor de los 150 g (127–157 g; Tablas 10.4 y 10.5), como *M. confluens* y *T. mayoensis*, y de tamaño grande y superior a 250 g (292–360 g; Tablas 10.4 y 10.5), como *S. labocensis* y *Eoincamys* cf. *pascuali*. De hecho, estos dos últimos taxones son los más grandes que se analizaron en la sección de Shapaja. Excepto *T. mayoensis*, que presenta molares mesodontes con una altura de corona intermedia, los roedores de TAR-01 son braquiodontes (Tabla 10.3).

Los "nuevos" taxones de TAR-01 parecen tener hábitos alimentarios que incluyen elementos duros, correspondiendo a las categorías "fruta-semilla", "insecto-semilla" y "hoja-semilla" (Tabla 10.4; Fig. 10.1). Aunque las texturas de microdesgaste dentario parecen muy similares entre *S. labocensis* y *Eoincamys* cf. *pascuali*, de un lado, y entre *M. confluens* y *T. mayoensis*, del otro (ver Cap. IX, Fig. 9.8), no se observa una disparidad entre texturas de microdesgaste dentario de los diferentes taxones como lo que se observa en TAR-21, TAR-13 y TAR-22. Esto marcaría una homogenización de los hábitos alimentarios. Esta observación podría reflejar una vuelta a comportamientos más oportunistas y generalistas, incluyendo elementos duros variados, como distintos tipos de semillas e insectos. En el caso del Bosque atlántico del Alto Paraná (ver Cap. V, Tabla 5.9c), por ejemplo, no fue posible distinguir las texturas de microdesgaste dentario de la categoría "insecto-semilla" de las de las categorías "fruta-hoja" o "fruta-semilla". Además, el modelo actual mostró que la inclusión de elementos duros, aunque en menor proporción, tenía una tendencia a marcar más el esmalte (ver Cap. IV).

Los datos paleoambientales para el nivel TAR-01 indican la presencia de un bosque deciduo adaptado a períodos secos prolongados como consecuencia de patrones estacionales más marcados (Antoine et al. 2021). La presencia de ciertas plantas indica la persistencia de un bosque, aunque posiblemente más abierto, y la cercanía de cuerpos de agua dulce (Antoine et al. 2021). Los resultados respecto a la paleoecología de los

roedores de TAR-01 son concordantes con la situación que se observa en un bosque semideciduo con estacionalidad marcada, como el Bosque atlántico del Alto Paraná (ver Cap. II, sección 2.2.2.2), lo que corresponde al paleoambiente estimado (Antoine et al. 2021).

10.1.3. Contamana - Formación Chambira - Oligoceno tardío

La información respecto a la taxonomía y a la morfología de los molares de los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.6. La información recopilada de los resultados presentados en el Capítulo IX respecto al tamaño y los estudios de la textura del microdesgaste dentario en los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.7.

Tabla 10.6: Síntesis de los datos sistemáticos y de morfología dentaria de los taxones fósiles del miembro superior de la Formación Chambira en Contamana siguiendo a Boivin et al. (2017b, 2019a).

Taxón	Sitio	Sistemática	Tipo de crecimiento dentario	Altura de la corona
Adelphominae indet.1	CTA-61	Octodontoidea	braquiodonte	baja
aff. <i>Eosallamys</i>	CTA-32	Octochinchilloi	braquiodonte	baja
Caviomorpha indet.2	CTA-61	Caviomorpha	braquiodonte	intermedia
Caviomorpha indet.3	CTA-61	Caviomorpha	braquiodonte	baja
<i>Chambiramys shipiborum</i>	CTA-32	Chinchilloidea	mesodonte braquiodonte	intermedia
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	CTA-61	Chinchilloidea	mesodonte braquiodonte	intermedia - baja
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>	CTA-61	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Loretomys minutus</i>	CTA-32	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Maquiamys praecursor</i>	CTA-61	Chinchilloidea	protohispsodonte	alta
Octodontoidea indet. 2	CTA-32	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Palaeosteioromys amazonensis</i>	CTA-32	Erethicavioi	braquiodonte	baja
<i>Plesiosteioromys newelli</i>	CTA-61	Caviomorpha basales	braquiodonte	baja
<i>Ucayalimys crassidens</i>	CTA-32	Caviomorpha basales	protohipsodonte?	intermedia o alta

Tabla 10.7: Síntesis de los resultados de las estimaciones de masa corporal siguiendo la ecuación de Croft (2001) sobre el M2 y del análisis de la textura de microdesgaste dentario en los taxones fósiles del miembro superior de la Formación Chambira en Contamana (ver Cap. IX, sección 9.1.2).

Taxón	Sitio	Sistemática	Tamaño estimado (M2)	Microdesgaste tendencias	Microdesgaste categorías posibles
Adelphominae indet.1	CTA-61	Octodontoidea	NA	elementos abrasivos	fruta-pasto pasto-semilla
aff. <i>Eosallamys</i>	CTA-32	Octochinchilloi	534 g	elementos duros	fruta-semilla hoja-semilla insecto-semilla
Caviomorpha indet.2	CTA-61	Caviomorpha	NA	elementos abrasivos	hoja-semilla pasto-semilla fruta-pasto
Caviomorpha indet.3	CTA-61	Caviomorpha	NA	elementos duros	fruta-semilla
<i>Chambiramys shipiborum</i>	CTA-32	Chinchilloidea	115 g	elementos abrasivos	hoja
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	CTA-61	Chinchilloidea	125 g	elementos abrasivos	hoja
<i>Deseadomys</i> cf. <i>arambourgi</i>	CTA-61	Octodontoidea	262 g	elementos blandos	fruta-hoja hoja-semilla
<i>Loretomys minutus</i>	CTA-32	Octodontoidea	68 g	elementos duros	fruta-semilla fruta-insecto hoja-semilla insecto-semilla
<i>Maquiamys praecursor</i>	CTA-61	Chinchilloidea	803 g	elementos duros	hoja-semilla
Octodontoidea indet. 2	CTA-32	Octodontoidea	NA	elementos blandos	
<i>Palaeosteiromys amazonensis</i>	CTA-32	Erethicavioi	270 g	elementos blandos	fruta-semilla fruta-hoja
<i>Plesiosteiromys newelli</i>	CTA-61	Caviomorpha basales	810 g	elementos duros	fruta-semilla pasto-semilla hoja-semilla
<i>Ucayalimys crassidens</i>	CTA-32	Caviomorpha basales	1982 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja

La diversidad de los taxones de los sitios CTA-32 y CTA-61 es alta, tanto en tamaño como en la morfología de los molares. Si bien la mayoría de los taxones presentan molares de coronas bajas, otros, en particular los Chinchilloidea (Tabla 10.6), presentan molares de coronas de altura intermedia (*Chambiramys shipiborum* y *Chambiramys sylvaticus*) o más alta con tendencias protohypsodonte (*Maquiamys praecursor*). Dentro de los taxones para los cuales las texturas de microdesgaste fueron analizadas, se pudieron estimar las masas corporales de 9 de ellos (Tabla 10.7). A diferencia de las localidades más antiguas de Contamana (CTA-27 y CTA-29), y de los diferentes niveles de la localidad de Shapaja, en el miembro superior de la Formación Chambira en Contamana, los roedores presentan una gran diversidad de tamaños (Tabla 10.7), desde *Loretomys minutus* (68 g) hasta *Ucayalimys crassidens* (1982 g), con varios taxones de tamaños intermedios de alrededor de 250 g (*Palaeosteiomys amazonensis* y *Deseadomys* cf. *arambourgi*) y 800 g (*Plesiosteiomys newelli* y *M. praecursor*).

Aunque no se detectaron diferencias estadísticas entre las texturas de microdesgaste de los diferentes taxones, principalmente por el bajo número de especímenes disponibles que pudieron ser estudiados de los sitios de CTA-32 y CTA-61, se observaron tendencias marcadas que parecen indicar distintas dietas. Así, dentro de los 13 taxones estudiados, *P. amazonensis*, *U. crassidens* y *D.* cf. *arambourgi* presentan texturas de microdesgaste asociadas al consumo de una dieta compuesta de elementos blandos. La dieta de *U. crassidens* se acerca a las de las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", mientras que las de *P. amazonensis* y *D.* cf. *arambourgi* se acercan a las de la categoría "fruta-hoja" y también a las de "fruta-semilla" y "hoja-semilla", respectivamente (Fig. 9.6; Tabla 10.7). *Plesiosteiomys newelli*, *M. praecursor* y *L. minutus* presentan texturas de microdesgaste que corresponden al consumo de elementos duros, como las categorías "fruta-semilla" u "hoja-semilla" (Tabla 10.7). La tendencia al consumo de elementos abrasivos se detectó en las texturas de microdesgaste de *C. shipiborum* y *C. sylvaticus* que son similares a las de la categoría "hoja", así como en el Adelphominae indeterminado 1, que se acerca más a las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla" y en el Caviomorpha indeterminado 2 que es similar no solamente a estas dos últimas categorías sino también a la categoría "insecto-semilla" (Tabla 10.7). El Octodontoidea indeterminado 2 presenta una textura de microdesgaste con valores bajos de complejidad y volumen de relleno de la textura

(Tabla 9.7) que podría reflejar el consumo de elementos blandos (Fig. 9.6). La estimación de la dieta de los taxones Caviomorpha indeterminado 3 y aff. *Eosallamys* es más compleja porque, en cada caso, se observa una variación importante entre los dos especímenes que representan a cada taxón (Fig. 9.6). Sin embargo, el estudio de las especies actuales muestra que tal variabilidad puede reflejar, por ejemplo, una variación estacional en la disponibilidad en los recursos o un comportamiento más oportunista del taxón estudiado (ver Cap. VII). Además, debido a que solo se pudieron estudiar dos especímenes para cada uno de estos dos taxones, no es posible identificar con más precisión cuál podría ser el factor que mejor explique la variación observada.

Las dietas estimadas de los taxones estudiados en las localidades CTA-32 y CTA-61 en Contamana son muy diversas. Dentro de los taxones que presentan diferentes tendencias, incluyendo elementos blandos, duros y abrasivos, se encuentran tamaños estimados distintos, lo que indica una clara segregación ecológica entre los diferentes taxones (Tabla 10.7). En el caso de las dos especies de *Chambiramys*, que comparten los mismos tamaños y dieta, una se encuentra en CTA-32 y la otra en CTA-61 (Tabla 2.7), indicando probablemente una diferencia de microhábitat, como se puede observar en varias especies de Echimyidae, como por ejemplo las especies de *Trinomys* del Bosque atlántico Serra do Mar (ver Cap. VI). Tal diferencia de hábitat se confirma por los análisis estratigráficos de los paleosuelos (Antoine et al. 2016). El ambiente de depósito reconstruido para la localidad de CTA-32 se acerca a una planicie de inundación, mientras que la localidad de CTA-61 se acerca a un ambiente de depósito fluvial (Antoine et al. 2016). Sin embargo, la diversidad tanto taxonómica como morfológica y ecológica que se observa en los roedores de ambas localidades indica un cierto nivel de estratificación, con recursos alimentarios variados, lo que es consistente con un paleoambiente de bosque tropical húmedo (Antoine et al. 2016).

10.1.4. Salla - Oligoceno tardío

La información respecto a la taxonomía y a la morfología de los dientes molares de los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.8. La información recopilada de los resultados presentados en el Capítulo IX respecto al tamaño y los estudios de la textura del microdesgaste dentario en los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.9.

Paleoecología de los roedores de Salla

Los taxones estudiados en la localidad de Salla generalmente son conocidos por numerosos especímenes, lo que permitió realizar estudios estadísticos robustos tanto para comparar las estimaciones de masa corporal como las texturas de microdesgaste dentario.

Las estimaciones de masa corporal varían mucho (Tabla 10.9). Diferencias estadísticas aparecen entre varios taxones (ver Tabla 9.18) y se pueden segregar entre taxones de pequeño tamaño por debajo de los 100 g, como *Sallamys* y *Migraveramus beatus*, taxones de tamaño de alrededor de los 100–200 g, como *Migraveramus lavocati*, *Asteromys bolivianus* y *Lapazomys hartenbergi*, taxones de tamaño de alrededor de los 400–700 g, como *Eoviscaccia* sp., *Incamys bolivianus* y *Incamys pretiosus*, y taxones de tamaños muy grande que superan al kilogramo como *Cholamys tetralophodonta* o que alcanzan varios kilogramos como *Branisamys luribayensis* y *Protosteiromys pattersoni*.

Tabla 10.8: Síntesis de los datos sistemáticos y de la morfología dentaria de los taxones fósiles de Salla, siguiendo a Pérez et al. (2018) y Boivin et al. (2019a).

Taxón	Sistemática	Tipo de crecimiento dentario	Altura de la corona
<i>Asteromys bolivianus</i>	Superfamilia <i>insertae sedis</i>	protohipsodonte	alta
<i>Branisamys luribayensis</i>	Cavioidea	protohipsodonte	alta
<i>Cholamys tetralophodonta</i>	Erethizontoidea, Erethizontidae	braquiodonte	baja
<i>Eoviscaccia</i> sp.	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Incamys bolivianus</i>	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Incamys pretiosus</i>	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Lapazomys hartenbergi</i>	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Migraveramus beatus</i>	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Migraveramus lavocati</i>	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	Erethizontoidea, Erethizontidae	braquiodonte	baja
Octodontoidea indet.	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Sallamys pascuali</i>	Octodontoidea	protohipsodonte	alta - intermedia
<i>Sallamys</i> sp.	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Sallamys woodi</i>	Octodontoidea	braquiodonte	baja

Las texturas de microdesgaste dentario indican también diferencias marcadas de las dietas entre estos taxones (ver Tabla 9.25). De hecho, los taxones se reparten entre consumidores de elementos blandos (*I. pretiosus*, *B. luribayensis* y *P. pattersoni*), consumidores de elementos duros y de elementos abrasivos (*Eoviscaccia* sp. y *Sallamys* sp.; Tabla 10.9). Las dietas basadas en elementos blandos parecen más asociadas con los taxones de tamaños grandes. De este modo, *P. pattersoni* es más similar a un consumidor de la categoría "hoja joven" y *B. luribayensis* a un consumidor de la categoría "fruta-hoja" (ver Fig. 9.13; Tabla 10.9). *Incamys pretiosus* presenta texturas de microdesgaste que comparten similitudes con ambas categorías.

Al contrario de los consumidores de elementos blandos, *Eoviscaccia* sp. y *Sallamys* sp., para los cuales se estiman dietas incluyendo elementos más abrasivos, son de tamaños muy diferentes. Las texturas de microdesgaste de *Eoviscaccia* sp. son similares a las de las categorías "hoja" y "pasto-hoja", y las de *Sallamys* sp. son similares a las de la categoría "hoja" (Tabla 10.9). Vale la pena mencionar que para estos dos taxones solo pudieron ser analizados dos especímenes para *Eoviscaccia* sp. y un espécimen para *Sallamys* sp.

Ocho de los 13 taxones estudiados presentan texturas de microdesgaste que corresponden al consumo de elementos duros. Seis de estos taxones son octodontoideos (Tabla 10.9). Dentro de ellos, las texturas de microdesgaste dentario de *I. bolivianus* son similares a las de la categoría "insecto-semilla" (Tabla 10.9), que corresponde a una dieta generalista diversa. Los taxones que consumen elementos duros no presentan diferencias marcadas entre ellos, con la excepción de *M. lavocati*, cuyas texturas de microdesgaste presentan una alta variabilidad y comparten similitud no solamente con las categorías "fruta-semilla" e "insecto-semilla", sino también con las categorías "fruta-insecto" y "pasto-semilla" (ver Fig. 9.13). El resto de los taxones con una tendencia al consumo de elementos duros presenta texturas de microdesgaste parecidas a las de las categorías "fruta-semilla" e "insecto-semilla" (Tabla 10.9). Además, las texturas de microdesgaste de *S. pascuali* y *S. woodi* también son similares a las de la categoría "fruta-hoja" y las de *M. beatus* y del Octodontoidea indeterminado también son parecidas a las de la categoría "hoja-semilla" (Tabla 10.9). Así, aunque las dietas de estos taxones parecen superponerse de manera marcada, no lo hacen de forma absoluta (ver Fig. 9.13).

Tabla 10.9: Síntesis de los resultados de las estimaciones de masa corporal siguiendo la ecuación de Legendre (1986) sobre el área del m1 y del análisis de la textura de microdesgaste dentario en los taxones fósiles de Salla (ver Cap. IX, sección 9.3).

Taxón	Sistemática	Tamaño estimado (área m1)	Microdesgaste tendencias	Microdesgaste categorías posibles
<i>Asteromys bolivianus</i>	Superfamilia <i>insertae sedis</i>	124 g	elementos duros	fruta-semilla insecto-semilla
<i>Branisamys luribayensis</i>	Cavioidea	3736 g	elementos blandos	fruta-hoja hoja joven
<i>Cholamys tetralophodonta</i>	Erethizontoidea, Erethizontidae	1423 g	NA	NA
<i>Eoviscaccia</i> sp.	Chinchilloidea	656 g	elementos abrasivos	hoja pasto-hoja
<i>Incamys bolivianus</i>	Chinchilloidea	443 g	elementos duros	insecto-semilla
<i>Incamys pretiosus</i>	Chinchilloidea	664 g	elementos blandos	fruta-hoja hoja joven
<i>Lapazomys hartenbergeri</i>	Octodontoidea	175 g	elementos duros	fruta-hoja fruta-semilla?
<i>Migraveramus beatus</i>	Octodontoidea	90 g	elementos duros	insecto-semilla hoja-semilla fruta-semilla
<i>Migraveramus lavocati</i>	Octodontoidea	170 g	elementos duros	fruta-semilla fruta-insecto insecto-semilla pasto-semilla
<i>Protosteiromys pattersoni</i>	Erethizontoidea, Erethizontidae	2370 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja
Octodontoidea indet.	Octodontoidea	NA	elementos duros	fruta-semilla insecto-semilla hoja-semilla
<i>Sallamys pascuali</i>	Octodontoidea	99 g	elementos duros	fruta-hoja fruta-semilla insecto-semilla
<i>Sallamys</i> sp.	Octodontoidea	49 g	elementos abrasivos	hoja
<i>Sallamys woodi</i>	Octodontoidea	110 g	elementos duros	fruta-semilla fruta-hoja

Varios taxones de Salla están representados por un número alto de especímenes (ver Apéndice 9.4). Esta abundancia permitió observar la variabilidad morfológica (Pérez et al. 2018; Boivin et al. 2019a), de tamaños (ver Cap. IX sección 9.3, Fig. 9.10) y de texturas de microdesgaste dentario (ver Tabla 9.20, Figs. 9.12 y 9.13).

Por la naturaleza misma del registro fósil, que puede representar la acumulación durante períodos prolongados de especímenes desplazados desde unos metros hasta kilómetros según el tipo de depósito, no sería posible apuntar a factores específicos para explicar la variabilidad observada en las texturas de microdesgaste de los taxones de Salla. Sin embargo, los análisis en las poblaciones de caviomorfos actuales confirman que tanto las variaciones estacionales a escala anual, como las variaciones en la cobertura vegetal o el gradiente de sequía *versus* humedad del ambiente (ver Cap. VII y Cap. VIII, sección 8.3) pueden resultar en variaciones de la dieta detectadas en las texturas de microdesgaste. De hecho, en los taxones de Salla se observan rangos de variación en las texturas de microdesgaste similares a los que se observan en especies actuales (ver Tabla 4.1). Esta variabilidad permite interpretar que las dietas de los caviomorfos del Oligoceno tardío de Salla estaban tan especializadas como las de la mayoría de los caviomorfos actuales (ver Cap. II, sección 2.2.3; Wilson et al. 2016).

Cuando se cruzan las estimaciones de dieta y las de masa corporal, se detecta una segregación ecológica parcial entre los taxones caviomorfos de Salla (Fig. 9.13 y Tabla 10.9). Los consumidores de elementos blandos de tamaños similares presentan texturas de microdesgaste distintas (*P. pattersoni* y *B. luribayensis*; Fig. 9.13). Al contrario, varios taxones que consumen elementos duros presentan masas corporales similares y estimaciones de dieta que se superponen (Fig. 9.13). Así, la segregación ecológica no aparece clara entre los taxones *S. pascuali* y *A. bolivianus*, y entre *S. pascuali* y *M. beatus* (Tabla 9.25; Fig. 9.13; Tabla 10.9). Esto puede ser el resultado de un compartimiento de uso de recursos que no se puede detectar con los análisis realizados (patrón de actividad, tipo de locomoción) como se pudo observar en el caso del Bosque atlántico del Serra do Mar (ver Cap. V, sección 5.2 y Cap. VI). La superposición observada también puede simplemente reflejar el consumo de elementos dietarios diferentes pero que comparten propiedades físicas similares (ver Cap. VIII).

Paleoecología y paleoambiente

Las reconstrucciones paleoambientales de Salla van desde un hábitat abierto (Shockey & Anaya 2008), semiárido (MacFadden 1990), hasta un hábitat cerrado y húmedo (Croft 2001). El conocimiento de la fauna de Salla, al día de hoy, tiende en dirección a una reconstrucción de un bosque abierto con lluvias estacionales marcadas (Billet et al. 2008). Además, por el contrario a lo que se observa en la Formación Chambira de la Amazonía peruana, donde no se registraba ningún cambio de altitud como consecuencia de la elevación de los Andes, se estimó que la localidad de Salla alcanzaba los 500m de altitud (MacFadden et al. 1994). Para los taxones de Salla, se estiman una variedad de dietas con un alto número de consumidores de elementos duros para los cuales las dietas parecen superponerse (Fig. 9.13; Tabla 10.9). El consumo de elementos duros puede corresponder tanto a partes variadas de frutos y semillas como al consumo de varios tipos de insectos (ver Cap. VIII). Esta alta riqueza específica asociada a una diversidad de dietas y a una superposición dentro de los consumidores de elementos duros podría corresponder a lo que se observa en la actualidad en el caso del Cerrado y del Bosque atlántico Alto Paraná (ver Cap. V, secciones 5.2 y 5.3). Las últimas reconstrucciones paleoambientales de Salla (Billet et al. 2008) se acercan a un ambiente similar al Cerrado (bosque abierto) o a una zona transicional entre Cerrado y Bosque atlántico.

Paleoecología y taxonomía

En Salla la diversidad de morfologías oclusales en los roedores permite reconocer a las cuatro superfamilias de caviomorfos vivientes. Así, los eretizontoideos están representados por *P. pattersoni*, los cavioides por *B. luribayensis*, y varios taxones representan tanto a los chinchilloideos como a los octodontoideos (Boivin et al. 2019a). Sin embargo, la diversidad de dietas que se observa asociada a esta diversidad morfológica no parece más marcada que la que se observa en localidades más antiguas, donde la diversidad morfológica es generalmente más baja.

Vale la pena mencionar que los tres taxones de chinchilloideos estudiados, *I. bolivianus*, *I. pretiosus* y *Eoviscaccia* sp., que presentan tamaños (alrededor de los 700–800 g; Tabla 10.9) y alturas de coronas similares (protohipsodontes o hipsodontes; Tabla 10.8), presentan texturas de microdesgaste que corresponden a dietas distintas, desde elementos más blandos en el caso de *I. pretiosus*, hasta elementos abrasivos,

característicos de lo que se observa en las categorías "hoja" y "pasto-hoja", en el caso de *Eoviscaccia* sp. En el caso de los octodontoideos, que representan también a los roedores más pequeños de Salla, las dietas estimadas parecen similares a las categorías dietarias que incluyen elementos duros en grandes proporciones, como "fruta-semilla", "insecto-semilla", "hoja-semilla" y "fruta-insecto" (ver Fig. 9.13; Tabla 10.9). Solo el espécimen de *Sallamys* sp., el más pequeño de la muestra, presenta texturas de microdesgaste más cercanas a las de la categoría "hoja", que representa una tendencia al consumo de elementos abrasivos (Tabla 10.9).

10.1.5. Patagonia - Oligoceno tardío

La información respecto a la taxonomía y a la morfología de los molares de los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.10. La información recopilada de los resultados presentados en el Capítulo IX respecto al tamaño y a los estudios de la textura del microdesgaste dentario en los taxones estudiados está resumida en la Tabla 10.11.

Los taxones de las localidades de Cabeza Blanca y La Flecha, en la Patagonia argentina, presentan una gran diversidad de morfologías y tamaños. La mayoría de los taxones estudiados son protohypsodontes o euhypsodontes (Tabla 10.10). Solo el octodontoideo *Deseadomys arambourgi* y el eretizontoideo *Protosteirromys medianus*, ambos proveniente de La Flecha, son braquiodontes. Además de esta tendencia a la hipsodoncia, las estimaciones de masa corporal indican que dentro de los fósiles estudiados no se observan taxones de pequeño tamaño. *Asteromys punctus* y *Eoviscaccia australis* tienen las masas estimadas más bajas (Tabla 10.11), seguidas por las dos especies de *Cephalomys*, de alrededor de los 400–500 g, *D. arambourgi* y *Scotamys antiquus*, de alrededor de los 700–800 g, y el más grande estudiado de Patagonia, *P. medianus*, con más de 4 kg.

Las texturas de microdesgaste dentario indican diferencias de dieta entre estos taxones (ver Tablas 9.31 y 9.32). Los roedores estudiados se reparten (Tabla 10.11) entre tendencia al consumo de elementos blandos, como en las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja" (*A. punctus* y *D. arambourgi*), de elementos abrasivos, como en las categorías "fruta-pasto" y "pasto-semilla" (*S. antiquus*), y de elementos duros, como en las categorías "hoja-semilla" (ambos taxones de *Cephalomys* y *P. medianus*) y "fruta-semilla" (*E. australis*). La textura de microdesgaste del único espécimen estudiado de

Tabla 10.10: Síntesis de los datos sistemáticos y de morfología dentaria de los taxones fósiles del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de la Patagonia argentina estudiados, siguiendo a Vucetich et al. (2015), Boivin et al. (2019a) y Busker & Dozo (2019).

Taxón	Localidad	Sistemática	Tipo de crecimiento dentario	Altura de la corona
<i>Asteromys punctus</i>	Cabeza Blanca	Cavioidea	mesodonte	intermedia
<i>Cephalomys arcidens</i>	Cabeza Blanca La Flecha	Cephalomyidae	protohipsodonte	alta
" <i>Cephalomys plexus</i> "	Cabeza Blanca	Cephalomyidae	protohipsodonte	alta
<i>Eoviscaccia australis</i>	Cabeza Blanca	Chinchilloidea	protohipsodonte	alta
<i>Deseadomys arambourgi</i>	La Flecha	Octodontoidea	braquiodonte	baja
<i>Protosteiromys medianus</i>	La Flecha	Erethizontidae	braquiodonte	baja
<i>Scotamys antiquus</i>	La Flecha	Chinchilloidea	euhipsodonte	alta

Tabla 10.11: Síntesis de los resultados de las estimaciones de masa corporal siguiendo la ecuación de Croft (2001) sobre el m1 y del análisis de la textura de microdesgaste dentario en los taxones fósiles de la Patagonia argentina (ver Cap. IX, sección 9.4).

Taxón	Sistemática	Tamaño estimado (m1)	Microdesgaste tendencias	Microdesgaste categorías posibles
<i>Asteromys punctus</i>	Cavioidea	287 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja
<i>Cephalomys arcidens</i>	Cephalomyidae	431 g	elementos duros	hoja-semilla
" <i>Cephalomys plexus</i> "	Cephalomyidae	503 g	elementos duros	hoja-semilla fruta-hoja
<i>Eoviscaccia australis</i>	Chinchilloidea	352 g*	elementos duros	hoja joven fruta-hoja fruta-semilla
<i>Deseadomys arambourgi</i>	Octodontoidea	809 g	elementos blandos	hoja joven fruta-hoja hoja-semilla fruta-semilla
<i>Protosteiromys medianus</i>	Erethizontidae	4110 g	elementos duros	hoja-semilla
<i>Scotamys antiquus</i>	Chinchilloidea	721 g	elementos abrasivos	fruta-pasto pasto-semilla hoja?

*a partir del primer molar superior

E. australis indica una dieta inesperada (en comparación con *Eoviscaccia* sp. de Salla), con tendencia al consumo de elementos duros, pero con similitudes con las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", de elementos más blandos (ver Fig. 9.16; Tabla 10.11). Por el contrario, el Erethizontidae *P. medianus* presenta texturas de microdesgaste dentario asociadas a una tendencia al consumo de elementos duros (ver Fig. 9.16; Tabla 10.11).

Dentro de los siete taxones estudiados en el Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de la Patagonia argentina, los análisis de la textura del microdesgaste dentario muestran el consumo de dietas con propiedades físicas distintas. Cuando se suman las diferencias de tamaño a la dieta estimada, la segregación ecológica entre los taxones aparece de forma clara (Tabla 10.11). Así, *A. punctus* se diferencia de los otros taxones tanto por su pequeño tamaño como por su dieta de elementos blandos (Tabla 10.11). Dentro de los taxones con tendencia al consumo de elementos duros las texturas de microdesgaste de las poblaciones de *Cephalomys arcidens* de La Flecha y Cabeza Blanca no presentan diferencias, y por lo que no indican el consumo de dietas distintas (ver Tabla 9.32). Una ligera diferencia se observa entre "*Cephalomys plexus*" y *C. arcidens* de la localidad de Cabeza Blanca (ver Tabla 9.32), lo que podría indicar una segregación en la explotación de los recursos dietarios entre estas dos especies simpátricas. La textura de microdesgaste de *E. australis* es muy distinta a la de los otros taxones estudiados (ver Fig. 9.16). El último taxón estimado como consumidor de elementos duros, *P. medianus*, se segrega claramente de todos los otros taxones por su mayor tamaño (Tabla 10.11). Finalmente, los dos taxones de tamaño mediano-grande (alrededor de 700–800 g), *D. arambourgi* y *S. antiquus*, presentan texturas de microdesgaste muy distintas, indicando dietas diferentes (ver Fig. 9.16; Tabla 10.11).

10.2 Comparación entre localidades del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense)

En comparación con las otras localidades deseadenses estudiadas, CTA-32 y CTA-61 por un lado y Salla por el otro, se observa una tendencia general a una mayor hipsodancia en Patagonia. Los sitios amazónicos (CTA-32 y CTA-61) presentan solamente un taxón claramente protohipsodonte (Tabla 10.6), la mayoría de los otros taxones siendo braquiodontes, mientras que la localidad de Salla cuenta con seis taxones protohipsodontes (Tabla 10.8). Al contrario, en las dos localidades patagónicas se

encuentran pocos taxones braquiodontes (Tabla 10.10) y la proporción de taxones hipsodontes se invierte (Pérez et al. 2018).

Como en otras localidades, la hipsodoncia no se asocia claramente al consumo de elementos abrasivos en Patagonia, excepto en el caso de *S. antiquus* (Tablas 10.10 y 10.11). Esto contradice la propuesta que vincula la hipsodoncia al consumo de pasto (Jacobs et al. 1999). Otra propuesta vincula la aparición de la hipsodoncia no a la dieta en sí misma, sino al aumento del volumen de elementos exógenos (cenizas volcánicas, arena, etc.) en los elementos consumidos, gracias a la aparición y expansión de ambientes más abiertos (Flynn et al. 2003; Strömberg et al. 2013; Dunn et al. 2015) y/o junto con fases intensas de volcanismo (p. ej., Strömberg et al. 2013). De hecho, el paleoambiente de la Patagonia se hizo más abierto durante el Oligoceno temprano, antes de volver a presentar ambientes más cerrados durante el Oligoceno tardío (Dunn et al. 2015). Estos cambios en la apertura del ambiente durante el Oligoceno podrían explicar la proporción alta de caviomorfos patagónicos hipsodontes durante el Deseadense.

Respecto a las masas corporales, los taxones patagónicos presentan masas estimadas similares a algunos taxones de Salla desde unos cientos de gramos hasta varios kilogramos (Tablas 10.9 y 10.11). A diferencia de Salla, no se registran taxones más pequeños, como por ejemplo *Sallamys* (Tabla 10.9), dentro de los taxones patagónicos estudiados (Tabla 10.11). Cuando se comparan las localidades patagónicas (Tabla 10.11) y de Salla (Tabla 10.9) con las localidades amazónicas (CTA-32 y CTA-61; Tabla 10.7), se observa que los tamaños estimados para los taxones amazónicos son más pequeños, incluso el más grande de ellos (siguiendo la ecuación de Croft (2001) basada en el M2, *Ucayalimys crassidens* con una masa estimada ligamente por debajo de 2kg en CTA-32, comparada con la de *Branisamys luribayensis* estimada en alrededor de 4kg en Salla, y la de *P. medianus*, de la Flecha, estimada en alrededor de 2.2kg).

