



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Diversidad morfológica cráneo-mandibular de roedores caviomorfos en un contexto filogenético comparativo

Alvarez, Alicia

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Verzi, Diego H.

Co-dirección: Pérez, S.Iván

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2012

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120425001228>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

DIVERSIDAD MORFOLÓGICA CRÁNEO-MANDIBULAR
DE ROEDORES CAVIOMORFOS EN UN CONTEXTO
FILOGENÉTICO COMPARATIVO

LIC. ALICIA ÁLVAREZ

Director Dr. Diego H. Verzi

Codirector Dr. S. Ivan Perez

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata

2012

Sección Mastozoología, División Zoología Vertebrados

Museo de La Plata

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis directores, los Dres. Diego Verzi e Ivan Perez por haberme guiado durante el desarrollo de mi tesis. A Diego, por darme la oportunidad de introducirme en el mundo fascinante de los roedores caviomorfos y del estudio de la evolución morfológica. A Ivan por aceptar ser mi codirector y por haberme enseñado con tanta paciencia todo lo que sé en el vasto campo metodológico.

Agradezco a los Dres. David Flores, Rolando González-José y Guiomar Vucetich por aceptar la actuación como jurados de esta tesis.

Agradezco a la Decana de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Dra. Alejandra Rumi Macchi Zubiaurre, a su predecesora, Dra. Evelia Oyhenart y al Dr. Hugo López por el lugar de trabajo dentro de la División Zoología de Vertebrados del Museo de La Plata.

Agradezco a los curadores de las distintas colecciones que visité durante el transcurso de mi tesis. Al Dr. David Flores, muchas gracias por permitirme el acceso a la colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de la ciudad de Buenos Aires y por hacerme sentir como en casa cada vez que visito la colección del MACN. A la Dra. Olga Vaccaro, curadora de la colección durante la primera visita a una colección que realicé. A Damián Romero, del Museo de Ciencias Naturales de Mar de Plata “Lorenzo Scaglia”, por las innumerables veces que me permitió visitar esa colección a la que siempre es lindo volver, y por los incontables préstamos que me facilitó. A Alejandro Dondas, por facilitarme acceso a material de la colección paleontológica del Museo de Ciencias Naturales de Mar de Plata “Lorenzo Scaglia”. Al Dr. Ricardo Ojeda por permitirme el acceso a la colección del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas del CCT CONICET-Mendoza. A los Dres. Eduardo Tonni, Marcelo Reguero y Guiomar Vucetich por facilitarme el acceso a material paleontológico bajo su cuidado en la colección de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata. Al Dr. Alejandro Kramarz por facilitarme el acceso a material paleontológico bajo su cuidado en la colección del MACN, y por el amable trato recibido en esa colección. A

Stella Giannoni, por el acceso a material de *Octomys*. A Eduardo Ruigómez, por facilitarme el acceso a material bajo su cuidado en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Telew).

Agradezco a Eduardo Etcheverry por facilitar un lugar en taxidermia para la realización de varias de las disecciones que realicé para mi tesis.

En cada uno de los lugares que visité hubo personas a las que quisiera agradecer:

A la Dra. Agustina Ojeda por permitirme visitar la colección en momentos complicados como los son los finales de una tesis y por la muy buena predisposición. A Bárbara Vera por la compañía y por dejarme quedarme en su casa, donde me sentí muy cómoda.

A las chicas del MACN, Laura Chornogubsky y Laura Cruz por la buena onda cada vez que he pasado por ahí. A Michelle Arnal, qué puedo decir, compañera de emociones!

A Valentina Segura por su amistad y compañía en el MACN. A Sergio Lucero por la atenta ayuda en mis visitas a la colección y por su simpatía.

A María Encarnación Pérez y Amalia Villafañe por su amistad y bancarme allá en Trelew, esas dos semanas que anduve por lares patagónicos...

Especialmente a Natalia Martino y Damián Romero, que me han bancado tantas veces allá en Mar del Plata. Les tocó estar conmigo en un momento difícil, y les estoy eternamente agradecida por el apoyo que me dieron en todo sentido. Gracias por ofrecerme a llevarme hasta Buenos Aires, qué locura, pero qué gesto tan noble, inolvidable. Gracias. Queda en deuda hacer algún día alguna campaña con Uds.!

Agradezco a Ivan Perez y su grupo de trabajo de la División Antropología por permitirme usar el Microscribe para adquirir parte importante de los datos para mi tesis. Les agradezco su amabilidad y por dejar que ocupara un espacio de su mesa para que tomara mis datos.

Agradezco a María Encarnación Pérez por confiar en el grupo de La Plata para hacer la disección de *Dolichotis*. Espero que se repita alguna disección más, entre mates y bisturíes! Y por permitirme utilizar material fotográfico no publicado.

Le quiero agradecer a mis queridísimas compañeras y amigas de Masto, Cecilia Morgan, Itatí Olivares, Belén Semeñiuk y Carolina Vieytes, por su aguante, su compañía, sus charlas, su ayuda, sus consejos. Y, por sobre todo, los mates. Si me habrán bancado en mil cosas. Belén y Caro, siempre tempranito, así que las primeras en caer...Gracias!! Ceci, gracias por toda la ayuda prestada y paciencia, qué haríamos sin vos! Gracias al Dr. Mariano Merino por sus consejos y charlas que me han enseñado tantísimas cosas, las disfrute y aproveché muchísimo.

A mi amada familia: mis padres Irene y Jorge, mis hermanas Samanta y Verónica, mi bella bellísima sobrina Zoe, Nahuel, mi hermano Mariano. Los quiero mucho y les dedico a Uds. esta tesis (aunque no creo que la vayan a leer...). Gracias a mi querida mamá, Irene, por su apoyo firme siempre, sin su aliento en el momento más importante de mi carrera allá por el verano del 2005...quizás no hubiese llegado hasta acá! Gracias!

A mi amado Marcos, mi compañero. No sé por dónde empezar, cuántas veces tendría que repetir la palabra gracias para poder compensar la infinita ayuda y comprensión que me brindaste? Tu compañía fiel, incólume, me ha permitido llegar hasta acá, hasta el final de una ardua tarea que, pese a todas las dificultades, puedo decir que está felizmente concluida. Por siempre, gracias.

Mamá, siempre en mi memoria estarás. Esta tesis está dedicada especialmente a vos. Gracias por todo, espero haber podido darte todo lo que necesitabas. Te voy a extrañar.

La realización de esta tesis fue posible gracias a dos becas de postgrado otorgadas por CONICET, así como subsidios entregados por CONICET, ANPCyT y UNLP a los Dres. Diego H. Verzi y M. Guiomar Vucetich.

INDICE

Resumen.....	ix
Abstract.....	xii
Capítulo 1.....	1
Introducción	
1.1. Variación morfológica en escala macroevolutiva.....	1
1.2. El cráneo y la mandíbula de mamíferos.....	2
1.3. Los roedores caviomorfos.....	3
1.4. Morfometría geométrica y métodos filogenéticos comparativos.....	6
1.5. Antecedentes: estado actual del estudio de la variación cráneo-mandibular de caviomorfos.....	8
1.6. Objetivo general.....	10
1.7. Objetivos particulares.....	10
1.8. Hipótesis.....	10
Capítulo 2.....	12
Materiales y métodos	
2.1. Representación taxonómica.....	12
2.2. Materiales.....	13
2.3. Metodología general.....	16
2.4. Análisis cuantitativo de la forma del cráneo y la mandíbula.....	23
2.5. Análisis de la morfología dentaria.....	25
2.5.1. Variables dentarias.....	25
2.5.1.1. Resistencia de incisivos.....	25
2.5.1.2. Tamaño del tercer molar.....	26
2.6. Relaciones filogenéticas entre los géneros estudiados.....	27
2.7. Variables explicativas.....	29
2.7.1. Variables.....	30
2.7.1.1. Hábitos.....	30
2.7.1.2. Masticación.....	31
2.7.1.3. Tamaño.....	32
2.7.1.4. Fuerza de mordida.....	32
2.7.1.4.1. Cálculo de la fuerza interna (F_i)	33

2.7.1.4.2. Cálculo de los brazos de palanca.....	36
2.7.2. Tratamiento de las variables.....	37
2.8. Influencia de la filogenia, el tamaño y la función del aparato masticatorio sobre la variación morfológica de cráneo y mandíbula en roedores caviomorfos.....	38
2.8.1. Señal filogenética.....	38
2.8.2. Análisis de la relación entre forma, tamaño y la función del aparato masticatorio.....	38
Capítulo 3.....	40
Resultados. Relaciones filogenéticas entre los roedores caviomorfos y obtención de las variables explicativas de la forma	
3.1. Relaciones filogenéticas entre los roedores caviomorfos.....	40
3.2. Variables explicativas.....	41
3.2.1. Hábitos.....	41
3.2.2. Masticación.....	43
3.2.3. Tamaño.....	44
3.2.4. Fuerza de mordida.....	46
3.3. Matriz de variables utilizadas en los análisis.....	47
Capítulo 4.....	49
Resultados. Patrones de variación morfológica del cráneo y mandíbula en roedores caviomorfos	
4.1. Análisis cuantitativo de la variación de la forma cráneo-mandibular en roedores caviomorfos.....	49
4.1.1. Métodos.....	49
4.1.2. Resultados.....	53
4.1.2.1. Análisis de la variación de forma de la mandíbula.....	53
4.1.2.2. Análisis de la variación de forma del cráneo.....	56
4.1.2.3. Módulos.....	58
4.1.2.3.1. Módulo ROSTRO.....	58
4.1.2.3.2. Módulo BASI.....	61
4.1.2.3.3. Módulo NEURO.....	63
4.1.2.4. Análisis de las variables dentarias.....	65
4.1.2.5. Señal filogenética.....	67
4.1.2.5.1. Señal filogenética de los datos de forma.....	67
4.1.2.5.2. Señal filogenética de las variables dentarias.....	70

4.1.2.5.3. Señal filogenética de las variables explicativas.....	70
4.1.2.6. Variación de la forma: relación con el tamaño y la ecología.....	72
4.1.2.6.1. Variación craneomandibular.....	72
4.1.2.6.2. Variación dentaria.....	72
4.1.3. Significado de la estructuración filogenética de la variación morfológica.....	75
Capítulo 5.....	77
Resultados. La evidencia de los fósiles: diferenciación temprana de la variación morfológica de la mandíbula de roedores caviomorfos	
5.1. Introducción.....	77
5.2. Materiales y Métodos.....	78
5.3. Resultados.....	80
Capítulo 6.....	85
Discusión	
6.1. Variación morfológica.....	85
6.2. Asociación entre la variación morfológica y las variables explicativas.....	94
6.3. La importancia de la contribución del registro fósil en estudios de evolución morfológica.....	98
6.4. Discusión general y conclusiones.....	99
ANEXO I.....	101
Comparación entre técnicas de morfometría geométrica para el estudio de la variación morfológica del cráneo y la mandíbula en roedores caviomorfos	
AI.1. Introducción.....	101
AI.2. Materiales y métodos.....	102
AI.2.1. Morfometría geométrica en 3D.....	103
AI.2.1.1. Mandíbula.....	103
AI.2.1.2. Cráneo.....	103
AI.2.2. Morfometría geométrica en 2D.....	104
AI.2.2.1. Mandíbula.....	104
AI.2.2.2. Cráneo.....	105
AI.2.2.3. Módulos.....	106
AI.2.3. Señal filogenética de la forma.....	107
AI.2.4. Relación entre la variación de forma y variables explicativas.....	108
AI.2.5. Comparación de los métodos.....	108

AI.3. Resultados.....	108
AI.3.1. Variación morfométrica en 3D.....	108
AI.3.1.1. Mandíbula.....	108
AI.3.1.2. Cráneo.....	109
AI.3.2. Variación morfométrica en 2D.....	111
AI.3.2.1. Mandíbula.....	111
AI.3.2.2. Cráneo.....	113
AI.3.2.3. Módulos.....	117
AI.3.2.3.1. Módulo ROSTRO.....	117
AI.3.2.3.2. Módulo BASI.....	118
AI.3.2.3.3. Módulo NEURO.....	120
AI.3.3. Señal filogenética de los datos morfométricos.....	122
AI.3.3.1. Datos 3D.....	122
AI.3.3.2. Datos 2D.....	122
AI.3.4. Relación con variables explicativas.....	124
AI.3.4.1. Datos 3D.....	124
AI.3.4.2. Datos 2D.....	125
AI.4. Comparación de los resultados 3D vs 2D.....	129
AI.4.1. Mandíbula 3D vs 2D.....	129
AI.4.2. Cráneo 3D vs 2D.....	130
AI.5. Discusión.....	131
ANEXO II.....	133
Descripción de la musculatura masticatoria analizada en varios roedores caviomorfos	
AII.1. Introducción.....	133
AII.2. Materiales y Métodos.....	133
AII.3. Descripción de la musculatura de caviomorfos.....	134
AII.3.1. Especies estudiadas.....	135
AII.3.1.1. <i>Cavia aperea</i>	135
AII.3.1.2. <i>Dolichotis patagonum</i>	144
AII.3.1.3. <i>Lagostomus maximus</i>	150
AII.3.1.4. <i>Chinchilla lanigera</i>	157
AII.3.1.5. <i>Ctenomys australis</i> y <i>C. talarum</i>	165
AII.4. Discusión.....	173

ANEXO III	175
Desarrollo teórico y explicaciones de los métodos empleados	
AIII.1. Morfometría Geométrica.....	175
AIII.2. Análisis Multivariados aplicados al análisis de la variación morfológica.....	178
AIII.2.1. Análisis de Componentes Principales.....	178
AIII.2.2. Análisis de Componentes Principales “entre grupos” (between-groups; bgPCA).....	180
AIII.3. Disparidad.....	181
AIII.4. Métodos comparativos filogenéticos.....	182
AIII.5. Señal filogenética.....	185
Bibliografía	187
Apéndices	209
Apéndice 1. Materiales de cráneo y mandíbula de roedores caviomorfos analizados en esta tesis.....	209
A1.1. Análisis de morfometría geométrica.	209
A1.2. Materiales sobre los que se tomaron las medidas lineales.	210
Apéndice 2. Lista detallada de los materiales de roedores caviomorfos vivos y extintos incluidos el Capítulo 5.....	212
Apéndice 3. Variables dentarias.....	214
Apéndice 4. Variables explicativas.....	215
Apéndice 5. Áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria.....	220
Apéndice 6. Medidas craneomandibulares.....	223

RESUMEN

Los roedores caviomorfos son uno de los grupos de mamíferos más diversos de América del Sur. Presentan gran variación tanto en su ecología (e.g. hábitats que ocupan, modos de vida y locomotores, tamaño corporal) como en su anatomía esquelética. La historia evolutiva de este grupo es larga y, al menos, desde el Oligoceno tardío (> 25 Ma) las cuatro superfamilias en las que se divide al grupo divergen filogenéticamente. En esta tesis se explora la variación morfológica presente en los caviomorfos actuales y se analiza su asociación con ciertas variables que se consideran potencialmente explicativas del patrón de variación. Se tiene en cuenta, además, la influencia de la estructura filogenética sobre la variación observada. Se incluye un análisis de la diversidad morfológica en caviomorfos fósiles para poner a prueba la hipótesis de un origen temprano en la historia del grupo de las principales vías de diferenciación morfológica.

Se analizó la variación morfológica del cráneo y la mandíbula, con énfasis en el aparato masticatorio. A su vez, se analizó la variación presente en los tres módulos craneanos (rostro, basicráneo y neurocráneo). Se estudiaron 200 especímenes correspondientes a 24 géneros que representan siete familias de tres de las cuatro superfamilias de caviomorfos: Cavioidea, Chinchilloidea y Octodontoidea. Se analizó cuantitativamente el cambio de forma mediante técnicas de morfometría geométrica que implica el análisis de la variación de coordenadas cartesianas, en este caso, en tres dimensiones como herramienta principal. También se tomaron datos en dos dimensiones para comparar el tipo y cantidad de información que brindan los distintos conjuntos de datos. La variación se exploró mediante análisis de componentes principales y se visualizó mediante grillas de deformación que reflejan los cambios en las coordenadas entre las unidades de estudio. La asociación entre la variación morfológica y las variables elegidas como explicativas, i.e. hábitos, modos masticatorios, fuerza de mordida y tamaño, se estudió mediante modelos de regresión generalizados que permiten tener en cuenta la covariación filogenética incorporándola como parte del modelo. El análisis de la variación morfológica en caviomorfos fósiles se centró en la región alveolar de la mandíbula, y se incluyeron, también, datos de forma de caviomorfos actuales. Finalmente, se realizaron varias disecciones de los principales músculos masticatorios para poder asociar ciertos rasgos mio-esqueléticos con determinados aspectos del funcionamiento del aparato masticatorio.

Los caviomorfos analizados mostraron importantes diferencias en la morfología cráneo-mandibular. Esto se observó a nivel superfamiliar, e incluso a niveles inferiores, entre las familias y subfamilias consideradas. Los representantes de cada uno de los principales clados mostraron características esqueléticas particulares. A su vez, las superfamilias se diferenciaron claramente en los distintos morfoespacios generados a partir de los datos de forma de cráneo, mandíbula y el módulo rostral. Sin embargo, la diferenciación en los ordenamientos para los módulos del basicráneo y neurocráneo no fue tan clara. En correspondencia con estos resultados, la señal filogenética de los datos de forma resultó significativa en todos los casos.

Los octodontoideos se caracterizan por presentar cráneos robustos, rostros más cortos, una posición de los arcos cigomáticos más dorsal, órbitas más pequeñas, bullas auditivas de mayor tamaño, mandíbulas con cuerpos mandibulares altos y robustos, con una mayor expansión lateral del proceso angular y mayor altura de los procesos coronoides y condilar. Estas características resultaron más acentuadas en los representantes de la familia Octodontidae. Los ctenominos presentan además incisivos gruesos e implantados profundamente; a su vez, la musculatura masticatoria está muy desarrollada, especialmente los maseteros lateral y superficial y los temporales, con la componente vertical de la dirección de fuerza preponderante. La mayoría de los cavioides muestran características que podrían considerarse opuestas a las descritas para los octodontoideos. En general, los cráneos y mandíbulas son más gráciles, más largos y angostos, con rostros delicados y largos (especialmente la diastema), arcos cigomáticos bajos cuyos márgenes ventrales sobrepasan el nivel de los molares; la mandíbulas presentan escaso desarrollo dorso-ventral, los procesos coronoides y condilar son bajos, y los procesos angulares están muy desarrollados póstero-ventralmente y con una condición de poco marcada histricognatía. En los cávidos los incisivos son delicados y con implantación poco profunda. Estas características no se aplican a los géneros más basales *Cuniculus* y *Dasyprocta*, que presentaron morfologías más similares a las de algunos octodontoideos. Los chinchilloideos se ubicaron en posiciones intermedias en los distintos morfoespacios, reflejando una mezcla de características. Los cráneos y mandíbulas son gráciles en los chinchillinos y más robustos en el lagostomino *Lagostomus*. La gracilidad de la mandíbula de los primeros está asociada con procesos coronoides y condilar altos, mientras que el segundo presenta procesos más bajos, acompañado de una moderada histricognatía, más marcada que la observada en los chinchillinos.

La variación morfológica se asoció, de manera significativa, con el tamaño. Las demás variables explicativas no explicaron de manera significativa la variación de forma. Todas las variables mostraron señal filogenética significativa, excepto la que representa los modos masticatorios. Estos resultados implicarían que no solamente es necesario tener en cuenta las relaciones filogenéticas entre las especies de caviomorfos para entender los patrones de variación en forma. Los resultados sugieren que la alometría evolutiva podría ser importante para comprender la variación morfológica en escala macroevolutiva en caviomorfos.

La variación morfológica observada mostró una fuerte estructuración filogenética. Esto sugiere una adquisición de las morfologías características de cada clado temprano en la historia evolutiva de los roedores caviomorfos. Esto se pudo corroborar, al menos para la mandíbula, con el estudio de la diversidad morfológica en caviomorfos fósiles. Una constancia en los patrones generales de diversidad morfológica podría sugerir adaptaciones tempranas y una evolución posterior, en cierto grado, restringida o canalizada (“persistencia filogenética”).

ABSTRACT

The caviomorph rodents are one of the most diverse mammalian groups in South America. They are greatly diverse both in their ecology (e.g. occupied habitats, life and locomotory modes, body size) and in their skeletal anatomy. This group has a long evolutionary history, and the four superfamilies that it comprises have been differentiated since at least the late Oligocene (>25 Ma). This thesis explores the morphological variation in living caviomorphs and analyzes the association of the former with certain variables that are considered to be potentially explanatory of the pattern of variation. In addition, the analysis takes into account the influence of the phylogenetic structure on the observed variation. An analysis of morphological diversity of fossil caviomorphs is also included to test the hypothesis of early origin of the major paths of morphological differentiation in the history of this lineage.

The morphological variation of the skull and mandible was analyzed, with special focus on the masticatory apparatus. In addition, the variation occurring in the three cranial modules (rostrum, basicranium and neurocranium) was analyzed. A total of 200 specimens corresponding to 24 genera representing seven families of three of the four caviomorph superfamilies: Caviioidea, Chinchilloidea and Octodontoidea, were analyzed. Shape change was analyzed with a quantitative approach by means of geometric morphometric techniques, which entail an analysis of the variation in Cartesian coordinates; in this study, three-dimensional data were the primary tool. Two-dimensional data were also taken to compare the type and amount of information provided by these different datasets. Variation was explored through Principal Components Analysis and visualized by means of deformation grids that reflect the changes of coordinates among the study objects. Association between morphological variation and the variables selected as explanatory, i.e. habits, masticatory modes, bite force and size, were studied through generalized lineal regression models that allow accounting for phylogenetic covariation, including it as part of the model. The analysis of morphological variation in fossil caviomorphs was focused on the alveolar region of the mandible, and also included shape data for living caviomorphs. The degree of variation in both datasets was compared. Additionally, several dissections were made of the major masticatory muscles in order to associate certain mio-skeletal features with functional aspects of the masticatory apparatus.

The analyzed caviomorphs showed important differences in their cranio-mandibular morphology. This was observed at the level of superfamily, and even at lower levels, among the families and subfamilies considered. The representatives of each of the major clades showed particular skeletal features. In turn, the superfamilies were well differentiated in the morphospaces generated from the data on shape of the skull, mandible and rostrum module, but this differentiation was not so clear in the ordinations for the basicranium and neurocranium modules. In accordance with these results, the phylogenetic signal of the shape data was significant in all cases.

Octodontoids are characterized by robust skulls with shorter rostra, more dorsal position of the zygomatic arches, smaller orbits, larger tympanic bullae, mandibles with deep and robust mandibular body, with greater lateral flaring of the angular process and higher coronoid and condylar processes. These characteristics are more accentuated in representatives of the family Octodontidae. In addition, the ctenomyines have thick, deeply implanted incisors; in turn, their masticatory muscles are greatly developed, especially the lateral and superficial masseters and the temporal muscles, with a preponderantly vertical component of masticatory forces. The features of most cavioids could be viewed as the opposite of those described for octodontoids. In general, their skulls and mandibles are more gracile, longer and narrower, with long and gracile rostra (especially the diastema), low zygomatic arches whose ventral margins surpass the level of the molars; the mandibles are scarcely dorso-ventrally developed, with low coronoid and condylar processes, the angular processes are greatly developed postero-ventrally and present little evident hystricognathy. In caviids the incisors are delicate, with shallow implantation. These characteristics do not occur in the more basal genera *Cuniculus* and *Dasyprocta*, whose morphologies are more similar to those of some octodontoids. The chinchilloids occupied intermediate positions in the morphospaces, reflecting a mixture of characteristics. The skulls and mandibles are gracile in chinchillines and more robust in the lagostomine *Lagostomus*. The gracile mandible of the former is associated with high coronoid and condylar processes, while in the latter these processes are rather low and there is moderate hystricognathy, more marked than in chinchillines.

Morphological variation was significantly associated to size. The remaining explanatory variables did not significantly explain shape variation. All variables showed significant phylogenetic signal, except for masticatory modes. These results would imply that not only the phylogenetic relationships among caviomorph species, but also

their body size, should be taken into account to understand the patterns of morphological variation. Without this variable, an important portion of morphological variation would go unexplained.

The observed morphological variation showed strong phylogenetic structure. This suggests that the acquisition of morphologies characteristic of each clade took place early in the evolutionary history of caviomorph rodents. It was possible to ascertain this, at least for the mandible, through the study of morphological diversity of fossil caviomorphs. Constancy in the overall patterns of morphological diversity could suggest early adaptations and subsequent evolution that was somewhat constrained or channeled (“phylogenetic conservatism”).

INTRODUCCIÓN



Lagidium

INTRODUCCIÓN

Los caviomorfos son un grupo de roedores altamente diversificado, ocupan gran variedad de ambientes, y presentan modos de vida y locomotores y tamaños corporales muy dispares (Mares y Ojeda, 1982). Como un reflejo de esto, presentan un amplio rango de variación anatómica en distintos sistemas (Dozo, 1997; Ojeda *et al.*, 1999) incluyendo el esquelético (Vassallo y Verzi, 2001; Morgan, 2009a; Alvarez *et al.*, 2011). Los fósiles más antiguos son del Eoceno medio, lo que implica más de 40 millones de años de evolución (Antoine *et al.*, 2011), de los que ha quedado un inusualmente rico registro que permite reconocer la existencia de una gran diversidad taxonómica y morfológica durante toda la historia del grupo (e.g. Flynn *et al.*, 2003; Frailey y Campbell, 2004; Vucetich *et al.*, 1999, 2010a,b).

Esta rica diversidad hace de estos roedores un modelo muy interesante para realizar estudios macroevolutivos. Sin embargo, pocos estudios han incluido un muestreo amplio de taxones (e.g. Vassallo y Verzi, 2001; Morgan, 2009a), y el origen de la variación morfológica se ha analizado esencialmente con enfoques morfofuncionales, pero escasamente se han utilizado perspectivas filogenéticas e históricas.

Esta tesis comprende un estudio de la variación morfológica cráneo-mandibular de roedores caviomorfos sudamericanos, en un contexto filogenético amplio, y abarcando una gran diversidad ecológica. Se puso énfasis sobre la variación morfológica vinculada al aparato masticatorio, aunque dentro de un marco más amplio en el que se considera al cráneo como un conjunto integrado de caracteres, por lo que también se estudiaron cambios en otras regiones del cráneo que directamente o indirectamente se asocian al aparato masticatorio y sus funciones. En el estudio de la variación morfológica se emplea un enfoque filogenético comparativo, que implica tener en cuenta la estructura filogenética presente en los datos al analizar la relación entre diferentes variables. Además se incorpora evidencia histórica del registro fósil al estudio del origen de la variación morfológica.

1.1. Variación morfológica en escala macroevolutiva

Dentro de la biología evolutiva, el estudio de la diversidad morfológica es uno de los campos que ha suscitado mayor interés (ver Schluter, 2000; Wainwright, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2009). La búsqueda de patrones, y la generación de hipótesis sobre

los posibles factores causales, son los objetivos principales en estudios sobre la disparidad de los organismos (Radinsky, 1985). El estudio de la variabilidad involucra el análisis de la forma y la disposición de las nubes de puntos (las unidades de estudio) en morfoespacios teóricos que representan el conjunto de todos los fenotipos posibles (Alberch, 1989; Wills, 2001). El patrón resultante, seguramente discontinuo, podría ser explicado en términos de selección y de procesos del desarrollo (Alberch, 1982): mientras que la selección natural eliminaría las formas no adaptativas, el desarrollo podría imponer restricciones sobre las morfologías que pueden ser producidas por un sistema (Alberch, 1982). Estos dos procesos comprenden dos de los extremos del triángulo que resume la concepción de Seilacher acerca del estudio de la forma (Seilacher, 1970 *fide* De Renzi, 2005). Ésta asume que la forma se construye a partir de la acción de tres factores: la función (adaptación), la estructura (o fabricación) y la historia. La función surge de la adaptación que presentan los organismos en respuesta a las características del medio en el que viven. El legado histórico involucra la carga de la herencia a partir de un ancestro común (De Renzi, 2005 y citas allí dentro), lo que implica, en términos de filogenia, que taxones cercanos se parezcan más entre sí (en cualquier tipo de carácter, sea morfológico, fisiológico, etológico u ontogenético; ver por ejemplo Garland *et al.*, 2005) que a cualquier otro taxón (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001; Blomberg *et al.*, 2003).

1.2. El cráneo y la mandíbula de mamíferos

El estudio de la evolución morfológica de los organismos se sirve de todos estos conceptos como guía. En particular, dentro de los mamíferos, el complejo masticatorio ha recibido gran atención dados los grandes cambios experimentados por dicho complejo en la historia del grupo (Turnbull, 1970; Novacek, 1993). Los puntos de vista funcionales e histórico-filogenético, principalmente, prevalecieron en los estudios de la evolución del cráneo y la mandíbula en los mamíferos (Turnbull, 1970; Greaves, 1982; Radinsky, 1985; Russell y Thomason, 1993; Janis, 1995).

La complejidad del aparato masticatorio ha promovido el surgimiento de adaptaciones a partir de especializaciones primarias vinculadas a la prehensión y masticación (exaptaciones *sensu* Gould y Vrba, 1982). En el cumplimiento de las diversas funciones, cada una de las partes que cumple con su rol debe hacerlo de manera armoniosa en relación a las demás (Cheverud, 1982). Estas partes, denominadas

módulos, consisten en grupos de caracteres asociados entre sí de manera estrecha como consecuencia de una función o eventos del desarrollo compartidos, que son mayormente independientes de otros (Atchley y Hall, 1991; Goswami, 2006). Empíricamente, estos módulos pueden reconocerse por la presencia de caracteres altamente correlacionados que muestran un menor grado de asociación con otros caracteres (Porto *et al.*, 2009; Klingenberg, 2009). En los roedores, en particular, el peculiar diseño del aparato masticatorio, caracterizado por la complejidad de su estructura cigomasetérica y la presencia de un par de incisivos superiores e inferiores euhipsodontes, ha dado lugar a importantes funciones como la dentoexcavación en especies que adquirieron hábitos fosoriales a subterráneos (Hildebrand, 1985; Lessa, 1990; Stein, 2000); esto podría originar distintas demandas funcionales que promuevan la coadaptación entre complejos de caracteres (Olivares *et al.*, 2004; Verzi y Olivares, 2006) o que, por el contrario, generen restricciones entre los distintos rasgos (Greaves, 1982, 1985; Hautier *et al.*, 2009). Por todo esto, la complejidad que presenta el aparato masticatorio, y en general el cráneo de los roedores, hace que éste represente un excelente modelo para el estudio de patrones y procesos asociados a la evolución morfológica (Duarte *et al.*, 2000; Cardini, 2003; Klingenberg *et al.*, 2003; Renaud y Michaux, 2003; Monteiro y dos Reis, 2005; Zelditch *et al.*, 2008; Hautier *et al.*, 2009).

1.3. Los roedores caviomorfos

Los roedores caviomorfos (componente sudamericana del Infraorden Hystricognathi) representan un muy buen modelo de estudio. Desde su aparición en el registro fósil en el Eoceno medio, pero especialmente desde el Oligoceno temprano, constituyen uno de los grupos más abundantes y variados de mamíferos de América del Sur (e.g. Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982; Vucetich *et al.*, 1999; Flynn *et al.*, 2003; Antoine *et al.*, 2011). Dentro de este grupo, los Caviida de McKenna y Bell (1997; i.e. caviomorfos excluyendo Erethizontoidea, ver Vilela *et al.*, 2009) comprenden alrededor de 55 géneros distribuidos en 3 de las 4 superfamilias de hystricognatos sudamericanos: Caviioidea (familias Caviidae incl. Hydrochoeridae, Dasyproctidae y Cuniculidae), Chinchilloidea (Chinchillidae y Dinomyidae), y Octodontoidea (Abrocomidae, Echimyidae incl. Myocastoridae, y Octodontidae incl. Ctenomyidae). Dentro de los roedores, este clado es el más diverso en sus modos de vida, hábitos locomotores (Mares y Ojeda, 1982; Elissamburu y Vizcaíno, 2004) y

tamaño corporal (entre ~ 200 g y ~ 700 kg; Sánchez-Villagra *et al.*, 2003; e incluso ~ 1000 kg; Rinderknecht y Blanco, 2008). Los representantes australes (subregión Patagónica *sensu* Hershkovitz, 1958) han desarrollado esencialmente hábitos epigeos ambulatorios a cursoriales (e.g. la mayor parte de Caviioidea), semiacuáticos (e.g. Echimyidae de la subfamilia Myocastorinae) y fosoriales a subterráneos (e.g. Chinchillidae del linaje Lagostominae; Octodontidae). Esta diversidad ecológica se refleja claramente en la notable variación de la morfología esquelética (Vassallo y Verzi, 2001; Candela y Picasso, 2008; Morgan, 2009a). Análisis previos de la disparidad morfológica cráneo-mandibular mostraron que ésta podría estar más vinculada a los hábitos mencionados que a las estrategias masticatorias (Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Verzi, 2008).

Superfamilia Caviioidea

Esta superfamilia está compuesta por las familias Caviidae, Cuniculidae y Dasyproctidae. Caviidae se subdivide en 3 subfamilias con 7 géneros (Tabla 1) y es la familia que presenta distribución más amplia (Fig. 1A); se encuentra en hábitats que incluyen planicies de inundación, pantanales, estepas herbáceas y arbustivas, roquedales, en ambientes áridos chaqueños, boscosos y arbustivos (Aceñolaza, 1991; Nowak, 1991; Canevari y Vaccaro, 2007; Kleiman *et al.*, 2006). Dasyproctidae, con dos géneros, es típica de ambientes forestados y abiertos como el Cerrado brasileño y el Chaco (Fig. 1B; Emmons y Feer, 1997). Cuniculidae comprende únicamente un género que habita selvas y bosques húmedos en ambientes cercanos a cursos y espejos de agua (Fig. 1C). El rango de tamaños va de los 200 g en los Caviinae hasta unos 70 kg para la subfamilia Hydrochoerinae (ver sección 3.2.3.; Mones y Ojasti, 1986; Canevari y Vaccaro, 2007).

Superfamilia Chinchilloidea

Esta superfamilia está representada por las familias Dinomyidae y Chinchillidae. La primera representada por un único género monoespecífico, mientras que la segunda incluye tres géneros. Los dinómidos habitan las zonas altas y bien drenadas de las selvas tropicales. Los chinchíllidos habitan ambientes áridos de alta montaña, faldeos andinos y mesetas, estepas herbáceas y arbustivas (Fig. 1D; Canevari y Vaccaro, 2007). Los

chinchíllidos presentan un rango de masa corporal entre 500 g hasta 9 kg (ver sección 3.2.3.; Canevari y Vaccaro, 2007).



Figura 1. Mapas de distribución de las familias pertenecientes a Cavoioidea y de la superfamilia Chinchilloidea analizadas en esta tesis. A, Caviidae; B, Cuniculidae; C, Dasyproctidae; D, Chinchillidae (=Chinchilloidea).

Superfamilia Octodontoidea

Octodontoidea es la superfamilia más diversa de América del Sur, con 41 géneros y más de 200 especies distribuidos en 4 familias: Echimyidae, Octodontidae (incluyendo Ctenomyiinae) y Abrocomidae. Los Echimyidae habitan ambientes de selva y chaqueños como el Cerrado de Brasil, además de ambientes acuáticos como en el caso del género *Myocastor* (Fig. 2A). Octodontidae de la subfamilia Octodontinae comprenden 8 géneros (*Pipanaoctomys* y *Salinoctomys* se consideran géneros independientes de *Tympanoctomys*), que habitan zonas costeras, laderas de montañas y

estepas áridas (Fig. 2B). Octodontidae de la subfamilia Ctenomyinae está representada por un único género, *Ctenomys*, con más de 60 especies distribuidas desde el sur de Perú, Bolivia, Paraguay, sur de Brasil, Uruguay hasta Tierra del Fuego, habitando ambientes mésicos a semiáridos y áridos, desde las altiplanicies andinas hasta las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires en Argentina (Fig. 2C). Abrocomidae está representada por dos géneros que ocupan un rango geográfico desde el sur de Perú, centro de Bolivia, noroeste argentino, hasta la región central de Chile, habitando ambientes áridos y rocosos con cierta cobertura vegetal, o bosques de altura (Fig. 2D; Emmons, 1999, Kleiman *et al.*, 2006). Dentro de Octodontidae se encuentran los roedores caviomorfos más pequeños, con pesos que no superan los 300 g; los pesos para la familia Echimyidae van desde los 185 g hasta los 8 kg; las especies dentro de la subfamilia Ctenomyinae presentan pesos que promedian los 500 g con algunas pocas especies que alcanzan 1 kg. *Abrocoma* es un género con especies pequeñas de alrededor de 150 gr (Nowak, 1991; ver sección 3.2.3.).

1.4. Morfometría geométrica y métodos filogenéticos comparativos

Una herramienta efectiva, y por ello una de las más utilizadas actualmente para el estudio de la forma y su variación en estructuras complejas como el cráneo y la mandíbula, son las técnicas de morfometría geométrica (Renaud y Michaux, 2003; Monteiro y dos Reis, 2005; Barrow y MacLeod, 2008; Zelditch *et al.*, 2008). Estas técnicas se basan en el estudio de la variación de las coordenadas bi- o tridimensionales de un conjunto de puntos anatómicos (*landmarks*), que se emplean con el objetivo de representar la geometría de una estructura (Marcus *et al.*, 2000); estos puntos necesitan ser homólogos y reconocibles entre las distintas unidades de estudio (Adams *et al.*, 2004). Al mismo tiempo, las curvas y superficies que presenta una estructura como la mandíbula o el cráneo, pueden ser estudiadas mediante el uso de coordenadas de *semilandmarks* (Bookstein, 1991), siendo en este caso las curvas homólogas entre las unidades de estudio y no los puntos (Gunz *et al.*, 2005).



Figura 2. Mapas de distribución de las familias de Octodontoidea analizadas en esta tesis. A, Abrocomidae; B, subfamilias Ctenomyiinae y C, Octodontinae de la familia Octodontidae; D, Echimyidae.

Por otro lado, cuando se realizan estudios comparativos sobre un conjunto de muestras vinculadas filogenéticamente (e.g. especies o géneros), es necesario tener en cuenta la falta de independencia de los datos, consecuencia de una historia evolutiva compartida (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001; Blomberg *et al.*, 2003; sin embargo, ver Revell *et al.*, 2008). La independencia de los datos representa uno de los principales supuestos de los métodos estadísticos comunes (Sokal y Rohlf, 1995). La violación de este supuesto puede generar un incremento del error de tipo I de las pruebas estadísticas (es decir, cuando la hipótesis nula es rechazada aun cuando es verdadera), lo que podría llevar a conclusiones erróneas sobre la relación entre las variables. Para resolver este problema, se han desarrollado desde hace más de veinte años métodos que tuvieren en cuenta la falta de independencia, como los métodos de contrastes filogenéticos

independientes (Felsenstein, 1985), modelos por cuadrados mínimos generalizados filogenéticos (PGLS en sus siglas en inglés; Grafen, 1989; Martins y Hansen, 1997), o autocorrelaciones filogenéticas (Cheverud *et al.*, 1985), entre otros (para una revisión de este tema ver Hansen y Martins, 1996).

1.5. Antecedentes: estado actual del estudio de la variación cráneo-mandibular de caviomorfos

Los roedores caviomorfos han sido analizados tradicionalmente a niveles taxonómicos bajos (familiar o inferior), con enfoques esencialmente funcionales o sistemáticos (Mora *et al.*, 2003; Olivares *et al.*, 2004; Vucetich *et al.*, 2005; Morgan y Verzi, 2006, 2011; Verzi y Olivares, 2006; Deschamps *et al.*, 2007; Lessa *et al.*, 2008; Verzi, 2008; García Esponda *et al.*, 2009; Morgan, 2009a; Verzi *et al.*, 2010a, b). En estos trabajos se analizan diversas variables (generalmente lineales), en su mayoría con significado funcional y sistemático. Olivares *et al.* (2004) encontraron, a partir de análisis de la orientación de estrías de desgaste en los molares y de un conjunto de variables cráneo-dentarias y mandibulares, que la variación morfológica observada en el aparato masticatorio de caviomorfos de la familia Octodontidae (incl. Ctenomyinae) no está vinculada a los hábitos masticatorios, sin que éstos puedan ser predichos por aquélla. Una de las principales conclusiones se vincula con el hallazgo de que un modo de masticación oblicua (condición ancestral en caviomorfos; Verzi, 2002) puede vincularse, e incluso optimizar, el uso del aparato masticatorio como herramienta excavadora. Por otro lado, Lessa *et al.* (2008), también enfocado en el análisis funcional de la variación morfológica en octodontinos y ctenominos, analizaron las adaptaciones para la excavación presentes en el cráneo y el postcráneo de estos grupos. Estos autores llevaron a cabo análisis sobre un conjunto de medidas lineales con significado funcional y sobre datos ecológicos incluyendo el comportamiento de excavación y la complejidad de las madrigueras. Estos autores concluyeron que mientras características principalmente vinculadas a la braquio-excavación (con los brazos), son compartidas por especies fosoriales y subterráneas, las especies subterráneas presentan características únicas asociadas al uso de los incisivos como herramientas de excavación, como la marcada procumbencia de los incisivos y una disposición y desarrollo de la musculatura masetérica favorables a un aumento de la fuerza desarrollada.

Los análisis con una representación taxonómica más amplia son relativamente escasos (Vassallo, 2000; Vassallo y Verzi, 2001; Morgan, 2009a; Samuels, 2009; Wilson y Sánchez-Villagra, 2010; Alvarez *et al.*, 2011; Huatier *et al.*, 2011). Vassallo y Verzi (2001) estudiaron un número importante de especies de caviomorfos representando tres de las cuatro superfamilias (Cavioidea, Chinchilloidea y Octodontoidea). Su enfoque también es clásico, llevando a cabo análisis multivariados sobre un conjunto de medidas lineales representando aspectos de la morfología craneana que tuvieran relación con la función del aparato masticatorio. Los principales resultados permitieron a estos autores reconocer dos claros morfotipos craneanos que no mostraron asociación clara con los modos masticatorios (resultado posteriormente sustentado por Olivares *et al.*, 2004), pero sí, al menos en parte, con los hábitos, dado que claramente distinguieron especies de hábitos fosoriales de especies de hábitos epigeos, principalmente Cavioidea. Vassallo (2000) y Wilson y Sánchez-Villagra (2010) analizaron efectos alométricos sobre la variación morfológica craneana. Samuels (2009) incluyó a los roedores caviomorfos dentro de un análisis más abarcativo sobre dieta y morfología cráneo-mandibular en todo el orden Rodentia; Hautier *et al.* (2011) incluyeron varios representantes sudamericanos en un análisis de las diferencias en la configuración de la musculatura masticatoria.

En los últimos años se han ido incorporando técnicas de morfometría geométrica (Duarte *et al.*, 2000; Corti *et al.*, 2001; dos Reis *et al.*, 2002; Avello-Nicola *et al.*, 2003; Monteiro *et al.*, 2003, 2005; D'Anatro y Lessa, 2006; Fernandes *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2009; Steiner-Souza *et al.*, 2010) en el estudio de la variación morfológica de los roedores caviomorfos, aunque mayormente en niveles taxonómicos por debajo del rango de familia. Duarte *et al.* (2000) llevaron a cabo un análisis sobre la variación morfológica de la mandíbula de diversas poblaciones de la especie *Thrichomys apereoides* (Echimyidae). Estos autores plantearon la necesidad de combinar técnicas de morfometría geométrica, que permiten un estudio detallado de la morfología, con la generación de modelos de evolución morfológica que involucren el análisis de factores intrínsecos (historia) y extrínsecos (adaptación). Siguiendo este lineamiento, los trabajos de Monteiro *et al.* (2003, 2005) analizaron la variación morfológica del cráneo y la mandíbula de *T. apereoides* bajo el marco teórico del desarrollo y la influencia del ambiente y la historia sobre la variación morfológica. Sin embargo, la aplicación de métodos formales filogenéticos comparativos ha sido escasa y concentrada a niveles

bajos de la filogenia en algunos casos (Ebensperger y Cofré, 2001; Ebensperger y Blumstein, 2006; Perez *et al.*, 2009; Alvarez *et al.*, 2011).

1.6. Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es analizar la diversidad morfológica cráneo-mandibular, especialmente del aparato masticatorio, de roedores caviomorfos. Se explora la variación en la forma y su asociación con la filogenia y otras variables explicativas. Se analizan las relaciones entre distintas variables del aparato masticatorio sujetas a diferentes demandas funcionales (e.g. masticación, dentoexcavación) y se evalúa la posible correlación entre rasgos vinculados funcionalmente, y el surgimiento de restricciones ('constraints') desde una perspectiva estructural e histórica (filogenética).

1.7. Objetivos particulares

- a) Caracterización cuantitativa de la morfología cráneo-mandibular en distintos géneros vivientes de las superfamilias Cavoidea, Chinchilloidea y Octodontoidea, con énfasis en el aparato masticatorio.
- b) Análisis de la variación morfométrica de los distintos módulos que componen el cráneo.
- c) Obtención de una filogenia molecular de los taxones en estudio a fin de obtener un marco filogenético para los análisis de variación morfológica.
- d) Caracterización de variables explicativas; éstas incluyen variación ecológica en escala macroevolutiva y variación cuantitativa de las estrategias masticatorias.
- e) Análisis de la variación morfométrica de la mandíbula y el cráneo, y de su asociación con las relaciones filogenéticas y variables explicativas (i.e. modos de vida o hábitos, tipos masticatorios, fuerza de mordida y tamaño).
- f) Estudio de la variación mandibular en roedores caviomorfos bajo una perspectiva histórica, como un ensayo de interpretación de las relaciones entre variación morfológica y la estructura filogenética.

1.8. Hipótesis

Se proponen las siguientes hipótesis de trabajo:

H1. La variación morfológica se encuentra estructurada filogenéticamente. Una hipótesis alternativa (Ha1) propone que la variación morfológica está más relacionada con ciertas variables explicativas independientemente de la estructura filogenética, i.e. con los modos masticatorios, los hábitos, la fuerza de mordida, el tamaño.

H2. El patrón de variación del módulo que comprende la región rostral presenta un patrón distinto al mostrado por los otros módulos, y similar al observado para la mandíbula, dada la integración morfo-funcional de ambos en el aparato masticatorio.

H3. La evolución de la variación morfológica analizada sigue un patrón de cambio por movimiento Browniano. Una hipótesis alternativa (Ha3) propone que las principales vías de diferenciación morfológica se establecieron temprano en la historia evolutiva de los caviomorfos.

MATERIALES Y MÉTODOS



Microcavia

2.1. Representación taxonómica

En esta tesis se incluyeron especies representantes de tres de las cuatro superfamilias que conforman la componente sudamericana del Infraorden Hystricomorpha (Tabla 1): Caviioidea, Chinchilloidea y Octodontoidea. El esquema sistemático por debajo del nivel de superfamilia sigue a Galewski *et al.* (2005), Woods y Kilpatrick (2005), Ledesma *et al.* (2009) y Dunnum y Salazar-Bravo (2010a).

Tabla 1. Listado de los roedores caviomorfos incluidos en esta tesis. La sistemática sigue a Galewski *et al.* (2005), Woods y Kilpatrick (2005) y Dunnum y Salazar-Bravo (2010a).

Orden Rodentia			
Suborden Hystricomorpha			
Infraorden Hystricomorpha			
Caviioidea			
	Caviidae	Caviinae	<i>Cavia</i> (cuis grande) <i>Galea</i> (cuis de dientes amarillos) <i>Microcavia</i> (cuis chico)
		Hydrochoerinae	<i>Hydrochoerus</i> (carpincho) <i>Kerodon</i> (cuis de las rocas)
		Dolichotinae	<i>Dolichotis</i> (mara) <i>Pediolagus</i> (conejo del palo)
	Cuniculidae		<i>Cuniculus</i> (paca)
	Dasyproctidae		<i>Dasyprocta</i> (agutí)
Chinchilloidea			
	Chinchillidae	Chinchillinae	<i>Chinchilla</i> (chinchilla) <i>Lagidium</i> (chinchillón)
		Lagostominae	<i>Lagostomus</i> (vizcacha)
Octodontoidea			
	Octodontidae	Ctenomyinae	<i>Ctenomys</i> (tuco-tuco)
		Octodontinae	<i>Octodon</i> (degu) <i>Octomys</i> (rata vizcacha) <i>Octodontomys</i> (chozchoz) <i>Tympanoctomys</i> (rata vizcacha colorada) <i>Pipanacoctomys</i> (rata vizcacha dorada) <i>Aconaemys</i> (rata de los pinares) <i>Spalacopus</i> (coruro)
	Abrocomidae		<i>Abrocoma</i> (rata chinchilla)
	Echimyidae		<i>Proechimys</i> (rata espinosa) <i>Thrichomys</i> (punaré) <i>Myocastor</i> (coipo)

2.2. Materiales

El estudio de la variación morfológica se realizó a partir del análisis de la forma del cráneo y mandíbula de 200 especímenes que representan 24 géneros actuales (y 26 especies), repartidos en 7 familias (Tabla 2). El detalle de los especímenes analizados se incluye en el Apéndice 1. Se trabajó con un promedio de 8 especímenes por género (con un rango de 3 a 16; de 1 a 13 para las especies). En estudios que abarcan niveles filogenéticos por encima del de especie, la variación que pueden encontrarse en un número relativamente bajo de especímenes es esperable que permita representar la media de ese taxón (especie o género) y que sea lo suficientemente diferente de otro taxón (Fleagle *et al.*, 2010). Se incluyeron tanto machos como hembras dado que en el contexto macroevolutivo con el que aquí se trabaja no se espera que la variación por dimorfismo sexual sea mayor que las diferencias que puedan hallarse entre los géneros analizados (Polly, 2010). Se trabajó a nivel genérico porque el género es una unidad filogenética estable, mientras que las asignaciones específicas pueden involucrar mayor incertidumbre. Por otro lado, las preguntas abordadas en esta tesis se orientan a escalas filogenéticas mayores (por encima incluso del nivel de familia) por lo que el género representaría una unidad adecuada.

Asimismo, se incluyeron 19 especímenes fósiles que representan 12 géneros (Tabla 3 y Capítulo 5). El detalle de los especímenes analizados se encuentra en el Apéndice 2. La asignación de los fósiles a familias y superfamilias sigue a Vucetich *et al.* (2011). A diferencia de esta última revisión, los géneros †*Eocardia* y †*Schistomys* que pertenecen al *stem group* de Caviidae (Woods y Kilpatrick, 2005; Pérez y Vucetich, 2011) son incluidos en esta familia y no en una familia propia parafilética “Eocardiidae”.

Tanto en los análisis de actuales como de fósiles se incluyeron solamente individuos adultos; estos fueron definidos por la presencia del tercer molar funcional y/o la ausencia de poros (trabéculas *sensu* Montalvo, 2002) en la superficie ósea.

Tabla 2. Especies y géneros incluidos en los análisis. *N*, número de especímenes analizados.

Taxones	<i>N</i>	Taxones	<i>N</i>
Cavioidea		Octodontoidea	
Caviidae		Abrocomidae	
<i>Cavia</i> sp	2	<i>Abrocoma</i> sp	6
<i>C. aperea</i>	4	Echimyidae	
<i>C. pamparum</i>	3	<i>Myocastor coypus</i>	9
<i>Galea leucoblephara</i>	9	<i>Proechimys guyannensis</i>	3
<i>Microcavia australis</i>	11	<i>Thrichomys</i> sp	6
<i>Dolichotis patagonum</i>	12	Octodontidae	
<i>Pediolagus salinicola</i>	4	<i>Aconaemys porteri</i>	3
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	9	<i>A. sagei</i>	3
<i>Kerodon rupestris</i>	4	<i>Octodon degus</i>	3
Dasyproctidae		<i>O. bridgesi</i>	5
<i>Dasyprocta</i> sp	15	<i>Octodontomys gliroides</i>	11
<i>D. azarae</i>	1	<i>Octomys mimax</i>	7
Cuniculidae		<i>Pipanacoctomys aureus</i>	11
<i>Cuniculus paca</i>	8	<i>Spalacopus cyanus</i>	4
Chinchilloidea		<i>Tympanoctomys barrerae</i>	12
Chinchillidae		<i>Ctenomys australis</i>	1
<i>Chinchilla</i> sp	5	<i>C. talarum</i>	9
<i>Lagidium</i> sp	8		
<i>L. viscacia</i>	2		
<i>Lagostomus maximus</i>	10		

Los especímenes analizados se encuentran depositados en las colecciones mastozoológicas y/o paleontológicas de las siguientes instituciones: Museo de La Plata (MLP; La Plata), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN; Buenos Aires), Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “L. Scaglia” (MMP; Mar del Plata), Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA; Mendoza), Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MPEF; Trelew).

Tabla 3. Taxones fósiles analizados en el Capítulo 5. Se indica la procedencia geográfica y estratigráfica de los especímenes.

Cavioidea**Caviidae**†*Eocardia montana* MACN A 2015. Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Eocardia* MACN A 10210. Corriguen Kaik, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Schistomys erro* YPM-PU 15648. Killik Aike, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)**Dasyproctidae**†*Neoreomys australis* MACN A 20. Santacrucense (Mioceno temprano tardío)**Chinchilloidea****Chinchillidae**†*Prolagostomus* MACN A 4425. Monte Observación, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)**Neopiblemidae**†*Perimys* MMP 111-M. Barranca Sur Lago Colhué-Huapi (Gran Barranca), prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Perimys* MMP 936-M. Barranca Sur Lago Colhué-Huapi (Gran Barranca), prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)**Octodontoidea****Octodontidae**†*Caviocricetus* MPEF-PV 5064. Bryn Gwyn, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Protacaremys* MPEF-PV 7561. Gran Barranca, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Protacaremys* MPEF-PV 5471. Gran Barranca, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Protadelphomys* MPEF-PV 8162. Bryn Gwyn, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Protadelphomys* MPEF-PV 8163. Bryn Gwyn, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Protadelphomys* MPEF-PV 8164. Bryn Gwyn, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)†*Sciamys* MLP 63-XII-19-137. Barrancas del Río Santa Cruz, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Prospaniomys* MPEF-PV 5039. Bryn Gwyn, prov. de Chubut; Colhuehuapense (Mioceno temprano)**Echimyidae**†*Spaniomys* MMP 243-M. Monte Observación, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Spaniomys modestus* MLP 15-37. Barrancas del Río Santa Cruz, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Spaniomys riparius* MLP 15-80. Prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)†*Stichomys* MMP 242-M. Monte Observación, prov. de Santa Cruz; Santacrucense (Mioceno temprano tardío)

2.3. Metodología general

El cráneo y la mandíbula de los roedores caviomorfos presentan una variación morfológica muy grande (Figs. 3-7). Las diferencias de forma entre diversos géneros de caviomorfos se analizaron de manera cuantitativa mediante el uso de técnicas de morfometría geométrica (descripción de estas técnicas en Anexo 3). Se emplearon datos en tres dimensiones (3D) para poder incorporar información que no es capturada a partir de imágenes 2D. En particular, la mandíbula de los roedores caviomorfos presenta notables diferencias en el ancho mandibular (Fig. 7), por lo es indispensable un análisis tridimensional de la misma, en contraste con los análisis tradicionales de variación morfológica de la mandíbula en dos dimensiones (Cardini, 2003; Cardini y O'Higgins, 2005). Se comparó la eficacia de los análisis de los datos bidimensionales (2D) y tridimensionales en el estudio de la diversidad morfológica en las especies actuales de caviomorfos (Anexo I).

El análisis de la asociación entre la variación morfológica y distintas variables que podrían explicarla (hábitos, masticación, tamaño, fuerza de mordida; ver sección 2.8.1.) se realizó mediante el empleo de métodos filogenéticos comparativos; estos permiten tener en cuenta la estructura filogenética cuando se estima la relación entre la forma y las variables ecológicas y funcionales. Debido a que las especies comparten una historia común, podría ocurrir que las variables estén asociadas con la filogenia, es decir, que especies cercanas muestren valores semejantes entre sí, más allá de su ecología.

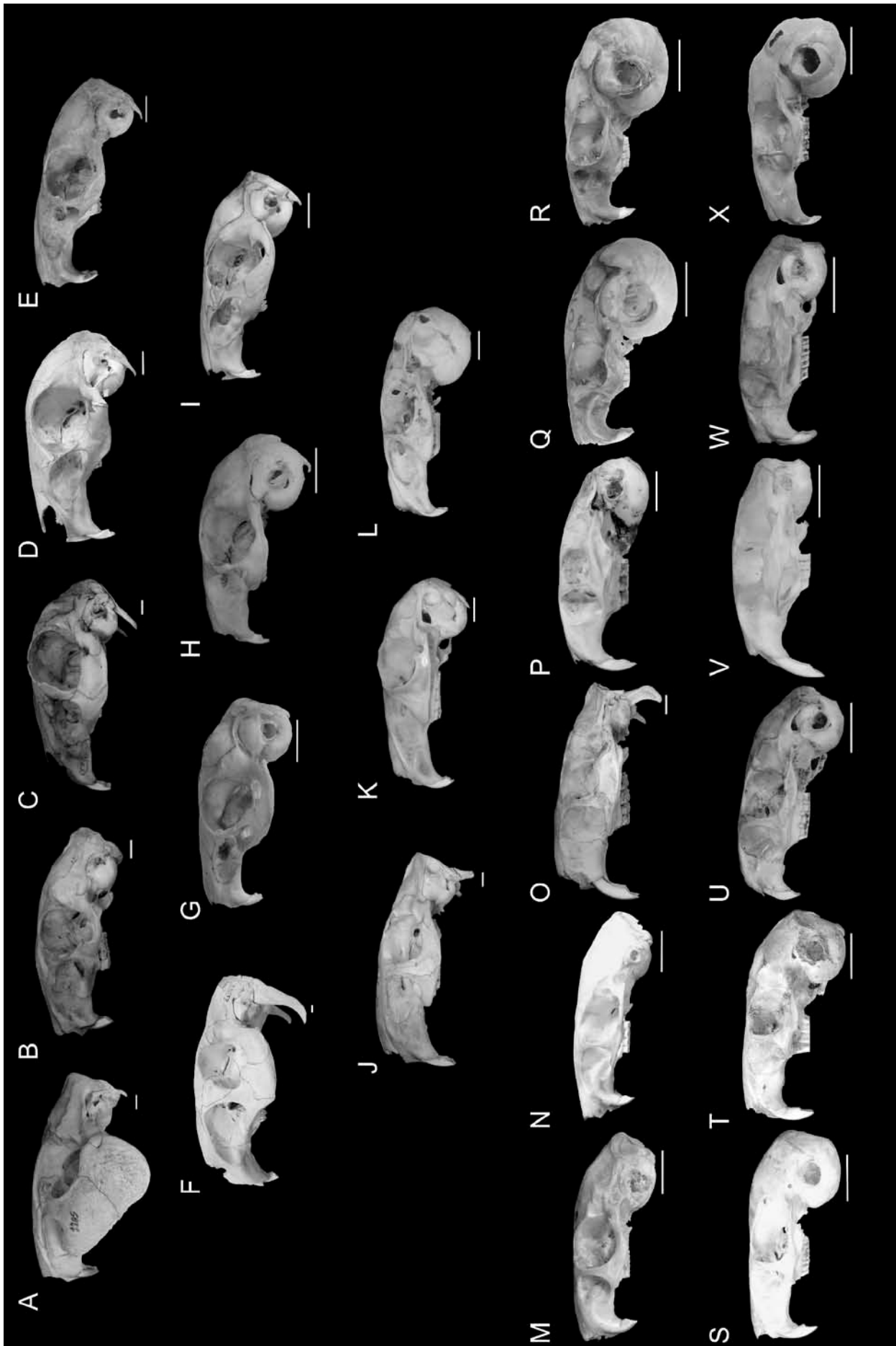
El análisis de la evolución morfológica basado en métodos filogenéticos comparativos fue complementado con la incorporación de la evidencia morfológica presente en el registro fósil. El registro paleontológico de los caviomorfos es inusualmente rico y permite contar con rica información morfológica, siendo poco frecuentes los casos en los que se puede contar con este tipo de evidencia (Losos y Mahler, 2010). Incorporar la evidencia fósil permite poner a prueba hipótesis sobre el origen de las morfologías que caracterizan a los principales clados de caviomorfos, que se propone fueron adquiridas muy temprano en la historia de cada grupo (Capítulo 5). La variación morfológica en los materiales fósiles (y actuales) se analizó mediante técnicas en 2D que son menos invasivas en materiales únicos como los fósiles.

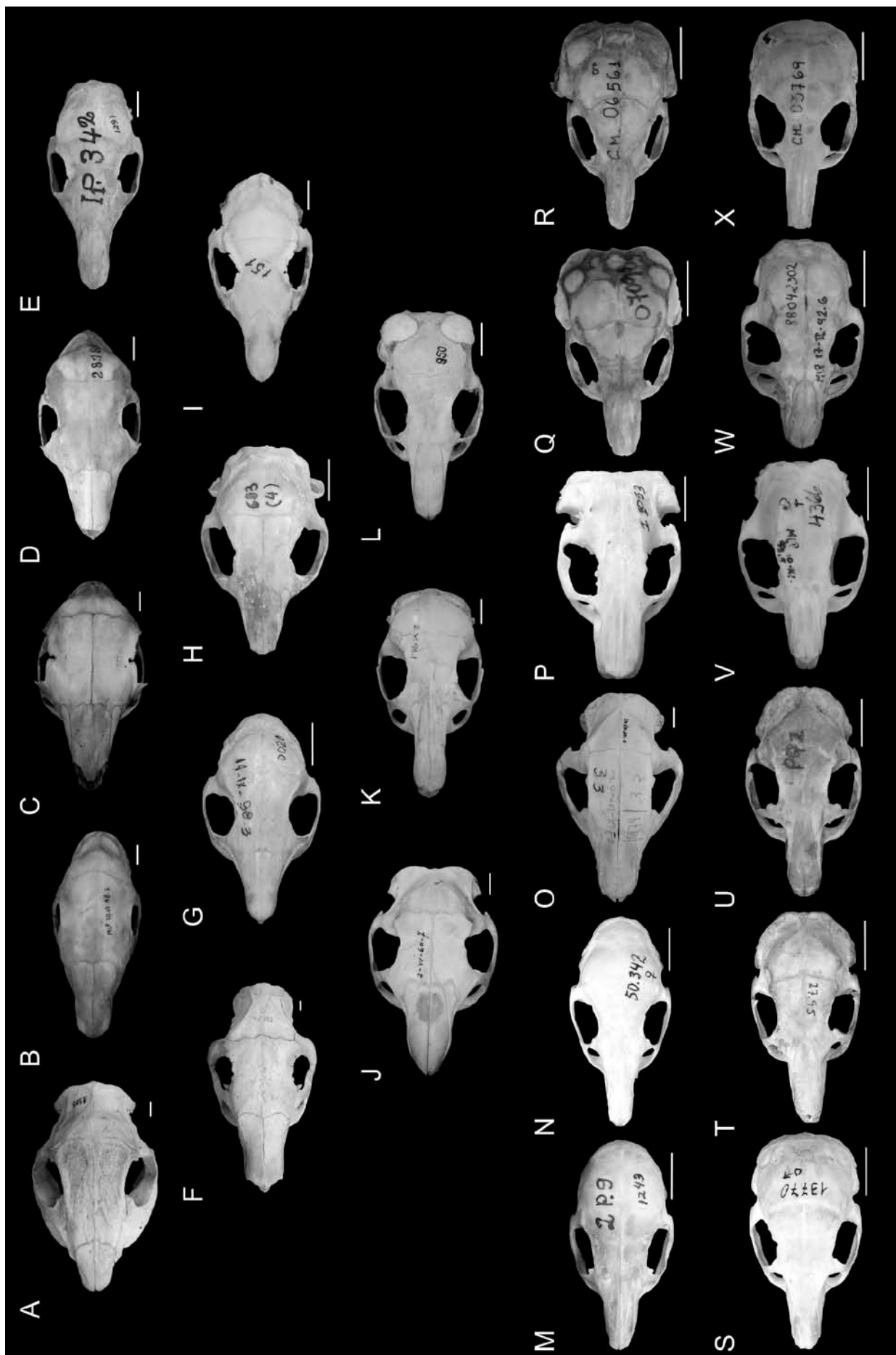
Además de cuantificar la variación morfológica mediante técnicas de morfometría geométrica, esta variación se analizó de modo cualitativo, con énfasis en

las estructuras que tienen relevancia en la función del aparato masticatorio y en otras estructuras por fuera del mismo, como las regiones basicraneana y neural, que pueden verse afectadas por cambios en el aparato masticatorio (información disponible no reportada).