Estas diferencias que se observan tanto en la hipsodoncia como en tamaños corporales entre las diferentes localidades deseadenses podrían ser explicadas por el gradiente latitudinal (latitudes bajas de Amazonía vs. latitudes altas de Patagonia), correspondiendo a distintos ambientes, y los eventos tectónicos de la orogenia andina (ver sección 10.3) que modificaron el impacto de los cambios globales de temperatura en las diferentes partes del continente. En este sentido, las variaciones hacia la presencia de ambientes abiertos, o más abiertos, en Salla (Billet et al. 2008) y en Patagonia (Dunn et al. 2015) parecen más importantes que las de las localidades amazónicas. Estas últimas registran los cambios de temperatura a través de la aparición de una

estacionalidad marcada, pero no asociada a un cambio drástico en la aparición de ambientes más abiertos (Antoine et al. 2016, 2021). Sin embargo, la ausencia de taxones más grandes en las localidades amazónicas y de taxones de tamaño más pequeño en Patagonia argentina podría también corresponder a un sesgo tafonómico, tal como fue mencionado previamente (ver Cap. 2, sección 2.3.2.2, Cap. 9, sección 9.4 y Cap. 10, sección 10.1).

10.3 Paleoecología, paleoambiente y diversidad taxonómica de los caviomorfos paleógenos

Los roedores caviomorfos son conocidos en América del Sur a partir de finales del Eoceno (Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2019a). Los estudios filogenéticos indican a los "fiomorfos" (i.e., Hystricognathi del Viejo Mundo) como grupo hermano de los caviomorfos y así con un origen desde África (Hoffstetter 1972; Lavocat 1974, 1976; Marivaux et al. 2002, 2004; Antoine et al. 2012; Marivaux & Boivin 2019 y las numerosas referencias allí citadas). A partir de su llegada al continente, se identificaron tres radiaciones *sensu* Boivin et al. (2019a; Fig. 10.2). La primera a fines del Eoceno medio, cerca de su aparición en el continente y que comprende la diferenciación de los primeros caviomorfos basales, la segunda desde el Eoceno tardío hasta el Oligoceno temprano durante la cual emergen las cuatro superfamilias, y la tercera, desde el fin del Oligoceno tardío hasta el Mioceno Temprano, que corresponde a las varias diversificaciones dentro de las diferentes superfamilias (p. ej., Boivin et al. 2019a).

Estas radiaciones se produjeron en un contexto de cambios importantes en las condiciones climáticas y paleoambientales a escala global. Se identificaron tres cambios mayores de temperaturas: (1) el óptimo climático del fin del Eoceno Medio ("*Middle Eocene Climatic Optimum*", abreviado OCEM en español), (2) el enfriamiento de la transición Eoceno/Oligoceno ("*Eocene/Oligocene Transition*", abreviado TEO en español) y (3) el enfriamiento del límite Oligoceno/Mioceno ("*Oligocene/Miocene Boundary*"; Zachos et al. 2001; Bohaty & Zachos 2003; Cramer et al. 2009). Sin embargo, es muy probable que estos cambios no afectaron de forma homogénea a las latitudes bajas, medias y altas.

- (1) El OCEM es un óptimo climático breve (500 Ka) que se registró ca. 40.5 Ma. Este evento de calentamiento representa una inversión abrupta de la

tendencia al enfriamiento que sucedió al óptimo climático del Eoceno temprano (Bohaty & Zachos 2003; Bohaty et al. 2009). El vínculo entre este evento y la radiación inicial de los caviomorfos basales propuesto por Boivin et al. (2019a) se discute más abajo (ver sección 10.3.1).

(2) El enfriamiento de la TEO fue un evento rápido (400 Ka) y marcado (Zachos et al. 2001, 2008). Los efectos de esta disminución de temperaturas se observaron en los ecosistemas terrestres y marinos, con recambios taxonómicos claramente identificados (p. ej., "Grande Coupure", Stehlin 1909; Prothero & Berggren 1992; Coxall & Pearson 2007; Zanazzi et al. 2007). En América del Sur, se observaron cambios de fauna y flora, tanto en latitudes bajas (Jaramillo et al. 2006, 2010) como en latitudes altas (Olivero et al. 1998; Flynn et al. 2003; Barreda & Palazzesi 2010) donde estos cambios se identificaron como "Bisagra Patagónica" (Goin et al. 2010, 2016). Más recientemente, Ercoli et al. (2019) detectaron la aparición convergente de la sciuriformia como una adquisición sincrónica en Pachyrukhinae y roedores sciuriformes durante la TEO. Esta importante innovación morfológica en ambos linajes fue relacionada con el consumo de alimentos duros y el enfriamiento del TEO. Es decir, Ercoli et al. (2019) sugirieron que este evento climático, además de estar vinculado con recambios de diversidad taxonómica, también impulsó cambios morfológicos en diversos linajes de mamíferos, como los notoungulados y los roedores sciuriformes.

(3) Durante el límite Oligoceno/Mioceno (23 Ma) se registró un enfriamiento rápido (200 Ka) y abrupto (Zachos et al. 2001). Este cambio ambiental fue vinculado con la tercera radiación de caviomorfos (Boivin et al. 2019). Además, el enfriamiento detectado durante este momento pudo haber actuado como disparador de las migraciones de caviomorfos hacia las más altas latitudes patagónicas (Vucetich et al. 2010).

A los cambios de temperatura registrados durante el Paleógeno, se suman las modificaciones a escala continental asociadas a las diferentes fases del levantamiento de los Andes (Fig. 10.2). De hecho, se registra actividad tectónica (Steinmann 1929; Jaillard & Soler 1996) a lo largo del Paleógeno. Estas fases tectónicas, quecha e inca

impactaron en la orogenia andina, desde Colombia hasta la Patagonia (Mora et al. 2010). Una de estas fases podría vincularse al primer (Eoceno medio a Eoceno tardío) o al tercer (Oligoceno tardío-Mioceno Temprano) evento de radiación de los caviomorfos (Boivin 2019; Boivin et al. 2019a; Fig. 10.2).

Los importantes cambios climático-ambientales durante el Paleógeno impactaron fuertemente en la fauna y flora de todo el continente. Algunos grupos sufrieron eventos de extinciones (p. ej., Xenungulata; Gelfo et al. 2008, Trigonostylopidae; Cifelli 1985, Polydolopidae; Chornogubsky 2021) mientras que los roedores caviomorfos prosperaron con varias radiaciones (p. ej., Boivin et al. 2019a). Los resultados obtenidos en este trabajo permiten estimar la paleoecología de estos roedores durante las primeras fases de su radiación. Así, a los datos taxonómicos/filogenéticos (p. ej., Boivin et al. 2019a) y paleoambientales (p. ej., Zachos et al. 2001, 2008) se suman datos paleoecológicos para identificar los mecanismos de estos eventos de radiación.

10.3.1 Caviomorfos basales

Los primeros roedores sudamericanos son registrados hacia fines del Eoceno en la Amazonía peruana (Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2017a, 2022). La radiación inicial del grupo podría asociarse a las primeras etapas de manifestación del OCEM (Boivin et al. 2019a). Sin embargo, estudios de interacción biótica (como competencia) entre caviomorfos con taxones pertenecientes a otros mamíferos o sobre la posible ocupación de nichos vacíos dejados vacantes por la extinción de otros linajes, o de nichos no ocupados por otros mamíferos no caviomorfos, no han sido realizados. La combinación de diferentes factores bióticos y abióticos posiblemente tuvo un rol en esta primera radiación, un tema que podría ser investigado en un futuro. Los taxones de esta primera radiación de caviomorfos son de tamaños pequeños (Tabla 10.2) y presentan morfologías relativamente similares entre sí (Antoine et al. 2012). Respecto a la dieta, varios taxones (cf. *Eoespina* sp., *Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys maquiensis*) presentan texturas de microdesgaste asociadas al consumo de elementos abrasivos, como lo que se observa en las categorías "fruta-pasto", "pasto-semilla" y "hoja" (Fig. 10.3). Se encuentran también taxones con dietas estimadas compuestas de elementos blandos que corresponden a las categorías "hoja joven" y "fruta-hoja", como *Eobranisamys javierpradoi*, y de elementos duros, incluyendo por ejemplo semillas e

insectos, como *Cachiyacuy contamanensis* y *Pozomys ucayalensis* (Fig. 10.3). Así, al contrario de lo que se formuló como hipótesis (ver Introducción, Hipótesis 1), los caviomorfos eocénicos ya presentan dietas muy distintas, no homogéneas, que representan cierta diversidad ecológica a pesar de no presentar una alta disparidad morfológica.

Los caviomorfos basales desde el final del Eoceno y del Oligoceno presentan morfologías y tamaños más diversos (Tablas 10.5 y 10.7). No se encuentran taxones con texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos abrasivos (Fig. 10.3), pero se encuentran consumidores de elementos blandos, por un lado (aff. *Tarapotomys* sp. y *Ucayalimys crassidens*) y de elementos duros variados, por el otro (*Tarapotomys subandinus*, *Tarapotomys mayoensis*, cf. *Tarapotomys* sp., *Shapajamys labocensis* y *Plesiosteiromys newelli*). Vale la pena mencionar que *S. labocensis* está en posición más cercana de los Erethizoncavioideos en reconstrucciones filogenéticas recientes (Marivaux et al. 2020), como el consumidor de elementos blandos *Palaeosteiromys amazonensis* (Fig. 10.3).

Dentro de estos caviomorfos basales no aparece una tendencia clara a un tipo de dieta en particular. De la misma manera, no se observa una asociación estricta entre cercanía taxonómica (dos especies del mismo género) o morfológica y similitud en la dieta.

Figura 10.2: (página siguiente) Representación sintética de las tendencias y categorías dietarias de los roedores caviomorfos actuales (según Cap. II) y fósiles (según Cap. IX; Tablas 10.2, 10.4, 10.7, 10.9 y 10.11) estudiados, ubicados en un contexto geológico (Hoorn et al. 2010), climático (variación global del $\delta^{18}O$; Zachos et al. 2001, 2008) y filogenético, modificado de Upham & Patterson (2015, fig. 3) para la topología de los actuales, y de Boivin et al. (2019a, fig. 9: AG1), para la topología de los fósiles (líneas continuas y barras de ocurrencia en negro). La posición de los taxones fósiles no incluidos en Boivin et al. (2019a, líneas punteadas y barras de ocurrencia en gris; ver Cap. II) sigue la clasificación de Vucetich (1989), Vucetich et al. (2015), Boivin et al. (2017a, b, 2018), Pérez et al. (2018) y Busker & Dozo (2019), tal como fue detallado en el Capítulo II, sección 2.3. Los tres eventos de radiaciones adaptativas (según Bovin et al. 2019a) están representados en barras verticales verdes. Abreviaciones: OCEM, óptimo climático del Eoceno medio; eTEO, enfriamiento de la transición Eoceno/Oligoceno; eLOM, enfriamiento del límite Oligoceno/Mioceno.

10.3.2 Cavioidea

Los representantes actuales de esta superfamilia son conocidos por tener ecologías variadas (ver Cap. II; Fig. 10.3). Por un lado, los Dasyproctidae, que son de tamaños medianos (de unos pocos kilogramos), presentan dietas con una tendencia al consumo de elementos duros ("fruta-semilla"), mientras que los Cuniculidae, más grandes (alrededor de 10–15 kg), consumen elementos blandos ("fruta-hoja"). Del otro lado, la mayoría de los Caviidae (Hydrochaerinae, Dolichotinae y Caviinae) consumen elementos abrasivos ("hoja", "pasto-semilla", "pasto-hoja" y "fruta-pasto") y presentan tamaños muy variados, desde menos de 1 kg (como los Caviinae y *Kerodon*), de varios kilogramos (como los Dolichotinae), hasta más de 50 kg en el caso de *Hydrochoerus*.

Los representantes más antiguos de Cavioidea estudiados en esta tesis son *Branisamys luribayensis* y *Asteromys bolivianus* del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de Salla, y *A. punctus*, del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) de la Patagonia argentina (Fig. 10.3). Vale la pena mencionar que la posición de *A. punctus* y *A. bolivianus* es discutida, en relación a su pertenencia a la familia Cephalomyidae o Caviidae (Boivin et al. 2019a; Busker et al. 2020; Rasia et al. 2021). Sin embargo, las estimaciones de dieta obtenidas para los tres taxones se acercan más al consumo de elementos blandos en el caso de *B. luribayensis* y *A. punctus*, y de elementos duros en el caso de *A. bolivianus* (Tablas 10.9 y 10.11; Fig. 10.3). No se detectaron texturas de microdesgaste reflejando un consumo importante de elementos abrasivos en Cavioidea fósiles del Oligoceno tardío (Tablas 10.9 y 10.11). Esto podría indicar que este rasgo ecológico predominante en los Caviidae actuales apareció más tarde en la evolución del grupo (p. ej., Pérez & Pol 2012; Candela & Bonini 2017). Es probable que la tendencia marcada al consumo de elementos abrasivos en los Caviidae fuese el resultado de la expansión de las plantas herbáceas que se observa en el continente desde el fin del Oligoceno y durante el Mioceno (Barreda & Palazzesi 2010).

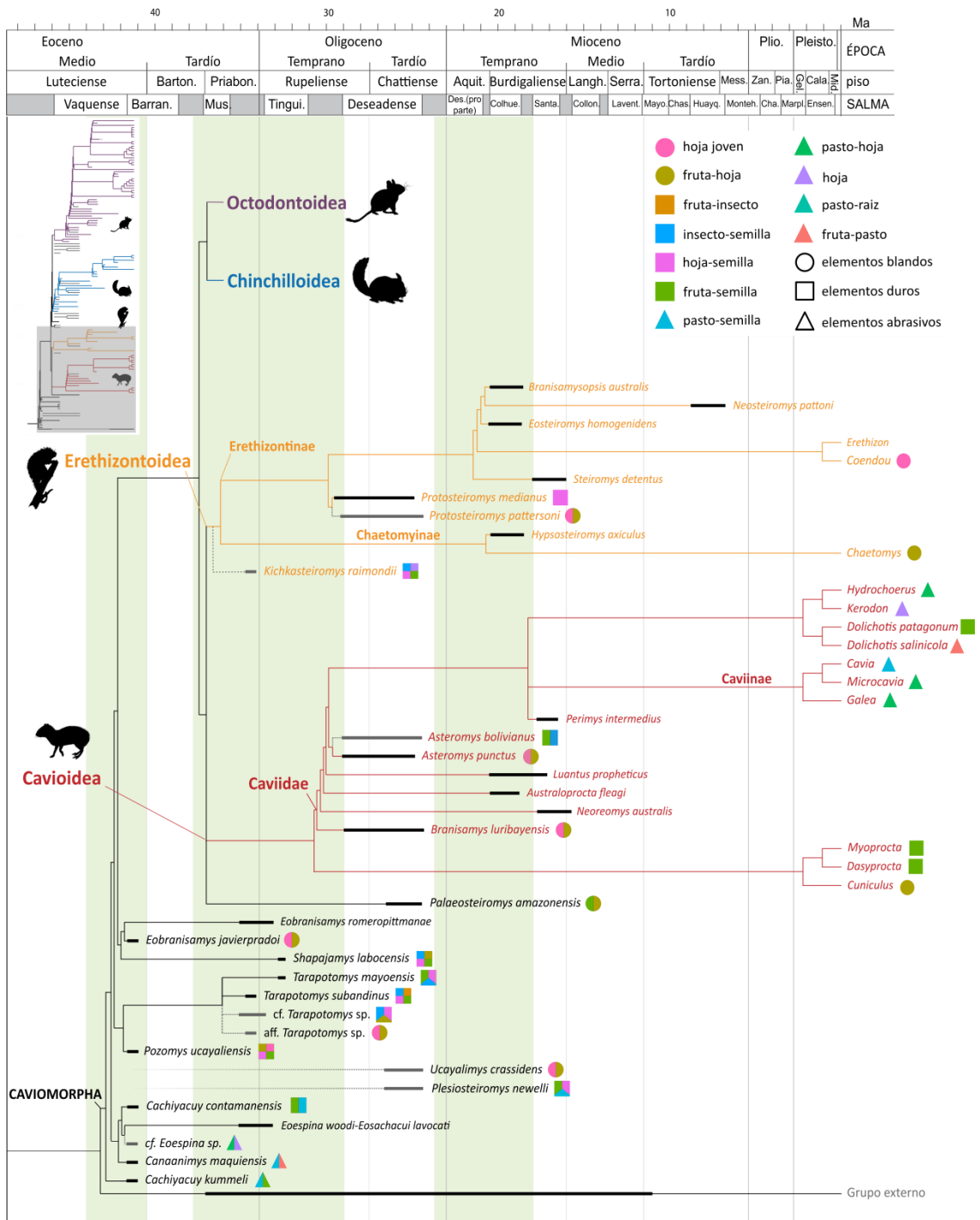


Figura 10.3: Enfoque desde la Figura 10.2 en los caviomorfos basales, Cavioidae y Erethizontoidea, siguiendo la misma leyenda que la Figura 10.2.

10.3.3 Erethizontoidea

Los Erethizontoidea tropicales actuales consumen elementos blandos (ver Cap. II; Fig. 10.3) de forma predominante ("hoja joven") y son de tamaños medianos, pesando desde un kilogramo hasta varios kilogramos (ver Cap. II).

Los taxones fósiles pertenecientes a esta superfamilia son pocos. El Erethizontoidea más antiguo es *Kichkasteiromys raimondii* del Eoceno tardío (ver Cap. II; Fig. 10.3). Es un taxón de pequeño tamaño (Tabla 10.4) con texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos duros (Tabla 10.4; Fig. 10.3) como frutos, semillas e insectos, pero también hojas, lo que parece corresponder a una dieta muy diversa y probablemente oportunista. Los otros dos eretizóntidos estudiados son *Protosteiromys pattersoni* y *P. medianus*, ambos del Oligoceno tardío (SALMA Deseadense) y de tamaño más grande (varios kilos; Tablas 10.9 y 10.11). *Protosteiromys pattersoni*, de Salla, presenta texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos blandos (Tabla 10.9, Fig. 10.3), como los eretizóntidos modernos, mientras que la dieta estimada de *P. medianus* de Patagonia se acerca a la de la categoría "hoja-semilla" dominada por elementos duros (Tabla 10.11; Fig. 10.3). Así, si bien el tamaño de los Erethizontoidea fósiles alcanza desde el Oligoceno al que se puede encontrar en la actualidad, la especialización al consumo de elementos blandos parece fijarse más tardíamente en la evolución del grupo. Nótese que el consumo de elementos abrasivos en eretizóntidos fue sugerido para algunos taxones registrados en el Mioceno tardío y Plioceno (Candela 2004; Ercoli et al. 2021). La especialización hacia el consumo de elementos blandos pudo haberse establecido durante el Mioceno o Plioceno, coexistiendo con eretizóntidos con dietas más abrasivas dependiendo del tipo de ambiente (Vezzosi & Kerber 2018), o originarse más tardíamente, como el único tipo de dieta, durante la historia evolutiva del linaje.

10.3.4 Octochinchilloi basales

Varios taxones se ubican basalmente a los Octodontoidea y Chinchilloidea (Fig. 10.4) y se identifican como Octochinchilloi (Boivin et al. 2019a). Así, aff. *Eosallamys* sp. de tamaño mediano (Tabla 10.7) y *Mayomys confluens* de tamaño pequeño (Tabla 10.5) presentan ambas texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos duros (Fig. 10.4).

10.3.5 Chinchilloidea

Los chinchilloideos actuales (ver Cap. II; Fig. 10.4) se reparten entre los Dinomyidae, de tamaño grande (varios kilogramos para *Dinomys*), que consumen elementos blandos ("fruta-hoja"), y los Chinchillidae, de tamaño mediano (*Chinchilla*) a grande (*Lagostomus*), que consumen elementos abrasivos ("pasto-hoja" y "pasto-semilla").

La superfamilia Chinchilloidea está representada en el Paleógeno por varios taxones que presentan una importante diversidad morfológica y de tamaños (Tablas 10.4, 10.7, 10.9 y 10.11). Vale la pena mencionar que la diversidad de tamaños que se observa en los Chinchilloidea paleógenos estudiados queda muy por debajo de la que se conoce en el Neógeno por este grupo. De hecho, algunos Dinomyidae y taxones como *Phoberomys* y *Josephoartigasia monesi* (el más grande) llegaron a tamaños gigantescos (cientos/miles de kilogramos; Sánchez-Villagra et al. 2003; Rinderknecht & Blanco 2008; Engelman 2022).

Su diversidad morfológica se asocia a texturas de microdesgaste que reflejan distintas dietas (Fig. 10.4). Al contrario de lo que se observa en los cavioides fósiles analizados, que no parecen consumir elementos abrasivos (Fig. 10.3), varios Chinchilloidea basales presentan texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos abrasivos (en su mayoría similares a las categorías "hoja" y "pasto-hoja"; Fig. 10.4; ver Rasia 2016 y Rasia et al. 2021 para el caso de *Eoviscacia*). Sin embargo, no se observa una tendencia marcada al consumo de elementos abrasivos en particular dentro del grupo del lapso estudiado, sino de dietas distintas entre los diferentes taxones estudiados (Fig. 10.4). Se observan incluso dietas distintas entre algunas poblaciones de un mismo taxón (p. ej., *Eoincamys parvus* y *Eoincamys valverdei*; Tabla 10.7, Fig. 10.1) en el contexto de la transición Eoceno/Oligoceno en la Amazonía peruana. Esto indica una alta plasticidad en el comportamiento dietario. Esta misma plasticidad en el uso de recursos alimentarios podría ser una ventaja adaptativa vinculada a la radiación evolutiva registrada por esta superfamilia a fines del Eoceno e inicios del Oligoceno (Boivin et al. 2019a). La ausencia de una tendencia marcada al consumo de elementos abrasivos entre los taxones estudiados del lapso Eoceno-Oligoceno indica también que, como en los Cavioides y Erethizontoidea, las asociaciones de una dieta particular a un grupo taxonómico (nivel genérico como familiar) en los Chinchilloidea actuales, abrasiva para el caso de los chinchillidos y blanda para el caso de *Dinomys*, se establece probablemente más tardíamente durante la

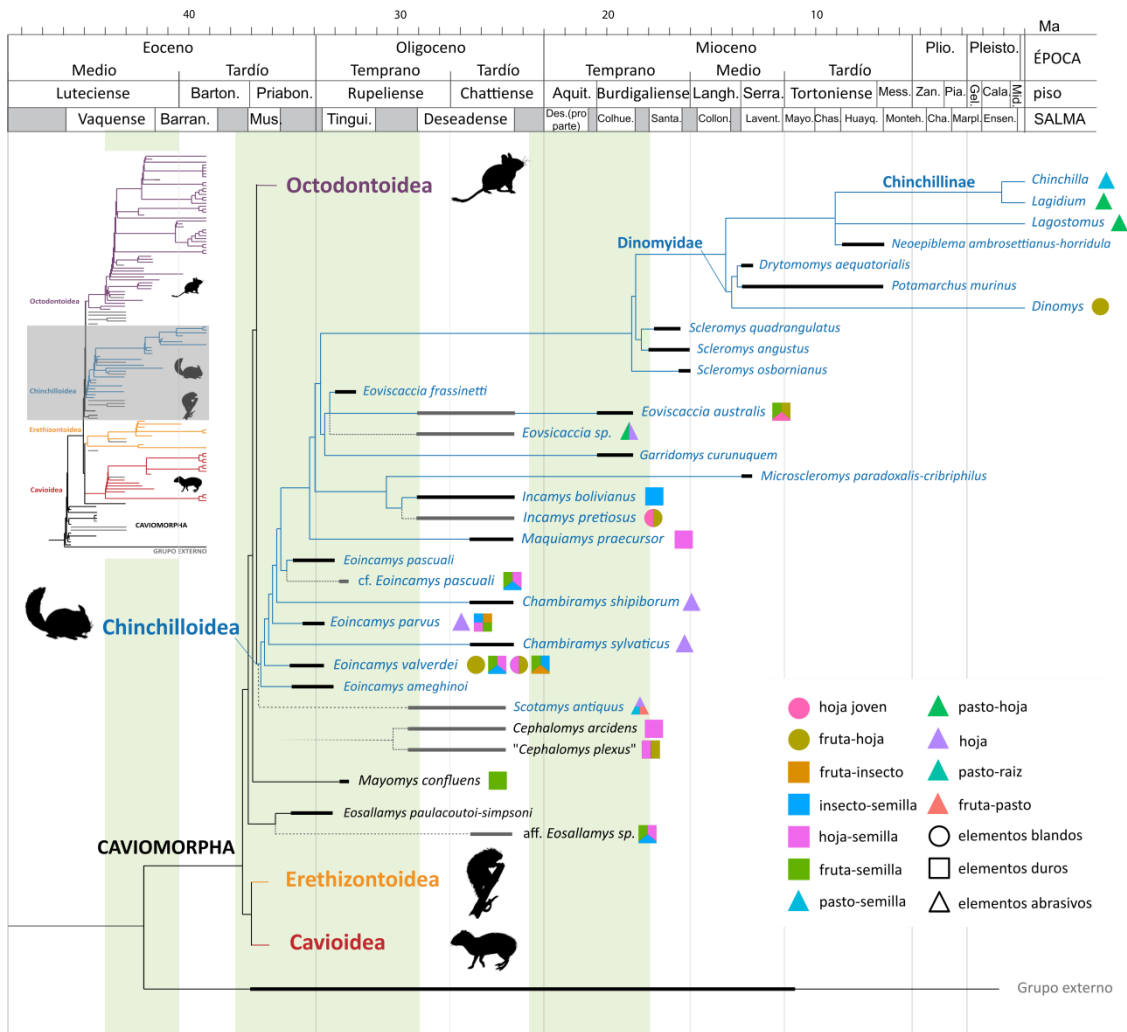


Figura 10.4: Enfoque desde la Figura 10.2 en los Octochinchilloidea basales y Chinchilloidea *sensu lato*, siguiendo la misma leyenda que la Figura 10.2.

historia evolutiva del grupo (p. ej., Nasif 2010; Candela et al. 2013; Rasia 2016; Rasia et al. 2021).

10.3.6 Los Cephalomyidae

Las especies *Cephalomys arcidens* y "*Cephalomys plexus*" (sinónimas según Busker 2013 y Busker et al. 2020) son representantes de la familia Cephalomyidae. Aunque la posición y la monofilia de esta familia son debatidas (ver Cap. II, sección 2.3.5), los análisis de Busker et al. (2020) reconocen a sus miembros como Chinchilloidea basales. Ambos taxones presentan texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos duros, particularmente similares a las de la categoría "hoja-semilla" (Fig. 10.4).

Se observa que el consumo de elementos duros (con variaciones dentro de esta tendencia) parece bastante generalizado dentro de los taxones basales y dentro de las superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea (Figs 10.2, 10.4 y 10.5).

10.3.7 Octodontoidea

Los Octodontoidea actuales representan una superfamilia extremadamente diversa, tanto según un criterio taxonómico y morfológico como ecológico, con una especialización marcada (p. ej., hábitos subterráneos en los Ctenomyidae) de algunas familias y subfamilias (ver Cap. II, sección 2.2.1.4). Respecto a la dieta, se observan distintas tendencias generales entre consumidores de variados elementos abrasivos en Ctenomyidae y Octodontidae, y consumidores de variados elementos duros en Echimyidae, con algunas excepciones en cada grupo (ver Cap. II, Tablas 2.2-2.5; Fig. 10.5). Sin embargo, los trabajos filogenéticos enfocados en Octodontoidea muestran que el establecimiento de las familias actuales ocurrió muy probablemente después del fin del Oligoceno y durante el Mioceno (Upham & Patterson 2012; Verzi et al. 2014, 2016; Arnal & Vucetich 2015). Así, los Octodontoidea fósiles paleógenos estudiados representan una diversificación basal dentro de la historia evolutiva del grupo (Arnal & Vucetich 2015; Boivin et al. 2019a).

La diversidad morfológica de los Octodontoidea parece encontrar un límite respecto al tamaño. A diferencia de los Chinchilloidea y los Cavioidea que alcanzan tamaños superiores a varios docenas de kilogramos (p. ej., Álvarez et al. 2017), los tamaños de los Octodontoidea, actuales como fósiles, no superan al de *Myocastor coypus* (ca. 5 kg; Álvarez et al. 2017) y los más grandes Capromyinae (Fabre et al. 2014). Además de compartir estos tamaños pequeños, los Octodontoidea comparten una característica morfológica en la microestructura del esmalte de los incisivos (Martin 1992, 1994; Vieytes et al. 2007; Vucetich et al. 2015b). Varios representantes fósiles del grupo presentan una microestructura del esmalte de los incisivos multiseriada, dicha de tipo 2-3 (transicional) o de tipo 3 (derivado; p. ej., Vucetich & Vieytes 2006; Boivin et al. 2019b; Marivaux et al. 2022). Esta tendencia a la complejización de la microestructura del esmalte en este grupo se observa desde el Oligoceno temprano y ocurrió probablemente varias veces dentro la historia evolutiva de los Octodontoidea (Vucetich & Vieytes 2006; Boivin et al. 2019b; Marivaux et al. 2022). Esta microestructura multiseriada compleja tiene una mejor eficacia biomecánica en reducir

la propagación de las grietas en las tres dimensiones (Martin 1992, 1994; Alloing-Segulier et al. 2019) que los subtipos 1 y 2, más simples, que presentan los Chinchilloidea, Cavioidea e Erethizontoidea (Martin 1994; Vieytes 2003; Marivaux et al. 2022). ¿Esta microestructura más resistente del esmalte en los incisivos representaría una ventaja selectiva que podría explicar el éxito indiscutible de los Octodontoidea y su abundancia?

El octodontoideo más antiguo, que también es el más pequeño (48 g, Tabla 10.4), es *Selvamys paulus*, del Oligoceno temprano de Tarapoto (Shapaja), que presenta texturas de microdesgaste dentario asociadas al consumo de elementos abrasivos, como por ejemplo hojas (Tabla 10.4; Fig. 10.5). Sin embargo, con la excepción de *S. paulus*, los octodontoideos estudiados son del Oligoceno tardío, de tamaños variados (Tablas 10.7, 10.9 y 10.11) y la mayoría de ellos presentan estimaciones de dieta con un consumo de elementos duros (cuadrados; Fig. 10.5). Vale la pena mencionar que si estos taxones comparten similitudes con los consumidores de la categoría "fruta-semilla", también difieren entre sí. Por un lado, *Sallamys pascuali*, *Sallamys woodi* y *Lapazomys hartenbergeri* parecen incluir también elementos blandos (similitud con la categoría "fruta-hoja"; Tablas 10.7, 10.9 y 10.11; Fig. 10.5). Por otro lado, *Migraveramus beatus*, *Migraveramus lavocati*, *Loretomys minutus* y el Octodontoidea indeterminado de Salla, parecen incluir insectos o elementos más abrasivos a su dieta (Tablas 10.7, 10.9 y 10.11; Fig. 10.5). Dentro de los otros Octodontoidea fósiles estudiados, la dieta estimada del Adelphominae indeterminado del Oligoceno tardío de Contamana corresponde al consumo de elementos abrasivos y las dietas de *Deseadomys arambourgi* y *Deseadomys* cf. *arambourgi* corresponden al consumo de elementos blandos (Tablas 10.7 y 10.11; Fig. 10.5). En suma, entre los octodontoideos estudiados, la mayoría de ellos habría consumido elementos duros. Una tendencia hacia el consumo de elementos abrasivos se habría desarrollado más tardíamente en las familias modernas, los Ctenomyidae y Octodontidae (p. ej., Verzi et al. 2014, 2016; Vucetich et al. 2015b).

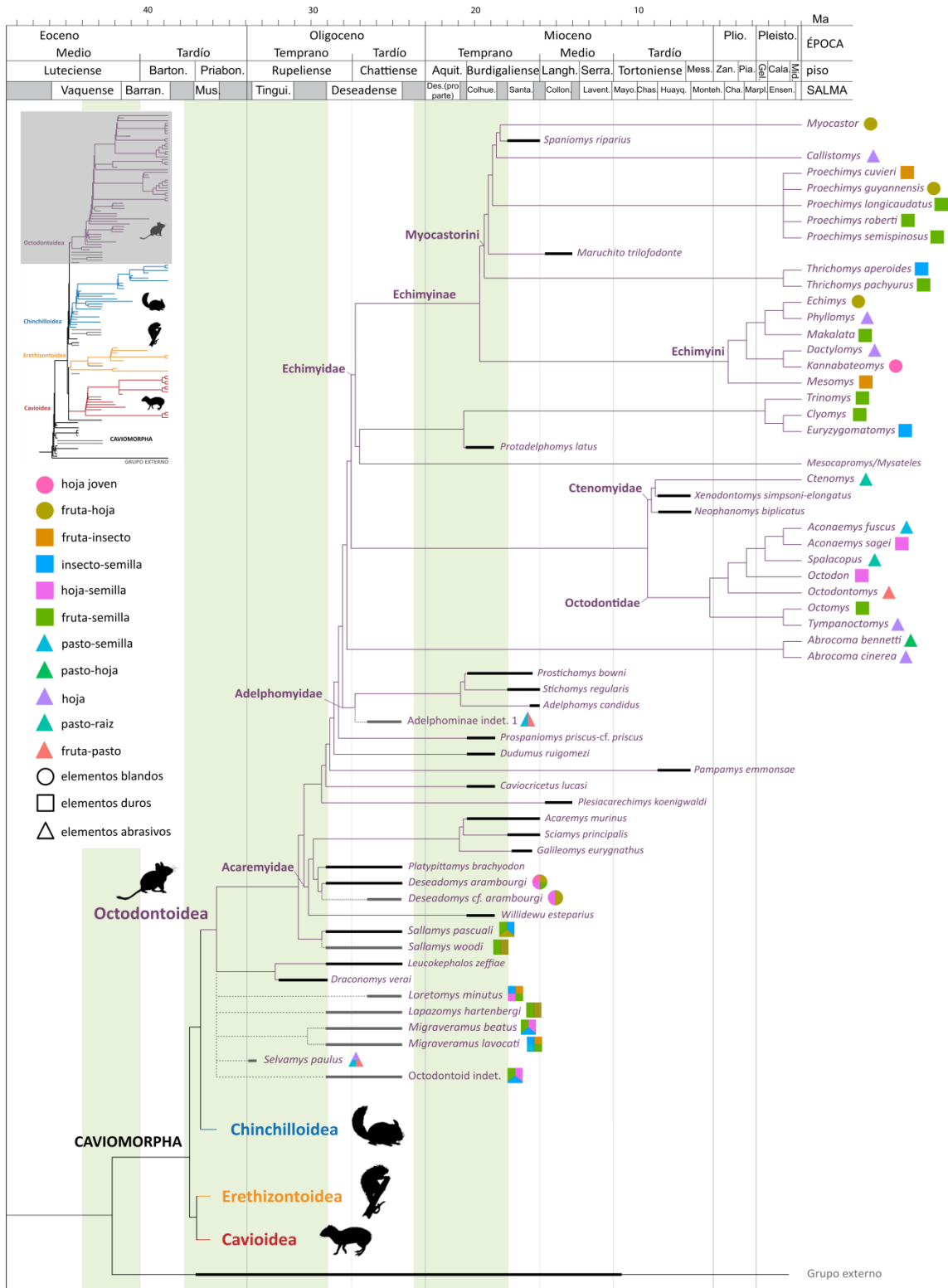


Figura 10.5: Enfoque desde la Figura 10.2 en los Octodontoidea sensu lato, siguiendo la misma leyenda que la Figura 10.2.

Capítulo XI: Conclusiones y perspectivas

11.1 Conclusiones

Los roedores caviomorfos son un grupo muy diversificado que presenta morfologías muy diversas, vive en variados tipos de cubierta vegetal y ambientes y desarrolla diferentes estrategias respecto al uso de los recursos alimentarios (ver Cap. II, sección 2.2.1). La historia evolutiva de los caviomorfos es compleja y, si bien el grupo es estudiado desde hace más de un siglo (p. ej., Ameghino 1889; Scott 1905; Rovereto 1914; Kraglievich 1934; Wood & Patterson 1959; Pascual 1967; Hoffstetter 1968; Patterson & Wood 1982; Vucetich et al. 1993, 1999, 2015b), una nueva oportunidad en su estudio se reavivó con el descubrimiento de varias localidades amazónicas antiguas (Frailey & Campbell 2004; Antoine et al. 2012). Así, en los últimos 20 años, el conocimiento acerca de la llegada, al menos desde el Eoceno tardío (35-40 Ma), y la diversificación de los roedores caviomorfos en el continente suramericano aumentó considerablemente. Al día de hoy, se identifican varios eventos de radiación en la historia evolutiva del grupo, dentro de cuales tres ocurren en el Paleógeno (p. ej., Boivin et al. 2019a y ver referencias allí citadas).

En este contexto, este trabajo de tesis doctoral propuso como objetivo general sumar datos paleoecológicos a los datos taxonómicos y filogenéticos respecto de la historia evolutiva paleógena de los caviomorfos, a fin de incrementar la comprensión del rol de los factores ecológicos en las radiaciones adaptativas del grupo (ver Cap. I, sección 1.2). Dentro de los diversos rasgos ecológicos, la dieta de un individuo está relacionada a los recursos disponibles y es también un parámetro de restricción física a la selección y a la evolución de la morfología dentaria (estructura y topografía). Así, el estudio de este factor ecológico permite una mejor caracterización del rol de los factores ecológicos durante una radiación adaptativa. Para cumplir con el objetivo general, se eligió una metodología de estimación de la dieta que se apoya en el análisis de las facetas de desgaste oclusal de los dientes, incluso de dientes aislados: el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA; ver Cap. 3, sección 3.2). Este enfoque es independiente de la morfología y se vincula al uso de los dientes en la masticación de los elementos de la dieta, y es capaz de detectar diferencias sutiles de la dieta.

Como una de las conclusiones de este trabajo de tesis doctoral, se confirma que el DMTA en los roedores caviomorfos detecta las diferencias entre las distintas categorías dietarias, incluso entre dietas que comparten elementos en común (ver Caps. IV y VII). Se confirman también varias ideas previamente exploradas en otros grupos de mamíferos respecto del establecimiento de un modelo actual en DMTA: la interpretación de las texturas de microdesgaste debe ser hecha a nivel específico o a nivel de la categoría dietaria (Merceron et al. 2018a-b; ver Cap. VIII, sección 8.1), y la señal detectada está más influenciada por elementos endógenos a la dieta que exógenos a ésta (Burgman et al. 2016; ver Cap. VIII, sección 8.2). Dentro de los parámetros analizados, la complejidad (Asfc) y el volumen de relleno de la textura (Tfv) son los que detectan las mayores diferencias (ver Cap. IV).

El estudio de comunidades de caviomorfos actuales a diferentes escalas destaca que la dieta y las texturas de microdesgaste dentario varían según las condiciones medioambientales y el tipo de vegetación (ver Caps. V-VII). Así, las diferencias detectadas entre las categorías dietarias son más marcadas cuando la disponibilidad de recursos es alta, y menos marcadas cuando la vegetación es más homogénea (p. ej., "pasto-hoja", "pasto-semilla" y "pasto-raíz" no se diferencian en la Pampa Húmeda; ver Cap. V).

La exploración de las texturas de microdesgaste dentario en los taxones actuales también muestra que diferentes recursos alimentarios pueden dejar las mismas texturas de microdesgaste dentario si comparten propiedades físicas similares (es decir, que la ausencia de diferencia entre texturas de microdesgaste no es sinónimo de dietas similares; ver Cap. VIII, sección 8.1).

Por último, se identificaron varias fuentes de variación, tanto biológica como debida a la metodología y al protocolo, que pueden ser exploradas en el futuro (ver Cap. VIII, sección 8.3).

En este contexto, el DMTA puede ser utilizado tanto para explorar e incrementar el conocimiento de la dieta de las especies actuales de caviomorfos con un nivel de detalle que dependerá de la muestra analizada (ver Caps. IV-VII), como para estimar la dieta de los taxones fósiles. En este último caso, la dieta pudo ser estimada al menos dentro de las grandes tendencias de las propiedades físicas de la dieta (elementos blandos, duros y abrasivos; ver Cap. VIII, sección 8.4).

El análisis de los especímenes fósiles, aplicando el protocolo de estudio definido y el modelo de interpretación desarrollado en caviomorfos actuales, permite estimar la dieta de los taxones de caviomorfos fósiles del lapso Eoceno-Oligoceno tardío (ver Caps. IX y X). Con estas estimaciones de dieta, este trabajo de tesis pudo corroborar las diferentes hipótesis planteadas (ver Cap. I, sección 1.3).

Como una de las hipótesis de esta tesis, se planteó que la importante diversidad taxonómica y disparidad morfológica de las especies deseádenses (Oligoceno tardío) es el reflejo de la existencia de una gran variedad de nichos ecológicos (**H1**). El análisis de las localidades oligocénicas de Salla, Cabeza Blanca y La Flecha no rechaza esta hipótesis ya que se detectaron diferencias marcadas de texturas de microdesgaste dentario entre las diferentes especies de Salla (ver Cap. IX, Tabla 9.25). Sin embargo, esta hipótesis plantea también que la baja diversidad taxonómica y disparidad morfológica de las comunidades eocénicas refleja la existencia de pocos nichos ecológicos. El análisis de las localidades eocénicas de Contamana (CTA-27 y CTA-29) y Tarapoto (TAR-20) en la Amazonía peruana permitió identificar diferencias entre las texturas de microdesgaste dentario de varios taxones (p. ej., entre *Eobranisamys javierpradoi* y los otros taxones de Contamana; ver Cap. IX, Tabla 9.4). Así, se estimó la presencia de consumidores de elementos blandos (*E. javierpradoi*), duros (*Cachiyacuy contamanensis* y *Pozomys ucayaliensis*) y abrasivos (*Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys maquiensis*, cf. *Eoespina* sp. y el *Caviomorpha* indet.) en Contamana (ver Cap. IX, Fig. 9.3 y Cap. X, sección 10.1, Tabla 10.2), y de consumidores de elementos blandos (*Eoincamys valverdei*) y duros (cf. *Tarapotomys* sp.) en Tarapoto (ver Cap. IX, Fig. 9.9 y Cap. X, sección 10.1, Tabla 10.4). Estos resultados indican la existencia de una gran variedad de nichos ecológicos ya desde el Eoceno tardío, a pesar de que la diversidad taxonómica y la disparidad morfológica son más bajas que lo que se observa en las especies deseádenses (ver Cap. X, sección 10.1). Así, se rechaza claramente esta parte de la primera hipótesis (**H1**).

La segunda hipótesis planteada propone, por un lado, que al menos dos radiaciones adaptativas fueron detectadas durante la historia paleógena de los caviomorfos. Nuestros resultados permiten identificar una gran variación ecológica vinculada a las dos primeras diversificaciones de caviomorfos durante el Paleógeno. Por lo tanto, se sugiere la existencia de al menos dos radiaciones adaptativas durante las primeras etapas de evolución del grupo, de modo que esta parte de la H2 no se rechaza. Por otro lado, esta hipótesis plantea que la repartición de nichos ecológicos entre las

cuatro superfamilias se estableció a partir del Oligoceno (**H2**). Al observar las estimaciones de dieta de los diferentes taxones fósiles, no aparece que la repartición de los nichos ecológicos dentro de las localidades paleógenas refleje lo que se observa en la actualidad entre Octodontoidea, Chinchilloidea, Cavioidea y Erethizontoidea. Los resultados obtenidos en los diferentes niveles de Tarapoto (Eoceno tardío-Oligoceno temprano) muestran una variabilidad dentro una misma especie entre distintos niveles (*Eoincamys valverdei* entre TAR-20, TAR-21 y TAR-22, y *Eoincamys parvus* entre TAR-21 y TAR-22). Esta variabilidad indica mayor capacidad de adaptación (plasticidad) en lugar de una relación fija entre taxonomía y ecología (ver Cap. X, Fig. 10.1). Es decir que se observan variaciones de dieta que no se asocian a diferencias taxonómicas (variación intraespecífica) o a similitudes taxonómicas (diferentes dietas dentro del mismo género, o dentro de una misma familia, etc.). Esta observación a escala local (Tarapoto) se confirma cuando las estimaciones de dieta se visualizan en un contexto filogenético. Incluso en la localidad deseadense de Salla, donde se identifican representantes de las cuatro superfamilias actuales y una gran disparidad de tamaños, se estiman dietas distintas (elementos blandos, duros y abrasivos) para las especies dentro de una misma superfamilia (p. ej., Chinchilloidea; ver Cap. X, Tabla 10.9). No se observa una tendencia particular hacia el consumo de elementos abrasivos como en los Chinchillidae actuales y tampoco hacia el consumo de elementos blandos, como en el género actual *Dinomys* (ver Cap. X, Fig. 10.4). Para cada superfamilia, se observa una variedad de dietas y no una tendencia marcada, lo que indicaría que la repartición de nichos ecológicos entre las cuatro superfamilias no se estableció en el Oligoceno tardío, sino más tardíamente (ver Cap. X, sección 10.3, Figs. 10.3, 10.4, 10.5). Por lo tanto, se rechaza la segunda hipótesis (**H2**).

A diferencia de las dos hipótesis anteriores, la última hipótesis, la cual plantea que la composición y estructuración ecológica de las comunidades de caviomorfos durante el Paleógeno estuvo fuertemente influenciada por cambios ambientales, particularmente por la crisis del límite Eoceno/Oligoceno (**H3**), no se rechaza. Un buen ejemplo para discutir esta hipótesis es el de Tarapoto/Shapaja, donde los distintos niveles (TAR-01, TAR-13, TAR-20, TAR-21 y TAR-22) registran un recambio taxonómico en los roedores (TAR-20, TAR-21 y TAR-22 *versus* TAR01; ver Cap. II, sección 2.3.3, Fig. 2.3). El análisis de las texturas de microdesgaste dentario de los diferentes especímenes de los niveles mencionados parece asociar el recambio taxonómico a una homogeneización de la dieta. El estudio de DMTA detecta dietas

diversas antes de la transición Eoceno/Oligoceno (TEO) y dietas similares luego de la TEO, principalmente compuestas de elementos duros, las cuales podrían corresponder a un comportamiento esencialmente generalista (Cap. X, sección 10.1, Fig. 10.1). Esta estructura diversa de la comunidad de caviomorfos de Tarapoto respecto al uso de recursos alimentarios fue probablemente una respuesta a una presión de selección generada por los cambios ambientales (aparición de una vegetación correspondiendo a ambientes más abiertos, más secos) asociados a los cambios climáticos (enfriamiento a la escala global traducido por una aridificación a la escala continental) marcados de la TEO (ver Cap. X, sección 10.3, Fig. 10.2).

11.2 Perspectivas

Debate en curso: edades de las localidades amazónicas paleógenas

El estudio de las localidades y fósiles paleógenos raramente permite llegar a certezas. Así, existe un debate actual y activo respecto a las edades de varias localidades (ver Cap. II, sección 2.3). En particular, el trabajo de Campbell y colaboradores (2021) propone una revisión de las dataciones previamente establecidas para todas las faunas locales (Santa Rosa) y secciones paleógenas (Contamana, Shapaja, Balsayacu, Juanjui) de la Amazonía peruana. Basándose sobre una datación radiométrica (datación U/Pb de circon, según el método de “edad máximo de deposición” o *Maximum Depositional Age*) de Santa Rosa a ~29 Ma (31.1-27.2 Ma), los autores utilizaron un método de reconstrucción filogenética y datación mediante un enfoque Bayesiano (*Bayesian tip-dating*; Ronquist et al. 2012; Drummond & Stadler 2016), para estimar secundariamente las edades de las especies de roedores encontradas en los otros sitios (Barido-Sottani et al. 2022) de la Amazonía peruana (Campbell et al. 2021; Tabla 1). Este enfoque bayesiano consideró tanto las edades de los taxones fósiles (*tips*) como las tasas de evolución de los caracteres morfológicos.

Siguiendo estas nuevas estimaciones, la localidad CTA-27 sería tal vez de edad Oligoceno temprano, en lugar del Eoceno medio-tardío, las localidades CTA-32 y CTA-61, descritas como sincronas previamente (Antoine et al. 2016), corresponderían al lapso Oligoceno tardío-Mioceno temprano, y Tarapoto, sin distinción entre los diferentes niveles sucesivos de la sección, sería del Oligoceno temprano a tardío

(Campbell et al. 2021). Estos resultados significarían que, en realidad, no existe ningún registro eocénico de roedores caviomorfos (aunque todas las inferencias filogenéticas de la radiación inicial de los caviomorfos se sitúan en el Eoceno [Bartoniense y Priaboniense]; Boivin et al. 2019a; Campbell et al. 2021). Vale la pena mencionar que se están realizando nuevos análisis de datación radiométrica en las localidades de la base de la sección de Contamana (Ar/Ar sobre biotitas y feldespatos en el nivel tobáceo CTA-67; Antoine et al. 2016), que deberían revisar la edad inicialmente propuesta (Eoceno medio-tardío; Antoine et al. 2012, 2016), al tiempo que aportarán pruebas adicionales para una edad Eoceno tardío de las localidades mencionadas (P.-O. Antoine y P. Munch, comm. pers.).

Los contextos estratigráficos y temporales de los roedores fósiles de la Amazonía peruana, analizados en este trabajo de tesis, se basan en varios trabajos de campo describiendo las localidades y secciones en cuestión (Antoine et al. 2012, 2016, 2021). Sin embargo, si los resultados obtenidos tras el análisis de la textura de los microdesgastes dentarios y las estimaciones de masa corporal en los caviomorfos paleógenos de las localidades mencionadas tuvieran que ser interpretados en el contexto de las edades propuestas por Campbell y colaboradores (2021), las conclusiones no serían muy diferentes de lo que fue detallado más arriba (ver Cap. XI, sección 11.1). De hecho, lo más importante al momento de interpretar las estimaciones paleoecológicas no son las dataciones en sí, sino las sucesiones y el orden en que se suceden las localidades.

El único caso en el que el trabajo de interpretación cambiaría es en relación a las localidades de la sección de Tarapoto. Se discutió en este trabajo (ver Cap. X, sección 10.1.2) acerca del impacto de la transición Eoceno/Oligoceno en la composición y ecología de las comunidades de roedores de Tarapoto. Si estas localidades fuesen más recientes que lo que fue previamente estudiado (aunque los análisis quimioestratigráficos no apoyan una edad más reciente; Antoine et al. 2021), entonces, el cambio taxonómico y ecológico que se observa claramente entre TAR-13/22 y TAR-01 no sería el resultado del efecto de cambios globales (enfriamiento) del TEO, sino el efecto de otros cambios ambientales, posiblemente restringido a la escala local o de movimientos tectónicos debido a la fase quechua de la formación de los Andes (ver Fig. 10.2).

Al considerar las propuestas de edades de Campbell y colaboradores (2021), las conclusiones de este trabajo no cambiarían: (H1) a pesar de una baja diversidad

morfológica, las especies de la localidad más antigua de CTA-27 muestran una diversidad ecológica clara; (H2) la repartición de los nichos ecológicos entre los representantes de las superfamilias actuales no parece establecerse de forma clara en sus representantes paleógenos; y (H3) los cambios ambientales, globales como locales, influyen en la ecología de los roedores caviomorfos paleógenos lo que confirma una relación estrecha entre los cambios ambientales y la dinámica de las radiaciones que se conoce en este grupo muy diverso.

Metodológicas: el microdesgaste dentario

Este trabajo de tesis representa un paso exploratorio. Por primera vez, la textura de los microdesgastes dentarios de varias especies de roedores caviomorfos fue analizada. El objetivo fue definir un modelo vinculando la textura del microdesgaste dentario con la dieta con el fin de mejorar el conocimiento de la paleoecología de los caviomorfos fósiles y el efecto de los factores ecológicos en la historia evolutiva temprana del grupo.

Como este trabajo es pionero en DMTA aplicado a caviomorfos, el protocolo de estudio es tentativo, inspirándose en trabajos de otros grupos de mamíferos y limitado por la disponibilidad de los materiales, los datos asociados con cada espécimen disponible y el acceso limitado a los equipamientos especializados requeridos. Además, este trabajo de tesis doctoral no está enfocado en la exploración metodológica, ya que el método DMTA es aquí utilizado como una herramienta para alcanzar el objetivo de este estudio. En este contexto, varios puntos de interés surgieron a lo largo de este trabajo.

(1) Tamaño de la superficie de esmalte estudiada

Un tema que no es específico del estudio de los microdesgastes dentarios en los caviomorfos, sino del estudio en cualquier grupo con dientes pequeños o estrechas superficies de esmalte gastadas por abrasión, es el tamaño de la superficie de esmalte estudiada (50 x 50 μm en este trabajo). Cuanto más pequeña es esta superficie, más aumenta la variabilidad intra-taxón (Ramdarshan et al. 2017; Merceron et al. 2018a). Varios autores propusieron estrategias para compensar la imposibilidad de obtener grandes superficies de estudio, como por ejemplo escanear varias pequeñas superficies a lo largo de la misma capa de esmalte gastado (Calandra et al. 2016a; Francisco et al. 2018). Sin embargo, escanear varias superficies vecinas, con superposición en parte o

no, a lo largo del esmalte genera otras preguntas. De hecho, desplazar el cuadrado de estudio de, por ejemplo 150 μm , en un diente de un pequeño caviomorfo, que mide 2 mm de ancho, significa desplazar este cuadrado de estudio en las crestas de forma significativa (p. ej., pasar de la parte lingual del protocono a la parte anterior), mientras que el mismo desplazamiento en un diente de un caviomorfo de tamaño medio a grande no tendrá esta consecuencia.

Esta variación en el protocolo de estudio no fue explorada durante este trabajo, pero representa un eje interesante para reducir el impacto de la variación intra-específica que puede ser un obstáculo para la interpretación de la textura de los microdesgastes dentarios.

(2) Variaciones del protocolo de adquisición de las superficies

Los protocolos de estudio de la textura del microdesgaste todavía siguen evolucionando intensamente. Por ejemplo, Böhm et al. (2019) describieron un protocolo con tres etapas de limpieza. La primera con agua, la segunda con etanol y la tercera con acetona, en lugar del protocolo establecido en este trabajo basado en una sola limpieza con acetona o etanol según disponibilidad, seguido por un primer molde de silicona para eliminar las últimas partículas o últimos productos no deseados (ver Cap. III). Otro trabajo exploró el nivel de semejanza entre la superficie del diente estudiada y un calco en resina en el contexto del estudio de las texturas de microdesgaste, mostrando que existe una pérdida de datos entre el original y la copia de resina (Mihlbachler et al. 2019).

En este trabajo, se usaron ambos moldes de silicona directamente y réplicas de resina de muy alta resolución. Para superar a los límites del protocolo, se podría controlar el efecto de estas variaciones en los caviomorfos, haciendo réplicas de resina a partir de moldes, escaneando ambos para una misma muestra de especímenes y comparando estadísticamente si se detectan diferencias en los parámetros descriptores de la textura del microdesgaste dentario.

(3) Explorar la otra faceta del DMTA

En este trabajo se aplicaron los parámetros del método SSFA (complejidad, anisotropía, volumen de relleno de la textura y heterogeneidad de la complejidad) para describir las texturas de microdesgaste dentario, pero estos no son los únicos que existen para obtener descriptores a estudiar (ver Cap. III, sección 3.2.2). Desde hace varios años, el

método 3DST (análisis de la textura de la superficie en tres dimensiones, "*three-dimensional surface texture analysis*"; Schulz et al. 2010) que calcula al menos 44 parámetros industriales siguiendo las normas ISO 25178 (descriptores de rugosidad) e ISO 12781 (descriptores de planicidad; *International Organization for Standardization*, 2012), coexiste con el método SSFA. En algunos escasos trabajos, los dos métodos se combinan para aumentar todavía más el número de parámetros estudiados (Winkler et al. 2019b).

Se podría aplicar el método 3DST de cálculo de parámetros a las superficies escaneadas y estudiadas en este trabajo para explorar si otros parámetros permiten detectar diferencias en las texturas de microdesgaste dentario en los caviomorfos y si estas diferencias reflejan diferencias dietarias. Los protocolos estadísticos asociados al 3DST son complejos, ya que pasan por varias etapas de selección de los parámetros antes de llegar a etapas de comparación entre grupos (especies o categorías dietarias, u otros tipos de criterios de agrupación). Además, los parámetros obtenidos son generalmente difíciles de interpretar en sí mismos ya que no tienen significado biológico y no son específicos al estudio del microdesgaste dentario (Calandra & Merceron 2016). Sin embargo, la combinación de estos parámetros 3DST con los del método SSFA tendría el potencial de mejorar la capacidad del modelo actual para detectar diferencias entre tipos de dieta.

(4) Experimentos en condiciones controladas

Para mejorar la comprensión de los microdesgastes, existe la necesidad de asociar estudios sobre faunas silvestres, como en este trabajo de tesis, con estudios experimentales que permitan un control sobre los alimentos consumidos como fue hecho en otros grupos (p. ej., en las ovejas; Ramdarshan et al. 2016). Así se podría comprobar con más precisión la homogeneidad de la señal de microdesgaste a lo largo de las hileras dentarias, entre dientes inferiores y superiores (Winkler et al. 2021) y según la parte del diente estudiada, por ejemplo.

Algunos estudios experimentales (con especímenes de criadero y dieta controlada) fueron publicados recientemente incluyendo roedores como sujetos de estudio. Winkler et al. (2019a, 2020a) probaron el efecto de la concentración en fitolitos en la alimentación y del estado del pasto (seco *versus* húmedo; 2019a), así como de los abrasivos exógenos (2020a) en las texturas de microdesgaste de cuises domésticos

(*Cavia porcellus*). Böhm et al. (2019) exploraron el efecto del transporte post-mortem sobre dientes de roedores (no caviomorfos) y otros taxones. Sin embargo, esta dirección experimental en el estudio de los microdesgastes dentarios de los roedores es muy novedosa. Además, estos dos equipos de trabajo (el de Winkler y el de Böhm) aplican el 3DST, una variante del DMTA, para un total de 44 parámetros (ver p. ej., Winkler et al. 2019a), que no son directamente comparables con los parámetros del método SSFA utilizados en este trabajo (ver Cap. III, sección 3.2.2). Así, para poder comparar los resultados de este trabajo en los caviomorfos silvestres con los resultados obtenidos en condiciones controladas, estos deberían ser obtenidos siguiendo el método SSFA y, preferiblemente, a partir del mismo profilómetro (Arman et al. 2016).

La diversidad morfológica de los caviomorfos es tal que sería necesario que este tipo de estudios realizados en *Cavia porcellus* sean replicados sobre otros taxones (p. ej., *Myocastor*, *Octodon* y *Chinchilla* ya que son caviomorfos que se crían sin demasiada dificultad) que representarían parte de la diversidad taxonómica, morfológica y ecológica de los caviomorfos.

Metodológicas: ir más allá del microdesgaste dentario

Un eje que parece de interés es explorar el vínculo entre microdesgaste y masticación. De hecho, muchas veces, el estudio del microdesgaste dentario se separa del estudio de la morfología del aparato masticatorio. Sin embargo, se admite que distintos tipos de masticación cambian las interpretaciones respecto a las texturas de microdesgaste dentario (p. ej., ungulados *versus* primates *versus* roedores). Así, estudiar con más detalle los modelos de estudio desde la anatomía hasta el microdesgaste, incluyendo las características del proceso masticatorio (dirección, fuerza de mordida, etc.), permitiría incrementar de forma exponencial la comprensión de la formación del microdesgaste y del uso de los dientes en la función de alimentación.

La gran diversidad morfológica del cráneo y aparato masticatorio de los caviomorfos se conoce desde hace años, pero quedó muy poco explorada en detalle y raramente cuantificada. Cuando lo fue, se exploraron unas especies en particular (p. ej. *Chinchilla*, Wood & White 1950; Woods 1972; Capromyidae, Woods & Howland 1979) y muy pocos trabajos incluyeron datos mecánicos (p. ej., fuerza de mordida, potencialidad muscular, observación y descripción de los movimientos *in vivo*). En estos últimos años, varios trabajos sobre la anatomía esquelética y muscular del aparato

masticatorio de los caviomorfos actuales fueron publicados (Hautier et al. 2011, 2012; Álvarez & Arnal 2015; Álvarez & Pérez 2019). Las tecnologías de CT-scan (tejido blando/músculo yodado) dieron un nuevo aliento a este tipo de estudios, permitiendo otro tipo de exploración que complementa las disecciones musculares tradicionales. Además, se incluyeron datos sobre las direcciones de masticación (Álvarez et al. 2013) que estaban poco descritas antes o que carecían del detalle que requiere una comparación con un método como el DMTA. Consecuentemente, los nuevos datos y nuevas descripciones anatómicas y funcionales abren las puertas al análisis del efecto de la morfología en la formación de los microdesgastes.

Aunque los caviomorfos son estudiados desde hace muchos años, tanto en la naturaleza como en criaderos, muy poco se conoce sobre su ecología detallada o las variaciones morfológicas asociadas a su ecología. Por ejemplo, Martin et al. (2019) mostraron la plasticidad del crecimiento del esmalte de *C. porcellus* en respuesta a un desgaste más importante de la dentina. Este mecanismo se detectó después de solo tres semanas de experimento. Por lo tanto, puede ser relevante explorar también el microdesgaste durante las diferentes etapas ontogénicas, a lo largo de la vida, ya que el desgaste dental modifica el relieve de la superficie oclusal y, por lo tanto, puede cambiar el patrón de masticación, lo que podría afectar la señal de microdesgaste.

Este tipo de resultados muestra que existe una necesidad de estudios inclusivos: desde el cráneo hasta el detalle de la textura del microdesgaste del diente, pasando por la musculatura, el mesodesgaste, la morfología oclusal y del diente en su totalidad, la microestructura del esmalte y teniendo en cuenta datos ecológicos asociados a los especímenes (silvestres o, más factible, de criadero) para entender y formalizar la sinergia entre todos estos elementos. De hecho, identificar los mecanismos de variación en la actualidad es un paso necesario para interpretar las variaciones en los fósiles con una dimensión adaptativa.

Sin embargo, uno debe admitir que este tipo de abordajes integradores representa una inversión enorme tanto en tiempo como financiero, ya que implica la necesidad de colaboración con varios especialistas, diversos equipamientos dedicados a estos tipos de estudios (tanto del análisis de microdesgaste como del estudio en detalle de los movimientos masticatorios) y un espacio físico considerable, que son difíciles de alcanzar.

Temáticas: valorizar los datos paleoecológicos obtenidos

Para ir más allá de lo que este trabajo de tesis hizo respecto a la interpretación de los datos de paleoecológicos dietarios en un contexto filogenético, se pueden aplicar métodos de análisis de la evolución de los caracteres. Estos análisis permiten, por ejemplo, reconstruir estados ancestrales de un carácter (aquí, la dieta), hacer inferencias respecto a sus tasas evolutivas y determinar si existen saltos evolutivos.

Estos métodos forman parte de los métodos filogenéticos comparativos que siguen los mismos criterios que los aplicados para reconstruir las relaciones filogenéticas: máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana (Garamszegi 2014). Para el análisis de rasgos de historia de vida (como ecología o tamaño) o de caracteres morfológicos y genéticos, se aplican los dos últimos (máxima verosimilitud e inferencia bayesiana). Para realizar estos análisis se pueden usar el programa BAMM (inferencia bayesiana) o varios paquetes en R (inferencia bayesiana, "BAMMtools", Rabosky et al. 2014; máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, "phytools", Revell 2012).

A partir de los resultados obtenidos, se puede comparar la evolución de un carácter o de rasgo de historia de vida entre dos grupos, la evolución de varios caracteres en un mismo grupo, o comprobar cómo un carácter influencia a otro, etc. (ver Maestri et al. 2017 como un ejemplo del uso de estos métodos en roedores Sigmodontinae). Sin duda, aplicar estos métodos a los roedores caviomorfos (p. ej., Álvarez et al. 2017 en la evolución de la masa corporal) teniendo en cuenta los resultados obtenidos en este trabajo de tesis incrementaría significativamente la comprensión de la evolución del grupo.

Temáticas: más, siempre más caviomorfos

Este trabajo de tesis exploró y comprobó que el análisis de la textura de microdesgaste es una herramienta que puede ser utilizada en dientes fósiles, incluso en materiales muy fragmentados y antiguos. Sin embargo, este trabajo también mostró la importancia de estudiar taxones fósiles representados por tantos dientes como sea posible para, al final del proceso de análisis de textura de microdesgaste, tener un número de especímenes que permita la aplicación de análisis estadísticos robustos y poderosos. Es necesario, al menos, obtener una muestra que pueda representar la dieta "media" de un taxón, sin que

la estimación obtenida este demasiado influenciada por los valores extremos que pueden ocurrir, como productos de la variación natural de la dieta a lo largo de la vida de un individuo.