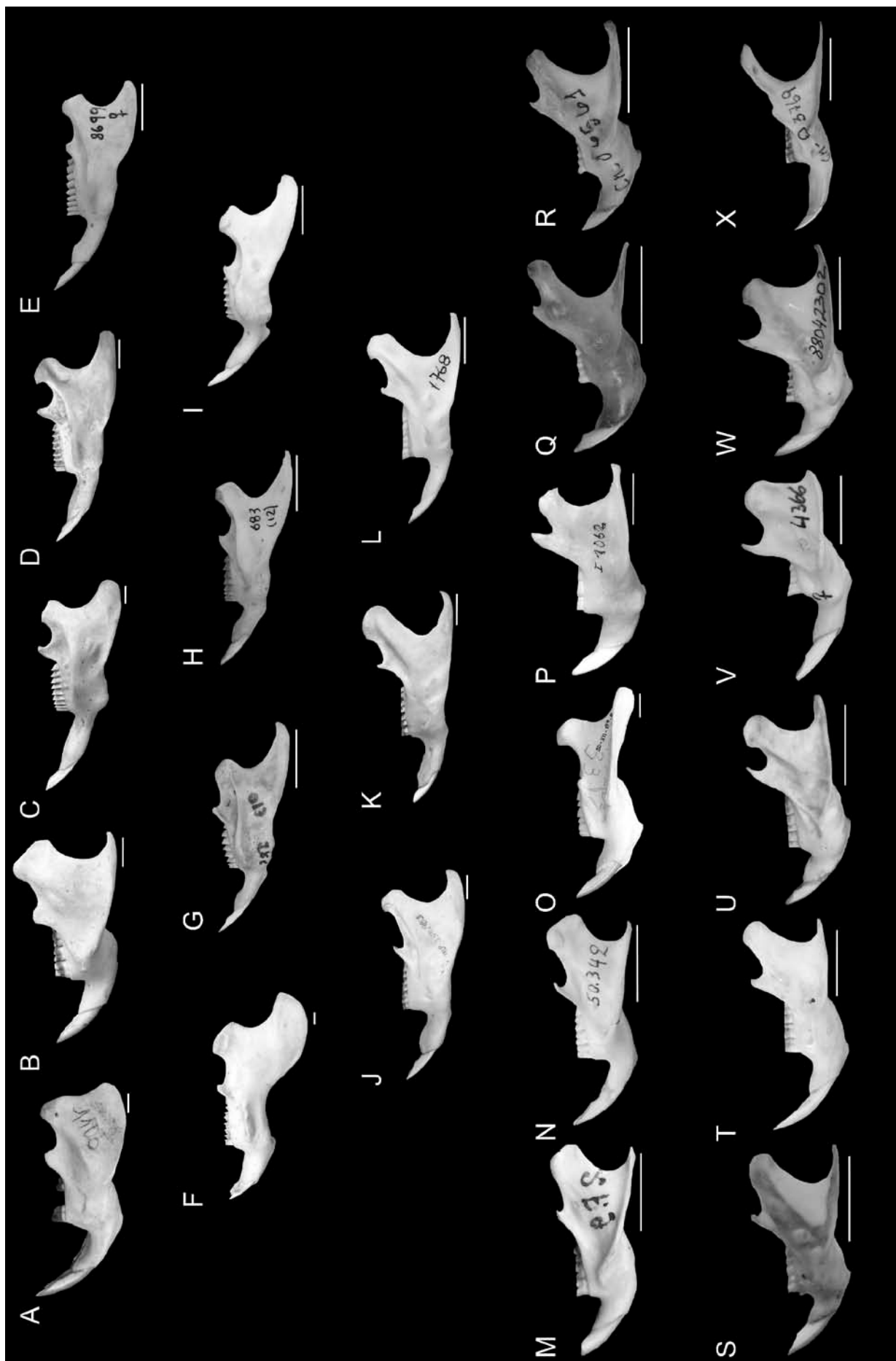
Una de las principales fuentes de variación de la estructura esquelética del aparato masticatorio es la influencia epigenética del desarrollo muscular (Atchley y Hall, 1991). De esta manera, y como parte del objetivo de entender el origen de la variación morfológica, se llevaron a cabo varias disecciones de la cabeza para estudiar la morfología general de los principales músculos masticatorios (Anexo II).

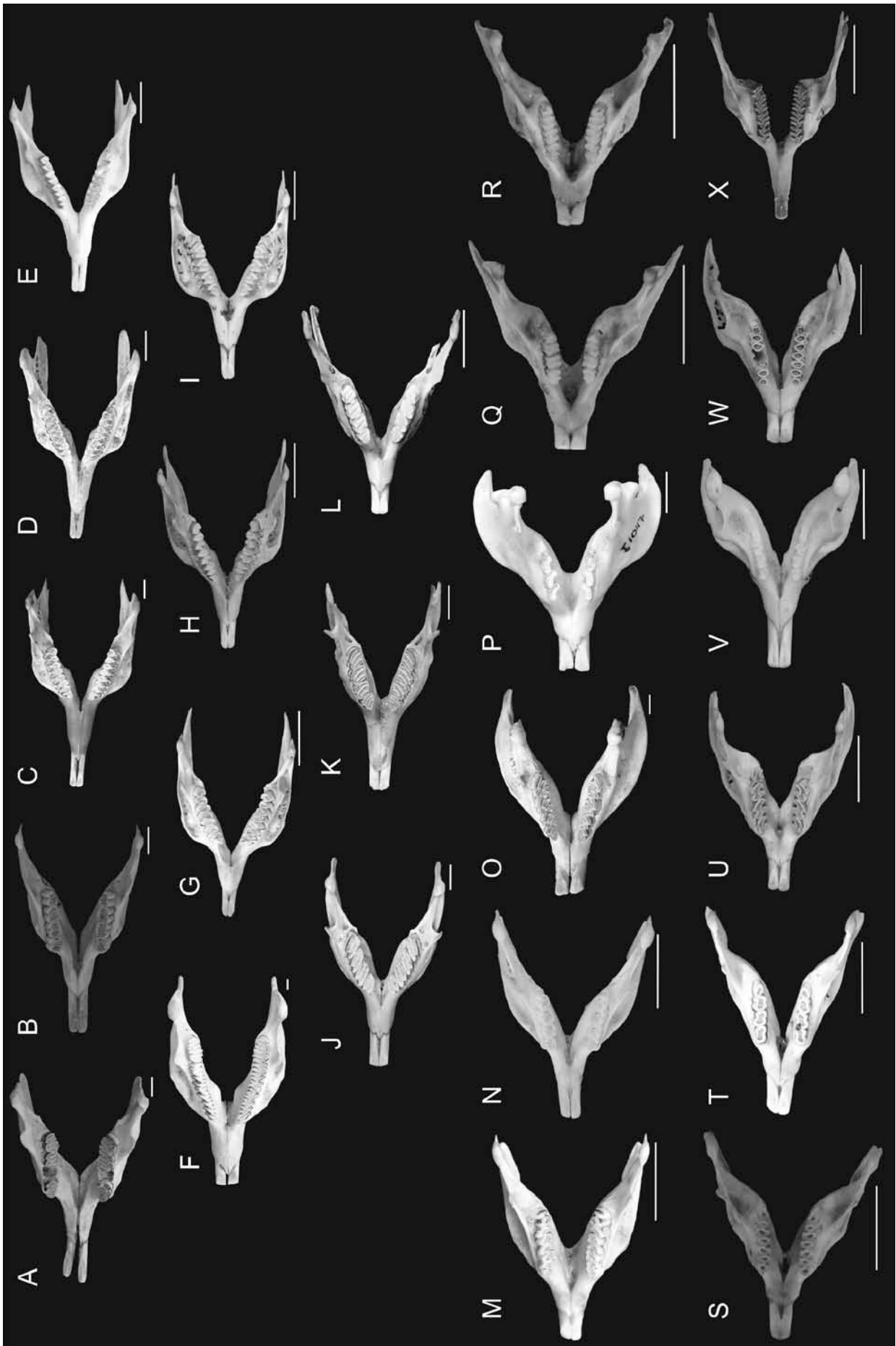
Por último, se integraron todos los resultados obtenidos y se analizó la variación morfológica del cráneo y mandíbula de los roedores caviomorfos teniendo en cuenta factores como la filogenia, el tamaño, y los requerimientos impuestos por las diversas funciones al aparato masticatorio. Se discuten, finalmente, adaptaciones y restricciones que podrían influir en la morfología final del cráneo y la mandíbula.











Páginas anteriores.

Figura 3. Cráneos en vista lateral de los géneros de caviomorfos analizados en esta tesis. A, *Cuniculus*; B, *Dasyprocta*; C, *Dolichotis*; D, *Pediolagus*; E, *Kerodon*; F, *Hydrochoerus*; G, *Galea*; H, *Microcavia*; I, *Cavia*; J, *Lagostomus*; K, *Lagidium*; L, *Chinchilla*; M, *Thrichomys*; N, *Proechimys*; O, *Myocastor*; P, *Ctenomys*; Q, *Tympanoctomys*; R, *Pipanacoctomys*; S, *Octomys*; T, *Octodontomys*; U, *Octodon*; V, *Spalacopus*; W, *Aconaemys*; X, *Abrocoma*. Escala: 1 cm.

Figura 4. Cráneos en vista dorsal de los géneros de caviomorfos analizados en esta tesis. Identificación de los géneros y escala igual que en Figura 3.

Figura 5. Cráneos en vista ventral de los géneros de caviomorfos analizados en esta tesis. Identificación de los géneros y escala igual que en Figura 3.

Figura 6. Mandíbulas en vista lateral de los géneros de caviomorfos analizados en esta tesis. Identificación de los géneros y escala igual que en Figura 3.

Figura 7. Mandíbulas en vista dorsal de los géneros de caviomorfos analizados en esta tesis. Identificación de los géneros y escala igual que en Figura 3.

2.4. Análisis cuantitativo de la forma del cráneo y la mandíbula

Para estudiar los cambios de forma del cráneo y la mandíbula en roedores caviomorfos, y para poder cuantificar y analizar los patrones de variación que reflejen esas diferencias, se utilizaron datos de coordenadas tri-dimensionales (3D) como herramienta principal (conceptos teóricos básicos vinculados a estas técnicas se explican en el Anexo 3). Se tuvo en cuenta en los análisis la variación de rasgos vinculados a las funciones del aparato masticatorio en los roedores caviomorfos. A su vez, se analizaron variaciones en otras regiones del cráneo vinculadas al aparato masticatorio de manera directa, como la región neural que incluye el origen de músculos masticatorios como los temporales, o indirecta como la región basicraneana; esta última incluye las bullas auditivas, cuya forma y tamaño pueden modificarse según ciertos requerimientos mecánicos del aparato masticatorio (Verzi y Olivares, 2006). De esta manera, los análisis se llevaron a cabo teniendo en cuenta esta sectorización o modularización del cráneo (Lieberman *et al.*, 2000; Sperber, 2001), quedando definidos los módulos de la siguiente manera (Fig. 8): 1) BASI (basicráneo, incluyendo bulla auditiva); 2) ROSTRO (región rostral y arco cigomático) y 3) NEURO (región de la caja craneana).

Se digitalizaron 43 *landmarks* para el cráneo y 16 *landmarks* para la mandíbula (ver Capítulo 4). Los *landmarks* fueron tomados sobre la mitad izquierda (o derecha en el caso de presentar estructuras dañadas o ausentes) para evitar información redundante de estructuras simétricas (Cardini *et al.*, 2005). Los cráneos y mandíbulas fueron mantenidos en posición mediante el uso de caucho o plastilina durante la adquisición de

los datos. Para adquirir las coordenadas 3D se empleó un brazo digitalizador Immersion Microscribe G2X (Immersion Corp., San José, California, Estados Unidos). Los *landmarks* elegidos tienen como finalidad representar las principales estructuras del cráneo y la mandíbula vinculadas a las distintas funciones, principalmente aquellas desarrolladas por el aparato masticatorio.

Los módulos craneanos fueron representados mediante subconjuntos de los 43 *landmarks* utilizados para representar la forma del cráneo. Detalles en el Capítulo 4.

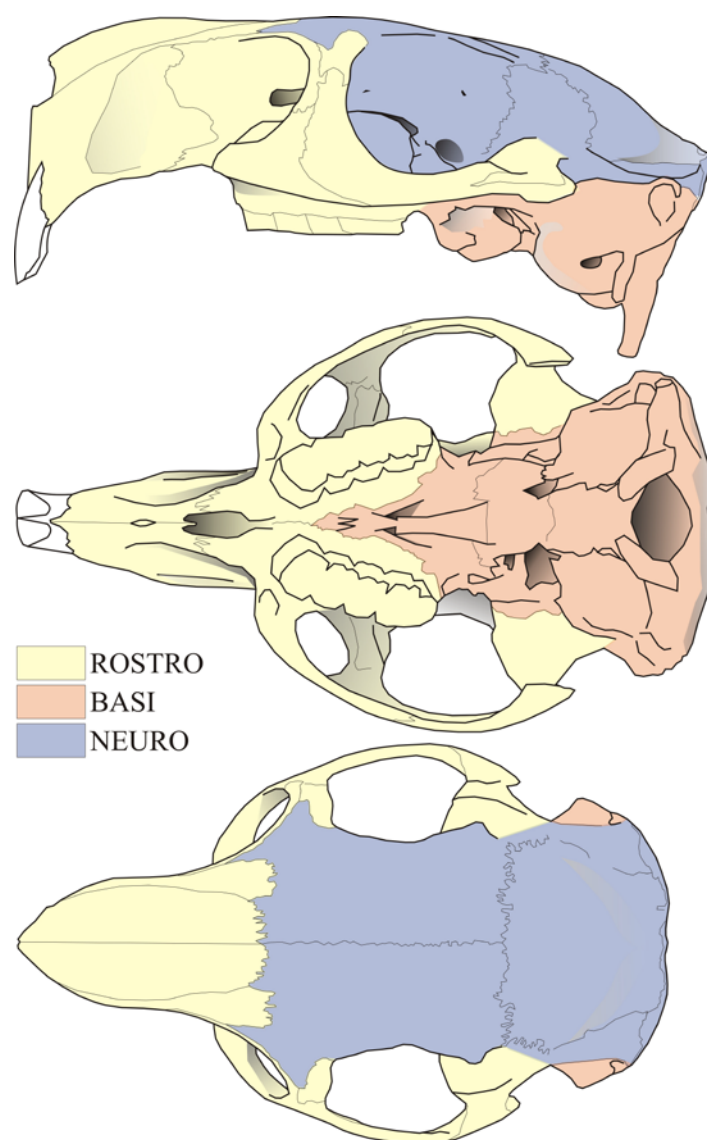


Figura 8. Módulos craneanos considerados en esta tesis. La sectorización responde a un criterio funcional que tiene en cuenta: aparato masticatorio (módulo ROSTRO, amarillo); región del basicráneo, que incluye las bullas auditivas y base del cráneo (módulo BASI, naranja); región neural, que incluye la órbita, la caja craneana y parte del aparato masticatorio (módulo NEURO, celeste).

2.5. Análisis de la morfología dentaria

Además de la variación morfológica del cráneo y la mandíbula, se analizó la variación de la robustez de los incisivos y el tamaño de los molares, con el objetivo de analizar cambios vinculados a modificaciones en la morfología de cráneo y mandíbula, teniendo en cuenta los factores de hábitos, tamaño, fuerza y masticación, todo en un contexto filogenético.

2.5.1. Variables dentarias

2.5.1.1. Resistencia de incisivos

Los incisivos de los roedores no solamente funcionan como herramienta para la adquisición y primer tratamiento de los alimentos, sino que también pueden ser utilizados como herramienta de excavación en especies con hábitos fosoriales (Mora *et al.*, 2003, Becerra *et al.*, 2011). La resistencia de los incisivos es una propiedad muy importante y necesaria para poder mantener estas funciones. Obtener una estimación de la misma permite inferir los posibles usos y permite analizar e integrar diversos aspectos funcionales del aparato masticatorio.

De esta manera, se incluyó la estimación del área de sección de los incisivos (Ca), variable que permite estimar la resistencia mecánica de los incisivos durante la aplicación de los mismos contra un sustrato o ítem alimentario. Sigue la fórmula $Ca = (\pi * D_{ti} * D_{api}) / 4$ (Biknevicius *et al.*, 1996), donde D_{ti} y D_{api} son los diámetros transversal (ancho) y ántero-posterior (grosor) de un incisivo superior (Fig. 9). Para el cálculo se consideró una sección elíptica del incisivo. Las medidas dentarias (Apéndice 5) fueron tomadas utilizando calibre digital. Este cálculo es más sencillo que el del momento polar y el segundo momento de área y los resultados que se obtienen son los mismos (Verzi *et al.*, 2010b).

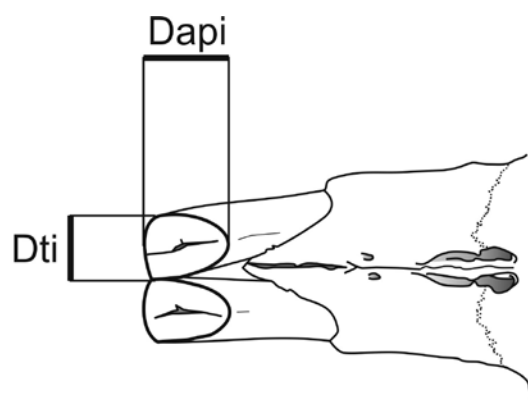


Figura 9. Esquema de las medidas utilizadas para estimar el área de sección de los incisivos superiores. Vista ventral de la región del rostro. Dapi, diámetro antero-posterior del incisivo superior; Dti, diámetro transversal del incisivo superior.

2.5.1.2. Tamaño del tercer molar

En los roedores caviomorfos, la posición del tercer molar tiene particular relevancia dentro de un contexto biomecánico. El desarrollo de este contexto y el análisis de las restricciones que operan sobre el tamaño del tercer molar se basan en las ideas propuestas por Greaves (1978, 1982). Este autor propone un modelo de estructuración y funcionamiento del aparato masticatorio regido principalmente por la posición de la resultante de las fuerzas que ejercen los músculos masticatorios; según este modelo, ésta se ubica en el tercio posterior de la mandíbula, por detrás del último molar. El adelantamiento de la musculatura más allá de este límite, en los casos en que se requiere una mayor fuerza oclusal (por incremento del brazo de palanca interno), no sería posible porque podrían generarse conflictos con la estabilidad estructural del aparato masticatorio. Si la fuerza resultante se adelantara con respecto a esta posición, la mandíbula (el lado donde se produce la mordida) tendería a rotar lateralmente, lo que generaría fatiga y probable fractura del hueso. Por otro lado, el adelantamiento de la resultante encuentra un tope anterior en el último molar, pues si el ítem alimentario entrara en contacto con éste mientras se ejerce una fuerza anterior, pasaría a actuar como el fulcro de una tijera al cortar un elemento colocado cerca del mismo, esto es, presentando elevada resistencia y terminando por desarticular la mandíbula (Greaves, 1982).

El tamaño del tercer molar se estimó mediante su longitud antero-posterior (Fig. 10) en relación al largo de la serie dentaria. Las medidas fueron tomadas mediante calibre digital.

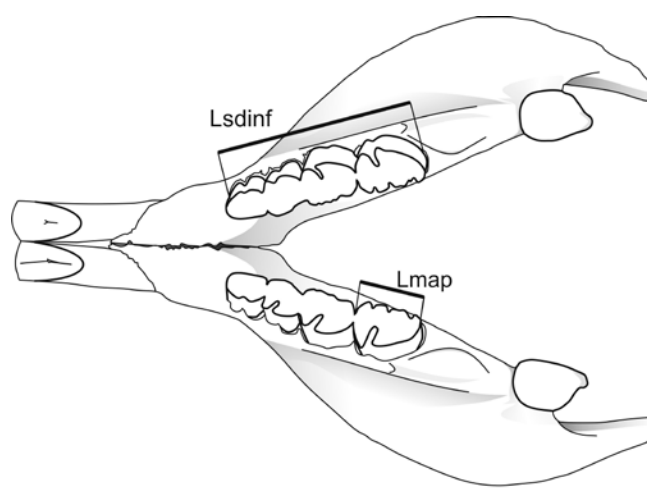


Figura 10. Esquema mostrando las medidas de longitud de la serie dentaria inferior (Lsdinf) y del último molar (Lmap). Escala: 1 cm.

2.6. Relaciones filogenéticas entre los géneros estudiados

En el campo de la biología evolutiva, las ideas de ancestralidad común y su influencia sobre las características observadas son centrales. Por esto, se hace necesario conocer las relaciones entre las distintas especies. Los datos moleculares representan una valiosa fuente de información filogenética relativamente independiente en estudios comparativos de la variación morfológica (Huchon y Douzery, 2001; Wiens, 2009). Los datos moleculares se categorizan en nucleares y mitocondriales, y en codificantes (de proteínas o ARN) o no codificantes (Springer *et al.*, 2001). Cada una de estas categorías presenta propiedades diferentes, mostrando comportamientos más o menos eficientes al momento de reconstruir una filogenia según el nivel de divergencia que se esté analizando. A niveles profundos en filogenias de mamíferos se ha mostrado que los genes nucleares funcionan mejor que los mitocondriales (Springer *et al.*, 2001).

Para la construcción del árbol filogenético utilizado en esta tesis, se obtuvieron las secuencias de los genes GHR, TTH y 12S de los 24 géneros estudiados de la base pública GenBank (Bilofsky y Burks, 1988; número de acceso de las secuencias utilizadas en Tabla 4). El gen nuclear GHR, que codifica para la proteína receptora de la hormona de crecimiento, presenta una evolución lenta en la mayoría de los mamíferos, por lo que resulta más apropiado para definir relaciones intrafamiliares (Galewski *et al.*, 2005). El gen nuclear TTH (conocido también como TTR) codifica para la proteína transtiretina transportadora de la hormona tiroidea tiroxina T4 y del retinol o vitamina A. Se ha propuesto a este gen como una buena opción para análisis filogenéticos debido

a que es un gen corto y de una sola copia con regiones codificantes bien conservadas entre organismos evolutivamente divergentes (Willis, 2009). El gen mitocondrial 12S rRNA codifica para la subunidad 12S que compone los ribosomas mitocondriales. El análisis de secuencias de ADN mitocondrial es útil para discriminar niveles filogenéticos cercanos, en especial especies y poblaciones (Harvey y Pagel, 1991; Avise, 2004). Siendo la tasa de sustitución de nucleótidos más elevada en genes mitocondriales que en nucleares se ha propuesto utilizar genes nucleares como alternativa a los mitocondriales en estudios filogenéticos hechos en roedores (Huchon *et al.*, 1999). Análisis previos han demostrado que los genes elegidos en esta tesis contienen suficientes caracteres informativos como para lograr filogenias con buen soporte (Rowe y Honeycutt, 2002; Honeycutt *et al.*, 2003; Galewski *et al.*, 2005).

Las secuencias fueron alineadas primeramente de manera automática mediante el uso de la aplicación ClustalW (Thompson *et al.*, 1994). Luego, los alineamientos se editaron manualmente utilizando la herramienta de edición del programa BioEdit 7.0.5 (Hall, 1999), eliminándose del análisis los sectores donde el alineamiento era poco confiable.

Para determinar el modelo de evolución molecular adecuado para los genes considerados, se corrió la rutina jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008) para cada uno de ellos. Para el análisis total se utilizó el modelo GTR+G, el más cercano a los modelos indicados por la aplicación jModelTest para los tres genes. El modelo GTR (siglas del nombre *General Time Reversible*) es el modelo de evolución más complejo, con seis tipos de sustituciones, una para cada par de nucleótidos, que involucran cuatro frecuencias estacionarias de estado (i.e. A, C, G, T), y seis parámetros de tasa de cambios entre nucleótidos (i.e. cambio de A a C, de A a G, etc.). En total cuenta con ocho parámetros libres, ya que cada frecuencia estacionaria y tasa de cambio dependen de los demás valores (Ronquist *et al.*, 2005). GTR+G significa que se usó el modelo GTR con una distribución gamma para las tasas de cambio.

El análisis de las secuencias se llevó a cabo mediante inferencia bayesiana utilizando el programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se realizó dos análisis simultáneos usando el algoritmo MCMC (*Markov chain Monte Carlo*) con 1.000.000 de generaciones. Se utilizó una frecuencia de muestre de 100 y un burnin en 25%.

Tabla 4. Se referencian los números de acceso al GenBank para las secuencias del gen mitocondrial para la subunidad ribosomal 12S, y de los genes para la hormona de crecimiento (GHR), y la proteína transtiretina (TTH) para los géneros de caviomorfos estudiados. *Thryonomys swinderianus* (Thryonomyidae; Woods y Kilpatrick, 2005) fue considerado como outgroup en la construcción de la filogenia. Cuando no se encontró la secuencia para la especie estudiada, se bajó la secuencia de una especie congénérica. Los espacios vacíos indican que no hay secuencia del gen para la especie correspondiente.

Taxones	12S	GHR	TTH
<i>Abrocoma cinerea</i>	AF520666	AF520643	
<i>Aconaemys sagei</i>	AF520673	AF520645	
<i>Cavia aperea</i>	AF433908	AF433930	AF433883
<i>Chinchilla lanigera</i>	AF520696	AF520660	FJ865452
<i>Ctenomys boliviensis</i>	U12446	FJ855214	FJ865460
<i>Cuniculus paca</i>	AF433906	AF433928	AF433881
<i>Dasyprocta punctata</i>	AF433921	AF433943	AF433897
<i>Dolichotis patagonum</i>	AY093662	AF433939	AF433893
<i>Galea musteloides</i>	AF433911	AF433932	AF433886
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	AF433925	AF433948	FJ865451
<i>Kerodon rupestris</i>	AF433916	AF433938	AF433891
<i>Lagidium viscacia</i>		FJ855209	FJ865453
<i>Lagostomus maximus</i>		FJ855210	FJ865454
<i>Microcavia australis</i>	AF433915	AF433937	AF433889
<i>Myocastor coypus</i>	AF520669	AF520662	
<i>Octodon degus</i>	AF520680	AF520648	
<i>Octodontomys gliroides</i>	AF520685	AF520664	FJ865466
<i>Octomys mimax</i>	AF520687	AF520665	FJ865467
<i>Pediolagus salinicola</i>	AF433919	AF433941	AF433895
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	AY249753	AY249752	
<i>Proechimys longicaudatus</i>	U12447	AF332039	FJ865463
<i>Spalacopus cyanus</i>	AF520688	AF520654	FJ865468
<i>Thrichomys apereoides</i>	AF422856		
<i>Tympanocotomys barrerae</i>	AF520691	AF520655	FJ865469
<i>Thryonomys swinderianus</i> (outgroup)	M63570	AF332035	AF159312

2.7. Variables explicativas

Sobre la base de trabajos previos que analizaron la relación forma-función en algunos grupos de roedores caviomorfos, especialmente octodóntidos (Mora *et al.*, 2003; Olivares *et al.*, 2004), se estableció como hipótesis alternativa a la propuesta de que exista una influencia marcada de la filogenia sobre el patrón de variación morfológica), la presencia de una influencia marcada de ciertas variables que potencialmente podrían explicar los cambios morfológicos. Para poner a prueba esta hipótesis, se contruyeron cuatro variables que permitirían explicar la variación

morfológica observada en los caviomorfos. Las mismas incluyen una variable de hábitos, otra de tamaño y dos variables vinculadas directamente a la función del aparato masticatorio: modos masticatorios y fuerza de mordida. No se analizó una variable que reflejara las diferencias en dieta por no contarse con datos precisos más que para unas pocas especies.

2.7.1. Variables

2.7.1.1. Hábitos

La variable de hábitos se construyó a partir de la literatura (Lessa *et al.*, 2008). La variable de hábitos construida (Tabla 5) expresa los distintos modos de vida de los caviomorfos analizados, que se vinculan con la cantidad de tiempo empleado en superficie, o en cuevas o madrigueras bajo el suelo, en el desarrollo de las distintas actividades diarias. Se consideran epigeos a los que desarrollan sus actividades biológicas en superficie, y que pueden llegar a utilizar madrigueras de construcción simple (Campos *et al.*, 2001; dos Reis y Pessôa, 2004); fosoriales son aquellos que construyen madrigueras simples a complejas, aunque desarrollan parte de sus actividades en superficie; las especies de hábitos subterráneos hacen madrigueras complejas y pasan la mayor parte del tiempo en ellas, incluso llegan a alimentarse con partes de plantas hipógeas como bulbos y raíces (Cortés *et al.*, 2000). Las definiciones de las distintas categorías se basan principalmente en el trabajo de Lessa *et al.* (2008).

Tabla 5. Hábitos asignados a cada uno de los géneros analizados en esta tesis.

Taxones	hábitos	Taxones	hábitos
Cavioidea		Octodontoidea	
Caviidae		Abrocomidae	
<i>Cavia</i>	epigeo	<i>Abrocoma</i>	epigeo
<i>Microcavia</i>	fosorial		
<i>Galea</i>	epigeo	Octodontidae	
<i>Pediolagus</i>	epigeo	<i>Aconaemys</i>	fosorial
<i>Dolichotis</i>	epigeo	<i>Spalacopus</i>	subterráneo
<i>Hydrochoerus</i>	epigeo	<i>Octodon</i>	fosorial
<i>Kerodon</i>	epigeo	<i>Octodontomys</i>	fosorial
		<i>Octomys</i>	epigeo
Cuniculidae		<i>Pipanacoctomys</i>	fosorial
<i>Cuniculus</i>	epigeo	<i>Tympanoctomys</i>	fosorial
		<i>Ctenomys</i>	subterráneo
Dasyproctidae		Echimyidae	
<i>Dasyprocta</i>	epigeo	<i>Myocastor</i>	epigeo
Chinchilloidea		<i>Proechimys</i>	epigeo
Chinchillidae		<i>Thrichomys</i>	epigeo
<i>Chinchilla</i>	epigeo		
<i>Lagidium</i>	epigeo		
<i>Lagostomus</i>	fosorial		

2.7.1.2. Masticación

La variable que representa los modos masticatorios se construyó a partir de la cuantificación de los ángulos formados por las estrías de desgaste presentes en los premolares y molares superiores con respecto al plano sagital del cráneo. Los datos para los géneros pertenecientes a las subfamilias Octodontinae y Ctenomyinae fueron obtenidos de literatura previa (Olivares *et al.*, 2004) y de datos inéditos (D.H. Verzi, A.I. Olivares). Los restantes se obtuvieron midiendo el ángulo de inclinación de las estrías sobre esquemas hechos con una lupa Leica MS5 con cámara clara bajo un aumento de 25X (Fig. 11).

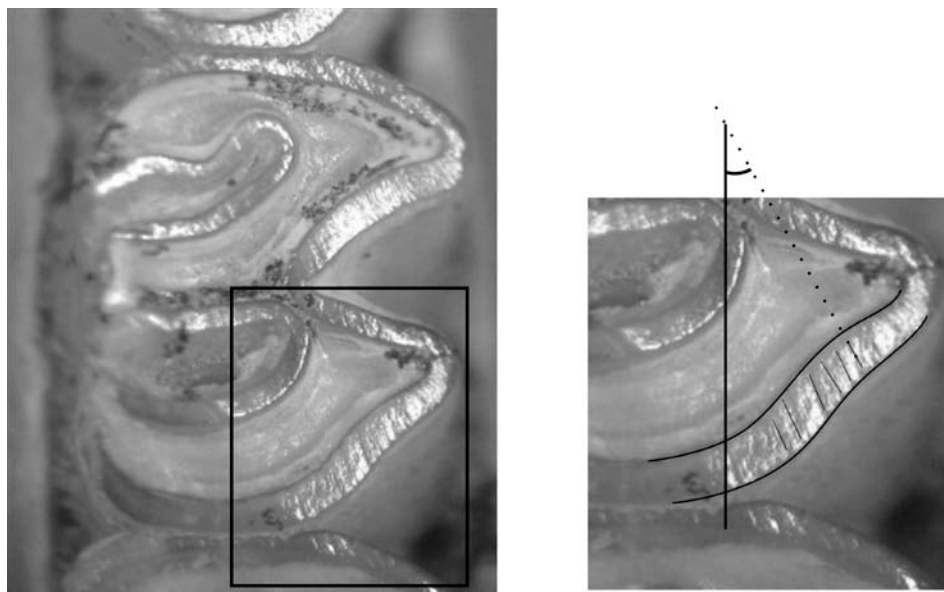


Figura 11. Esquema mostrando la medición del ángulo de inclinación de las estrías. El ángulo se mide con respecto al plano sagital del cráneo (línea llena vertical en la imagen de la derecha). Fotografía cedida por A.I. Olivares.

2.7.1.3. Tamaño

Con el fin de analizar la componente alométrica de la variación de la forma, es decir, la influencia que tiene el incremento del tamaño sobre los cambios de forma, se utilizó como variable de tamaño una que contuviera los tamaños del centroide de las configuraciones 3D de cráneo y mandíbula (CS3D), promediados por género (para una explicación del cálculo ver Anexo 3). La elección de esta variable se basa en que ésta representa el tamaño 3D (i.e. con volumen) de las estructuras. De todas formas, se analizó la correlación entre esta variable y otras conteniendo los datos de masas corporales (citadas en Tabla 7) y el tamaño de centroide en 2D (surgido del análisis 2D de la variación de forma presentado en el Anexo I). La comparación de los datos morfométricos con las masas corporales se realizó con el fin de analizar si este tipo de datos es capaz de representar el tamaño de manera confiable.

2.7.1.4. Fuerza de mordida

Una de las principales fuentes de variación en la morfología cráneo-mandibular es aquella vinculada a la generación de fuerzas por el aparato masticatorio requeridas en la masticación y funciones secundarias como la excavación en animales de hábitos fosoriales a subterráneos. De esta manera, debería esperarse cierta correlación entre el

diseño cráneo-mandibular y las fuerzas aplicadas (Thomason, 1991). En esta tesis la fuerza aplicada no es analizada de manera directa; se consideraron, en cambio, ciertas características presentes en cráneo y mandíbula como indicadores de la generación de fuerzas (Vassallo y Verzi, 2001). La estimación de fuerzas ejercidas por el aparato masticatorio se realizó a partir del cálculo de las áreas de origen e inserción muscular y de brazos de palanca, basado en un modelo mecánico de palancas que sigue la fórmula $F_o = F_i * L_i / L_o$, donde F_o es la fuerza externa (de mordida), F_i es la fuerza efectuada por los músculos maseteros y/o temporal (interna), L_i y L_o son los brazos de palanca interno y externo, respectivamente, de cada músculo. Este enfoque ha sido utilizado por diversos autores, con el objetivo de analizar diferencias vinculadas a la dieta (Christiansen y Adolfssen, 2005; Wroe *et al.*, 2005; Christiansen y Wroe, 2007), y comparar la eficacia del aparato masticatorio entre distintas especies (Ellis *et al.*, 2008, 2009; Lessa *et al.*, 2008). Muchos de ellos se basaron en los trabajos de Kiltie (1984) y, principalmente, Thomason (1991), quienes propusieron sendos métodos para estimar las áreas de origen e inserción musculares sobre el cráneo y la mandíbula. En esta tesis, se estimaron las distintas áreas a partir de modificaciones de estos métodos para adaptarlos a la morfología del cráneo y mandíbula de los roedores caviomorfos. Para la delimitación y el cálculo de las distintas áreas se utilizó la herramienta de demarcación de áreas del programa tpsDig 2.12 (Rohlf, 2008).

La delimitación de las áreas y la elección de las medidas necesarias para la estimación de las fuerzas de mordida se basaron en la inspección cualitativa de la anatomía general del cráneo y la mandíbula, de los principales rasgos asociados al origen y la inserción de los principales músculos masticatorios (maseteros y temporales), y en una serie de disecciones realizadas sobre especímenes de seis especies (5 géneros) de caviomorfos (ver Anexo II).

2.7.1.4.1. *Cálculo de la fuerza interna (F_i)*

Para el cálculo de la fuerza interna de los principales músculos masticatorios, se llevaron a cabo diversas estimaciones detalladas a continuación.

Área de inserción de maseteros en vista dorsal de la mandíbula

Se delimitó el área de inserción de los músculos maseteros (laterales y mediales) observable en vista dorsal de la mandíbula (Fig. 12; áreas detalladas para cada género

en Apéndice 4). El punto más anterior del área se corresponde con el extremo anterior de la muesca para la inserción de músculo masetero medial infarorbital. Se siguió el borde mandibular hasta el punto más posterior donde fuera discernible la superficie de fijación de los músculos. El borde interno del área quedó representado por el borde labial de los alvéolos de la serie molar y el borde externo del cuello condilar.

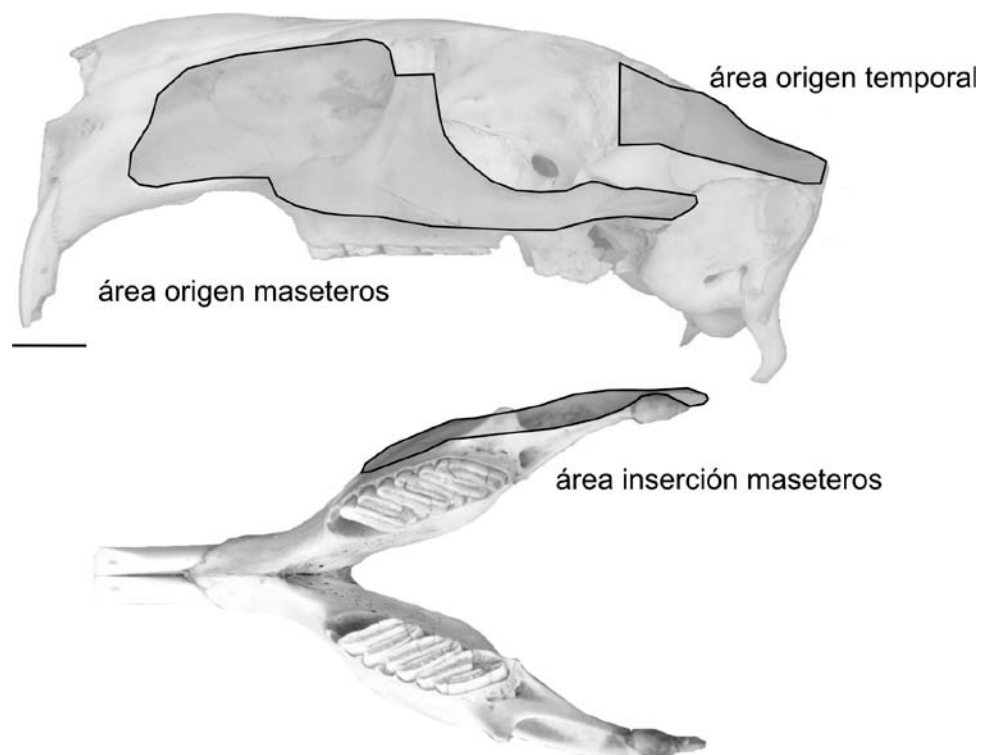


Figura 12. Esquema del cálculo de áreas para estimar la fuerza de mordida en los roedores caviomorfos. Escala: 1 cm.

Este método subestima el área de inserción de los músculos pues no tiene en cuenta aquella parte de la superficie no es observable en vista dorsal. De todos modos, puede considerarse una buena aproximación al cálculo de fuerza de mordida ya que involucra la expansión lateral de la mandíbula que ha sido ya utilizada como principal estimador de la fuerza ejercida por los maseteros en caviomorfos (Olivares *et al.*, 2004; Verzi y Olivares, 2006; Verzi *et al.*, 2010b).

Área de los músculos maseteros en vista lateral del cráneo

Sobre la base de trabajos previos que estudiaron la mecánica de mordida en carnívoros principalmente (Thomason, 1991; Christiansen y Wroe, 2007), se calculó el

área conjunta de la fosa masetérica rostral y el arco cigomático sobre imágenes del cráneo en vista lateral (Fig. 12; áreas detalladas para cada género en Apéndice 5). Se tuvo en cuenta todo el contorno de la fosa masetérica rostral y del arco, teniendo el cuidado de no incluir la superficie del lacrimal sobre la barra anteorbitaria. Se tuvo en cuenta el área de la muesca de origen del masetero superficial en el caso de las especies en que pudo observarse.

Área del músculo temporal en vista lateral del cráneo

Se calculó el área de origen del músculo temporal sobre imágenes de la vista lateral de cráneo (Fig. 12; áreas detalladas para cada género en Apéndice 5). Se delimitó el área de la fosa temporal marcando como borde anterior la línea que corre ventralmente desde el borde anterior de la fosa hasta el punto que corta la raíz posterior del arco cigomático.

Ancho mandibular

Otro estimador de fuerza de mordida utilizado en esta tesis, fue el ancho mandibular; esta medida lineal fue tomada a nivel del extremo anterior de la repisa pterigoidea (Fig. 13) para evitar sobreestimar la medida en especies en las que la mandíbula se expande lateralmente para dejar lugar a las bullas auditivas hipertrofiadas (y no por causa del desarrollo muscular; ver más adelante).

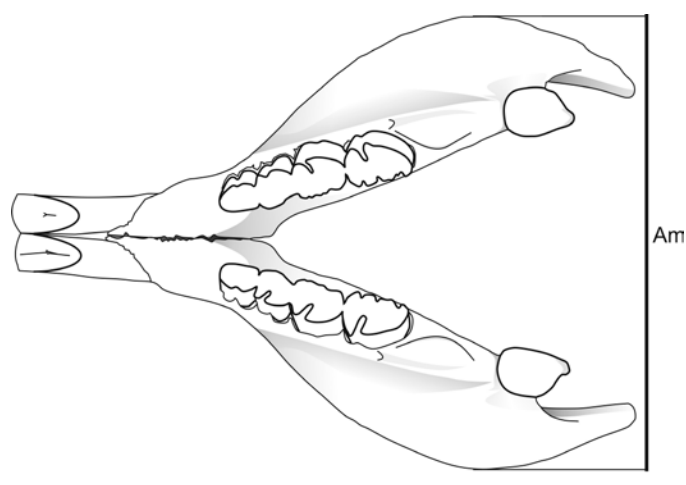


Figura 13. Esquema mostrando la medida ancho mandibular (Am). Escala: 1 cm.

Las estimaciones de la fuerza de mordida se realizaron a partir de las distintas áreas calculadas y el ancho mandibular, utilizando los valores para los maseteros por separado (mandíbula dorsal y arco cigomático) y sumando estos al área del temporal, obteniéndose un total de cinco estimaciones. Cada área y el ancho mandibular se consideraron como estimadores directo de F_i (Kiltie, 1984; Thomason, 1991). Por un lado, se calculó F_o multiplicando el valor de cada área por el brazo de palanca interno y luego dividiendo por el valor del brazo de palanca externo. Este valor se consideró como la fuerza proporcional que pueden ejercer los músculos en relación al brazo de palanca externo para el punto de mordida (en nuestro caso, incisivos). Por otro lado, se hizo una estimación de la fuerza de mordida independiente del tamaño, para lo que se calcularon los residuos de una regresión entre el valor $F_i * L_i$ y un estimador del tamaño general, en este caso la longitud basilar (LBAS). Este procedimiento fue repetido para cada una de las cinco estimaciones. En el caso de incluir ambos músculos, la fórmula es: $(F_i * L_i)_m + (F_i * L_i)_t$, donde m y t corresponden a los músculos maseteros y temporales. Los valores de las medidas lineales utilizadas para los distintos cálculos se detallan en el Apéndice 6.

2.7.1.4.2. *Cálculo de los brazos de palanca*

El ángulo de inclinación de la línea de acción de los músculos maseteros (laterales y mediales) se calculó sobre imágenes digitales de cráneo y mandíbula. La fuerza que aplica un músculo es efectiva a lo largo de su línea de acción que puede estimarse como una línea que va desde el centro de la zona de origen hasta el centro de la zona de inserción (Hiemae, 1967). Para su estimación se delimitaron dos rectángulos, uno sobre el cráneo y otro sobre la mandíbula. Sobre el cráneo se lo delimitó teniendo en cuenta todo el largo del arco cigomático lo que permite incluir tanto el origen de maseteros lateral y mediales zigomaticomandibulares como el paso del medial infraorbital que se origina en el rostro y discurre hacia la mandíbula por detrás de la raíz anterior del arco (detalles en Anexo II). El origen de la línea de acción se correspondió con el punto medio de la base del rectángulo, donde este corta la silueta del borde ventral del arco cigomático. El rectángulo sobre la mandíbula se trazó de manera que incluya gran parte del largo de la mandíbula, con la inserción del masetero medial infraorbital como extremo anterior y el extremo del proceso angular como margen posterior. El extremo de la línea de acción se correspondió con el punto donde

el punto medio de la base del rectángulo corta la silueta del borde ventral de la mandíbula. El ángulo θ) se calcula entonces como la inclinación de la línea estimada respecto del plano oclusal de los molares (Fig. 14). Este ángulo permite estimar el brazo de palanca de los músculos maseteros L_m mediante la fórmula $L_m = \frac{1}{2} * L_{arc} * \text{sen}\theta$. El brazo de palanca del músculo temporal (L_t) se calculó como la distancia perpendicular entre el borde anterior del proceso coronoides y el extremo anterior del cóndilo.

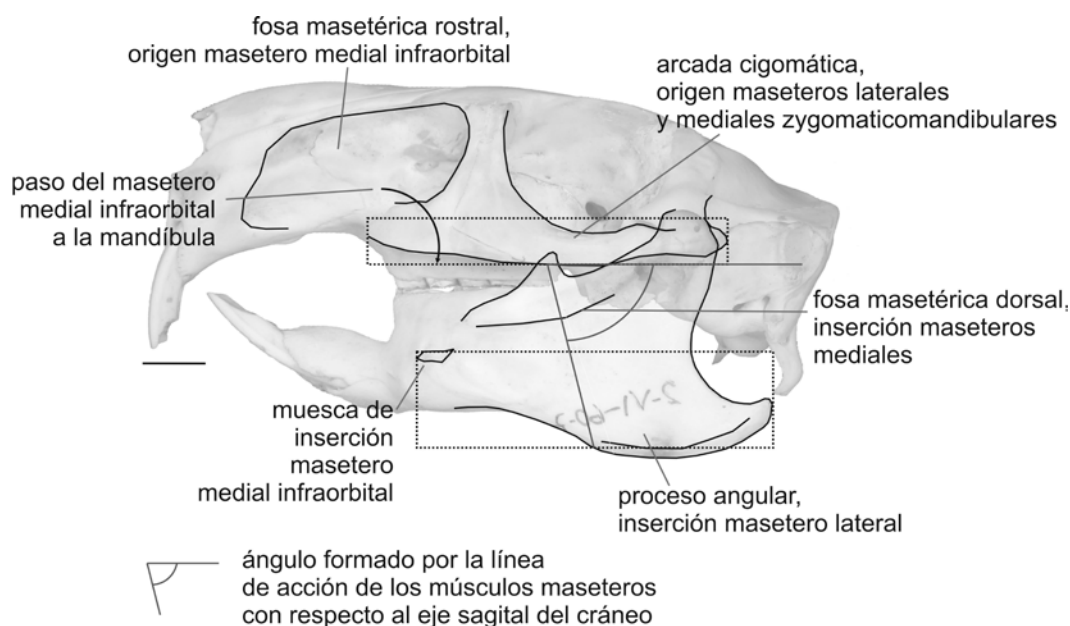


Figura 14. Esquema donde se muestra el cálculo ángulo de la línea de acción de los músculos maseteros. Los dos rectángulos representan el área de origen (rectángulo superior) y de inserción (rectángulo inferior) de los maseteros. La línea de acción se estimó como aquella que se origina y termina en los puntos medios de ambos rectángulos. Escala: 1 cm.

2.7.2. Tratamiento de las variables

La variable de hábito se codificó como sigue: 0, epigeo; 1, fosorial; 2, subterráneo, 2. En este caso asumimos que existe un orden en los hábitos y que las categorías están igualmente espaciadas entre géneros. En un análisis no mostrado, se compararon los resultados de regresión entre variables de forma y los hábitos codificados de esta manera y como variables *dummies* (con 0 y 1). Ambos dieron resultados similares por lo que se mantuvo la codificación 0, 1, 2. Por último, esta variable fue estandarizada mediante el uso de Z-scores.

La variable de masticación fue considerada como continua, con los ángulos transformados en radianes.

Las variables de tamaño y fuerza también fueron consideradas como continuas.

Estas cuatro variables fueron incluidas en una misma matriz que luego fue utilizada como predictora (explicativa; Tabla 10 en Capítulo 3).

Se verificó la ausencia de multicolinealidad entre las variables mediante análisis de correlación de Spearman, resultando en valores menores a 0,5, excepto la correlación entre tamaño y hábito que resultó en -0,62. Con estos valores puede considerarse ausencia de colinealidad, y por lo tanto utilizar las variables por separado (Legendre y Legendre, 1998).

2.8. Influencia de la filogenia, el tamaño y la función del aparato masticatorio sobre la variación morfológica de cráneo y mandíbula en roedores caviomorfos

Como parte de los objetivos de esta tesis se planteó el análisis de la asociación de variables como las relaciones filogenéticas entre los roedores caviomorfos, el tamaño y ciertas variables asociadas a la función del aparato masticatorio sobre la variación morfológica cráneo-mandibular y la generación de patrones de reflejen las diferencias entre los distintos taxones.

2.8.1. Señal filogenética

Se analizó la existencia de señal filogenética en los datos morfométricos mediante el cálculo del estadístico K propuesto por Blomberg *et al.* (2003). Para los datos de morfometría geométrica, se calculó este valor sobre los 3 primeros RWs de cada uno de los conjuntos de datos. Para los datos de las variables dentarias y las variables explicativas, calculó sobre los valores para cada género.

A su vez, se implementó el método propuesto por Laurin (2004) para datos multivariados, extendido a datos morfogeométricos por Klingenberg y Gidaszewski (2010) (ver explicación en el Anexo III). Esto para los mismos datos enumerados en el párrafo anterior.

2.8.2. Análisis de la relación entre forma, tamaño y la función del aparato masticatorio

La correspondencia entre la variación morfológica (datos de morfometría geométrica y variables dentarias) y las variables explicativas se analizó mediante modelos de regresión generalizados filogenéticos (explicado en Anexo III). Para los

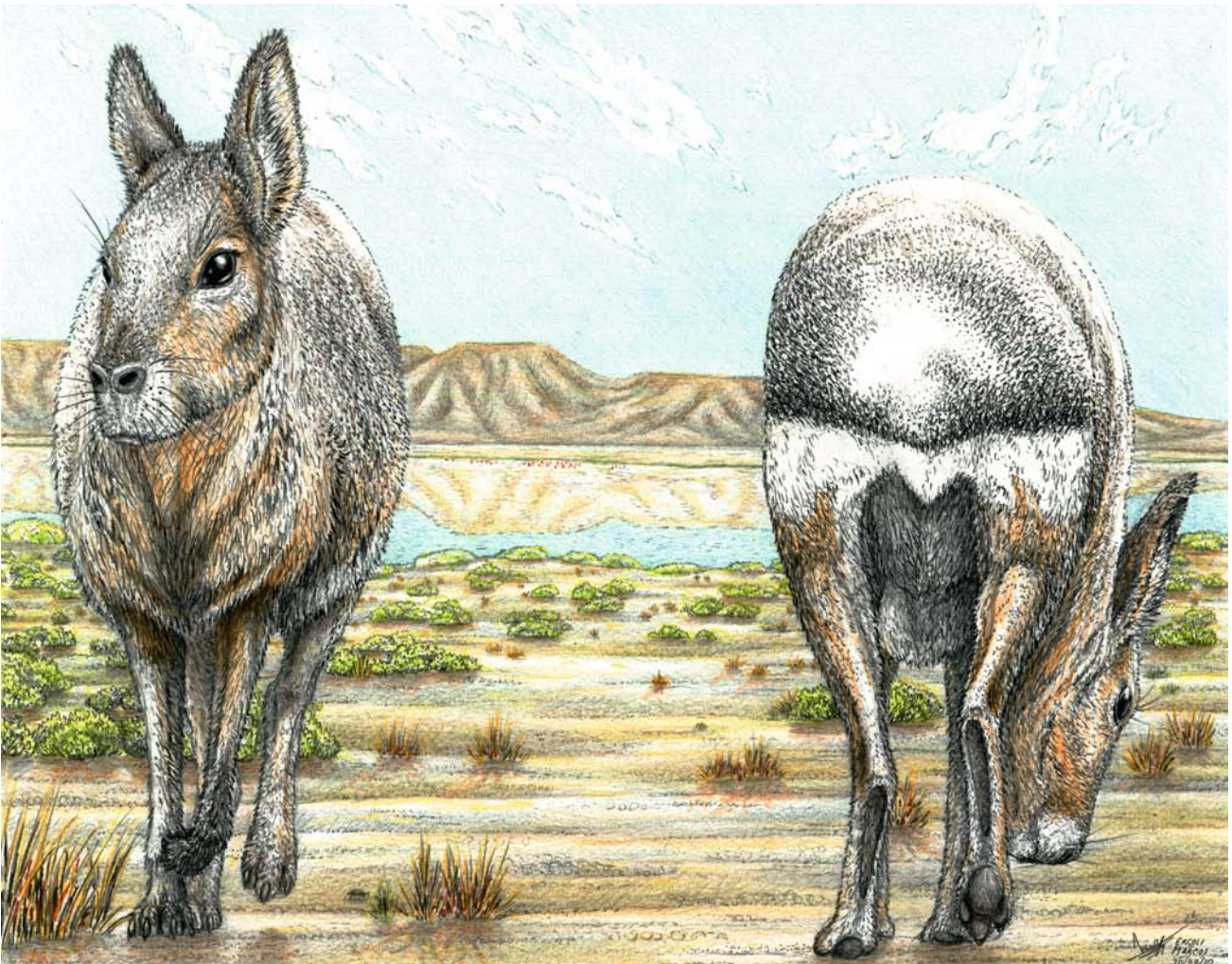
datos de forma se analizaron los 8–10 primeros RWs (90% de la variación total explicada; PLGS 90%), y el primer RW por separado (PGLS RW1). Para los datos de las variables dentarias, se utilizaron los valores medidos para cada género.

A su vez, se utilizaron modelos de regresión por cuadrados mínimos de los contrastes independientes (ver Anexo III) de las distintas variables (OLS-PICs) para analizar la relación entre la variación morfológica (el 100% a partir de las coordenadas de Procrustes) y las variables explicativas.

Con el modelo de Greaves (1978, 1982) como marco teórico, se analizó la variación en el desarrollo del tercer molar en los distintos géneros de roedores caviomorfos y se interpretó dicha variación según las distintas morfologías cráneo-mandibulares observadas y su asociación con distintas variables explicativas como la filogenia, los hábitos, los modos masticatorios, la fuerza de mordida y el tamaño.

RESULTADOS

**Relaciones filogenéticas entre los roedores caviomorfos
y obtención de las variables explicativas de la forma**



Dolichotis

3.1. Relaciones filogenéticas entre los roedores caviomorfos

Como objetivo principal de esta tesis se propuso analizar los patrones de variación morfológica del cráneo y la mandíbula de los roedores caviomorfos y su asociación con factores como la filogenia, el tamaño y ciertas variables vinculadas al funcionamiento del aparato masticatorio. Los estudios comparativos entre especies que están relacionadas filogenéticamente requieren del conocimiento de la filogenia que las vincule. Esto permite estimar el grado de covariación filogenética entre las variables y considerar la falta de independencia de los datos que se genera por la estructuración (filogenética) de los mismos (ver Anexo III).

Teniendo en cuenta esto, y ante la falta de una única filogenia publicada que incluyera todos los géneros analizados en esta tesis, se decidió obtener una filogenia a partir de datos moleculares disponibles en la base pública GenBank. Como se explicara en la sección 2.6., se trabajó con tres genes, los nucleares GHR y TTH y el gen mitocondrial 12S y se analizaron las secuencias que se encontraban disponibles para la mayoría de las especies estudiadas. El análisis filogenético se realizó, por un lado, con los genes 12S y GHR y, por el otro, con los tres genes juntos. El árbol resultante del análisis con los tres genes fue el que se seleccionó para los análisis comparativos, dado que la topología obtenida mostró mejor soporte y resolvió completamente las relaciones entre los géneros (Fig. 15).

Teniendo en cuenta que se utilizaron secuencias de genes anteriormente publicadas, la filogenia obtenida mediante métodos bayesianos aplicados sobre una matriz compuesta con tres genes resultó congruente con las hipótesis parciales previas (Rowe y Honeycutt, 2002; Honeycutt *et al.*, 2003; Spotorno *et al.*, 2004; Blanga-Kanfi *et al.*, 2009). Se recuperaron los clados familiares tradicionalmente reconocidos para las distintas superfamilias: Octodontidae y Echimyidae dentro de Octodontoidea, Caviidae, Dasyproctidae y Cuniculidae en Cavoidea, y Chinchillidae (=Chinchilloidea en este caso). Para la familia Echimyidae, sólo representada en esta tesis por tres géneros, se recuperó un clado formado por (*Thrichomys* (*Myocastor* – *Proechimys*)), consistente con el agrupamiento obtenido por Galewski *et al.* (2005). Así como en este trabajo, el clado de los equímidos mostró uno de los menores valores de soporte dentro de la filogenia construida en esta tesis. Dentro de Octodontidae se recuperaron los dos clados subfamiliares, Ctenomyiinae y Octodontinae. Dentro de esta última subfamilia se recuperó un clado compuesto por (*Octomys* (*Pipanacoctomys* – *Tympanoctomys*)), y un

segundo clado integrado por (*Octodontomys* (*Octodon* (*Aconaemys* – *Spalacopus*))) (consistente con propuestas previas; Honeycutt *et al.*, 2003). Para los chinchilloideos se recuperaron las dos subfamilias típicas, Chinchillinae integrada por *Chinchilla* y *Lagidium*, y Lagostominae por *Lagostomus*. Dentro de Cavoidea, el género *Dasyprocta* resultó el más basal dentro del clado, aunque el nodo que vincula a *Cuniculus* con Caviidae obtuvo el menor soporte. Dentro de Caviidae, los agrupamientos subfamiliares mostraron una topología consistente con las últimas propuestas filogenéticas moleculares (Rowe y Honeycutt, 2002): (Caviinae (Dolichotinae – Hydrochoerinae)). De igual modo, las relaciones entre los cavinos, con *Galea* como género hermano del clado *Cavia* – *Microcavia*, resultaron congruentes con la filogenia propuesta por Rowe y Honeycutt (2002): esto último difirió de la propuesta de Dunnum y Salazar-Bravo (2010b) quienes obtuvieron una filogenia de la subfamilia Caviinae a partir del gen *cytb* (gen que codifica parte del citocromo *b*) en la que el género *Cavia* está más emparentado con *Galea* que con *Microcavia*.

3.2. Variables explicativas

Para cumplir con el objetivo de analizar la relación de la forma con factores ecológico-funcionales se determinaron variables que se consideran potencialmente explicativas de los patrones de variación morfológica. Las variables construidas y los valores utilizados en los análisis se muestran a continuación, mientras que los detalles de su construcción se muestran en el Apéndice 4.

3.2.1. Hábitos

Como se expresa en Materiales y Métodos (ver sección 2.6.2.1.), la variable de hábitos se construyó a partir de la propuesta de Lessa *et al.* (2008). Los valores para cada género, de acuerdo a la codificación implementada (sección 2.7.2.), se muestran en la Tabla 10.

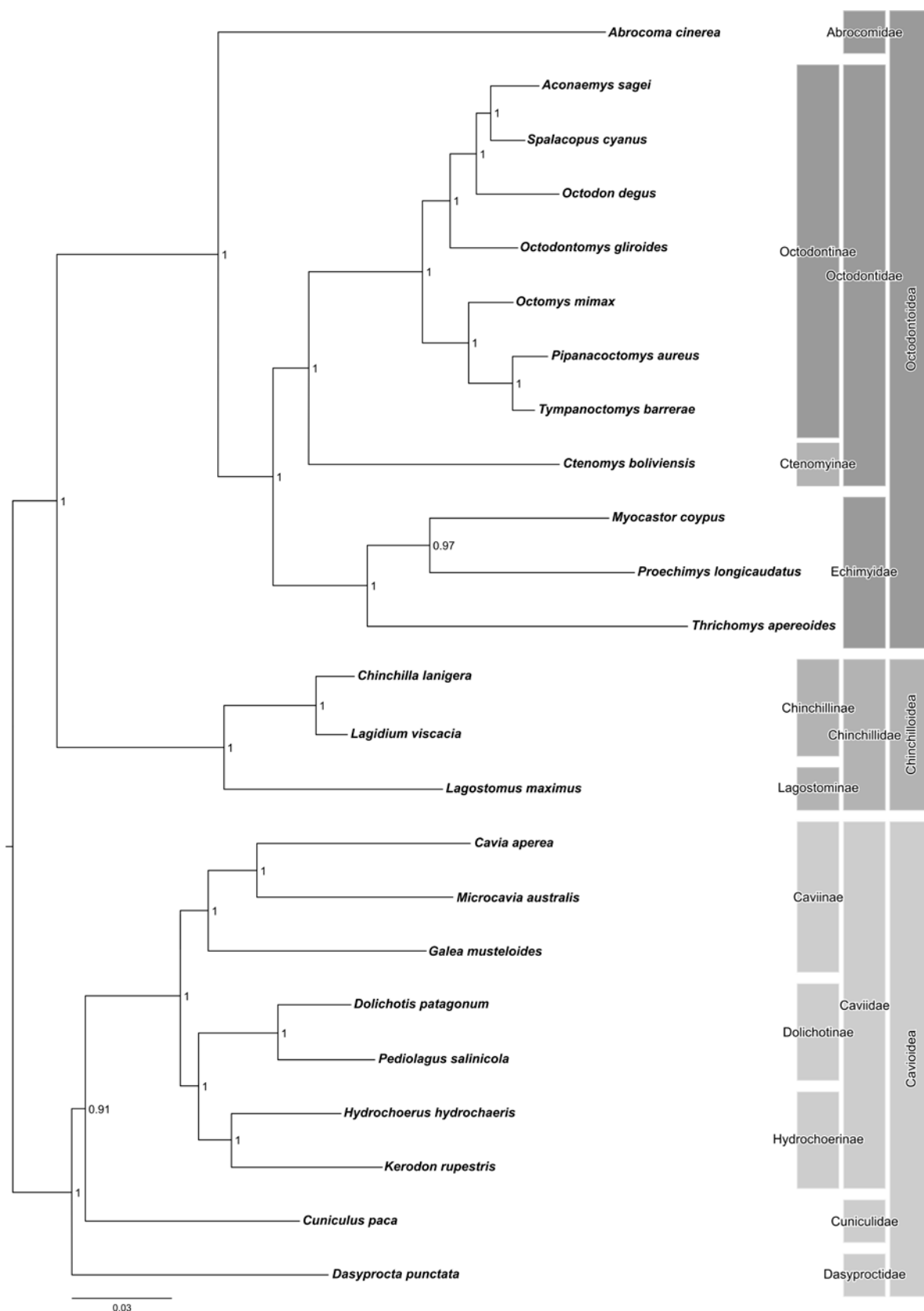


Figura 15. Hipótesis filogenética para los 24 géneros de roedores caviomorfos estudiados en esta tesis. Árbol obtenido mediante métodos bayesianos aplicados sobre una matriz combinada con datos de secuencias de los genes nucleares GHR y TTH y el gen mitocondrial 12S. Los valores en los nodos representan las probabilidades posteriores de soporte de los clados.