Así, un eje sería seguir explorando la diversidad paleógena, particularmente las localidades (p. ej., La Cantera y Scarritt Pocket en la Patagonia argentina, Vucetich et al. 2010, 2014; o Santa Rosa en Amazonía peruana; Frailey & Campbell 2004; Arnal et al. 2019a, 2022) y taxones que no pudieron ser incluidos a este trabajo, tanto porque los especímenes están en instituciones que no pudieron ser visitadas en el transcurso del doctorado o porque las localidades fueron descubiertas y publicadas en estos últimos años (p. ej., Balsayacu en Amazonía peruana, Boivin et al. 2022).

Otro eje de perspectiva que se abre al final de este trabajo es aplicar los mismos tipos de análisis a localidades bien documentadas más recientes: del Mioceno (p. ej., Formación Santa Cruz y de la Formación Sarmiento en la Patagonia argentina, Arnal et al. 2014, 2019b; La Venta en Colombia, Walton 1990; Tarapoto en Amazonía peruana, Boivin et al. 2021) para explorar todavía más las radiaciones evolutivas del grupo y determinar si la ecología, y en particular la dieta, fue un factor determinante en el establecimiento de las familias modernas de caviomorfos; o del Plioceno y Pleistoceno (p. ej., Vucetich & Verzi 1995; Kerber et al. 2011; Rasia & Candela 2017), para hacer comparaciones más finas entre las faunas y los ambientes actuales y determinar si los cambios más recientes en la historia paleogeográfica y ambiental del continente impactaron de manera significativa en la ecología de los roedores caviomorfos.

Dentro de las especies de caviomorfos neógenos, el caso de los Dinomyidae y Neopiblemidae (p. ej., *Josephoartigasia monesi*, Rinderknecht & Blanco 2008; el género *Phoberomys*, Sánchez-Villagra et al. 2003) sería particularmente interesante de explorar con el DMTA. Los resultados de un análisis de texturas de microdesgaste dentario podrían informar sobre el tipo de dieta asociada a los grandes tamaños alcanzados en estos grupos y se podría estimar si la dieta fue un factor involucrado en la extinción de estas formas gigantes.

Otro caso interesante que no fue tratado en este trabajo de tesis doctoral es el de los caviomorfos actuales y extintos del Caribe. Así, un análisis de las texturas de microdesgaste dentario de los Capromyinae actuales y de los caviomorfos fósiles del Caribe, en particular de los famosos y emblemáticos "Heptaxodontidae" (el gigante *Amblyrhiza* y sus taxones afines *Elasmodontomys*, *Quemisia* y *Clidomys*; p. ej., Vélez-

Juarbe et al. 2014; Marivaux et al. 2020) podría incrementar el conocimiento acerca de la llegada y evolución insular de los caviomorfos en el Caribe.

Temáticas: volver a las raíces

Finalmente, en lugar de desplazarse en el tiempo, se podría explorar con métodos similares a los roedores del grupo hermano de los caviomorfos: los "fiororfos" africanos (es decir, ratas de las cañas, puercoespines del Viejo Mundo, ratas topo y rata damán). Los "fiororfos" del Paleógeno presentan morfologías muy parecidas a los caviomorfos paleógenos. También se podría estimar la dieta de los histricognatos basales, en general, de África y de Asia (ver Marivaux & Boivin 2019 para una lista de los histricognatos basales). Las localidades africanas del Fayum en Egipto, de Nementcha/ Bir El Ater en Argelia, Dakhla en Marruecos (Sahara Atlántico), Dur At Talah en Libia y del Djebel Kébar en Túnez (ver referencias para cada localidad en Marivaux & Boivin 2019), que documentan el intervalo Eoceno tardío-Oligoceno temprano (incluso la transición Eoceno/Oligoceno), registran numerosos especímenes de roedores histricognatos que podrían ser estudiados. En Asia, la localidad del Bugti Hills (Paali) en Pakistán documenta el Oligoceno temprano y alberga los "Baluchimyinae" que son histricognatos basales (ver Marivaux & Boivin 2019). Aplicar el DMTA a estas comunidades de roedores permitiría aportar datos paleoecológicos a los debates acerca del origen y dispersión de los roedores histricognatos durante la primera parte del Paleógeno.

Referencias

- Ab'Saber, A. N. (1983). O domínio dos cerrados: Introdução ao conhecimento. *Revista do Serviço Público*, 111, 41–55.
- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–42.
- Ackermans, N. L. (2019). Exploring tooth wear in experimentally fed caprids: A validation of dietary reconstruction proxies. Tesis doctoral, Universität Zürich.
- Ackermans, N. L., Winkler, D. E., Martin, L. F., Kaiser, T. M., Clauss, M., & Hatt, J. M. (2020). Dust and grit matter: abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *Journal of Experimental Biology*, 223(3), jeb220442.
- Ackermans, N. L., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Martin, L. F., Hatt, J. M., & Clauss, M. (2021). Dental wear proxy correlation in a long-term feeding experiment on sheep (*Ovis aries*). *Journal of the Royal Society Interface*, 18(180), 20210139.
- Adler, G. H. (1995). Fruit and seed exploitation by Central American spiny rats, *Proechimys semispinosus*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30(4), 237–244.
- Adler, G. H. (2000). Tropical tree diversity, forest structure and the demography of a frugivorous rodent, the spiny rat (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Zoology*, 250(1), 57–74.
- Adler, G. H. (2011). Spacing patterns and social mating systems of the echimyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 31–38.
- Adler, G. H., & Kestell, D. W. (1998). Fates of Neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica*, 30(4), 677–681.
- Adler, G. H., Carvajal, A., Davis-Foust, S. L., & Dittel, J. W. (2012). Habitat associations of opossums and rodents in a lowland forest in French Guiana. *Mammalian Biology*, 77(2), 84–89.
- Adnet, S., Salas-Gismondi, R., & Antoine, P.-O. (2014). Comparisons of dental morphology in river stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) with new fossils from the middle Eocene of Peruvian Amazonia rekindle debate on their evolution. *Naturwissenschaften*, 101(1), 33–45.
- Ahlfeld, F., & Branisa, L. (1960). *Geología de Bolivia*. Instituto Boliviano del Petróleo, La Paz.
- Alho, C. J. R. (1982). Brazilian rodents: their habitats and habits. En: M. A. Mares & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America* (pp. 143–166). Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications No. 6, Linesville, Pennsylvania.

Alho, C. J. R., & Vieira, L. M. (1997). Fish and wildlife resources in the Pantanal wetlands of Brazil and potential disturbances from the release of environmental contaminants. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16(1), 71–74.

Alloing-Séguier, L., Marivaux, L., Barczi, J. F., Lihoreau, F., & Martinand-Mari, C. (2019). Relationships between enamel prism decussation and organization of the ameloblast layer in rodent incisors. *The Anatomical Record*, 302(7), 1195–1209.

Altuna, C. A., Bacigalupe, L. D., & Corte, S. (1998). Food-handling and feces reingestion in *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae). *Acta Theriologica*, 43(4), 433–437.

Álvarez, A., & Arnal, M. (2015). First approach to the paleobiology of extinct *Prospaniomys* (Rodentia, Hystricognathi, Octodontoidea) through head muscle reconstruction and the study of craniomandibular shape variation. *Journal of Mammalian Evolution*, 22(4), 519–533.

Álvarez, A., & Pérez, M. E. (2019). Deep changes in masticatory patterns and masseteric musculature configurations accompanied the eco-morphological evolution of cavioid rodents (Hystricognathi, Caviomorpha). *Mammalian Biology*, 96(1), 53–60.

Álvarez, A., Arévalo, R. L. M., & Verzi, D. H. (2017). Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(4), 907–922.

Álvarez, A., Perez, S. I., & Verzi, D. H. (2011). Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(4), 828–837.

Álvarez, A., Perez, S. I., & Verzi, D. H. (2013). Ecological and phylogenetic dimensions of cranial shape diversification in South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, 110(4), 898–913.

Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de ciencias de Córdoba*, 6, 1–1027.

Ameghino, F. (1894). Sur les oiseaux fossiles de Patagonie et la faune mammalogique des couches à Pyrotherium. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15, 501–660.

Ameghino, F. (1897). Les mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxieme contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18, 405–521.

Ameghino, F. (1906). Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie 3*, 15, 1–658.

Anders, U., von Koenigswald, W., Ruf, I., & Smith, B. H. (2011). Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift*, 85(3), 321–339.

- Anderson, S. (1997). Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 231, 1–652.
- Andrade-Lima, D. A. (1957). Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Boletim do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco*, 2, 1–44.
- Andrade-Lima, D. A. (1981). The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, 4, 149–153.
- Antoine P.-O., Abello M. A., Adnet S., Altamirano Sierra A. J., Baby P., Billet G., Boivin M., Calderón Y., Candela A., Chabain J., Corfu F., Croft D. A., Ganerød M., Jaramillo C., Klaus S., Marivaux L., Navarrete R. E., Orliac M. J., Parra F., Pérez M. E., Pujos F., Rage J.-C., Ravel A., Robinet C., Roddaz M., Tejada-Lara J. V., Vélez-Juarbe J., Wesselingh F. P., & Salas-Gismondi R. (2016). A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Perú. *Gondwana Research*, 31, 30–59.
- Antoine, P.-O., Marivaux, L., Croft, D. A., Billet, G., Ganerød, M., Jaramillo, C., Martin, T., Orliac, M. J., Tejada, J., Altamirano, A. J., Duranthon, F., Fanjat, G., Rouse, S., & Salas-Gismondi, R. (2012). Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 1319–1326.
- Antoine, P.-O., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Ganerød, M., & Marivaux, L. (2017). Western Amazonia as a hotspot of mammalian biodiversity throughout the Cenozoic. *Journal of Mammalian Evolution*, 24(1), 5–17.
- Antoine, P.-O., Yans J., Aliaga Castillo A., Stutz N., Abello M. A., Adnet S., Andriolli Custódio M., Benites-Palomino A., Billet G., Boivin M., Herrera F., Jaramillo C., Martínez C., Moreno F., Navarrete R. E., Negri F. R., Parra F., Pujos F., Rage J.-C., Ribeiro A. M., Robinet C., Roddaz M., Tejada-Lara J. V., Varas-Malca R., Ventura Santos R., Salas-Gismondi R., & Marivaux L. (2021). Biotic community and landscape changes around the Eocene–Oligocene transition at Shapaja, Peruvian Amazonia: Regional or global drivers? *Global and Planetary Change*, 202, 103512.
- Archer, D., & Sanson, G. (2002). Form and function of the selenodont molar in southern African ruminants in relation to their feeding habits. *Journal of Zoology*, 257(1), 13–26.
- Arman, S. D., Prowse, T. A. A., Couzens, A. M. C., Ungar, P. S., & Prideaux, G. J. (2019). Incorporating intraspecific variation into dental microwear texture analysis. *Journal of the Royal Society Interface*, 16(153), 20180957.
- Arman, S. D., Ungar, P. S., Brown, C. A., DeSantis, L. R. G., Schmidt, C., & Prideaux, G. J. (2016). Minimizing inter-microscope variability in dental microwear texture analysis. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(2), 024007.
- Armond, A. D., & Chagas, E. P. (1990). Alguns aspectos da biologia do ouriço-cacheiro (*Sphiggurus villosus*). En Resumos: 27th Congresso Brasileiro de Zoologia, 224. Londrina: Sociedade Brasileira de Zoologia.

- Arnal, M. (2011). *Sistemática, filogenia e historia evolutiva de roedores Octodontoidea (Caviomorpha, Hystricognathi) del Oligoceno tardío-Mioceno medio vinculados al origen de la familia Octodontidae* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).
- Arnal, M., & Vucetich, M. G. (2015). Main radiation events in Pan-Octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(3), 587–606.
- Arnal, M., Kramarz, A. G., Vucetich, M. G., & Vieytes, E. C. (2014). A new early Miocene octodontoid rodent (Hystricognathi, Caviomorpha) from Patagonia (Argentina) and a reassessment of the early evolution of Octodontoidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2), 397–406.
- Arnal, M., Kramarz, A. G., Vucetich, M. G., Frailey, C. D., & Campbell, K. E. Jr. (2019a). New Palaeogene caviomorphs (Rodentia, Hystricognathi) from Santa Rosa, Perú: systematics, biochronology, biogeography and early evolutionary trends. *Papers in Palaeontology*, 6(2), 193–216.
- Arnal, M., Pérez, M. E., & Deschamps, C. M. (2019b). Revision of the Miocene caviomorph rodents from the río Santa Cruz (Argentinean Patagonia).
- Arnal, M., Pérez, M. E., Tejada Medina, L. M., & Campbell Jr, K. E. (2022). The high taxonomic diversity of the Palaeogene hystricognath rodents (Caviomorpha) from Santa Rosa (Peru, South America) framed within a new geochronological context. *Historical Biology*, 34(12), 2350-2373.
- Arzate-Vázquez, I., Chanona-Pérez, J., Rodríguez-Castro, G. A., Fuerte-Hernández, A., Méndez-Méndez, J. V., & Gutiérrez-López, G. F. (2015). Indentation technique: Overview and applications in food science. *Food nanoscience and nanotechnology*, 81–98.
- Assemat, A., Boivin, M., Marivaux, L., Pujos, F., Benites-Palomino, A., Salas-Gismondi, R., Tejada-Lara, J. V., Varas-Malca, R. M., Negri, F. R., Ribeiro, A. M., & Antoine, P.-O. (2019). Restes inédits de rongeurs caviomorphes du Paléogène de la région de Juanjui (Amazonie péruvienne): systématique, implications macro-évolutives et biostratigraphiques. *Geodiversitas*, 41(1), 699–730.
- Azorit, C., Tellado, S., Oya, A., & Moro, J. (2012). Seasonal and specific diet variations in sympatric red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Animal Production Science*, 52(8), 720–727.
- Azurduy, H. (2005). Una nueva especie fósil de *Ctenomys* (Rodentia) y breve panorama paleontológico del género en Bolivia. *Kempffiana*, 1, 29–39.
- Baker, G., Jones, L. H. P., & Wardrop, I. D. (1959). Cause of wear in sheep's teeth. *Nature*, 184, 1583–1584.
- Barido-Sottani, J., Żyła, D., & Heath, T. A. (2022). Estimating the age of poorly dated fossil specimens and deposits using total-evidence approach and the fossilized birth-death process. *Systematic Biology*, syac073.

- Barquez, R. M., Díaz, M. M., & Ojeda, R. A. (2006). *Mamíferos de Argentina. Sistemática y Distribución*. Editorial SAREM, Mendoza.
- Barreda, V., & Palazzesi, L. (2010). Vegetation during the Eocene-Miocene interval in central Patagonia: a context of mammal evolution. En: R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich & R. F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 375–382). Cambridge University Press, Cambridge.
- Barthelmeß, E. L. (2016). Family Erethizontidae. En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 372–397). Lynx Edicions, Barcelona.
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5, F1000 Faculty Rev-1554.
- Bauer, B., Dittami, J., & Huber, S. (2009). Effects of nutritional quality during early development on body weight and reproductive maturation of guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*). *General and comparative endocrinology*, 161(3), 384–389.
- Begall, S., & Gallardo, M. H. (2000). *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology*, 251(1), 53–60.
- Belmaker, M. (2018). Dental microwear of small mammals as a high resolution paleohabitat proxy: opportunities and challenges. *Journal of Archaeological Sciences: Reports*, 18, 824–838.
- Belmaker, M., & Ungar, P. S. (2010). Micromammal microwear texture analysis—preliminary results and applications for paleoecological study. En: Abstracts of the Paleoanthropology Society 2010 Meeting. *PaleoAnthropology*, A2.
- Bergallo, H. G. (1994). Ecology of a small mammal community in an Atlantic Forest area in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29(4), 197–217.
- Bergallo, H. G. (1995). Comparative life-history characteristics of two species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil. *Mammalia*, 59(1), 51–64.
- Bergallo, H. G., & W. E. Magnusson. (1999). Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 472–486.
- Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Tellado Ruiz, M. S., & Merceron, G. (2017). Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix*, 28(2), 222–230.
- Berlioz, E., Kostopoulos, D. S., Blondel, C., & Merceron, G. (2018). Feeding ecology of *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the early Pleistocene. *Comptes rendus Palevol*, 17(4–5), 320–332.

- Bernal, N. (2016a). *Cavia aperea*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T86257782A22189256. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T86257782A22189256.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bernal, N. (2016b). *Dolichotis salinicola*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6786A22190451. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6786A22190451.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bernal, N. (2016c). *Lagidium viscacia*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T11148A22190789. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T11148A22190789.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bernal, N., & Vivar, E. (2016). *Abrocoma cinerea*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T42657A22182672. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T42657A22182672.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bertolino, S., Perrone, A., & Gola, L. (2005). Effectiveness of coypu control in small Italian wetland areas. *Wildlife Society Bulletin*, 33(2), 714–720.
- Bertrand, O. C., Flynn, J. J., Croft, D. A., & Wyss, A. R. (2012). Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the early Oligocene Tinguiririca fauna (Chile). *American Museum Novitates*, 2012(3750), 1–36.
- Bertrand, O. C., Schillaci, M. A., & Silcox, M. T. (2015). Cranial dimensions as estimators of body mass and locomotor habits in extant and fossil rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(1), e1014905.
- Bezerra, A. M. R., Bonvicino, C. R., Patton, J. L., Pardiñas, U. F. J., & D'Elía, G. (2015). Genus *Clyomys* Thomas, 1916. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 935–937). University of Chicago Press, Chicago.
- Bidau, C. J. (2006). Familia Ctenomyidae. En: R. M. Barquez, M. M. Díaz & R. A. Ojeda (Eds.), *Mamíferos de Argentina: Sistemática y Distribución* (pp. 212–231). Editorial Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina.
- Bidau, C. J. (2015). Family Ctenomyidae Lesson, 1842. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America* (pp. 818–877). University of Chicago Press, Chicago.
- Bidau, C. J. (2019). *Ctenomys magellanicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019, e.T5812A22193726. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T5812A22193726.en>. Descargada el 01 de abril de 2019.
- Bignon-Lau, O., Catz, N., Berlioz, E., Veiberg, V., Strand, O., & Merceron, G. (2017). Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway. *Mammal Research*, 62(1), 111–120.
- Billet, G., de Muizon, C., & Mamani Quispe, B. (2008). Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152(1), 153–200.

- Blondel, C., Merceron, G., Andossa, L., Taisso, M. H., Vignaud, P., & Brunet, M. (2010). Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 292(1–2), 184–191.
- Blondel, C., Rowan, J., Merceron, G., Bibi, F., Negash, E., Barr, W. A., & Boissierie, J.-R. (2018). Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo Valley, Ethiopia: contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 103–120.
- Blumenthal, S. A., Cerling, T. E., Smiley, T. M., Badgley, C. E., & Plummer, T. W. (2019). Isotopic records of climate seasonality in equid teeth. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 260, 329–348.
- Böcher, T. W., Hjerting, J. P., & Rahn, K. (1963). Botanical studies in the Atuel valley area, Mendoza Province, Argentina, Part I. *Dansk Botanisk Arkiv*, 22(1), 1–115.
- Bohaty, S. M., & Zachos, J. C. (2003). Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology*, 31(11), 1017–1020.
- Bohaty, S. M., Zachos, J. C., Florindo, F., & Delaney, M. L. (2009). Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography*, 24(2), PA2207.
- Böhm, K., Winkler, D. E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019). Post-mortem alteration of diet-related enamel surface textures through artificial biostratinomy: A tumbling experiment using mammal teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 518, 215–231.
- Boivin, M. (2017). *Rongeurs paléogènes d'Amazonie péruvienne : anatomie, systématique, phylogénie et paléobiogéographie*. Tesis Doctoral, Université de Montpellier.
- Boivin, M., & Marivaux, L. (2020). Dental homologies and evolutionary transformations in Cavimorpha (Hystricognathi, Rodentia): new data from the Paleogene of Peruvian Amazonia. *Historical Biology*, 32(4), 528–554.
- Boivin, M., Ginot, S., Marivaux, L., Altamirano-Sierra, A. J., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Tejada-Lara, J. V., & Antoine, P.-O. (2018b). Tarsal morphology and locomotor adaptation of some late middle Eocene cavimorph rodents from Peruvian Amazonia reveal early ecological diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(6), e1555164.
- Boivin, M., Marivaux, L., Aguirre-Diaz, W., Benites-Palomino, A., Billet, G., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Stutz, N., Tejada-Lara, J. V., Varas-Malca, R. M., Walton, A. H., & Antoine, P. O. (2021). Late middle Miocene cavimorph rodents from Tarapoto, Peruvian Amazonia. *PLoS One*, 16(11), e0258455.
- Boivin, M., Marivaux, L., & Antoine, P.-O. (2019a). L'apport du registre paléogène d'Amazonie sur la diversification initiale des Cavimorpha (Hystricognathi, Rodentia): implications phylogénétiques, macroévolutives et paléobiogéographiques. *Geodiversitas*, 41(1), 143–245.

- Boivin, M., Marivaux, L., Aguirre-Diaz, W., Andriolli Custódio, M., Benites-Palomino, A., Pujos, F., Roddaz, M., Salas-Gismondi, R., Stutz, N., Tejada-Lara, J. V., Yans, J., & Antoine, P.-O. (2022). Eocene caviomorph rodents from Balsayacu (Peruvian Amazonia). *Paläontologische Zeitschrift*, 96 (1), 135-160.
- Boivin, M., Marivaux, L., Candela, A. M., Orliac, M. J., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Tejada-Lara, J. V., & Antoine, P.-O. (2017b). Late Oligocene caviomorph rodents from Contamana, Peruvian Amazonia. *Papers in Palaeontology*, 3(1), 69–109.
- Boivin, M., Marivaux, L., Orliac, M. J., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Tejada-Lara, J. V., & Antoine, P.-O. (2017a). Late middle Eocene caviomorph rodents from Contamana, Peruvian Amazonia. *Palaeontologia Electronica*, 20(1), 19A.
- Boivin, M., Marivaux, L., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Tejada-Lara, J. V., Varasmalca, R. M., & Antoine, P.-O. (2018a). Early Oligocene caviomorph rodents from Shapaja, Peruvian Amazonia. *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoology, Stratigraphy*, 311(1–6), 87–156.
- Boivin, M., Marivaux, L., Salas-Gismondi, R., Vieytes, E. C., & Antoine, P.-O. (2019b). Incisor enamel microstructure of Paleogene caviomorph rodents from Contamana and Shapaja (Peruvian Amazonia). *Journal of Mammalian Evolution*, 26, 389–406.
- Bond, M., López, G., Reguero, M. A., Scillato-Yané, G. J., & Vucetich, M. G. (1998). Los mamíferos de la Formación Fray Bentos (Edad-mamífero Deseadense, Oligoceno superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5, Paleógeno de América del Sur de la Península Antártica* (1), 41–50.
- Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M., & Théry, M. (2001). *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest (Vol. 80)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M., & Théry, M. (2013). *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bonvicino, C. R., & Bezerra, A. M. R. (2015). Genus *Euryzygomatomys* Goeldi, 1901. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 937–940). University of Chicago Press, Chicago.
- Bonvicino, C. R., & Catzefflis, F. (2016). *Trinomys dimidiatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T18281A22212372. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T18281A22212372.en>. Descargada el 01 de abril de 2019.
- Bonvicino, C. R., Lindbergh, S. M., & Maroja, L. S. (2002). Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potencial use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology*, 62, 765–774.
- Bordas, A. F. (1943). Contribución al conocimiento de las bentonitas argentinas. *Apartado de la Revista Minera, Geología y Mineralogía*, 14(1–2), 1–60.

- Borgnia, M., Galante, M. L., & Cassini, M. H. (2000). Diet of the coypu (*Nutria, Myocastor coypus*) in agro-systems of Argentinean Pampas. *The journal of wildlife Management*, 354–361.
- Bowers, M. A. (1982). Foraging behavior of heteromyid rodents: field evidence of resource partitioning. *Journal of Mammalogy*, 63(3), 361–367.
- Bowers, M. A., & Brown, J. H. (1982). Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology*, 63(2), 391–400.
- Bown, T. M., Fleagle, J. G., Reed, K. E., & Dozo, M. T. (1993). The Eocene-Miocene Geology of Cabeza Blanca, a Vertebrate Fossil Locality in Southeast Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3, supplement), 27A.
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 26(2), 211–252.
- Boyde, A. (1984). Dependence of rate of physical erosion on orientation and density in mineralised tissues. *Anatomy and Embryology*, 170(1), 57–62.
- Boyde, A., & Fortelius, M. (1991). New confocal LM method for studying local relative micro-relief with special reference to wear studies. *Scanning*, 13(6), 429–430.
- Bozinovic, F., & Contreras, L. C. (1990). Basal rate of metabolism and temperature regulation of two desert herbivorous octodontid rodents: *Octomys mimax* and *Tympanoctomys barrerae*. *Oecologia*, 84(4), 567–70.
- Bradham, J. L., DeSantis, L. R. G., Jorge, M. L. S., & Keuroghlian, A. (2018). Dietary variability of extinct tayassuids and modern white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) as inferred from dental microwear and stable isotope analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 499, 93–101.
- Braun, J. K., & Mares, M. A. (2002). Systematics of the Abrocomacina species complex (Rodentia: Abrocomidae), with a description of a new species of *Abrocoma*. *Journal of Mammalogy*, 83(1), 1–19.
- Brito, D., & Figueiredo, M. S. L. (2003). Minimum viable population and conservation status of the Atlantic Forest spiny rat *Trinomys eliasi*. *Biological Conservation*, 113(1), 153–158.
- Brown, C. A., & Siegmann, S. (2001). Fundamental scales of adhesion and area-scale fractal analysis. *International Journal of Machine Tools and Manufacture*, 41(13–14), 1927–1933.
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., & Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14.
- Burgman, J. H., Leichliter, J., Avenant, N. L., & Ungar, P. S. (2016). Dental microwear of sympatric rodent species sampled across habitats in southern Africa: implications for environmental influence. *Integrative Zoology*, 11(2), 111–127.

- Busker, F. (2013). *El género Cephalomys (Mammalia, Rodentia, Cephalomyidae) del Deseadense (Oligoceno Tardío) de Cabeza Blanca (Chubut, Argentina): anatomía y revisión sistemática*. Tesis de Licenciatura (Inédita), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Busker, F., & Dozo, M. T. (2017). First confirmed record of *Incamys bolivianus* (Caviomorpha, Chinchilloidea) in the Deseadan of Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 54(6), 706–712.
- Busker, F., & Dozo, M. T. (2019). Rediscovering a forgotten rodent of Patagonia and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(9), 759–773.
- Busker, F., Dozo, M. T., & Soto, I. M. (2020). New remains of *Cephalomys arcidens* (Rodentia, Caviomorpha) and a redefinition of the enigmatic Cephalomyidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(19), 1589–1629.
- Butler, P. M. (1952). The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121(4), 777–817.
- Butler, P. M. (1972). Some functional aspects of molar evolution. *Evolution*, 26(3), 474–483.
- Butler, P. M. (1980). Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Palaeovertebrata*, Mémoire Jubilaire R. Lavocat, 249–262.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas. En: R. Parodi & M. Dimitri (Eds.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, segunda edición, tomo II (pp. 1–85). ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. L. (1978). La vegetación de Patagonia y sus relaciones con la vegetación Altoandina y Puneña. En: C. Troll & W. Lauer (Eds.), *Geoecological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains* (pp. 329–343). Franz Seiner Verlag, Wiesbaden, Germany.
- Cabrera, A. L., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América latina* (Vol. 13, pp. 1–117). Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Cabrera, A. L., & Willink, A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología monografía 13, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C.
- Calandra, I., & Merceron, G. (2016). Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*, 46(3), 215–228.
- Calandra, I., Göhlich, U. B., & Merceron, G. (2010). Feeding preferences of *Gomphotherium subtapiroideum* (Proboscidea, Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (Northern Alpine Foreland Basin, southern Germany) through life and geological time: evidence from dental microwear analysis. *Paläontologische Zeitschrift*, 84(1), 205–215.

- Calandra, I., Labonne, G., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M. & Montuire, S. (2016b). Tooth wear as a means to quantify intra-specific variations in diet and chewing movements. *Scientific Reports*, 6(1), 34037.
- Calandra, I., Zub, K., Szafrńska, P. A., Zalewski, A., & Merceron, G. (2016a). Silicon-based plant defenses, tooth wear and voles. *Journal of Experimental Biology*, 219(4), 501–507.
- Caldara, V. Jr., & Leite, Y. L. R. (2012). Geographic variation in hairy dwarf porcupines of Coendou from eastern Brazil (Mammalia: Erethizontidae). *Zoologia*, 29(4), 318–336.
- Calder, W. A. (1984). *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Calvillo-Canadell, L., & Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2005). Diverse assemblage of Eocene and Oligocene leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences*, 166(4), 671–692.
- Campbell Jr, K. E., O’Sullivan, P. B., Fleagle, J. G., de Vries, D., & Seiffert, E. R. (2021). An Early Oligocene age for the oldest known monkeys and rodents of South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(37), e2105956118.
- Campos, C. M., Ojeda, R., Monge, S., & Dacar, M. A. (2001b). Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology*, 26(2), 142–149.
- Campos, C. M., Tognelli, M. F., & Ojeda, R. A. (2001a). *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species*, 652, 1–5.
- Campos, J. B. (1999). *Parque Nacional de Ilha Grande: re-conquista e desafios*. Instituto Ambiental do Paraná, Maringá.
- Campos, V. E., & Giannoni, S. M. (2014). Habitat selection by the viscacha rat (*Octomys mimax*, Rodentia: Octodontidae) in a spatially heterogeneous landscape. *Mammalia*, 78(2), 223–227.
- Candela, A. M. (2004). A new giant porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the late Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3), 732–741.
- Candela, A. M., & Bonini, R. A. (2017). A new guinea pig (Rodentia, Caviomorpha) from northwestern Argentina: implications for the origin of the genus *Cavia*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(4), e1352591.
- Candela, A. M., Cassini, G. H., & Nasif, N. L. (2013). Fractal dimension and cheek teeth crown complexity in the giant rodent *Eumegamys paranensis*. *Lethaia*, 46(3), 369–377.
- Candela, A. M., Muñoz, N. A., & García-Esponda, C. M. (2017). The tarsal-metatarsal complex of caviomorph rodents: Anatomy and functional-adaptive analysis. *Journal of Morphology*, 278(6), 828–847.

- Candela, A. M., & Picasso, M. B. (2008). Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology*, 269(5), 552–593.
- Candela, A. M., & Rasia, L. L. (2012). Tooth morphology of Echimyidae (Rodentia, Caviomorpha): homology assessments, fossils, and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164(2), 451–480.
- Canevari, M., & Vaccaro, O. (2007). *Guía de mamíferos del sur de América del Sur*. LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Caporale, S. S., & Ungar, P. S. (2016). Rodent incisor microwear as a proxy for ecological reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 446, 225–233.
- Carlini, A. A., & Scillato-Yané, G. J. (1999). Cingulata del Oligoceno tardío de Salla, Bolivia. *Congreso Internacional Evolución Neotropical del Cenozoico, Resúmenes*, p. 15.
- Carlini, A. A., Ciancio, M., & Scillato-Yané, G. J. (2005). Los Xenarthra de Gran Barranca: más 20 Ma de historia. *Actas del XVI Congreso Geológico Argentino*, tomo IV, 419–424.
- Carlini, A. A., Ciancio, M., & Scillato-Yané, G. J. (2010). Middle Eocene - early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca - biostratigraphy and paleoecology. En: R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich & R. F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 106–129). Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Carvajal, A., & Adler, G. H. (2008). Seed dispersal and predation by *Proechimys semispinosus* and *Sciurus granatensis* in gaps and understorey in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 24(5), 485–492.
- Carvalho, G. A. S., & Salles, L. O. (2004). Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142(4), 445–477.
- Castro-Arellano, I., & Lacher, T. E. Jr. (2009). Temporal niche segregation in two rodent assemblages of subtropical Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 25(6), 593–603.
- Catz, N., Bignon-Lau, O., & Merceron, G. (2020). Reindeer feeding ecology and hunting strategies by Magdalenians from Pincevent (Paris Basin, France): New insights from dental microwear textural analyses. *International Journal of Osteoarchaeology*, 30(4), 519–528.
- Catzefflis, F., & Patton, J. (2016a). *Proechimys cuvieri*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T18279A22208920. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T18279A22208920.en>. Descargada el 01 de abril de 2019.

Catzefflis, F., & Patton, J. (2016b). *Proechimys guyannensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T18277A22209103. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T18277A22209103.en>. Descargada el 01 de abril de 2019.

Catzefflis, F., & Steiner, C. (2000). Nouvelles données sur la morphologie comparée et la distribution des rats épineux *Proechimys cuvieri* et *P. cayennensis* (Echimyidae: Mammalia) en Guyane française. *Mammalia*, 64(2), 209–220.