3.2.2. Masticación

Se analizaron los ángulos de masticación a fin de evaluar si éstos se asocian con la variación cráneo-mandibular estudiada (datos de morfometría geométrica). El espectro taxonómico evaluado es más amplio que en trabajos anteriores (Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Verzi *et al.*, 2004). A partir de datos de literatura, inéditos (D.H. Verzi, A.I. Olivares) y medición directa de la inclinación de las estrías de desgaste en molariformes superiores, se construyó una variable representando los modos de masticación de los géneros analizados (Tabla 6). Los resultados resultaron similares, aunque con algunas diferencias, a los obtenidos por otros autores (Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2001). En general, los cavioides presentan una masticación propalinal (con una orientación de estrías de hasta 30°) a ligeramente oblicua (aproximadamente 45° en el género *Microcavia*), con la excepción del género *Dasyprocta* que muestra valores característicos de masticadores oblicuos. Los chinchilloideos muestran una masticación ligeramente oblicua, con *Chinchilla* como el más propalinal. Los octodontoideos son más dispares en los valores de inclinación de estrías. El género *Ctenomys* es el masticador más oblicuo entre todos los caviomorfos con valores que superan los 65°. Géneros como *Pipanacoctomys*, *Spalacopus* y *Aconaemys* son propalinales con inclinación de las estrías menor a 10°. Los datos originales que se aportan en esta tesis son los obtenidos para los abrocómidos y equímidos. Para los primeros se obtuvieron valores de inclinación de estrías correspondientes a un masticador propalinal mientras que los segundos resultaron con valores característicos de masticadores ligeramente oblicuos a oblicuos, lo que concuerda con los datos aportados por Woods y Howland (1979), los que indican una masticación oblicua para *Myocastor* y una masticación propalinal con un ligero componente lateral para *Proechimys*.

Tabla 6. Ángulos (en grados, °) de inclinación de las estrías de desgaste en el esmalte de los molariformes superiores, medidos respecto al eje sagital del cráneo. Los datos corresponden a esta tesis, excepto los indicados.

Taxones	Inclinación estrías (°)	Taxones	Inclinación estrías (°)
Cavioidea		Octodontoidea	
Caviidae		Abrocomidae	
<i>Cavia</i>	33.68	<i>Abrocoma</i>	9.45
<i>Microcavia</i>	42.04	Octodontidae	
<i>Galea</i>	26.46	<i>Aconaemys</i>	5.49 ¹
<i>Pediolagus</i>	23.31	<i>Spalacopus</i>	19.82 ¹
<i>Dolichotis</i>	22.03	<i>Octodon</i>	55.04 ¹
<i>Hydrochoerus</i>	9.51	<i>Octodontomys</i>	56.3 ¹
<i>Kerodon</i>	12.16	<i>Octomys</i>	4.76 ¹
Cuniculidae		<i>Pipanacoctomys</i>	4.31 ²
<i>Cuniculus</i>	13.87	<i>Tympanoctomys</i>	5.93 ¹
Dasyproctidae		<i>Ctenomys</i>	66.57 ¹
<i>Dasyprocta</i>	56.86	Echimyidae	
Chinchilloidea		<i>Myocastor</i>	59.72
Chinchillidae		<i>Proechimys</i>	38.04
<i>Chinchilla</i>	31.05	<i>Thrichomys</i>	37.17
<i>Lagidium</i>	44.92		
<i>Lagostomus</i>	43.98		

1 Olivares *et al.*, 2004; 2 inéditas (D.H. Verzi y A.I. Olivares)

3.2.3. Tamaño

El tamaño de los organismos ha sido analizado como uno de los factores más importantes en la determinación de los patrones de variación no sólo de aspectos fisiológicos y morfo-funcionales sino también ecológicos (LaBarbera, 1989). Para analizar la asociación entre los cambios de forma analizados y la variación en el tamaño, se construyó una variable a partir de los tamaños de centroide en 3D de cráneo y mandíbula, promediados para cada género (Tabla 7).

Tabla 7. Valores promedio de masa (en gramos) y tamaño de centroide para los géneros estudiados. Los valores de masa corresponden al menos a una de las especies incluidas en los análisis; en el caso de no contarse con ese dato, se utilizó la masa promedio de una especie congénérica. La masa está expresada en gramos. CS, tamaños de centroide del cráneo y mandíbula 3D sumados.

Taxones	Masa	CS	Taxones	masa	CS
Cavioidea			Octodontoidea		
Caviidae			Abrocomidae		
<i>Cavia aperea</i>	650 ¹	190.43	<i>Abrocoma</i> sp	148 ³	138.59
<i>Microcavia australis</i>	275 ¹	141.25			
<i>Galea leucoblephara</i>	235 ¹	147.56	Octodontidae		
<i>Pediolagus salinicola</i>	2100 ¹	266.91	<i>Aconaemys sagei</i>	116 ⁴	119.26
<i>Dolichotis patagonum</i>	12000 ¹	377.71	<i>Spalacopus cyanus</i>	140 ⁵	113.25
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	53000 ¹	715.59	<i>Octodon degus</i>	150 ⁶	128.16
<i>Kerodon rupestris</i>	950 ²	204.30	<i>Octodontomys gliroides</i>	90 ⁴	130.19
			<i>Octomys mimax</i>	103 ⁷	120.12
Dasyproctidae			<i>Pipanacoctomys aureus</i>	102 ³	112.68
<i>Dasyprocta azarae</i>	2700 ¹	297.40	<i>Tympanoctomys barrerae</i>	90 ⁸	107.44
			<i>Ctenomys talarum</i>	140 ⁹	122.48
Cuniculidae					
<i>Cuniculus paca</i>	11000 ¹	414.69	Echimyidae		
			<i>Myocastor coypus</i>	7000 ¹	344.23
Chinchilloidea			<i>Proechimys albispinus</i>	185 ¹⁰	134.15
Chinchillidae			<i>Thrichomys apereoides</i>	340 ¹¹	139.71
<i>Chinchilla lanigera</i>	435 ¹	192.55			
<i>Lagidium viscacia</i>	1500 ¹	264.37			
<i>Lagostomus maximus</i>	6500 ¹	307.21			

1 Canevari y Vaccaro (2007); 2 Nowak (1991); 3 Etiquetas IADIZA; 4 Vassallo y Echeverría (2009); 5 Torres-Mura y Contreras (1998); 6 Woods y Boraker (1975); 7 Sobrero *et al.* (2010); 8 Díaz *et al.* (2000); 9 Vassallo (1998); 10 Pessôa y dos Reis (2002); 11 dos Reis y Pessôa (2004)

Además de la variable de tamaño a partir del centroide, se construyó una variable de tamaño (masa) corporal a partir de datos bibliográficos (Tabla 7). Se incluyeron datos de la misma especie de la que se tuviera datos morfométricos, y de no contarse con esos datos, se seleccionó el dato de una especie congénérica. Se comparó la variación del tamaño CS3D con la variación de la masa corporal mediante análisis de correlación. Además, se compararon estas variables con las estimaciones de tamaño de centroides obtenidas a partir de los conjuntos de datos 2D (Apéndice 4). Finalmente, se eligió CS3D como variable de tamaño cráneo-mandibular por ser la que representa el tamaño tridimensional del mismo. De todas formas, las correlaciones superaron en todos los casos el valor de 0.95 (Tabla 8).

Tabla 8. Tabla con los valores de correlación entre las distintas estimaciones de tamaño. Las variables fueron transformadas mediante logaritmo natural previo a los análisis. *P*, valor de significancia.

	masa	CS-3D	CS-2DL	CS-2DSL
masa	1	0.0000	0.0000	0.0000
CS-3D	0.951	1	0.0000	0.0000
CS-2DL	0.952	0.998	1	0.0000
CS-2DSL	0.953	0.998	0.999	1

3.2.4. Fuerza de mordida

Una de las hipótesis de esta tesis es que existe un vínculo entre los hábitos y la variación morfológica. Partiendo de la base de que en caviomorfos, como en el resto de los roedores, los incisivos pueden ser utilizados en las actividades de excavación, se construyó una variable que involucrara una estimación de la fuerza que es ejercida por el aparato masticatorio a nivel de estos dientes. Se esperaba encontrar que especies con hábitos fosoriales muestren valores más altos relativos a otras especies con hábitos que no exigen la producción de grandes fuerzas.

De las cinco estimaciones que se calcularon (ver sección 2.7.1.4.1.), se optó por la que se obtuvo mediante el ancho mandibular como estimador de la fuerza de los músculos maseteros, más la estimación de la fuerza de los temporales (Tabla 9). Esta estimación resultó la más representativa de lo que se conoce hasta ahora sobre este aspecto de la ecología de los caviomorfos (Becerra *et al.*, 2011; F. Becerra com. pers.).

Tabla 9. Valores de fuerza de mordida (adimensional) estimados a partir de la suma de las estimaciones de fuerza para los músculos maseteros y temporales.

Taxones	Fuerza de mordida	Taxones	Fuerza de mordida
Cavioidea		Octodontoidea	
Caviidae		Abrocomidae	
<i>Cavia</i>	0.1489	<i>Abrocoma</i>	0.1313
<i>Microcavia</i>	0.1284		
<i>Galea</i>	0.1440	Octodontidae	
<i>Pediolagus</i>	0.0881	<i>Aconaemys</i>	0.2177
<i>Dolichotis</i>	0.1121	<i>Spalacopus</i>	0.2042
<i>Hydrochoerus</i>	0.1482	<i>Octodon</i>	0.2266
<i>Kerodon</i>	0.1235	<i>Octodontomys</i>	0.1499
		<i>Octomys</i>	0.1501
Cuniculidae		<i>Pipanacoctomys</i>	0.1619
<i>Cuniculus</i>	0.1072	<i>Tympanoctomys</i>	0.1703
		<i>Ctenomys</i>	0.2202
Dasyproctidae		Echimyidae	
<i>Dasyprocta</i>	0.1511	<i>Myocastor</i>	0.2553
Chinchilloidea		<i>Proechimys</i>	0.2113
Chinchillidae		<i>Thrichomys</i>	0.1868
<i>Chinchilla</i>	0.1316		
<i>Lagidium</i>	0.1303		
<i>Lagostomus</i>	0.1757		

3.3. Matriz de variables utilizadas en los análisis

A partir de estos datos (3.2.1. a 3.2.4.), se elaboró una matriz con las cuatro variables (Tabla 10) que luego fue utilizada en los análisis filogenéticos comparativos (análisis de regresión).

Tabla 10. Matriz de variables explicativas utilizada en los análisis de regresión. Tamaño, valores de tamaño de centroide transformados mediante logaritmo en base 10; hábitos, variable estandarizada mediante Z-scores; masticación, ángulo de inclinación de estrías medido en radianes; Fuerza de mordida, estimación de la fuerza a partir del ancho mandibular.

Taxones	Tamaño	Hábitos	Masticación	Fuerza de mordida	Taxones	Tamaño	Hábitos	Masticación	Fuerza de mordida
Cavioidea					Octodontoidea				
Caviidae					Abrocomidae				
<i>Cavia</i>	5.2493	-0.6965	0.5878	0.1489	<i>Abrocoma</i>	4.9315	-0.6965	0.1649	0.1313
<i>Microcavia</i>	4.9505	0.8232	0.7337	0.1284					
<i>Galea</i>	4.9942	-0.6965	0.4618	0.1440	Octodontidae				
<i>Pediolagus</i>	5.5869	-0.6965	0.4068	0.0881	<i>Aconaemys</i>	4.7813	0.8232	0.0958	0.2177
<i>Dolichotis</i>	5.9341	-0.6965	0.3845	0.1121	<i>Spalacopus</i>	4.7296	2.3429	0.3459	0.2042
<i>Hydrochoerus</i>	6.5731	-0.6965	0.1660	0.1482	<i>Octodon</i>	4.8533	0.8232	0.9606	0.2266
<i>Kerodon</i>	5.3196	-0.6965	0.2122	0.1235	<i>Octodontomys</i>	4.8690	0.8232	0.9826	0.1499
					<i>Octomys</i>	4.7885	-0.6965	0.0831	0.1501
Cuniculidae					<i>Pipanacoctomys</i>	4.7245	0.8232	0.0752	0.1619
<i>Cuniculus</i>	6.0275	-0.6965	0.2421	0.1072	<i>Tympanoctomys</i>	4.6769	0.8232	0.1035	0.1703
					<i>Ctenomys</i>	4.8080	2.3429	1.1619	0.2202
Dasyproctidae					Echimyidae				
<i>Dasyprocta</i>	5.6951	-0.6965	0.9924	0.1511	<i>Myocastor</i>	5.8413	-0.6965	1.0423	0.2553
Chinchilloidea					<i>Proechimys</i>	4.8990	-0.6965	0.6639	0.2113
Chinchillidae					<i>Thrichomys</i>	4.9395	-0.6965	0.6487	0.1868
<i>Chinchilla</i>	5.2604	-0.6965	0.5419	0.1316					
<i>Lagidium</i>	5.5774	-0.6965	0.7840	0.1303					
<i>Lagostomus</i>	5.9141	0.8232	0.7676	0.1757					

Capítulo 4

RESULTADOS

Patrones de variación morfológica del cráneo y mandíbula en roedores caviomorfos



Hydrochoerus

4.1. Análisis cuantitativo de la variación de la forma cráneo-mandibular en roedores caviomorfos

Para evaluar de manera cuantitativa la variación morfológica cráneo-mandibular en roedores caviomorfos, detectar y describir los patrones observados, así como evaluar su asociación con la estructura filogenética y las variables ecológicas explicativas, se emplearon técnicas de morfometría geométrica.

4.1.1. Métodos

Como se explicara en la sección 2.4. de Materiales y Métodos, se representó la forma craneana mediante 43 *landmarks* (C-3D43; Fig. 16) y la forma mandibular, mediante 16 *landmarks* (M-3D16; Fig. 17). Los módulos craneanos fueron representados a partir de subconjuntos de *landmarks* del cráneo (Fig. 18). Los primeros 25 representan la configuración del módulo ROSTRO; del 25 al 37 más los *landmarks* 15, 16 y 18, representan el módulo BASI, y los *landmarks* 38 al 43 más 5, 6, 7, 18, 23, 24, 32, 33 y 34 representan el módulo NEURO.

Los análisis de la variación de forma se llevaron a cabo a partir de las configuraciones promedio por género, tanto para la mandíbula, el cráneo y los tres módulos. Las mismas se obtuvieron mediante análisis de Procrustes de las coordenadas originales de cada uno de los géneros. La variación de la forma de los consensos fue posteriormente estudiada mediante análisis de *relative warps* (RWs, llamados también ejes de forma) a partir de los archivos con las coordenadas de forma promedio por género. Los ejes de forma obtenidos fueron utilizados en análisis subsiguientes. Los análisis de Procrustes por género se llevaron a cabo utilizando el programa Morphogika v2.5 (O'Higgins y Jones, 2006). Los demás análisis se llevaron a cabo con el programa MorphoJ (Klingenberg, 2010).

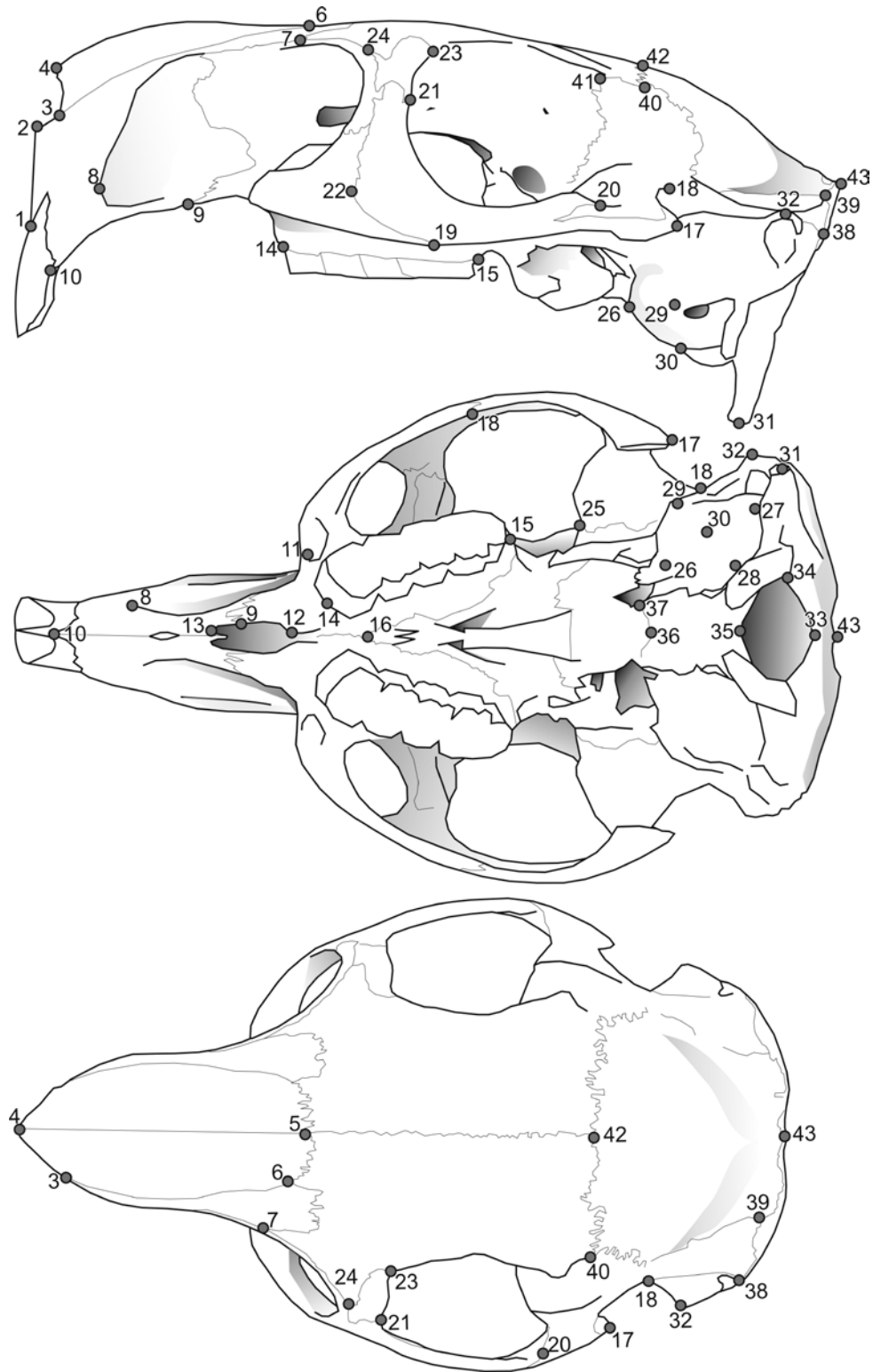


Figura 16. Conjunto de *landmarks* utilizados para representar la forma del cráneo en 3D.

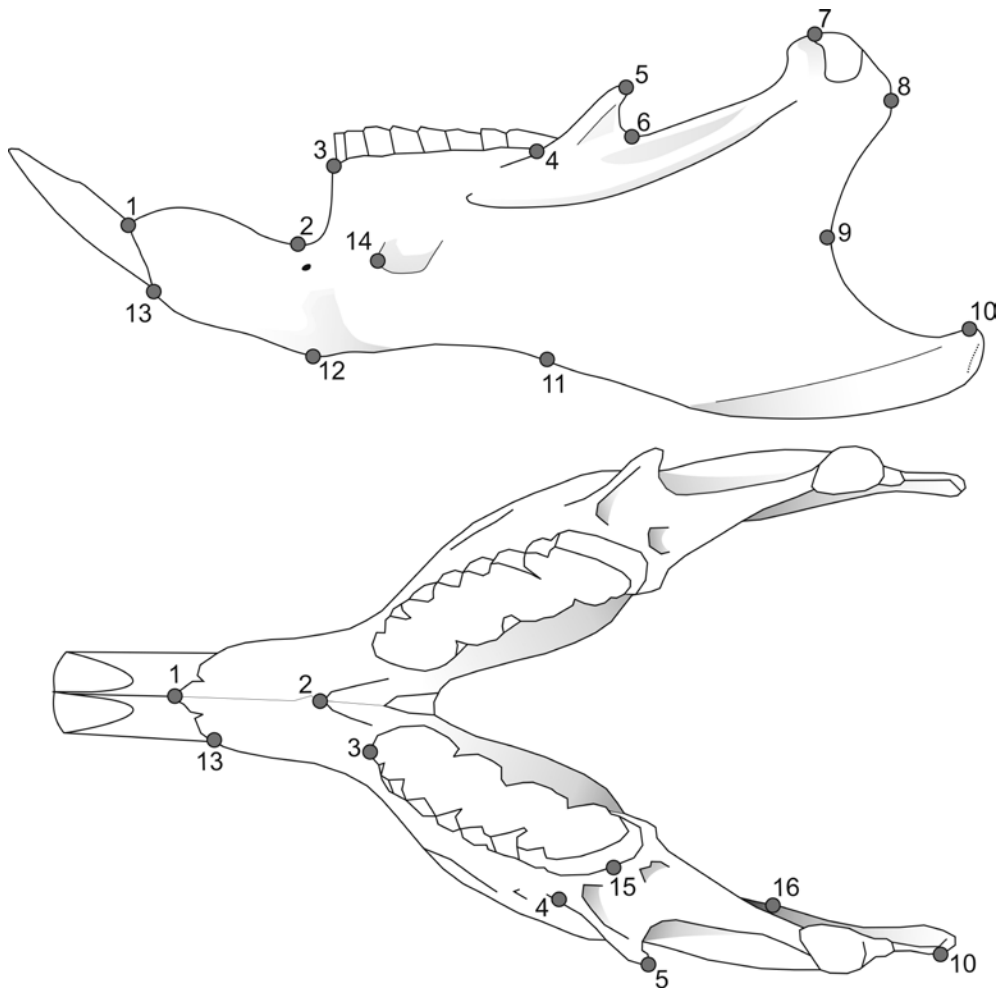


Figura 17. Conjunto de *landmarks* utilizados para representar la forma de la mandíbula en 3D.

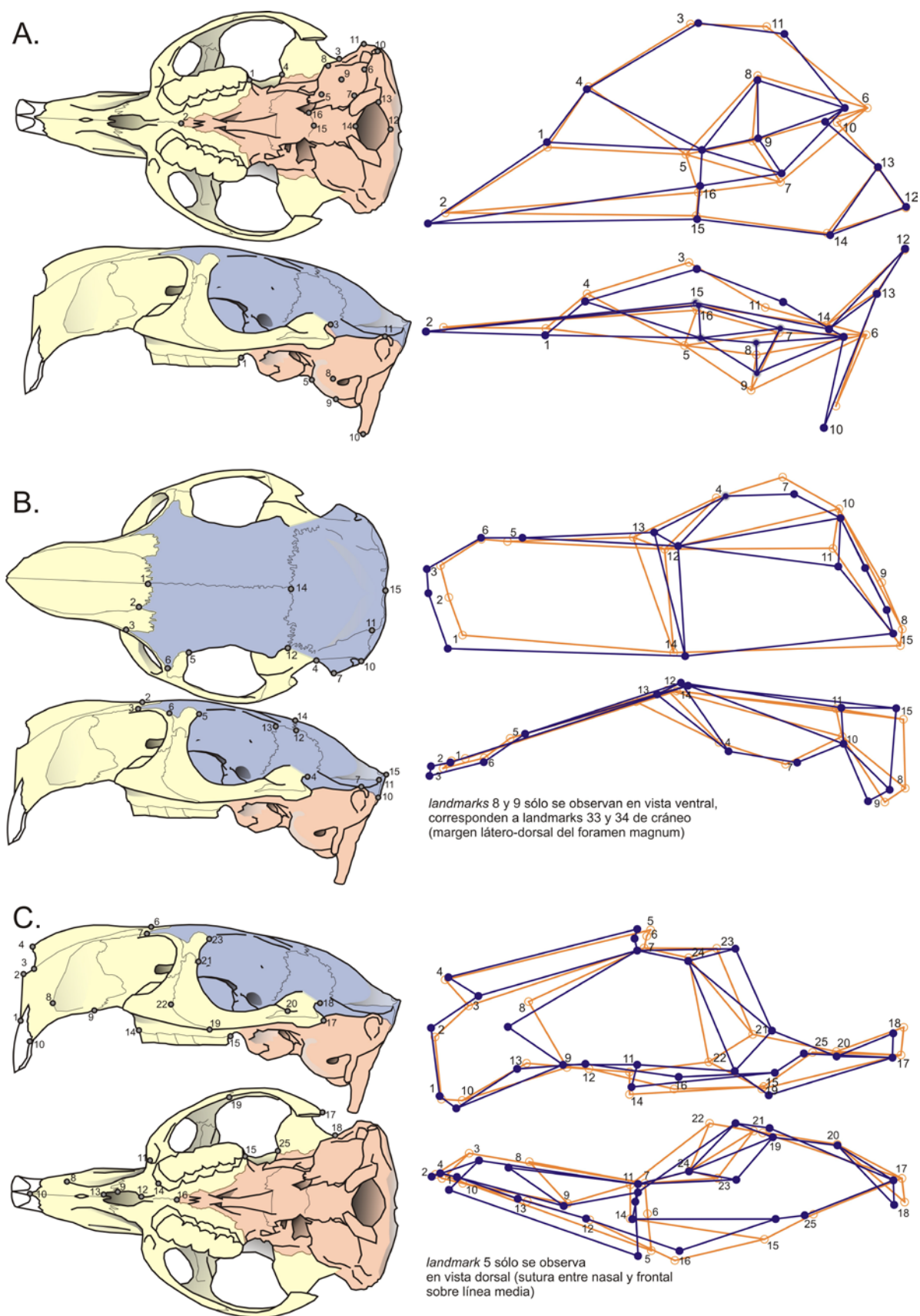


Figura 18. Módulos del cráneo en 3D y landmarks utilizados para representar la forma de cada uno de ellos. A, BASI; B, NEURO; C, ROSTRO.

4.1.2. Resultados

A continuación se describen y discuten los principales resultados obtenidos en el estudio de la variación morfológica cráneo-mandibular. Primero se describen los cambios observados para la mandíbula, uno de los componentes del aparato masticatorio. Luego se describen los cambios en el cráneo y la variación observada en los distintos módulos, empezando con el módulo ROSTRO, que es el restante componente del aparato masticatorio. Por último se describe la variación de las variables dentarias.

4.1.2.1. Análisis de la variación de forma de la mandíbula

El porcentaje de variación explicada por los dos primeros ejes de forma (RWs) para el conjunto de datos de la mandíbula fue de aproximadamente 60%. El ordenamiento de los géneros en el RW1 mostró un claro agrupamiento por superfamilias, excepto por la ubicación de *Lagostomus* en el espacio de los cavioides y la separación de *Cuniculus*, y especialmente *Dasyprocta*, del resto de los cavioides (Fig. 19).

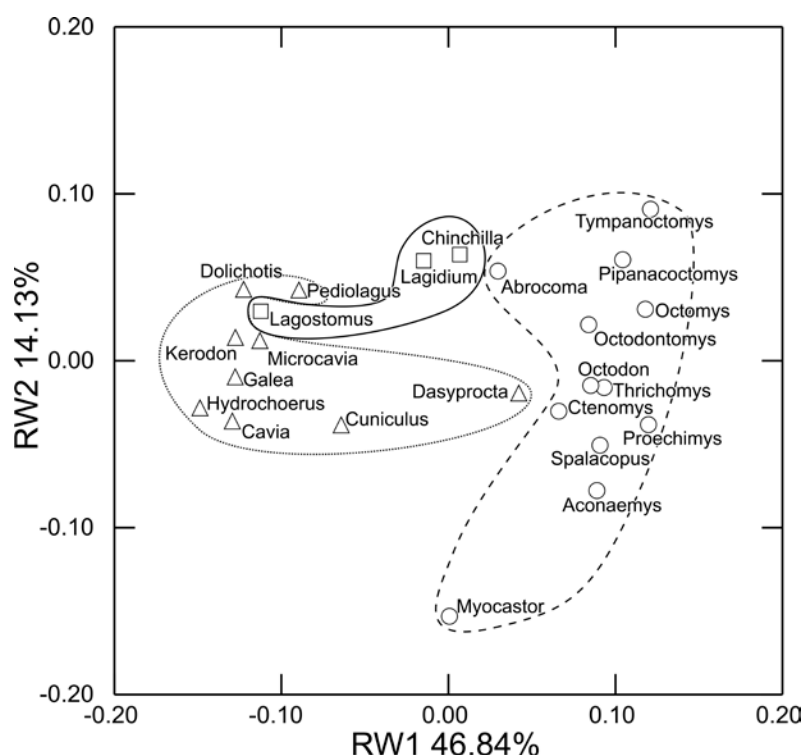


Figura 19. Gráfico de ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio de forma conformado por los dos primeros *relative warps* (RWs) del análisis de las configuraciones de la mandíbula 3D. Línea cortada, Octodontoidea; línea punteada, Caviioidea; línea llena, Chinchilloidea.

La mayoría de los cavioides se ubicaron sobre valores negativos del RW1, que explicó cerca del 47% de la variación total, mientras que los octodontoideos se ubicaron sobre valores positivos. La posición de los chinchilloideos resultó intermedia para el caso de los géneros *Chinchilla* y *Lagidium*, mientras que *Lagostomus* se ubicó cercano a los cavioides *Dolichotis* y *Pediolagus*, sobre valores más negativos del primer eje. Los cavioides *Cuniculus* y *Dasyprocta* se ubicaron en torno a valores centrales del RW1, con morfologías más parecidas a las de octodontoideos y chinchilloideos (Fig. 20), con mandíbulas más cortas y altas, y procesos coronoides y condilar más altos con respecto al plano oclusal (determinado por los *landmarks* 3 y 4). *Hydrochoerus* y *Kerodon* se agruparon cerca de los tres géneros de cavinios. *Myocastor* se separó del resto de los octodontoideos, e incluso de los demás caviomorfos, hacia los valores más negativos del RW2 (aproximadamente 15% de la variación explicada) debido a que presenta una combinación única dada por una configuración mandíbular alta y ancha y una marcada reducción en la altura del proceso coronoides. Los octodóntidos *Ctenomys*, *Spalacopus* y *Aconaemys* se agruparon cercanos en el morfoespacio en el extremo de distribución de los octodontoideos, sobre valores negativos del RW2. Estos tres géneros presentan mandíbulas altas y procesos coronoides y condilar elevados con respecto al eje de la serie oclusal (marcado por los *landmarks* 3 y 4); el proceso angular tiene un origen más dorsal y anterior que en el resto de los caviomorfos. El abrocómido *Abrocoma* se ubicó más cerca del género *Chinchilla* que de cualquier otro género mostrando convergencias como la altura de los procesos coronoides y condilar y la profundidad de la mandíbula.

Con respecto a la variación látero-medial de la mandíbula, las mayores diferencias entre los distintos géneros se relacionan con el desarrollo lateral y posterior del proceso angular, la disposición de la serie dentaria con respecto al mismo y a los incisivos (Fig. 20). Los géneros ubicados en el cuadrante constituido por valores positivos del RW1 y negativos del RW2, entre ellos los equímidos y algunos octodóntidos (incluyendo *Ctenomys*), presentan mandíbulas con procesos angulares más expandidos lateralmente y series dentarias paralelas o subparalelas. Hacia valores negativos del RW1, donde se ubicaron la mayor parte de los cavioides, el proceso angular presenta un menor desarrollo lateral, y las series dentarias son convergentes. Sobre valores positivos del RW2 se ubicaron los octodontinos *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, el abrocómido *Abrocoma* y los chinchillinos *Lagidium* y *Chinchilla*. Estos géneros comparten un proceso angular muy poco desarrollado lateralmente que incluso se acomoda en el mismo plano que el formado por los procesos coronoides y

postcondíleo (*landmarks* 5 y 8). Estos géneros comparten un proceso angular muy poco desarrollado lateralmente que incluso se dispone en el mismo plano que el formado por los procesos coronoides y postcondíleo (*landmarks* 5 y 8). Sobre la base de la inspección de los diagramas de contorno se evidencia una asociación entre la variación de las posiciones relativas de los *landmarks* que conforman el proceso angular en el plano vertical con la variación de los mismos sobre el plano horizontal; es decir, un proceso angular expandido lateralmente posee menor desarrollo dorso-ventral (vertical), como si la expansión lateral resultara en un desplazamiento dorsal del mismo.

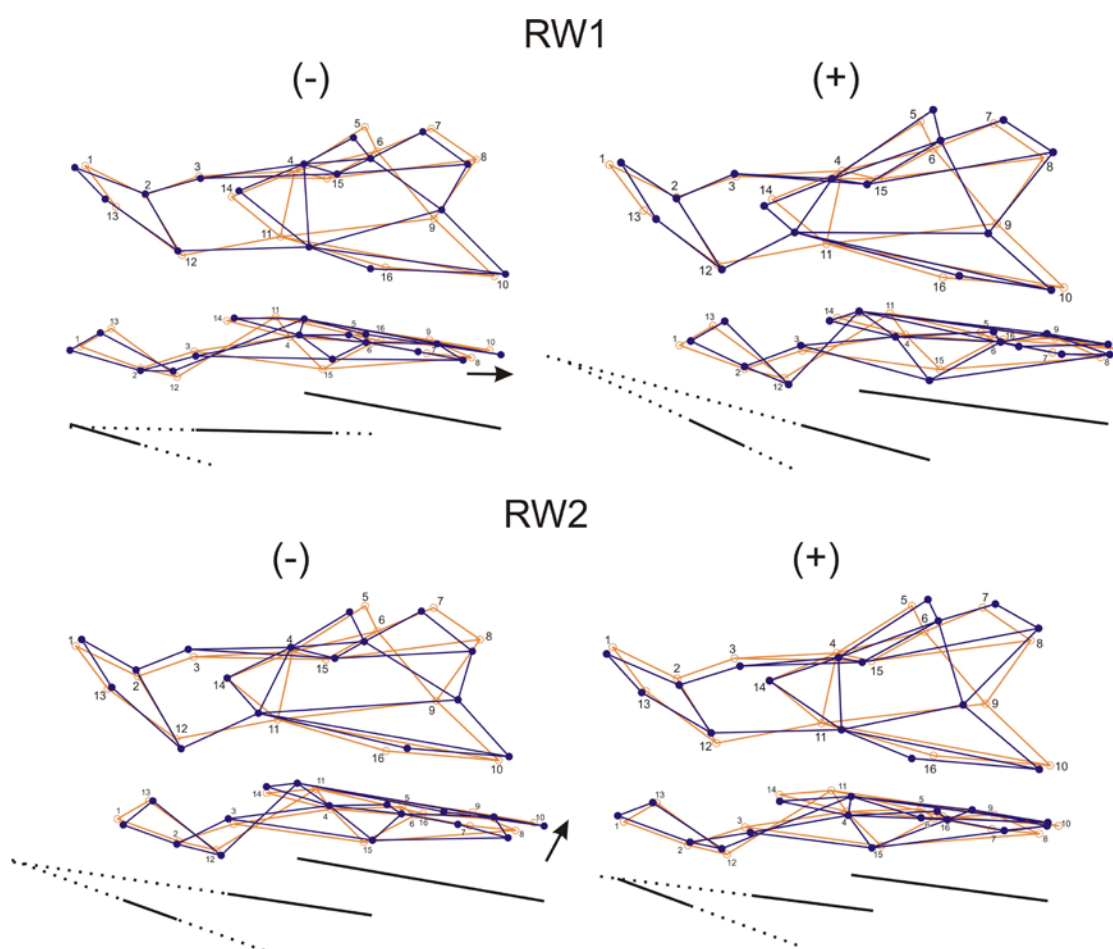


Figura 20. Esquemas de contornos mostrando los cambios de forma ocurridos sobre los primeros dos *relative warps* (RWs) del análisis de variación de las configuraciones de la mandíbula 3D. Los contornos color naranja representan la configuración consenso, los contornos color azul, las configuraciones representando los extremos de variación positivos y negativos para ambos ejes de forma. Las flechas indican el desplazamiento lateral del *landmark* 10 que representa el extremo del proceso angular.

4.1.2.2. Análisis de la variación de forma del cráneo

Los dos primeros ejes de forma explicaron aproximadamente un 60% de la variación total. En el espacio formado por estos dos ejes, se observó una clara separación de los principales clados (superfamilias) de caviomorfos (Fig. 21). Los representantes de la superfamilia Octodontoidea se ubicaron sobre valores positivos del RW1, que explicó el 47,04% de la varianza total. Los cavioides se ubicaron hacia valores negativos del eje, mientras que los chinchilloideos se separaron del resto de los caviomorfos hacia valores positivos del RW2, que explicó el 11,64%.

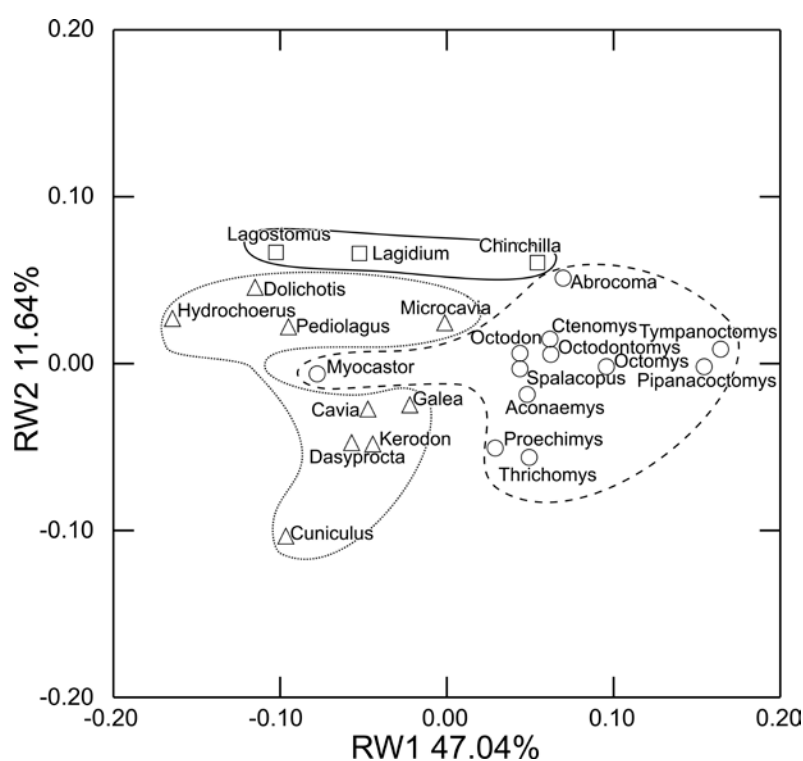


Figura 21. Gráfico de ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio de forma conformado por los dos primeros *relative warps* (RWs) del análisis de las configuraciones del cráneo 3D. Se remarcan las tres superfamilias: línea cortada, Octodontoidea; línea punteada, Caviioidea; línea llena, Chinchilloidea.

Hacia valores positivos del RW1, el rostro y la diastema superior son más cortos, la bulla auditiva es más grande, las órbitas más pequeñas y dorsales, y la fosa rostral más alta (Fig. 22). A su vez, el arco se torna más alto con respecto a la serie dentaria (su posición es más dorsal) y su borde ventral se alinea con el dorsal (la pared del arco no se curva hacia afuera). En este extremo se ubicaron *Pipanacoctomys*, *Tympanoctomys* y *Octomys*. Hacia valores negativos, el rostro se extiende anteriormente, la bulla auditiva

se reduce notablemente, la región neural se acorta y la parte anterior (regiones maxilar y yugal) del arco se hace más amplia y curvada hacia fuera, al contrario de lo observado en los octodóntidos. Los géneros que se ubicaron en este extremo fueron *Hydrochoerus*, *Dolichotis* y *Lagostomus*.

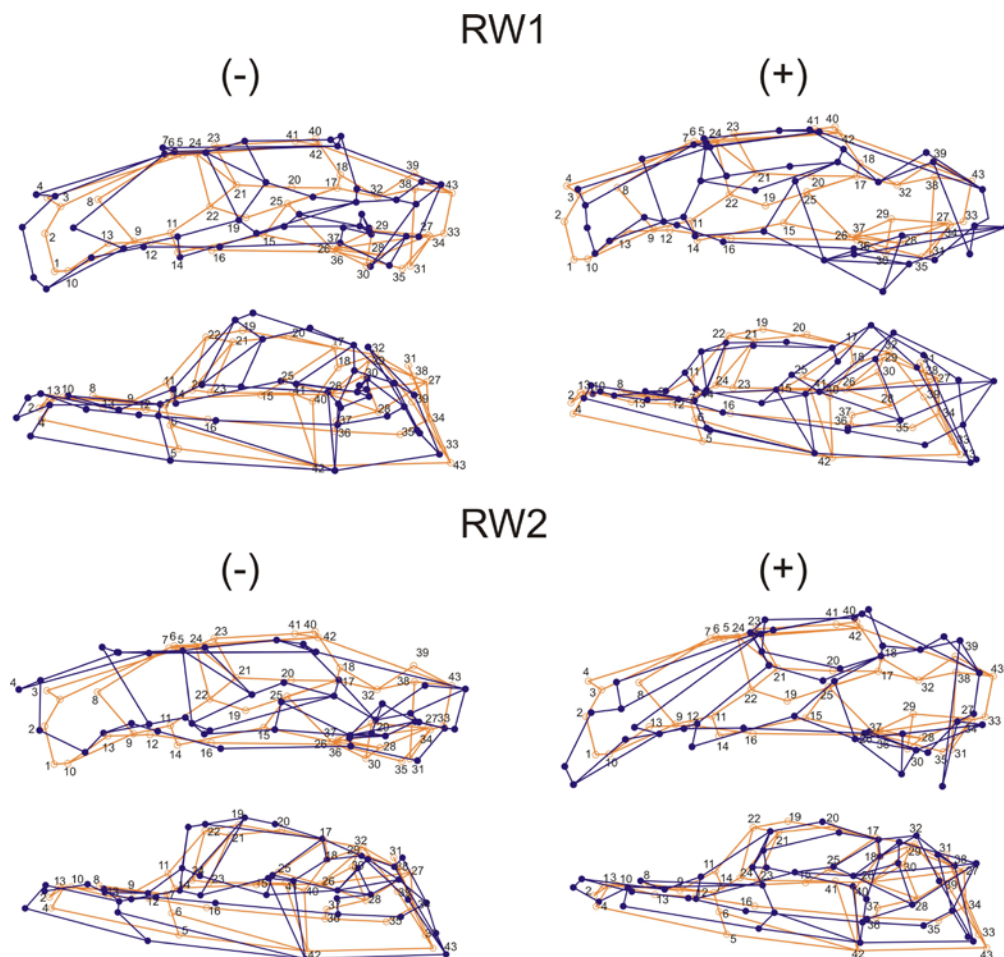


Figura 22. Esquemas de contornos mostrando los cambios de forma ocurridos sobre los primeros dos *relative warps* (RWs) del análisis de variación de las configuraciones de cráneo 3D. Los contornos color naranja representan la configuración consenso, y los contornos color azul, las configuraciones representando los extremos de variación positivos y negativos para ambos ejes de forma.

Sobre el RW2, y hacia valores negativos, el cráneo muestra desarrollo dorso-ventral menor, la zona maxilar y yugal del arco cigomático se hace más amplia (mayor superficie ántero-ventral) y se reduce el tamaño de las bullas auditivas (Fig. 22). El género que marcó esta tendencia fue *Cuniculus*, que se alejó del resto de los géneros sobre este eje (Fig. 21). Hacia valores positivos del RW2, el rostro se hace más bajo (poco desarrollo dorsoventral) y se extiende anteriormente, al igual que lo hace la fosa masetérica rostral, que también se hace más baja (siguiendo el extremo del rostro). Los

géneros que se ubicaron en este extremo fueron *Lagidium*, *Lagostomus*, *Chinchilla* y *Abrocoma*. Los chinchillidos no formaron un grupo compacto, si no que se dispusieron a lo largo de un gradiente, desde valores positivos a negativos del RW1, con *Chinchilla* y *Lagostomus* en cada extremo, respectivamente. Entre estos géneros hay una tendencia (de *Chinchilla* a *Lagostomus*) a la disminución del tamaño de las bullas, un alargamiento del rostro y un achatamiento de la caja craneana

Resultó notable la separación de los cavioides en dos grupos; uno situado sobre valores positivos del RW2, conformado por *Microcavia*, *Dolichotis*, *Pediolagus* e *Hydrochoerus*, y el otro sobre valores negativos del RW2, conformado por el resto de los cavioides. Las principales diferencias morfológicas fueron el rostro más alargado, un cambio en la configuración de la región postorbitaria vinculada a una expansión posterior de la órbita (*landmarks* 40 y 41), un acortamiento de la caja craneana que se inclina ventralmente. Además, se observó un incremento marcado en el tamaño de las bullas auditivas y del ancho bicigomático, principalmente en *Microcavia*, que se acercó a algunos octodóntidos. Por otro lado, *Cuniculus* se separó de los cavioides que se ubicaron en valores negativos del RW2, por mostrar un desarrollo del cráneo dorso-ventral menor, la mitad anterior del arco con mayor superficie ántero-ventral, bullas auditivas reducidas y un rostro más corto. También es remarcable la separación de *Chinchilla* de *Lagidium*, el género más cercano filogenéticamente, y su acercamiento al abrocómido *Abrocoma*.

4.1.2.3. Módulos

El análisis de los tres módulos craneanos por separado permitió evaluar de manera más detallada la variación existente en cada región.

4.1.2.3.1. Módulo ROSTRO

La distribución de los géneros en el morfoespacio de los dos primeros ejes de forma generados a partir de los datos del módulo ROSTRO siguió de manera ajustada la división en superfamilias (Fig. 23). Ambos ejes explicaron aproximadamente el 48% de la variación total. Los octodontoideos se ubicaron sobre valores positivos del RW1, los cavioides en valores negativos y los chinchilloideos en valores intermedios del primer eje y separados hacia valores positivos del RW2. El ordenamiento resultó parecido a los

obtenidos con los datos de cráneo y mandíbula, pero el ordenamiento que se obtuvo de los principales clados de caviomorfos fue el más claro.

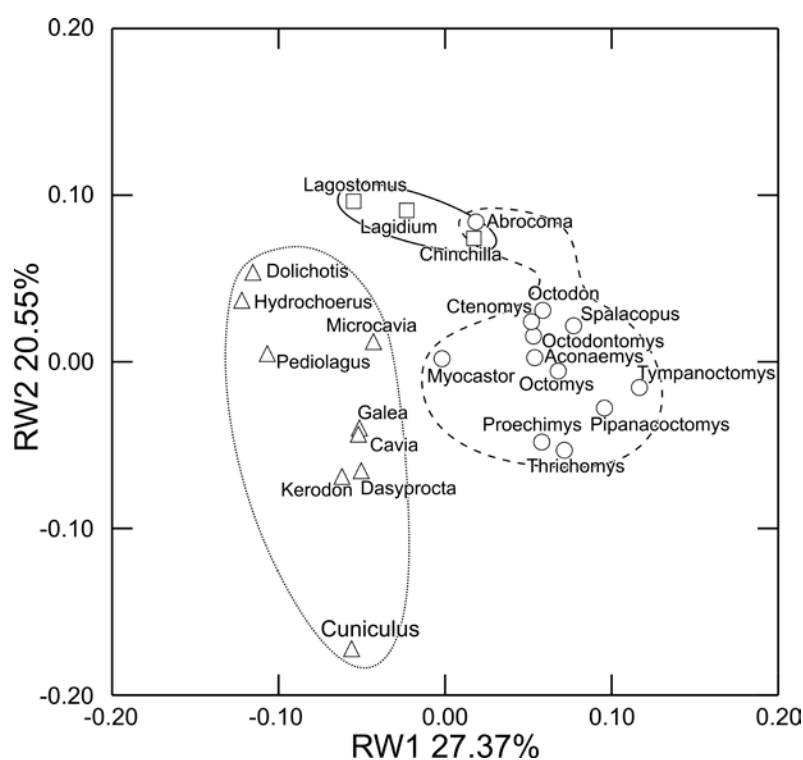


Figura 23. Gráfico de ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio de forma conformado por los dos primeros *relative warps* (RWs) del análisis de las configuraciones del módulo ROSTRO. Línea cortada, Octodontidae; línea punteada, Caviidae; línea llena, Chinchilloidea.

El RW1 contribuyó con el 27,37% a la variación total. Hacia valores negativos se ubicaron *Dolichotis*, *Hydrochoerus* y *Pediolagus*, que presentan el rostro bajo y angosto, con una fosa masetérica rostral adelantada y ampliamente extendida, un arco cigomático alto, cuyo borde ventral sobrepasa el nivel de la serie dentaria superior, un ancho bicigomático menor, forámenes incisivos más largos y series dentarias superiores muy convergentes (Fig. 24). Sobre valores positivos, donde se ubicaron *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, el rostro es corto y ancho, la fosa masetérica rostral es más corta y alta a la vez que se hace más vertical su borde anterior, el arco cigomático se eleva con respecto a la serie dentaria y se hace más saliente, los forámenes incisivos son más cortos, y las series dentarias superiores se hacen paralelas. El RW2 contribuyó con el 20,55% a la variación total. Hacia valores positivos del mismo, el rostro se hace muy bajo, el arco cigomático es bajo, los nasales muestran su

extremo posterior muy ancho, y las series dentarias superiores se hacen convergentes (aunque sin llegar a la condición presente en los cávidos), características presentadas por *Abrocoma*, *Chinchilla*, *Lagidium* y *Lagostomus*. Hacia valores negativos, el rostro es alto, la fosa rostral es amplia y corta, la superficie de la parte anterior del arco cigomático se hace saliente, y las series dentarias superiores se hacen prácticamente paralelas. Solamente el género *Cuniculus* se ubicó en esos valores.

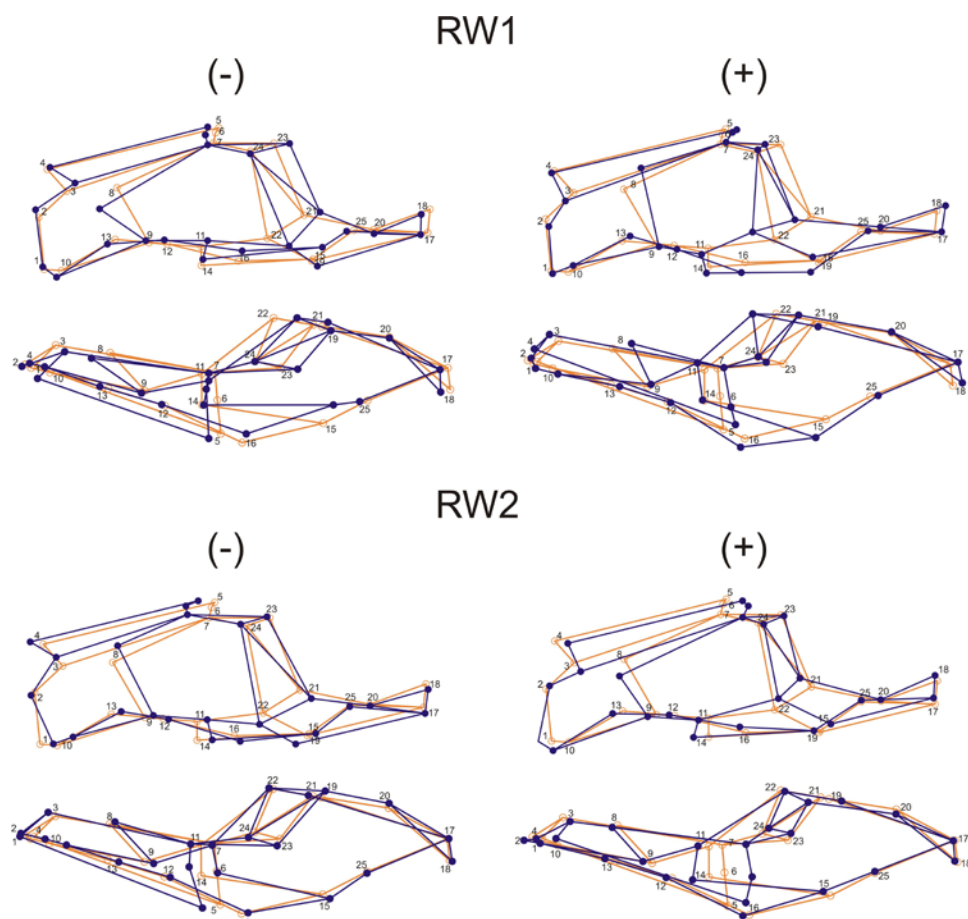


Figura 24. Esquemas de contornos mostrando los cambios de forma ocurridos sobre los primeros dos *relative warps* (RWs) del análisis de variación de las configuraciones del módulo ROSTRO. Los contornos color naranja representan la configuración consenso, los contornos color azul, las configuraciones representando los extremos de variación positivos y negativos para ambos ejes de forma.

Es notable la ubicación del género *Abrocoma* dentro del sector del morfoespacio ocupado por los chinchilloideos, muy cercano a *Chinchilla*, tendencia observada en el ordenamiento obtenido a partir de los datos de cráneo y del módulo del basicráneo. Con respecto a los cavioides, al igual que para los datos de cráneo, se observó una división en grupos, el primero conformado por *Microcavia*, *Dolichotis*, *Pediolagus* e

Hydrochoerus (los mismos que se separaron con los datos de cráneo), el segundo conformado por el resto de los cavioides excepto *Cuniculus* que se separó hacia valores negativos del RW2.

4.1.2.3.2. Módulo BASI

La variación explicada por los dos primeros ejes del espacio de forma del módulo BASI fue de alrededor de 65%. La diferenciación por superfamilias no fue muy clara (Fig. 25), principalmente porque los chinchilloideos se superpusieron con los cavioides (*Lagostomus* y *Lagidium*) y los octodontoideos (*Chinchilla*). Por otro lado, los cavioides se agruparon sobre valores negativos del RW1 excepto *Microcavia* y *Galea*; los octodontoideos se ubicaron sobre valores positivos, excepto *Myocastor* que se ubicó en el extremo opuesto, más allá aún que la mayoría de los cavioides excepto *Hydrochoerus*.

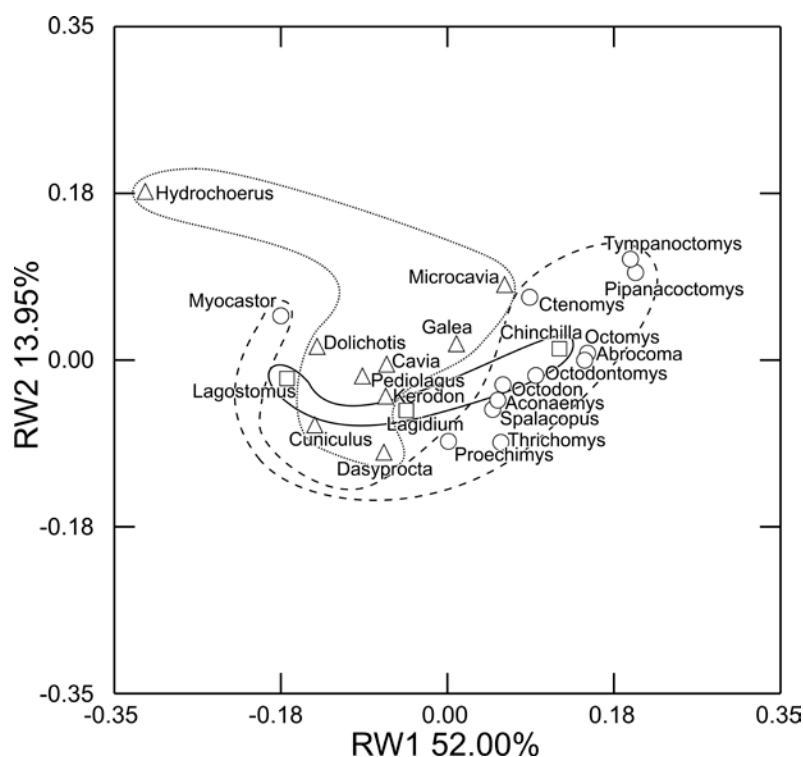


Figura 25. Gráfico de ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio de forma conformado por los dos primeros *relative warps* (RWs) del análisis de las configuraciones del módulo BASI. Línea cortada, Octodontoidea; línea punteada, Cavioides; línea llena, Chinchilloidea.

Sobre el RW1 (52% de la variación total), las diferencias se vincularon al tamaño relativo de las bullas auditivas, el desarrollo de los procesos paraoccipitales y el ancho basioccipital y basiesfenoides. Hacia valores positivos, donde se ubicaron *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, las bullas se hipertrofian y el basicráneo se angosta (Fig. 26). *Abrocoma* (Abrocomidae), *Chinchilla* (Chinchillidae) y *Octomys* (Octodontidae) se dispusieron cercanos en el espacio, próximos a los octodóntidos *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, con la característica del tamaño marcado de las bullas auditivas. *Hydrochoerus* se dispuso en el extremo negativo, por sus bullas auditivas muy reducidas, los huesos basioccipital y basiesfenoides anchos, y los procesos paraoccipitales muy largos. Estas características también fueron observadas en *Myocastor* y *Lagostomus*, que se separaron, de esta manera, de los representantes de sus clados. En el centro del gráfico se observó la superposición de un gran número de géneros, entre ellos cávidos, chinchíllidos y el equímido *Proechimys*. Todos ellos presentan características intermedias, con bullas auditivas de tamaño moderado y los procesos paraoccipitales con desarrollo poco marcado. Sobre el RW2 (14% de la variación explicada) solamente se separó claramente *Hydrochoerus*, que se ubicó hacia valores más positivos debido, principalmente, al desarrollo de los procesos paraoccipitales.

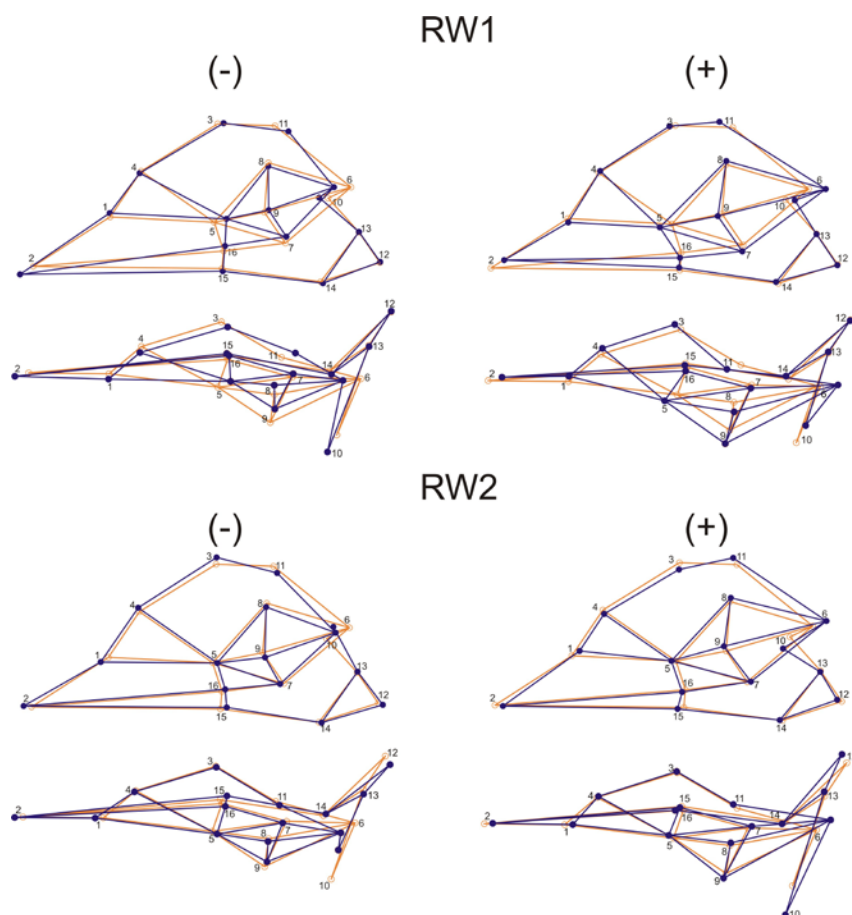


Figura 26. Esquemas de contornos mostrando los cambios de forma ocurridos sobre los primeros dos *relative warps* (RWs) del análisis de variación de las configuraciones del módulo BASI. Los contornos color naranja representan la configuración consenso, los contornos color azul, las configuraciones representando los extremos de variación positivos y negativos para ambos ejes de forma.

4.1.2.3.3. Módulo NEURO

El ordenamiento resultó más claro que para el módulo BASI aunque no tanto como para el módulo ROSTRO. Los dos primeros ejes explicaron el 65% de la variación. Se observó una separación clara de los octodontoideos sobre valores positivos del RW1 y de los cavioides sobre valores negativos del RW1. Los chinchilloideos se ubicaron en el centro del espacio, con *Lagostomus* y *Lagidium* cerca de los cavioides y *Chinchilla* del lado de los octodontoideos (Fig. 27).

El RW1 contribuyó con el 52% del total de la variación. Hacia valores positivos, donde se ubicaron *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, el meato auditivo es más saliente, la zona frontal está reducida retrayéndose posteriormente y la caja craneana no presenta desarrollo dorsal, básicamente debido al menor tamaño del hueso escamoso

representado aproximadamente por los *landmarks* 10, 11 y 12 (Fig. 28). Hacia valores negativos se ubicaron *Cuniculus*, *Hydrochoerus*, *Dolichotis* y *Pediolagus*, los cuales mostraron la región frontal expandida y con el límite anterior adelantado, el meato auditivo no saliente, y la caja craneana tiene mayor desarrollo dorsal debido a la presencia de un hueso escamoso más grande (i.e. mayor superficie del triángulo formado por los *landmarks* 10, 11 y 12). Sobre el RW2, que explicó el 12,68% de la variación, se observaron cambios en el largo de la caja craneana. Hacia valores positivos se observó una tendencia al arqueamiento de la caja craneana, característica marcada en *Chinchilla*, *Lagidium*, *Pediolagus*, *Dolichotis* y *Microcavia*. Hacia valores negativos, la caja craneana es más aplanada.

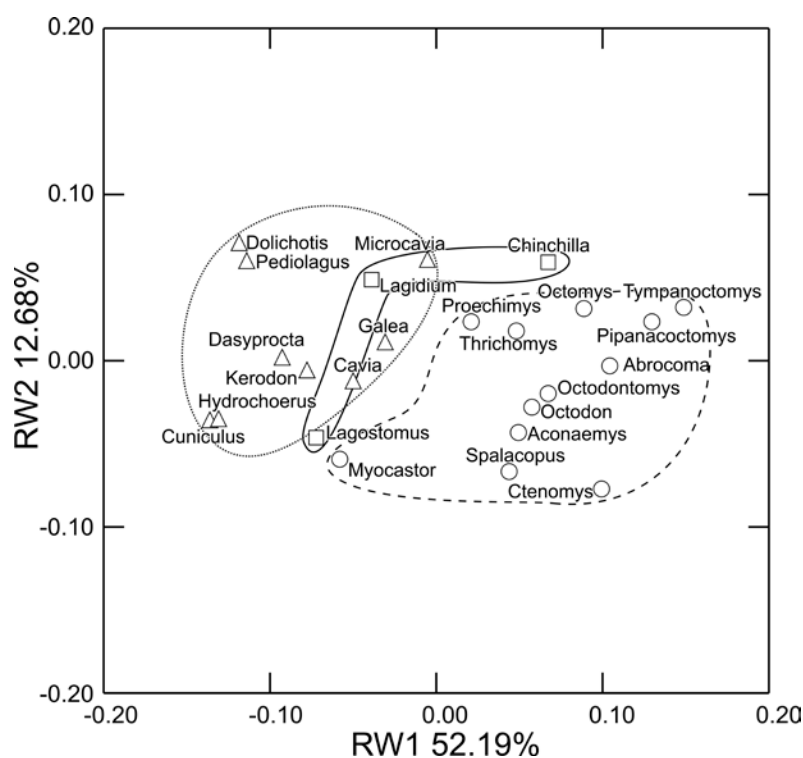


Figura 27. Gráfico de ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio de forma conformado por los dos primeros *relative warps* (RWs) del análisis de las configuraciones del módulo NEURO. Línea cortada, Octodontoidea; línea punteada, Caviioidea; línea llena, Chinchilloidea.