Catzefflis, F., & Weksler, M. (2016). *Myoprocta acouchy*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T14100A22198890. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T14100A22198890.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Lim B. K., & Da Silva C. R. (2018). Litter size and seasonality in reproduction for Guianan rodents and opossums. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 54(1), 31–39.

Catzefflis, F., Patton J., Percequillo, A., & Weksler, M. (2016a). *Galea spixii*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T8825A22189453. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T8825A22189453.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Patton J., Percequillo, A., & Weksler, M. (2016b). *Kerodon rupestris*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T10988A22190269. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10988A22190269.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Patton J., Percequillo, A., & Weksler, M. (2016c). *Dasyprocta azarae*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6278A22198654. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6278A22198654.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Patton J., Percequillo, A., & Weksler, M. (2016d). *Dasyprocta fuliginosa*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6281A22197874. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6281A22197874.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Patton J., Percequillo, A., & Weksler, M. (2016e). *Dasyprocta prymnolopha*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6286A22198296. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6286A22198296.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Catzefflis, F., Patton, J., Percequillo, A., Bonvicino, C. R., & Weksler, M. (2008). *Euryzgomatomys spinosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010, e.T8418A22205855. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T8418A22205855.en>. Descargada el 28 de noviembre de 2018.

Catzefflis, F., Patton, J., Percequillo, A., Bonvicino, C.R., & Weksler, M. (2017). *Chaetomys subspinosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017, e.T4366A22213335. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T4366A22213335.en>. Descargada el 28 de noviembre de 2018.

- Chabain, J., Antoine, P.-O., Altamirano-Sierra, A. J., Marivaux, L., Pujos, F., Salas Gismondi, R., & Adnet, S. (2017). Cenozoic batoids from Contamana (Peruvian Amazonia) with focus on freshwater potamotrygonins and their paleoenvironmental significance. *Geobios*, 50(5–6), 389–400.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C. M., & Prévost, M. F. (1981). Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, 35(3), 341–435.
- Charles, C., Jaeger, J.-J., Michaux, J., & Viriot, L. (2007). Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften*, 94(1), 71–75.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2009). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chiapella, J., & Ezcurra, C. (1999). La flora del Parque Provincial Tromen, provincia de Neuquén, Argentina. *Multequina*, 8, 51–60.
- Chillo, V., Rodríguez, D., & Ojeda, R. A. (2010). Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the Dry Chaco of Argentina. *Acta Oecologica*, 36(6), 611–616.
- Chornogubsky, L. (2021). Interrelationships of Polydolopidae (mammalia: Marsupialia) from south America and Antarctica. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(4), 1195–1236.
- Ciancio, M. R. (2010). *Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica*. Tesis Doctoral (Inédita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, No. 1098.
- Ciancio, M. R., Carlini, A. A., Campbell, K. E., & Scillato-Yané, G. J. (2013). New Palaeogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American faunas. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(6), 727–741.
- Cifelli, R. (1985). South American ungulate evolution and extinction. In *The great American biotic interchange* (pp. 249-266). Boston, MA: Springer US.
- Cifelli, R. (1985). Biostratigraphy of the Casamayoran, early Eocene, of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2820, 1–26.
- Cifelli, R., & Soria, M. (1983a). Notes on Deseadan Macraucheniidae. *Ameghiniana*, 20(1–2), 141–153.
- Cifelli, R., & Soria, M. (1983b). Systematics of the Adiantidae (Litopterna, Mammalia). *American Museum Novitates*, 2771, 1–25.

- Ciochon, R. L., Piperno, D. R., & Thompson, R. G. (1990). Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape *Gigantopithecus blacki*: implications for paleodietary studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(20), 8120–8124.
- Cione, A. L., & Tonni, E. P. (1995). Chronostratigraphy and “Land-Mammal Ages” in the Cenozoic of southern South America: principles, practices and the “Uquian” problem. *Journal of Paleontology*, 69(1), 135–159.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J.-X. (2013); actualizada. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes Journal of International Geoscience*, 36(3), 199–204.
- Colares, I. G., Oliveira, R. N., Liveira, R. M., & Colares, E. P. (2010). Feeding habits of coypu (*Myocastor coypus* Molina 1978) in the wetlands of the Southern region of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82, 671–678.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895–899.
- Collett, S. F. (1981). Population characteristics of *Agouti paca* (Rodentia) in Colombia. *Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series*, 5(7), 485–602.
- Comparatore, V. M., Agnusdei, M., & Busch, C. (1992). Habitat relations in sympatric populations of *Ctenomys australis* and *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae) in a natural grassland. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57(1), 47–55.
- Conklin-Brittain N., Knott C. D., & Wrangham, R. W. (2000). The feeding ecology of apes. En: *The apes: Challenges for the 21st century, Conference Proceedings* (pp. 167–174). Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois.
- Contreras, J. R., Bidau, C. J., Giménez, M. D., & Di Giacomo, A. S. (2000). Nuevas consideraciones acerca de la taxonomía y la historia paleobiogeográfica y evolutiva del género *Ctenomys* (Rodentia: Caviomorpha: Ctenomyidae). En: H. I. Moyano & J. D. Ortiz (Eds.), *Resultados del IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados* (pp. 139–141). Buenos Aires, Argentina.
- Contreras, L. C., Torres- Mura, J. C., & Yáñez, J. L. (1987). Biogeography of octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. *Fieldiana Zoology, New Series*, 39, 401–411.
- Conway, J. M., & Huffcutt, A. I. (2003). A review and evaluation of exploratory factor analysis practices in organizational research. *Organizational Research Methods*, 6(2), 147–168.
- Cook, J. A., Anderson, S., & Yates, T. L. (1990). Notes on Bolivian Mammals 6. The Genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Highlands. *American Museum Novitates*, 2980, 1–27.
- Cook, R. J., & Farewell, V. T. (1996). Multiplicity considerations in the design and analysis of clinical trials. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, 159(1), 93–110.

- Cortés, A., Rau, J. R., Miranda, E., & Jiménez, J. E. (2002). Hábitos alimenticios de *Lagidium viscacia* y *Abrocoma cinerea*: roedores sintopicos en ambientes altoandinos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(3), 583–593.
- Costello, H. H. (1995). A primer on chinchillas. *Modern Veterinary Practice*, 46, 194–198.
- Cotterill, J. V., Watkins, R. W., Brennon, C. B., & Cowan, D. P. (2007). Boosting silica levels in wheat leaves reduces grazing by rabbits. *Pest Management Science*, 63(3), 247–253.
- Courcelle, M., Tilak, M. K., Leite, Y. L., Douzery, E. J., & Fabre, P. H. (2019). Digging for the spiny rat and hutia phylogeny using a gene capture approach, with the description of a new mammal subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 136, 241–253.
- Covert, H. H., & Kay, R. F. (1981). Dental microwear and diet: Implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 55(3), 331–336.
- Coxall, H.K., & Pearson, P.N. (2007). The Eocene–Oligocene Transition. En: Williams, M., Haywood, A.M., Gregory, F.J., Schmidt, D.N. (Eds.), *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. The Micropalaeontological Society, Special Publications. The Geological Society, London, pp. 351–387.
- Cramer, B. S., Toggweiler, J. R., Wright, J. D., Katz, M. E., & Miller, K. G. (2009). Ocean overturning since the Late Cretaceous: Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography*, 24(4), PA4216.
- Cransac, N., Cibien, C., Angibault, J.-M., Morrelet, N., Vincent, J.-P., & Hewison, A. J. M. (2001). Variations saisonnières du régime alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*) selon le sexe en milieu forestier à forte densité (forêt domaniale de Dourdan). *Mammalia*, 65(1), 1–12.
- Croft, D. A. (2000). *Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores*. Tesis doctoral, University of Chicago.
- Croft, D. A. (2001). Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and distributions*, 7(6), 271–287.
- Croft, D. A. (2016). *Horned armadillos and rafting monkeys: the fascinating fossil mammals of South America*. Indiana University Press.
- Daegling, D. J., Hua, L. C., & Ungar, P. S. (2016). The role of food stiffness in dental microwear feature formation. *Archives of Oral Biology*, 71, 16–23.
- Dahlberg, A. A., & Kinzey, W. (1962). Étude microscopique de l'abrasion et de l'attrition sur la surface des dents. *Bulletin du Groupement International pour la Recherche Scientifique en Stomatologie et Odontologie*, 5, 242–251.

- Damuth, J., & Janis, C. M. (2011). On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, 86(3), 733–758.
- Damuth, J., & MacFadden, B. J. (1990). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Daniele, C., & Natenzon, C. (1994). *Regiones Naturales de la Argentina. Draft map*. Argentina National Parks Department, Buenos Aires, Argentina.
- Darwin, C. R. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Darwin, C. R. (1872). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- Davis, S. D., Heywood, V. H., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. L., & Hamilton, A. C. (1997). *Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation. Volume 3: The Americas*. IUCN Publications Unit, Cambridge.
- de Freitas, T. R. O. (2016). Family Ctenomyidae. En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher, & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 499–534). Lynx Edicions, Barcelona.
- de Mendiburu, F. (2019). *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.3-0. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- de Oliveira, F. B., Molina, E. C., & Marroig, G. (2009). Paleogeography of the South Atlantic: a Route for Primates and Rodents into the New World? En: P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann & K. B. Strier (Eds.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 55–68). Springer, New York.
- de Rezende, D. T., Castiñeira, C., Kramarz, A., & Teta, P. (2022). Effects of bleaching techniques used in osteological preparation in biological collections and their implications for dental microwear analysis. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 24(2), 241–248.
- de Thoisy, B., Richard-Hansen, C., Goguillon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P., & Brosse, S. (2010). Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation*, 19(6), 1567–1584.
- Delgado, C. (2016a). *Coendou bicolor*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*, e.T5083A22214310. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T5083A22214310.en>. Descargado el 28 de noviembre 2018.
- Delgado, C. (2016b). *Coendou nycthemera*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*, e.T5084A22214228. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T5084A22214228.en>. Descargado el 28 de noviembre 2018.
- Denys, C. (2002). Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44(3), 469–484.

- Denys, C., & Patou-Mathis, M. (Eds.). (2014). *Manuel de taphonomie*. Arles, France: Errance. 304p.
- DeSantis, L. R. G. (2014). Dramatic dietary modifications of carnivorous marsupials in Australia as revealed by dental microwear texture analysis: potential consequences of increased competition with novel predators during the Holocene. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts, 2014, 119.
- DeSantis, L. R. G. (2016). Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(2), 023002.
- DeSantis, L. R. G., & Haupt, R. J. (2014). Cougars' key to survival through the late Pleistocene extinction: insights from dental microwear texture analysis. *Biology Letters*, 10(4), 1020140203.
- DeSantis, L. R. G., & Schubert, B. W. (2015). Tales from tapir teeth: dietary ecology of extant and extinct tapirs as inferred from dental microwear texture analysis. En: *Southeastern Vertebrate Paleontology Meeting Program and Abstracts Book 2015*. SeAVP.
- DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., Schmitt-Linville, E., Ungar, P. S., Donohue, S., & Haupt, R. (2015). Dental microwear textures of carnivorans from the La Brea Tar Pits, California and potential extinction implications. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History*, 42, 37–52.
- DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., Scott, J. R., & Ungar, P. S. (2012). Implications of diet for the extinction of saber-toothed cats and American lions. *PLoS ONE*, 7(12), e52453.
- DeSantis, L. R. G., Scott, J. R., Schubert, B. W., Donohue, S. L., McCray, B. M., Van Stolk, C. A., Winburn, A. A., Greshko, M. A., & O'Hara, M. C. (2013). Direct comparisons of 2D and 3D dental microwear proxies in extant herbivorous and carnivorous mammals. *PLoS ONE*, 8(8), e71428.
- DeSantis, L., Fortelius, M., Grine, F. E., Janis, C., Kaiser, T. M., Merceron, G., Purnell, M. A., Schulz-Kornas, E., Saarinen, J., Teaford, M., Ungar, P. S., & Žliobaitė, I. (2018). The phylogenetic signal in tooth wear: What does it mean? *Ecology and Evolution*, 8(22), 11359–11362.
- Deschamps, C. M. (2005). Late Cenozoic mammal biochronostratigraphy in southwestern Buenos Aires province, Argentina. *Ameghiniana*, 42(4), 733–750.
- Diaz, G. B., & Ojeda, R. A. (1999). Kidney structure and allometry of Argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments*, 41(4), 453–461.
- Diaz, G. B., Ojeda, R. A., Gallardo, M. H., & Giannoni, S. M. (2000). *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian Species*, 2000(646), 1–4.
- Dobzhansky, T. (1951). *Genetics and the Origin of Species*, tercera edicion. Columbia University Press, New York.

- Dochinger, L. S. (1980). Interception of airborne particles by tree plantings. *Journal of Environmental Quality*, 9(2), 265–268.
- Donatti, C. I., Guimarães, P. R. Jr., & Galetti, M. (2009). Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecological Research*, 24(6), 1187–1195.
- Donohue, S. L., DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., & Ungar, P. S. (2013). Was the giant short-faced bear a hyper-scavenger? A new approach to the dietary study of ursids using dental microwear textures. *PLoS ONE*, 8(10), e77531.
- Dozo, M. T. (1997). Primer estudio paleoneurológico de un roedor caviomorfo (Cephalomyidae) y sus posibles implicancias filogenéticas. *Mastozoología Neotropical*, 4(2), 89–96.
- Dozo, M. T., & Vera, B. (2010). First skull and associated postcranial bones of Macraucheniiidae (Mammalia, Litopterna) from the Deseadan SALMA (late Oligocene) of Cabeza Blanca (Chubut, Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(6), 1818–1826.
- Dozo, M. T., Ciancio, M., Bouza, P., & Martínez, G. (2014). Nueva asociación de mamíferos del Paleógeno en el este de la Patagonia (provincia de Chubut, Argentina): implicancias biocronológicas y paleobiogeográficas. *Andean geology*, 41(1), 224–247.
- Drummond, A. J., & Stadler, T. (2016). Bayesian phylogenetic estimation of fossil ages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1699), 20150129.
- Dubost, G. (1968). Les niches écologiques des forêts tropicales sud-américaines et africaines, sources de convergences remarquables entre rongeurs et artiodactyles. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, 1, 3–28.
- Dubost, G. (1988). Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparison with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. *Journal of Zoology*, 214(1), 107–123.
- Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J., Schmitz, M. D., Strömberg, C. A., Carlini, A. A., Ré, G. H., & Crowley, J. (2013). A new chronology for middle Eocene–early Miocene South American land mammal ages. *Geological Society of America Bulletin*, 125(3–4), 539–555.
- Dunn, R. E., Strömberg, C. A., Madden, R. H., Kohn, M. J., & Carlini, A. A. (2015). Linked canopy, climate, and faunal change in the Cenozoic of Patagonia. *Science*, 347(6219), 258–261.
- Dunnum, J. L. (2015). Family Caviidae G. Fischer, 1817. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 690–726). University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg J. F., & Redford, K. H. (1999). *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Eisenberg, J. F. (1981). *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. The Athlone Press, London.
- Eisenberg, J. F. (1989). *Mammals of the Neotropics: the northern Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Eisenberg, J. F., & McKay, G. M. (1974). Comparison of ungulate adaptations in the New World and Old World tropical forest with special reference to Ceylon and the rainforest of Central America. En: V. Geist & F. Walther (Eds.), *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management, Vol. 2* (pp. 585–602). IUCN Publications, New Series no. 24, Morges, Switzerland.
- Eiten, G. (1990). Vegetação. En: M. N. Pinto (Ed.), *Cerrado: Caracterização, Ocupação e Perspectivas* (pp. 9–65). Editora Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brazil.
- El-Zaatari, S. (2010). Occlusal microwear texture analysis and the diets of historical/prehistoric hunter-gatherers. *International Journal of Osteoarchaeology*, 20(1), 67–87.
- Emmons, L. H. (1981). Morphological, ecological, and behavioral adaptation for arboreal browsing in *Dactylomys dactylinus* (Rodentia, Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, 62(1), 183–189.
- Emmons, L. H. (1982). Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in south-eastern Peru. *Tropical Ecology*, 23, 280–290.
- Emmons, L. H. (2005). A revision of the genera of arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with descriptions of two new genera. En: E. A. Lacey & P. Myers (Eds.), *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography* (pp. 247–310). University of California Press, Berkeley, California.
- Emmons, L. H. (2016a). *Cuniculus paca*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T699A22197347. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T699A22197347.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Emmons, L. H. (2016b). *Dasyprocta punctata*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T89497686A78319610. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T89497686A78319610.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Emmons, L. H., & Feer, F. (1990). *Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide*, primera edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L. H., & Feer, F. (1997). *Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide*, segunda edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L. H., & Patton, J. L. (2015). Genus *Makalata* Husson, 1978. *Mammals of South America*, 2, 905-910.
- Emmons, L. H., & Reid, F. (2016). *Dasyprocta leporina*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T89497102A22197762.

<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T89497102A22197762.en>.

Descargada el 28 de mayo de 2019.

Emmons, L. H., Leite, Y. L. R., & Patton, J. L. (2015). Genus *Echimys* F. Cuvier, 1809. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 893–898). University of Chicago Press, Chicago.

Emmons, L. H., Leite, Y. L. R., Kock, D., & Costa, L. P. (2002). A Review of the Named Forms of *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae) with the Description of a New Species from Coastal Brazil. *American Museum Novitates*, 2002(3380), 1–40.

Enders, R. K. (1935). Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panamá. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 78(4), 385–502.

Engelman, R. K. (2022). Resizing the largest known extinct rodents (Caviomorpha: Dinomyidae, Neoepiblemidae) using occipital condyle width. *Royal Society Open Science* 9: 220370.

Epstein, E. (1999). Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 641–664.

Ercoli, M. D., Álvarez, A., & Candela, A. M. (2019). Sciuromorphy outside rodents reveals an ecomorphological convergence between squirrels and extinct South American ungulates. *Communications Biology*, 2(1), 202.

Ercoli, M. D., Alvarez, A., Verzi, D. H., Ulberich, J. P. V., Quiñones, S. I., Constantini, O. E., & Zurita, A. E. (2021). A new mammalian assemblage for Guanaco Formation (northwestern Argentina), and the description of a new genus of New World porcupine. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103389.

Escala, M. C., & Gállego, L. (1977). Systematic usefulness of lower incisor enamel in Muridae (Rodentia). *Journal of Mammalogy*, 58(1), 25–31.

Eude, A., Roddaz, M., Brichau, S., Brusset, S., Baby, P., Calderón, Y., & Soula, J.-C. (2015). Controls on timing of exhumation and deformation in the northern Peruvian eastern Andean wedge as inferred from low-temperature thermochronology and balanced cross-section. *Tectonics*, 34(4), 715–730.

Evans, A. R., & Sanson, G. D. (1998). The effect of tooth shape on the breakdown of insects. *Journal of Zoology*, 246(4), 391–400.

Evans, A. R., Wilson, G. P., Fortelius, M., & Jernvall, J. (2007). High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature*, 445(7123), 78–81.

Everard, C. O., & Tikasingh, E. S. (1973). Ecology of the rodents, *Proechimys guyannensis trinitatis* and *Oryzomys capito velutinus*, on Trinidad. *Journal of Mammalogy*, 54(4), 875–886.

Fabre, P.-H., Galewski, T., Tilak, M.-k., & Douzery, E. J. P. (2012). Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zoologica Scripta*, 42(2), 117–134.

- Fabre, P.-H., Patton, J.-L., & Leite, Y. L. R. (2016). Family Echimyidae. En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 552–641). Lynx Edicions, Barcelona.
- Fabre, P.-H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Der Sarkissian, C., Willerslev, E., Douzery, E. J. P., & Orlando, L. (2014). Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biological Letters*, *10*(7), 20140266.
- Faúndez, P. V., Oyarzún, Á. S., & Ramos, C. Z. (2014). Natural history of the *Chinchilla* genus (Bennett 1829). Considerations of their ecology, taxonomy and conservation status. *Gayana*, *78*(2), 135–143.
- Feer, F., Henry, O., Forget, P.-M., & Gayot, M. (2001). Frugivory and seed dispersal by terrestrial mammals. En: F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds.), *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest* (pp. 227–232). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ferigolo, J. (1985). Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). *Archives of Oral Biology*, *30*(1), 71–82.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sesé, C., Stoetzel, E., Marin-Monfort, D., & Pesquero, D. (2016). Taphonomy for taxonomists: implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews*, *139*, 138–157.
- Fernandez, E., Alvarez, E. V., & Martella, M. B. (1997). Variación estacional de la abundancia poblacional del Calancate Común (*Aratinga acuticaudata*) en la Reserva Chancaní, Córdoba, Argentina. *El Hornero*, *14*(4), 259–262.
- Ferreira, M., Clayton, S., & Ezcurra, C. (1998). La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana*, *36*(1–4), 65–79.
- Ferreira, R. (1986). Flora y vegetación del Perú. En: M. J. Dourojeanni (Ed.), *Gran geografía del Perú: Naturaleza y Hombre, Volumen II* (pp. 1–174). Editorial Mejía Baca, Barcelona.
- Feruglio, E. (1949). *Descripción geológica de la Patagonia, Tomo II*. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires.
- Field, C. R. (1972). The food habits of wild ungulates in Uganda by analyses of stomach contents. *African Journal of Ecology*, *10*(1):17–42.
- Firmat, C., Gomes Rodrigues, H., Hutterer, R., Rando, J. C., Alcover, J. A., & Michaux, J. (2011). Diet of the extinct lava mouse *Malpaisomys insularis* from the Canary Islands: insights from dental microwear. *Naturwissenschaften*, *98*(1), 33–37.
- Firmat, C., Gomes Rodrigues, H., Renaud, S., Claude, J., Hutterer, R., Garcia-Talavera, F., & Michaux, J. (2010). Mandible morphology, dental microwear, and diet of the extinct giant rats *Canariomys* (Rodentia: Murinae) of the Canary Islands (Spain). *Biological Journal of the Linnean Society*, *101*(1), 28–40.
- Fleagle, J. G. (1999). *Primate adaptation and evolution*, segunda edición. Academic Press, New York.

- Flynn, J. J., & Swisher, C. (1995). Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. En: W. A. Berggren, D. V. Kent, M.-P. Aubry, & J. Hardenbol (Eds.), *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation, SEPM Special Publication 54* (pp. 317–333). Society for Sedimentary Geology, Tulsa.
- Flynn, J. J., & Wyss, A. R. (1998). Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution*, *13*(11), 449–454.
- Flynn, J. J., Wyss, A. R., Croft, D. A., & Charrier, R. (2003). The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal ‘Age’. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *195*(3-4), 229-259.
- Forget, P.-M. (1991). Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology*, *32*, 155–167.
- Forget, P.-M. (1997). Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, *85*(5), 693–703.
- Forget, P.-M., Hammond, D. S., Milleron, T., & Thomas, R. (2002). Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. En: D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 241–256). CABI Publishing, Wallingford.
- Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, *180*, 1–76.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*, tercera edicion. Sage Publications, Thousand Oaks, California.
- Frailey, C. D., & Campbell, K. E. Jr. (2004). Paleogene rodents from Amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna. En: K. E. Jr. Campbell (Ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru* (pp. 71–130). Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California.
- Francisco, A., Blondel, C., Brunetière, N., Ramdarshan, A., & Merceron, G. (2018). Enamel surface topography analysis for diet discrimination. A methodology to enhance and select discriminative parameters. *Surface Topography: Metrology and Properties*, *6*(1), 015002.
- Fraser, D., Haupt, R. J., & Barr, W. A. (2018). Phylogenetic signal in tooth wear dietary niche proxies. *Ecology and Evolution*, *8*(11), 5355–5368.
- Fuentes., E. R., & Le Boulenge, P. Y. (1977). The role of predation and competition in the dynamics of a grassland community in central Chile. *Terre et Vie*, *31*, 313–326.
- Fulk, G. W. (1976). Notes on the activity, reproduction and social behavior, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, *57*(3), 495–505.

- Furley, P. A., & Ratter, J. A. (1988). Soil Resources and Plant Communities of the Central Brazilian Cerrado and Their Development. *Journal of Biogeography*, *15*, 97–108.
- Gailer, J. P., Calandra, I., Schulz-Kornas, E., & Kaiser, T. M. (2016). Morphology is not destiny: discrepancy between form, function and dietary adaptation in bovid cheek teeth. *Journal of Mammalian Evolution*, *23*(4), 369–383.
- Galbany, J., Estebanaranz, F., Martinez, L. M., & Pérez-Pérez, A. (2009). Buccal dental microwear variability in extant African Hominoidea: taxonomy versus ecology. *Primates*, *50*(3), 221–230.
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pires, A. S., Guimarães, P. R. Jr., & Jordano, P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *151*(1), 141–149.
- Galetti, M., Guevara, R., Neves, C. L., Rodarte, R. R., Bovendorp, R. S., Moreira, M., Hopkins, J. B. III, & Yeakel, J. D. (2015). Defaunation affects the populations and diets of rodents in Neotropical rainforests. *Biological Conservation*, *190*, 2–7.
- Galewski, T., Mauffrey, J.-F., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., & Douzery, E. J. P. (2005). Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *34*(3), 601–615.
- Galindo-Leal, C., & Câmara, G. I. (2003). Atlantic forest hotspot status. En: C. Galindo-Leal & G. I. Câmara (Eds.), *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International State of the Hotspots series (pp. 3–11). Island Press, Washington D.C.
- Gallardo, M. H., & Kirsch, J. A. W. (2001). Molecular relationships among Octodontidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Mammalian Evolution*, *8*(1), 73–89.
- Gallardo, M. H., Ojeda, R. A., González, C. A., & Ríos, C. A. (2007). The Octodontidae revisited. En: D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar-Bravo & J. L. Patton (Eds.), *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson* (pp. 695–719). University of California Publications in Zoology, Berkeley, California.
- Gallardo, M. H., Udrizar Sauthier, D. E., Ojeda, A. A., & Pardiñas, U. F. J. (2009). Discovery of desert- adapted *Tympanoctomys barrerae* in central Patagonia, Argentina. *Mammalia*, *73*, 158–161.
- Gannon, W. L., & Sikes, R. S. (2007). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, *88*(3), 809–823.
- Garamszegi, L. Z. (Ed.). (2014). *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice*. Springer.

- García-González, R., Carretero, J. M., Richards, M. P., Rodríguez, L., & Quam, R. (2015). Dietary inferences through dental microwear and isotope analyses of the Lower Magdalenian individual from El Mirón Cave (Cantabria, Spain). *Journal of Archaeological Science*, *60*, 28–38.
- Gatti, A. B., Takao, L. K., Pereira, V. C., Ferreira, A. G., Lima, M. I. S., & Gualtieri, S. C. J. (2014). Seasonality effect on the allelopathy of cerrado species. *Brazilian Journal of Biology*, *74*(3, supplement 1), S064-S069.
- Gaudry, A. (1906). Fossiles de Patagonie: Les attitudes de quelques animaux. *Annales de Paléontologie* *1*, 1–42.
- Gaumer, G. F. (1917). *Monografía de los mamíferos de Yucatán*. Departamento de Talleres Gráficos de la Secretaría de Fomento, Mexico City, Mexico.
- Gavrilets, S., & Losos, J. B. (2009). Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*, *323*(5915), 732–737.
- Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, *31*(3–4), 189–201.
- Gelfo, J. N., López, G. M., & Bond, M. (2008). A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, *82*(2), 329–335.
- Gibbs, P. E., & Leitão Filho, H. F. (1978). Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, S.E. Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, *1*, 151–156.
- Gilbert, J. A., & Lacher, T. E. Jr. (2016). Family Dasyproctidae (Agoutis and Acouchys). En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 444–461). Lynx Edicions, Barcelona.
- Gill, P. G., Purnell, M. A., Crumpton, N., Brown, K. R., Gostling, N. J., Stampanoni, M., & Rayfield, E. J. (2014). Dietary specializations and diversity in feeding ecology of the earliest stem mammals. *Nature*, *512*(7514), 303–305.
- Giné, G. A. F., de Barros, E. H., Duarte, J. M. B., & Faria, D. (2015). Home range and multiscale habitat selection of threatened thin-spined porcupine in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, *96*(5), 1095–1105.
- Gingerich, P. D. (1974). Function of Pointed Premolars in *Phenacolemur* and other Mammals. *Journal of Dental Research*, *53*(2), 497.
- Gingerich, P. D., & Ryan, A. S. (1979). Dental and cranial variation in living Indriidae. *Primates*, *20*(1), 141–159.
- Gingerich, P. D., Smith, B. H., & Rosenberg, K. (1980). Patterns of allometric scaling in the primate dentition and prediction of body size from tooth size. *American Journal of Physical Anthropology*, *52*(2), 231–232.

- Ginot, S., Hautier, L., Marivaux, L., & Vianey-Liaud, M. (2016). Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ*, 4, e2393.
- Giovannetti, M., & Gianinazzi-Pearson, V. (1994). Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 98(7), 705–715.
- Godfrey, L. R., Semperebon, G. M., Jungers, W. L., Sutherland, M. R., Simons, E. L., & Solounias, N. (2004). Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation. *Journal of Human Evolution*, 47(3), 145–169.
- Godoy, J. C. (1963). *Serie: Evaluación de los Recursos Naturales de la Argentina: Fauna Silvestre. Tomo VIII*. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires.
- Goin, F. J., Abello, M. A., & Chornogubsky, L. (2010). Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. En: R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich & R. F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 69–105). Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Goin, F. J., Woodburne, M. O., Zimicz, A. N., Martin, G. M., & Chornogubsky, L. (2016). Dispersal of vertebrates from between the Americas, Antarctica, and Australia in the Late Cretaceous and Early Cenozoic. En: F. J. Goin, M. O. Woodburne, A. N. Zimicz, G. M. Martin & L. Chornogubsky (Eds.), *A Brief History of South American Metatherians. Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals* (pp. 77–124). Springer, Dordrecht.
- Goldman, E. A. (1920). Mammals of Panama. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 69(5), 1–309.
- Gomes Rodrigues, H. (2009). *Origine, évolution et diversification des rongeurs Cricetidae au Paléogène en domaine holarctique : apport des faunes oligocènes de la région d'Ulanatal (Mongolie Intérieure, Chine)*. Tesis Doctoral (Inédita), Université Montpellier 2.
- Gomes Rodrigues, H., Merceron, G., & Viriot, L. (2009). Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): ecological implications. *Naturwissenschaften*, 96(4), 537–542.
- Gonçalves, G. L., Faria-Correa, M. A., Cunha, A. S., & Freitas, T. R. (2007). Bark consumption by the spiny rat *Euryzygomatomys spinosus* (G. Fischer) (Echimyidae) on a *Pinus taeda* Linnaeus (Pinaceae) plantation in South Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(1), 260–263.
- Goodall, R. H., Darras, L. P., & Purnell, M. A. (2015). Accuracy and precision of silicon based impression media for quantitative areal texture analysis. *Scientific Reports*, 5, 10800.
- Gordon, K. D. (1982). A Study of Microwear on Chimpanzee Molars: Implications for Dental Microwear Analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 59(2), 195–215.