Una característica muy notoria es la variación en la inclinación de la región occipital y del foramen magnum. Sobre valores positivos del RW1, donde se ubicaron varios octodóntidos, el plano del occipucio se inclina anteriormente (es decir, el ángulo con respecto al plano sagital es más agudo desde el extremo anterior del cráneo),

mientras que en valores negativos, donde se ubicaron *Cuniculus*, *Hydrochoerus*, *Dolichotis* y *Pediolagus*, es subvertical o inclinado hacia atrás (el ángulo que forma es mayor de 90° desde el extremo anterior del cráneo). Sobre el RW2 varió la inclinación del foramen magnum, con una tendencia hacia una orientación más vertical en valores negativos donde se ubicaron *Spalacopus* y *Ctenomys*, seguidos por *Myocastor*, y hacia una posición más oblicua en valores positivos, donde se ubicaron varios cávidos y los chinchillinos.

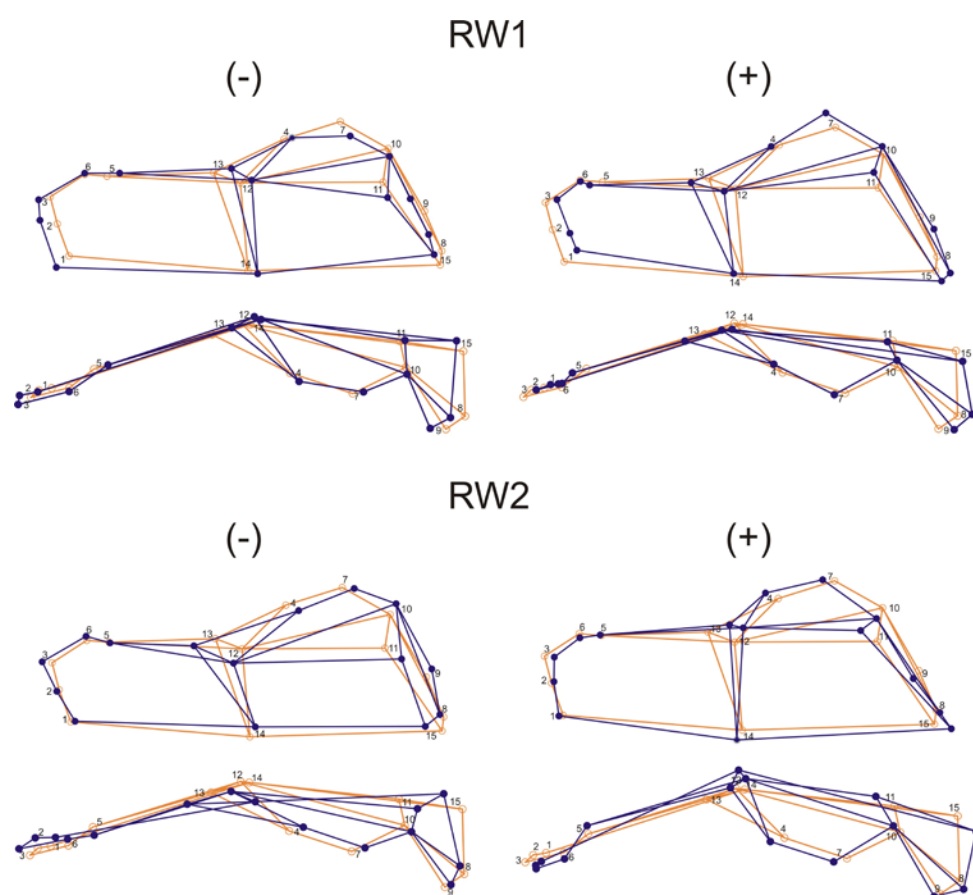


Figura 28. Esquemas de contornos mostrando los cambios de forma ocurridos sobre los primeros dos *relative warps* (RWs) del análisis de variación de las configuraciones del módulo NEURO. Los contornos color naranja representan la configuración consenso, los contornos color azul, las configuraciones representando los extremos de variación positivos y negativos para ambos ejes de forma.

4.1.2.4. Análisis de las variables dentarias

Los valores obtenidos para la variable Ca (relativa al tamaño, CS-3D) resultaron mayores para los géneros de mayor tamaño, *Hydrochoerus*, *Myocastor*, seguidos por *Lagostomus*, *Dolichotis*, *Dasyprocta* y *Cuniculus*. A su vez, *Ctenomys* mostró valores

semejantes a estos últimos pese a que su tamaño es mucho menor (Tabla 11). Los géneros *Microcavia*, *Cavia*, *Galea*, *Kerodon* y especialmente *Abrocoma*, mostraron los menores valores (Fig. 29).

Tabla 11. Valores promedio para cada género de las variables Ca (relativa al tamaño CS-3D) y Lmap/Lsd (relativa a a longitud de la serie dentaria).

Taxones	Ca/CS3D	Lmap/Lsd	Taxones	Ca/CS3D	Lmap/Lsd
Cavioidea			Octodontoidea		
Caviidae			Abrocomidae		
<i>Cavia</i>	0.01830	0.24987	<i>Abrocoma</i>	0.00750	0.24229
<i>Microcavia</i>	0.01228	0.28812			
<i>Galea</i>	0.01436	0.27067	Octodontidae		
<i>Pediolagus</i>	0.02029	0.24527	<i>Aconaemys</i>	0.03084	0.15224
<i>Dolichotis</i>	0.03627	0.24400	<i>Spalacopus</i>	0.02418	0.15685
<i>Hydrochoerus</i>	0.08736	0.26862	<i>Octodon</i>	0.01876	0.19112
<i>Kerodon</i>	0.01780	0.22911	<i>Octodontomys</i>	0.02587	0.18118
			<i>Octomys</i>	0.01998	0.16390
Cuniculidae			<i>Pipanacoctomys</i>	0.01916	0.16577
<i>Cuniculus</i>	0.04471	0.25634	<i>Tympanoctomys</i>	0.01863	0.13762
			<i>Ctenomys</i>	0.03731	0.08896
Dasyproctidae			Echimyidae		
<i>Dasyprocta</i>	0.04121	0.22725	<i>Myocastor</i>	0.09690	0.29360
Chinchilloidea			<i>Proechimys</i>	0.01856	0.23450
Chinchillidae			<i>Thrichomys</i>	0.02472	0.23416
<i>Chinchilla</i>	0.02157	0.27985			
<i>Lagidium</i>	0.02780	0.30231			
<i>Lagostomus</i>	0.04514	0.38213			

La valores de la variable LmAP/Lsd resultaron similares para todos los géneros de cavioides y chinchilloideos, excepto *Lagostomus* que mostró un valor extremadamente alto debido a la configuración alargada de los molares (Fig. 7). Los octodóntidos mostraron los menores valores lo que sugiere que los molares están más reducidos, particularmente en *Ctenomys*, tal como se observa en la Fig. 29B.

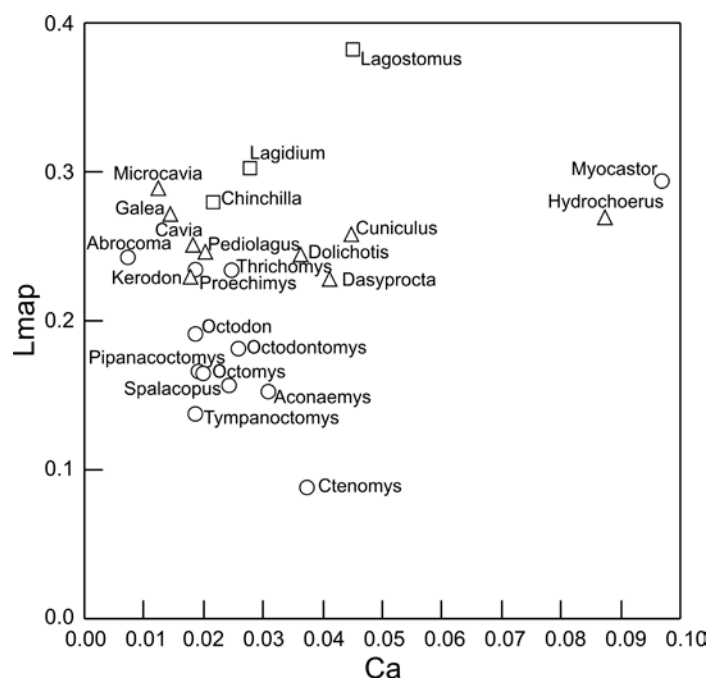


Figura 29. Gráfico de nube de puntos obtenido a partir de las dos variables dentarias. Ca (relativo al tamaño general cráneo-mandibular) y LmAP (relativo a la longitud de la serie dentaria inferior). Las superfamilias de caviomorfos están indicadas mediante símbolos: triángulos, Caviioidea; cuadrados, Chinchilloidea; círculos, Octodontoidea.

4.1.2.5. Señal filogenética

4.1.2.5.1. Señal filogenética de los datos de forma

Se observó una señal filogenética multivariada significativa tanto para los conjuntos de datos de coordenadas de Procrustes 3D de mandíbula y cráneo, como para los módulos craneanos (Tabla 12). En el gráfico de superposición de la filogenia sobre el morfoespacio del cráneo, se observó el mantenimiento de los grupos filogenéticos con la excepción clara del género *Myocastor*, que se alejó del resto de los octodontoideos (Fig. 30A). La proyección del árbol en el morfoespacio de la mandíbula muestra también un mantenimiento de la estructura filogenética, aunque los géneros *Dasyprocta* (Caviioidea) y *Lagostomus* (Chinchilloidea) se ubicaron cerca de octodontoideos y caviioideos respectivamente (Fig. 30B). La superposición del árbol filogenético sobre los espacios de forma de los módulos mostró resultados que sustentan los valores mostrados en la Tabla 12. La mayor deformación del árbol y superposición de los grupos filogenéticos se observó en el gráfico del módulo BASI (Fig. 30C), de allí que el largo de árbol para este módulo haya resultado el mayor. Los gráficos de

ROSTRO y NEURO resultaron en claras separaciones de los grupos, principalmente en el primero (Figs. 30D, E).

La señal filogenética univariada, representada por el estadístico K , resultó significativa para los dos primeros RWs de cráneo y los tres primeros RWs de la mandíbula. Con respecto a los módulos, la señal filogenética resultó significativa para todos los RWs excepto el segundo eje de forma del módulo BASI y el tercero del módulo NEURO (Tabla 12). Notablemente, los valores del estadístico K resultaron elevados, cercanos a $K = 2$, para los datos de forma de la mandíbula y el módulo ROSTRO, mientras que los demás conjuntos de datos resultaron cercanos a 1 e incluso menores.

Tabla 12. Señal filogenética multivariada y univariada calculada para las configuraciones 3D de mandíbula, cráneo y los tres módulos craneanos. P , valor de significancia.

Datos	Señal multivariada		Señal univariada		
	Largo árbol	P		K	P
M-3D16	0.1783	<0.0001	RW1	2.6904	0.0001
			RW2	0.6036	0.0088
			RW3	0.5756	0.0246
C-3D43	0.1533	<0.0001	RW1	1.0709	0.0001
			RW2	0.8187	0.0006
			RW3	0.4934	0.0685
ROSTRO3D	0.1971	<0.0001	RW1	2.2825	0.0001
			RW2	0.8186	0.0006
			RW3	1.0399	0.0008
BASI3D	0.3439	0.0001	RW1	0.7936	0.0016
			RW2	0.4805	0.1267
			RW3	1.2701	0.0001
NEURO3D	0.1349	<0.0001	RW1	1.3324	0.0001
			RW2	0.5626	0.0130
			RW3	0.5328	0.0596

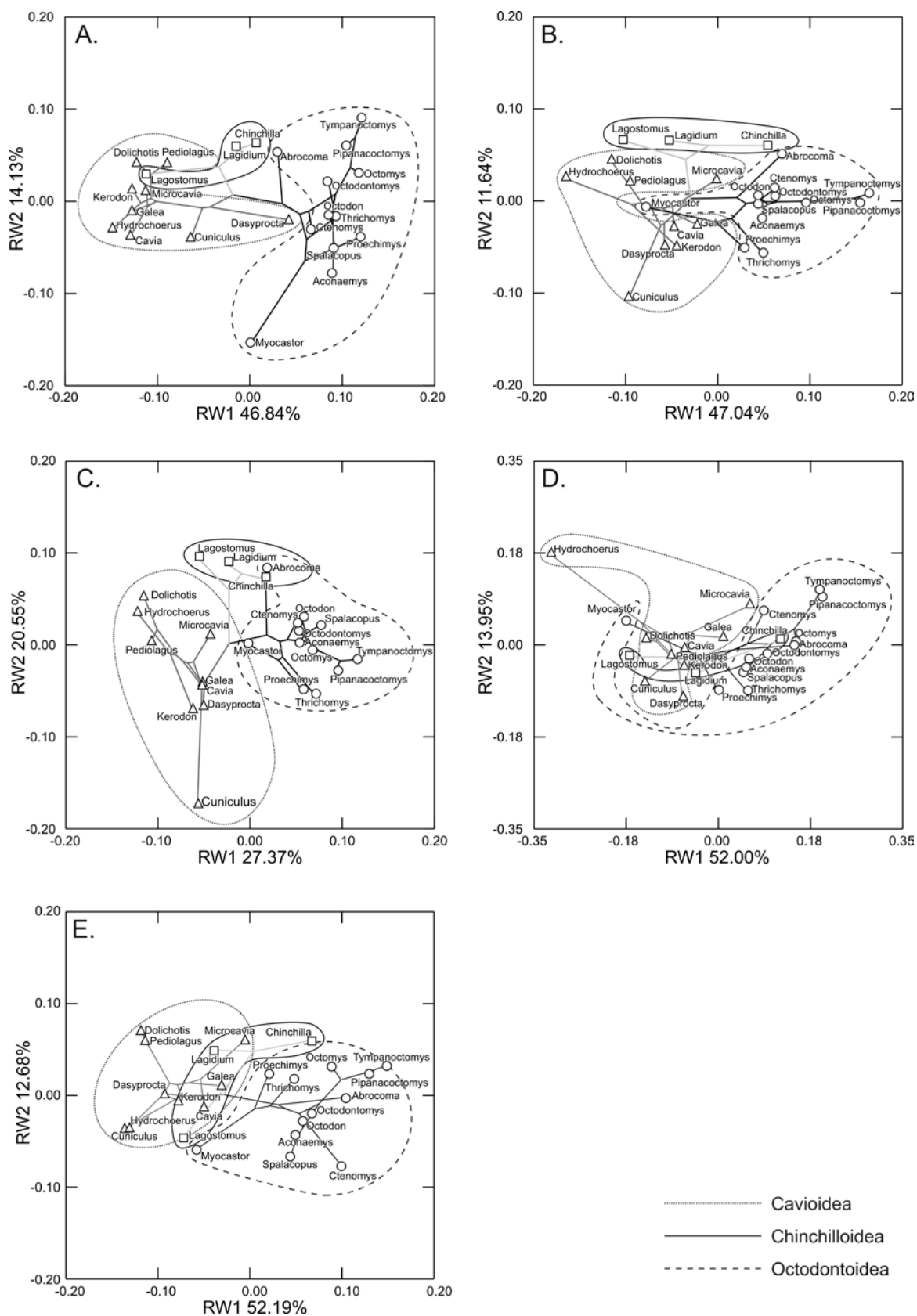


Figura 30. Proyección del árbol filogenético sobre el espacio de forma de los dos primeros *relative warps* (RWs) para cada uno de los conjuntos 3D analizados. A, mandíbula; B, cráneo; C, módulo ROSTRO; D, módulo BASI y E, módulo NEURO.

4.1.2.5.2. Señal filogenética de las variables dentarias

Las variables dentarias dieron resultados algo disímiles. Ca mostró un largo de árbol elevado y una señal no significativa, mientras que LmAP/Lsd mostró un largo de árbol bajo y una señal muy significativa. El cálculo del estadístico K arrojó resultados similares (Tabla 13). Estos resultados coinciden con los gráficos de la filogenia sobre los valores de las variables, donde se observa poca definición del árbol en el espacio de la variable Ca (Fig. 31A) y una mayor definición para LmAP/Lsd (Fig. 31B).

Tabla 13. Valores de señal filogenética de las variables dentarias. K , estadístico de Blomberg *et al.* (2003); P , valor de significancia.

Variables	K	P
Ca	0.7051	0.0208
LmAP/Lsd	1.2972	0.0001

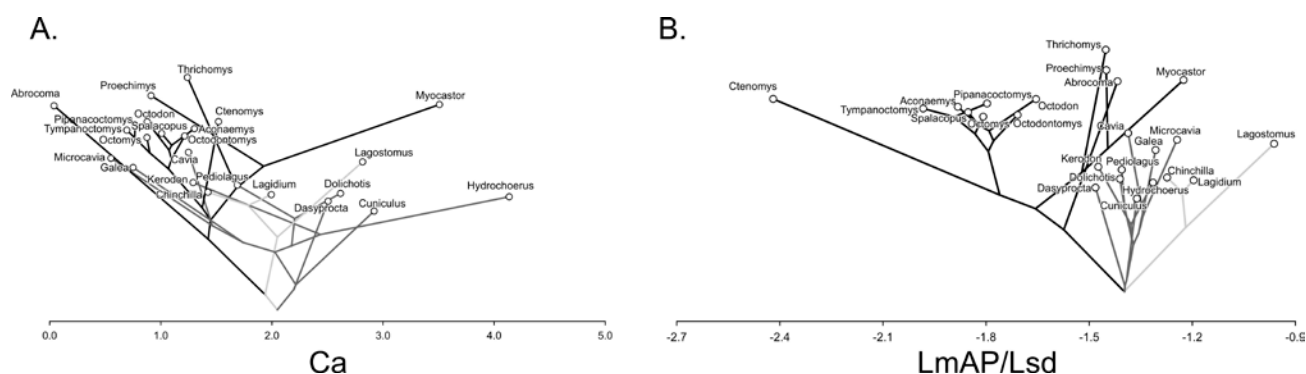


Figura 31. Filogenia superpuesta sobre los valores de las variables Ca (A) y LmAP/Lsd (B).

4.1.2.5.3. Señal filogenética de las variables explicativas

Las variables de fuerza y tamaño mostraron una clara señal filogenética (Tabla 14). En el gráfico de superposición de la filogenia sobre la distribución de la variable de fuerza puede observarse cómo se mantienen los grupos filogenéticos excepto *Lagostomus* que se acerca a los octodontoides y *Abrocoma* que se acerca a los chinchíllidos y a los cavioides (Fig. 32A). La variable de hábito mostró un patrón filogenético más confuso (Fig. 32B), pues cada uno de los grandes clados presenta taxones que han adquirido hábitos fosoriales, y entre los octodóntidos, mayormente de

hábitos fosoriales existen taxones de hábitos epigeos (*Octomys*). La variable de tamaño (CS3D) mostró un patrón filogenético bastante claro (Fig. 32C), pues los cavioides resultaron los de mayor a mediano tamaño, siendo *Microcavia* y *Galea* los más pequeños. Los chinchilloideos mostraron valores intermedios y los octodontoideos, excepto *Myocastor*, mostraron los tamaños menores junto con los cavinos *Microcavia* y *Galea*. La variable de masticación no mostró un patrón filogenético en el gráfico (Fig. 32D), lo que se condice con los resultados no significativos para el cálculo de la señal filogenética.

Tabla 14. Señal filogenética de las variables explicativas. *K*, estadístico de Blomberg *et al.* (2003); *P*, valor de significancia de la señal.

Variables	<i>K</i>	<i>P</i>
Hábitos	0.5745	0.0509
Masticación	0.4366	0.0946
Fuerza	1.1003	0.0001
Tamaño	1.0862	0.0010

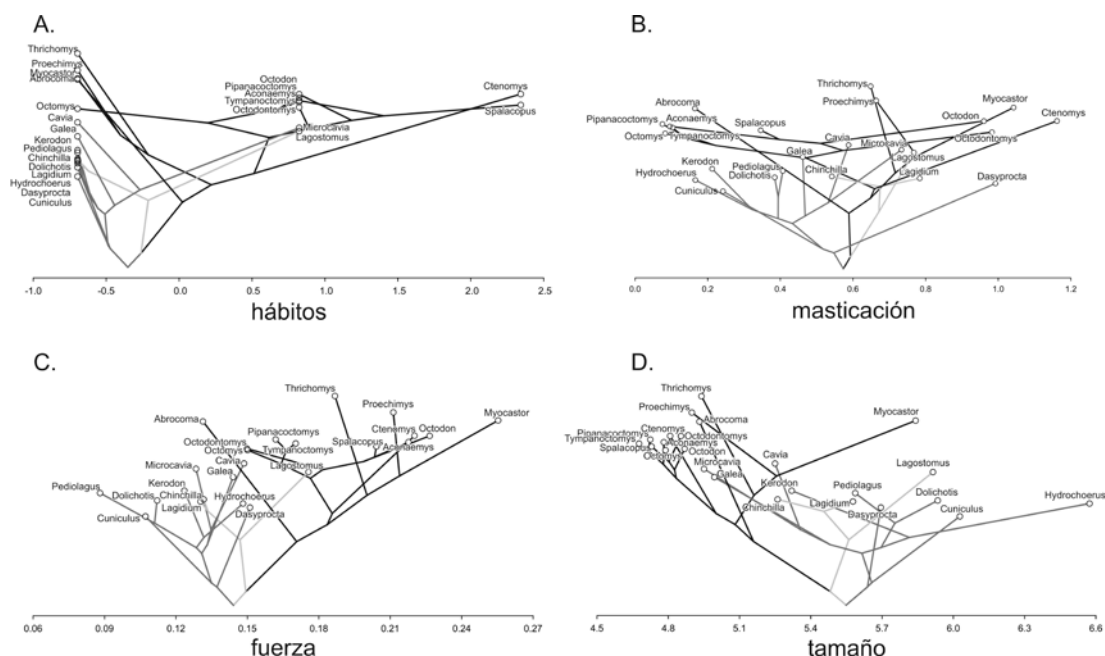


Figura 32. Gráficos de superposición de la filogenia sobre los valores de las variables explicativas. A, hábitos; B, masticación; C, fuerza; D, tamaño.

4.1.2.6. Variación de la forma: relación con el tamaño y la ecología

4.1.2.6.1. Variación cráneo-mandibular

La variación de forma de la mandíbula 3D se relacionó significativamente con todas las variables en conjunto. Sin embargo, en el análisis de la relación entre el RW1 y las variables explicativas, la forma se relacionó significativamente sólo con el tamaño (Tabla 15). Los mismos resultados se observaron para los datos 3D de cráneo. Regresiones entre los contrastes independientes (OLS-PICs) de las coordenadas Procrustes y de la variable de tamaño mostraron relaciones significativas tanto para los datos de mandíbula como para los de cráneo, con porcentajes bajos de variación de la forma explicada (10,02% y 27,72%, respectivamente).

Con respecto a los módulos craneanos, el patrón resultó similar a los datos de mandíbula y cráneo. Los tres módulos se asociaron de manera significativa con la variación de las variables explicativas en su conjunto. Sin embargo, la única variable que mostró una asociación parcial significativa con los cambios de forma, fue el tamaño (Tabla 16). Regresiones entre los contrastes independientes (OLS-PICs) de las coordenadas Procrustes y de la variable de tamaño mostraron relaciones significativas para los conjuntos de datos de los módulos ROSTRO, BASI y NEURO, con porcentajes bajos de variación de la forma explicada (14,10%, 37,80% y 22,11%, respectivamente).

4.1.2.6.2. Variación dentaria

La variable de robustez del incisivo (Ca) mostró una fuerte componente alométrica (Tabla 17), aun teniendo en cuenta la estructura filogenética de los datos, lo que puede deducirse de los valores mostrados en la Tabla 11, donde se observa que varios de los géneros más grandes (e.g. *Myocastor*, *Hydrochoerus*) muestran mayores valores. La variable de fuerza también se asoció de manera significativa a la variación de Ca. Por otro lado, la variación del tamaño del tercer molar (LmAP/Lsd) no mostró asociación significativa con ninguna de las variables.

Tabla 15. Relación entre la forma 3D del cráneo y la mandíbula, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma (coordenadas Procrustes) y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	VARIABLES	λ	%	F	g.l.	P
	OLS-PIC			35.20			<0.0001
	PGLS 90%		0.0013		3.205	50	49.0 <0.0001
MANDI-3D				<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P
	PGLS RW1	Hábitos		0.0079	0.8414	19	0.4106
		Fuerza		-0.0025	-0.0085	19	0.9933
		Masticación		-0.0008	-0.0355	19	0.9720
		Tamaño		0.0590	2.7117	19	0.0138
	OLS-PIC			44.02			<0.0001
	PGLS 90%		0.0007		3.839	50	49.0 <0.0001
CRANEO-3D				<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P
	PGLS RW1	Hábitos		-0.0006	-0.0685	19	0.9461
		Fuerza		-0.0952	-0.3351	19	0.7412
		Masticación		-0.0273	-1.2006	19	0.2447
		Tamaño		-0.1271	-6.0711	19	0.0000

Tabla 16. Relación entre la forma 3D de los módulos del cráneo. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma (coordenadas Procrustes) y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	Variables	λ	%	F	g.l.	P	
	OLS-PIC			33.91			<0.0001	
	PGLS 90%		0.0011		3.389	50	49.0	<0.0001
ROSTRO-3D				<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0060	-1.0790	19	0.2941		
		Fuerza	-0.1435	-0.8266	19	0.3169		
		Masticación	0.0143	1.0280	19	0.4187		
		Tamaño	0.0656	5.1263	19	0.0001		
	OLS-PIC			51.06			<0.0001	
	PGLS 90%		0.0006		4.059	50	49.0	<0.0001
BASI-3D				<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0085	-0.7135	19	0.4842		
		Fuerza	-0.5956	-1.5935	19	0.1276		
		Masticación	-0.0108	-0.3601	19	0.7227		
		Tamaño	-0.2318	-8.4087	19	0.0000		
	OLS-PIC			40.75			0.0001	
	PGLS 90%		0.0021		2.792	50	49.0	0.0002
NEURO-3D				<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
	PGLS RW1	Hábitos	0.0002	0.0173	19	0.9864		
		Fuerza	0.0920	0.2838	19	0.7797		
		Masticación	-0.0183	-0.7037	19	0.4901		
		Tamaño	-0.1082	-4.5259	19	0.0002		

Tabla 17. Relación entre las variables dentarias (robustez del incisivo, Ca y tamaño del tercer molar, Lmap). Se muestran los resultados de las regresiones PGLS y las regresiones de los contrastes independientes (OLS-PIC). *b* parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; *P*, valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	Variables	%				<i>P</i>
	OLS-PIC	Hábitos	0.02				0.9499
		Fuerza	8.15				0.1848
		Masticación	0.03				0.9423
		Tamaño	90.60				<0.0001
Ca			<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>	
	PGLS	Hábitos	0.0013	0.6131	19	0.5471	
		Fuerza	0.1913	2.7915	19	0.0116	
		Masticación	-0.0039	-0.7142	19	0.4838	
		Tamaño	0.0450	8.9065	19	0.0000	
	OLS-PIC	Hábitos	7.35				0.2064
		Fuerza	2.06				0.5111
		Masticación	0.24				0.8301
		Tamaño	11.64				0.1086
Lmap			<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>	
	PGLS	Hábitos	-0.0073	-0.8519	19	0.4049	
		Fuerza	-0.0458	-0.1695	19	0.8672	
		Masticación	0.0247	1.1417	19	0.2678	
		Tamaño	0.0403	0.0199	19	0.0578	

4.1.3. Significado de la estructuración filogenética de la variación morfológica

Entre los objetivos particulares de esta tesis se propuso analizar la asociación entre la variación morfológica cráneo-mandibular, las relaciones filogenéticas y variables explicativas consideradas como posibles predictoras de esa variación. La variación morfológica cráneo-mandibular resultó fuertemente asociada a las relaciones filogenéticas entre los caviomorfos. De manera independiente a la estructuración filogenética de la variación morfológica, el tamaño resultó ser una variable importante para explicar dicha variación.

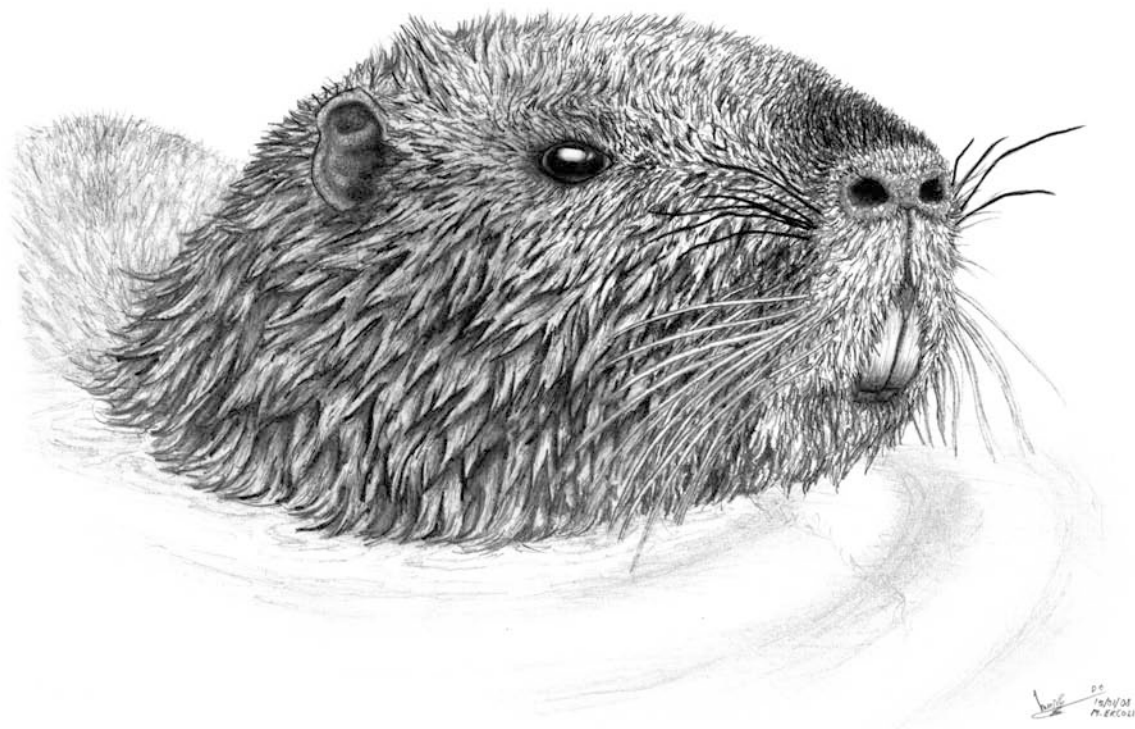
Notablemente, el patrón observado y los valores de señal filogenética obtenidos para los distintos conjuntos de datos difirieron entre los que involucraron el aparato masticatorio, es decir, los datos de mandíbula y del módulo ROSTRO, de los que

involucraron las regiones basicraneana y neural (módulos BASI y NEURO). Los datos de cráneo arrojaron resultados similares a los obtenidos para el aparato masticatorio lo que probablemente indique que la variación global está influenciada más fuertemente por la variación en la región rostral.

Los altos valores de señal filogenética para la mandíbula y el módulo rostral ($K = 2$; Tabla 12) no permitirían apoyar la hipótesis de evolución siguiendo un modelo por movimiento Browniano (explicación en Anexo III), sino que darían sustento a la propuesta de un origen temprano de las principales vías de especialización morfológica, probablemente asociado esto con eventos de adaptación durante el origen de los distintos clados. Patrones similares han sido observados para diversos clados de mamíferos, como monos platirrinos (Perez *et al.*, 2011) y carnívoros (Jones y Goswami, 2010a). A su vez, dentro de clados como los roedores caviomorfos y los carnívoros han sido detectados patrones algo distintos a niveles filogenéticos más bajos, donde la variación morfológica está más asociada a la ecología que a la filogenia (Perez *et al.*, 2009; Jones y Goswami, 2010b). De esta manera, se hace necesario el conocimiento de las relaciones filogenéticas en diferentes escalas evolutivas para entender la evolución de la diversidad morfológica. El análisis de la variación morfológica en distintos niveles temporales, mediante la incorporación de evidencia paleontológica, también resulta una herramienta invaluable en el estudio de la evolución fenotípica de los distintos grupos filogenéticos, como los roedores caviomorfos.

RESULTADOS

**La evidencia de los fósiles: diferenciación temprana de la
variación morfológica de la mandíbula de roedores
caviomorfos**



Capyra
Myocastor

5.1. Introducción

El registro fósil de los roedores caviomorfos en América del Sur es tan antiguo como el Eoceno medio (ca. 41 Ma; Antoine *et al.*, 2011). Al menos desde el Deseadense (Oligoceno tardío, 24,5-29 Ma; Flynn y Swisher, 1995), las cuatro superfamilias en que se divide el grupo –Erethizontoidea, Caviioidea, Chinchilloidea y Octodontoidea– son reconocidas en el registro fósil esencialmente a través de caracteres dentarios (Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982; Shockey *et al.*, 2009; Vucetich *et al.*, 2010b).

Diversos trabajos previos han logrado detectar una gran disparidad en la morfología cráneo-mandibular, dentaria (Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004; Vucetich *et al.*, 2005; Perez *et al.*, 2009) y postcraneana (Morgan, 2009b) de las especies actuales. Aunque parte de esta disparidad parece relacionarse con ciertos factores ecológicos a niveles bajos de divergencia filogenética (Perez *et al.*, 2009), la variación morfológica ha mostrado una fuerte estructura filogenética y menor señal ecológica a niveles taxonómicos más altos (Morgan, 2009a). En el Capítulo anterior, que incluyó varios clados de caviomorfos actuales, se encontró que la historia filogenética puede ser más importante que los factores ecológicos para entender las principales diferencias en la forma mandibular y craneana entre los principales clados de roedores caviomorfos. Esto se interpretó como resultado de una larga historia evolutiva y una temprana divergencia de los principales clados (superfamiliares). En este sentido, perdió apoyo nuestra hipótesis de una diferenciación siguiendo un modelo de movimiento Browniano durante la divergencia de los caviomorfos y ganó apoyo la hipótesis alternativa sobre el establecimiento temprano en la historia de estos roedores de las principales vías de especialización cráneo-mandibular, lo que podría explicar la fuerte estructura filogenética en la morfología, principalmente a niveles altos (familias y superfamilias) de divergencia filogenética.

En este Capítulo, se profundiza en el estudio de esta hipótesis a través de un análisis de la variación morfológica de la mandíbula de roedores caviomorfos actuales y fósiles, y se comparan estos resultados a los obtenidos en un contexto filogenético comparativo. La combinación de estos métodos y el estudio directo de los fósiles representa uno de los enfoques más eficientes para poner a prueba hipótesis sobre divergencia morfológica entre distintos linajes (Gavrilets y Losos, 2009) A diferencia de otros grupos filogenéticos, el registro paleontológico de los caviomorfos es inusualmente rico y permite contar con importante información de variación

morfológica (Losos y Mahler, 2010; Pérez y Vucetich, 2011; Vucetich *et al.*, 2011). Los fósiles proveen información directa sobre el momento (geológico) en el que los patrones globales de diferenciación morfológica pueden haberse establecido. Dada la divergencia temprana de los principales clados de caviomorfos (Vucetich *et al.*, 1999), y la estructura filogenética de la variación morfológica en la mandíbula de los representantes actuales, podría esperarse que la morfología de los fósiles muestre un patrón y un grado de variación similar al de las especies vivientes más cercanas filogenéticamente.

5.2. Materiales y Métodos

Se utilizaron dos conjuntos de datos. El primero contenía una muestra de 126 especímenes representando 19 especies y 17 géneros de caviomorfos actuales distribuidos en 7 familias. El segundo incluyó 19 especímenes fósiles que representan 12 géneros y 6 familias (Tabla 18). El detalle de los especímenes analizados se encuentra en el Apéndice 2. Los fósiles fueron seleccionados sobre la base de su antigüedad (no más modernos que la parte tardía del Mioceno temprano; Santacrucense, >16 Ma; Flynn y Swisher, 1995; Tabla 3; Fig. 33) y un estado de conservación que permitiera el reconocimiento de, al menos, la región alveolar completa.

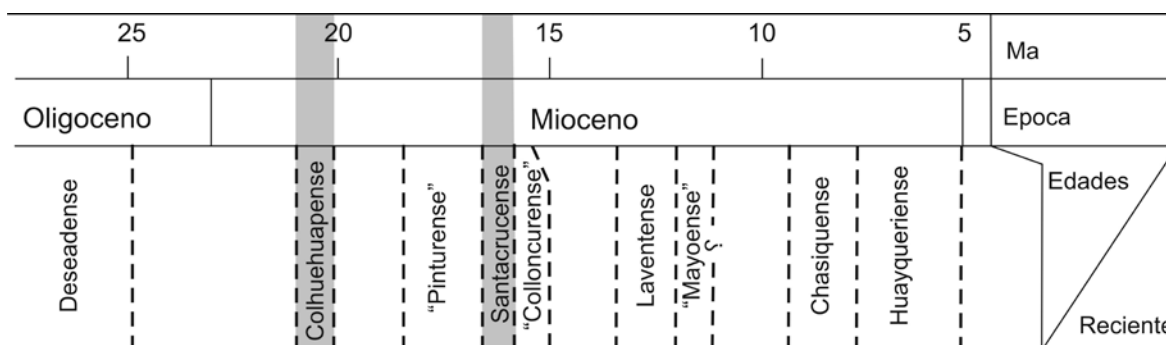


Figura 33. Esquema temporal donde se indican las edades en que se registran los fósiles analizados en esta tesis.

El análisis de la variación morfológica se realizó mediante la utilización de técnicas de morfometría geométrica 2D. Un conjunto de 7 *landmarks* (Fig. 34) pudo ser utilizado para representar la morfología preservada en los materiales fósiles que involucra la diastema y el cuerpo mandibular (se distingue la diastema como una región separada del cuerpo por ser una estructura distintiva en roedores), que comprenden la

región alveolar de incisivos y molares (Klingenberg *et al.*, 2003); este es un módulo bien definido que aporta importante información sobre la variación morfológica de la mandíbula (Cheverud, 2004). Se analizó la variación en las coordenadas mediante análisis Procrustes y de componentes principales. Las diferencias de forma se interpretaron en función de la variación de grillas de deformación.

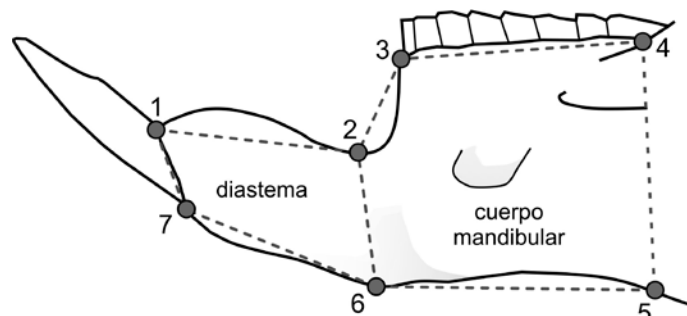


Figura 34. Esquema de *landmarks* utilizados para representar la configuración de la región alveolar de la mandíbula.

Tabla 18. Cantidad de especímenes analizados en este apartado.

Taxones	N	Taxones	N
Cavioidea		Octodontoidea	
Caviidae		Echimyidae	
<i>Cavia aperea</i>	8	<i>Myocastor coypus</i>	10
<i>Microcavia australis</i>	11	<i>Proechimys guyannensis</i>	4
<i>Galea musteloides</i>	10	† <i>Stichomys</i>	1
<i>Dolichotis patagonum</i>	10	† <i>Spaniomys</i>	3
<i>Pediolagus salinicola</i>	4	Octodontidae	
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	4	<i>Aconaemys porteri</i>	3
† <i>Eocardia</i>	2	<i>Aconaemys sagei</i>	1
† <i>Schistomys</i>	1	<i>Ctenomys australis</i>	9
Dasyproctidae		<i>Octodontomys gliroides</i>	7
<i>Dasyprocta</i> sp.	10	<i>Octodon degus</i>	2
† <i>Neoreomys</i>	1	<i>Octodon bridgesi</i>	4
Chinchilloidea		<i>Spalacopus cyanus</i>	4
Chinchillidae		† <i>Caviocricetus</i>	1
<i>Chinchilla</i> sp.	5	† <i>Prospaniomys</i>	1
<i>Lagidium viscacia</i>	10	† <i>Protacaremys</i>	2
<i>Lagostomus maximus</i>	10	† <i>Protadelphomys</i>	3
† <i>Prolagostomus</i>	1	† <i>Sciamys</i>	1
Neopiblemidae			
† <i>Perimys</i>	2		

Con el fin de comparar el patrón de variación en los géneros fósiles y actuales se llevó a cabo un análisis de componentes principales sobre las configuraciones consenso de cada género presente en ambos conjuntos de datos. Además de este análisis, se llevó a cabo un segundo análisis en el que se analizó la variación de los individuos, en particular la de los fósiles, dentro del espacio de variación de los consensos (“*between-groups* PCA”; Mitteroecker y Bookstein, 2011). En este tipo de análisis se proyectan los datos de forma de los individuos (en este caso 2 especímenes por cada género actual más los 19 especímenes fósiles) sobre los autovectores calculados a partir de una matriz de covarianza de los promedios en lugar de una matriz de covarianza total como en el caso de un ACP común.

Por último, se evaluó el grado de variación morfológica en fósiles y actuales mediante el cálculo de los valores de disparidad de Foote (Foote, 1993; Neige, 2003). La disparidad es estimada como la distancia desde el centroide de cada género (i.e. caviomorfos actuales y extintos) a la forma consenso de todos los géneros. La significancia de las diferencias entre los valores de disparidad se estimó calculando intervalos de confianza basados en 900 réplicas de bootstrap. La disparidad fue calculada usando el módulo DisparityBox6f de la serie IMP (Sheets, 2003).

5.3. Resultados

En el análisis de la región alveolar de la mandíbula para los géneros actuales, los dos primeros ejes explicaron alrededor de un 75% de la variación (Fig. 35). Las principales diferencias de forma se asociaron a la profundidad y longitud de esta región y al espesor de la diastema. Hacia valores negativos del RW1, la mandíbula se hace más alta y corta, y la diastema más alta. En este extremo se ubicaron los géneros *Aconaemys* y *Ctenomys*. Sobre el extremo positivo se ubicaron *Dolichotis* y *Pediolagus* que mostraron mandíbulas más bajas y largas, y diastema baja. Hacia valores positivos del RW2, la diastema se alarga y el cuerpo mandibular se acorta, características mostradas por *Proechimys* y *Octodontomys*. En este análisis se observó un patrón de distribución de los géneros estructurado filogenéticamente. Los cavioides se concentraron en su gran mayoría hacia valores positivos del RW1 y negativos del RW2, mientras que los chinchilloideos sobre valores positivos del RW1 y del RW2. Los octodontoideos se ubicaron en valores negativos del RW1 y alrededor de cero del RW2, con excepción de *Octodontomys* y *Proechimys* que se alejaron hacia valores positivos del segundo eje.

En el análisis conjunto de actuales y fósiles, los dos primeros componentes contribuyeron con 49% y 17% a la variación total respectivamente (Fig. 36). El ordenamiento resultó similar al observado para los actuales solamente. Los principales cambios se observaron en la profundidad de la mandíbula y en el desarrollo dorsoventral y anteroposterior de la diastema. Mediante el PCA “entre grupos” se obtuvo un ordenamiento similar al obtenido a partir del PCA común (Fig. 37), aunque con un grado de dispersión de los datos menor. Los géneros fósiles se dispusieron próximos a los representantes actuales de las superfamilias correspondientes, aunque la superposición fue solamente parcial. Los chinchilloideos fósiles (*†Perimys* y *†Prolagostomus*) se ubicaron más cerca de los octodontoideos mientras que los actuales se acercaron a los caviioideos. Los géneros caviioideos *†Neoreomys* y *Dasyprocta* (Dasyproctidae) se ubicaron entre los octodontoideos, debido a que poseen mandíbulas y diastemas más altas y procesos mentonianos más fuertes que los representantes de la otra familia de caviioideos analizados (Caviidae).

Los únicos fósiles de octodontoideos que se ubicaron cerca de los representantes actuales de esa superfamilia fueron *†Sciamys* y *†Protadelphomys*, y solamente el género actual *Proechimys* se ubicó cerca de los fósiles. La principal diferencia morfológica (dada sobre el RW2) entre los octodontoideos fósiles y actuales es la posición de la base del proceso coronoides que en los actuales se adelanta con respecto al *landmark* que representa el inicio del proceso angular (Fig. 38). Es interesante notar la posición extrema del género *†Protadelphomys*, consecuencia de una morfología similar a la de los géneros *Aconaemys* y *Ctenomys* aunque con rasgos más marcados, como la parte anterior de la región alveolar más profunda y más corta.

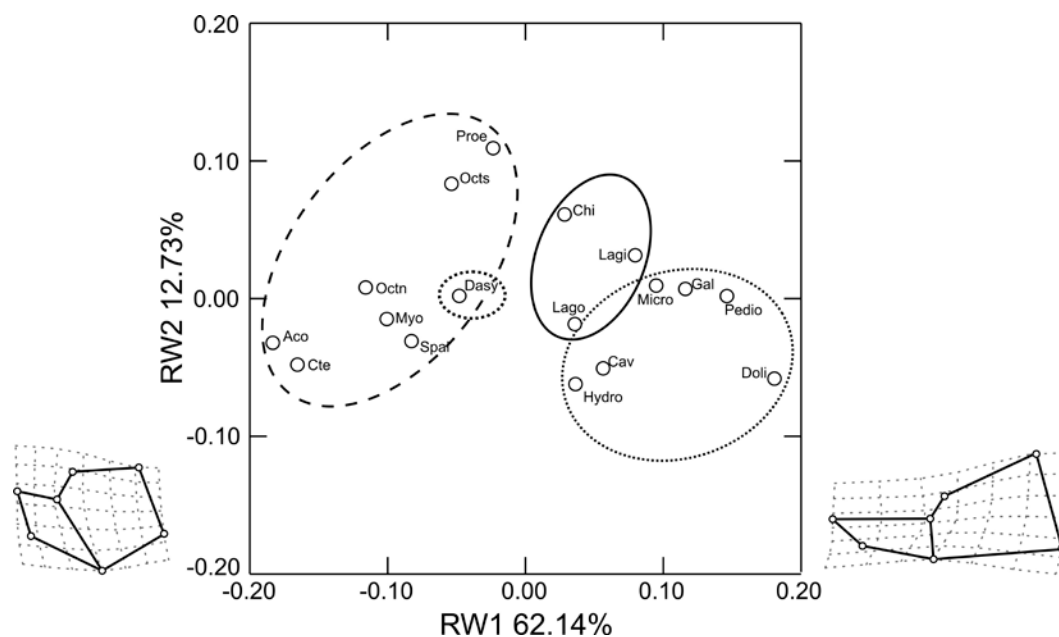


Figura 35. Ordenamiento de los 17 géneros actuales en el morfoespacio definido por los dos primeros relative warps (RWs). Las superfamilias son indicadas según el tipo de línea: cortada, Octodontoidea; punteada, Cavioidea, llena, Chinchilloidea. Los cambios de forma son mostrados como variación en grillas de deformación. Abreviaturas: Aco, *Aconaemys*; Cav, *Cavia aperea*; Chi, *Chinchilla*; Cte, *Ctenomys australis*; Dol, *Dolichotis patagonum*; Gal, *Galea*; Hydro, *Hydrochoerus hydrochaeris*; Lagi, *Lagidium viscacia*; Lago, *Lagostomus maximus*; Micro, *Microcavia australis*; Myo, *Myocastor coypus*; Oct, *Octodon*; Omys, *Octodontomys gliroides*; Pedio, *Pediolagus salinicola*; Proe, *Proechimys guyannensis*; Spal, *Spalacopus cyanus*.

El análisis de disparidad sugiere que, al menos ya en el Santacrucense (parte tardía del Mioceno temprano), los caviomorfos ya habían alcanzado rangos de variación similares a los de los representantes vivos [valores de disparidad para los caviomorfos extintos = 0,25 (0,013 – 0,033), y vivos = 0,19 (0,013 – 0,023)].

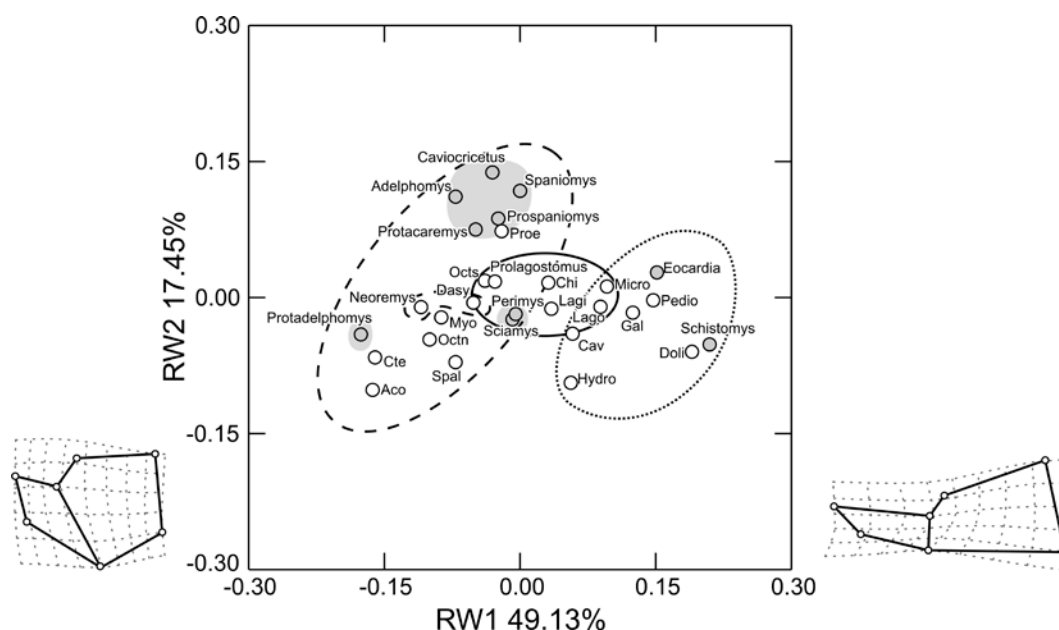


Figura 36. Ordenamiento de los géneros actuales y extintos en el morfoespacio definido por los dos primeros *relative warps* (RWs). Las superfamilias se indican con el tipo de línea: línea cortada, Octodontoidea; punteada, Caviioidea; llena, Chinchilloidea. Los cambios de forma a lo largo del RW1 se muestran como grillas de deformación. Las abreviaturas de los géneros actuales son las mismas que para la Figura 43. Las áreas grises indican la posición de los octodóntidos fósiles.

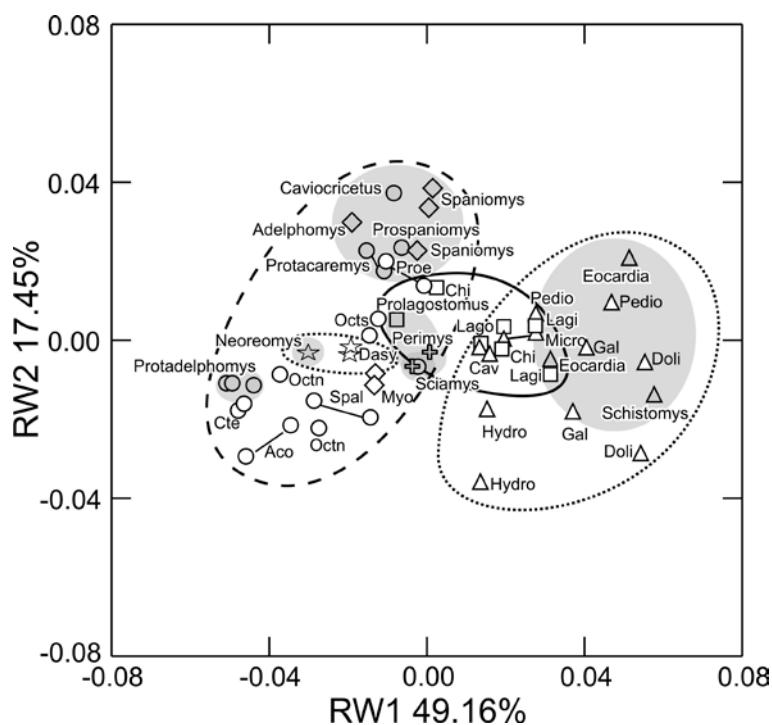


Figura 37. Ordenamiento obtenido mediante el PCA “entre grupos” de los especímenes representando los 17 géneros actuales y los 12 extintos en el espacio definido por los dos primeros *relative warps* (RWs). Los RWs fueron construidos a partir de los consensos (Mitteroecker & Bookstein, 2011). Las superfamilias son indicadas según el tipo de línea: cortada, Octodontoidea; punteada, Caviioidea, llena, Chinchilloidea. Abreviaturas para los géneros actuales igual que en la Fig. 35.

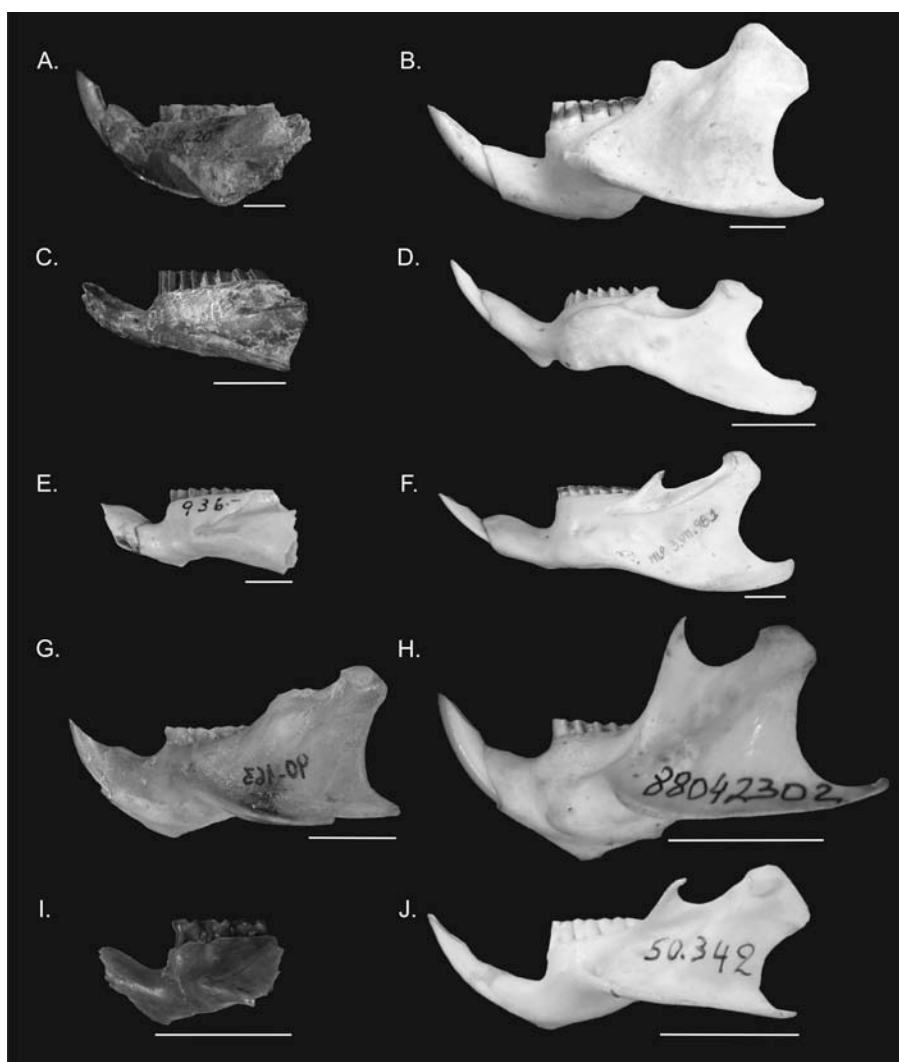


Figura 38. Vista lateral de la mandíbula de géneros actuales y extintos representativos. Caviioidea, (a) †*Neoreomys*, (b) *Dasyprocta*, (c) †*Eocardia*, (d) *Cavia*; Chinchilloidea, (e) †*Perimys*, (f) *Lagostomus*; Octodontoidea, (g) †*Protadelphomys*, (h) *Aconaemys*, (i) †*Spaniomys*, (j) *Proechimys*. Escala: 1 cm.

Capítulo VI

DISCUSIÓN



Spalacopus

6.1. Variación morfológica

A continuación se discuten los principales resultados del estudio de la diversidad morfológica de roedores caviomorfos a partir de varios conjuntos de datos morfométricos. En general, los octodontoideos mantuvieron una clara separación con respecto a los demás clados, mientras que los cavioides resultaron superpuestos, en mayor o en menor medida, con los chinchilloideos. El estudio de los módulos del cráneo permitió analizar con un mayor detalle la variación morfológica ocurrida en cada uno de ellos.

La separación de los distintos taxones en el morfoespacio obtenido para los datos 3D de mandíbula reflejó, en gran medida, las relaciones filogenéticas entre los caviomorfos estudiados. Los octodontoideos se agruparon en una zona acotada del morfoespacio; *Abrocoma* y *Myocastor* resultaron excepciones a este patrón. *Abrocoma* se acercó al chinchilloideo *Chinchilla*, y *Myocastor* se ubicó en un extremo de la variación de la superfamilia por la combinación de rasgos única dada por una mandíbula alta y ancha y una marcada reducción en la altura del proceso coronoides. Los octodóntidos y equímidos presentan mandíbulas altas, procesos coronoides y condilar altos, procesos angulares poco expandidos ventralmente pero sí lateralmente, con el extremo anterior en una posición más dorsal que en el resto de los caviomorfos. Estas características son señaladas generalmente como favorables para los hábitos excavadores, especialmente en aquellas especies que presentan, en algún grado, hábitos dentoexcavadores. Una configuración robusta de la mandíbula se asocia a la presencia de fuerte musculatura masticatoria; un cuerpo mandibular alto genera más espacio para acomodar masas musculares más grandes (Verzi y Olivares, 2006), a la vez que genera resistencia estructural al *stress* impuesto sobre el hueso por las fuerzas generadas durante la masticación y el uso de los incisivos (Becerra *et al.*, 2011). Un cóndilo elevado aumenta la ventaja mecánica de los músculos maseteros (Greaves, 1978), mientras que un proceso coronoides alto implica una mayor masa de músculos temporales y una componente vertical de la fuerza marcada. Aunque los equímidos incluidos en estos análisis no son de hábitos excavadores, presentaron características morfológicas similares a los octodóntidos, principalmente las vinculadas a la altura del cuerpo mandibular y de los procesos, aunque sin una marcada expansión lateral de la mandíbula. El ctenomino *Ctenomys*, junto a los octodontinos *Spalacopus* y *Aconaemys*, son los géneros que mostraron más marcadas estas características. Todas las especies de

estos géneros presentan hábitos subterráneos y dentoexcavadores, especialmente *Ctenomys* y *Spalacopus* (Vassallo, 1998; Bacigalupe *et al.*, 2002).

Los chinchilloideos presentaron una mezcla de características presentes en octodontoideos y cavioides, con mandíbulas moderadamente altas y procesos coronoides y condilar altos, con procesos angulares más extendidos póstero-ventralmente comparados con los octodontoideos, aunque sin la expansión lateral que caracteriza a los últimos. El género *Lagostomus* posee algunos rasgos similares a la de algunos cavioides, como la presencia de procesos condilar y coronoides bajos (más bajos comparados con los otros chinchillidos); sin embargo la mandíbula es más robusta y ancha, lo que se asocia a un gran desarrollo de los maseteros especialmente el superficial y los laterales (ver Anexo II). Estas características se vincularían a los hábitos fosoriales de este género que, aunque es primariamente braquioexcavador (utiliza los brazos como herramienta de excavación), también utiliza sus incisivos para excavar (Fernández, 1949; Morgan *et al.*, 2007). La configuración grácil de la mandíbula de *Chinchilla* y *Lagidium*, especialmente la parte posterior que incluye el proceso angular, podría vincularse con la presencia de bullas hipertrofiadas que impondrían una restricción física al desarrollo de la mandíbula. Esta gracilidad se asocia a un pobre desarrollo de la musculatura masticatoria, como pudo ser observado para el género *Chinchilla* (ver Anexo II).

La mayoría de los cavioides mostraron mandíbulas bajas, con procesos angulares extendidos posterior- y ventralmente. A su vez, los procesos coronoides y condilar son bajos, particularmente en los cávidos de la subfamilia Caviinae. El desarrollo póstero-ventral del proceso angular implica una orientación más horizontal de la línea de acción de los músculos pterigoideos y masetero superficial, que serían responsables del movimiento hacia delante de la mandíbula durante la masticación (Maynard Smith y Savage, 1959; Vassallo y Verzi, 2001). La fosa masetéica dorsal, que en los cávidos es muy amplia (Fig. 7), no pudo ser representada mediante el conjunto de *landmarks* utilizados en esta tesis, salvo su extremo anterior a través del *landmark* 14, que indica la posición de la muesca de inserción del masetero medial infraorbital. Este *landmark* se posicionó muy lateral con respecto a la serie dentaria (*landmarks* 3 y 15; Fig. 20) en los cávidos, mientras que en los octodontoideos y chinchilloideos lo hizo más medialmente (más cerca de la serie dentaria). La posición lateral de la muesca de inserción acompaña la lateralización de toda la fosa (Fig. 7), lo que involucraría un mayor desarrollo de los músculos maseteros mediales

zygomaticomandibulares (ver Anexo II). Maynard Smith y Savage (1959) propusieron al músculo masetero medial infraorbital (asistido por los zygomaticomandibulares) como el responsable de mantener la presión vertical durante la masticación en el carpincho (caviomorfo que analizaron). Otra de las características particulares de los cávidos es la presencia de un cóndilo bajo, lo cual es considerado como una apomorfía de esta familia (Vassallo y Verzi, 2001) y ha sido asociado a una reducción de la ventaja mecánica de los músculos maseteros (y pterigoideos, no analizados en este trabajo) y por consiguiente de la fuerza que son capaces de ejercer estos músculos, lo que podría vincularse a la gracilidad observada en las mandíbulas de los cávidos (Vassallo y Verzi, 2001). Maynard Smith y Savage (1959) explicaron que esta condición (cóndilos bajos) es consecuencia de que elevando el cóndilo no se podría ganar más ventaja mecánica en un músculo que ya la ha ganado adelantando su posición con respecto al cóndilo. Esta aseveración tendría sentido para el masetero medial infraorbital por la posición adelantada que presenta. Pese a que en todos los caviomorfos estudiados este músculo se inserta sobre la pared lateral de la mandíbula a nivel del premolar y primeros dos molares, en los miembros de la familia Caviidae la distancia entre la articulación y este punto es mayor que en cualquier otro caviomorfo. Desde un punto de vista evolutivo, los cávidos habrían adquirido la condición de un cóndilo bajo de manera coordinada con un cambio en la configuración del masetero medial zygomaticomandibular (comparar Figs. 56 y 91), que implica un acortamiento de las fibras, una orientación más vertical de las mismas, y un acercamiento del músculo a la serie dentaria (Pérez y Vucetich, 2011). Todas estas características permitirían a este músculo cumplir una función estabilizadora de la mandíbula durante la masticación, función propuesta por Hiiemae (1971) en *Rattus norvegicus* (Myomorpha, Muroidea, Muridae; Musser y Carleton, 2005), basándose en la orientación vertical del masetero medial y su elevada componente vertical de fuerza. La morfología descrita para los cávidos resultó muy diferente a aquella que muestran los géneros *Dasyprocta* y *Cuniculus*, los cuales muestran mandíbulas altas, con procesos angulares escasamente extendidos posteriormente (el extremo está a nivel del extremo posterior del cóndilo; Fig. 6), y los procesos coronoides y condilar elevados por encima del plano oclusal de la serie dentaria inferior. La condición basal de estos géneros en la filogenia sugiere que su morfología podría ser más parecida a la “ancestral” de la superfamilia Cavoidea, e incluso del resto de los caviomorfos (Wood, 1949; Korth, 1994).

En cuanto al patrón observado para los datos de cráneo, resultó similar al descripto para la mandíbula, con los distintos géneros agrupados en el espacio de forma según las superfamilias.