- Gordon, K. D. (1988). A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1139–1147.
- Gottsberger, G., & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006). *Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Ecosystem. Volume 1, Origin, Structure, Dynamics and Plant Use*. Reta Verlag, Ulm, Germany.
- Granville, J.-J. (1979). La Guyane - Planche 12 - Vegetation. En: G. Lasserre, G. Sautter, M. Boyé & G. Brasseur (Eds.), G. Réaud, G. Cabaussel & J. Menault (Coord.), *Atlas des départements français d'Outre-Mer : 4. La Guyane*. CEGET-ORSTOM, Paris, France.
- Green, J. L. (2009). Dental microwear in the orthodontine of the Xenarthra (Mammalia) and its use in reconstructing the palaeodiet of extinct taxa: the case study of *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(1), 201–222.
- Green, J. L., & Croft, D. A. (2018). Using dental mesowear and microwear for dietary inference: a review of current techniques and applications. En: D. A. Croft, D. F. Su & S. W. Simpson (Eds.), *Methods in Paleoecology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities* (pp. 53–73). Springer, Cham.
- Grimwood, I. R. (1969). *Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals, 1968. Special Publication 21*. American Committee for International Wild Life Protection, New York.
- Grine, F. E. (1986). Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of human evolution*, 15(8), 783–822.
- Grine, F. E., & Kay, R. F. (1988). Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear. *Nature*, 333(6175), 765–768.
- Grine, F. E., Ungar, P. S., & Teaford, M. F. (2002). Error rates in dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning*, 24(3), 144–153.
- Gügel, I. L., Grupe, G., & Kunzelmann, K. H. (2001). Simulation of dental microwear: characteristic traces by opal phytoliths give clues to ancient human dietary behavior. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 114(2), 124–138.
- Guichón, M. L., & Cassini, M. H. (1998). Role of diet selection in the use of habitat by pampas cavies *Cavia aperea pamparum* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, 62(1): 23–35.
- Guillot, P. (1982). Rythmes d'activité et régimes alimentaires de *Proechimys cuvieri* et d'*Oryzomys capito velutinus* (Rodentia) en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, 36(3), 337–371.
- Guitet, S., Euriot, S., Brunaux, O., Baraloto, C., Denis, T., Dewynter, M., Freycon, V., Gonzales, S., de Granville, J.-J., Jaouen, G. G., Richard Hansen, C., Sabatier, D., &

- Tostain, O. (2015). *Catalogue des habitats forestiers de Guyane*. Office National des Forêts de Guyane, France.
- Guzmán, J. A., & Sielfeld, W. (2011). A new northern distribution limit of *Abrocoma bennettii* (Rodentia, Abrocomidae) in the coastal Atacama desert, Paposos, north of Chile. *Mastozoología Neotropical*, 18(1), 131–134.
- Hallwachs, W. (1986). Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). En: A. Estrada & T. H. Fleming (Eds.), *Frugivores and Seed Dispersal* (pp. 285–304). Springer, Dordrecht.
- Hamilton, S. K., Sippel, S. J., & Melack, J. M. (1996). Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie*, 137, 1–23.
- Haridasan, M. (2001). Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrado of central Brazil. En: M. E. McClain, R. L. Victoria & J. E. Richey (Eds.), *The Biogeochemistry of the Amazon Basin* (pp. 68–83). Oxford University Press, New York.
- Hartenberger, J. L. (1975). Nouvelles découvertes de Rongeurs dans le Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla Luribay (Bolivie). *Comptes Rendu de l'Académie des Sciences*, 280(4), 427–430.
- Hartenberger, J., Megard, F., & Sige, B. (1984). Faunules à rongeurs de l'Oligocène inférieur à Lircay (Andes du Pérou Central) : datation d'un épisode karstique; intérêt paléobiogéographique des remplissages tertiaires en Amérique du Sud. *Comptes Rendu de l'Académie des Sciences Serie II*, 299(9), 565–568.
- Haupt, R. J. (2012). *Dental Microwear Texture Analysis of Dentin: Can Mammalian Diets be Inferred Without Enamel?* Tesis Doctoral (Inédita), Vanderbilt University.
- Haupt, R. J., DeSantis, L. R. G., Green, J. L., & Ungar, P. S. (2013). Dental microwear texture as a proxy for diet in xenarthrans. *Journal of Mammalogy*, 94(4), 856–866.
- Hautier, L., Bover, P., Alcover, J. A., & Michaux, J. (2009). Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and paleobiology of the extinct Balearic dormouse *Hypnomys morpheus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(2), 181–194.
- Hautier, L., Lebrun, R., & Cox, P. G. (2012). Patterns of covariation in the masticatory apparatus of hystricognathous rodents: implications for evolution and diversification. *Journal of Morphology*, 273(12), 1319–1337.
- Hautier, L., Lebrun, R., Saksiri, S., Michaux, J., Vianey-Liaud, M., & Marivaux, L. (2011). Hystricognathy vs sciurognathy in the rodent jaw: a new morphometric assessment of hystricognathy applied to the living fossil *Laonastes* (Diatomyidae). *PLoS One*, 6(4), e18698.
- Hayashida, A., & Danhara, T. (1985). Fission track dating of the volcanic ash layers in continental deposits at Salla, Bolivia: Re-examination. *Kyoto University overseas research reports of new world monkeys*, 5, 39–42.

- Hayashida, A., Rodrigo, L. A., & Saavedra, A. (1984). Fission track dating and paleomagnetic study of the Cenozoic continental deposits at Salla, Bolivian Andes. *Kyoto University overseas research reports of new world monkeys*, 4, 89–98.
- Hayek, L. A. C., Bernor, R. L., Solounias, N., & Steigerwald, P. (1991). Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. *Annales Zoologici Fennici*, 28, 187–200.
- Hedberg, C., & DeSantis, L. R. G. (2017). Dental microwear texture analysis of extant koalas: clarifying causal agents of microwear. *Journal of Zoology*, 301(3), 206–214.
- Henry, O. (1997). The influence of sex and reproductive state on diet preference in four terrestrial mammals of the French Guianan rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 75(6), 929–935.
- Henry, O. (1999). Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3), 291–300.
- Hermoza, W., Brusset, S., Baby, P., Gil, W., Roddaz, M., Guerrero, N., & Bolaños, R. (2005). The Huallaga foreland basin evolution: Thrust propagation in a deltaic environment, northern Peruvian Andes. *Journal of South American Earth Sciences*, 19(1), 21–34.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1989). Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Journal of Animal Ecology*, 58(2), 667–679.
- Heywood, J. J. N. (2010). Functional anatomy of bovid upper molar occlusal surfaces with respect to diet. *Journal of Zoology*, 281(1), 1–11.
- Hiiemae, K. M. (1978). Mammalian Mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. En: P. M. Butler & K. A. Joysey (Eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth* (pp. 359–398). Academic Press, New York.
- Hillson, S. (2005). *Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hillson, S., FitzGerald, C., & Flinn, H. (2005). Alternative dental measurements: proposals and relationships with other measurements. *American Journal of Physical Anthropology*, 126(4), 413–426.
- Hoch, G. A., & Adler, G. H. (1997). Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology*, 13(1), 51–58.
- Hodson, M. J., White, P. J., Mead, A., & Broadley, M. R. (2005). Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany*, 96(6), 1027–1046.
- Hoffman, J. M., Fraser, D., & Clementz, M. T. (2015). Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear. *Journal of Experimental Biology*, 218(10), 1538–1547.

- Hoffmann, J. A. J. (1975). *Atlas climático de América del Sur. Mapas de temperatura y precipitaciones medias*. World Meteorological Organization, Geneva.
- Hoffstetter, R. (1968). Un gisement de mammifères déséadiens (Oligocène inférieur) en Bolivie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 267, 1095–1097.
- Hoffstetter, R. (1969). Un primate de l'Oligocène Inférieur sudaméricain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 269, 434–437.
- Hoffstetter, R. (1976). Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. *Palaeovertebrata*, 7, 1–14.
- Hoffstetter, R. & Petter, G. (1983). *Paraborhyaena boliviana* et *Andinogale sallensis*, deux Marsupiaux (Borhyaenidae) nouveaux du Désédien (Oligocène Inférieur) de Salla (Bolivie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 296, 205–208.
- Hoffstetter, R. (1972). Origine et dispersion des Rongeurs Hystricognathes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 274(21), 2867–2870.
- Hoffstetter, R., & Lavocat, R. (1970). Découverte dans le Désédien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des Rongeurs Caviomorphes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 271, 172–175.
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931.
- Hopkins, S. S. (2008). Reassessing the mass of exceptionally large rodents using tooththrow length and area as proxies for body mass. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 232–243.
- Hopley, P. J., Latham, A. G., & Marshall, J. D. (2006). Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa: a stable isotope and dental microwear approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 233(3–4), 235–251.
- Houston, K., Tucker, M. R., Chowdhury, J., Shirley, N., & Little, A. (2016). The plant cell wall: a complex and dynamic structure as revealed by the responses of genes under stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 7, 984.
- Hua, L.-C., Brandt, E. T., Meullenet, J.-F., Zhou, Z.-R., & Ungar, P. S. (2015). An in vitro study of dental microwear formation using the BITE Master II chewing machine. *American Journal of Physical Anthropology*, 158(4), 769–775.
- Huber, A. (1979). Estimación empírica de las características hidrológicas de Chile. *Agro Sur*, 7: 57–65.
- Huchon, D. & Douzery, E. (2001). From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of Hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 238–251.

Hullot, M., Antoine, P.-O., Ballatore, M., & Merceron, G. (2019). Dental microwear textures and dietary preferences of extant rhinoceroses (Perissodactyla, Mammalia). *Mammal Research*, 64(3), 397–409.

Hullot, M., Antoine, P. O., Spassov, N., Koufos, G. D., & Merceron, G. (2022). Late Miocene rhinocerotids from the Balkan-Iranian province: ecological insights from dental microwear textures and enamel hypoplasia. *Historical Biology*, 1-18.

Hutterer, R. (1994). Island rodents: a new species of *Octodon* from Isla Mocha, Chile (Mammalia: Octodontidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59(1), 27–41.

Huxley, J. S., & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780–781.

Iack-Ximenes, G. E., de Vivo, M., & Percequillo, A. R. (2005a). A new genus for *Loncheres grandis* Wagner, 1845, with taxonomic comments on other arboreal echimyids (Rodentia, Echimyidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(1), 89–112.

Iack-Ximenes, G. E., de Vivo, M., & Percequillo, A. R. (2005b). A new species of *Echimyus* Cuvier, 1809 (Rodentia, Echimyidae) from Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45, 51–60.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE (1985). *Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE (1993). *Mapa de vegetação do Brasil. Map 1:5,000,000*. IBGE, Rio de Janeiro.

International Organization for Standardization. (2012). Geometrical product specifications (GPS) – Surface texture: Areal – Part 2: Terms, definitions and surface texture parameters (ISO 25178-2).

Jackson, J. E., Branch, L. C., & Villarreal, D. (1996). *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species*, 543, 1–6.

Jacobs, B. F., Kingston, J. D., & Jacobs, L. L. (1999). The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(2), 590–643.

Jaillard, E., & Soler, P. (1996). Cretaceous to early Paleogene tectonic evolution of the northern Central Andes (0–18 S) and its relations to geodynamics. *Tectonophysics*, 259(1–3), 41–53.

Janis, C. M. (1979). Mastication in the hyrax and its relevance to ungulate dental evolution. *Paleobiology*, 5(1), 50–59.

Janis, C. M. (1988). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. En: D. E. Russell, J.-P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (Eds.), *Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology* (pp. 367–387). Éditions du Muséum, Paris.

- Janis, C. M. (1990). Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28(1), 349–366.
- Janos, D. P., Sahley, C. T., & Emmons, L. H. (1995). Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology*, 76(6), 1852–1858.
- Jansen, P. A., Bartholomeus, M., Bongers, F., Elzinga, J. A., den Ouden, J., & Van Wieren, S. E. (2002). The Role of Seed Size in Dispersal by a Scatter-hoarding Rodent. En: D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 209–225). CABI Publishing, Wallingford.
- Janson, C. H. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219(4581), 187–189.
- Janzen, D. H. (1983). *Coendou mexicanum* [sic] (Puercoespín, Prehensile-Tailed Porcupine). En: D. H. Janzen (Ed.), *Costa Rican Natural History* (pp. 460–461). University of Chicago Press, Chicago.
- Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S. A. F., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., & Antonioli, L. (2010). The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. En: C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past* (pp. 317–334). Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Jaramillo, C., Rueda, M. J., & Mora, G. (2006). Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311(5769), 1893–1896.
- Jayat, J. & Ojeda, R. (2008). *Microcavia shiptoni*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2008, e.T13321A3633098. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T13321A3633098.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Jiang, T., & DeSantis, L. R. G. (2014). Dental microwear texture analysis of the tasmanian devil: assessing variability among teeth. *Young Scientist*, 4, 30–32.
- Jones, B. & DeSantis, L. R. G. (2015). Dietary ecology of herbivorous megafauna from the La Brea tar pits in southern California: evidence of changing dietary behaviour coincident with climate change. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts, 2015, 151.
- Jorge, M. S., & Peres, C. A. (2005). Population density and home range size of red-rumped Agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(2), 317–321.
- Justice, K. E., & Smith, F. A. (1992). A model of dietary fiber utilization by small mammalian herbivores, with empirical results for *Neotoma*. *The American Naturalist*, 139(2), 398–416.
- Justo, E. R., De Santis, L. J. M., & Kin, M. S. (2003). *Ctenomys talarum*. *Mammalian Species*, 730, 1–5.

- Kaiser, T. M. (2002). Functional significance of ontogenetic gradients in the enamel ridge pattern of the upper cheek dentition of the miocene hipparionin horse *Cormohipparion occidentale* (Equidae, Perissodactyla). *Senckenbergiana lethaea*, 82(1), 167–180.
- Kaiser, T. M., Clauss, M., & Schulz-Kornas, E. (2016). A set of hypotheses on tribology of mammalian herbivore teeth. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(1), 014003.
- Kaiser, T. M., Fickel, J., Streich, W. J., Hummel, J., & Clauss, M. (2010). Enamel ridge alignment in upper molars of ruminants in relation to their natural diet. *Journal of Zoology*, 281(1), 12–25.
- Kalthoff, D. C. (2011). Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). *Journal of Morphology*, 272(6), 641–661.
- Kamilar, J., & Pokempner, A. (2008). Does body mass dimorphism increase male–female dietary niche separation? A comparative study of primates. *Behaviour*, 145(9), 1211–1234.
- Karimi, Y., Rodrigues de Almeida, C., & Petter, F. (1976). Note sur les rongeurs du Nord-est du Brésil. *Mammalia*, 40(2), 257–266.
- Karlin, U. O., Coirini, R., Pietrarelli, L., & Perpiñal, E. (1992). Caracterización del Chaco Árido y propuesta de recuperación del recurso forestal. En: U. O. Karlin & R. O. Coirini (Eds), *Sistemas agroforestales para pequeños productores de zonas áridas, Proyecto GTZ. Desarrollo agroforestal en comunidades rurales del Noroeste Argentino* (pp. 7–12). Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Karme, A., Rannikko, J., Kallonen, A., Clauss, M., & Fortelius, M. (2016). Mechanical modelling of tooth wear. *Journal of the Royal Society Interface*, 13(120), 20160399.
- Kay, R. F. (1977). The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology*, 46(2), 327–352.
- Kay, R. F. (1981). The nut-crackers—a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 55(2), 141–151.
- Kay, R. F., & Covert, H. H. (1983). True grit: a microwear experiment. *American Journal of Physical Anthropology*, 61(1), 33–38.
- Kay, R. F., & Covert, H. H. (1984). Anatomy and behaviour of extinct primates. En: D. J. Chivers, B. A. Wood & A. Bilsborough (Eds.), *Food acquisition and processing in primates* (pp. 467–508). Springer, Boston.
- Kay, R. F., & Hiiemae, K. M. (1974). Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 40(2), 227–256.

- Kay, R. F., Macfadden, B. J., Madden, R. H., Sandeman, H., & Anaya, F. (1998). Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal “Age”. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(1), 189–199.
- Kay, R. F., Williams, B. A., & Anaya, F. (2002). The adaptations of *Branisella boliviana*, the earliest South American monkey. En: J. M. Plavcan, R. F. Kay, W. L. Jungers & C. P. van Schaik (Eds.), *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil Record. Advances in Primatology* (pp. 339–370). Springer, Boston.
- Kaya, F., & Kaymakçı, N. (2013). Systematics and dental microwear of the late Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from Hayranlı, Anatolia: Implications for paleoecology and paleobiodiversity. *Palaeontologia Electronica*, 16(3), 21A.
- Kennedy, F. E., Brown, C. A., Kolodny, J., & Sheldon, B. M. (1999). Fractal analysis of hard disk surface roughness and correlation with static and low-speed friction. *Journal of Tribology*, 121(4), 968–974.
- Kerber, L., Pereira Lopes, R., Vucetich, M. G., Ribeiro, A. M., & Pereira, J. (2011). Chinchillidae and Dolichotinae rodents (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha) from the late Pleistocene of southern Brazil.
- Killeen, T. J., García Estigarribia, E., & Beck, S. G. (1993). *Guía de Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, La Paz.
- King, T., Andrews, P., & Boz, B. (1999). Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(3), 359–373.
- Kingston, J. D. (2011). Stable isotopic analyses of Laetoli fossil herbivores. En: T. Harrison (Ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context, Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment* (pp. 293–328). Springer, Dordrecht.
- Klaus, S., Magalhães, C., Salas-Gismondi, R., Gross, M., & Antoine, P.-O. (2017). Palaeogene and Neogene brachyurans of the Amazon basin: a revised first appearance date for primary freshwater crabs (Brachyura, Trichodactylidae). *Crustaceana*, 90(7–10), 953–967.
- Koch, P. L., Tuross, N., & Fogel, M. L. (1997). The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal of Archaeological Science*, 24(5), 417–429.
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J., & Barker, W. W. (1999). Altered states: effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochimica et cosmochimica acta*, 63(18), 2737–2747.
- Korkmaz, S., Göksülük, D., & Zararsiz, G. (2014). MVN: An R package for Assessing Multivariate Normality. *R JOURNAL*, 6(2), 151–162.
- Kraglievich, L. (1934). La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducida de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Imprenta “El siglo ilustrado”. Montevideo, 17–133.

- Kramarz, A. G. (2001). Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata*, 30(1–2), 51–88.
- Kramarz, A. G. (2005). A primitive cephalomyid hystricognath rodent from the early Miocene of northern Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(2), 249–258.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 153–181.
- Kubo, M. O., Yamada, E., Kubo, T., & Kohno, N. (2017). Dental microwear texture analysis of extant sika deer with considerations on inter-microscope variability and surface preparation protocols. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 155–165.
- Kufner, M. B., & Chambouleyron, M. (1991). Actividad espacial de *Dolichotis patagonum* en relación a la estructura de la vegetación en el Monte Argentino. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26(4), 249–255.
- Kufner, M. B., & Durañona, G. (1991). Consumo y eficiencia digestiva del mara, *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae). *Ecología Austral*, 1(1), 50–55.
- Lacey, E. A., & Wieczorek, J. R. (2003). Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid perspective. *Journal of Mammalogy*, 84(4), 1198–1211.
- Lacher, T. E. Jr., (2016). Family Caviidae. En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 406–439). Lynx Edicions, Barcelona.
- Lacher, T. E. Jr., Murphy, W. J., Rogan, J., Smith, A. T., Upham, N. S., (2016). Evolution, Phylogeny, Ecology, and Conservation of the Clade Glires: Lagomorpha and Rodentia. En: D. E. Wilson, T. E. Jr. Lacher & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* (pp. 15–26). Lynx Edicions, Barcelona.
- Lack, D. (1947). *Darwin's finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lambert, T. D., Malcolm, J. R., & Zimmerman, B. L. (2006). Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy*, 87(4), 766–776.
- Landry, S. O. (1957). *The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents*. University of California Publications in Zoology, Berkeley, California.
- Langer, P. (2002). The digestive tract and life history of small mammals. *Mammal Review*, 32(2), 107–131.
- Lara, M. C., & Patton, J. L. (2000). Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130(4), 661–686.

- Lara, M. C., Patton, J. L., & da Silva, M. N. F. (1996). The simultaneous diversification of South American echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5(2), 403–413.
- Lavocat, R. (1974). The Interrelationships between the African and South American Rodents and their bearing on the problem of the origin of South American monkeys. *Journal of Human Evolution* 3: 323–326.
- Lavocat, R. (1976). Rongeurs Caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. II- Rongeurs du bassin Deseadien de Salla-Luribay. *Palaeovertebrata*, 7(3): 15–90.
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18.
- Legendre, S. (1986). Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16(4), 191–212.
- Leggieri, L. R., Guichón, M. L., & Cassini, M. H. (2011). Landscape correlates of the distribution of coypu *Myocastor coypus* (Rodentia, Mammalia) in Argentinean Pampas. *Italian journal of zoology*, 78(1), 124–129.
- Leigh, E. J. Jr. (1999). *Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- Leite, Y. L. R. (2003). *Evolution and Systematics of the Atlantic Tree Rats, Genus Phyllomys (Rodentia, Echimyidae), with Description of Two New Species*. University of California Press, Berkeley.
- Leite, Y. L. R., & Patton, J. L. (2002). Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(3), 455–464.
- Leite, Y., & Loss, C. (2016). *Phyllomys lundi*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T136400A22210553. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136400A22210553.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Lema, H., Busteros, A., & Franchi, M. (2001). *Hoja Geológica 4466 II y IV Camarones, Provincia del Chubut*. Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires.
- Lessa, E. P., Vassallo, A. I., Verzi, D. H., & Mora, M. S. (2008). Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(2), 267–283.
- Lessa, L. G., & Costa, F. N. (2009). Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian Cerrado reserve. *Mastozoología Neotropical*, 16(2), 459–463.
- Lewis, P. J., Gutierrez, M., & Johnson, E. (2000). *Ondatra zibethicus* (Arvicolinae, Rodentia) dental microwear patterns as a potential tool for palaeoenvironmental reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, 27(9), 789–798.

Lindeman, J. C., & Mori, S. A. (1989). The Guianas. En: D. G. Campbell & H. D. Hammond (Eds.), *Floristic Inventory of Tropical Countries* (pp. 375–390). New York Botanical Garden, New York.

Loomis, F. B. (1914). *The Deseado Formation of Patagonia*. Rumford Press, Concord, New Hampshire.

Lord, R. D. (2000). *Wild Mammals of Venezuela*. Armitano Editores, Caracas.

Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, *11*(10), 995–1003.

Lucas, P. W. (2004). *Dental Functional Morphology: How Teeth Work*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lucas, P. W., Constantino, P., Wood, B., & Lawn, B. (2008). Dental enamel as a dietary indicator in mammals. *BioEssays*, *30*(4), 374–385.

Lucas, P. W., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Thai L. A., Watzke J., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2013). Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets. *Journal of the Royal Society Interface*, *10*(80), 20120923.

Maas, M. C. (1991). Enamel structure and microwear: an experimental study of the response of enamel to shearing force. *American Journal of Physical Anthropology*, *85*(1), 31–49.

Macdonald, D. W. (1981). Dwindling resources and the social behaviour of Capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). *Journal of Zoology*, *194*(3), 371–391.

MacFadden, B. J., Campbell, K. E. Jr., Cifelli, R. L., Siles, O., Johnson, N. M., Naeser, C. W., & Zeitler, P. K. (1985). Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (late Oligocene-early Miocene) Salla beds of northern Bolivia. *Journal of Geology*, *93*(3), 223–250.

MacFadden, B. J., Wang, Y., Cerling, T. E., & Anaya, F. (1994). South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *107*(3-4), 257–268.

MacFadden, B.J. 1990. Chronology of Cenozoic primate localities in South America. *Journal of Human Evolution*, *19*(1–2), 7–22.

Madden, R. H., Bellosi, E., Carlini, A. A., Heizler, M., Vilas, J. J., Ré, G. H., Kay, R. F., & Vucetich, M. G. (2005). Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating Middle Cenozoic mammal evolution in South America. En: E. Llambías, R. de Barrio, P. González & P. Leal (Eds.), *Actas Del XVI Congreso Geológico Argentino, Tomo IV* (pp. 411–412). Asociación Geológica Argentina, La Plata.

- Maestri, R., & Patterson, B. D. (2016). Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PloS one*, *11*(3), e0151895.
- Maestri, R., Monteiro, L. R., Fornel, R., Upham, N. S., Patterson, B. D., & de Freitas, T. R. O. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive?. *Evolution*, *71*(3), 610-632.
- Maier, S. F. (1984). Learned helplessness and animal models of depression. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, *8*(3), 435-446.
- Mainland, I. L. (1998). Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): distinguishing grazing and fodder-fed ovicaprids using a quantitative analytical approach. *Journal of Archaeological Science*, *25*(12), 1259-1271.
- Mainland, I. L. (2000). A dental microwear study of seaweed-eating and grazing sheep from Orkney. *International Journal of Osteoarchaeology*, *10*(2), 93-107.
- Mainland, I. L. (2003). Dental microwear in grazing and browsing Gotland sheep (*Ovis aries*) and its implications for dietary reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, *30*(11), 1513-1527.
- Malcolm, J. R. (1992). Use of tooth impressions to identify and age live *Proechimys guyannensis* and *P. cuvieri* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, *227*(4), 537-546.
- Malizia, A. I., & Busch, C. (1991). Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalia*, *55*(2), 293-306.
- Malizia, A. I., Vassallo, A. I., & Busch, C. (1991). Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica*, *36*(1-2), 87-94.
- Mangan, S. A., & Adler, G. H. (1999). Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology*, *15*(6), 779-790.
- Mangan, S. A., & Adler, G. H. (2002). Seasonal dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats in a neotropical forest. *Oecologia*, *131*(4), 587-597.
- Mantovani, W. (1993). *Estrutura e dinâmica da floresta Atlântica na Juréia, Iguape-SP*. Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Marani, H., & Dozo, M. T. (2008). El cráneo más completo de *Eurygenium latirostris* Ameghino, 1895 (Mammalia, Notoungulata), un Notohippidae del Deseadense (Oligoceno tardío) de la Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, *45*(3), 619-626.
- Mares, M. A. (1975). South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *72*(5), 1702-1706.

Mares, M. A. (1993). Heteromyids and their ecological counterparts: a pandesertic view of rodent ecology and devolution. En: H. H. Genoways & J. H. Brown (Eds.), *Biology of the Heteromyidae* (pp. 652–714). American Society of Mammalogists, Provo, Utah.

Mares, M. A. (1997). The geobiological interface: granitic outcrops as a selective force in mammalian evolution. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 80, 131.

Mares, M. A., & Ojeda, R. A. (1982). Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. En: M. A. Mares & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America* (pp. 393–432). Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications No. 6, Linesville, Pennsylvania.

Mares, M. A., Braun, J. K., Barquez, R. M., & Díaz, M. M. (2000). Two new genera and species of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 203, 1–27.

Mares, M. A., Ojeda, R. A., & Kosco, M. P. (1981). Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of Carnegie Museum*, 50, 151–206.

Marinho-Filho, J. (2016). *Clyomys laticeps*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T4989A22205489. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T4989A22205489.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Marinho-Filho, J., & Emmons, L. (2016). *Coendou prehensilis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T101228458A22214580. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T101228458A22214580.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Marivaux, L., & Boivin, M. (2019). Emergence of hystricognathous rodents (Mammalia, Hystricognathi): Palaeogene fossil record, phylogeny, macroevolution and historical biogeography. *Zoological Journal of Linnean Society*, 187: 929–964.

Marivaux, L., Adnet, S., Altamirano-Sierra, A. J., Boivin, M., Pujos, F., Ramdarshan, A., Salas-Gismondí, R., Tejada-Lara, J.V. & Antoine, P.-O. (2016). Neotropics provide insights into the emergence of New World monkeys: New dental evidence from the late Oligocene of Peruvian Amazonia. *Journal of Human Evolution*, 97, 159–175.

Marivaux, L., Essid, E. M., Marzougui, W., Khayati Ammar, H., Adnet, S., Marandat, B., Merzeraud, G., Tabuce, R. & Vianey-Liaud, M. (2014). A new and primitive species of *Protophiomys* (Rodentia, Hystricognathi) from the late middle Eocene of Djebel ElKébar, Central Tunisia. *Palaeovertebrata*, 38(1), e2.

Marivaux, L., Vélez-Juarbe, J., Merzeraud, G., Pujos, F., Viñola López, L. W., Boivin, M., Santos-Mercado, H., Cruz, E. J., Grajales, A., Padilla, J., Vélez-Rosado, K. I., Philippon, M., Léticée, J.-L., Münch, P., & Antoine, P.-O. (2020). Early Oligocene chinchilloid caviomorphs from Puerto Rico and the initial rodent colonization of the West Indies. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1920), 20192806.

Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., Jaeger, J.-J. (2004). High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 105–134.

- Marivaux, L., Welcomme, J.-L., Vianey-Liaud, & M., Jaeger, J.-J. (2002). The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta*, 31: 225–239.
- Marshall, A. J., & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1219–1235.
- Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 140(4), 603–614.
- Marshall, L. G., & Sempere, T. (1991). The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En: R. Suarez (Ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia, Vol. I* (pp. 631–652). Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, La Paz.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M., & Mones, A. (1984). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 1984, 1–76.
- Marshall, L. G., Cifelli, R. L., Drake, R. E., & Curtis, G. H. (1986). Vertebrate paleontology, geology, and geochronology of the Tapera de Lopez and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 60(4), 920–951.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R., & Pascual, R. (1983). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 1983, 1–93.
- Martin, F., Plastiras, C.-A., Merceron, G., Souron, A., & Boisserie, J. R. (2018). Dietary niches of terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia: evidence from dental microwear texture analysis. *Scientific Reports*, 8, 14052.
- Martin, L. B., Olejniczak, A. J., & Maas, M. C. (2003). Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*. *Journal of Human Evolution*, 45(5), 351–367.
- Martin, L. F., Winkler, D., Tütken, T., Codron, D., De Cuyper, A., Hatt, J.-M., & Clauss, M. (2019). The way wear goes: phytolith-based wear on the dentine–enamel system in guinea pigs (*Cavia porcellus*). *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1912), 20191921.
- Martin, T. (1992). Schmelzmikrostruktur in den inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. *Palaeovertebrata Mém.extra.*, 1–168.
- Martin, T. (1994). African origin of caviomorph rodents is indicated by incisor enamel microstructure. *Paleobiology*, 20, 5–13.
- Martin, T. (2007). Incisor enamel microstructure and the concept of Sciuiravida. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 2007(39), 127–140.

- Martínez-Carretero, E. (1995). La Puna argentina: delimitación general y división en distritos florísticos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 31(1–2), 27–40.
- Martínez, C., Jaramillo, C., Martínez-Murcia, J., Crepet, W., Cárdenas, A., Escobar, J., Moreno, F., Pardo-Trujillo, A., & Caballero-Rodríguez, D. (2021). Paleoclimatic and paleoecological reconstruction of a middle to late Eocene South American tropical dry forest. *Global and Planetary Change*, 205, 103617.
- Martínez, L. M., & Pérez-Pérez, A. (2004). *Post-Mortem* wear as indicator of taphonomic processes affecting enamel surfaces of hominin teeth from Laetoli and Olduvai (Tanzania). *Anthropologie*, 42(1), 37–42.
- Massey, F. P., & Hartley, S. E. (2006). Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2299–2304.
- Massey, F. P., Ennos, A. R., & Hartley, S. E. (2006). Silica in grasses as a defence against insect herbivores: contrasting effects on folivores and a phloem feeder. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 595–603.
- Massey, F. P., Ennos, A. R., & Hartley, S. E. (2007). Grasses and the resource availability hypothesis: the importance of silica-based defences. *Journal of Ecology*, 95(3), 414–424.
- Massey, F. P., Massey, K., Ennos, A. R., & Hartley, S. E. (2009). Impacts of silica-based defences in grasses on the feeding preferences of sheep. *Basic and Applied Ecology*, 10(7), 622–630.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press, New York.
- McMahon, T., & Bonner, J. T. (1983). *On Size and Life*. Scientific American Library, New York.
- McNab, B. K. (2008). An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(1), 5–28.
- Medina, A. I., Martí, D. A., & Bidau, C. J. (2007). Subterranean rodents of the genus *Ctenomys* follow the converse to Bergmann's rule (Caviomorpha, Ctenomyidae). *Journal of Biogeography*, 34, 1439–1454.
- Mello, J. H. F., Moulton, T. P., Raíces, D. S. L., & Bergallo, H. G. (2015). About rats and jackfruit trees: modeling the carrying capacity of a Brazilian Atlantic Forest spiny-rat *Trinomys dimidiatus* (Günther, 1877)–Rodentia, Echimyidae–population with varying jackfruit tree (*Artocarpus heterophyllus* L.) abundances. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1), 208–215.
- Mendoza, I., Condit, R. S., Wright, S. J., Caubère, A., Châtelet, P., Hardy, I., & Forget, P.-M. (2018). Inter-annual variability of fruit timing and quantity at Nouragues (French Guiana): insights from hierarchical Bayesian analyses. *Biotropica*, 50(3), 431–441.

- Mendoza, M., & Palmqvist, P. (2008). Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology*, 274(2), 134–142.
- Merceron, G., Berlioz, E., Vonhof, H., Green, D., Garel, M., & Tütken, T. (2021). Tooth tales told by dental diet proxies: An alpine community of sympatric ruminants as a model to decipher the ecology of fossil fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 562, 110077.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., & Heintz, E. (2004b). The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207(1–2), 143–163.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., & Ramdarshan, A. (2018a). Dental microwear and controlled food testing on sheep: the TRIDENT project. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 174–183.
- Merceron, G., Blondel, C., de Bonis, L., Koufos, G. D., & Viriot, L. (2005a). A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios*, 20(6), 551–561.
- Merceron, G., Colyn, M., & Geraads, D. (2018b). Browsing and non-browsing extant and extinct giraffids: evidence from dental microwear textural analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505, 128–139.
- Merceron, G., Costeur, L., Maridet, O., Ramdarshan, A., & Göhlich, U. B. (2012). Multi-proxy approach detects heterogeneous habitats for primates during the Miocene climatic optimum in Central Europe. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 150–161.
- Merceron, G., de Bonis, L., Viriot, L., & Blondel, C. (2005b). Dental microwear of fossil bovids from northern Greece: paleoenvironmental conditions in the eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217(3–4), 173–185.
- Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., & Verheyden-Tixier, H. (2010a). Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One*, 5(3), e9542.
- Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 328, 262–269.
- Merceron, G., Kaiser, T. M., Kostopoulos, D. S., & Schulz, E. (2010b). Ruminant diets and the Miocene extinction of European great apes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3105–3112.
- Merceron, G., Novello, A., & Scott, R. S. (2016a). Paleoenvironments inferred from phytoliths and dental microwear texture analyses of meso-herbivores. *Geobios*, 49(1–2), 135–146.
- Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., & Pret, D. (2016b). Untangling the

environmental from the dietary: dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20161032.

Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., & Kaiser, T. M. (2007). Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution*, 53(4), 331–349.

Merceron, G., Scott, J., Scott, R. S., Geraads, D., Spassov, N., & Ungar, P. S. (2009). Folivory or fruit/seed predation for *Mesopithecus*, an earliest colobine from the late Miocene of Eurasia? *Journal of human evolution*, 57(6), 732–738.

Merceron, G., Taylor, S., Scott, R., Chaimanee, Y., & Jaeger, J.-J. (2006). Dietary characterization of the hominoid *Khoratpithecus* (Miocene of Thailand): evidence from dental topographic and microwear texture analyses. *Naturwissenschaften*, 93(7), 329–333.

Merceron, G., Viriot, L., & Blondel, C. (2004a). Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research*, 53(1–2), 125–132.

Meserve, P. L. (1978). Water dependence in some Chilean arid zone rodents. *Journal of Mammalogy*, 59(1), 217–219.

Meserve, P. L. (1981). Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *The Journal of Animal Ecology*, 50, 745–757.

Mihlbachler, M. C., Beatty, B. L., Caldera-Siu, A., Chan, D., & Lee, R. (2012). Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica*, 15(1), 12A.

Mihlbachler, M. C., Foy, M., & Beatty, B. L. (2019). Surface replication, fidelity and data loss in traditional dental microwear and dental microwear texture analysis. *Scientific reports*, 9(1), 1595.

Miller, K. G., Browning, J. V., Schmelz, W. J., Kopp, R. E., Mountain, G. S., & Wright, J. D. (2020). Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science advances*, 6(20), eaaz1346.

Millward, D., Davies, S. J., Williamson, F., Curtis, R., Kearsley, T. I., Bennett, C. E., Marshall, J.E., & Browne, M. A. (2018). Early Mississippian evaporites of coastal tropical wetlands. *Sedimentology*, 65(7), 2278–2311.

Milner, N. (2005). Can seasonality studies be used to identify sedentism in the past? En: D. Bailey, V. Cummings & A. Whittle (Eds.), *(Un)settling the Neolithic* (pp. 32–37). Oxford Books, Oxford.

Mitchell, M. G., Bennett, E. M., & Gonzalez, A. (2014). Agricultural landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 192, 144–151.

- Mones, A. (1968). Proposición de una nueva terminología relacionada con el crecimiento de los molares. *Zoología Platense*, 1, 13–14.
- Mones, A., & Castiglioni, L. R. (1979). Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Paläontologische Zeitschrift*, 53(1-2), 77-87.
- Mones, A., & Ojasti, J. (1986). *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian species*, 264, 1–7.
- Montgomery, G. G., & Lubin, Y. D. (1978). Movements of *Coendou prehensilis* in the Venezuelan Llanos. *Journal of Mammalogy*, 59(4), 887–888.
- Moojen, J. (1952). *Os roedores do Brasil, Volume I*. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro.
- Moojen, J., Locks, M., & Langguth, A. (1997). A new species of *Kerodon* Cuvier, 1825 from the state of Goiás, Brazil (Mammalia, Rodentia, Caviidae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia*, 377, 1–10.
- Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W., & Espurt, N. (2010). Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. En: C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia – Landscape and Species Evolution: A Look into the Past* (pp. 38–60). Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Mora, M., Olivares, A. I., & Vassallo, A. I. (2003). Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(1), 85–96.
- Morellato, L. P. C., Rodrigues, R. R., Leitão-Filho, H. F., & Joly, C. A. (1989). Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de altitude e floresta semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12, 85–98.
- Morello, J. (1958). La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, 2, 1–155.
- Morello, J. (1968). *La vegetación de la República Argentina, No. 10: Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- Morgan, C. C., & Álvarez, A. (2013). The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *Journal of Zoology*, 290(2), 107–116.
- Morgan, C. C., & Verzi, D. H. (2011). Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. *Journal of Anatomy*, 219(2), 167–175.
- Mori, S. A., Boom, B. M., de Carvalho, A. M., & dos Santos, T. S. (1983). Southern Bahian moist forests. *The Botanical Review*, 49(2), 155–232.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1–110.
- Mouchaty, S., Catzeflis, F., Janke, A. & Arnason, U. (2001). Molecular evidence on an African Phiomorpha-South American Caviomorpha clade support for Hystricognathi based on the complete mitochondrial genome of the Cane Rat (*Thryonomys swinderianus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1:127–135.
- Muñoz-Pedrerros, A. (2000). Orden Rodentia. En A. Muñoz-Pedrerros & J. Yáñez (Eds.) *Mamíferos de Chile* (pp. 73–126). CEA (Centro de Estudios Agrarios y Ambientales) Ediciones, Valdivia, Chile.
- Murray, C. G., & Sanson, G. D. (1998). Thegosis – A critical review. *Australian Dental Journal*, 43(3), 192–198.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
- Napier, J. R., & Napier, P. H. (1967). *A Handbook of Living Primates*. Academic Press, New York.
- Nasif, N.L. (2010). Los Dinomyidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno Superior del noroeste argentino. Su anatomía cráneo-dentaria. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, 362 p.
- Nelson, S., Badgley, C., & Zakem, E. (2005). Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Palaeontologia Electronica*, 8(1), 14A.
- Nicotra, A. B., & Davidson, A. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37(2), 117–127.
- Nimer, E. (1979). *Climatologia do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística y Superintendência de Recursos Naturais e Meio Ambiente, Rio de Janeiro.
- Noble, D., Mégard, F., & McKee, E. (1979). Early tertiary “incaic” tectonism, uplift and volcanic activity, Andes of Central Peru. *Bulletin of the Geological Society of America* 90, 903–907.
- Nores, M. (1992). Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. *The Auk*, 109(2), 346–357.
- Novello, A., Blondel, C., & Brunet, M. (2010). Feeding behavior and ecology of the Late Oligocene Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from La Milloque (France): Evidence from dental microwear analysis. *Comptes Rendus Palevol*, 9(8), 471–478.
- Nowak, R. M. (1991). *Walker's Mammals of the World, Fifth Edition*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Ojeda, R. A. (2019). *Ctenomys tucumanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019, e.T5831A22195435. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T5831A22195435.en>. Descargada el 20 de marzo de 2020.
- Ojeda, R. A., & Mares, M. A. (1989). *A biogeographic analysis of the mammals of Salta Province, Argentina: patterns of species assemblage in the Neotropics*. Texas Tech University Press, Lubbock.
- Ojeda, R. A., & Tabeni, S. (2009). The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments*, 73(2), 173–181.
- Ojeda, R. A., Borghi, C. E., Diaz, G. B., Giannoni, S. M., Mares, M. A., & Braun, J. K. (1999). Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments*, 41(4), 443–452.
- Ojeda, R. A., Gonnet, J. M., Borghi, C. E., Giannoni, S. M., Campos, C. M., & Diaz, G. B. (1996). Ecological observations of the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* in desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3(2), 183–191.
- Ojeda, R. A., Novillo, A., & Ojeda, A. A. (2015). Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. En: A. I. Vassallo & D. Antenucci (Eds.), *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution* (pp. 121–138). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires.
- Olivares, A. I., Verzi, D. H., & Vassallo, A. I. (2004). Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (family Octodontidae). *Journal of Zoology*, 263(2), 167–177.
- Oliveira, P. S., & Marquis, R. J. (2002). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Oliver, A., Hernández-Ballarín, V., López Guerrero, P., García Paredes, I., Álvarez Sierra, M. A., Gómez Cano, A. R., García Yelo, B. A., Alcalde Rincón, G. M., & Peláez-Campomanes, P. (2014). Dental microwear analysis in Gliridae (Rodentia): methodological issues and paleodiet inferences based on *Armantomys* from the Madrid Basin (Spain). *Journal of Iberian Geology*, 40(1), 157–166.
- Olivero, E. B., Barreda, V., Marensi, S. A., Santillana S. N., & Martinioni, D. R. (1998). Estratigrafía, sedimentología y palinología de la Formación Sloggett (Paleogeno continental), Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 53(4), 504–516.
- Olmos, F. (1991). Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. *Mammalia*, 55(4), 555–566.
- Olmos, F., Galetti, M., Paschoal, M., & Mendes, S. L. (1993). Habits of the southern bamboo rat, *Kannabateomys amblyonyx* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Brazil. *Mammalia*, 57(3), 325–336.
- Olrog, C. C., & Lucero, M. M. (1980). *Guiá de los Mamíferos Argentinos*. Ministerio de Cultura y Educación, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán.

- Olson, D. M., Dinerstein, E., Hedao, P., Walters, S., Allnutt, T. F., Loucks, C. J., Kura, Y., Kassem, K. R., Webster, A., Bookbinder, M. (2000) *Terrestrial Ecoregions of the Neotropical Realm (map)*. Conservation Science Program, WWF-US, Washington DC.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933–938.
- Opazo, J. C. (2005). A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(3), 932–937.
- Orlando, L., Mauffrey, J. F., Cuisin, J., Patton, J. L., Hänni, C., & Catzeflis, F. (2003). Napoleon Bonaparte and the fate of an Amazonian rat: new data on the taxonomy of *Mesomys hispidus* (Rodentia: Echimyidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27(1), 113–120.
- Osborn, J. W. & Lumsden, A. G. S. (1978). An alternative to “thegosis” and a re-examination of the ways in which mammalian molars work. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 156(3), 371–392.
- Panarello, H. O., & Fernández, C. J. (2002). Stable carbon isotope measurements on hair from wild animals from altiplanic environments of Jujuy, Argentina. *Radiocarbon* 44, 709–716.
- Pascual, R (1967). Los roedores Octodontoidea (Caviomorpha) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno Inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata (Nueva serie)* 5:259–282.
- Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M., & Goin, F. J. (2002). Mamíferos cenozoicos. En: M. J. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del XVº Congreso Geológico Argentino, II-11* (pp. 1–12). Asociación Geológica Argentina, El Calafate.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D., & Tonni, E. (1965). Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6, 165–193.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., & Prado, J. L. (1996). Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Band 30 (pp. 265–319). Verlag, Munich.
- Passamani, M. (2010). Use of space and activity pattern of *Sphiggurus villosus* (F. Cuvier, 1823) from Brazil (Rodentia: Erethizontidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 75(5), 455–458.

Patterson, B. (2016). *Trinomys graciosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T136221A22212027. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136221A22212027.en>. Descargada el 20 de diciembre de 2018.

Patterson, B., & Marshall, L. G. (1978). The Deseadan, early Oligocene, Marsupialia of South America. *Fieldiana Geology*, 42(2), 37–100.

Patterson, B., & Pascual, R. (1968). New Echimyid Rodents from the Oligocene of Patagonia: And a Synopsis of the Family. *Museum of Comparative Zoology* 301: 1–14.

Patterson, B., & Wood, A. E. (1982). Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 149, 371–543.

Patton, J. L. (2015). Family Dinomyidae Alston, 1876. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 783–786). University of Chicago Press, Chicago.

Patton, J. L., & Emmons, L. H. (2015a). Family Dasyproctidae Bonaparte, 1838. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 733–762). University of Chicago Press, Chicago.

Patton, J. L., & Emmons, L. H. (2015b). Family Abrocomidae G. S. Miller and Gidley, 1918. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 805–818). University of Chicago Press, Chicago.

Patton, J. L., & Leite, R. N. (2015). Genus *Proechimys* J. A. Allen, 1899. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 950–989). University of Chicago Press, Chicago.

Patton, J. L., & Reig, O. A. (1989). Genetic differentiation among echimyid rodents, with emphasis on spiny rats, genus *Proechimys*. En: K. H. Redford & J. F. Eisenberg (Eds.), *Advances in Neotropical Mammalogy* (pp. 75–96). Sandhill Crane Press, Gainesville.

Patton, J. L., Catzeflis, F., Weksler, M., & Percequillo, A. (2016b). *Makalata macrura*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6983A22206578. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6983A22206578.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

Patton, J. L., da Silva, M. N. F., & Malcolm, J. R. (2000). Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2000(244), 1–306.

Patton, J. L., Pardiñas, U.F. J., & d'Elía, G. (2015). Mammals of South America. Vol. 2: Rodents. University of Chicago Press, Chicago.

Patton, J. L., Weksler, M., & Catzeflis, F. (2016a). *Makalata didelphoides*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T13233A22206738. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T13233A22206738.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

- Patton, J.L. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana: Zoology (new series)*, 39, 305–345.
- Pearson, O. P. (1959). Biology of the subterranean rodents *Ctenomys*, in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural 'Javier Prado'*, 9, 1–56.
- Pedreschi, F., Aguilera, J. M., & Brown, C. A. (2000). Characterization of food surfaces using scale-sensitive fractal analysis. *Journal of Food Process Engineering*, 23(2), 127–143.
- Pedreschi, F., Aguilera, J. M., & Brown, C. A. (2002). Characterization of the surface properties of chocolate using scale-sensitive fractal analysis. *International Journal of Food Properties*, 5(3), 523–535.
- Peigné, S., Goillot, C., Germonpré, M., Blondel, C., Bignon-Lau, O., & Merceron, G. (2009). Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(36), 15390–15393.
- Peixoto, A. L., & Gentry, A. (1990). Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista brasileira de Botânica*, 13(1), 19–25.
- Percher, A. M., Merceron, G., Nsi Akoue, G., Galbany, J., Romero, A., & Charpentier, M. J. (2017). Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual traits and reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(1), 123–138.
- Pereira, J. A., Quintana, R. D., & Monge, S. (2003). Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *Rangeland Ecology & Management / Journal of Range Management Archives*, 56(1), 13–20.
- Pérez-Barbería, F. J., & Gordon, I. J. (1998). Factors affecting food comminution during chewing in ruminants: a review. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63(2), 233–256.
- Pérez-Barbería, F. J., & Gordon, I. J. (2001). Relationships between oral morphology and feeding style in the Ungulata: a phylogenetically controlled evaluation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1471), 1023–1032.
- Pérez, C. A., Hedin, L. O., & Armesto, J. J. (1998). Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*, 1(4), 361–373.
- Pérez, E. M. (1992). *Agouti paca*. *Mammalian Species*, 404, 1–7.
- Pérez, M. E. & Pol, D. (2012). Major radiations in the evolution of caviid rodents: reconciling fossils, ghost lineages, and relaxed molecular clocks. *PLoS One* 7 (10): e48380.

- Pérez, M. E., & Vucetich, M. G. (2012). *Asteromys punctus* Ameghino (Rodentia, Hystricognathi Cavioidea) from the Late Oligocene of Patagonia (Argentina) and the Early Evolution of Cavioidea Sensu stricto. *Ameghiniana*, 49(1), 118–125.
- Pérez, M. E., Arnal, M., Boivin, M., Vucetich, M. G., Candela, A., Busker, F., & Quispe, B. M. (2018). New caviomorph rodents from the late Oligocene of Salla, Bolivia: taxonomic, chronological, and biogeographic implications for the Deseadan faunas of South America. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(10), 821–847.
- Pérez, M. E., Krause, M., & Vucetich, M. G. (2012). A new species of *Chubutomys* (Rodentia, Hystricognathi) from the late Oligocene of Patagonia and its implications on the early evolutionary history of Cavioidea sensu stricto. *Geobios*, 45(6), 573–580.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Rohlf, F. J., & dos Reis, S. F. (2009). Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(3), 646–660.
- Pessôa, L. M., Tavares, W. C., de Oliveira, J. A., & Patton, J. L. (2015). Genus *Trinomys* Thomas, 1921. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 999–1017). University of Chicago Press, Chicago.
- Pinto-Llona, A. C. (2013). Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears *Ursus spelaeus* and brown bears *Ursus arctos*: Inferences concerning diet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370, 41–50.
- Pinto, M. P., & Grelle, C. E. V. (2012). Minimizing conservation conflict for endemic primate species in Atlantic forest and uncovering knowledge bias. *Environmental Conservation*, 39(1), 30–37.
- Piperno, D. R. (1988). *Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective*. Academic Press, San Diego.
- Piperno, D. R. (2006). *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. AltaMira Press. Oxford.
- Plavcan, J. M., & Cope, D. A. (2001). Metric variation and species recognition in the fossil record. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 10(6), 204–222.
- Popowics, T. E., Rensberger, J. M., & Herring, S. W. (2001). The fracture behaviour of human and pig molar cusps. *Archives of Oral Biology*, 46(1), 1–12.
- Por, F. D. (1995). *The Pantanal of Mato Grosso (Brazil): World's Largest Wetlands*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Prideaux, G. J., Ayliffe, L. K., DeSantis, L. R., Schubert, B. W., Murray, P. F., Gagan, M. K., & Cerling, T. E. (2009). Extinction implications of a chenopod browse diet for a giant Pleistocene kangaroo. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(28), 11646–11650.

- Prinz, J. F., & Lucas, P. W. (1997). An optimization model for mastication and swallowing in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1389), 1715–1721.
- Prothero, D. R., & Berggren, W. A. (1992). *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Prusty, B. A. K., Mishra, P. C., & Azeez, P. A. (2005). Dust accumulation and leaf pigment content in vegetation near the national highway at Sambalpur, Orissa, India. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60(2), 228–235.
- Prychid, C. J., Rudall, P. J., & Gregory, M. (2003). Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *The Botanical Review*, 69(4), 377–440.
- Puig, S., Cona, M. I., Videla, F., & Mendez, E. (2010). Diet of the mara (*Dolichotis patagonum*), food availability and effects of an extended drought in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Mammalian Biology*, 75, 389–398.
- Pujos, F., & De Iuliis, G. (2007). Late Oligocene Megatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): new data on basal sloth radiation and Cingulata-Tardigrada split. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 132–144.
- Pulgar Vidal, J. (1967). Geografía del Perú. Las 8 regiones naturales del Perú. Editorial Universo, Lima.
- Purnell, M. A., Crumpton, N., Gill, P. G., Jones, G., & Rayfield, E. J. (2013). Within-guild dietary discrimination from 3-D textural analysis of tooth microwear in insectivorous mammals. *Journal of Zoology*, 291(4), 249–257.
- Purnell, M. A., Goodall, R. H., Thomson, S., & Matthews, C. J. (2017). Tooth microwear texture in odontocete whales: variation with tooth characteristics and implications for dietary analysis. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 184–195.
- Purnell, M., Seehausen, O., & Galis, F. (2012). Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(74), 2225–2233.
- Quade, J., Cerlinga, T. E., Barry, J. C., Morgan, M. E., Pilbeam, D. R., Chivas, A. R., Lee-Thorp, J. A., & van der Merwe, N. J. (1992). A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section*, 94(3), 183–192.
- Quintana, R. D., Monge, S., & Malvárez, A. I. (1994). Feeding habits of capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) in afforestation areas of the Lower Delta of the Parana River, Argentina. *Mammalia*, 58(4), 569–580.
- Quintana, R. D., Monge, S., & Malvárez, A. I. (1998). Feeding patterns of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia, Hydrochaeridae) and cattle in the non-insular area of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. *Mammalia*, 62(1), 37–52.
- R Development Core Team (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. www.R-project.org/.

- Rabosky, D. L., Grundler, M., & Anderson, C. (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 701–707.
- Raigemborn, M. S., Krause, J. M., Bellosi, E., & Matheos, S. D. (2010). Redefinición estratigráfica del grupo Río Chico (Paleógeno Inferior), en el norte de la cuenca del golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 67(2), 239–256.
- Ramdarshan, A. (2011). *Adaptive radiations and ecological diversity of Primates during the early Tertiary*. Tesis Doctoral (Inédita), Université Montpellier 2.
- Ramdarshan, A., Alloing-Séguier, L., Merceron, G., & Marivaux, L. (2011). The Primate Community of Cachoeira (Brazilian Amazonia): A Model to Decipher Ecological Partitioning among Extinct Species. *PLoS One*, 6(11), e27392.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2016). Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5559–5569.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2017). Overcoming sampling issues in dental tribology: insights from an experimentation on sheep. *Palaeontologia Electronica*, 19.3.53A, 1–19.
- Ramdarshan, A., Merceron, G., & Marivaux, L. (2012). Spatial and temporal ecological diversity amongst Eocene primates of France: evidence from teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(2), 201–216.
- Ramdarshan, A., Merceron, G., Tafforeau, P., & Marivaux, L. (2010). Dietary reconstruction of the Amphipithecidae (Primates, Anthropoidea) from the Paleogene of South Asia and paleoecological implications. *Journal of Human Evolution*, 59(1), 96–108.
- Rasia, L. L. (2016). *Los Chinchillidae (Rodentia, Caviomorpha) fósiles de la República Argentina: sistemática, historia evolutiva y biogeográfica, significado bioestratigráfico y paleoambiental*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Rasia, L. L., & Candela, A. M. (2017). Systematic revision of the vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) from the Chapadmalal Formation, late Pliocene of Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana*, 54(1), 50–69.
- Rasia, L. L., Candela, A. M., & Cañón, C. (2021). Comprehensive total evidence phylogeny of chinchillids (Rodentia, Caviomorpha): Cheek teeth anatomy and evolution. *Journal of Anatomy*, 239(2), 405–423.
- Ré, G. H., Bellosi, E. S., Heizler, M., Vilas, J. F., Madden, R. H., Carlini, A. A., Kay, R. F., & Vucetich, M. G. (2010). A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. En: R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich & R. F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 46–59). Cambridge University Press, Cambridge.

- Redford, K. H., & Eisenberg, J. F. (1992). *Mammals of the Neotropics: the Southern Cone*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Reguero, M. A., & Cerdeño, E. (2005). New late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), 674–684.
- Reguero, M. A., & Escribano, V. (1996). *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata: Mesotheriidae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior–Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra*, 4, 43–71.
- Reguero, M. A., Dozo, M. T., & Cerdeño, E. (2007). A poorly known rodentlike mammal (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (late Oligocene) of Argentina. Paleocology, biogeography, and radiation of the rodentlike ungulates in South America. *Journal of Paleontology*, 81(6), 1301–1307.
- Reguero, M. A., Ubilla, M., & Perea, D. (2003). A new species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2), 445–457.
- Reguero, M.A. 1999. *El problema de las relaciones sistémicas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): Análisis de los taxones de Patagonia de la edad-mamífero Deseadense (Oligoceno)*. Tesis Doctoral (Inédita), Universidad Nacional de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires.
- Reid, F. A. (1997). *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York.
- Reid, F. A. (2016). *Hydrochoerus hydrochaeris*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T10300A22190005. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10300A22190005.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Reig, O. A. (1970). Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *Journal of Mammalogy*, 51(3), 592–601.
- Reig, O. A. (1986). Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography* (pp. 404–439). Oxford University Press, New York.
- Reig, O. A. (1989). Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. En: A. Fontdevila (Ed.), *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations* (pp. 246–289). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Reig, O. A., & Quintana, C. A. (1992). Fossil Ctenomyine rodents of the genus *Eucelophorus* (Caviomorpha: Octodontidae) from the Pliocene and Early Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana*, 29(4), 363–380.
- Rensberger, J. M. (1973). An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology*, 47(3), 515–528.

- Rensberger, J. M. (1978). Scanning Electron Microscopy of Wear and Occlusal Events in Some Small Herbivores. En: P. M. Butler & K. A. Joysey (Eds.), *Development, Function and Evolution of Teeth* (pp. 415–438). Academic Press, New York.
- Rensberger, J. M. (1995). Determination of stresses in mammalian dental enamel and their relevance to the interpretation of feeding behaviors in extinct taxa. En: J. J. Thomason (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (pp. 151–172). Cambridge University Press, Cambridge.
- Rensberger, J. M., & von Koenigswald, W. (1980). Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology*, 6(4), 477–495.
- Rensberger, J. M., Forsten, A., & Fortelius, M. (1984). Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. *Paleobiology*, 10(4), 439–452.
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217–223.
- Ribeiro, J. F., Sano, S. M., Macêdo, J., & da Silva, J. A. (1983). Os principais tipos fisionômicos da região dos cerrados. *Boletim de Pesquisa EMBRAPA-CPAC*, 21, 1–28.
- Rinderknecht, A., & Blanco, R. E. (2008). The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 923–928.
- Rivals, F., & Semprebon, G. M. (2006). A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra americana*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), 495–500.
- Rivals, F., Prignano, L., Semprebon, G. M., & Lozano, S. (2015). A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear. *Scientific Reports*, 5(1), 1–12.
- Roach, N. (2016a). *Dolichotis patagonum*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T6785A22190337. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6785A22190337.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N. (2016b). *Galea leucoblephara*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T86236150A86236159. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T86236150A86236159.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N. (2016c). *Kerodon acrobata*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T136222A22190183. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136222A22190183.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N. (2016d). *Microcavia australis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T13319A22189827. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T13319A22189827.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.

- Roach, N. (2016e). *Lagostomus maximus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T11170A78320596. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T11170A78320596.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N. (2016f). *Abrocoma bennetti*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T42656A22182459. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T42656A22182459.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N. (2017). *Dinomys branickii*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017, e.T6608A22199194. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T6608A22199194.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N., & Kennerley, R. (2016a). *Chinchilla chinchilla*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T4651A22191157. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T4651A22191157.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N., & Kennerley, R. (2016b). *Chinchilla lanigera* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T4652A117975205. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T4652A117975205.en>. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Roach, N., & Naylor, L. (2016). *Trinomys eliasi*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T136407A22211833. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136407A22211833.en>. Descargada el 20 de diciembre de 2018.
- Robbins, C. T. (1983). *Wildlife Feeding and Nutrition, Second Edition*. Academic Press, New York.
- Robinet, C., Merceron, G., Candela, A. M., & Marivaux, L. (2020). Dental microwear texture analysis and diet in caviomorphs (Rodentia) from the Serra do Mar Atlantic forest (Brazil). *Journal of Mammalogy*, 101(2), 386–402.
- Robinet, C., Merceron, G., Catzeflis, F., Candela, A. M., & Marivaux, L. (2022). About inter-and intra-specific variability of dental microwear texture in rodents: Study of two sympatric *Proechimys* (Echimyidae) species from the Cacao locality, French Guiana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 591, 110880.
- Robinet, C., Merceron, G., Quispe, B. M., Boivin, M., Candela, A., & Marivaux, L. (2018). *Wear your diet on your teeth: Dental Microwear Texture Analysis as a proxy for estimating the diet of extinct South American caviomorph rodents*. Fifth International Paleontological Congress (IPC5), Paris.
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *The American Naturalist*, 151(3), 223–235.
- Robinson, J. G., & Redford, K. H. (1986). Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, 128(5), 665–680.
- Robson, S. K., & Young, W. G. (1986). Tooth microwear of *Thylacinus cynocephalus* and *Sarcophilus harrisii*. *Journal of Dental Research*, 65(4), 483.

- Robson, S. K., & Young, W. G. (1989). A Comparison of Tooth Microwear Between an Extinct Marsupial Predator, the Tasmanian Tiger *Thylacinus cynocephalus* (Thylacinidae) and an Extant Scavenger, the Tasmanian Devil *Sarcophilus harrisii* (Dasyuridae: Marsupialia). *Australian Journal of Zoology*, 37(5), 575–589.
- Roca, R., Adkins, L., Wurschy, M. C., & Skerl, K. L. (1996). *Wings from Afar; An Ecoregional Approach to Conservation of Neotropical Migratory Birds in South America*. The Nature Conservatory, Latin America and Caribbean Division, Arlington.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophoul, F., Brusset, S., & Espurt, N. (2010). Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. En: C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past* (pp. 61–88). Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Rodrigues, R. R., & Shepherd, G. J. (1992). Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi. En: L. P. C. Morellato (Ed.), *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil* (pp. 64–96). Editora da UNICAMP, Campinas.
- Roig, F. A. (1972). Bosquejo fisionómico de la vegetación de la provincia de Mendoza. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 13(supplement), 49–80.
- Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D., & Rasnitsyn, A. P. (2012). A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61(6), 973–999.
- Rood, J. P. (1970). Ecology and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*). *The American Midland Naturalist*, 83(2), 415–454.
- Rood, J. P. (1972). Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentine cavies. *Animal Behaviour Monographs*, 5(1), 3–83.
- Rosati, V. R., & Bucher, E. H. (1992). Seasonal diet of the Chacoan Cavy (*Pediolagus salinicola*) in the western Chaco, Argentina. *Mammalia*, 56(4), 567–574.
- Rosati, V. R., & Bucher, E. H. (1995). Relative abundance and diet composition of Chacoan cavies in relation to range condition. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 48(6), 482–486.
- Rosi, M. I., Cona, M. I., Roig, V. G., Massarini, A. I., & Verzi, D. H. (2005). *Ctenomys mendocinus*. *Mammalian Species*, 2005(777), 1–6.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Tercera Serie 1–247.
- Rowe, D. L., Dunn, K. A., Adkins, R. M., & Honeycutt, R. L. (2010). Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*, 37(2), 305–324.
- Saavedra-Rodríguez, C. A., Kattan, G. H., Osbahr, K., & Hoyos, J. G. (2012). Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research*, 16(3), 273–281.

- Sabatier, D. (1985). Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, 40(3), 289–320.
- Sabatier, D., & Puig, H. (1986). Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie*, 132, 173–184.
- Salas-Gismondi, R., Tejada, J., & Antoine, P.-O. (2011). *Evidence on the tropical history of Paleogene Cingulata*. Cuarto Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, San Juan.
- Salis, S. M., Shepherd, G. J., & Joly, C. A. (1995). Floristic comparison of mesophytic semideciduous forests of the interior of the state of São Paulo, Southeast Brazil. *Vegetatio*, 119(2), 155–164.
- Sallam, H., Seiffert, E. & Simons, E. (2011). Craniodental morphology and systematics of a new family of Hystricognathous rodents (Gaudeamuridae) from the late Eocene and early Oligocene of Egypt. *Plos One* 6:e16525
- Sallam, H., Seiffert, E., Steiper, M. & Simons, E. (2009). Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:0908702106
- Sánchez Fernández, A. W., Chira Fernández, J. E., & Valencia Muñoz, M. M. (1997). Geología de los cuadrángulos de Tarapoto, Papa Playa, Utcucarca y Yanayacu. Hojas: 13-k, 13-1, 14-k y 14-1. *INGEMMET Boletín Serie A: Carta Geológica Nacional*, 94, 1–250.
- Sanchez-Hernandez, C., Rivals, F., Blasco, R., & Rosell, J. (2014). Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *Journal of Archaeological Science*, 49, 317–325.
- Sánchez-Villagra, M. R., & Kay, R. F. (1997). A skull of *Proargyrolagus*, the oldest argyrolagid (Late Oligocene Salla Beds, Bolivia), with brief comments concerning its paleobiology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(4), 717–724.
- Sánchez-Villagra, M. R., Aguilera, O., & Horovitz, I. (2003). The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* 301, 1708–1710.
- Sanson, G. D. (2006). The biomechanics of browsing and grazing. *American Journal of Botany*, 93(10), 1531–1545.
- Sanson, G. D., Kerr, S. A., & Gross, K. A. (2007). Do silica phytoliths really wear mammalian teeth?. *Journal of Archaeological Science*, 34(4), 526–531.
- Santos, J. W. A., & Lacey, E. A. (2011). Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 3–11.
- Sarmiento, G. (1983). The savannas of tropical America. En: F. Bourlière (Ed.), *Ecosystems of the World, 13: Tropical Savannas* (pp. 245–288). Elsevier, Amsterdam.