Dentro de la superfamilia Octodontoidea, la familia Octodontidae resultó ser homogénea morfológicamente, mostrando poca dispersión en la zona del morfoespacio que ocuparon. Los principales rasgos que caracterizan a un octodóntido son la presencia de un rostro corto, órbitas pequeñas en muchos casos, con una posición más dorsal, y un incremento en el tamaño de las bullas auditivas, esto último acentuado en varios octodontinos, especialmente *Octomys*, *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*. Esta última característica resultó presente también en los géneros *Abrocoma* (Abrocomidae), *Chinchilla* (Chinchillidae) y, aunque menos marcado, en *Microcavia* (Caviidae), que se ubicaron cercanos a los octodóntidos, por lo que podría interpretarse que el tamaño de la bulla auditiva fue una de las características que influyó, con mayor preponderancia, la disposición espacial de los distintos géneros en el primer eje de forma (Fig. 21 en Capítulo 4), independientemente del nivel de divergencia filogenética. Las características mostradas por los octodóntidos, excepto probablemente el tamaño relativo de las bullas auditivas, pueden ser vinculadas con los hábitos fosoriales que tienen los representantes de este clado. El aumento del tamaño de las bullas se vincula con una audición más aguda, especialmente para los sonidos de baja frecuencia. Schleich y Vassallo (2003) asociaron el incremento de tamaño de la bulla con la comunicación en vías subterráneas. Estos autores concluyeron, a partir de un análisis de variación del volumen bullar, que el género *Ctenomys* muestra un tamaño mayor con respecto a otros caviomorfos, sustentando la hipótesis de la comunicación subterránea. De acuerdo a la propuesta de otros autores (Mares, 1980; Randall, 1994; Ojeda *et al.*, 1996, 1999; Verzi, 2001) el tamaño de las bullas, antes que asociado a hábitos fosoriales, estaría vinculado a la ocupación de ambientes áridos. Los resultados de esta tesis sustentan esto último. Probablemente las diferencias entre los resultados se deba al muestreo taxonómico, dado que en el estudio de Schleich y Vassallo (2003) no fueron incluidos los octodontinos ni abrocómidos ni el chinchillino *Chinchilla*, los cuales presentan mayor tamaño bullar que los ctenominos, según los resultados de esta tesis. De estos, tanto *Octomys* como *Abrocoma* y *Chinchilla*, presentan hábitos epigeos y no son fosoriales, de ahí que en esta tesis se sugiera un vínculo más fuerte con el ambiente que con los hábitos. Los octodóntidos son un grupo de roedores en su mayoría adaptados a ambientes semiáridos a áridos (Lagos *et al.*, 1995; Ebensperger *et al.*, 2008;

Gallardo *et al.* 2009; Traba *et al.*, 2010). Estas mismas características también están presentes en los chinchillinos *Chinchilla* y en menor medida *Lagidium*, el cavino *Microcavia*, y el abrocómido *Abrocoma*, todos ellos distribuidos en regiones de condiciones climáticas áridas (Braun y Mares, 1996; Cortés *et al.*, 2003; Ebensperger *et al.*, 2006; Tirado *et al.*, 2007).

El acortamiento de la diastema y la reducción del tamaño de las órbitas y la dorsalización del arco cigomático han sido previamente vinculados con los hábitos excavatorios. La reducción del tamaño de los ojos (reflejado en el tamaño de la órbita; Verzi, 2008) es una característica común a muchas especies de mamíferos de vida subterránea, lo que está vinculado a una reducción del costo metabólico del mantenimiento de estructuras que, en principio, no se utilizan (Peichl *et al.*, 2005). En particular, entre los caviomorfos con vida subterránea la órbita está reducida (Nevo, 1979; Verzi, 2002, 2008; Morgan *et al.*, 2007). La dorsalización del arco cigomático se vincula a la generación de espacio para acomodar masas musculares más grandes y componentes látero-mediales más importantes, vinculado a la generación de mayores fuerzas oclusales durante la masticación y excavación en especies de hábitos fosoriales.

Los rasgos más característicos que distinguieron a los chinchilloideos fueron el alargamiento de la región rostral y el desarrollo anterior marcado de la fosa masetérica rostral. Además, los géneros *Lagidium* y *Chinchilla*, especialmente este último, presentan bullas auditivas de gran tamaño, mientras que *Lagostomus* mostró una clara reducción de las mismas (Fig. 22), característica que se observó asociada a la forma de la bóveda craneana, más redondeada en los primeros y más aplanada en *Lagostomus*. En el caso de los chinchillinos, estas modificaciones podrían estar asociadas a la expansión dorsal de las bullas auditivas, que resulta en el desarrollo del receso epitimpánico observable en vista dorsal del cráneo (Fig. 4). En *Lagostomus*, la zona neural presenta poco desarrollo dorso-ventral, con presencia de una marcada fosa temporal, al contrario de lo que pasa en *Lagidium* y *Chinchilla*, en los cuales la fosa está presente aunque con una superficie reducida, lo que se asocia al escaso desarrollo del músculo temporal observado en *Chinchilla* (ver Anexo II). Las diferencias observadas entre los dos linajes de chinchilloideos podrían asociarse al tipo de ambiente al que están vinculadas las especies y a los diferentes hábitos. Mientras que el género *Lagostomus* habita ambientes más templados y húmedos y presenta hábitos fosoriales, los chinchillinos habitan ambientes áridos y son de hábitos epigeos y no cavan madrigueras. El ambiente podría explicar las diferencias en el tamaño de las bullas auditivas, reducidas en el primero e

hipertrofiadas en los segundos. El importante desarrollo de la musculatura masticatoria en *Lagostomus* (especialmente el músculo temporal y medial infraorbital; ver Anexo II) podría asociarse a los hábitos fosoriales de este género.

Los cavioides mostraron una mayor dispersión en el espacio de forma comparado con los otros clados, mostrando una mayor diversidad morfológica. Se observó una separación de esta superfamilia en dos subgrupos (Fig. 21), con los géneros *Hydrochoerus*, *Dolichotis* y *Pediolagus* por un lado, y los géneros *Cuniculus*, *Dasyprocta*, *Kerodon*, *Cavia* y *Galea*, por el otro. *Microcavia* se acercó espacialmente a los otros cavinios. Los primeros tres géneros se encuentran entre los caviomorfos vivientes más grandes y se caracterizan por presentar rostros más alargados, nasales más cortos, y una región temporal con menos superficie debido al acortamiento de la caja craneana y su inclinación ventral. Dentro del segundo grupo, *Dasyprocta* y *Cuniculus* son también caviomorfos grandes, especialmente el segundo pero, pese a ello, se agruparon con otros cavioides pequeños. Estos presentaron rostros más cortos y robustos, nasales extendidos anteriormente, y regiones temporales más amplias (Figs. 3, 4 y 22), esto último asociado probablemente con un mayor desarrollo de los músculos temporales aunque faltaría confirmar esta aseveración pues citas disponibles para *Dasyprocta* indican lo contrario (Mivart y Murie, 1866; Woods, 1972).

El análisis de los datos de los módulos craneanos resultó en un ordenamiento de los distintos géneros siguiendo la estructura filogenética a nivel superfamiliar en el caso del módulo ROSTRO, mientras que para los otros dos módulos (BASI y NEURO), la superposición de los géneros fue mayor y la diferenciación de los grandes clados no fue tan evidente.

La disposición de los distintos géneros obtenida con los datos de forma del módulo ROSTRO resultó en el ordenamiento más claro de las superfamilias de caviomorfos, similar a la obtenida con los datos de mandíbula y cráneo, siendo los datos de mandíbula los que generaron mayor dispersión en los octodontoideos y menor separación entre los cavioides. Este módulo representa la porción craneana del aparato masticatorio, por lo que este resultado es ciertamente esperable. A semejanza de lo que ocurrió con los datos de cráneo, se obtuvieron dos grupos morfológicos dentro de la superfamilia Cavioides: por un lado *Dolichotis*, *Pediolagus*, *Microcavia* e *Hydrochoerus*, mientras que los demás géneros formaron un segundo grupo (Fig. 23). Tanto los chinchilloideos como los octodontoideos se separaron claramente dentro del

morfoespacio. Los géneros *Chinchilla* y *Abrocoma* se ubicaron cercanos entre sí hacia el extremo de la distribución de los octodontoideos dado que *Abrocoma* presenta, al igual que los chinchillidos, un rostro alargado y bajo, con fosa masetérica rostral con las mismas características. Una de los rasgos más variables dentro de este módulo resultó ser la diastema. En varios géneros de octodóntidos, en particular los más fosoriales, como *Ctenomys* y *Aconaemys*, la diastema está acortada (Fig. 22) en comparación con representantes de otras familias del mismo tamaño, como *Microcavia* o *Cavia*. El acortamiento de la diastema se asocia con rostros más masivos que resistan la fuerza que es ejercida por y contra los incisivos durante actividades como la excavación. Por el contrario, en géneros que no requieren de grandes fuerzas oclusales en los incisivos, la diastema suele ser más larga y grácil. En estos últimos, las componentes horizontales de los músculos masticatorios están más marcadas (ver Anexo II), mientras que en los géneros más fosoriales, como *Ctenomys*, las componentes verticales son preponderantes. Esto ya fue notado por Greaves (2008) que propuso un modelo mecánico en el que las proporciones craneanas, incluyendo el largo de la diastema, se asocian a modificaciones en la orientación de la resultante muscular (suma de todos los vectores fuerza de los músculos masticatorios). En especies con resultantes dirigidas más posteriormente (más verticales) la diastema es más corta, mientras que en especies con resultantes orientadas anteriormente, la diastema es más larga (Greaves, 2008).

Los datos de forma del módulo BASI generaron un ordenamiento con mayor superposición de los distintos géneros. Solamente los octodontoideos se separaron de manera clara, aunque el género *Myocastor* se ubicó en el extremo contrario, cerca del cávido *Dolichotis* y el chinchillido *Lagostomus*. Estos tres géneros mostraron en común un marcado desarrollo vertical de los procesos paraoccipitales y bullas pequeñas. Tal como ocurrió con los datos de cráneo, los géneros *Abrocoma*, *Chinchilla* y *Octomys* se agruparon en el espacio por presentar la región basicraneana angosta y las bullas con un marcado crecimiento.

El ordenamiento obtenido para el conjunto de datos del módulo NEURO mostró una superposición de los chinchilloideos con el resto de los grupos, al igual que lo observado para el módulo BASI, mientras que los cavioides y octodontoideos se separaron mejor. En este análisis se observaron con claridad las diferencias en la región nugal. Los cavioides *Cuniculus* y *Dolichotis* se ubicaron en el extremo negativo del RW1, seguidos por *Pediolagus*, *Hydrochoerus* y *Dasyprocta*. Los octodóntidos *Ctenomys* y *Spalacopus* se ubicaron en una posición extrema sobre valores negativos

del RW2, mostrando como principales características una caja craneana con poco desarrollo dorsal y una orientación más vertical de la zona occipital y del foramen magnum, mientras que los cávidos mostraron cajas craneanas más altas y abovedadas y una disposición más oblicua de esta región y del foramen. La superposición que mostraron los chinchilloideos con las otras superfamilias, a la vez que se separaron sobre el segundo eje, se puede explicar a partir de las diferencias morfológicas que presentan los chinchillinos y lagostominos. La caja craneana en los primeros es más abovedada mientras que en los segundos es más aplanada; a su vez, la orientación del foramen magnum es diferente; en *Chinchilla* y *Lagidium* es oblicua mientras que en *Lagostomus* es más vertical. La región nugal es lugar de origen e inserción de musculatura del cuello y tronco. Especies de hábitos excavadores poseen mayor masa muscular que permite disponer la cabeza de manera favorable durante la excavación (Stein, 2000). Esto podía generar un cambio en la configuración de esta zona, tendiente a incrementar las superficies de origen e inserción para poder acomodar una mayor cantidad de músculos (Stein, 2000). En cuanto a géneros de hábitos epigeos, la condición es distinta. Una orientación más oblicua de la región nugal (y del foramen magnum) se vincularía con posturas de la cabeza y cuello diferentes en especies con hábitos epigeos.

El análisis de la variación dentaria arrojó resultados interesantes. Los valores obtenidos para la variable de robustez de los incisivos resultaron similares entre muchos de los caviomorfos estudiados. Sin embargo, se observó un salto entre estos y los altos valores que presentaron *Hydrochoerus* y *Myocastor*. Un segundo grupo con valores relativamente altos pero aún cercanos a los demás taxones, lo conformaron *Lagostomus*, *Cuniculus*, *Dasyprocta*, *Dolichotis* y *Ctenomys*. Todos estos géneros, a excepción de *Ctenomys*, son los caviomorfos más grandes analizados. La robustez en *Ctenomys* puede vincularse a sus hábitos cavadores (Becerra *et al.*, 2011). *Abrocoma* mostró el menor valor para esta variable lo que implicaría incisivos más débiles.

En cuanto al tamaño del tercer molar, es una variable que cobra relevancia dentro de un modelo de funcionamiento del aparato masticatorio en el que la resultante muscular (la suma de todas las fuerzas de todos los músculos) se sitúa, en principio, en la región edéntula de la mandíbula, es decir, entre la serie dentaria y la articulación, con un límite anterior máximo representado por el último molar (Greaves, 1978). Si la resultante se situara por delante de algún molar, el hecho de masticar con éste tendería a

desarticular la mandíbula. En especies que presentan hábitos fosoriales o dietas que requieren grandes fuerzas oclusales, son esperables morfologías cráneo-mandibulares como las observadas en los octodóntidos y dasipróctidos, con cráneos y mandíbulas robustos, cuerpos mandibulares altos, marcada histricognatía y cóndilo y proceso coronoides altos. Todas estas características implican mayores masas musculares, brazos de palanca favorables (lo que incrementa la ventaja mecánica de un músculo Li/Lo ; Lessa, 1990), y mayor proporción de la componente vertical en la resultante privilegiando el movimiento vertical antes que el ántero-posterior (Hiemae, 1971). En especies en las que la mandíbula está acortada, es decir, la distancia entre los puntos donde se aplica la fuerza resultante (incisivos y molares) y la articulación mandibular es menor, se genera un conflicto entre la posición de la resultante y la del último molar. En este caso, la resultante puede ser desplazada posteriormente (mediante una ubicación más posterior de la musculatura) y en el caso de no poder ocurrir esto, la solución que parecen haber adoptado algunos octodóntidos, es la reducción del último molar (ver Verzi, 2002). En *Ctenomys* la reducción es muy marcada, siendo las especies de este género unas de las que presentan mayor grado de fosorialidad entre todos los caviomorfos analizados. Como se observó en las disecciones de especímenes de dos especies (ver Anexo II), la musculatura presenta una importante componente vertical y un gran desarrollo de los principales músculos como los maseteros y el temporal. En particular, este último presenta bien desarrollada la porción orbital que solamente en estas especies y en *Lagostomus* llega a insertarse en la base del proceso coronoides, en la fosa retromolar, rasgo presente en estos géneros y en *Dasyprocta* (ver Fig. 61). Sin embargo, en *Dasyprocta* no se observa reducción del tercer molar. Una hipótesis para explicar esta diferencia podría ser la presencia de variación en el grado de hipsodoncia de los molares. En el octodóntido son euhipsodontes, con corona muy alta y una implantación muy profunda, mientras que en *Dasyprocta* son mesodontes, con implantación menos profunda. Esto se vincula con el espacio con el que cuentan los incisivos para implantarse (Pascual *et al.*, 1965). Esta segunda opción parece la más probable, pues en especies que ejercen grandes fuerzas con los incisivos, estos resultan de un largo mayor (a partir de una implantación más profunda) con el objetivo de disipar el *stress* que se genera en ellos (Olivares y Verzi, 2006). En este caso, la base de los incisivos se atrasa y se hace más posterior, acercándose a la zona de crecimiento de los molares o extendiéndose por detrás. *Dasyprocta* posee también incisivos implantados profundamente pero no reduce los molares debido a que estos no tienen

una implantación tan profunda. Para contrastar esta afirmación es necesario tomar medidas que permitan evaluar la profundidad de implantación de molares e incisivos y el desarrollo de la porción orbital del músculo temporal.

Una cuestión interesante que surgió de los análisis de variación morfométrica, es la existencia de una similitud notable entre los ordenamientos obtenidos con los datos del módulo ROSTRO y los datos de mandíbula y, en menor medida, del cráneo. Los datos de forma del ROSTRO permitieron obtener el ordenamiento más claro de las tres superfamilias estudiadas. Sin embargo, los otros dos módulos craneanos (basicráneo y caja craneana) no presentaron una estructuración tan marcada aunque sí una separación más o menos clara entre algunos cavioides y octodontoideos. La similitud entre los resultados obtenidos entre los datos de ROSTRO y la mandíbula, podría sugerir que estas estructuras cambian de manera coordinada, fenómeno propuesto ya para los módulos craneanos (Hallgrímsson *et al.*, 2007). Este patrón de asociación también puede surgir por factores ecológicos y procesos evolutivos que generen cambios coordinados. De esta manera, modificaciones que se generen en el cráneo debido a procesos del desarrollo o funcionales, podrían reflejarse en modificaciones en la mandíbula.

6.2. Asociación entre la variación morfológica y las variables explicativas

Con el objetivo de analizar la asociación de la variación morfométrica del cráneo y la mandíbula con la filogenia y las variables consideradas (potencialmente) explicativas de la variación morfológica (tamaño, hábitos, fuerza de mordida y masticación), se emplearon modelos de regresión generalizados que permitieran tener en cuenta la influencia de la estructura filogenética sobre las relaciones entre las variables de forma y las explicativas.

Como resultado principal se encontró que la variación morfológica cráneo-mandibular se asoció de manera significativa con el tamaño, independientemente de la estructura filogenética. El hallazgo de alometrías evolutivas implica que los cambios en la forma observados estarían respondiendo básicamente a variaciones en el tamaño, variable muy importante que se correlaciona con la fisiología, la historia de vida y la ecología de los organismos (Lindstedt *et al.*, 1986; Finarelli, 2008 y citas allí dentro). Variaciones en el tamaño implican nuevos requerimientos mecánicos y/o fisiológicos

para poder mantener la función de las estructuras mientras ocurren variaciones en el tamaño (LaBarbera, 1989; Meloro *et al.*, 2008), lo que se asociaría a posibles cambios de forma (y tamaño) de dichas estructuras. La relación significativa entre la variación morfométrica y el tamaño se reflejó en la disposición de los géneros según las distintas superfamilias y en la distribución de los tamaños entre estas y dentro de ellas.

De los cinco conjuntos de datos de forma analizados, el mayor porcentaje de explicación por el tamaño lo obtuvo el correspondiente al módulo BASI, mientras que el que resultó con un menor porcentaje fue el correspondiente a los datos de mandíbula.

Dentro del morfoespacio generado para los datos del módulo BASI, que involucra las bullas auditivas, basicráneo y procesos paraoccipitales, los octodóntidos, que son los caviomorfos más pequeños analizados, se ubicaron en un extremo de la variación. Los representantes de esta familia presentan bullas auditivas grandes, e incluso hipertrofiadas en algunos géneros, y procesos paraoccipitales reducidos. En el otro extremo de la variación se ubicaron algunos de los géneros más grandes de caviomorfos, *Hydrochoerus*, *Lagostomus* y *Myocastor*, los cuales presentan las bullas auditivas más pequeñas y procesos paraoccipitales grandes y verticales. Los restantes géneros se dispusieron siguiendo un gradiente de tamaño en el mismo sentido, con los caviomorfos más grandes hacia el extremo donde se ubicó *Hydrochoerus*, y los caviomorfos más pequeños hacia el extremo donde se ubicaron los octodóntidos. Los chinchilloideos también se ubicaron acorde al tamaño con *Chinchilla* en el extremo opuesto al ocupado por *Lagostomus* y cercano a los octodóntidos. Dentro de los Octodontidae ubicados en el extremo opuesto a *Myocastor* se observó una tendencia a la distribución según los tamaños aunque no fue tan clara como en los otros clados. Como se mencionó previamente, el incremento en el tamaño de las bullas auditivas en octodóntidos está asociado a ambientes áridos. La reducción de las bullas auditivas en los caviomorfos más grandes podría explicarse como resultado de procesos alométricos o interpretarse como una adaptación a los ambientes que ocupan, más templados y húmedos que los primeros.

La muy baja asociación entre el tamaño y la variación de forma de la mandíbula encontrada (solamente el 10% quedó explicado con valor bajo de significancia) indicaría que además del tamaño, otros factores o procesos tendrían influencia sobre la generación del patrón observado de variación morfológica mandibular, como el proceso de divergencia filogenética. Los datos de mandíbula, junto con el módulo ROSTRO que también mostró porcentajes bajos de explicación por parte de la variable de tamaño,

mostraron una señal filogenética para el primer eje de forma muy alta, lo que indicaría la presencia de procesos de adaptación de los distintos clados.

Con respecto a la variable de fuerza de mordida, la asociación entre ésta y la variación morfométrica resultó débil (valores bajos de b parciales de los modelos de regresión) y no significativa para los datos de cráneo y mandíbula y el módulo NEURO; para los módulos BASI y ROSTRO los b parciales fueron mayores aunque también no significativos. Sin embargo, esta variable mostró señal filogenética significativa: los valores estimados se distribuyeron, en general, según los distintos clados principales, con los cavioides con los menores valores de fuerza, al igual que los chinchilloideos y los octodontoideos con los mayores valores. La estructuración de esta variable implica que los valores ya estarían fijados en la base de los clados, lo que explicaría la ausencia de asociación.

Con respecto a la variable de hábitos, la asociación entre ésta y la variación morfométrica resultó no significativa. A su vez, esta variable no mostró señal filogenética significativa debido a la ocurrencia de las tres categorías de hábitos consideradas en cada una de las superfamilias. La falta de asociación entre los cambios de forma y los hábitos significa que para cada una de las categorías existen diversas morfologías cráneo-mandibulares. Visto de otro modo, morfologías similares de taxones cercanos filogenéticamente, están asociados a hábitos diferentes. Dos ejemplos son el octodóntido *Octomys* y el cavino *Microcavia*. El primero es parte de un clado de hábitos netamente fosoriales; como ya se discutió, todos presentan en el cráneo y la mandíbula rasgos morfológicos favorables a la excavación, con el uso de incisivos como herramienta. Sin embargo, hay evidencias de que este género no excava madrigueras y que utiliza como refugio espacios entre las rocas en los ambientes y roquedales donde habita (Sobrero *et al.*, 2010). Por otro lado, el género *Microcavia*, un cavino fosorial capaz de construir extensas madrigueras, es morfológicamente cercano a otros representantes del clado Caviinae de hábitos principalmente epigeos (básicamente ambulatorios).

Con respecto a la variable de masticación, la asociación entre ésta y la variación morfométrica resultó no significativa. Esta variable no mostró señal filogenética significativa. El patrón es similar al observado para la variable de hábitos, es decir, se encontraron valores similares para la variable entre los distintos clados. La superfamilia Octodontoidea está representada por géneros que tienen masticación oblicua a propalinal (este trabajo; Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2001; Verzi y Olivares, 2006).

Para los integrantes de Chinchilloidea se obtuvieron valores de inclinación de estrías típicos de masticadores con componentes ligeramente oblicuos, resultando el clado más homogéneo para esta variable. La superfamilia Cavoidea, al igual que los octodontoideos, está representada por taxones propalinales a oblicuos, siguiendo la distribución de los valores la subdivisión en clados menores. Los cavinós fueron caracterizados como masticadores propalinales a ligeramente oblicuos, con *Microcavia* como el más oblicuo, resultado congruente con el obtenido por Vassallo y Verzi (2001) y *Galea* como el más propalinal, resultado que contrasta con el obtenido por estos autores que caracterizaron a este género como un masticador casi oblicuo [26° en este trabajo vs. 44° en Vassallo y Verzi (2001)]. Los dolicotinos resultaron propalinales al igual que los hidroquerinos, aunque en estos es más marcada la dirección ántero-posterior. Por último, *Cuniculus* es un propalinal, mientras que *Dasyprocta* resultó ser el masticador con mayor componente oblicua de todos los cavioides aunque previamente se había registrado una mayor componente ántero-posterior (Vassallo y Verzi, 2001).

Las dos variables dentarias analizadas mostraron estructuración filogenética, aunque menor para la variable de robustez de los incisivos. Con respecto a la robustez de los incisivos, la mayoría de los octodontoideos tienen los incisivos más robustos, la mayoría de los cavioides mostraron los menores valores y los chinchilloideos valores intermedios. La estructuración filogenética fue más marcada en la variable de tamaño del último molar: los chinchilloideos tienen los molares más grandes, los cavioides tienen molares de tamaño medio, mientras que los octodontoideos presentan molares entre medianos (equímidos y abrocómidos) a pequeños (algunos octodóntidos) o fuertemente reducidos (algunos octodóntidos y ctenominos). Solamente la robustez de los incisivos se asoció con el tamaño de manera significativa. Con un patrón parecido al mostrado por las variables de tamaño y fuerza, una explicación posible para esta diferencia en los resultados es la posible ocurrencia de procesos (probablemente adaptativos) que hayan hecho divergir a ciertos clados de los valores ancestrales y determinados los valores actuales no ajustados a la separación filogenética. En cambio, el tamaño del último molar tiene una carga filogenética mayor, con un mantenimiento a través del tiempo de los valores adquiridos en nodos ancestrales que probablemente hayan respondido a presiones selectivas como los requerimientos mecánicos impuestos por la adquisición de hábitos dentoexcavadores en el caso de algunos octodontinos y los ctenominos (i.e. incremento de la masa muscular y de las fuerzas ejercidas por los

músculos masticatorios, incremento en la ventaja mecánica de los músculos por reacomodamiento de los brazos de palanca).

6.3. La importancia de la contribución del registro fósil en estudios de evolución morfológica

En general, hipótesis sobre el origen de la variación morfológica en diversos clados han sido abordadas esencialmente mediante métodos comparativos aplicados sobre información de especies actuales (e.g. Perez *et al.*, 2009; Rabosky, 2009; Mahler *et al.*, 2010). El análisis presentado en el Capítulo 5 es uno de los pocos análisis sobre la evolución morfológica de un clado en el que se incorpora la evidencia de los fósiles a la aportada por los análisis filogenéticos comparativos. Mientras que los trabajos previos han discutido la importancia de la contribución de los fósiles a la estimación de tasas de extinción y origen, y edad de distintos linajes, estos no se habían enfocado en análisis morfométricos o filogenéticos (Brochu, 2004; Finarelli y Flynn, 2006; Marjanovic y Laurin, 2007, 2008; Mayhew, 2007; Quental y Marshall, 2009, 2010).

Los principales resultados del estudio de la variación morfológica cráneo-mandibular de roedores caviomorfos (Capítulo 4) permitieron establecer la hipótesis de que la historia filogenética podría ser más importante que los factores ecológicos para entender las principales diferencias en la forma mandibular (y craneana). Esto se interpretó como resultado de una larga historia evolutiva y una temprana divergencia de los principales clados (superfamiliares). Bajo la hipótesis de un establecimiento temprano en la historia de estos roedores de las principales vías de especialización mandibular se analizó la morfología mandibular de caviomorfos fósiles y vivientes mediante análisis de componentes principales. Tanto los géneros actuales como fósiles se distribuyeron siguiendo la estructura filogenética de los clados mayores (superfamilias y familias) y mostraron grados de variación similares. Sin embargo, la superposición de fósiles y actuales no fue total, aunque posiciones equivalentes se observaron dentro de la familia Caviidae (Cavioidea). Esto sugeriría que los cávidos del Santacruceño analizados ya habían adquirido una morfología grácil de la región alveolar como la observada en cávidos actuales. En el otro extremo del rango de variación, solamente el género Colhuehuapense †*Protadelphomys* mostró una morfología similar a los octodóntidos fosoriales *Aconaemys* y *Ctenomys*, lo que apoya

la idea propuesta por Vucetich y Verzi (1991) de que este género habría presentado hábitos excavadores.

En contraste con un patrón de expansión en el morfoespacio esperable para un clado que se diversifica (Foote, 1993; Erwin, 2007), los resultados del análisis de variación morfológica de la región alveolar de géneros actuales y fósiles mostraron una cierta estabilidad entre las morfologías diferenciadas tempranamente y las presentes en las especies vivientes, lo que podría sugerir la existencia de una diversificación evolutiva restringida (Losos, 2008). Hay que tener en cuenta, sin embargo, que esta estabilidad morfológica relativa fue observada para una porción acotada de la mandíbula (la región alveolar) debido a que la preservación del material fósil no permitió incorporar mayor cantidad de información morfológica.

Nuevos avances en el entendimiento del proceso de diversificación morfológica dependerán de la posibilidad de contar con materiales fósiles más antiguos y con un buen estado de preservación, lo que permitiría llevar a cabo análisis de muestras más grandes de especímenes y de rasgos, y la mejor evaluación de la disparidad en tiempos pasados.

6.4. Conclusiones

- Con respecto a la primera hipótesis que propone estructuración filogenética de la variación morfológica cráneo-mandibular de los roedores caviomorfos, se encontró que ésta está estructurada filogenéticamente, aunque con diferentes valores según la estructura estudiada.
- Las variables explicativas consideradas en esta tesis también mostraron valores de señal filogenética diferentes. Tanto la variable de tamaño como la variable de fuerza mostraron señales filogenéticas significativas, indicando que parte de su variación se puede explicar por parentesco. Sin embargo, la variable de fuerza resultó más estructurada filogenéticamente mientras que el tamaño varió no sólo dentro de los clados sino también entre los mismos. Esto significa que además de la fracción de variación en tamaños que puede explicarse por parentesco existe otra parte que implica otros procesos como cambios por adaptación más recientes.
- Los resultados morfométricos obtenidos mediante el análisis de las especies actuales también señalan que la estructura filogenética de la variación morfológica sugeriría que

las principales vías de especialización se podrían haber fijado tempranamente en la historia evolutiva de los caviomorfos.

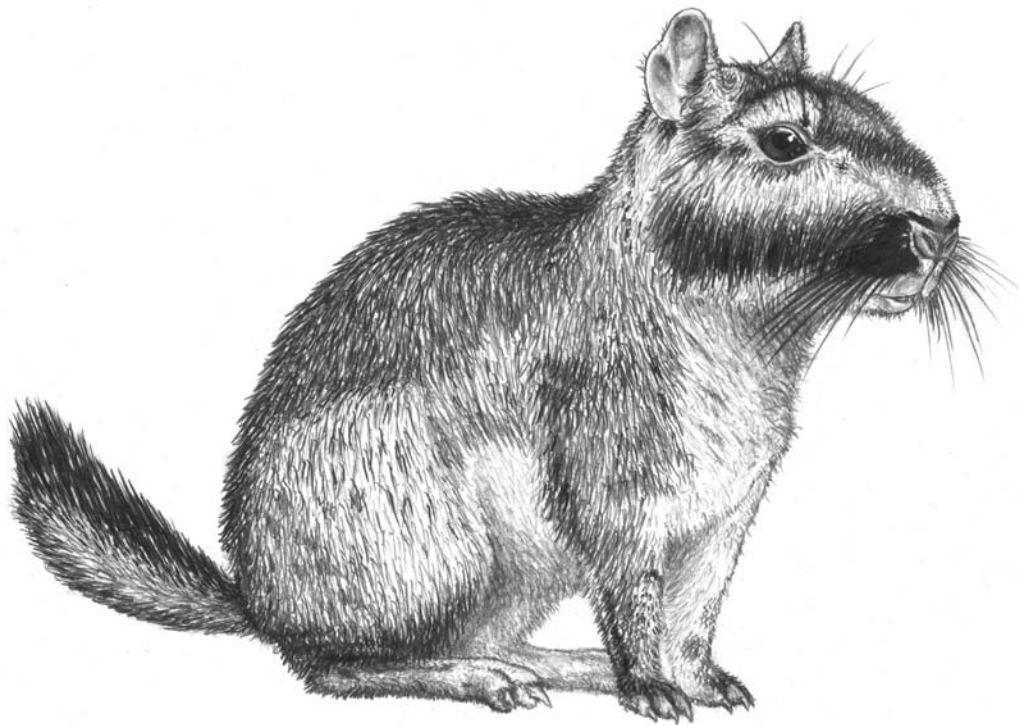
- A su vez, se detectó la presencia de alometrías evolutivas asociadas a la variación de la forma cráneo-mandibular de los roedores caviomorfos. Esto implica que la diversificación morfológica de los roedores caviomorfos a través de la filogenia respondió a cambios en el tamaño también ocurridos a lo largo de la filogenia.

- Con respecto a la segunda hipótesis, que propone que tanto los datos de mandíbula como los del módulo rostral presentan patrones similares de variación, se encontró que el aparato masticatorio, representado por datos morfométricos de la mandíbula y el módulo craneano rostral, muestra una señal filogenética fuerte, lo que implica que la forma se diversificó siguiendo la estructura filogenética que relaciona los distintos clados de caviomorfos.

- Por último, con respecto a la tercera hipótesis, que propone una adquisición temprana de las morfologías presentes en los caviomorfos actuales, los datos de especies actuales y extintas sugieren que las principales vías de diferenciación morfológica se establecieron temprano en la historia de los caviomorfos y no permite sostener una evolución siguiendo un modelo de movimiento Browniano.

ANEXO I

Comparación entre técnicas de morfometría geométrica para el estudio de la variación morfológica del cráneo y la mandíbula en roedores caviomorfos



Lagostomus

AI.1. Introducción

Tanto el cráneo como la mandíbula son estructuras inherentemente tridimensionales. Sin embargo, en el estudio de la variación morfométrica y para los roedores en particular, se han empleado generalmente datos en dos dimensiones, es decir, coordenadas x , y de *landmarks* adquiridos básicamente sobre imágenes digitales, siempre sobre un plano de la estructura. Estos procedimientos pueden ser utilizados con confianza cuando, por ejemplo, la mandíbula es relativamente plana, como ocurre en los sciúridos y múridos, que presentan una mandíbula sciurognata, en la que el proceso angular se origina y extiende en el mismo plano que el del alvéolo del incisivo (Hautier *et al.*, 2011). Sin embargo, existen algunos grupos de roedores, entre ellos los caviomorfos, en los que la mandíbula es histricognata, es decir, el proceso angular se origina y extiende en un plano externo al plano del alvéolo de los incisivos, vinculado al desarrollo distintivo de los músculos maseteros lateral y superficial. El grado de condición histricognata de los caviomorfos varía entre los distintos clados, con gran desarrollo en roedores del género *Ctenomys* de la subfamilia Ctenomyinae, mientras que varias especies dentro de la familia Caviidae presentan una condición de aparente no-histricognatía (Fig. 39; Capítulo 4; Woods, 1984; Hautier *et al.*, 2011).

La histricognatía mandibular y la presencia de variación látero-medial en el cráneo, en estructuras como, por ejemplo, el arco cigomático y rostro, impondrían la necesidad del uso de técnicas de morfometría geométrica en tres dimensiones al momento de analizar patrones de variación morfológica. Una importante cantidad de información morfo-funcional y filogenética podría estar perdiéndose al no incorporar la tercer dimensión en la que se desarrolla la variación cráneo-mandibular.



Figura 39. Diferencias en el grado de histriognatía de las mandíbulas de un género con valores elevados (*Ctenomys*) y un género con valores bajos (*Cavia*). Escala: 1 cm.

En este Capítulo se analiza y compara la cantidad de información funcional y filogenética que aportan datos de forma geométrica tanto bi- como tridimensionales. Se incluyen los mismos 24 géneros de roedores caviomorfos analizados en el Capítulo 4, que presentan variación en la forma y desarrollo látero-medial de las estructuras cráneo-mandibulares.

AI.2. Materiales y métodos

Los datos analizados de 200 especímenes corresponden a coordenadas 3D y 2D de cráneo y mandíbula, en total 6 conjuntos de datos (cráneo, C-3D27, C-2DL, C-2DSL; mandíbula, M-3D13, M-2DL, M-2DSL). Además, se analizó la variación de forma de los tres módulos craneanos en 2D, ya definidos para los datos tridimensionales (Capítulo 4).

En este Capítulo se describe la variación de la forma para los datos en 3D y 2D, se evalúa la cantidad y significancia de señal filogenética, y se analiza la relación del cambio de forma con ciertas variables ecológicas. Se comparan los resultados entre los conjuntos de datos, con el fin de evaluar las diferencias y semejanzas y el poder explicativo de cada uno de los conjuntos.

AI.2.1. Morfometría geométrica en 3D

AI.2.1.1. Mandíbula

A partir del conjunto original de 16 *landmarks* que se utilizaron para describir la forma de la mandíbula (Capítulo 4), se generó un segundo conjunto de 13 *landmarks*, todos ellos comunes con los puntos 2D registrados para la mandíbula en vista lateral (M-3D13; Fig. 40). El motivo fue comparar los resultados obtenidos al analizar la misma información de la posición relativa entre las distintas estructuras del cráneo desde una perspectiva bidimensional y otra tridimensional. Sobre estos conjuntos de datos se llevaron a cabo análisis de la variación de forma, de la influencia de la ecología sobre la misma y la señal filogenética contenida en el conjunto de datos.

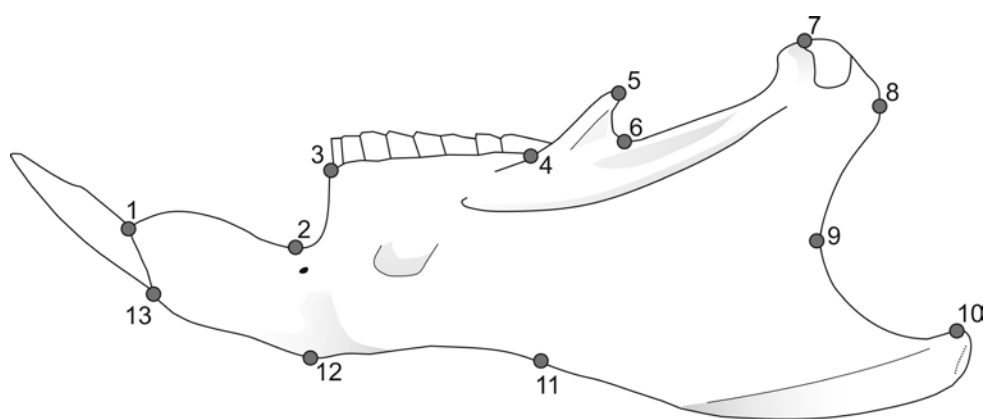


Figura 40. Configuración de 13 *landmarks* que representan la forma de la mandíbula en tres dimensiones. Estos *landmarks* fueron seleccionados de tal manera que fueran equivalentes a los observados en vista lateral de la mandíbula y a los utilizados en los análisis de morfometría geométrica en 2D.

AI.2.1.2. Cráneo

A partir del conjunto original de 43 *landmarks* (Capítulo 4), se generó un conjunto de 27 *landmarks* que coincidieran con los que pueden observarse sobre el cráneo en vista lateral (C-3D27; Fig. 41). A partir de esta información, se analizó la variación de forma, la influencia de la ecología sobre la misma y la señal filogenética contenida en el conjunto de datos.

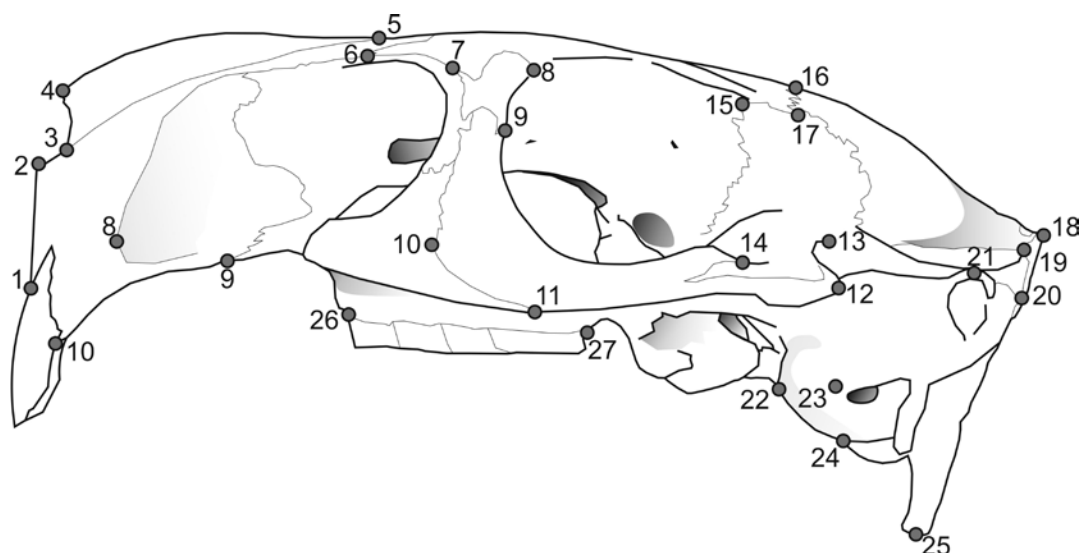


Figura 41. Configuración de 27 *landmarks* que representan la forma del cráneo en tres dimensiones. Estos *landmarks* fueron seleccionados de tal manera que fueran equivalentes a los observados en vista lateral del cráneo y a los utilizados con técnicas de morfometría geométrica 2D.

Para cada uno de los conjuntos 3D, y con el objetivo de eliminar *landmarks* de los archivos originales, se ingresaron, de a uno por vez, los archivos con las coordenadas crudas por género en el programa Morphologika (O'Higgins y Jones, 1998; O'Higgins y Jones, 2006), dado que este programa tiene la opción de desactivar los *landmarks* que uno no desea incorporar al análisis. De esta manera, se llevaron a cabo 24 análisis generalizados de Procrustes (24 géneros de caviomorfos) para estos nuevos conjuntos de datos para obtener las configuraciones consenso (coordenadas alineadas) para cada género. Por último, se unificaron los 24 archivos en uno solo, que luego fue usado en los análisis de forma y filogenéticos.

AI.2.2. Morfometría geométrica en 2D

AI.2.2.1. Mandíbula

Las coordenadas en 2D se capturaron sobre imágenes digitales de la hemimandíbula izquierda, en caso en que faltara o presentara estructuras dañadas, se utilizó la imagen reflejada de la hemimandíbula derecha. Se seleccionaron 13 *landmarks* para representar la geometría de la mandíbula (M-2DL; Fig. 42). Además, se incorporaron 31 *semilandmarks* a los 13 *landmarks*, para representar con más detalle el contorno de la mandíbula (M-2DSL; Fig. 42).

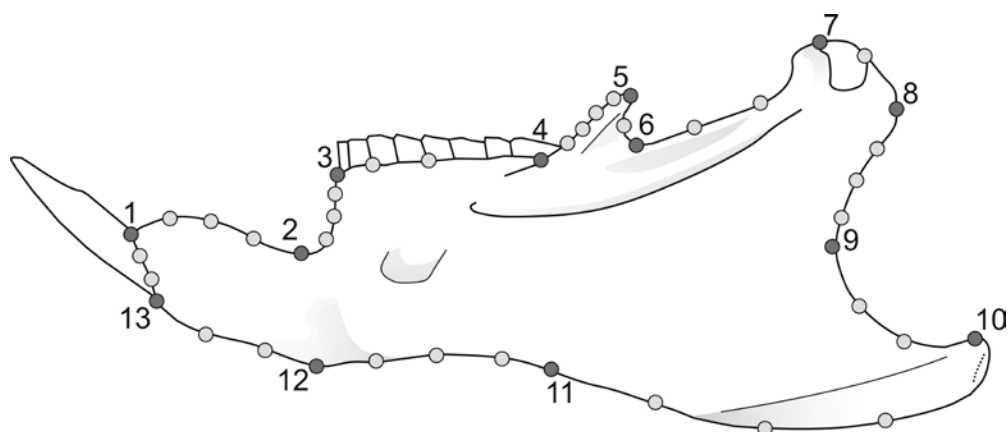


Figura 42. Esquema de *landmarks* y *semilandmarks* utilizados para representar la morfología bi-dimensional de la mandíbula.

AI.2.2.2. Cráneo

Las coordenadas en 2D se capturaron sobre imágenes digitales del lado izquierdo del cráneo, en caso en que faltara o presentara estructuras dañadas, se utilizó la imagen reflejada del costado derecho. Se seleccionaron 28 *landmarks* para representar la geometría de la mandíbula (C-2DL; Fig. 43). Además, se incorporaron a los *landmarks* antes mencionados, 28 *semilandmarks* para representar con más detalle los contornos de ciertas estructuras del cráneo (C-2DSL; Fig. 43).

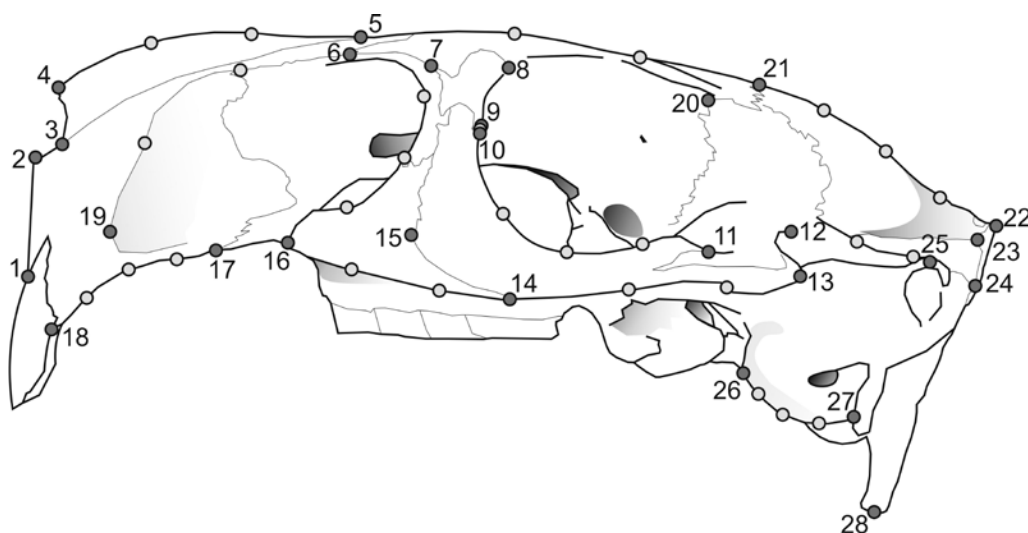


Figura 43. Esquema de *landmarks* y *semilandmarks* utilizados para representar la morfología bi-dimensional del cráneo.

7.2.2.3. Módulos

Respecto de la variación morfológica de los módulos craneanos, en este Capítulo se realizó solamente un análisis en 2D, sin llevarse a cabo una selección acotada de *landmarks* 3D como se hiciera para mandíbula y cráneo. Luego se comparó con los resultados con los obtenidos mediante 3D (Capítulo 4). Los landmarks y semilandmarks utilizados para representar la forma de los módulos se muestran en la Figura 44.

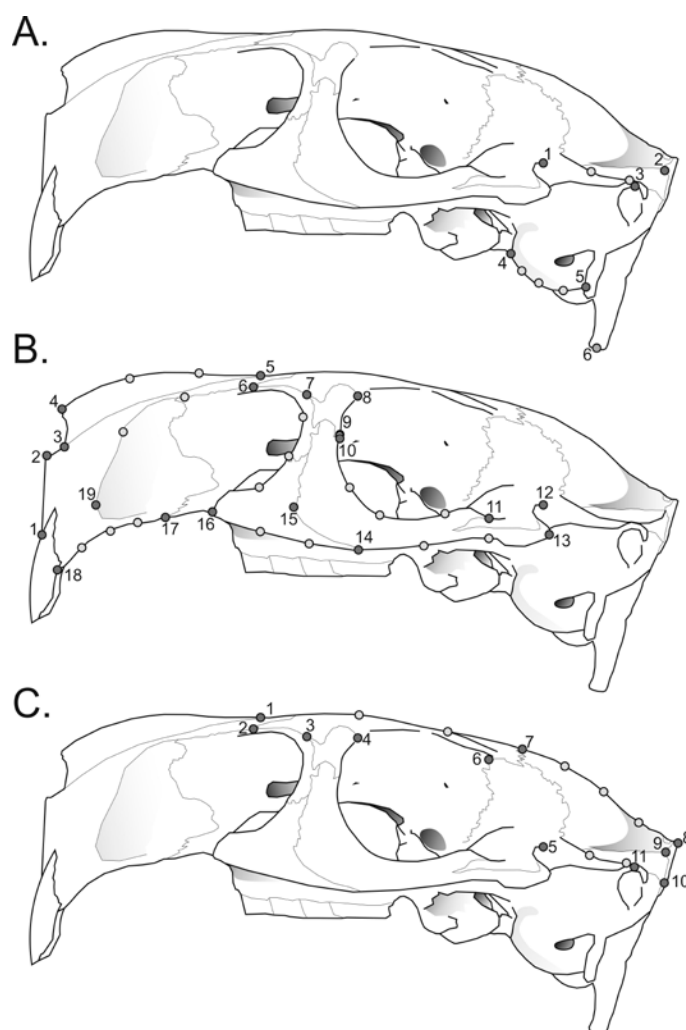


Figura 44. Esquema de *landmarks* y *semilandmarks* utilizados para representar la morfología bi-dimensional de los módulos del cráneo. A, BASI; B, ROSTRO; C, NEURO.

Para eliminar *landmarks* 2D de los archivos originales, se ingresó el archivo con las coordenadas crudas con todos los géneros en el programa tpsUtil (Rohlf, 2009), dado que este programa tiene la opción de desactivar los *landmarks* que uno no desea

incorporar al análisis. Luego se generaron los distintos archivos para cada uno de los géneros, copiando cada grupo de datos en un archivo de texto y guardándolo como .tps. Con estos 24 archivos (uno por género) se llevaron a cabo nuevos análisis generalizados de Procrustes para obtener las configuraciones consenso (coordinadas alineadas) para cada género, que luego fueron unificados nuevamente en un único archivo que luego se utilizó en los análisis de forma y filogenéticos.

Para el caso de los datos 2D, las coordenadas x , y de *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitalizadas usando el software tpsDig 2.12 (Rohlf, 2008). Los siguientes procedimientos son comunes a todos los conjuntos de datos.

Con el objetivo de remover diferencias en las coordenadas debido a la posición, orientación y escalado, se llevó a cabo un Análisis Generalizado de Procrustes (Rohlf y Slice, 1990; Mitteroecker y Gunz, 2009) sobre cada uno de los conjuntos de configuraciones consenso por género. Los *semilandmarks*, cuando correspondió, fueron deslizados a lo largo de vectores tangentes a las curvas que representan usando el criterio de energía de doblamiento mínima (Bookstein, 1997; Mitteroecker y Gunz, 2009). El deslizado de *semilandmarks* representa una extensión del AGP: luego de remover variación que no corresponde a forma, los *semilandmarks* son alineados para remover variación tangencial a la curva representada.

Se llevaron a cabo análisis de *relative warps* para las configuraciones promedio de coordenadas de cada género, para cada uno de los conjuntos de datos. Las diferencias de forma fueron descritas en términos de la variación de grillas de deformación (Bookstein, 1991) para los datos 2D, y de esquemas de contornos para el caso de datos 3D. Los análisis morfométricos en 2D fueron llevados a cabo en los programas tpsRelw 1.46 (Rohlf, 2008) y los análisis 3D en MorphoJ (Klingenberg, 2010).

AI.2.3. Señal filogenética de la forma

La señal filogenética contenida por los distintos conjuntos de datos fue evaluada del mismo modo que para los datos 3D en el Capítulo 4. Se utilizó como medida multivariada de señal filogenética el largo de árbol obtenido tras mapear las variables de forma sobre el árbol filogenético (ver Anexo III). Además, se estimó la señal univariada K para los tres primeros RWs.

AI.2.4. Relación entre la variación de forma y variables explicativas

Los análisis de la influencia de la ecología sobre la variación de la forma de los datos 3D y 2D se llevaron a cabo mediante análisis de regresión PLGS entre las variables explicativas y los RWs que contabilizaran el 90% de la variación de forma, y entre las variables y el RW1. También se utilizaron regresiones OLS-PIC entre las variables explicativas y todas las coordenadas de Procrustes (100 % de la variación).

AI.2.5. Comparación de los métodos

Los ordenamientos obtenidos a partir de los conjuntos de datos 3D y 2D fueron comparados usando análisis de Procrustes (Gower, 1971; Peres-Neto y Jackson, 2001). Se escaló y rotó los ordenamientos para tres y ocho primeros RWs usando un criterio de diferencias de cuadrados mínimos. La significación estadística del ajuste de Procrustes (Peres-Neto y Jackson, 2001) fue obtenida a partir de un proceso de permutaciones (10.000 permutaciones). Los análisis fueron realizados utilizando el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2010) para R 2.11.1 (R Development Core Team, 2009).

AI.3. Resultados

AI.3.1. Variación morfométrica en 3D

AI.3.1.1. Mandíbula

Se construyó un conjunto de datos de coordenadas tridimensionales de la mandíbula a partir del conjunto original que contuviera los *landmarks* compartidos con la vista lateral de la mandíbula. El objetivo era analizar la similitud de los resultados obtenidos a partir de un mismo conjunto de *landmarks* contenidos en un único plano (de la vista lateral) o en dos (incluyendo la variación látero-medial). El ordenamiento resultó muy similar al obtenido con el conjunto de datos de landmarks 3D completo (Fig. 45, comparar con Fig. 19).

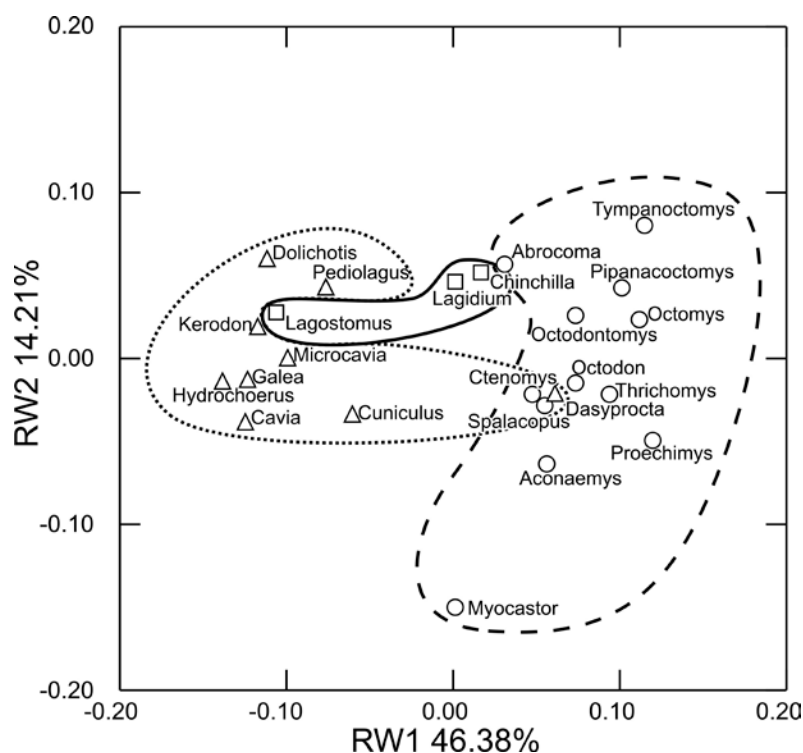


Figura 45. Ordenamiento de los géneros de caviomorfos estudiados en el espacio formado por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos de mandíbula 3D representados con 13 *landmarks*.

La cantidad de variación explicada fue del 60%, semejante a la explicada con el conjunto de 16 *landmarks*. El análisis de Procrustes mostró una correlación muy alta y significativa (Tabla 19) entre los dos conjuntos de datos, a la vez que se obtuvieron ordenamientos similares con ambos conjuntos de datos.

La única diferencia notable es la posición del género *Dasyprocta* que se ubicó entre los octodóntidos *Ctenomys*, *Spalacopus* y *Octodon* en el espacio construido a partir del conjunto M-3D13 mientras que en el espacio construido a partir del conjunto completo se ubicó prácticamente solo hacia valores centrales.

AI.3.1.2. Cráneo

El ordenamiento resultó muy similar al obtenido con el conjunto de datos de *landmarks* 3D completo (Fig. 46, comparar con Fig. 21). La comparación entre este análisis y los de cráneo completo y cráneo 2D resultó en valores de correlación muy altos y significativos (Tabla 20).

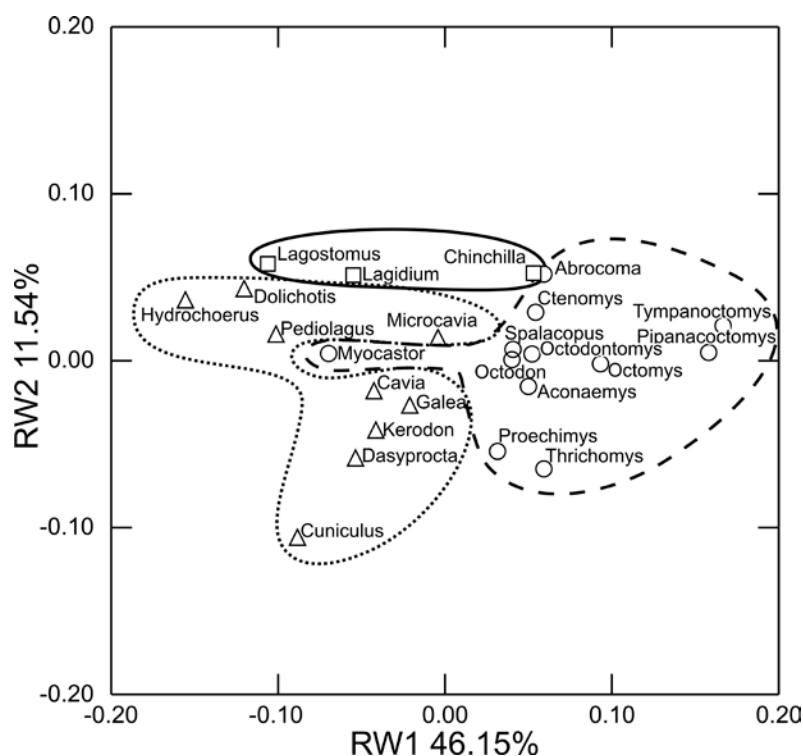


Figura 46. Ordenamiento de los géneros de caviomorfos estudiados en el espacio formado por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos de cráneo 3D representados con 27 *landmarks*.

La varianza explicada por los dos primeros componentes de forma fue de aproximadamente 60%. Los octodontoideos se ubicaron sobre los valores positivos del RW1, los cavioides sobre valores negativos y los chinchilloideos sobre los valores centrales, superponiéndose con los otros grupos sobre el primer eje, aunque separados sobre el segundo (Fig. 7).

Los cambios morfológicos observados se pueden describir de la misma manera que para el conjunto de datos C-3D43 (ver Fig. 22). Hacia valores positivos del RW1 se observó un acortamiento del rostro, un menor desarrollo ventral del arco cigomático, una reducción del tamaño de la órbita y una disposición vertical de la región occipital. Hacia valores negativos las tendencias son opuestas. Sobre el RW2 el principal cambio se vincula con la configuración del rostro, más bajo y largo hacia valores positivos, y más profundo y corto hacia valores negativos, a la vez, que los procesos paraoccipitales presentan una importante reducción y el arco cigomático muestra un mayor desarrollo ventral en su parte anterior. Nuevamente los cavioides formaron dos grupos, uno sobre valores positivos del RW2, conformado por *Microcavia*, *Hydrochoerus*, *Dolichotis* y *Pediolagus*, y el otro conformado por el resto de los cavioides excepto *Cuniculus* que

se separó hacia valores negativos. *Chinchilla* se posicionó cerca del abrocómido *Abrocoma*, tal como se observara para los datos C-3D43.

AI.3.2. Variación morfométrica en 2D

AI.3.2.1. Mandíbula

El porcentaje de variación explicada por los dos primeros ejes fue de alrededor del 60% tanto para el conjunto de landmarks (M-2DL) como para el de landmarks más semilandmarks (M-2DSL). El análisis de Procrustes entre ordenamientos mostró una correlación muy alta y significativa entre los dos conjuntos de datos (Tabla 19). Se obtuvieron ordenamientos similares con ambos conjuntos de datos, aunque con algunos cambios en las posiciones relativas de algunos de los géneros (Fig. 47).

Tabla 19. Análisis de Procrustes entre los ordenamientos obtenidos con los datos de coordenadas de mandíbula 2D y 3D.

Conjuntos de datos			correlación	<i>P</i>
8 RWs	M-2DL	M-2DSL	0.989	0.001
	M-2DL	M-3D13	0.908	0.001
	M-2DSL	M-3D13	0.915	0.001
3 RWs	M-2DL	M-2DSL	0.988	0.001
	M-2DL	M-3D13	0.933	0.001
	M-2DSL	M-3D13	0.931	0.001

La mayoría de los cavioides se ubicaron sobre valores negativos del RW1. Los octodontoideos, excepto *Myocastor*, se ubicaron sobre valores positivos. La posición de los chinchilloideos resultó intermedia. El abrocómido *Abrocoma* se separó sobre el RW2 del resto de los octodontoideos, e incluso de todos los demás caviomorfos. Además, el género *Kerodon* se ubicó cerca del cavino *Microcavia*, mientras que el género más cercano filogenéticamente a *Kerodon*, *Hydrochoerus*, se agrupó a los cavinios *Cavia* y *Galea*, y a *Myocastor*. El género *Dasyprocta* se ubicó hacia valores más positivos del RW1, mostrando una morfología más parecida a la presente en los octodontoideos y chinchilloideos, con mandíbulas más acortadas y profundas, y procesos coronoides y condilar más altos con respecto al plano oclusal (determinado por los *landmarks* 3 y 4; Fig. 48). Además, se observó una clara separación entre los

chinchillidos *Chinchilla* y *Lagidium* y *Lagostomus* que presenta una mandíbula y los procesos coronoides y condilar más bajos que los otros dos géneros. Al incorporar la información de los *semilandmarks*, se observó un cambio en la posición de algunos de los géneros, por ejemplo, *Cuniculus* se acercó a valores centrales del RW2, mientras que *Myocastor* se desplazó hacia el extremo negativo de la distribución de la nube de puntos sobre el RW2. A su vez, *Abrocoma* se ubicó más cerca de los chinchillinos e *Hydrochoerus* se acercó a los géneros *Cavia* y *Microcavia*.

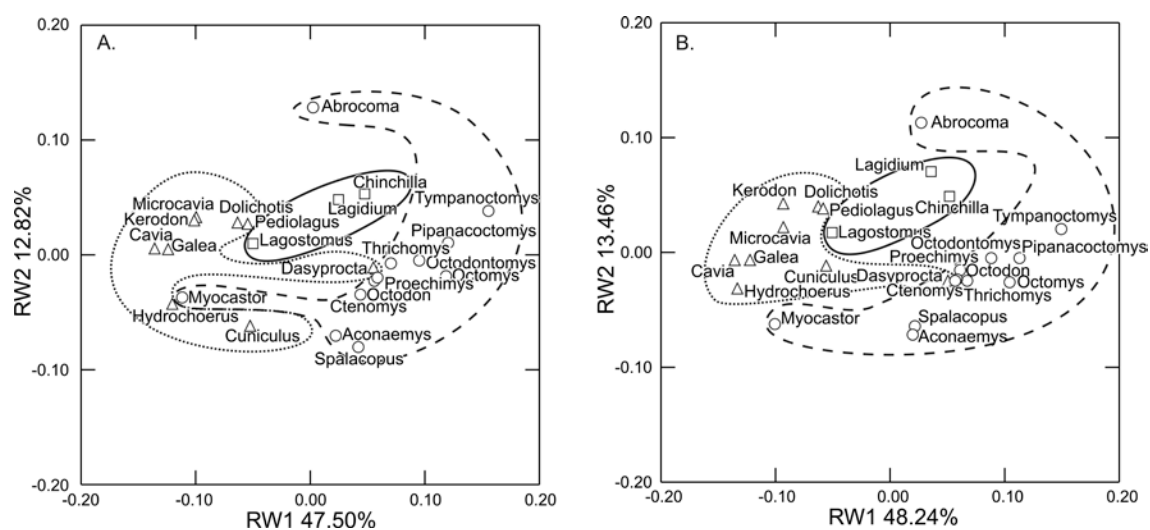


Figura 47. Ordenamientos de los géneros de caviomorfos en los espacios formados por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos de mandíbula 2D. A, M2D-L; B, M2D-SL.