- Sarmiento, G. (1996). Biodiversity and water relations in tropical savannas. En: O. T. Solbrig, E. Medina & J. F. Silva (Eds.), *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes* (pp. 61–75). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Sassi, P. L., Borghi, C. E., Dacar, M. A., & Bozinovic, F. (2011). Geographic and seasonal variability in feeding behaviour of a small herbivorous rodent. *Acta Theriologica*, 56(1), 35–43.
- Schluter, D. (2000). *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185(4145), 27–39.
- Schomburgk, R. H. (1840). *A description of British Guiana, geographical and statistical: Exhibiting its resources and capabilities, together with the present and future condition and prospects of the colony*. Simpkin, Marshall, and Company, London.
- Schubert, B. W., Ungar, P. S., & DeSantis, L. R. G. (2010). Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivorans. *Journal of Zoology*, 280(3), 257–263.
- Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2010). Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, 32(4), 162–182.
- Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2013b). Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, 300(1-2), 169–179.
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Gildas, M., & Kaiser, T. (2011). *Where do all the pits come from? – The effect of abrasive silica particles on tooth wear and its implication for paleodietary interpretations*. Seventy-First Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Las Vegas.
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., & Kaiser, T. M. (2013a). Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits. *PLoS One*, 8(2), e56167.
- Sciutto, J. C., Césari, O., Escribano, V., & Pezzuchi, H. (2000). *Hoja Geológica 4566 II Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut*. Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires.
- Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, 76(2), 157–174.
- Scott, R. S., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2012). Dental microwear texture and anthropoid diets. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 551–579.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of human evolution*, 51(4), 339–349.

- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, 436(7051), 693–695.
- Scott, W. B. (1905). Mammalia of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899. Part III, Glires. 39: 348-487.
- Sempere, T., Hérail, G., Oller, J., & Bonhomme, M. G. (1990). Late Oligocene-early Miocene major tectonic crisis and related basins in Bolivia. *Geology*, 18(10), 946–949.
- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N., Sutherland, M. R., & Jungers, W. L. (2004). Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?. *Journal of Human Evolution*, 47(3), 115–144.
- Shapiro, A. E. (2015). *Variation in dental microwear textures and dietary variation in African Old World Monkeys (Cercopithecidae)*. Tesis Doctoral, Arizona State University.
- Shearer, B. M., Ungar, P. S., McNulty, K. P., Harcourt-Smith, W. E. H., Dunsworth, H. M., & Teaford, M. F. (2015). Dental microwear profilometry of African non-cercopithecoid catarrhines of the Early Miocene. *Journal of human evolution*, 78, 33–43.
- Shiels, A. B., Flores, C. A., Khamsing, A., Krushelnycky, P. D., Mosher, S. M., & Drake, D. R. (2013). Dietary niche differentiation among three species of invasive rodents (*Rattus rattus*, *R. exulans*, *Mus musculus*). *Biological Invasions*, 15(5), 1037–1048.
- Shockey, B. J. (1997a). Two new notoungulates (Family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: late Oligocene): systematics and functional morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(3), 584–599.
- Shockey, B. J. (1997b). *Toxodontia of Salla, Bolivia (late Oligocene): taxonomy, systematics, and functional morphology*. Tesis Doctoral, University of Florida.
- Shockey, B. J. (1999). Postcranial osteology and functional morphology of the Litopterna of Salla, Bolivia (late Oligocene). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2), 383–390.
- Shockey, B. J. (2001). Specialized knee joints in some extinct, endemic, South American herbivores. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(2), 277–288.
- Shockey, B. J. (2005). New leontiniids (Class Mammalia, Order Notoungulata, Family Leontiniidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan, late Oligocene). *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 249–260.
- Shockey, B. J., & Anaya, (2004). *Pyrotherium macfaddeni*, sp. nov.(late Oligocene, Bolivia) and the pedal morphology of pyrotheres. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2), 481–488.
- Shockey, B. J., & Anaya, F. (2008). Postcranial osteology of mammals from Salla, Bolivia (late Oligocene): form, function, and phylogenetic implications. En: E. J. Sargis

& M. Dagosto *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay* (pp. 135–157). Springer, Dordrecht.

Shockey, B. J., Croft, D. A., & Anaya, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, *33*(2), 227–247.

Shockey, B. J., Salas-Gismondi, R., Gans, P. B., Jeong, A., & Flynn, J. J. (2009). Paleontology and geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Perú. *American Museum Novitates*, *2009*(3668), 1–24.

Silcox, M. T., & Teaford, M. F. (2002). The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. *Journal of Mammalogy*, *83*(3), 804–814.

Silva, J. M. C. (1995). Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia*, *21*(1), 69–92.

Simonetti, J. A., & Montenegro, G. (1981). Food preferences by *Octodon degus* (Rodentia Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. *Oecologia*, *51*(2), 189–190.

Simpson, G. G. (1933). Paleobiology of Jurassic mammals. *Paleobiologica*, *5*, 127–158.

Simpson, G. G. (1941). The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, *1120*, 1–15.

Simpson, G. G. (1953). *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.

Simpson, G. G. (1980). *Splendid isolation: the curious history of South American mammals* (Vol. 11, pp. 1-266). New Haven: Yale University Press.

Smith, G. J., & DeSantis, L. R. G. (2018). Dietary ecology of Pleistocene mammoths and mastodons as inferred from dental microwear textures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *492*, 10–25.

Smythe, N. (1978). The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian contributions to zoology*, *257*, 1–60.

Smythe, N. (1986). Competition and Resource Partitioning in the Guild of Neotropical Terrestrial Frugivorous Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*, 169–188.

Sobrero, R., Campos, V. E., Giannoni, S. M., & Ebensperger, L. A. (2010). *Octomys mimax* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalian Species*, *42*(853), 49–57.

Solounias, N., & Hayek, L.-A. C. (1993). New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology*, *229*(3), 421–445.

- Solounias, N., & Semprebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 2002(3366), 1–49.
- Solounias, N., Fortelius, M., & Freeman, P. (1994). Molar wear rates in ruminants: A new approach. *Annales Zoologici Fennici*, 31(2), 219–227.
- Solounias, N., Teaford, M. F., & Walker, A. (1988). Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, 14(3), 287–300.
- Soria, M. F., & Hoffstetter, R. (1983). Présence d'un Condylarthre (*Salladolodus deuterotherioides* gen. et sp. nov.) dans le Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla, Bolivie. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique-physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre*, 297(6), 549–552.
- Souron, A., Merceron, G., Blondel, C., Brunetière, N., Colyn, M., Hofman-Kamińska, E., & Boisserie, J.-R. (2015). Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia*, 79(3), 279–291.
- Spotorno, A. E., & Patton, J. L. (2015). Superfamily Chinchilloidea Bennett, 1833. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 762–778). University of Chicago Press, Chicago.
- Spotorno, A. E., Zuleta, C. A., Valladares, J. P., Deane, A. L., & Jiménez, J. E. (2004). *Chinchilla laniger*. *Mammalian Species*, 2004(758), 1–9.
- Stattersfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J., & Wege, D. C. (1998). *Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation*. *BirdLife Conservation Series No. 7*. BirdLife International, Cambridge.
- Stehlin, H. G. (1909). Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, 9, 488–520.
- Steinmann, G. (1929). *Geologie von Peru*. Universitätsverlag Carl Winter, Heidelberg.
- Strait, S. G. (1993). Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals: An analysis of feature density and pit frequency. *American Journal of Physical Anthropology*, 92(1), 63–79.
- Strani, F., DeMiguel, D., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Bellucci, L., Sardella, R., & Madurell-Malapeira, J. (2019). The effects of the “0.9 Ma event” on the Mediterranean ecosystems during the Early-Middle Pleistocene transition as revealed by dental wear patterns of fossil ungulates. *Quaternary Science Reviews*, 210, 80–89.
- Streilein, K. E. (1982a). Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. *Annals of the Carnegie Museum*, 51, 79–107.
- Streilein, K. E. (1982b). Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. II. Water relations. *Annals of the Carnegie Museum*, 51, 109–126.

- Strömberg, C. A., Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J., & Carlini, A. A. (2013). Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nature communications*, 4(1), 1478.
- Stroud, J. T., & Losos, J. B. (2016). Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 507–532.
- Taber, A. B. (1987). The behavioural ecology of the mara *Dolichotis patagonum*. Tesis Doctoral, University of Oxford.
- Taber, A. B., & Macdonald, D. W. (1992). Communal breeding in the mara, *Dolichotis patagonum*. *Journal of Zoology*, 227(3), 439–452.
- Takai, M., & Anaya, F. (1996). New specimens of the oldest fossil platyrrhine, *Branisella boliviana*, from Salla, Bolivia. *American Journal of Physical Anthropology*, 99(2), 301–317.
- Tavares, W. C., & Pessôa, L. M. (2010). Variação morfológica em populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de restingas e matas de baixada no estado do Rio de Janeiro. En: L. M. Pessôa, W. C. Tavares & S. Siciliano (Eds.), *Mamíferos de restingas e manguezais do Brasil* (pp. 128–154). Sociedade Brasileira de Mastozoologia, Rio de Janeiro.
- Teaford, M. F. (1988). Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy*, 2(2), 1167–1175.
- Teaford, M. F. (1994). Dental microwear and dental function. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(1), 17–30.
- Teaford, M. F., & Byrd, K. E. (1989). Differences in tooth wear as an indicator of changes in jaw movement in the guinea pig *Cavia porcellus*. *Archives of Oral Biology*, 34(12), 929–936.
- Teaford, M. F., & Glander, K. E. (1991). Dental microwear in live, wild-trapped *Alouatta palliata* from Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, 85(3), 313–319.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989a). Differences in the rate of molar wear between monkeys raised on different diets. *Journal of Dental Research*, 68(11), 1513–1518.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989b). Live primates and dental replication: new problems and new techniques. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(1), 73–81.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989c). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(4), 447–460.
- Teaford, M. F., & Robinson, J. G. (1989). Seasonal or ecological differences in diet and molar microwear in *Cebus nigrivittatus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(3), 391–401.

- Teaford, M. F., & Runestad, J. A. (1992). Dental microwear and diet in Venezuelan primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(3), 347–364.
- Teaford, M. F., & Walker, A. (1983a). Dental microwear in adult and still-born guinea pigs (*Cavia porcellus*). *Archives of Oral Biology*, 28(11), 1077–1081.
- Teaford, M. F., & Walker, A. (1983b). Prenatal jaw movements in the guinea pig, *Cavia porcellus*; evidence from patterns of tooth wear. *Journal of mammalogy*, 64(3), 534–536.
- Teaford, M. F., & Walker, A. (1984). Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American journal of physical anthropology*, 64(2), 191–200.
- Teaford, M. F., Maas, M. C., & Simons, E. L. (1996). Dental microwear and microstructure in early Oligocene primates from the Fayum, Egypt: implications for diet. *American Journal of Physical Anthropology*, 101(4), 527–543.
- Teaford, M. F., Ross, C. F., Ungar, P. S., Vinyard, C. J., & Laird, M. F. (2021). Grit your teeth and chew your food: Implications of food material properties and abrasives for rates of dental microwear formation in laboratory *Sapajus apella* (Primates). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 583, 110644.
- Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2017). In vivo rates of dental microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 166–173.
- Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2020). The dental microwear of hard-object feeding in laboratory *Sapajus apella* and its implications for dental microwear formation. *American Journal of Physical Anthropology*, 171(3), 439–455.
- Teunissen, P. A., Noordam, D., Boven, K., Nieuwendam, J., & Janki, S. (2001). *TA-5. Management Plan Boven Coesewijne Nature Reserve, Suriname. Report on behalf of the Nature Conservation Division of the Surinam Forest Service, WWF-GFECF-project FG-12*. WWF, Paramaribo.
- Thenius, E. (1989). *Zähne und Gebiß der Säugetiere*. Walter de Gruyter & Company, Berlin.
- Tognelli, M. F., Campos, C. M., & Ojeda, R. A. (2001). *Microcavia australis*. *Mammalian Species*, 2001(648), 1–4.
- Tognelli, M. F., Campos, C. M., Ojeda, R. A., & Roig, V. (1995). Is *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) associated with a particular plant structure in the Monte desert of Argentina? *Mammalia*, 59(3), 327–333.
- Torres-Mura, J. C., & Contreras, L. C. (1998). *Spalacopus cyanus*. *Mammalian Species*, 1998(594), 1–5.
- Tournoüer, A. (1903). Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4(3), 463–473.

- Townsend, K. E. B., & Croft, D. A. (2008). Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 730–743.
- Trillmich, F. (2000). Effects of low temperature and photoperiod on reproduction in the female wild guinea pig (*Cavia aperea*). *Journal of Mammalogy*, 81(2), 586–594.
- UNESCO (1981). *Vegetation Map of South America: Explanatory notes*. UNESCO, Paris.
- UNESCO & Institut de la Carte Internationale du Tapis Végétal (1980). *Vegetation Map of South America, 1:5,000,000*. UNESCO, Paris.
- Ungar, P. (2008). Strong teeth, strong seeds. *Nature*, 452(7188), 703–704.
- Ungar, P. S. (2005). Dental evidence for the diets of fossil primates from Rudabánya, northeastern Hungary with comments on extant primate analogs and “non competitive” sympatry. *Palaeontographia Italica*, 90, 97–111.
- Ungar, P. S. (2010). *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ungar, P. S. (2015). Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology*, 1(1), 25–41.
- Ungar, P. S., & Evans, A. (2016). Exposing the past: surface topography and texture of paleontological and archeological remains. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4(4), 040302.
- Ungar, P. S., Abella, E. F., Burgman, J. H. E., Lazagabaster, I. A., Scott, J. R., Delezene, L. K., Manthi, F. K., Plavcan, J. M., & Ward, C. V. (2020). Dental microwear and Pliocene paleocommunity ecology of bovids, primates, rodents, and suids at Kanapoi. *Journal of Human Evolution*, 140, 102315.
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S., & Walker, A. (2003). Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning*, 25(4), 185–193.
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS one*, 3(4), e2044.
- Ungar, P. S., Krueger, K. L., Blumenschine, R. J., Njau, J., & Scott, R. S. (2012). Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995–2007. *Journal of Human Evolution*, 63(2), 429–437.
- Ungar, P. S., Merceron, G., & Scott, R. S. (2007). Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(3), 163–181.
- Ungar, P. S., Scott, J. R., Schubert, B. W., & Stynder, D. D. (2010a). Carnivoran dental microwear textures: comparability of carnassial facets and functional differentiation of postcanine teeth. *Mammalia*, 74(2), 219–224.

- Ungar, P. S., Scott, R. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2010b). Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1556), 3345–3354.
- Ungar, P. S., Teaford, M. F., Glander, K. E., & Pastor, R. F. (1995). Dust accumulation in the canopy: A potential cause of dental microwear in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 97(2), 93–99.
- Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2012). Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(2), 417–429.
- Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2015). Phylogeny and evolution of caviomorph rodents: a complete timetree for living genera. En: A. I. Vassallo & D. Antenucci (Eds.), *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution* (pp. 63–120). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires.
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biology*, 17(12), e3000494.
- Upham, N. S., Ojala-Barbour, R., Brito M, J., Velazco, P. M., & Patterson, B. D. (2013). Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 191.
- Valladares, P., & Campos, C. (2012). New record of *Abrocoma bennetti murrayi* (Rodentia, Abrocomidae) from the Atacama region. Extension of distribution range in Chile. *Idesia*, 30(2), 115–118.
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M. F., & Walker, A. (1990). Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. *Journal of Zoology*, 222(2), 319–340.
- Vandenbergh, N., Hilgen, F. J., & Speijer, R. P. (2012). The Paleogene Period. En: F. M. Gradstein, J. G. Ogg, M. D. Schmitz & G. M. Ogg (Eds.), *The Geologic Time Scale 2012* (pp. 855–921). Elsevier, Amsterdam.
- Vassallo, A. I. (1998). Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 244(3), 415–427.
- Vassallo, A. I., & Verzi, D. H. (2001). Patrones craneanos y modalidades de masticación en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 72, 145-151.
- Vaz, S. M. (2002). Sobre a ocorrência de *Callistomys pictus* (Pictet)(Rodentia, Echimyidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 631–635.
- Vélez-Juarbe, J., Martin, T., MacPhee, R. D. E., & Ortega-Ariza, D. (2014). The earliest Caribbean rodents: Oligocene caviomorphs from Puerto Rico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(1), 157–163.

- Veloso, C., & Bozinovic, F. (1993). Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology*, 74(7), 2003–2010.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Verzi, D. H. (2001). Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica*, 46, 243–268.
- Verzi, D. H. (2002). Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical*, 9(2), 309–328.
- Verzi, D. H., & Olivares, A. I. (2006). Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): adaptations and constraints related to a specialized mandibular position in digging. *Journal of Zoology*, 270(3), 488–501.
- Verzi, D. H., Díaz, M. M., & Barquez, R. M. (2015). Family Octodontidae Waterhouse, 1839. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 1023–1043). University of Chicago Press, Chicago.
- Verzi, D. H., Olivares, A. I., & Morgan, C. C. (2014). Phylogeny and evolutionary patterns of South American octodontoid rodents. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(4), 757–769.
- Verzi, D. H., Olivares, A. I., Morgan, C. C., & Álvarez, A. (2016). Contrasting phylogenetic and diversity patterns in octodontoid rodents and a new definition of the family Abrocomidae. *Journal of Mammalian Evolution*, 23, 93–115.
- Vezzosi, R. I., & Kerber, L. (2018). The southernmost record of a large erethizontid rodent (Hystricomorpha: Erethizontoidea) in the Pleistocene of South America: Biogeographic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 82, 76–90.
- Vieira, M. V. (2003). Seasonal Niche Dynamics in Coexisting Rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(1), 7–15.
- Vieytes, E. C. (2003). *Microestructura del esmalte de roedores Hystricognathi sudamericanos fósiles y vivientes: significado morfofuncional y filogenético*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Vieytes, E. C., Morgan, C. C., & Verzi, D. H. (2007). Adaptive diversity of incisor enamel microstructure in South American burrowing rodents (family Ctenomyidae, Caviomorpha). *Journal of Anatomy*, 211(3), 296–302.
- Villarroel, C., & Marshall, L. G. (1982). Geology of the Deseadan (early Oligocene) age Estratos Salla in the Salla-Luribay basin, Bolivia, with description of new Marsupialia. *Géobios*, 15(supplement 1), 201–211.
- Vincent, J. F. V., & Wegst, U. G. K. (2004). Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development*, 33(3), 187–199.

Vivar, E. (2017). *Ctenomys frater* (errata version published in 2018). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017, e.T115553730A123796865. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T115553730A115553734.en>.

Descargada el 01 de abril de 2019.

Vogel, E. R., Zulfa, A., Hardus, M., Wich, S. A., Dominy, N. J., & Taylor, A. B. (2014). Food mechanical properties, feeding ecology, and the mandibular morphology of wild orangutans. *Journal of Human Evolution*, 75, 110–124.

von Koenigswald, W. (2004a). The three basic types of schnezmuster in fossil and extant rodent molars and their distribution among rodent clades. *Palaeontographica Abteilung A*, 270(4–6), 95–131.

von Koenigswald, W. (2004b). Enamel microstructure of rodent molars, classification, and parallelisms, with a note on the systematic affiliation of the enigmatic Eocene rodent *Protoptychus*. *Journal of Mammalian Evolution*, 11(2), 127–142.

Voss, R. S. (2011). Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae) 3. An annotated checklist of the species of *Coendou* Lacépède, 1799. *American Museum Novitates*, 2011(3720), 1–36.

Voss, R. S. (2015). Family Erethizontidae Bonaparte, 1845. En: J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (pp. 786–805). University of Chicago Press, Chicago.

Voss, R. S., Hubbard, C., & Jansa, S. A. (2013). Phylogenetic relationships of New World porcupines (Rodentia, Erethizontidae): implications for taxonomy, morphological evolution, and biogeography. *American Museum Novitates*, 2013(3769), 1–36.

Voss, R. S., Lunde, D. P., & Simmons, N. B. (2001). The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2001(263), 3–236.

Vucetich, M. G. (1985). *Cephalomyopsis hypselodontus* gen. et sp. nov. (Rodentia, Caviomorpha, Cephalomyidae) de la Edad Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 22(3–4), 243–245.

Vucetich, M. G. (1989). Rodents (Mammalia) of the Lacayani fauna revisited (Deseadan, Bolivia). Comparison with new Chinchillidae and Cephalomyidae from Argentina. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Section C, Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie*, 11(4), 233–247.

Vucetich, M. G. (1991). Los roedores de Salla y Lacayani (Bolivia) y su correlación con los de otras faunas de edad deseadense (Oligoceno). En: R. Suárez-Soruco (Ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia – Vol. 1 Vertebrados* (pp. 625–629). Revista Técnica de YFPB, Santa Cruz de la Sierra.

Vucetich, M. G., & Verzi, D. H. (1995). Los roedores caviomorfos. *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid*, 12, 213–225.

- Vucetich, M. G., Arnal, M., Deschamps, C. M., Perez, M. E. & Vieytes, E.C. (2015b). A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. En: A. I. Vassallo & D. Antenucci (Eds.), *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution* (pp. 11–62). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires.
- Vucetich, M. G., de Souza Cunha, F. L. & Ferraz de Alvarenga, H. M. (1993). Un roedor Caviomorpha de la Formacion Tremembe (Cuenca de Taubate), Estado de Sao Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 65, 247–251.
- Vucetich, M. G., Dozo, M. T., Arnal, M., & Perez, M. E. (2015a). New rodents (Mammalia) from the late Oligocene of Cabeza Blanca (Chubut) and the first rodent radiation in Patagonia. *Historical Biology*, 27(2), 236–257.
- Vucetich, M. G., Pérez, M. E., Arnal, M., Deschamps, C. M., & Vieytes, E. C. (2016). Caviomorph rodents: main features of their evolution. *Contribuciones del MACN*.
- Vucetich, M. G., Pérez, M. E., Ciancio, M. R., Carlini, A. A., Madden, R. H., & Kohn, M. J. (2014). A new acaremyid rodent (Hystricognathi, Octodontoidea) from the Deseadan (late Oligocene) of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 689–698.
- Vucetich, M. G., Verzi, D. H., & Hartenberger, J. L. (1999). Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 329(10), 763–769.
- Vucetich, M. G., Vieytes, E. C., Pérez, M. E. & Carlini, A. A. (2010). The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich & R. F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 189–201). Cambridge University Press, Cambridge.
- Walker, A., Hoeck, H. N., & Perez, L. (1978). Microwear of Mammalian Teeth as an Indicator of Diet. *Science*, 201(4359), 908–910.
- Walker, R. S., Novaro, A. J., & Branch, L. C. (2003). Effects of patch attributes, barriers, and distance between patches on the distribution of a rock-dwelling rodent (*Lagidium viscacia*). *Landscape Ecology*, 18, 185–192.
- Walton, A. H. (1990). *Rodents of the La Venta Fauna, Miocene, Colombia: biostratigraphy and paleoenvironmental implications*. Southern Methodist University.
- Wang, Y., & Cerling, T. E. (1994). A model of fossil tooth and bone diagenesis: implications for paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107(3–4), 281–289.
- Ward, J., & Mainland, I. L. (1999). Microwear in modern rooting and stall-fed pigs: the potential of dental microwear analysis for exploring pig diet and management in the past. *Environmental Archaeology*, 4(1), 25–32.

- Weber, K., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2021). The good, the bad and the ugly—A visual guide for common post-mortem wear patterns in vertebrate teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 578, 110577.
- Weibull, A. C., Östman, Ö., & Granqvist, Å. (2003). Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity & Conservation*, 12, 1335–1355.
- Weksler, M. (2016). *Proechimys roberti*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T18294A22207886. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T18294A22207886.en>. Descargada el 01 de abril de 2019.
- Westerhold, T., Marwan, N., Drury, A. J., Liebrand, D., Agnini, C., Anagnostou, E., Barnett, J. S. K., Bohaty, S. M., de Vleeschouwer, D., Florindo, F., Frederichs, T., Hodell, D. A., Holbourn, A. E., Kroon, D., Lauretano, V., Littler, K., Lourens, L. J., Lyle, M., Pälike, H., Röhl, U., Tian, J., Wilkens, R. H., Wilson, P. A., & Zachos, J. C. (2020). An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science*, 369(6509), 1383–1387.
- White, T. G., & Alberico, M. S. (1992). *Dinomys branickii*. *Mammalian species*, 410, 1–5.
- Williams, R. A. D., & Elliott, J. C. (1989). *Basic and Applied Dental Biochemistry, Second Edition*. Churchill Livingstone, London.
- Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (2005). *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference, Third Edition*. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Wilson, D. E., Lacher, T. E. Jr., & Mittermeier, R. A. (2016). *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wilson, L. A. B., & Geiger, M. (2015). Diversity and evolution of femoral variation in Ctenohystrica. En: P. G. Cox & L. Hautier (Eds.), *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development* (pp. 510–538). Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson, S. C., & Kleiman, D. G. (1974). Eliciting Play: A Comparative Study (*Octodon*, *Octodontomys*, *Pediolagus*, *Phoca*, *Chocropsis*, *Ailuropoda*). *American Zoologist*, 14(1), 341–370.
- Windhausen, A. (1931). *Geología Argentina; Segunda parte: Geología Histórica y Regional del Territorio Argentino*. Jacopo Peuser, Buenos Aires.
- Winkler, D. E., Andrianasolo, T. H., Andriamandimbarisoa, L., Ganzhorn, J. U., Rakotondrany, S. J., Kaiser, T. M., & Schulz-Kornas, E. (2016). Tooth wear patterns in black rats (*Rattus rattus*) of Madagascar differ more in relation to human impact than to differences in natural habitats. *Ecology and Evolution*, 6(7), 2205–2215.
- Winkler, D. E., Clauss, M., Rölle, M., Schulz-Kornas, E., Codron, D., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2021). Dental microwear texture gradients in guinea pigs reveal that

material properties of the diet affect chewing behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 224(13), jeb242446.

Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin, L. F., Clauss, M., & Tütken, T. (2020b). The turnover of dental microwear texture: Testing the "last supper" effect in small mammals in a controlled feeding experiment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 557, 109930

Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., De Cuyper, A., Clauss, M., & Tütken, T. (2019a). Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and provide implications for dietary reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(4), 1325–1330.

Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019b). Dental microwear texture reflects dietary tendencies in extant Lepidosauria despite their limited use of oral food processing. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1903), 20190544.

Winkler, D. E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Müller, J., Leichliter, J., Weber, K., Hatt, J.-M., & Clauss, M. (2020a). Shape, size, and quantity of ingested external abrasives influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(36), 22264–22273.

Withnell, C. B., & Ungar, P. S. (2014). A preliminary analysis of dental microwear as a proxy for diet and habitat in shrews. *Mammalia*, 78(3), 409–415.

Wolfe, S. A., & Nickling, W. G. (1993). The protective role of sparse vegetation in wind erosion. *Progress in Physical Geography*, 17(1), 50–68.

Wolff, R. G. (1984a). New specimens of the primate *Branisella boliviana* from the early Oligocene of Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(4), 570–574.

Wolff, R. G. (1984b). A new early Oligocene argyrolagid (Mammalia: Marsupialia) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(1), 108–113.

Wood, A. E. (1949). A new Oligocene rodent genus from Patagonia. *American Museum Novitates*, 1435: 1–54.

Wood, A. E. (1955). A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy*, 36(2), 165–187.

Wood, A. E., & Patterson, B. (1959). The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 120, 279–428.

Wood, A. E., & White III, R. R. (1950). The myology of the chinchilla. *Journal of Morphology*, 86(3), 547–597.

Wood, B., & Schroer, K. (2012). Reconstructing the diet of an extinct hominin taxon: the role of extant primate models. *International Journal of Primatology*, 33, 716–742.

Woodburne, M. O., Goin, F. J., Bond, M., Carlini, A. A., Gelfo, J. N., López, G. M., Iglesias, A., & Zimicz, A. N. (2014). Paleogene land mammal faunas of South America;

- a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of mammalian Evolution*, 21, 1–73.
- Woodcock, D. W., Meyer, H. W., & Prado, Y. (2017). The Piedra Chamana fossil woods (Eocene, Peru). *IAWA Journal*, 38(3), 313–365.
- Woods, C. A. (1972). Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the AMNH*; v. 147, article 3.
- Woods, C. A. (1982). The history and classification of South American hystricognath rodents: reflections on the far away and long ago. En: M. A. Mares & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America* (pp. 377–392). Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications No. 6, Linesville, Pennsylvania.
- Woods, C. A. (1993). Suborder Hystricognathi. En: D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference, Second Edition* (pp. 771–806). Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Woods, C. A., & Boraker, D. K. (1975). *Octodon degus*. *Mammalian Species*, 67, 1–5.
- Woods, C. A., & Howland, E. B. (1979). Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy*, 60(1), 95–116.
- Woods, C. A., & Kilpatrick, C. W. (2005). Infraorder Hystricognathi. En: D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference, Third Edition* (pp. 1538–1600). Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Woods, C. A., Contreras, L., Willner-Chapman, G., & Whidden, H. P. (1992). *Myocastor coypus*. *Mammalian Species*, 398, 1–8.
- World Wide Fund for Nature (2019). *Terrestrial Ecoregions*. www.worldwildlife.org/biome-categories/terrestrial-ecoregions. Consultada el 15 de octubre de 2018.
- Wright, S. J., & Duber, H. C. (2001). Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica*, 33(4), 583–595.
- Wyss, A. R., Flynn, J. J., Norell, M. A., Swisher, C. C. III, Charrier, R., Novacek, M. J., & McKenna, M. C. (1993). South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*, 365(6445), 434–437.
- Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z. R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P. S., & Qian, L. (2015). New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34), 10669–10672.
- Xu, H. H. K., Smith, D. T., Jahanmir, S., Romberg, E., Kelly, J. R., Thompson, V. P., & Rekow, E. D. (1998). Indentation damage and mechanical properties of human enamel and dentin. *Journal of dental research*, 77(3), 472–480.

- Yeo, D. C. J., Cumberlidge, N., & Klaus, S. (2014). *Advances in freshwater decapod systematics and biology. Crustaceana Monographs 19*. Brill, Leiden.
- Young, W. G., Brennan, C. K. P., & Marshall, R. I. (1990). Occlusal Movements of the Brushtail Possum, *Trichosurus vulpecula*, From Microwear on the Teeth. *Australian Journal of Zoology*, 38(1), 41–51.
- Young, W. G., McGowan, M., & Daley, T. J. (1987). Tooth enamel structure in the koala, *Phascolarctos cinereus*:- some functional interpretations. *Scanning microscopy*, 1(4), 1925–1934.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R., & Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451(7176), 279–283.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517), 686–693.
- Zambrano, E., Rodríguez-González, G. L., Guzmán, C., García-Becerra, R., Boeck, L., Díaz, L., Menjivar, M., Larrea, F., & Nathanielsz, P. W. (2005). A maternal low protein diet during pregnancy and lactation in the rat impairs male reproductive development. *The Journal of Physiology*, 563(1), 275–284.
- Zanazzi, A., Kohn, M.J., MacFadden, B.J., Terry, D.O. (2007). Large temperature drop across the Eocene-Oligocene transition in Central North America. *Nature* 445, 639–642.
- Zeinert, K. (1983). Husbandry of chinchillas. *Veterinary Medicine*, 78, 1292–1294.
- Zhang, B., Liu, X., Brown, C. A., & Bergstrom, T. S. (2002). Microgrinding of nanostructured material coatings. *CIRP Annals*, 51(1), 251–254.
- Zhang, H., Wang, Y., Janis, C. M., Goodall, R. H., & Purnell, M. A. (2017). An examination of feeding ecology in Pleistocene proboscideans from southern China (*Sinomastodon*, *Stegodon*, *Elephas*), by means of dental microwear texture analysis. *Quaternary International*, 445, 60–70.
- Zolnierz, M. (2014). *Tempo and Mode of Domestication during the Neolithic Revolution: Evidence from Dental Mesowear and Microwear of Sheep*. Tesis Doctoral, University of Arkansas.

Referencias electrónicas

IUCN [International Union for Conservation of Nature]. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-3. <<https://www.iucnredlist.org>> Consultado el 01 de octubre 2019

Météo France. 2019. Bulletins climatiques annuels. Acceso gratis en línea. <<http://www.meteofrance.com>> Consultado y descargado el 01 de abril 2019

Bulletins climatiques annuels de Guyane Française (2009-2010-2011-2012): <<http://www.meteofrance.com/climat/outremer/cayenne/97302005/normales>>

WWF [World Wildlife Fund for Nature]. 2019. Terrestrial ecoregions. <www.worldwildlife.org/ecoregions/> Consultados el 11 de enero 2019

Serra do Mar : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0160>

Interior Paraná : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0150>

Interior Pernambuco : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0152>

Yungas : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0165>

Tapajós-Xingu : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0168>

Uatuma-Trombetas : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0173>

Marajó varzea : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0138>

Madeira-Tapajos : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0135>

Japurá-Solimões-Negro : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0132>

Las Guayanas : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0125>

Bosque interior de Bahía : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0104>

Bosque costero de Bahía : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0103>

Southern Andean steppe : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt1008>

Puna Andina Central : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt1002>

Estepa patagónica : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0805>

Pampas húmedas : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0803>

Monte : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0802>

Espinal : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0801>

Valdivian forests : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0404>

Cerrado : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0704>

Arid Chaco : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0701>

Pantanal : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0907>

Caatinga : <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt1304>