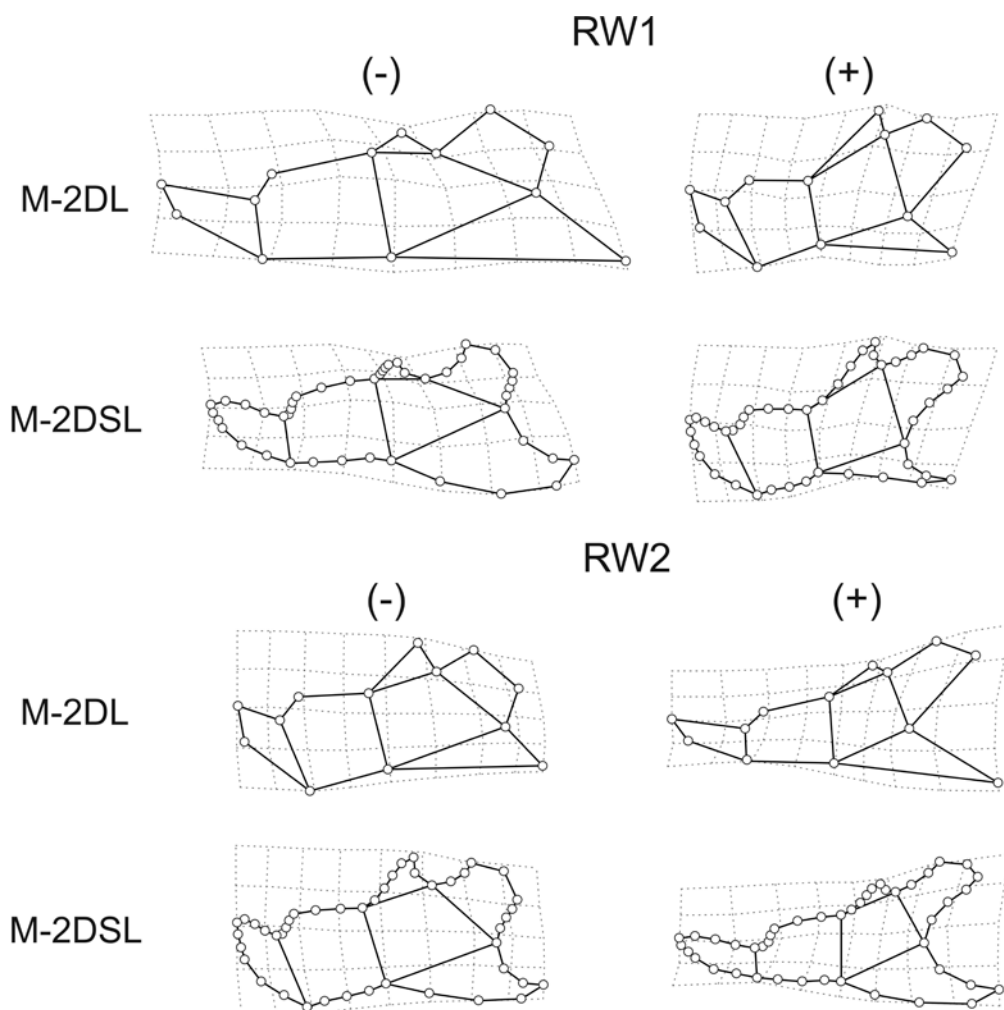


Figura 48. Grillas de deformación mostrando los cambios de forma de la mandíbula sobre los dos primeros *relative warps* (RWs). M-2DL, configuración de *landmarks*, M-2DSL, configuración de *landmarks* más *semilandmarks*.

AI.3.2.2. Cráneo

Los ordenamientos obtenidos mediante los conjuntos de datos de *landmarks* (C-2DL) y *landmarks* más *semilandmarks* (C-2DSL) resultaron similares (Fig. 49). Los valores de varianza explicados fueron de alrededor de 48% y 14% para los RW1 y RW2 respectivamente, con valores similares para ambos conjuntos de datos. Los análisis de Procrustes para los 3 y 8 primeros RWs dieron como resultado valores de correlación y significancia elevados entre los ordenamientos (Tabla 20).

Tabla 20. Análisis de Procrustes comparando los ordenamientos obtenidos para los datos de cráneo 3D y 2D. Se analizaron los primeros 8 RWs (90% de la variación) y los 3 primeros RWs (70%).

	Conjuntos de datos		correlación	<i>P</i>
8 RWs	C-2DL	C-2DSL	0.974	0.001
	C-2DL	C-3D27	0.938	0.001
	C-2DSL	C-3D27	0.951	0.001
3 RWs	C-2DL	C-2DSL	0.991	0.001
	C-2DL	C-3D27	0.907	0.001
	C-2DSL	C-3D27	0.911	0.001

Los octodontoideos se ubicaron hacia el extremo positivo del RW1, aunque los equímidos *Proechimys* y *Myocastor* se posicionaron cerca del cero e incluso sobre valores positivos. Los cavioides se ubicaron entre valores centrales hacia negativos del eje. Algunos representantes de la subfamilia Caviinae e Hydrochoerinae mostraron *scores* semejantes a los de los equímidos sobre el RW1. Los chinchilloideos se localizaron sobre valores cercanos a cero, con *scores* semejantes a algunos cavioides y equímidos. Sobre el RW2, hacia valores positivos, solamente se separaron los chinchilloideos. La incorporación de *semilandmarks* para representar la forma permitió una mejor separación de los distintos géneros de octodontoideos y una separación más clara de los equímidos del resto sobre el RW1.

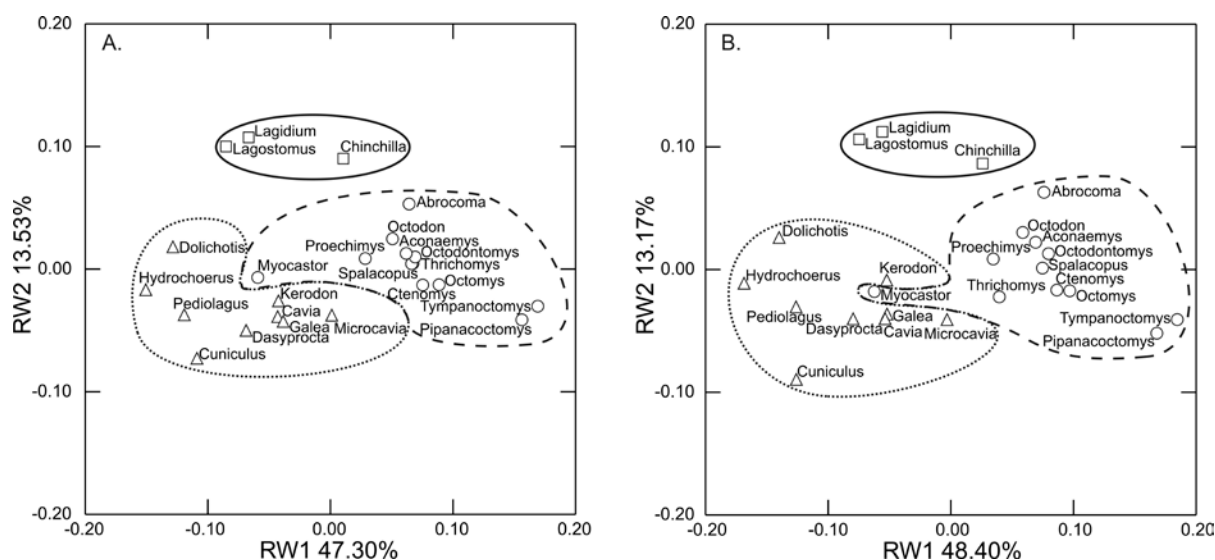


Figura 49. Ordenamientos de los géneros de caviomorfos en los espacios formados por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos de cráneo 2D. A, C-2DL; B, C-2DSL.

Cambios globales de forma del cráneo pudieron observarse claramente tanto en las grillas del conjunto C-2DL como C-2DSL (Fig. 50), aunque estas últimas permiten un mayor detalle de la variación en ciertas regiones que varían en su contorno, como el rostro y las bullas auditivas. Sobre el RW1, los principales cambios hacia valores positivos, donde se ubicaron los octodontoideos, se vincularon con el incremento marcado de las bullas, cierto acortamiento del rostro y de la fosa masetérica rostral que además se hace más alta (más cerca del borde dorsal del rostro), una disminución del diámetro de la región de la órbita, una reducción notoria del tamaño del hueso lacrimal, y el cambio hacia una orientación más vertical de la región occipital. Hacia valores negativos, donde se ubicaron muchos de los cavioides y cuyo extremo representa *Hydrochoerus*, las tendencias fueron opuestas junto con el desarrollo ventral del arco cigomático, que pasa a tener su borde ventral bastante por debajo del borde ventral del rostro y un incremento en el desarrollo de los procesos paraoccipitales. Sobre el RW2 los cambios se relacionaron con el alargamiento marcado del rostro y de la fosa masetérica rostral y un incremento del tamaño de las bullas hacia valores positivos, donde se ubicaron los chinchilloideos. Sobre valores negativos del RW2, en cuyo extremo se ubicó *Cuniculus*, el rostro se hace más corto y más alto, la arcada se desarrolla ventralmente y la región posterior del cráneo se hace más amplia.

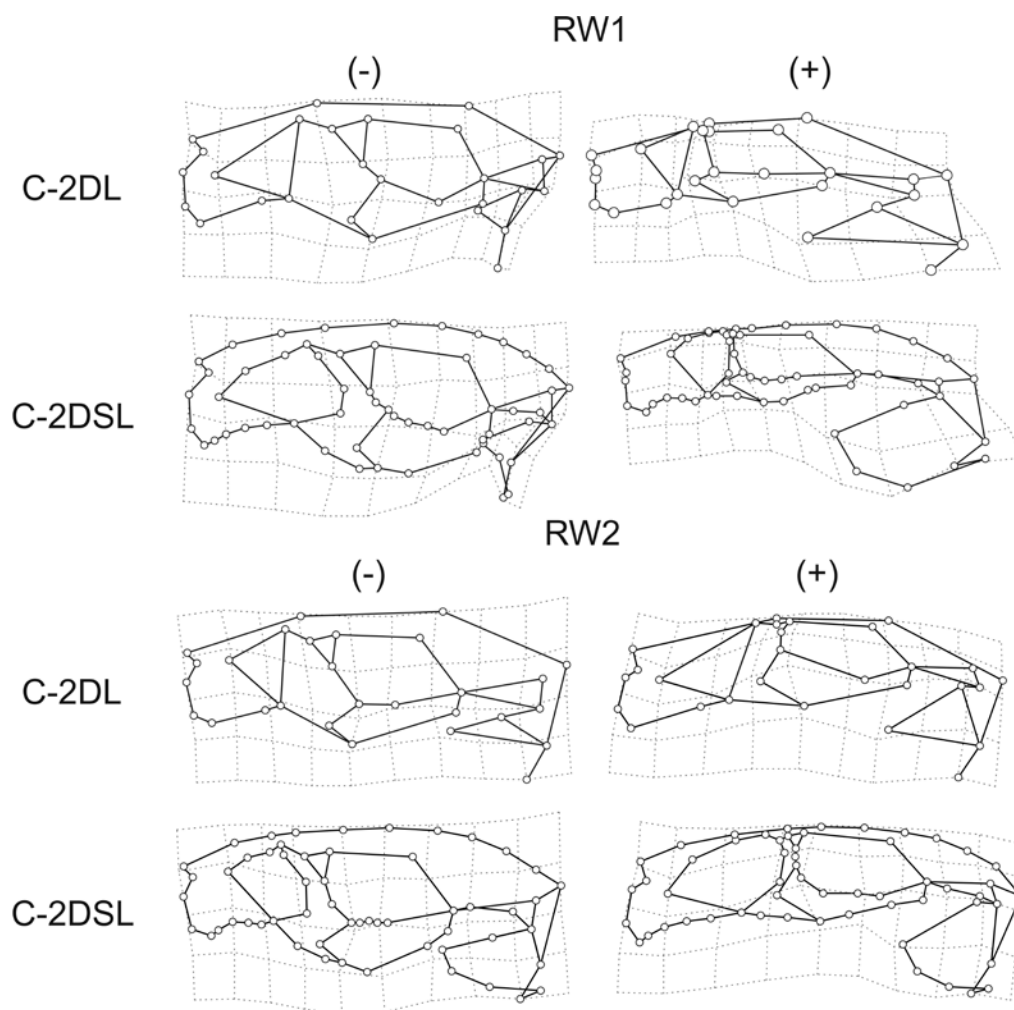


Figura 50. Grillas de deformación mostrando los cambios de forma para el cráneo sobre los dos primeros relative warps (RWs). C-2DL, configuración de *landmarks*, C-2DSL, configuración de *landmarks* más *semilandmarks*.

Una diferencia entre los dos conjuntos de datos es la capacidad de definir los rasgos. A partir de la representación de la forma mediante *landmarks*, la descripción del arco cigomático indicaría la presencia de un marcado desarrollo ántero-posterior de la región anterior (rama anteorbitaria y raíz anterior) en aquellos géneros que se ubicaron sobre valores negativos del RW1 como *Hydrochoerus*, aunque esta medida sea mucho menor en realidad. Otra cuestión surgiría respecto a la bulla auditiva, la que podría describirse como achatada ventralmente, cuando en realidad presenta un volumen considerable como en el caso de los géneros como *Tympanoctomys* ubicados sobre valores positivos del RW1.

AI.3.2.3. Módulos

AI.3.2.3.1. Módulo ROSTRO

Los dos primeros componentes representaron el 50% de la variación total, tanto para el conjunto de *landmarks* como *semilandmarks* (Fig. 51). Los ordenamientos resultaron prácticamente iguales. Los cavioides se separaron totalmente hacia valores negativos del RW1, mientras que los octodontoideos y chinchilloideos se ubicaron en valores positivos y se separaron sobre el RW2, los chinchilloideos sobre el extremo más positivo del segundo eje junto a *Abrocoma* mientras que el resto de los octodontoideos se ubicaron cerca de los valores centrales del eje y hacia valores negativos.

La diferencia más marcada sobre el RW1 se vinculó al desarrollo del hueso lacrimal, mucho más amplio hacia valores negativos. Otros cambios que acompañaron fueron un rostro menos profundo, una fosa masetérica rostral más larga, y los frontales con mayor desarrollo sobre el lateral del cráneo. Sobre el RW2, los cambios se concentraron en el arco cigomático y el rostro. *Cuniculus*, con un arco muy desarrollado dorso-ventralmente asociado a un yugal muy expandido, una barra anteorbitaria ancha, y un rostro corto y profundo, definió el extremo negativo del RW2. Hacia valores positivos del segundo eje, el rostro se alarga al igual que la fosa masetérica rostral, la barra anteorbitaria se angosta y el arco se hace menos profundo con la mayor disminución del desarrollo del hueso yugal. Sobre estos valores se ubicaron los chinchilloideos y *Abrocoma*. El resto de los octodontoideos difieren de este último género por presentar un rostro más corto y una barra anteorbitaria más ancha.

La incorporación de los *semilandmarks*, que definió más claramente el contorno del arco cigomático que era la zona peor representada a través de los *landmarks*, no permitió explicar una mayor cantidad de variación ni cambió la distribución de los géneros en el espacio.

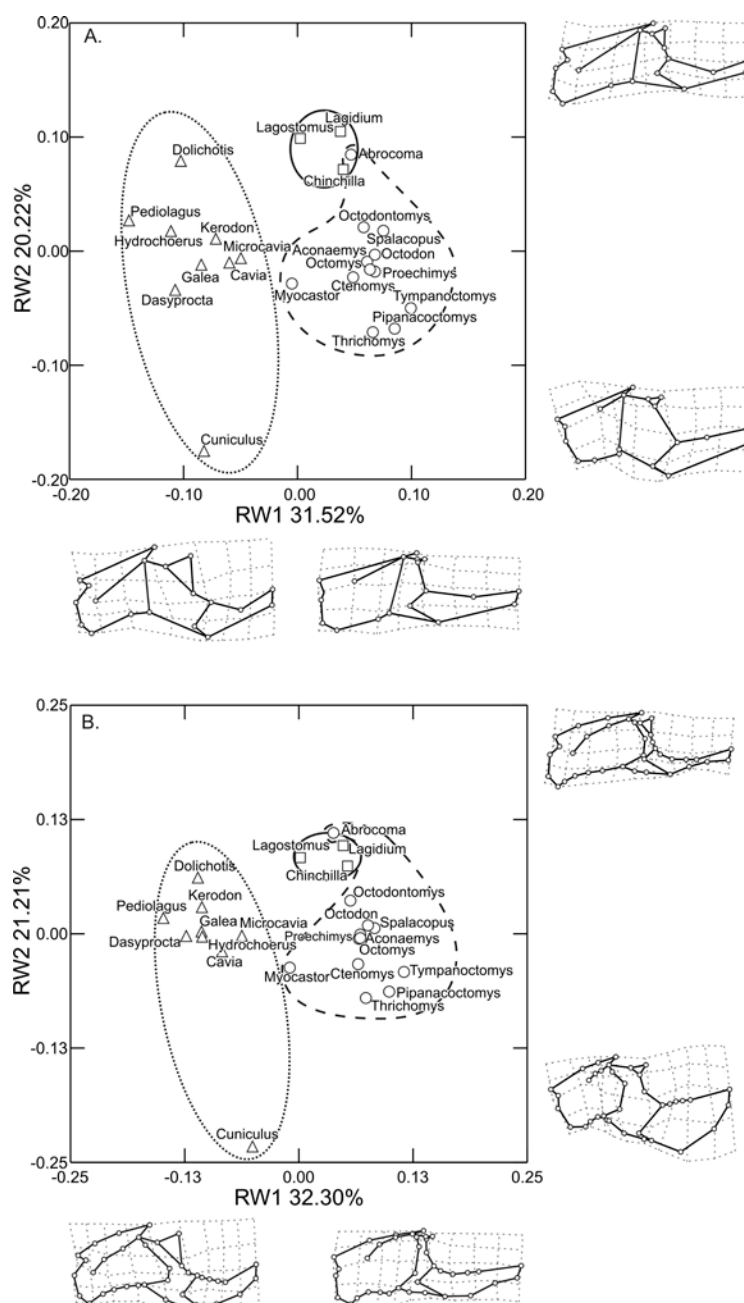


Figura 51. Ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio formado por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos del módulo ROSTRO. Se muestran los cambios de forma mediante grillas de deformación. A, ROSTRO2D-L; B, ROSTRO2D-SL.

AI.3.2.3.2. Módulo BASI

Para el conjunto de datos de *landmarks* del módulo BASI, los dos primeros ejes de forma explicaron cerca de un 70% (Fig. 52A). El ordenamiento obtenido mediante el conjunto de datos de *semilandmarks* resultó con una menor dispersión y con un porcentaje explicado del 60% (Fig. 52B). Pese a esto, la disposición de los distintos

géneros analizados fue similar mostrando leves diferencias para los chinchilloideos y algunos octodontoideos.

Las principales diferencias de forma que se observaron sobre el RW1 (desde valores negativos a positivos, Fig. 52) se vincularon con un acortamiento del proceso paraoccipital, un incremento en el largo de la bulla auditiva, y un posicionamiento más anterior del meato auditivo. *Hydrochoerus*, que se ubicó sobre valores negativos del RW1, mostró una gran reducción del largo de la bulla y un gran desarrollo del proceso paraoccipital. Sobre el RW2 los cambios no fueron tan marcados asociándose (de negativos a positivos) con un alargamiento del proceso paraoccipital y una posición más anterior del meato. En la región del espacio definida por los valores positivos del RW1 y negativos del RW2, donde se ubicaron *Proechimys*, *Thrichomys* y algunos octodóntidos, se observa una posición más ventral del extremo ventral y posterior de la sutura del escamoso (*landmark 2*) con respecto a posición de la raíz posterior de la arcada (*landmark 1*).

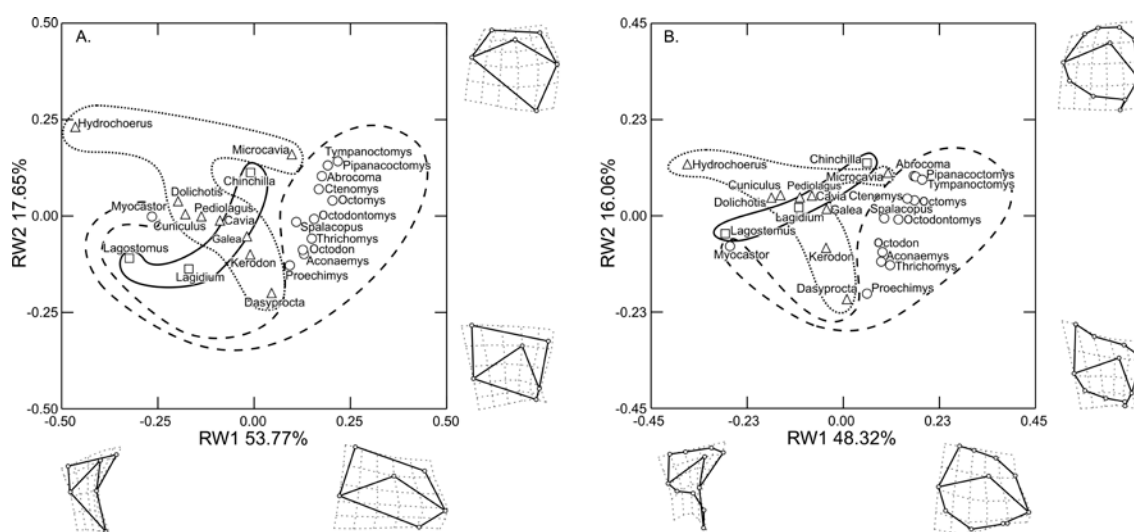


Figura 52. Ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio formado por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos del módulo BASI. Se muestran los cambios de forma mediante grillas de deformación. A, BASI2D-L; B, BASI2D-SL.

Con los *landmarks* no pudo definirse de manera correcta la configuración de las bullas. La incorporación de los *semilandmarks* permitió delimitar el contorno de las mismas y así poder tener una mejor noción del tamaño de las mismas y de la posición del proceso paraoccipital con respecto a ellas (Fig. 52B). En *Hydrochoerus* se observó una reducción no sólo del largo si no también del tamaño general de la estructura y una

marcada separación del proceso paraoccipital de las mismas. En cambio, en los géneros como *Pipanacoctomys* y *Tympanoctomys*, que se ubicaron en el extremo opuesto a *Hydrochoerus*, el proceso paraoccipital se encuentra aplicado sobre la bulla auditiva que está muy desarrollada.

AI.3.2.3.3. Módulo NEURO

Los dos primeros RW contribuyeron un 60% a la variación total los conjuntos de datos de *landmarks* y *semilandmarks* (Fig. 53). La separación de las superfamilias Cavoidea y Octodontoidea fue clara sobre el RW1 aunque hacia valores centrales se observó un cierto grado de superposición de los equímidos. Con respecto a los representantes de Chinchilloidea, su posición resultó diferente en los dos ordenamientos. Para el conjunto de *landmarks*, se superpusieron con los cavoideos hacia valores centrales aunque el género *Chinchilla* se separó de los otros dos géneros hacia valores positivos del RW2. Para el conjunto de *semilandmarks*, en cambio, la posición de este género resultó más cercana a la de los otros chinchilloideos, ubicándose los tres hacia valores negativos del RW2 (cuando en el caso de los *landmarks* se ubicaban sobre valores positivos) sin superponerse con otros géneros aunque con valores sobre el RW1 cercanos a los equímidos.

Los principales cambios sobre el RW1 se vincularon con el largo del lacrimal, el desarrollo de los frontales sobre el lateral del cráneo, la longitud de la órbita, todos menores hacia valores positivos, y un mayor desarrollo ántero-posterior de la región neural ocasionado por el adelantamiento del *landmark* 6 que marca el margen posterior de la órbita. Estas características son compartidas por los octodóntidos y abrocómidos, mientras que los equímidos se ubicaron hacia valores más centrales del RW1 cercanos a los chinchilloideos. Hacia valores negativos, y con características opuestas, se ubicaron *Cuniculus* y *Dolichotis*. La región neural es más corta pero mostró un mayor desarrollo dorso-ventral dado por la mayor distancia entre los *landmarks* 9 y 10 que indican el borde posterior del hueso escamoso. Sobre el RW2 se observó un cambio notorio en el desarrollo de la bóveda craneana y una disminución de la altura posterior de la órbita representada por los *landmarks* 5 y 6. Con el conjunto de *landmarks*, los cambios resultaron muy marcados. *Chinchilla*, sobre los valores positivos, mostró un borde muy inclinado debido a una posición muy ventral del *landmark* 8 que incluso

quedó por debajo de la posición del *landmark* 9, que indica el extremo póstero-dorsal del hueso escamoso.

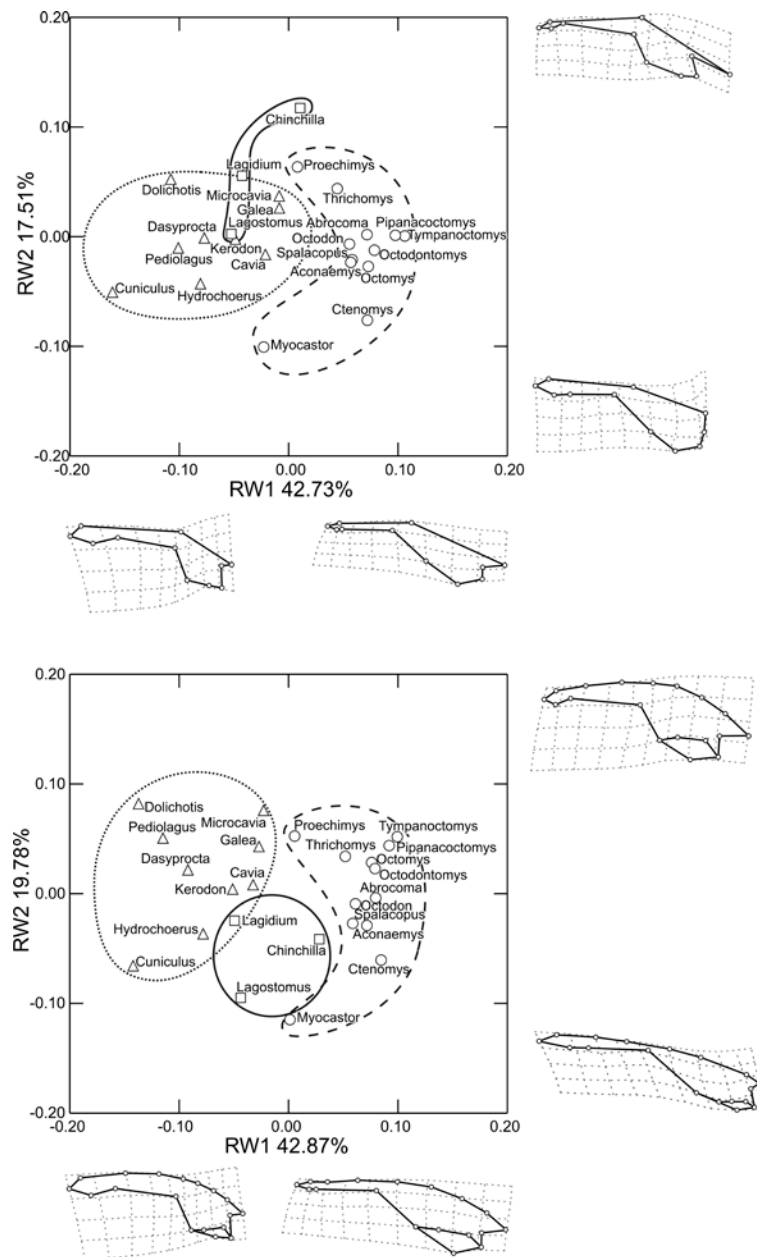


Figura 53. Ordenamiento de los géneros de caviomorfos en el espacio formado por los dos primeros *relative warps* (RWs) de los datos del módulo NEURO. Se muestran los cambios de forma mediante grillas de deformación. A, NEURO2D-L; B, NEURO2D-SL.

La incorporación de los *semilandmarks* permitió delimitar mejor el contorno de la bóveda craneana lo que conllevó a cambios menos abruptos de la forma y a un cambio de posición del chinchilloideo *Chinchilla*, y de los chinchilloideos en general.

El extremo de la distribución sobre el RW2 quedó definido, esta vez, por los cavioides *Dolichotis* y *Microcavia*, que presentan el margen de la bóveda muy convexo, con el extremo posterior bajo, al mismo nivel que la articulación del cráneo.

Con los datos del módulo NEURO2D se obtuvieron los ordenamientos más dispares que para cualquier otro analizado en dos dimensiones.

AI.3.3. Señal filogenética de los datos morfométricos

AI.3.3.1. Datos 3D

La señal filogenética multivariada resultó significativa tanto para el conjunto M-3D13 como para el conjunto C-3D27 (Tabla 21). La señal filogenética univariada, representada por el estadístico *K*, resultó significativa para los dos primeros RWs del conjunto de mandíbula, y los tres primeros RWs del conjunto del cráneo (Tabla 22).

Tabla 21. Señal filogenética multivariada para los conjuntos M-3D13 y C-3D27.

Conjuntos de datos	Largo árbol	<i>P</i>
M-3D13	0.1635	<.0001
C-3D27	0.1531	<.0001

Tabla 22. Señal filogenética univariada para los conjuntos M-3D13 y C-3D27. *K*, estadístico; *P*, significancia.

Conjuntos de datos		<i>K</i>	<i>P</i>
M-3D13	RW1	2.129	0.0001
	RW2	0.607	0.0103
	RW3	0.531	0.0636
C-3D27	RW1	1.045	0.0002
	RW2	0.772	0.0012
	RW3	0.570	0.0105

AI.3.3.2. Datos 2D

La señal filogenética multivariada resultó significativa tanto para los cuatro conjuntos de datos de cráneo y mandíbula 2D (Tabla 23) como para los conjuntos de los módulos (Tabla 24). La señal filogenética univariada resultó significativa para los dos

primeros RWs de mandíbula, mientras que resultó significativa para los tres primeros RWs de cráneo (Tabla 25). En cuanto a los módulos, los tres primeros RWs del conjunto ROSTRO2D resultaron significativos; el segundo RW y el tercero para el módulo BASI2D (*landmarks* y *land.* más *semiland.* respectivamente) no mostraron señal significativa al igual que el segundo eje para el módulo NEURO2D representado por *landmarks* (Tabla 26).

Tabla 23. Señal multivariada para los datos de cráneo y mandíbula 2D.

Conjuntos de datos	Largo árbol	<i>P</i>
C-2DL	0.1446	<.0001
C-2DSL	0.1605	<.0001
M-2DL	0.1487	<.0001
M2D-SL	0.1271	<.0001

Tabla 24. Señal multivariada para los datos de módulos craneanos 2D.

Conjuntos de datos	Largo árbol	<i>P</i>
BASI2D-L	0.5975	0.0002
BASI2D-SL	0.4830	<.0001
ROSTRO2D-L	0.1783	<.0001
ROSTRO2D-SL	0.2111	<.0001
NEURO2D-L	0.1163	<.0001
NEURO2D-SL	0.1245	<.0001

Tabla 25. Señal univariada para los datos de cráneo y mandíbula 2D. *K*, estadístico; *P*, significancia.

		<i>K</i>	<i>P</i>			<i>K</i>	<i>P</i>
C-2DL	RW1	1.563	0.0001	M-2DL	RW1	1.319	0.0001
	RW2	1.182	0.0001		RW2	0.590	0.0096
	RW3	0.691	0.0103		RW3	0.468	0.1379
C-2DSL	RW1	1.663	0.0001	M-2DSL	RW1	1.279	0.0001
	RW2	1.018	0.0001		RW2	0.670	0.0027
	RW3	0.760	0.0023		RW3	0.470	0.1237

Tabla 26. Señal univariada para los datos de módulos craneanos 2D. *K*, estadístico; *P*, significancia.

		<i>K</i>	<i>P</i>			<i>K</i>	<i>P</i>
BASI2D-L	RW1	0.956	0.0008	NEURO2D-L	RW1	2.176	0.0001
	RW2	0.348	0.3420		RW2	0.485	0.0546
	RW3	0.569	0.0195		RW3	0.805	0.0005
BASI2D-SL	RW1	0.868	0.0014	NEURO2D-SL	RW1	1.969	0.0001
	RW2	0.596	0.0127		RW2	0.670	0.0045
	RW3	0.496	0.1219		RW3	0.613	0.0196
ROSTRO2D-L	RW1	3.106	0.0001				
	RW2	0.807	0.0005				
	RW3	0.951	0.0055				
ROSTRO2D-SL	RW1	2.998	0.0001				
	RW2	0.776	0.0008				
	RW3	0.922	0.0036				

AI.3.4. Relación con variables explicativas

AI.3.4.1. Datos 3D

Los datos de forma C-3D27 y M-3D13 mostraron una relación significativa con el tamaño (Tabla 27).

Tabla 27. Relación entre la forma 3D del cráneo representada por 27 *landmarks* y la mandíbula representada por 13 *landmarks*, y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	λ	%	F	g.l.	P
	OLS-PIC		34.34			0.0001
	PGLS 90%	0.0012		3.336	50 49.0	<0.0001
MANDI-3D13	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P
		Hábitos	-0.0134	-1.4047	19	0.1763
		Fuerza	-0.1075	-0.3598	19	0.7230
		Masticación	0.0159	0.6642	19	0.5145
		Tamaño	-0.0557	-2.5260	19	0.0206
	OLS-PIC		42.20			<0.0001
	PGLS 90%	0.0010		3.490	50 49.0	<0.0001
CRANEO-3D27	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P
		Hábitos	-0.0017	-0.1820	19	0.8575
		Fuerza	-0.0018	-0.0059	19	0.9953
		Masticación	-0.0344	-1.4507	19	0.1632
		Tamaño	-0.1238	-5.6770	19	0.0000

AI.3.4.2. Datos 2D

Los datos de forma de la mandíbula 2D no mostraron relación con ninguna variable (Tabla 28). Por el contrario, los datos de forma de cráneo 2D, tanto el conjunto C-2DL como C-2DSL, mostraron relación significativa con la variable de tamaño (Tabla 28).

Con respecto a la relación entre los módulos craneanos y las variables explicativas, todos los conjuntos de datos mostraron relación significativa con el tamaño (y todas las variables juntas), con excepción del módulo ROSTRO (2D-SL) que no mostró asociación con ninguna variable (Tablas 29-31).

Tabla 28. Relación entre la forma 2D de la mandíbula y el cráneo y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	λ	%	F	g.l.	P		
MANDI-2D	OLS-PIC		30.81			0.0049		
	PGLS 90%	0.0213		1.299	50 49.0	0.1805		
	L	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
				Hábitos	0.0016	0.1400	19	0.8901
				Fuerza	0.6418	1.8131	19	0.0857
				Masticación	-0.0173	-0.6118	19	0.5479
				Tamaño	0.0467	1.7903	19	0.0894
	OLS-PIC		30.17			0.0115		
	PGLS 90%	0.0251		1.218	50 49.0	0.2455		
	SL	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
Hábitos				0.0061	0.5555	19	0.5850	
Fuerza				0.5495	1.5983	19	0.3447	
Masticación				-0.0267	-0.9691	19	0.1265	
Tamaño				0.0540	2.1293	19	0.0465	
CRANEO-2D	OLS-PIC		37.95			0.0001		
	PGLS 90%	0.0034		2.417	50 49.0	0.0012		
	L	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
				Hábitos	-0.0077	-1.0070	19	0.3266
				Fuerza	-0.0270	-0.1128	19	0.9114
				Masticación	0.0272	1.4170	19	0.1727
				Tamaño	0.1057	5.9779	19	0.0000
	OLS-PIC		38.08			<0.0001		
	PGLS 90%	0.0012		3.336	50 49.0	<0.0001		
	SL	PGLS RW1		<i>b</i> parcial	<i>t</i>	g.l.	P	
Hábitos				-0.0091	-1.1412	19	0.2680	
Fuerza				-0.0273	-0.1095	19	0.9139	
Masticación				0.0251	1.2574	19	0.2238	
			Tamaño	0.1095	5.9552	19	0.0000	

Tabla 29. Relación entre la forma 2D del módulo craneano ROSTRO y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	λ	%	F	g.l.	P	
	OLS-PIC		30.34			0.0015	
	PGLS 90%	0.0041		2.284	50	49.0	
	L		b parcial	t	g.l.	P	
	PGLS RW1		Hábitos	0.0053	0.7677	19	0.4521
			Fuerza	0.1728	0.8005	19	0.4333
			Masticación	-0.0113	-0.6525	19	0.5219
			Tamaño	-0.0400	-2.5136	19	0.0211
ROSTRO-2D							
	OLS-PIC		28.58			0.0045	
	PGLS 90%	0.0037		2.368	50	49.0	
	SL		b parcial	t	g.l.	P	
	PGLS RW1		Hábitos	0.0098	1.2206	19	0.2372
			Fuerza	0.1275	0.5079	19	0.6173
			Masticación	-0.0202	-1.0032	19	0.3284
			Tamaño	-0.0277	-1.4981	19	0.1505

Tabla 30. Relación entre la forma 2D del módulo craneano BASI y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	λ	%	F	g.l.	P	
	OLS-PIC		44.92			0.0002	
	PGLS 90%	0.0084		2.746	40	55.1	0.0003
	L		b parcial	t	g.l.	P	
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0137	-0.9830	19	0.3380	
		Fuerza	-0.4314	-0.9858	19	0.3366	
		Masticación	0.0047	0.1344	19	0.8945	
		Tamaño	-0.2868	-8.8881	19	0.0000	
BASI-2D	OLS-PIC		46.20			<0.0001	
	PGLS 90%	0.0039		2.321	50	49.0	0.0019
	SL		b parcial	t	g.l.	P	
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0039	-0.3006	19	0.7670	
		Fuerza	-0.6613	-1.6288	19	0.9722	
		Masticación	-0.0011	-0.0354	19	0.1198	
		Tamaño	-0.2467	-8.2382	19	0.0000	

Tabla 31. Relación entre la forma 2D del módulo craneano NEURO y las variables explicativas. Se muestran los resultados de las regresiones PGLS a partir de los 10 primeros *relative warps* (PGLS 90%), a partir del primer *relative warp* (PGLS RW1), y las regresiones de los contrastes independientes de los datos de forma y de las variables explicativas (OLS-PIC). λ , medida multivariada de Lambda de Wilks; F , estadístico asociado a λ ; b parcial, coeficientes de regresión parciales para cada variable; g.l., grados de libertad; %, porcentaje de variación explicado por el modelo OLS-PIC; P , valor de significancia de los modelos.

Datos	Modelo	λ	%	F	g.l.	P
	OLS-PIC		33.46			0.0021
	PGLS 90%	0.0228		1.264	50 49.0	0.2068
	L		b parcial	t	g.l.	P
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0009	-0.1218	19	0.9043
		Fuerza	-0.1827	-0.8114	19	0.4272
		Masticación	0.0031	0.1695	19	0.8672
		Tamaño	0.0725	4.3652	19	0.0003
NEURO-2D	OLS-PIC		33.77			0.0012
	PGLS 90%	0.0188		1.361	50 49.0	0.1410
	SL		b parcial	t	g.l.	P
	PGLS RW1	Hábitos	-0.0017	-0.2017	19	0.8423
		Fuerza	0.3097	1.1784	19	0.2532
		Masticación	-0.0126	-0.5969	19	0.5576
		Tamaño	-0.0719	-3.7102	19	0.0015

AI.4. Comparación de los resultados 3D vs 2D

AI.4.1. Mandíbula 3D vs 2D

La separación de los octodontoideos con respecto al resto de los caviomorfos fue más clara en el ordenamiento obtenido con los datos de forma en 3D que para el conjunto de datos 2D. Esto se debe a que los géneros *Myocastor* y *Abrocoma* mostraron scores sobre el RW1 (y sobre el RW2 *Abrocoma*) más parecidos al del resto de los octodontoideos. A los cambios observados en la vista lateral de la mandíbula, se agrega la variación en el grado de expansión látero-medial del proceso angular observable en vista dorsal de la mandíbula y la orientación de las series dentarias inferiores (Fig. 20). Más allá de la separación más marcada de los octodontoideos, en general, los ordenamientos fueron muy similares entre los conjuntos 3D y 2D (Tabla 19), aunque con la utilización de datos 3D los géneros prácticamente no se superpusieron, mientras

que con datos 2D se observó mayor aglomeración en los mismos sectores del morfoespacio.

La señal filogenética multivariada y univariada de cada uno de los conjuntos de datos de forma de la mandíbula resultó significativa en todos los casos, excepto para el RW3 de los datos 2D. Los datos 3D mostraron relación significativa con el tamaño, mientras que los datos 2D no mostraron relación con ninguna variable.

AI.4.2. Cráneo 3D vs 2D

Los análisis de Procrustes mostraron correlaciones altas y significativas entre los distintos ordenamientos obtenidos con los datos 3D y 2D (Tabla 20). Sin embargo, se observaron ciertas diferencias vinculadas principalmente con la ubicación de los chinchilloideos y las posiciones relativas de los cavioides.

En el ordenamiento 3D, los chinchilloideos se ubicaron más cercanos al resto de los caviomorfos analizados, mientras que en el espacio de forma del cráneo 2D se ubicaron alejados hacia valores más positivos del RW2. Con respecto a los cavioides, en el ordenamiento de los datos 3D, se separaron en dos grupos claramente definidos, uno ubicado sobre valores positivos del RW2 y otro en valores negativos, mientras que con los datos 2D, todos los cavioides excepto el dolicotino *Dolichotis* se ubicaron por debajo del cero del RW2.

Con respecto a los módulos, los ordenamientos obtenidos para el rostro y el basicráneo resultaron similares tanto para los datos de coordenadas 3D como 2D. Sin embargo, con los datos 3D del ROSTRO se obtuvo una disposición de los géneros chinchilloideos extendida sobre el RW1, mientras que con los datos 2D se obtuvo una disposición concentrada en un breve sector del espacio. En cambio, para el módulo NEURO, se observaron cambios según se utilizaran datos 2D de *landmarks* o de *landmarks* más *semilandmarks* o 3D. Estos últimos dieron como resultado una disposición de los géneros más parecida a la obtenida con los datos NEURO2D-L, aunque la posición del chinchilloideo *Chinchilla* fue más extrema hacia valores positivos del RW2, y el género *Myocastor* se situó más alejado del resto de los caviomorfos, mientras que para los datos 3D se había situado cerca del género *Lagostomus* que quedó sobre el borde de la nube de puntos de Cavoidea, mientras que en el ordenamiento 2D se ubicó bien en el centro de la nube de puntos de Cavoidea. Con los datos 3D, los equímidos *Proechimys* y *Thrichomys* se ubicaron en posiciones

centrales, mientras que en los ordenamientos 2D ocuparon una posición extrema sobre valores positivos del RW2 dentro de la distribución de los octodontoideos.

Tanto los conjuntos 3D como 2D (incluyendo los módulos) mostraron patrones muy similares de señal filogenética tanto multivariada como univariada. Una diferencia es que los datos de cráneo 3D mostraron señal no significativa en el RW3, a la vez que los módulos BASI y NEURO no presentaron señal en el RW2 y RW3 respectivamente. Todos los conjuntos de datos 3D y 2D, con excepción del módulo ROSTRO 2D-SL, mostraron una relación significativa con el tamaño.

AI.5. Discusión

Sin importar la manera de representar la forma del cráneo y la mandíbula, tanto con datos de coordenadas en tres como en dos dimensiones, la componente filogenética de la variación morfológica resultó muy elevada, pues en todos los ordenamientos pudieron reconocerse, en mayor o menor medida, los grandes clados en los que se separan los caviomorfos. Los valores de señal filogenética resultaron significativos para todos los conjuntos de datos. Tal como se observara para los datos 3D completos (Capítulo 4), la señal para el RW1 obtenido a partir del conjunto M-3D13 resultó en un valor por encima de $K = 2$, mientras que el subconjunto C-3D27 obtuvo una señal de $K = 1$ para el RW1. De la misma manera, para los módulos 2D ocurrió algo similar a lo observado para los datos 3D, el módulo ROSTRO obtuvo valores de K de entre 2 y 3 (para los datos L y SL). Al contrario que para los datos 3D, el módulo NEURO también mostro valores similares a ROSTRO. En cuanto a los datos 2D de mandíbula y cráneo, los resultados fueron distintos, con la mandíbula con señal apenas por encima de $K = 1$ y menores a los mostrados por los datos de cráneo.

Una de las principales diferencias que se encontró fue el grado de dispersión y superposición de los géneros de caviomorfos en los distintos morfoespacios. Los datos 2D generaron patrones espaciales menos dispersos y con mayor superposición. La utilización de *semilandmarks* además de los *landmarks* no permitió mejorar estos resultados. La utilización de datos 3D permitió una representación más detallada de la morfología cráneo-mandibular de los roedores caviomorfos, pudiendo incorporar la variación látero-medial del cráneo y la mandíbula (en este caso, las diferencias en el grado de histicognatía) y la disposición de las series dentarias (i.e. paralelas vs. convergentes). Como ejemplo de esto, el género octodontoideo *Myocastor* posee una

morfología mandibular particular, que combina rasgos como un cuerpo mandibular alto, un proceso coronoides reducido y una marcada histricognatía. La posición de este género varió según la dimensionalidad de los datos. En el morfoespacio 3D de la mandíbula, *Myocastor* se ubicó con los demás octodontoideos, aunque hacia valores más negativos del segundo RW, mientras que en el espacio 2D, se ubicó cerca del caviideo *Hydrochoerus*. La expansión lateral de la mandíbula es la principal característica de una mandíbula histricognata, y es un rasgo presente en todos los octodontoideos, aunque generalmente está acompañado de un proceso coronoides alto, por eso es que *Myocastor* se alejó sobre el RW2.

Finalmente, las similitudes globales entre los ordenamientos obtenidos a partir de los datos 3D y 2D sugieren que podría existir cierta covariación entre los cambios de forma registrados en el plano dorso-ventral de la mandíbula y el cráneo con respecto a cambios en el plano látero-medial. Esto permitiría trabajar con un cierto nivel de confianza con datos 2D en estructuras inherentemente tridimensionales.

Por último, con respecto a las ventajas de cada uno de las técnicas, una de las grandes ventajas operacionales de utilizar información 3D, es que la toma de datos es una sola, ya que las coordenadas son registradas directamente en una planilla de cálculos. Por el contrario, para trabajar en 2D es necesario sacar las fotos de cada una de las vistas que se quieren analizar y digitalizar los *landmarks* y *semilandmarks* necesarios, lo que insume un mayor tiempo en la etapa de adquisición de los datos. Con respecto al trabajo en 2D, existe una desventaja al utilizar *landmarks* solamente: la falta de detalle para describir la forma que puede llevar a una descripción errada de la forma, como ocurrió con la barra anteorbitaria durante la comparación de los datos 2D de cráneo incluyendo por un lado *landmarks* solamente y por el otro, *landmarks* más *semilandmarks*.

ANEXO II

Descripción de la musculatura masticatoria analizada en varios roedores caviomorfos



Lagostomus

AII.1. Introducción

Uno de los factores más importantes que modelan el cráneo y la mandíbula es el desarrollo de los músculos implicados en las funciones del aparato masticatorio, que se originan e insertan sobre los distintos huesos que componen el cráneo y la mandíbula, modificándolos durante el crecimiento y desarrollo de un individuo. Entonces, para entender la variación morfológica y su significado funcional, es necesario analizar las diferencias en la musculatura y sus posibles efectos sobre la morfología cráneo-mandibular.

AII.2. Materiales y Métodos

Se realizaron disecciones de varias especies de roedores caviomorfos con los objetivos de interpretar las diferentes estructuras óseas de cráneo y mandíbula y estimar la dirección de la línea de acción de los principales músculos masticatorios para el cálculo de los brazos de palanca. Se seleccionaron distintas especies que presentaran distintos hábitos (desde terrestres a fosoriales y subterráneos), para poder establecer diferencias a nivel muscular y vincularlas a los distintos hábitos. Se describieron los sitios de origen e inserción para dos de los principales músculos masticatorios (Fig. 54): maseteros (superficial, lateral, posterior, medial zygomatocmandibular y medial infraorbital) y temporal. Se analizó también el desarrollo relativo de los mismos dentro y entre las distintas especies. La nomenclatura sigue a Woods (1972) y Woods y Howland (1979). Las características más sobresalientes y las principales diferencias se presentan mediante imágenes y esquemas explicativos.

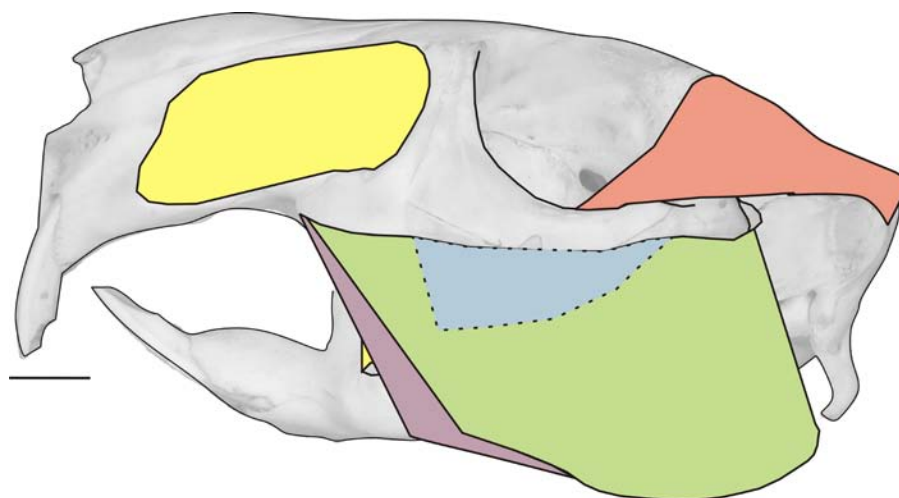


Figura 54. Esquema general de los principales músculos masticatorios: masetero medial infraorbital (amarillo), masetero medial zygomaticomandibular (celeste), masetero lateral (verde), masetero superficial (violeta), temporal (rosa). Escala: 1 cm.

AII.3. Descripción de la musculatura de caviomorfos

La característica principal de la musculatura de los roedores caviomorfos, al igual que los demás roedores, es la presencia de un complejo masetérico muy desarrollado en comparación con los demás músculos (Maynard Smith y Savage, 1959; Turnbull, 1970). Con respecto a los nombres de los músculos, principalmente de las capas del masetero, no existe un único sistema de nomenclatura. Los autores Cox y Jeffery (2011) propusieron recientemente utilizar los nombres de superficial, profundo y zygomaticomandibularis basándose en la nomenclatura empleada por Turnbull (1970). En esta tesis se siguió la nomenclatura propuesta por Woods y Howland (1979) por considerarla más representativa de lo observado en los roedores caviomorfos, pues las nomenclaturas más utilizadas (Sato e Iwaku, 2008; Cox y Jeffery, 2011) se corresponden mejor con el arreglo muscular presente en roedores con esquemas miomorfos y sciurormorfos. En todos los casos pudieron ser observadas las cuatro divisiones del músculo *masseter* (masetero): *lateralis* (porciones anterior o profunda y posterior o externa), *superficialis* (porciones anterior, principal y refleja), *posterior* y *medialis* (porciones *infraorbitalis* y *zygomaticomandibularis* anterior y posterior); los músculos temporales (porciones principal –posterior según Woods y Howland (1979)- y orbital). No se describen los músculos digástricos ni pterigoides (con excepción del externo en *Chinchilla*) por no formar parte del modelo mecánico cráneo-mandibular de

esta tesis. Se discuten, además, algunas observaciones de Cox y Jeffery para el género *Cavia*, que utilizaron como modelo histricomorfo.

AII.3.1. Especies estudiadas

AII.3.1.1. *Cavia aperea*

Las características observadas de la musculatura no difieren de las descripciones realizadas por Woods (1972). Existe una muy breve descripción de la musculatura del género *Cavia* en Mivart y Murie (1866) siendo esta una de las citas más antiguas que se encontró para este género. De manera general, la conformación de la musculatura y la orientación de las fibras indicarían una mayor proporción de componentes horizontales en las direcciones en la que cada músculo aplica la fuerza (Fig. 55).

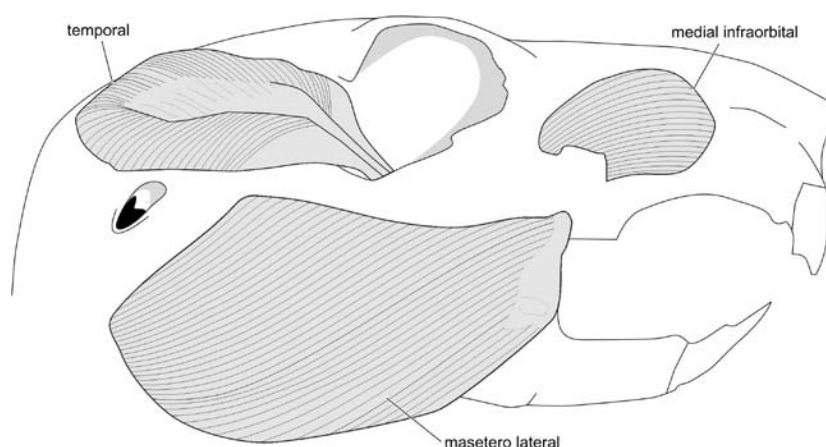


Figura 55. Musculatura masticatoria de *Cavia*, vista general.

- *Masseter medialis infraorbitalis*. Se origina en una marcada fosa masetérica rostral. Se inserta mediante un tendón en la muesca que se encuentra sobre la superficie lateral de la mandíbula, por delante de la fosa masetérica dorsal (Fig. 56), discurrendo ántero-ventralmente desde su paso por el foramen infraorbital hasta el punto de inserción.

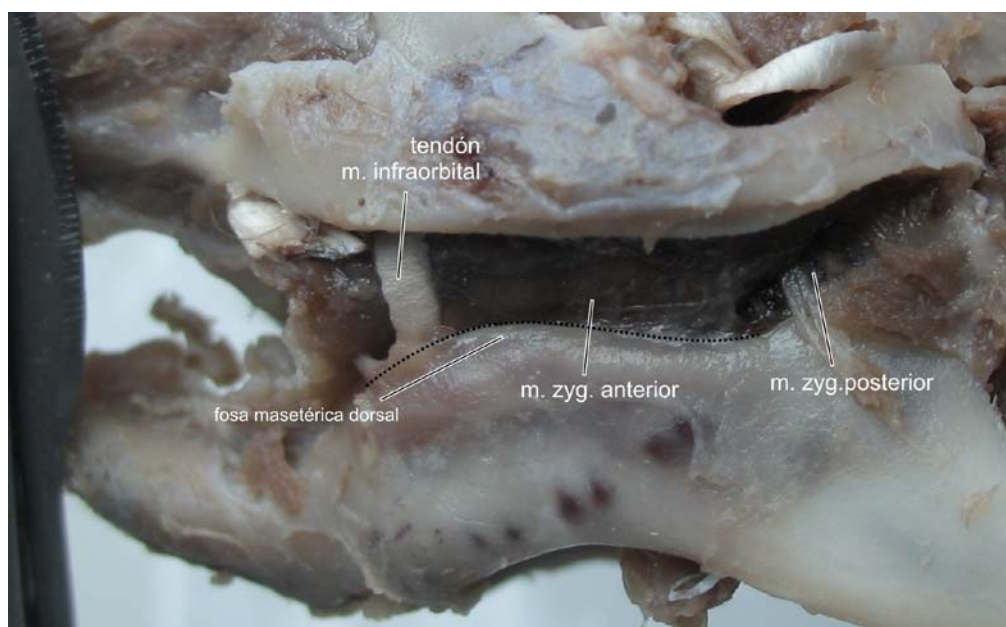


Figura 56. Maseteros mediales en *Cavia*.

- *Masseter medialis zygomaticomandibularis*. La porción anterior se origina sobre la superficie medial de la raíz superior del arco cigomático, y de las porciones maxilar y yugal del mismo. Su inserción es sobre la mitad anterior de la fosa masetérica dorsal; las fibras más internas forman un paquete separado por una aponeurosis que se insertan sobre la “cresta lateral” (*sensu* Woods, 1972; observable más bien como una muesca, y no como una cresta, de perfil redondeado y con una inclinación ántero-ventral) vía fascia (Fig. 57). La porción posterior de este músculo está poco desarrollada y se origina en la superficie medial del arco cigomático y se inserta en la mitad posterior de la fosa masetérica dorsal (Fig. 57). Estas observaciones concuerdan con lo observado por Cox y Jeffery (2011) a partir de imágenes de microCT.

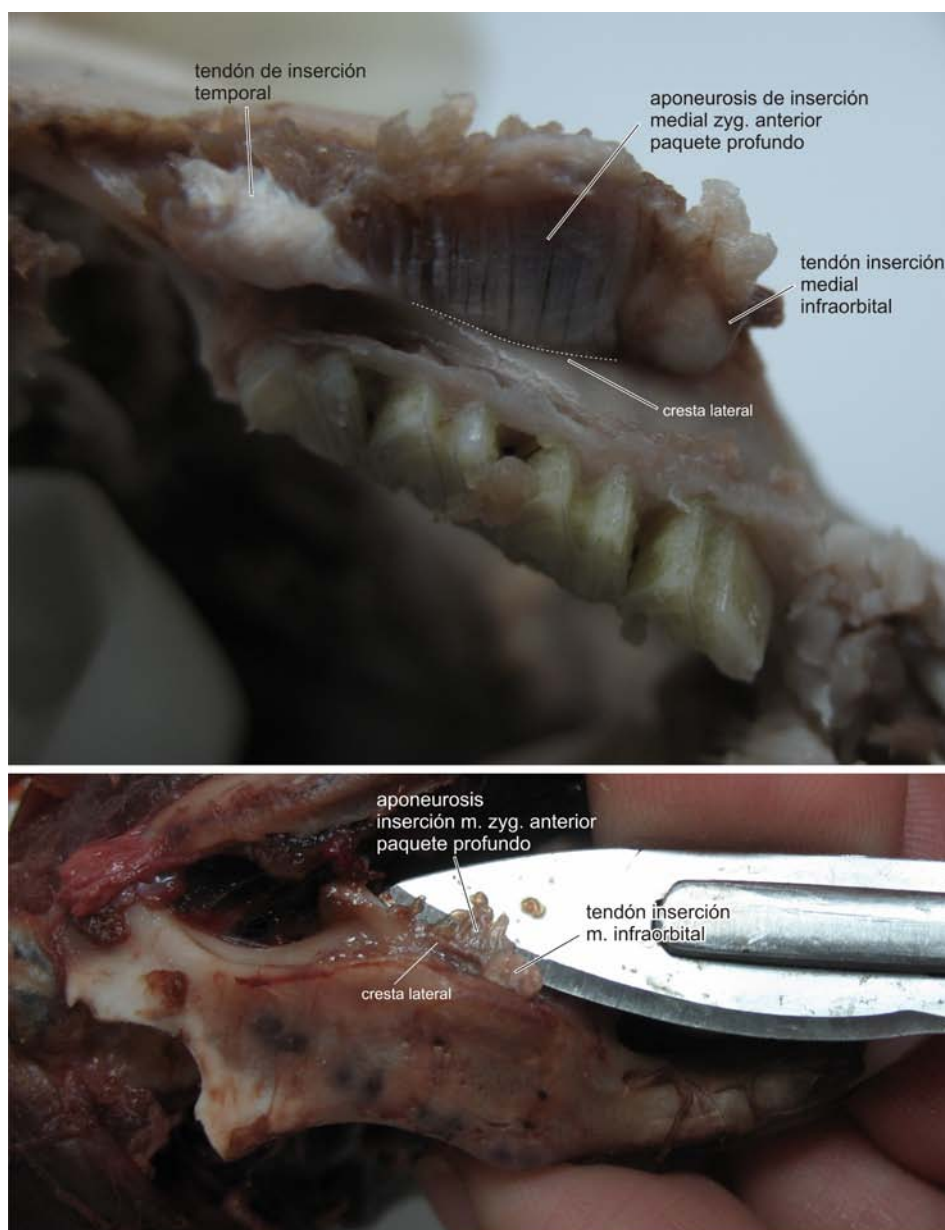


Figura 57. Inserción de los maseteros mediales en *Cavia*, en vistas dorsal y lateral de la mandíbula.

- *Masseter posterior (lateralis profundus pars posterior división profunda sensu Woods, 1972)*. Se origina en la superficie medial del tercio posterior del yugal (Fig. 58). La inserción es sobre la superficie lateral y sobre el borde posterior de la rama ascendente de la mandíbula. Cox y Jeffery (2011) no pudieron observar este músculo en *Cavia* y lo aducen a la notable reducción de este músculo según la descripción de Woods (1972), aunque según lo observado en el espécimen inspeccionado no estaría tan reducido, aunque sí es pequeño comparado con otros géneros como *Ctenomys*.



Figura 58. Origen e inserción del masetero posterior en *Cavia*.

- *Masseter lateralis*. Se origina a lo largo de prácticamente todo el borde ventral del arco cigomático, desde por detrás del origen del *masseter superficialis* (Fig. 59) hasta el proceso yugal. La fascia que le da origen a este músculo medialmente es continua con el tendón que da origen al masetero superficial aunque se separan justo en el origen sobre el hueso y se extiende a lo largo de todo el arco. Este músculo está dividido en dos paquetes de fibras (anterior o profundo y posterior o externo; Fig. 60) que son separados anteriormente por una extensión de la fascia de origen hasta el inicio de la fosa yugal, separando los dos paquetes de fibras en su extremo anterior (Fig. 61). Esta porción de la fascia de origen no es visible si no se remueve el masetero lateral posterior (externo). La inserción es sobre la cresta masetéica ventral, a lo largo del borde ventral del proceso angular. La orientación de las fibras del *masseter lateralis* es de 21° en promedio. Cox y Jeffery no reconocen esta separación del masetero si no que incluyen a esta capa como parte del masetero superficial (Cox y Jeffery, 2011: fig. 4; ver también Byrd, 1981). De

todas formas, Woods (1972) comenta que, en muchos casos, el origen fascial del masetero lateral es común con el origen del superficial, y probablemente sea por eso que en muchos trabajos en los que han estudiado caviomorfos tomen estas dos capas como una única. Pudo observarse en todos los especímenes estudiados de caviomorfos que ambos músculos están cubiertos por una misma capa de tejido conectivo (epimisio). En el ejemplar de *Cavia* analizado para esta tesis, el origen de ambas partes (una vez retirado el epimisio) se diferenció claramente, lo que tendría que ser verificado en disecciones futuras, pues no concuerda con lo observado por Woods (1972).

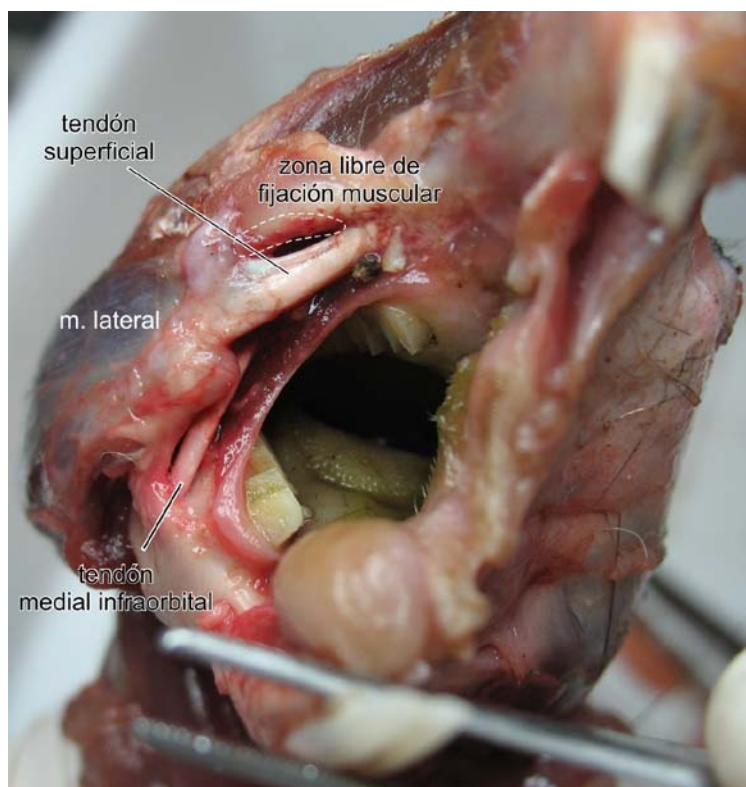


Figura 59. Origen del masetero lateral, separado del origen del superficial en *Cavia*.

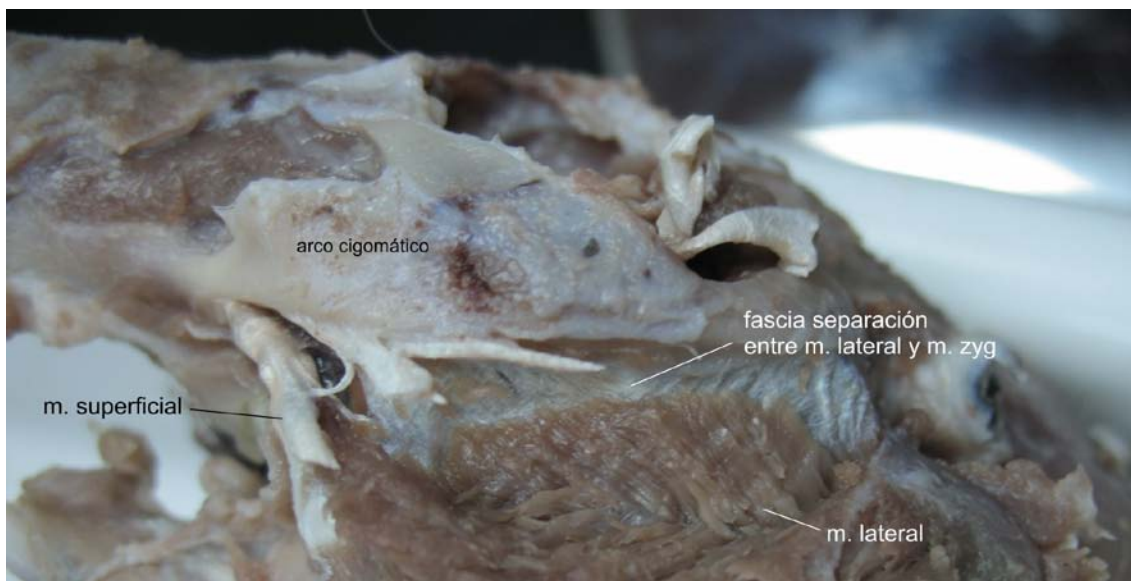


Figura 60. Fibras del paquete anterior (profundo) del masetero lateral en *Cavia*.

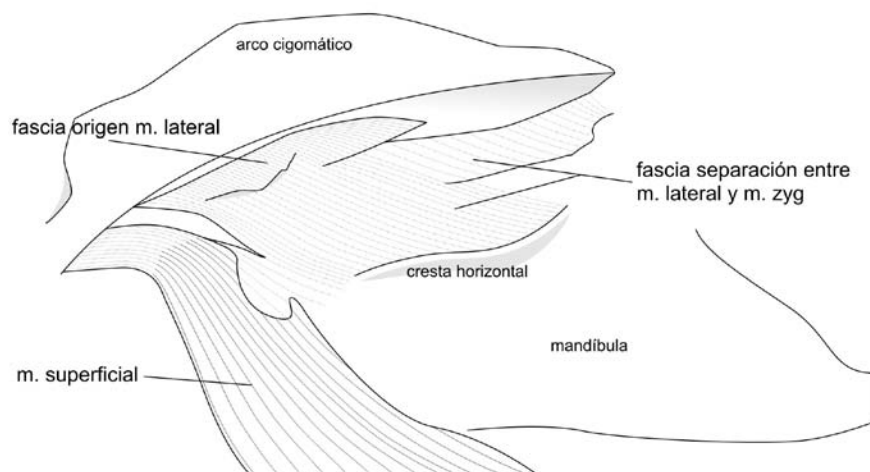


Figura 61. Origen del masetero lateral en *Cavia*.

- *Masseter superficialis*. No pudo distinguirse la porción anterior de este músculo. Woods (1972) notó la ausencia total de esta porción en *Cavia*, *Dasyprocta* y *Erethizon*), siendo la porción refleja la que se inserta en su lugar. Hacia la mitad de la longitud de este músculo, parte de sus fibras son indistinguibles de las del *masseter lateralis*, mientras que en el extremo posterior se separan por una aponeurosis. El origen de este músculo es vía tendón, desde la muesca masetérica en la superficie ventral de la raíz anterior del arco cigomático. Su inserción es sobre la superficie medial de la mandíbula. El tendón de origen presenta un engrosamiento cartilaginoso a nivel de la cresta que delimita la fosa masetérica dorsal (cresta horizontal *sensu* Pérez, 2010); la orientación de este tendón es ántero-ventral, dejando al descubierto la protuberancia alveolar del m_1 . La porción refleja se inserta sobre la cresta interna de la mandíbula. Al no existir histricognatía marcada, este músculo no sobrepasa al músculo lateral en vista ventral (ver, en cambio, en *Ctenomys*). Algo llamativo en este género es que la porción principal de este músculo se encuentra bipinnada a diferencia de los demás géneros estudiados (Fig. 62), aunque sería necesario verificarlo en futuras disecciones.

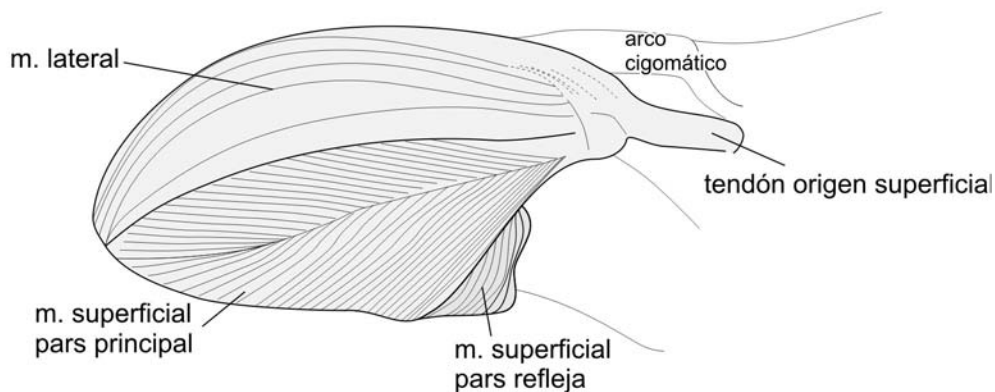


Figura 62. Detalle del músculo masetero superficial en *Cavia*, donde puede observarse la condición de bipinnación.

- *Temporalis*. Este músculo no está muy desarrollado, y la bipinnación es poco marcada. Ambas mitades se encuentran en la línea media de la cabeza. La porción orbital está escasamente desarrollada y se origina en la pared posterior de la órbita. Se inserta mediante un tendón sobre el extremo, la mitad dorsal del borde anterior y parte de la superficie medial por debajo del extremo dorsal del proceso coronoides (Figs. 63 y 64). El músculo presenta una inclinación anterior, dado que su punto de inserción está alejado horizontalmente y hacia adelante del punto medio de origen.

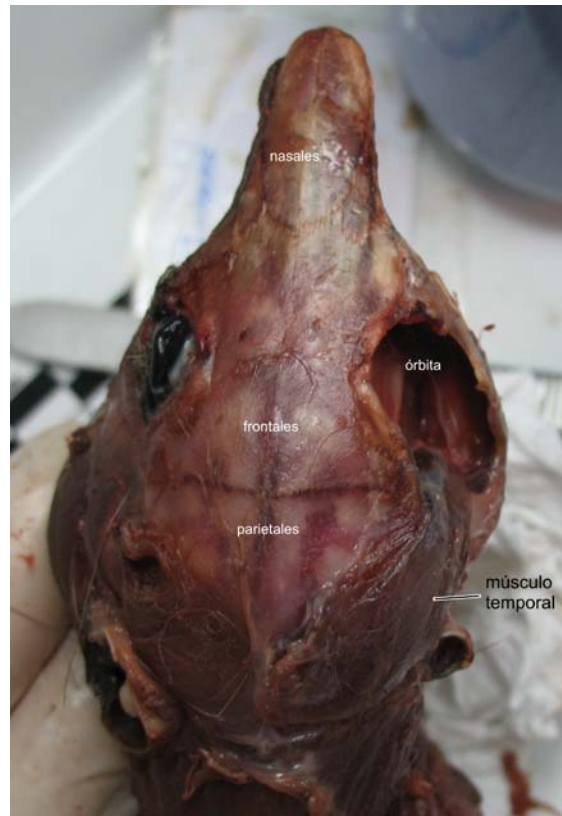


Figura 63. Desarrollo de los músculos temporales en *Cavia*. Se observa el poco desarrollo de estos músculos.

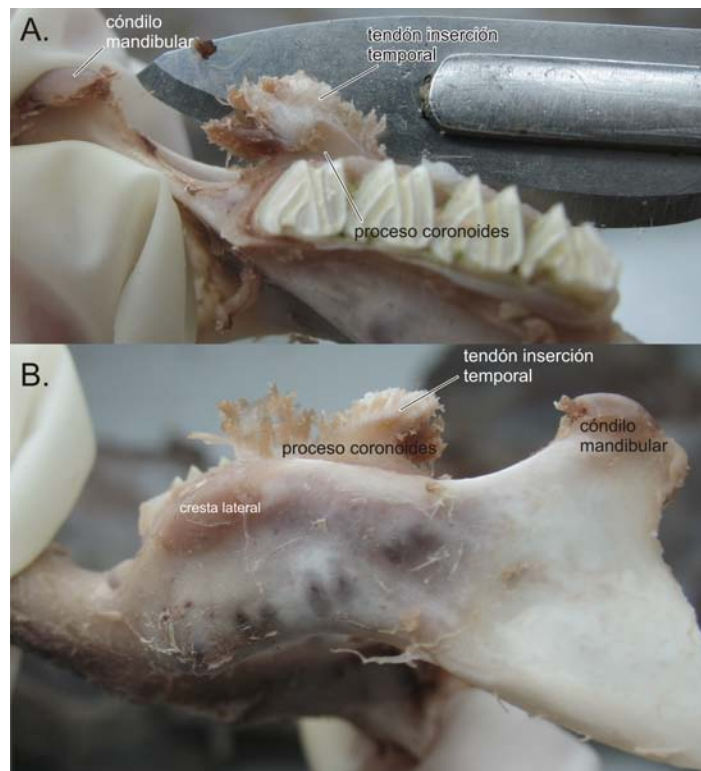


Figura 64. Inserción del músculo temporal en *Cavia* en vista dorsal (A) y lateral (B).

AII.3.1.2. *Dolichotis patagonum*

Las únicas descripciones sobre la musculatura craneana de esta especie han sido encontradas en dos trabajos que datan de fines del siglo XIX (Beddard, 1891; Windle, 1897). En los trabajos de Woods (1972) y Woods y Howland (1979) esta especie no fue incluida.

De manera global, la conformación de la musculatura y la orientación de las fibras indicarían una mayor proporción de componentes horizontales en las direcciones en la que cada músculo aplica la fuerza, con excepción del músculo *masseter medialis infraorbitalis*, que muestra orientación vertical del tendón con el que se inserta en la mandíbula.

- *Masseter medialis infraorbitalis*. Su origen es en la fosa masetérica rostral, sobre los dos tercios proximales del rostro. No se origina en la pared orbitaria ni en la barra anteorbitaria. De manera llamativa, el borde más dorsal de la fosa rostral alcanza una altura apenas por encima del nivel del borde ventral de la órbita (Fig. 65), característica asociada al importante desarrollo ventral de la pared anterior de la órbita (Fig. 66) que tiene como consecuencia el acortamiento de la rama anteorbitaria. Su inserción es semejante a la observada en *Cavia*: vía tendón sobre la muesca de inserción que se encuentra en el extremo anterior de la porción dorsal de la fosa masetérica mandibular. Otra característica distintiva del género es la presencia de un paquete de fibras que se origina en la superficie interna de la raíz anterior del arco cigomático por delante del tendón del *medialis infraorbitalis* y que se inserta, luego de cruzarse, levemente por detrás y lateral al mismo, sobre la cresta que bordea el sitio de inserción de ese tendón (Fig. 67).

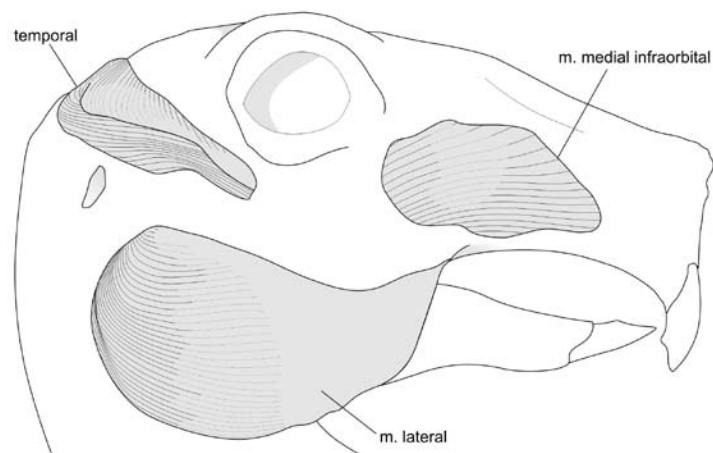
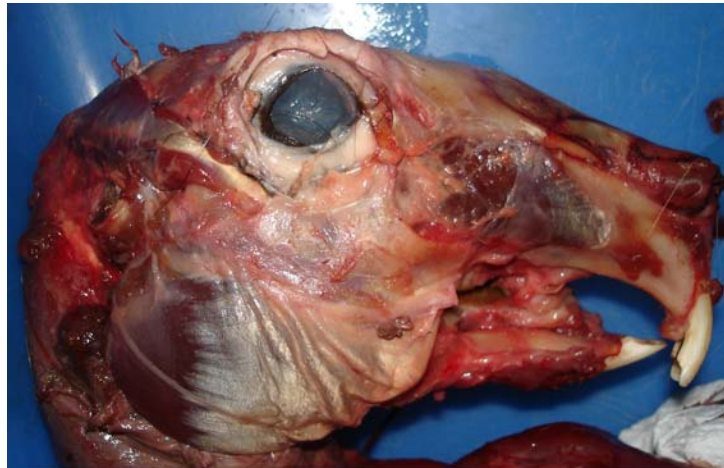


Figura 65. Musculatura masticatoria de *Dolichotis*, vista general.

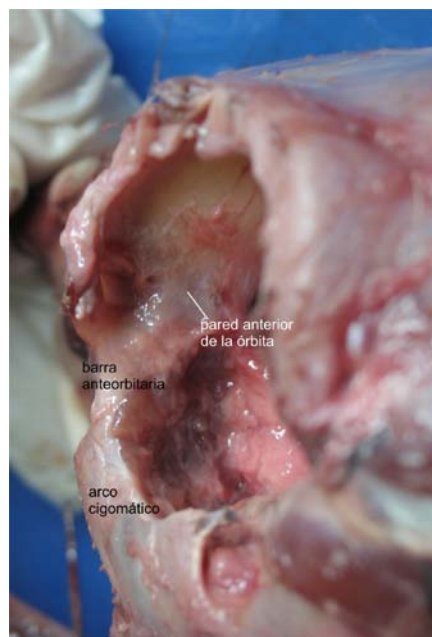


Figura 66. Desarrollo de la pared anterior de la órbita en *Dolichotis*.

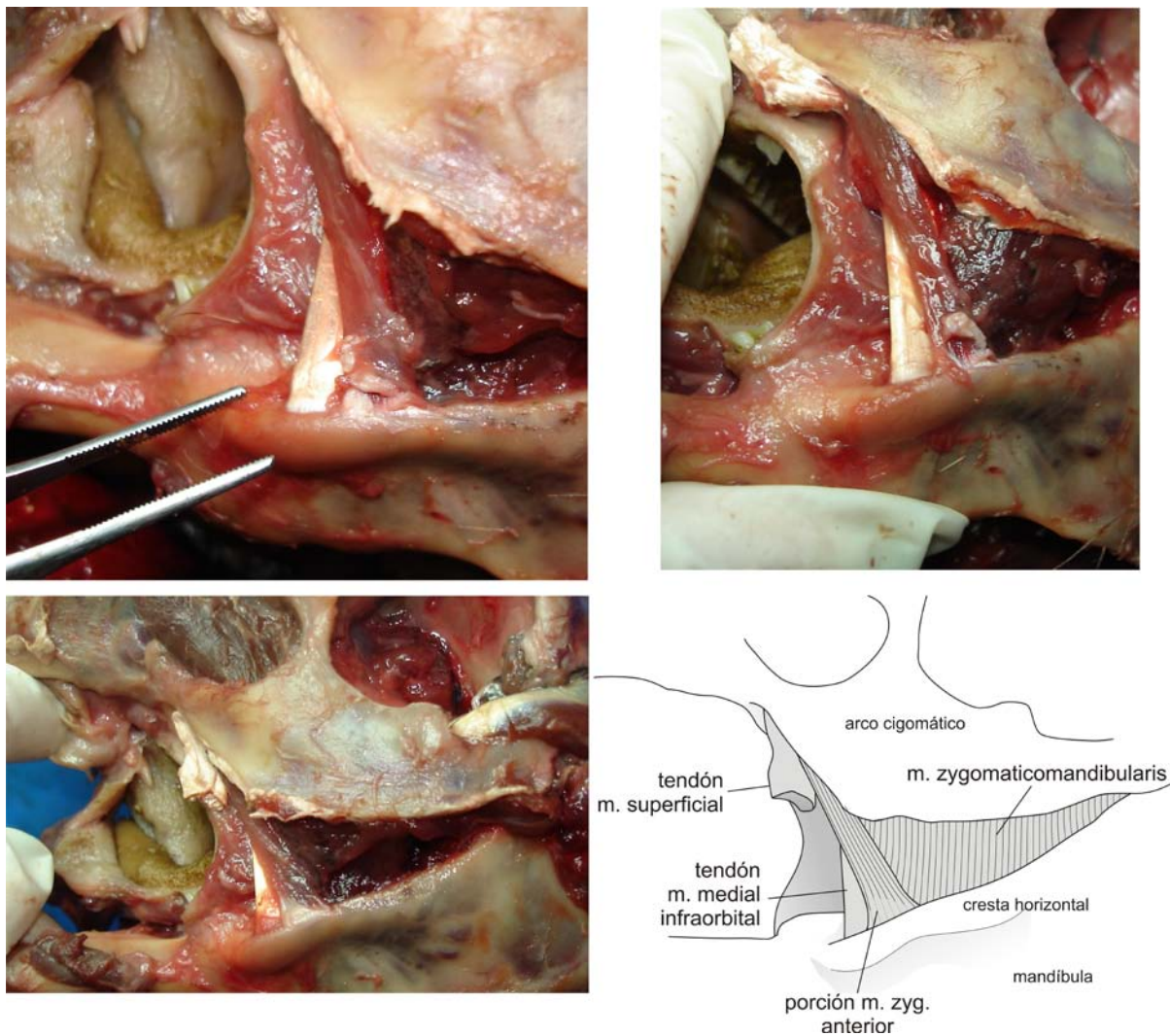


Figura 67. Presencia de un paquete de fibras extra del masetero medial zygomaticomandibular (como parte de la porción anteorbital) en *Dolichotis*.

- *Masseter medialis zygomaticomandibularis*. Se origina sobre la superficie medial de los huesos maxilar y yugal sobre el arco cigomático (Fig. 68). Se inserta de la misma manera que en *Cavia*, llegando hasta la superficie lateral del proceso coronoides.

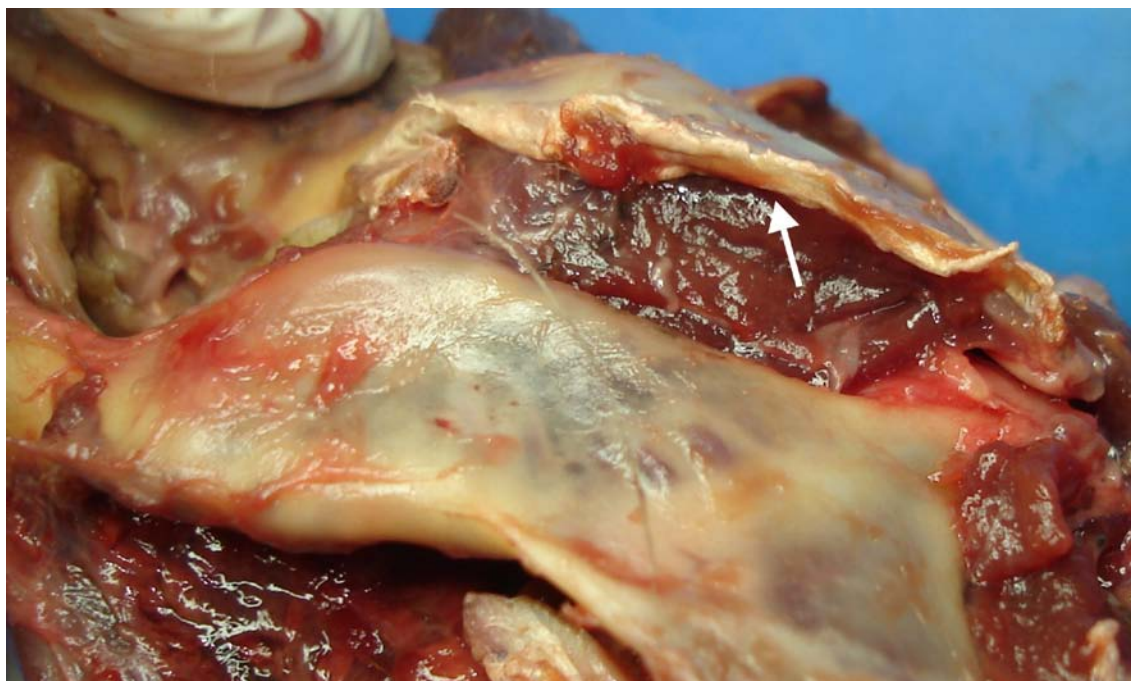


Figura 68. Origen de los maseteros mediales zygomaticomandibulares en *Dolichotis*.

- *Masseter posterior*. La inserción es sobre la superficie lateral del proceso postcondíleo, por detrás del extremo posterior de la fosa masetérica dorsal. El origen no pudo ser verificado.

- *Masseter lateralis*. El origen de este músculo es a lo largo del borde ventral del arco cigomático tal como fuera descrito para otros caviomorfos (Woods, 1972; Woods y Howland, 1979). La inserción (Fig. 69) es sobre la pared lateral de la mandíbula (paquete profundo) y sobre el borde ventral del proceso angular (paquete externo). En el extremo anterior de la zona de fijación, la misma es vía aponeurosis, que deja una marcada impronta sobre el hueso dentario (Fig. 69). Las fibras del *masseter lateralis* presentan un ángulo de 25,5° promedio (con un rango entre 23 y 28°), valor mayor al que se observa en *Cavia*.



Figura 69. Masetero lateral en *Dolichotis*. En la foto inferior se levantó el extremo posterior del masetero superficial para mostrar la inserción posterior del masetero lateral posterior. La flecha en la imagen superior derecha indica la posición de la estructura cartilaginosa (fabella) en el extremo ventral del tendón de inserción del masetero superficial.

- *Masseter superficialis*. El origen es vía tendón desde la superficie ventral de la raíz anterior del arco cigomático, como fuera descrito para otros caviomorfos. La porción principal está cubierta por una aponeurosis a lo largo de la primera mitad (Fig. 65). Parte de las fibras de esta porción se insertan sobre la fascia de inserción posterior del *masseter lateralis*. La porción refleja se inserta sobre la superficie dorsal de la fosa histricognata hasta por debajo de la inserción del músculo pterigoides externo, por debajo del cóndilo, y sobre la protuberancia alveolar de los dos últimos molares (Fig. 70). Se observó la presencia de dos engrosamientos cartilagosos (fabellas) a lo largo del tendón de inserción: una en el punto de rozamiento con la cresta horizontal que bordea la porción dorsal de la fosa masetérica, y la otra cuando roza la superficie ventral de la mandíbula (Fig. 69). El más ventral ya fue notado por Windle (1897).

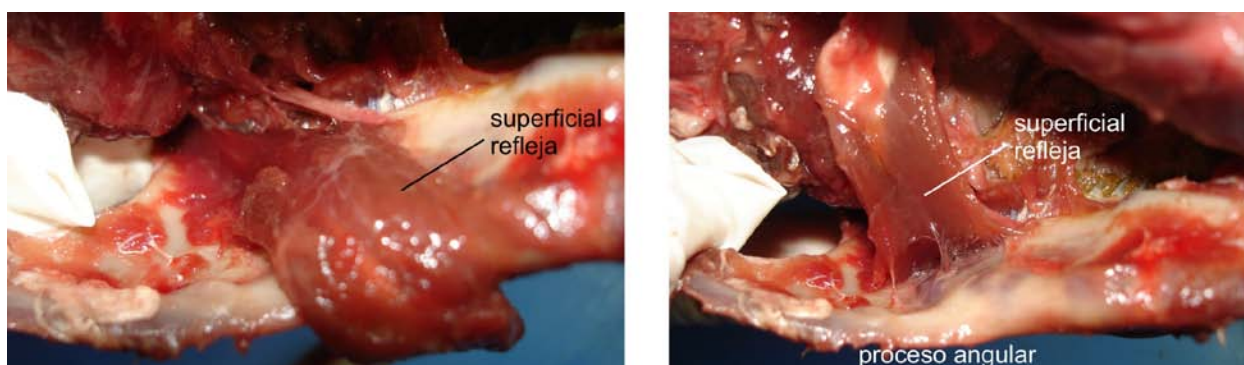


Figura 70. Inserción del masetero superficial en la superficie medial de la mandíbula en *Dolichotis*.

- *Temporalis*. Este músculo es pequeño en *Dolichotis* (Fig. 71). Ambas mitades se encuentran en la línea media de la cabeza, aunque no se desarrolla una cresta sagital como puede ocurrir en *Cavia*. La inserción es sobre el extremo del proceso coronoides y la superficie medial del mismo, sin llegar a la base y sin formar fosa retromolar (Fig. 71). El ingreso del temporal a la órbita se encuentra delimitado dorsalmente por el proceso postorbitario muy desarrollado en este género. La orientación del tendón es ántero-ventral. La porción orbital es pequeña y se origina sobre la pared posterior de la órbita y por encima de la raíz posterior del arco cigomático (Fig. 72).

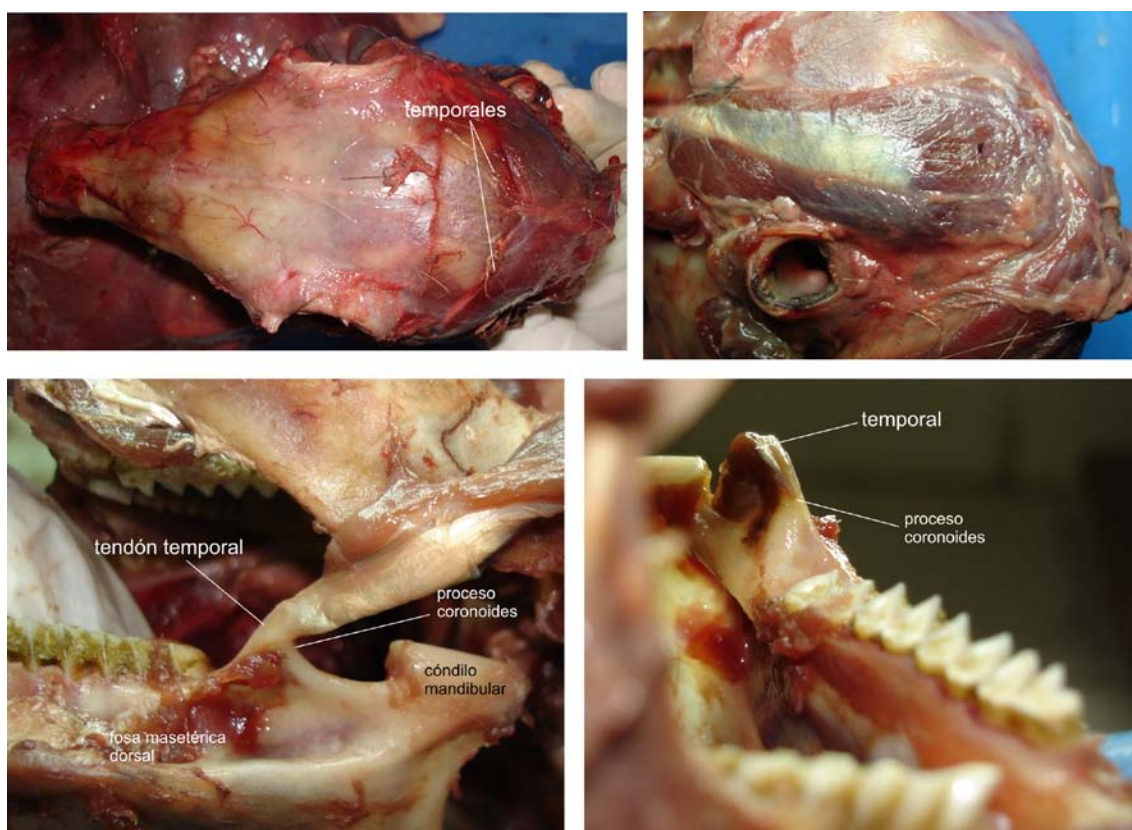


Figura 71. Músculos temporales en *Dolichotis*.

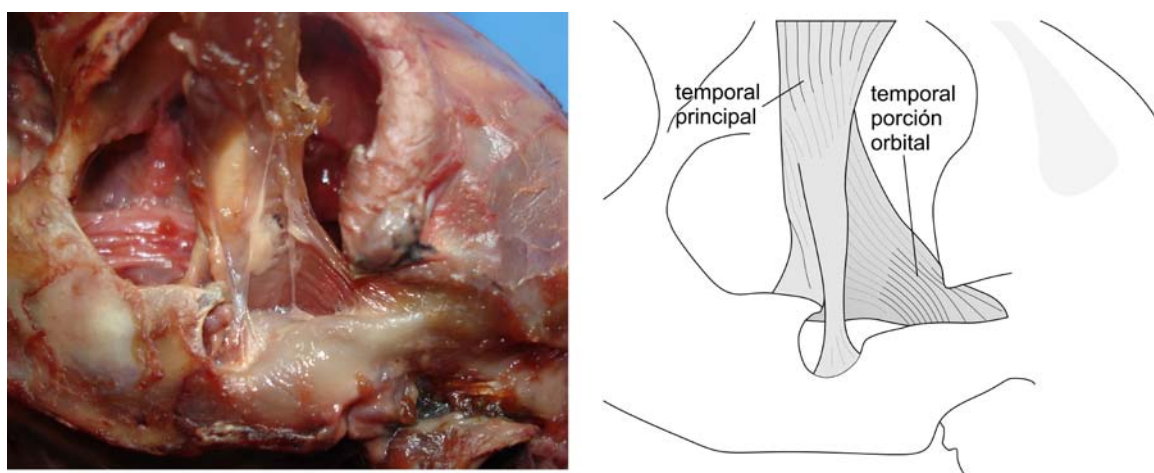


Figura 72. Origen de la porción orbital del músculo temporal en *Dolichotis*.

AII.3.1.3. *Lagostomus maximus*

Esta especie no fue descrita en los trabajos más recientes sobre musculatura de la cabeza de roedores caviomorfos (Woods, 1972; Woods y Howland, 1979). Solamente se han encontrado una cita de finales de siglo XIX (Parsons, 1894).

- *Masseter medialis infraorbitalis*. Se origina, como en los demás caviomorfos, sobre la fosa masetérica rostral, la raíz superior del arco y la barra anteorbitaria (Fig. 73). Se inserta sobre la superficie lateral de la mandíbula a través de un tendón comprimido lateralmente y con el extremo de fijación desarrollado ántero-posteriormente (Fig. 74).



Figura 73. Músculos maseteros mediales en *Lagostomus*. Arriba a la izquierda se muestra la disposición general de estos músculos. Arriba a la derecha se muestra cómo se observan estos músculos al despejar el masetero lateral. Abajo a la izquierda se muestra la inserción del masetero posterior una vez despejado el m. lateral y abajo a la derecha se despejó el m. posterior para dejar al descubierto los mediales zygomaticomandibulares.

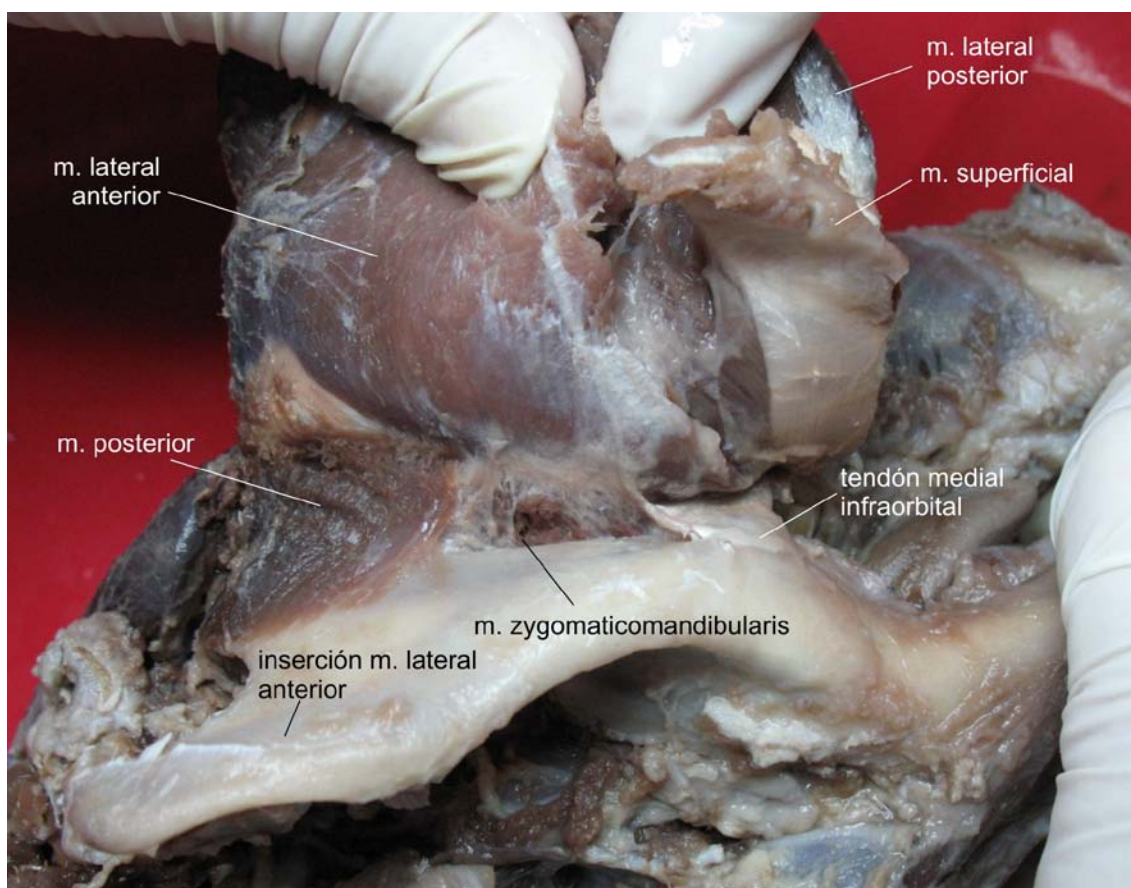


Figura 74. Masetero lateral despejado, dejando al descubierto el masetero posterior y una porción del masetero medial zygomaticomandibular anterior.

- *Masseter medialis zygomaticomandibularis*. Se origina sobre la superficie medial del maxilar y yugal del arco cigomático (Fig. 73). Se inserta a lo largo de toda la fosa masetérica dorsal (Fig. 73).

- *Masseter posterior*. El origen es sobre la superficie medial de la porción yugal del arco cigomático (Fig. 73). La inserción es sobre el proceso postcondíleo y la superficie lateral de la rama ascendente de la mandíbula (Figs. 73 y 74).

- *Masseter lateralis*. Muestra un gran desarrollo (Fig. 75). Su origen es el usual, sobre la superficie ventral del arco cigomático en toda su extensión. La porción más profunda es observable en vista lateral de la cabeza (Fig. 75), pues sobresalen las fibras más posteriores y se inserta desde el borde dorsal del proceso angular dejando libre el extremo posterior (que es donde se inserta la división más superficial del músculo) hasta la mitad del borde ventral de la mandíbula (Fig. 76). Las fibras de este músculo están

orientadas prácticamente horizontales, convergiendo en el punto más posterior de la inserción donde entran en contacto con las fibras del músculo masetero superficial.

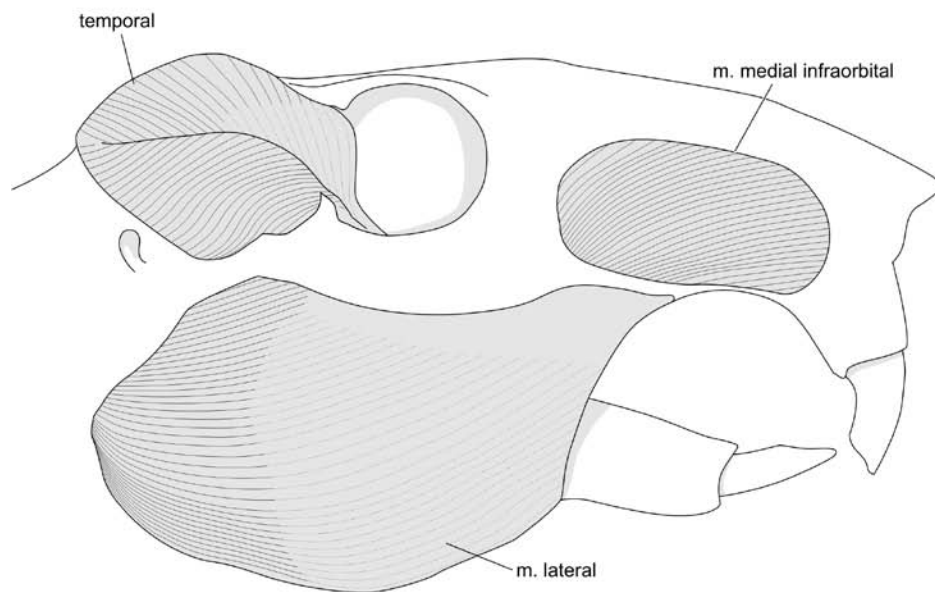


Figura 75. Musculatura masticatoria de *Lagostomus*, vista general.

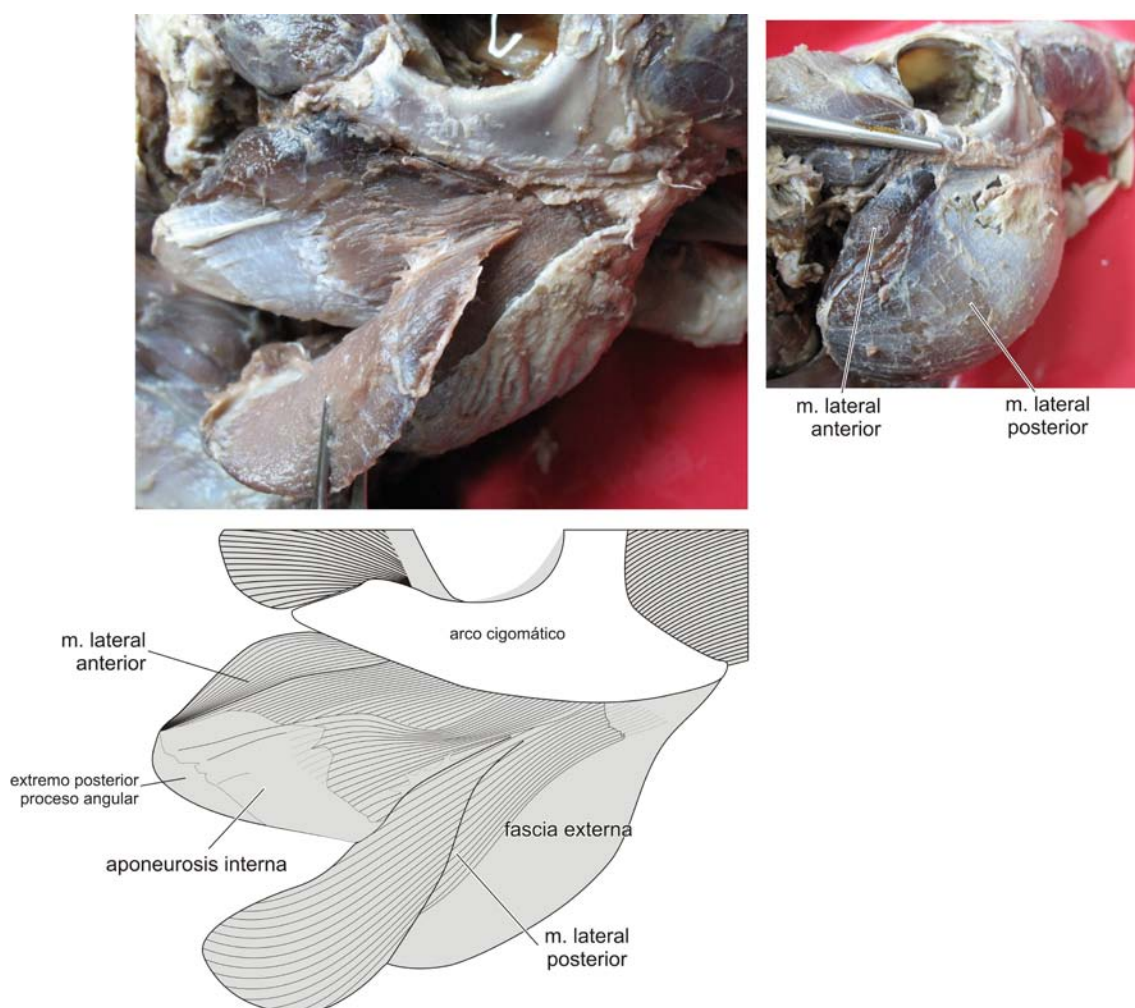


Figura 76. Paquetes del masetero lateral en *Lagostomus*.

- *Masseter superficialis*. Su origen es vía tendón sobre la tuberosidad masetérica en la superficie ventral de la raíz anterior del arco cigomático, como es usual en los roedores caviomorfos. Se pudieron observar las tres divisiones del músculo (Fig. 77), las cuales pueden distinguirse a partir de la separación del tendón de origen. La porción anterior del masetero superficial pasa hacia el lado medial de la mandíbula y se inserta sobre la mitad posterior del alvéolo del incisivo. La porción refleja se inserta en la fosa histicognata, mientras que la principal lo hace sobre el borde ventral de mandíbula. Las fibras de los músculos superficial y lateral se encuentran separadas por una muy delgada aponeurosis, salvo en el extremo posterior, cercano a la inserción de ambos músculos donde las fibras se hacen continuas.

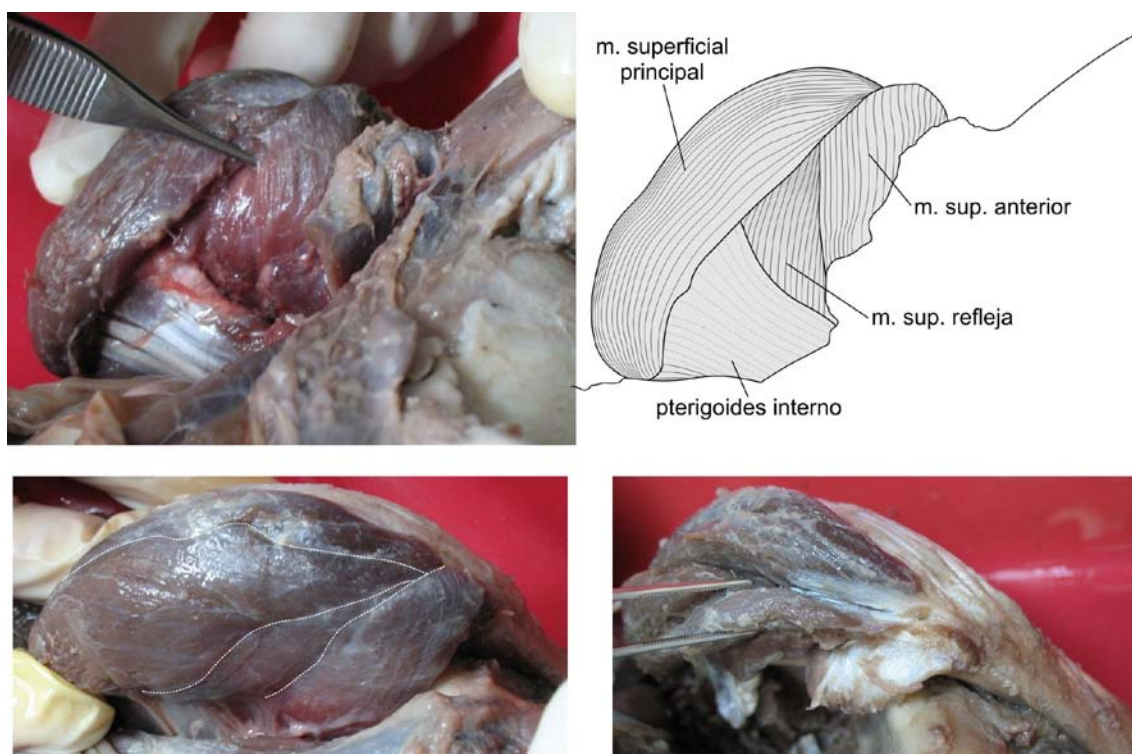


Figura 77. Masetero superficial en *Lagostomus*. En todos los casos se muestra una vist ventral de la mandíbula.

- *Temporalis*. Este músculo es grande en *Lagostomus* (Fig. 78). Ambas mitades izquierda y derecha se contactan en la línea media, formándose una cresta sagital. El músculo se divide en dos porciones, la principal y la orbital (Fig. 78), que se origina en el extremo anterior y medial de la fosa temporal y en la pared posterior de la órbita. El temporal se encontró recubierto enteramente por una aponeurosis. La inserción es sobre el extremo, el borde anterior y la superficie medial del proceso coronoides (Fig. 79) y sobre la fosa retromolar (Fig. 80).



Figura 78. Desarrollo del músculo temporal en *Lagostomus*. A la derecha se muestran detalles de la porción orbital antes y después de ser removido el músculo de su fijación de origen.



Figura 79. Inserción del músculo temporal en *Lagostomus* en vista lateral de la mandíbula, sobre el proceso coronoides.



Figura 80. Inserción del músculo temporal en *Lagostomus* en vista lateral de la mandíbula, sobre el proceso coronoides.

AII.3.1.4. *Chinchilla lanigera*

Las citas para esta especie son Parsons (1894), Wood y White (1950) y Woods (1972).

El desarrollo de la musculatura en general es pobre (Fig. 81), aunque los pterigoides si muestran buen desarrollo los músculos pterigoides (incluso podría indicarse que el pterigoides interno presenta mayor desarrollo que el superficial). La morfología general es similar a la del resto de los caviomorfos analizados, aunque existen un par de características que distinguen a esta especie: 1) una gran reducción del músculo *temporalis* que, a su vez, muestra un origen más anterior debido a la hipertrofia de las bullas auditivas; 2) el origen del músculo pterigoides externo se encuentra en la región orbital del hueso maxilar, a nivel del segundo molar superior, en lugar de la placa pterigoidea adyacente a la fosa pterigoidea de posición ventral sobre el cráneo; este músculo se inserta por debajo del cóndilo, más dorsal que lo observado en otras especies. Esto no fue registrado para ningún otro género de caviomorfo dentro de la literatura conocida.

- *Masseter medialis infraorbitalis*. El desarrollo es moderado. Este músculo se origina e inserta como es usual. El tendón de inserción está comprimido lateralmente y desarrollado ántero-posteriormente (Fig. 82).

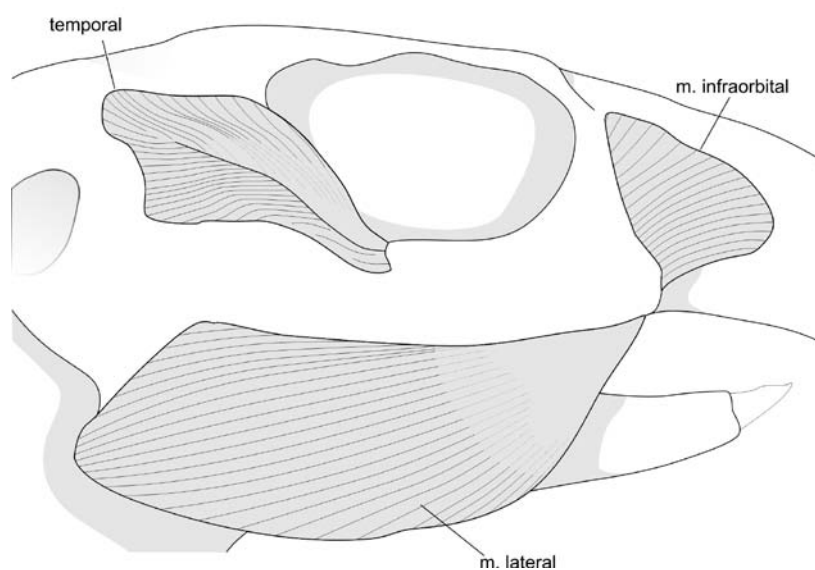


Figura 81. Musculatura masticatoria de *Chinchilla*, vista general.

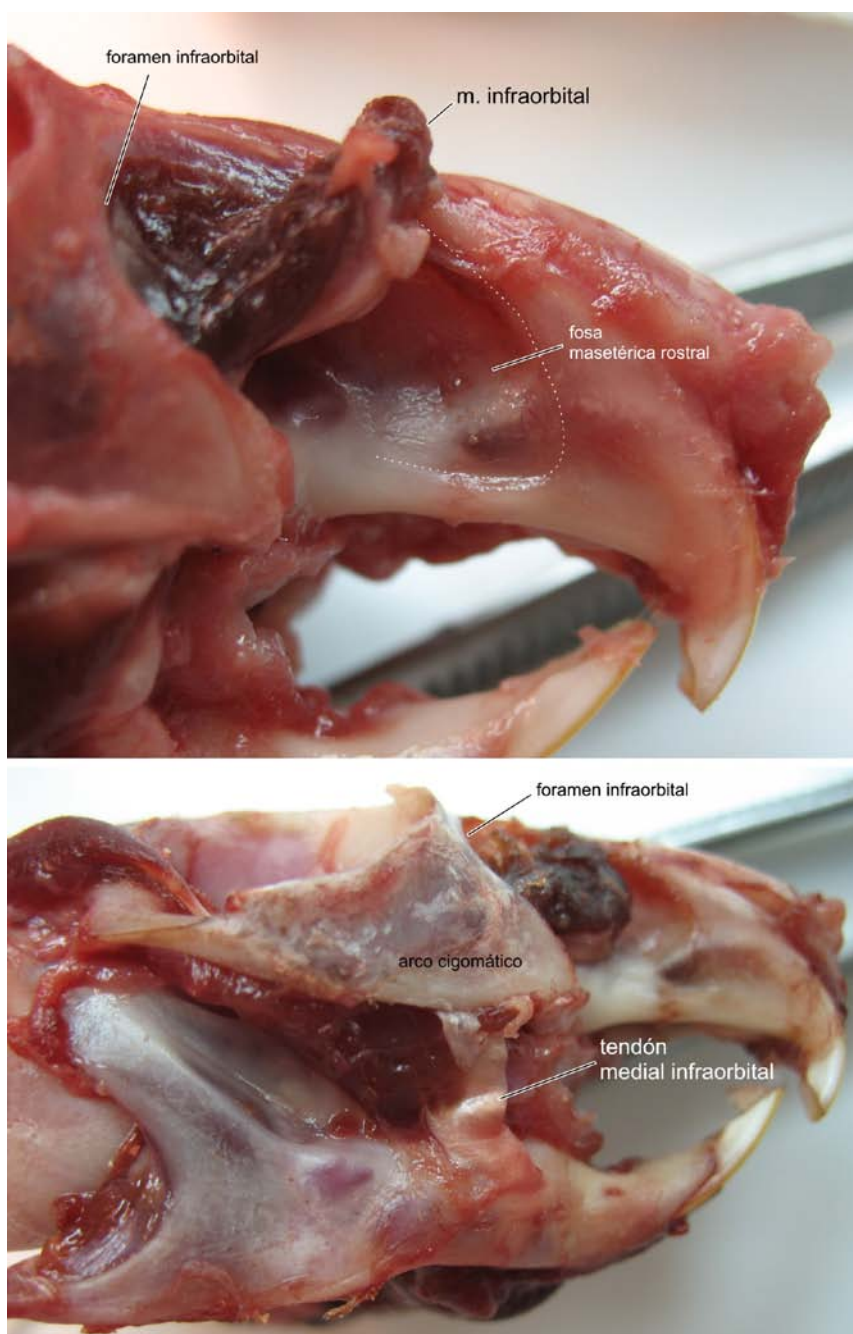


Figura 82. Masetero medial infraorbital, origen (imagen superior) e inserción (imagen inferior) en *Chinchilla*.

- *Masseter medialis zygomaticomandibularis* (Fig. 83). El músculo se origina e inserta como en el resto de los caviomorfos. La porción posterior representa menos de la mitad del tamaño de la porción anterior, y se inserta en la parte ascendente de la porción dorsal de la fosa masetérica; una parte de las fibras del masetero zygomaticomandibular posterior se inserta casi de forma inseparable junto a las fibras más posteriores de la

porción anterior. El paquete de fibras más interno de la porción anterior del músculo se inserta mediante una aponeurosis sobre la cresta lateral (Fig. 83).

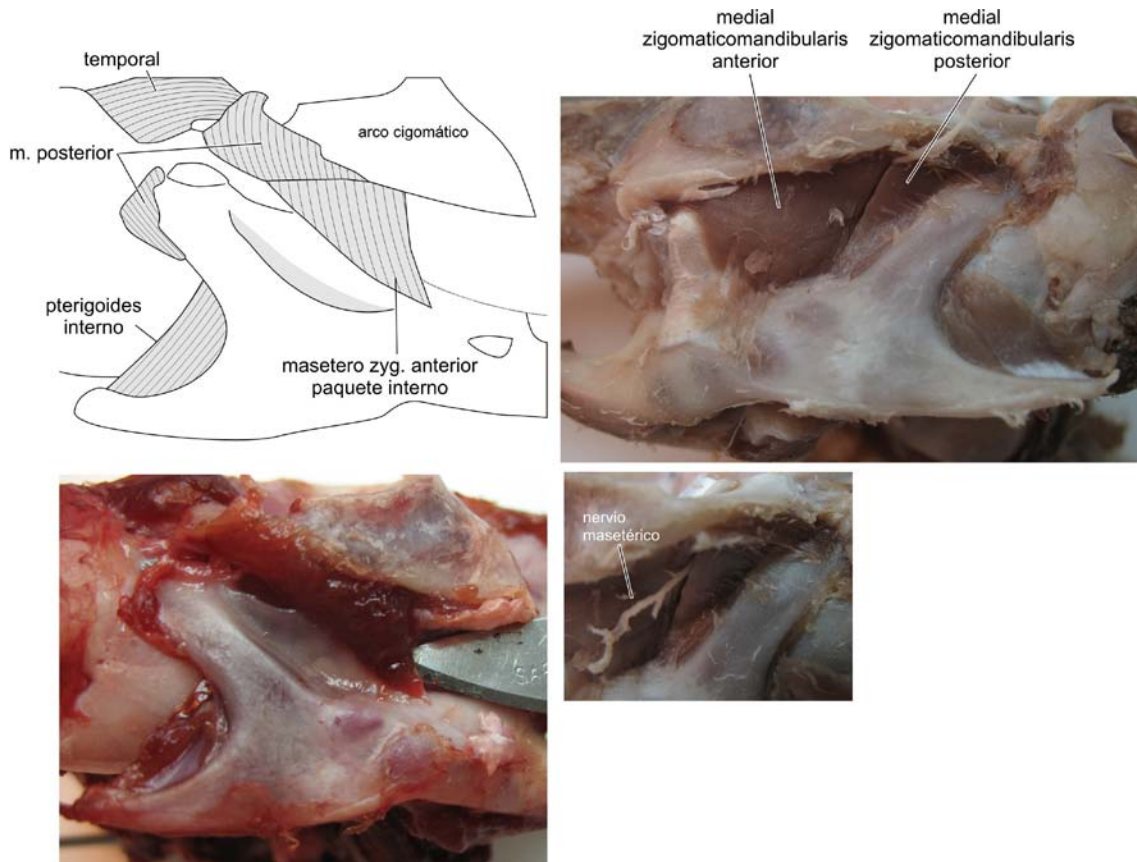


Figura 83. Origen e inserción de los músculos mediales zygoamticomandibulares en *Chinchilla*. El detalle muestra la separación de los dos paquetes anterior y posterior mediante el nervio masetérico.

- *Masseter posterior*. La porción externa de este músculo se origina en la fosa yugal que se encuentra muy reducida. La porción interna del masetero posterior se origina en borde medio-ventral de la arcada, y se inserta paralela a la fosa dorsal masetérica, sobre la rama ascendente de la mandíbula (Fig. 84).



Figura 84. Masetero posterior en *Chinchilla*. Origen e inserción.

- *Masseter lateralis*. Este músculo presenta dos paquetes de fibras, condición normal en los caviomorfos analizados; ambas separadas por una amplia aponeurosis (Fig. 85). El origen es el usual para los caviomorfos. La inserción del paquete más externo es sobre la superficie ventral del proceso angular, mientras que la del segundo es sobre la superficie lateral de la mandíbula por encima del primero, desde por detrás de la muesca de inserción del *medialis infraorbitalis*. La orientación promedio de las fibras de este músculo es de 32° con respecto al plano oclusal.

- *Masseter superficialis*. Origen e inserción usual para los caviomorfos, sobre el borde ventral del proceso angular (Fig. 86). Presenta muy poco desarrollo.

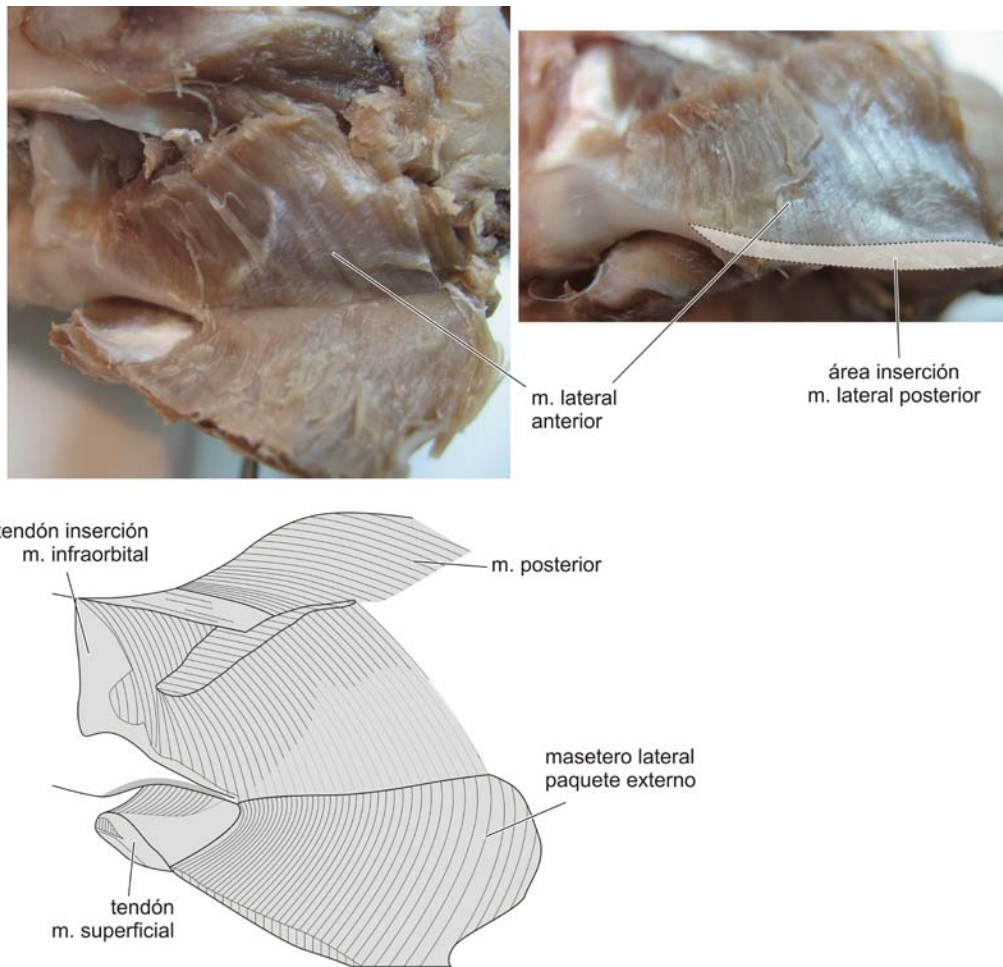


Figura 85. Masetero lateral en *Chinchilla*.

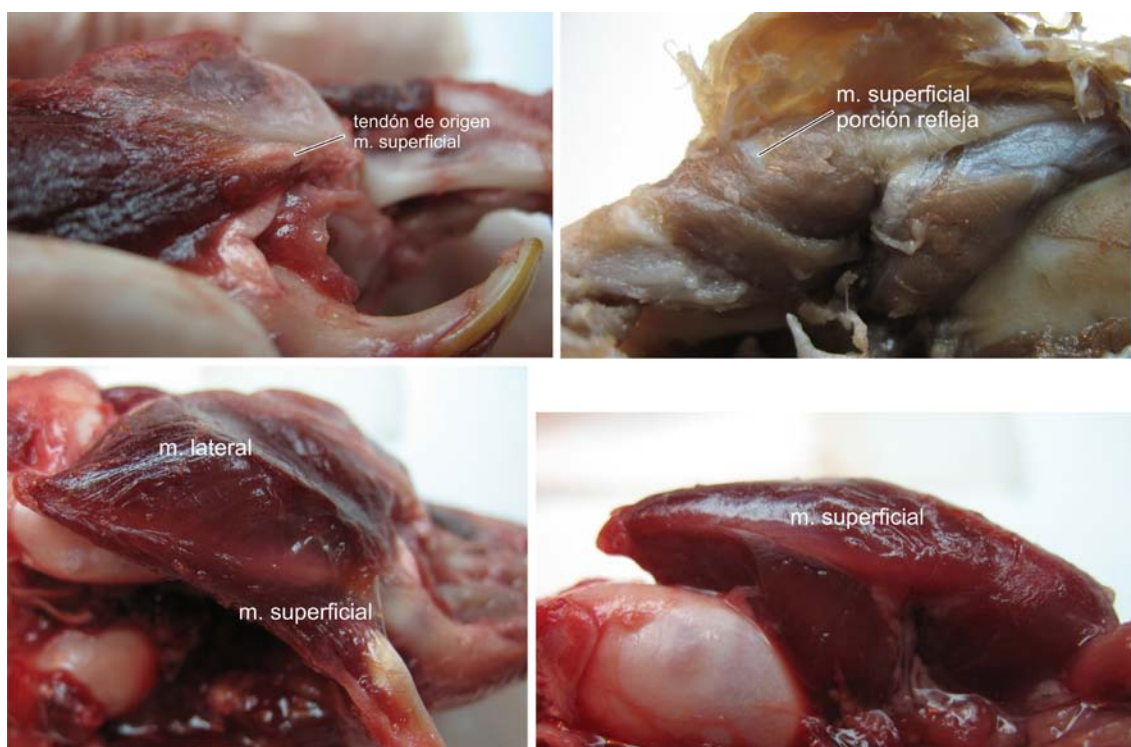


Figura 86. Masetero superficial en *Chinchilla*.

- *Temporalis*. Este músculo se encuentra muy reducido en el género *Chinchilla*. Sus fibras y tendón de fijación muestran una orientación oblicua (Fig. 81), debido a la inserción adelantada con respecto al origen. No se pudo distinguir las porciones de este músculo. El origen del músculo es sobre el costado de la región parietal, en una fosa temporal muy marcada. La inserción es sobre el extremo y borde anterior de la apófisis coronoides (Fig. 87). El tendón de inserción del temporal se continúa con la aponeurosis que permite fijar las fibras más posteriores del *masseter medialis zygomaticomandibularis*.

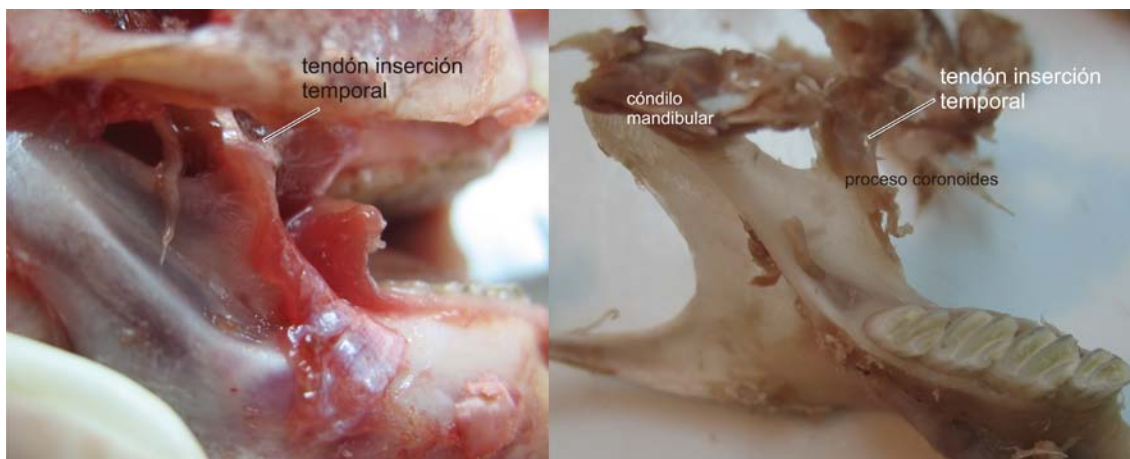


Figura 87. Inserción del músculo temporal en *Chinchilla*. Vistas lateral y medial de la mandíbula.

- *Pterygoideus externus*. Se explica la condición de este músculo para este género por ser tan distintivo y el único con estas características entre los examinados y probablemente el resto de los caviomorfos (Woods, 1972; Woods y Howland, 1979). Su origen se produce sobre la región orbital del hueso maxilar, a nivel del segundo molar superior, en lugar de la placa pterigoidea adyacente a la fosa pterigoidea de posición ventral sobre el cráneo a la vez que su inserción es sobre la superficie más dorsal del cuello condilar, justo por debajo de la superficie articular (Fig. 88). Esto se contrapone a lo descrito por Wood y White (1950) quienes describen la condición normal para el resto de los caviomorfos. El pterigoideo interno presenta la condición normal para los caviomorfos, tanto para el origen como para la inserción (Fig. 88).

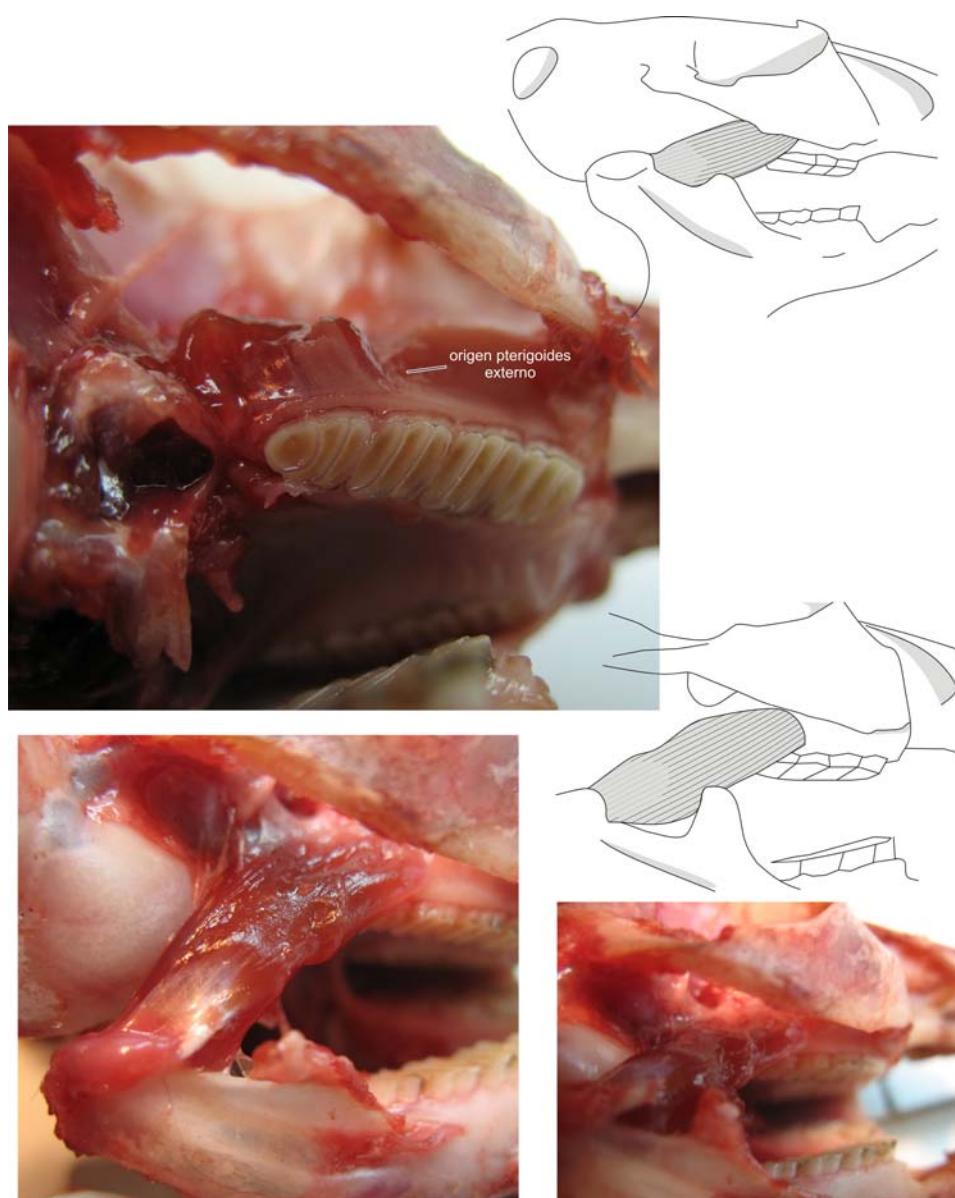


Figura 88. Músculo pterigoides externo en *Chinchilla*. El origen es inusual para los caviomorfos.

AII.3.1.5. *Ctenomys australis* y *C. talarum*

Para la descripción se incluyeron un ejemplar de la especie *Ctenomys australis* y otro de la especie *C. talarum*. Existen descripciones de este género en Woods (1972) y en De Santis *et al.* (1998).

- *Masseter medialis infraorbitalis*. Su origen es sobre la fosa masetérica rostral, que no se extiende más allá del tercio proximal del rostro (Fig. 89). Se inserta vía tendón, que es grueso y cilíndrico (Fig. 90).

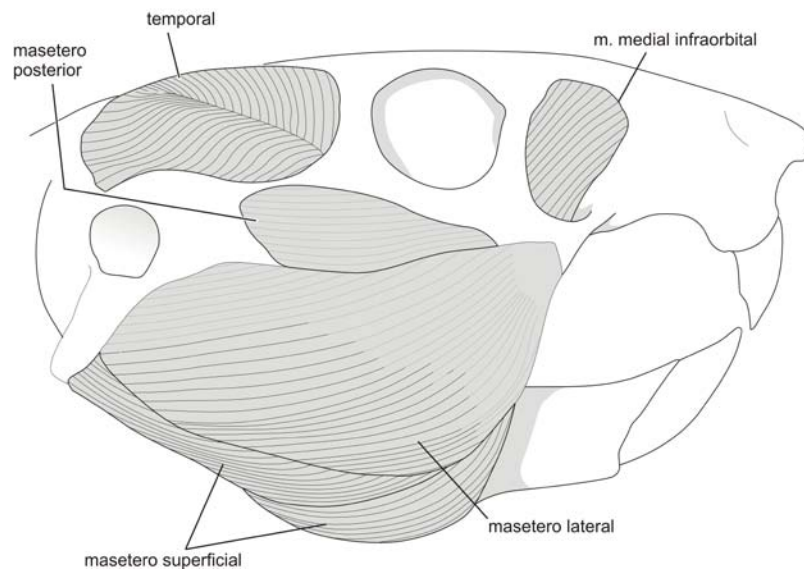


Figura 89. Musculatura masticatoria de *Ctenomys*, vista general.

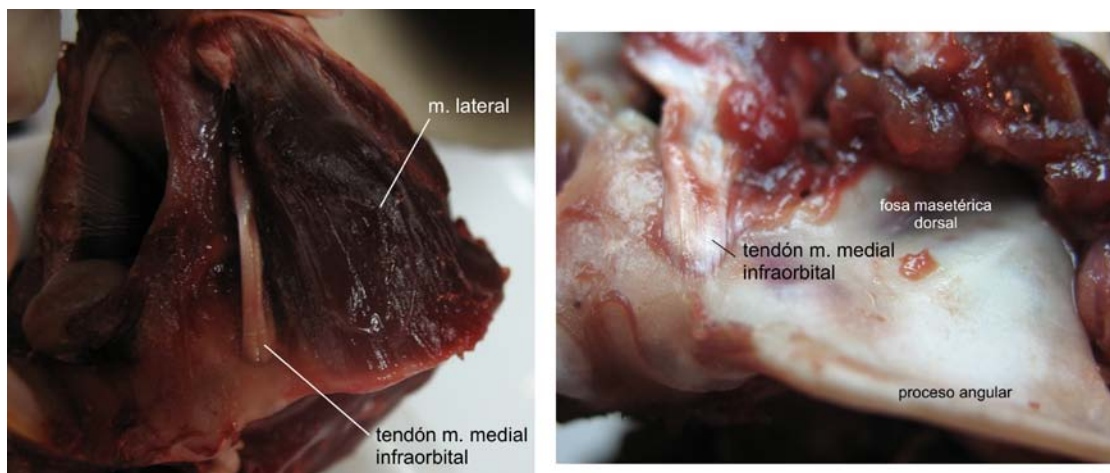


Figura 90. Inserción sobre la superficie lateral de la mandíbula del músculo medial infraorbital en *Ctenomys australis*.

- *Masseter zygomaticomandibularis*. Se origina como es usual, sobre la superficie medial del arco cigomático. Se inserta sobre la superficie lateral de la mandíbula, sobre la fosa masetérica dorsal (Fig. 91).

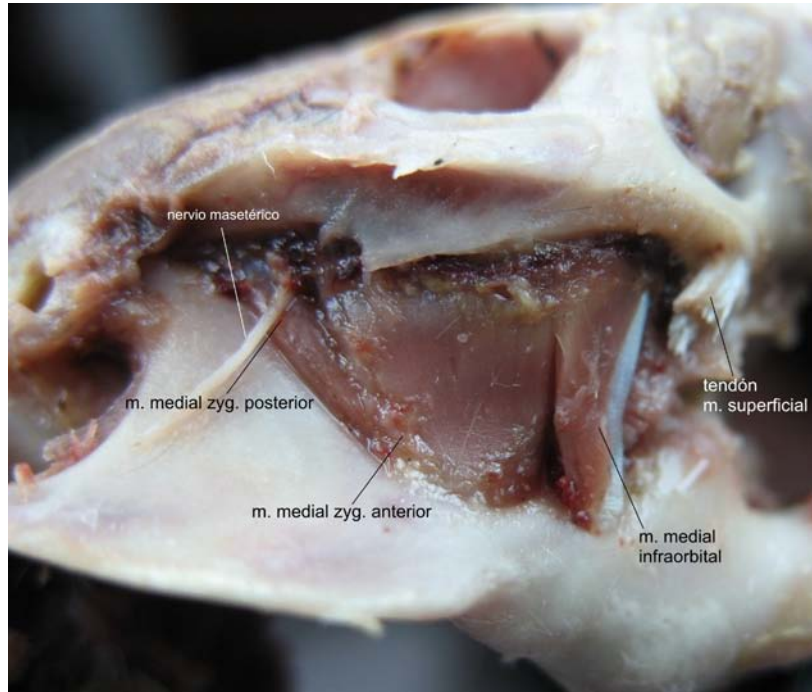


Figura 91. Maseteros mediales zygomaticomandibulares en *Ctenomys talarum*.

- *Masseter posterior*. Este músculo está muy desarrollado en el género *Ctenomys*. Muestra una orientación casi horizontal de las fibras (Fig. 92). Su origen es en la profunda fosa yugal de la arcada cigomática, y su inserción, sobre el proceso postcondíleo de la mandíbula que se proyecta lateralmente para acomodar la gran masa muscular.



Figura 92. Disposición prácticamente horizontal del masetero posterior en *Ctenomys talarum*.

- *Masseter lateralis*. Este músculo presenta un gran desarrollo. Se origina sobre el borde ventral del arco cigomático, desde su raíz anterior hasta el proceso yugal inferior, y se inserta sobre la superficie dorsal de la cresta masetérica que presenta gran expansión lateral (Fig. 93), desde por detrás de la muesca de inserción del músculo *medialis infraorbitalis* hasta el extremo posterior del proceso angular. El lateral anterior se inserta sobre la superficie horizontal de la mitad anterior de la cresta masetérica, mientras que el lateral posterior se inserta sobre el todo el borde del proceso angular y la superficie del extremo posterior de la cresta masetérica, sobre el extremo posterior del proceso angular (Fig. 94). Este músculo está recubierto en la mayor parte por una fascia gruesa que contribuye a la sujeción en el origen. Sobre las fibras dorsales se apoya el músculo *masseter posterior*, que tiene que ser removido para poder observar el extremo posterior del origen del masetero lateral (Fig. 94).

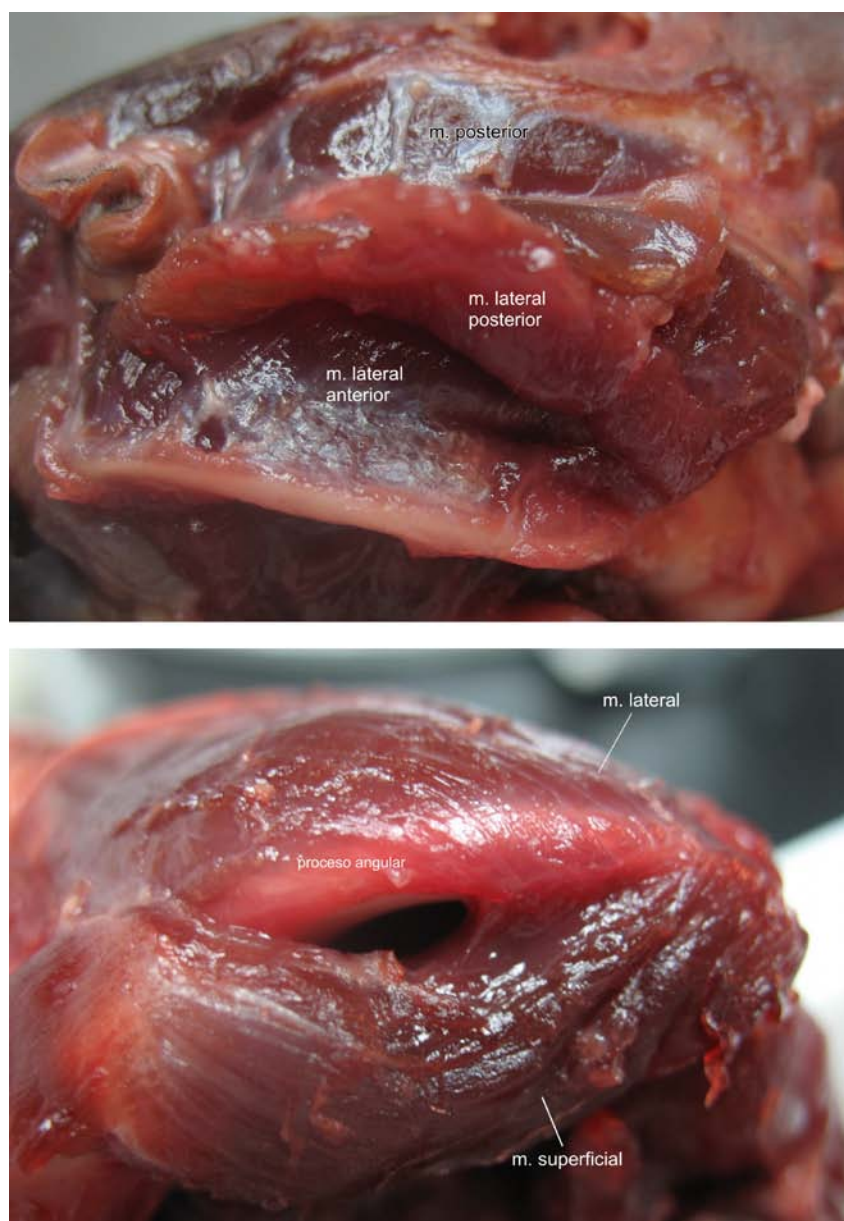


Figura 93. Masetero lateral en *Ctenomys australis*. Abajo, se muestra la inserción sobre la superficie ventral del proceso angular.

- *Masseter superficialis*. Muestra gran desarrollo por lo que puede ser observado en vista lateral (Fig. 89). Se reconocieron las tres porciones que Woods (1972) describió para este género. La porción principal se inserta a lo largo del borde y la superficie ventral de la cresta masetérica incluyendo la superficie ventral de la repisa pterigoidea (Fig. 95). La porción anterior se inserta sobre la superficie medio-ventral del estuche alveolar de los incisivos inferiores (Fig. 95). La porción refleja se inserta sobre la fosa histricognata como es usual (Fig. 95).



Figura 94. Paquetes del masetero lateral en *Ctenomys talarum*. Arriba se observan las fibras del paquete posterior una vez despejado el paquete anterior (externo).

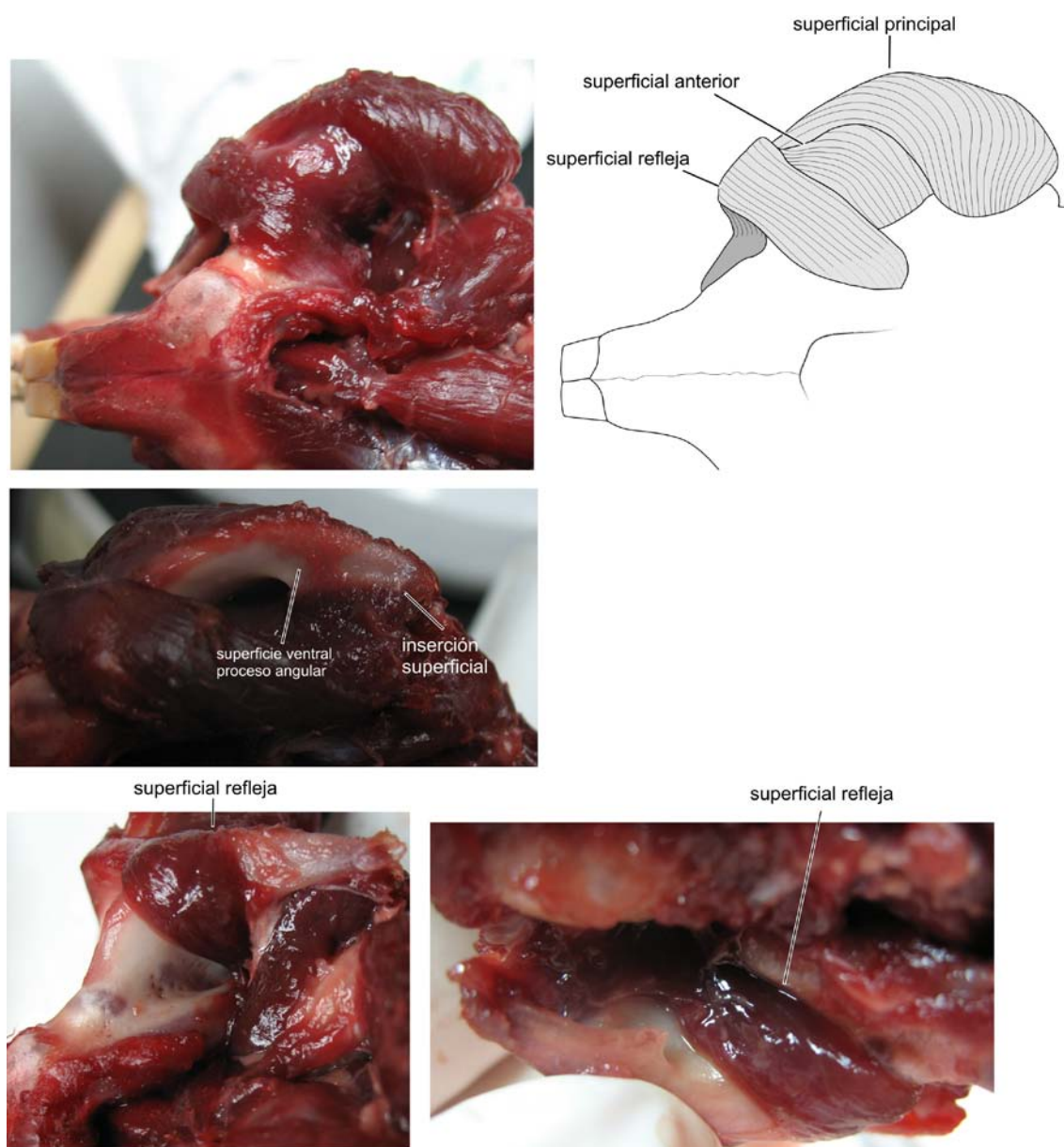


Figura 95. Masetero superficial en *Ctenomys australis*. Las dos imágenes inferiores muestran vistas ventrales de la mandíbula.

- *Temporalis*. El género *Ctenomys* posee músculos temporales muy desarrollados (Fig. 96), aunque ambas mitades no contactan sobre la línea media de la cabeza, al menos en los dos especímenes estudiados. La inserción es sobre el extremo y la superficie medial del proceso coronoides y sobre la fosa retromolar, característica compartida solamente con el chinchillido *Lagostomus maximus*. No pudo separarse claramente la porción orbital de este músculo en su origen, aunque pudieron observarse fibras originándose en la pared posterior de la órbita contiguas al extremo proximal de la fosa temporal (Fig. 96); la presencia de esta porción se evidenció más claramente gracias a la inserción de

la misma vía tendón en la fosa retromolar, distinguible del tendón de inserción de la porción principal (Fig. 95). Se observó la presencia de tejido conectivo aislando el músculo del resto de la cavidad orbitaria, que se origina dentro de la órbita y se inserta sobre el proceso paraorbitario (Fig. 96).

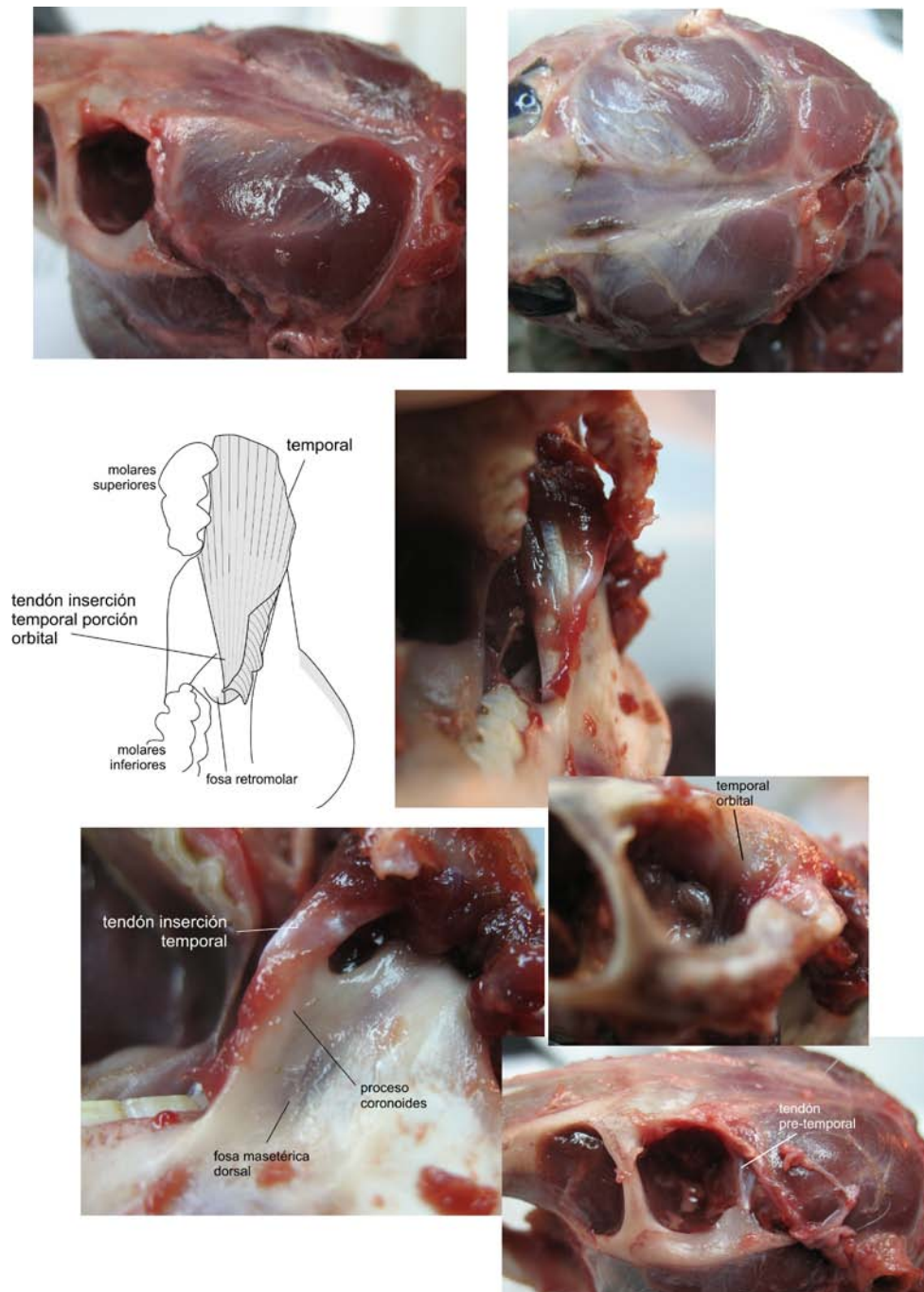


Figura 96. Músculo temporal en *Ctenomys australis*.

AII.4. Discusión

Aun habiendo estudiado géneros pertenecientes a tres familias diferentes (Caviidae, Chinchillidae y Octodontidae), el patrón muscular general fue similar entre las distintas especies [tampoco difirió de lo observado por Woods (1972), Woods y Howland (1979) y Cox y Jeffery (2011)]. Sí hubo diferencias en el desarrollo diferencial de cada uno de los músculos y en la dirección de las fibras (i.e. dirección de la línea de acción).

Los géneros *Cavia*, *Dolichotis* y *Chinchilla* mostraron una musculatura moderadamente desarrollada. En particular, en *Chinchilla* se observó una gran reducción de la musculatura, especialmente de los músculos temporales. En este género se encontró un origen más adelantado y externo del pterigoides externo con respecto a los demás géneros estudiados aquí, condición no observada en ningún otro género. En el espécimen estudiado del género *Cavia* se observó bipinnación del masetero superficial, condición no encontrada en los demás géneros ni reportada en la literatura conocida. *Ctenomys* mostró un enorme desarrollo de toda la musculatura, especialmente los maseteros superficial y lateral, con componentes más bien verticales en la dirección de las líneas de acción de los músculos. Los demás géneros presentaron componentes horizontales más marcados. No se pudo lograr una descripción con mayor detalle de las partes de los músculos superficial y temporal pues resultan difíciles de separar en algunos casos y para ello serían necesarios inspeccionar más especímenes. Aun así, ya con lo observado se puede vincular varios rasgos miológicos con diferencias en la morfología cráneo-mandibular y con los distintos hábitos y modos masticatorios.

Como ya fuera descrito en trabajos anteriores y discutido en el Capítulo 4, la presencia de una musculatura tan desarrollada en el género *Ctenomys* se vincula al requerimiento de grandes fuerzas oclusales necesarias para vencer la resistencia del sustrato durante las actividades de excavación para la construcción de madrigueras (Vassallo, 1998; Becerra *et al.*, 2011). El desarrollo muscular tan marcado se asocia con la presencia de un proceso angular muy expandido lateralmente que se vincula con el tamaño que adquieren los músculos superficial y lateral, y con un proceso coronoides alto con una fosa retromolar profunda que se asocia a un temporal muy desarrollado y con una componente de la dirección principalmente vertical. En especies de roedores de la familia Muridae se han encontrado especializaciones similares asociadas a dietas herbívoras en contraste con dietas más omnívoras (Satoh, 1997) que imponen

requerimientos similares (como el incremento de las fuerzas oclusales). Los roedores caviomorfos son herbívoros sin excepción, con escasos registros de ingestión de materia no-vegetal (probablemente en *Chinchilla brevicaudata*, Canevari y Vaccaro, 2007; *Myocastor*, Nowak, 1991), y gran parte de ellos presentan hipsodoncia en los molares como adaptación a una dieta basada en materiales fibrosos. Satoh (1997) propuso la hipsodoncia como un factor importante en la determinación de la fuerza mandibular requerida, pues incrementa el tamaño de los molares y por ende de la mandíbula, que se hace más pesada, generando la necesidad de mayores fuerzas para moverla (Satoh, 1997). Dado que gran parte de los roedores caviomorfos son hipsodontes y entre ellos hay géneros con mandíbulas gráciles y poco desarrollo de la musculatura, la hipótesis más plausible es la vinculación entre una morfología robusta como la del género *Ctenomys* y los hábitos fosoriales.

Es de esperarse que en géneros de hábitos semisubterráneos como *Aconaemys* y subterráneos como *Spalacopus* muestren grados similares de desarrollo de la musculatura debido a que muestran una estructura mandibular similar a la presente en *Ctenomys*, vinculado a la expansión lateral (aunque no mayor a la de *Ctenomys*) del proceso angular, y a la altura de los procesos coronoides y condilar. La característica más variable entre los géneros de hábitos fosoriales resultó ser la expansión del proceso angular. En general, los octodontinos muestran un mayor grado de histricognatía que los géneros de hábitos epigeos, pero con grados variables de expansión lateral del proceso angular (figura mandíbulas dorsales).

Son necesarias más disecciones de otros especímenes de las especies analizadas para confirmar algunas observaciones llamativas (como la disposición del pterigoides externo en *Chinchilla* y la bipinnación del masetero superficial en *Cavia*) y terminar de definir ciertas cuestiones sobre el origen e inserción que no pudieron ser descritas aquí. A su vez, para completar la descripción de la variación esquelética y su asociación con las diferencias en la musculatura (vinculado a distintos factores ecológicos como la dieta y los hábitos), sería necesario diseccionar especies de los géneros *Dasyprocta*, *Hydrochoerus*, *Tympanoctomys* y *Myocastor*. Estos géneros representan, no sólo mio-morfologías bien distintas a las que aquí se presentaron, si no también morfologías esqueléticas características, como fuera mostrado en el Capítulo 4.

ANEXO III

Desarrollo teórico y explicaciones de los métodos empleados



Lagostomus

AIII.1. Morfometría Geométrica

La morfometría es la rama de la estadística que tiene como objetivo el estudio de la forma, central en muchas áreas de la biología, la antropología y las ciencias médicas (Bookstein *et al.*, 2002; Slice, 2007). El análisis de la forma es uno de los principales enfoques para entender las causas de la variación morfológica (Zelditch *et al.*, 2004). El estudio cuantitativo es necesario cuando las formas son complejas y ya no alcanza con una descripción cualitativa (Zelditch *et al.*, 2004). La morfometría clásica permite evaluar la variación de la forma mediante el análisis de conjuntos de datos de medidas lineales, angulares, o proporciones. La morfometría geométrica, desarrollada a partir de la década de los '80s, es un grupo de técnicas que permiten una descripción más clara y precisa, acompañada de la posibilidad de visualización gráfica, de la forma y de los cambios ocurridos entre los distintos organismos. Estas técnicas se denominan geométricas porque preservan la geometría de las configuraciones durante los análisis, lo que no ocurre con los análisis de forma clásicos (Mitteroecker y Gunz, 2009).

Las técnicas de morfometría geométrica se basan en el estudio de la variación de las coordenadas cartesianas de puntos anatómicos (*landmarks*), los cuales deben representar lo mejor posible la morfología (forma) de un organismo y ser reconocibles, estar presentes y ser homólogos a través de toda la muestra en estudio (siguiendo criterios de homología evolutiva y geométrica). Se distinguen tres tipos de landmarks (Fig. 97; Bookstein, 1991): los de tipo I (bien definidos, representan puntos de yuxtaposición de tejidos), tipo II (se localizan en extremos de estructuras), y los de tipo III, que se encuentran en máximos y mínimos de curvaturas. Dentro de esta categoría se consideran los denominados puntos anatómicos deslizantes (*semilandmarks*) que permiten representar contornos y superficies. Los *landmarks* pueden obtenerse por diversos medios: imágenes digitales o escaneadas (para morfometría en dos dimensiones), adquisición de puntos mediante brazos digitalizadores o sobre imágenes de tomografías computadas o escaneos de superficie (para morfometría en tres dimensiones).

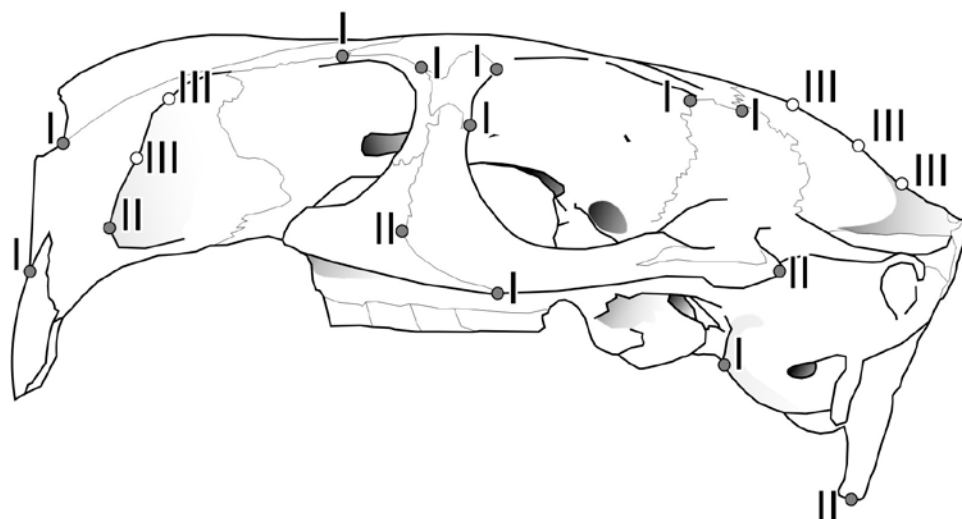


Figura 97. Los tres tipos (I, II, III, ver texto) de *landmarks* que pueden identificarse en una estructura biológica como el cráneo de los roedores.

Las coordenadas de *landmarks* no pueden ser sometidas a análisis estadísticos sin antes separar la información de forma de la información de tamaño y otros parámetros que influyen los datos (Zelditch *et al.*, 2004). El tamaño, o escala geométrica, se calcula a partir de la suma de los cuadrados de las distancias entre los *landmarks* y el centroide de la configuración. Esta cantidad se denomina tamaño del centroide. Por otro lado, las variables de forma son independientes del tamaño general de una configuración y pueden ser obtenidas a partir de la división de las distancias entre *landmarks* y una medida del tamaño (índices), o partir del análisis de las coordenadas.

Cualquier configuración de *landmarks* puede ser pensada como representada por un punto en un espacio de figura (*figure space*) que tendrá tantas dimensiones como ejes de coordenadas por cada *landmark* (un triángulo quedaría representado dentro de un espacio de 6 dimensiones). Este espacio contiene toda la información posible sobre esa configuración, esto es, forma, tamaño, posición en ese espacio y la rotación. Siendo la forma lo que interesa, los demás parámetros deben ser removidos. Con esto se reduce la dimensionalidad del espacio de figura que tiene, originalmente, pk dimensiones (p son los *landmarks* y k el número de dimensiones en el que fueron registrados los *landmarks*). Si las configuraciones se trasladan de tal manera que queden centradas en un lugar, se reescalan para que tengan el mismo tamaño y se rotan, entonces las coordenadas pasan a describir un espacio de forma (*shape space*), llamado espacio de forma de Kendall (o cerca; Slice, 2001), cuya dimensionalidad es $pk - k - k(k - 1)$. La

distancia métrica de este espacio se denomina distancia de Procrustes que equivale a la distancia en cuerda sobre el espacio de forma, pues este no es lineal. Para poder realizar análisis sobre distancias euclidianas, es necesario hacer una proyección de ese espacio a uno tangente que sea plano, donde puedan compararse finalmente las coordenadas y realizarse análisis estadísticos comunes. Este cambio de espacios no implica pérdida de información, pues la variación de forma entre organismos incluso lejanos taxonómicamente es relativamente pequeña dentro de ese espacio curvo por lo que el espacio plano es una buena aproximación lineal (Rohlf, 1999; Marcus *et al.*, 2000). El punto de tangencia entre ambos espacios es el punto donde se halla la configuración consenso (promedio) de las configuraciones que se encuentran en el espacio curvo (cada punto representa una forma no una única coordenada).

El método de superposición de configuraciones más utilizado para remover efectos de escala, posición y rotación, es el de Procrustes por cuadrado mínimo (Mitteroecker y Gunz, 2009). El método realiza un ajuste por cuadrados mínimos, siguiendo tres pasos (Fig. 98): 1) traslación de las configuraciones de landmarks alineando los centroides, 2) escalado de las configuraciones para que todas tengan el mismo tamaño de centroide, y 3) rotación de dos configuraciones hasta que la distancia euclidiana entre *landmarks* correspondientes sea mínima, paso que se repite para las subsiguientes configuraciones en lo que se denomina Análisis Generalizado de Procrustes (AGP; Rohlf y Slice, 1990; Rohlf, 1999). Las coordenadas alineadas de esta manera se denominan coordenadas de forma de Procrustes y son las variables de forma que se utilizan en análisis subsecuentes (Slice, 2007). La distancia entre dos conjuntos de coordenadas se denomina distancia de Procrustes y describe las diferencias (o similitudes) de forma entre las dos configuraciones alineadas (Mitteroecker y Gunz, 2009). Dado que las variables de forma poseen la misma unidad, los análisis se basan en matrices de covarianzas y sobre una métrica de Procrustes, bien definida estadísticamente (Mitteroecker y Gunz, 2009). Los resultados de análisis que mantienen la métrica (análisis de componentes principales, regresiones multivariadas) pueden ser interpretados como cambios reales de forma de los organismos estudiados. El análisis de componentes principales (ver sección AIII.2.1.) de las coordenadas de Procrustes se denomina análisis de *relative warps*, y resume la (co)variación de forma entre los distintos organismos, que puede ser explorada al graficar estos ejes.

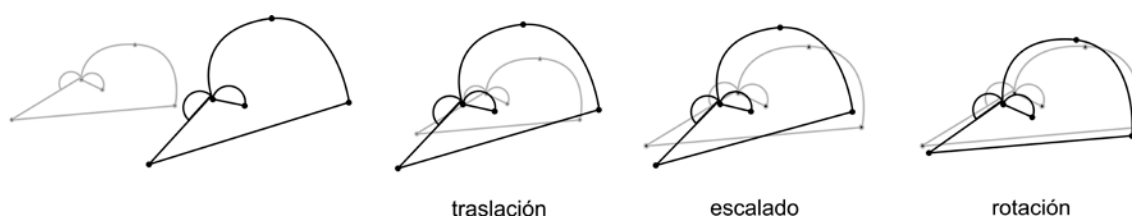


Figura 98. Análisis generalizado de Procrustes aplicado a dos configuraciones. El procedimiento involucra la traslación, escalado y rotación de las mismas.

En cuanto a la visualización de las diferencias en forma, una de las ventajas de la morfometría geométrica, Bookstein (1991) introdujo el método de interpolación de *thin-plate spline* (TPS) para registrar las diferencias a partir de las deformaciones de grillas (mallados o entramados) de las configuraciones con respecto a la grilla del consenso (Fig. 99). Este método permite predecir la deformación de una grilla en las regiones donde no hay *landmarks* (interpolación). La energía necesaria para deformar una grilla de referencia y obtener la configuración objetivo se denomina energía de doblamiento (*bending energy*), la cual representa una medida de diferencia de forma entre dos configuraciones de *landmarks*, pero no se puede utilizar en análisis estadísticos comunes por no ser una métrica de distancia (Mitteroecker y Gunz, 2009).

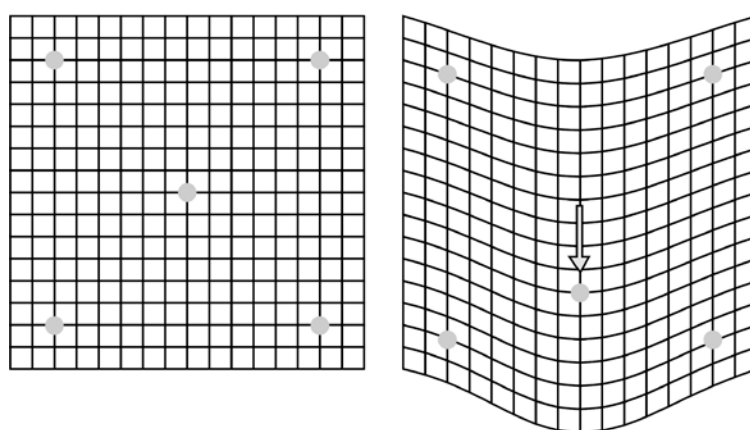


Figura 99. Grillas de deformación que permiten visualizar los cambios de fuerza.

AIII.2. Análisis Multivariados aplicados al análisis de la variación morfológica

AIII.2.1. Análisis de Componentes Principales

El objetivo general de la estadística multivariada, de la cual es parte la morfometría geométrica, es el análisis simultáneo de varias variables relacionadas

(Manly, 1986). El análisis de componentes principales es uno de los más utilizados en la estadística multivariada. Esta técnica, que fue descrita por primera vez por Karl Pearson a principios del siglo XX, y no fue hasta el año 1933 en el que Hotelling describió los métodos de cálculo (en Manly, 1986). Recién con el advenimiento de las computadoras se volvió una técnica disponible.

El análisis de componentes principales está diseñado para reducir el número de variables originales a uno menor, llamadas componentes principales, y que son combinaciones lineales de aquéllas e independientes entre sí. Esta independencia asegura que cada uno de los componentes mida una dimensión diferente de los datos (Manly, 1986). Cada uno de estos ejes (Z_i) explican cierta cantidad de la variación de las variables originales, siendo Z_1 el que explica la mayor cantidad, Z_2 , la segunda cantidad, y así para el resto. El objetivo de esta técnica se cumple si resultan pocos los componentes que explican la mayor parte de la variación. Para que esto sea así las variables originales deben mostrar cierta correlación porque de otro modo, el análisis no funcionaría.

Un análisis de componentes comienza con una tabla con p variables para n individuos:

Individuos	X_1	X_2	...	X_p
1	x_{11}	x_{12}	...	x_{1p}
2	x_{21}	x_{22}	...	x_{2p}
.
.
.
n	x_{n1}	x_{n2}	...	x_{np}

El primer componente Z_1 es la combinación lineal de las variables X_1, X_2, \dots, X_p :

$$Z_1 = a_{11}X_1 + a_{12}X_2 + \dots + a_{1p}X_p,$$

con la condición de que $a_{11}^2 + a_{12}^2 + \dots + a_{1p}^2 = 1$.

El resto de los componentes presentan la misma condición. Con p variables puede haber hasta $p-1$ componentes.

El análisis de componentes principales involucra encontrar los autovalores de la matriz de covarianza de las variables originales, C :

$$C = \begin{matrix} & C_{11} & C_{12} & \dots & C_{1p} \\ & C_{21} & C_{22} & \dots & C_{2p} \\ C = & \cdot & \dots & \dots & \dots \\ & \cdot & \dots & \dots & \dots \\ & C_{p1} & C_{p2} & \dots & C_{pp} \end{matrix}$$

Donde C_{ii} es la varianza de la variable X_i , y C_{ij} es la covarianza entre las variables X_i y X_j . Las varianzas de los componentes son estos autovalores, los cuales pueden tomar el valor de cero. Entonces, $\text{var}(Z_i) = \lambda_i$ y las constantes $a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{ip}$ son los elementos del autovector correspondiente.

Una propiedad importante de los autovalores es que su suma es igual a la suma de los valores de la diagonal (traza) de la matriz de covarianza C :

$$\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_p = C_{11} + C_{22} + \dots + C_{pp}$$

Dado que C_{ii} es la varianza de X_i y λ_i es la varianza de Z_i , esto significa que la suma de las varianzas de los componentes principales es igual a la suma de las varianzas de las variables originales. Entonces, de cierta manera, los componentes principales dan cuenta de toda la variación de los datos originales.

Visto como matrices, la reducción de dimensionalidad responde a la forma:

$$Z_j = a_j^T X,$$

donde X es la matriz conteniendo las p variables y T significa que el vector $a_{(1 \times p)}$ es transpuesto. El vector a_1 es el que maximiza $\text{VAR}(a^T X) = a^T C a$ con la restricción $a^T a_1 = 1$. Lo mismo para los siguientes vectores a_j (uno para cada nueva variable Z_j).

AIII.2.2. Análisis de Componentes Principales “entre grupos” (*between-groups*; bgPCA)

El análisis de componentes principales *between-groups* ha sido propuesto como una alternativa a los métodos de discriminación como lo es el análisis de variables canónicas (Mitteroecker y Bookstein, 2011). Una de las ventajas es que se utilizan menos componentes para representar las distancias entre los grupos por lo que se logra una mejor separación de los mismos (ver más abajo). Este método es alternativo al PCA clásico y se basa en la proyección de los datos sobre los componentes principales de las

medias de los grupos (en que se dividen los datos originales), es decir, sobre los autovectores de la matriz de covarianza entre grupos

En el PCA clásico las nuevas variables (componentes) Z_1, Z_2, \dots, Z_m ($m = p - 1$) son construidas independientemente de Y que es la variable que contiene K categorías de clasificación. Si se quiere construir las nuevas variables conteniendo información de Y , la opción es buscar las combinaciones lineales de X que maximicen $\text{VAR}(E(a^T X|Y))$ en lugar de $\text{VAR}(a^T X)$. Este enfoque se denomina bgPCA (Boulesteix, 2004). En este caso C_B es la matriz de covarianza entre grupos:

$$C_B = \text{COV}(E(X|Y))$$

En este caso, a_1 es el vector $1 \times p$ que maximiza $\text{VAR}(E(a^T X|Y)) = a^T C_B a$ bajo la restricción $a^T_1 a_1 = 1$. Lo mismo que antes, los vectores a_1, \dots, a_j son los autovectores de la matriz C_B . Dado que el rango de C_B es $K - 1$ (número de grupos menos 1), no puede haber más de $K - 1$ componentes nuevos. Esto es mucho menos que $p - 1$ en el PCA clásico (donde se considera el rango de C).

Para resumir, la diferencia entre los dos tipos de PCA radica en la clase de matriz sobre la que se calculan los autovectores y sus respectivos autovalores. En un análisis de componentes principales, se utiliza la matriz de dispersión total S , que es una matriz T dividida por el número de grados de libertad que es el número de casos totales (n) menos 1. T es la matriz que contiene los productos escalares de las variables explicatorias centradas con respecto a su media x_{prom} , $T = [x - x_{\text{prom}}]^T [x - x_{\text{prom}}]$. De esta manera, $S = T/n - 1$. La matriz “entre grupos” (B) es la matriz T menos una matriz que es la suma de todas las matrices de productos escalares centradas con respecto a su media x_{prom} , $T = [x - x_{\text{prom}}]^T [x - x_{\text{prom}}]$, pero cada uno de los grupos en que se divide la variable Y , por lo que $B = T - W$, siendo $W = W_1 + \dots + W_m$ (Legendre y Legendre, 1998).

AIII.3. Disparidad

La disparidad es una medida del grado de diferencia morfológica entre los distintos organismos (Neige, 2003). El uso de medidas de disparidad se inició en el campo de la paleontología, vinculado estrechamente al estudio de diversas faunas paleozoicas (Foote, 1993) y, recientemente al estudio de cambios de disparidad a través de gradientes ecológicos (Neige, 2003). Análisis de los cambios en la forma y en la

ocupación de los morfoespacios permiten interpretar la evolución de un grupo a lo largo de su historia (e.g. Foote, 1993).

Una de las medidas más utilizadas para medir la disparidad morfológica es la varianza total (Foote, 1993; Neige, 2003). El principio básico es ordenar las unidades de estudio (taxones o individuos) en un morfoespacio multidimensional y basar el cálculo de diferencia morfológica –disparidad– en la disposición espacial de esas unidades (Foote, 1993). La disparidad se cuantifica entonces como la varianza total, es decir, la suma de las varianzas para cada eje del espacio, y que es proporcional a las distancias euclidianas entre los puntos en el espacio. Esta medida no está influenciada por el tamaño de la muestra (Foote, 1993). El cálculo de la disparidad sigue la fórmula $D = \sum (d_i^2) / (n-1)$, donde d_i representa la distancia del centroide de la unidad al centroide de todas las unidades.

En esta tesis, se utilizó el módulo DisparityBox6 de la serie IMP (Sheets, 2003), que emplea el modo de cálculo descrito más arriba en un contexto de trabajo con técnicas de morfometría geométrica. Las distancias utilizadas en este caso son las distancias de Procrustes. Este programa calcula esta distancia entre la forma consenso de un grupo (i.e. géneros de caviomorfos) al consenso general de todos los grupos. Además de calcular el valor D (disparidad), calcula un intervalo de confianza para este valor mediante un método de *bootstrap*, es decir, de remuestro con reemplazo para determinar el rango posible de valores de D.

AIII.4. Métodos comparativos filogenéticos

Los análisis comparativos filogenéticos son utilizados ampliamente desde hace más de dos décadas (Felsenstein, 1985; Harvey y Pagel, 1991; Desdevises *et al.*, 2003). El objetivo de los mismos es la comparación de la variación de ciertas variables de interés entre diferentes taxones teniendo en cuenta la estructura filogenética que los vincula y la correlación entre las variables que aquella genera (Fig. 100; Ives y Zhu, 2006). El desarrollo de estos métodos se inició con el reconocimiento de que las especies no representan puntos independientes para la aplicación de métodos estadísticos tradicionales debido a la historia que comparten (Felsenstein, 1985; Grafen, 1989). Las especies están contenidas en una filogenia que presenta jerarquías, lo que le imprime determinada estructura a los datos y no permite cumplir con el principal supuesto de independencia de la estadística. La imposibilidad de aleatorizar la

pertenencia de un individuo a una especie es lo que impulsó el desarrollo de un gran número de métodos que permitieran tener en cuenta la estructura filogenética (Felsenstein, 1985). Según ciertos autores es necesario eliminar dicha estructura (Desdevises *et al.*, 2003).

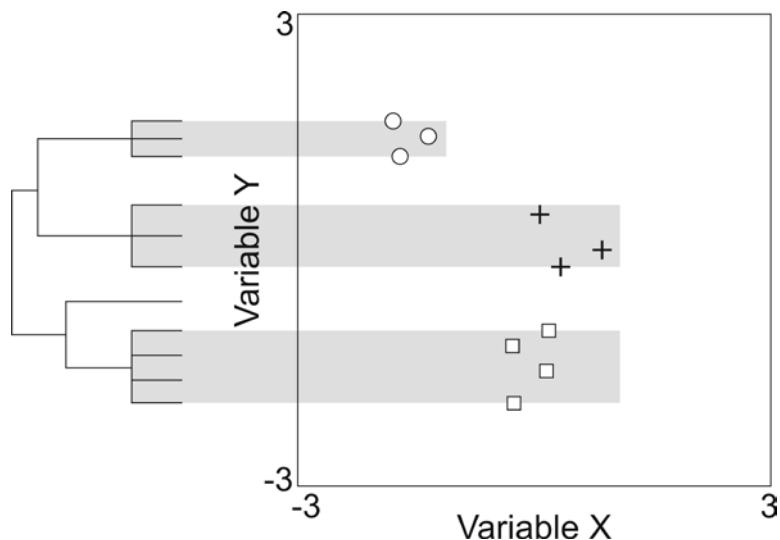


Figura 100. Ordenamiento de taxones en el espacio de las dos variables X e Y. El mismo parece seguir las relaciones filogenéticas. Inspirada en la Fig. 1 de Ives y Zhu (2006).

A continuación se explican, de manera resumida, los métodos utilizados en esta tesis con el fin de controlar los efectos de la estructura filogenética sobre la variación:

Contrastes independientes filogenéticos (PIC). Felsenstein (1985) fue el primero en proponer un método para enfrentar la falta de independencia de los datos interespecíficos, al cual denominó contrastes independientes filogenéticos. Su simplicidad impulsó grandemente el uso de métodos comparativos siendo, hasta el día de hoy, uno de los métodos más utilizados en el estudio de la evolución correlacionada entre caracteres (Díaz-Uriarte y Garland, 1996; Diniz-Filho, 2000). La idea básica es calcular diferencias (contrastos) entre los valores de las distintas variables para cada una de las especies y los nodos (Fig. 101). Este método asume evolución por movimiento browniano de los caracteres y que la filogenia y el largo de ramas son conocidos. Los contrastes calculados para una variable son independientes entre sí porque dependen únicamente de lo que pasó en las ramas correspondientes, pero no lo son de los contrastes calculados para las demás variables (Felsenstein, 1985). Una vez calculados los contrastes, se analiza la correlación (ajustando el modelo de regresión al origen)

origen) entre los mismos y se lo compara con la correlación de las variables originales; si la relación se mantiene significativa indicaría que la misma sería independiente la estructura filogenética.

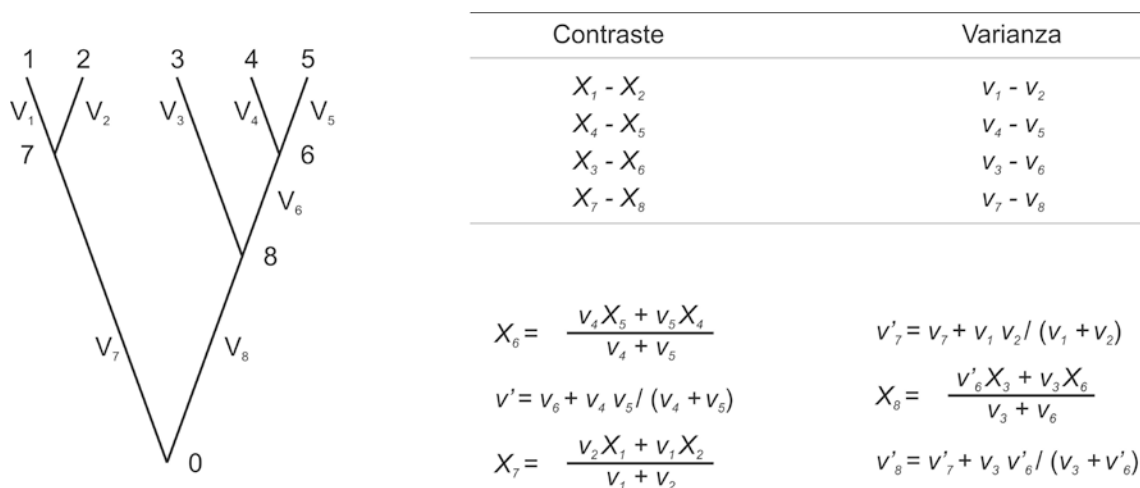


Figura 101. Cálculo de contrastes independientes sobre una filogenia completamente resuelta. Inspirado en Felsenstein (1985).

Regresión filogenética generalizada por cuadrados mínimos (PGLS).

Usualmente, las preguntas que se intentan resolver en los estudios comparativos responden a la estructura de regresión $Y = \beta X + \epsilon$, donde Y es una matriz que contiene las variables de respuesta, X, contiene las variables explicativas, β son los coeficientes de la regresión y ϵ es el residuo del modelo, es decir, la variabilidad no explicada por las variables explicativas. Un modelo de regresión ordinario asume que los residuos se distribuyen siguiendo una distribución normal con media cero y una matriz de covarianza $\delta_\epsilon^2 V$, con δ_ϵ^2 indicando la magnitud global de la varianza y V, la estructura de correlación de los datos (y de los residuos) que, en el caso del modelo ordinario, es equivalente a una matriz de identidad con 1s en la diagonal y 0s fuera de ella ($V = I$). La solución del modelo de regresión se vuelve generalizado cuando los residuos ya no se distribuyen siguiendo $\delta_\epsilon^2 I$ y sí lo hacen siguiendo $\delta_\epsilon^2 C$, donde la matriz de covarianza C no es proporcional a la matriz de identidad ($C \neq kI$). En un contexto filogenético, un modelo de regresión ordinario asume una filogenia estrellada para explicar las relaciones entre las especies por lo que podría pensarse los datos como proviniendo de una misma distribución y representando una muestra aleatoria de la misma (Ives y Zhu, 2006). Sin embargo, las especies provienen de una filogenia estructurada

jerárquicamente y sólo en situaciones de radiación adaptativa puede esperarse una filogenia estrellada (Schluter, 2000). Cuando la filogenia muestra estructura, la matriz de covarianza deja de ser una de identidad, y pasa a tener los elementos fuera de la diagonal distintos de cero, representando cada uno de ellos la altura sobre el árbol de los ancestros comunes a los pares de especies, mientras que los elementos de la diagonal representan la altura de cada extremo del árbol a la raíz (Fig. 102; Rohlf, 2001; Revell, 2010). En un modelo PGLS, la estructura de correlación entre los elementos de la matriz de errores es alterada con el objetivo de reflejar el grado de relación filogenética entre las especies (White *et al.*, 2007).

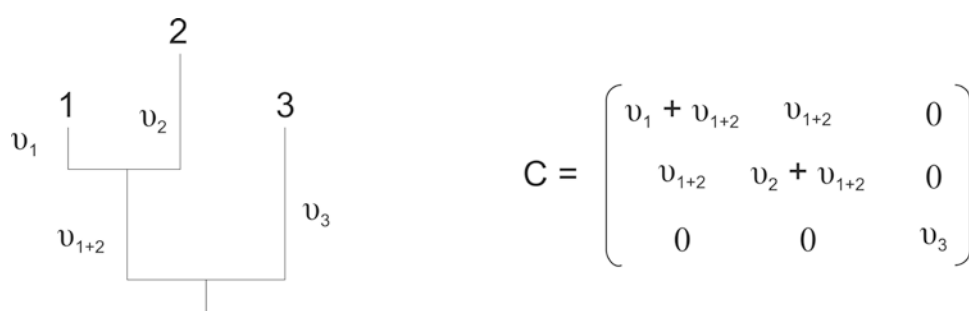


Figura 102. Cálculo de la matriz de covarianza filogenética. Inspirado en la Fig. 1 de Rohlf (2001).

Los métodos arriba descriptos (PIC y PGLS) no permiten analizar la existencia de un patrón filogenético, si no que ya suponen que existe; su objetivo es analizar asociación y correlación entre variables teniendo en cuenta ese patrón (Diniz-Filho, 2000). Existe otro tipo de análisis que tienen como objetivo la partición de varianzas de las variables en estudio con el fin de evaluar el grado de estructuración de los datos (Diniz-Filho *et al.*, 2011) y de eliminar la estructura filogenética de los datos mediante la obtención de los residuos de modelos generalizados. Las citas más relevantes para profundizar en este tipo de análisis son Cheverud *et al.* (1985), Westoby *et al.* (1995), Desdevises *et al.* (2003), Dini-Filho *et al.* (1998), y una revisión de alguno de estos métodos en Diniz-Filho (2000).

AIII.5. Señal filogenética

Pese a ser cada vez más utilizados, los métodos comparativos filogenéticos no son siempre adecuados para llevar a cabo análisis comparativos (Blomberg *et al.*, 2003;

White *et al.*, 2007; Revell, 2010). Si el supuesto de que especies cercanas son más parecidas entre sí no se cumple, entonces los métodos filogenéticos no podrían ajustar un modelo mejor que si se asumiera la evolución independiente entre las especies (aplicando métodos estadísticos comunes). Con el propósito de dar cuenta *a priori* de la existencia de señal filogenética, se han diseñado parámetros que se calculan sobre las variables de interés y la filogenia. El más utilizado hoy en día es el estadístico K propuesto por Blomberg *et al.* (2003). Este estadístico provee una medida de la fuerza de la señal filogenética de los datos; valores cercanos a cero indican ausencia de señal, y valores alrededor de uno se esperan para un carácter que ha evolucionado bajo un modelo de evolución browniano (Blomberg *et al.*, 2003). Valores superiores indican una clara similitud entre especies cercanas filogenéticamente.

Otra medida para evaluar la señal filogenética contenida por los distintos conjuntos de datos fue propuesta recientemente por Laurin (2004) y extendida para datos geo-morfométricos por Klingenberg y Gidaszewski (2010). Se basa en un método de parsimonia (*squared-change parsimony*) que mapea los datos sobre un árbol filogenético que describa las relaciones entre los taxones y reconstruye las formas ancestrales mediante parsimonia, pesando por el largo de ramas. Este método utiliza una prueba de permutación para simular la hipótesis nula de ausencia de estructura filogenética reasignando aleatoriamente los datos morfométricos a los nodos terminales de la filogenia. El análisis provee un valor de P de significancia que representa la proporción de permutaciones que resultan en un largo de rama igual o menor que el observado. Si los datos poseen una marcada estructura filogenética, el largo de árbol obtenido en cada permutación debería ser mayor que el obtenido con los datos originales (Klingenberg y Gidaszewski, 2010). Este análisis está implementado en el programa MorphoJ (Klingenberg, 2010). Una de las salidas gráficas de este programa permite superponer el árbol filogenético sobre el espacio de las variables de forma analizadas, lo que permite reconstruir la historia de la ocupación filogenética del morfoespacio (*phylomorphospace approach* según Figueirido *et al.*, 2010).

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza EM de. 1991.** El carpincho. *Serie Monográfica y Didáctica, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo* **11**: 7–26.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004.** Geometrics morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology* **71**: 5–16.
- Alberch P. 1982.** Developmental constraints in evolutionary processes. En: Bonner JT, ed. *Evolution and Development*. Berlin: Springer-Verlag, 313–332.
- Alberch P. 1989.** The logic of monsters: Evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios, mémoire spécial* **12**: 21–57.
- Alvarez A, Perez SI, Verzi DH. 2011.** Ecological and phylogenetic influences on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society* **102**: 828–837.
- Antoine P-O, Marivaux L, Croft DA, Billet G, Ganerød M, Jaramillo C, Martin T, Orliac MJ, Tejada J, Altamirano AJ, Duranthon F, Fanjat G, Rousse S, Salas Gismondi R. 2011.** Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceeding of the Royal Society B*, doi: 10.1098/rspb.2011.1732
- Atchley WR, Hall BK. 1991.** A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews* **66**: 101–157.
- Avello-Nicola P, Monteiro LR, Pessôa LM, Von Zuben FJ, Rohlf FJ, dos Reis SF. 2003.** Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 385–396.
- Avise JC. 2004.** *Molecular markers, natural history and evolution*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Bacigalupe LD, Iriarte-Díaz J, Bozinovic F. 2002.** Functional morphology and geographic variation in the digging apparatus of coruros (Octodontidae: *Spalacopus cyanus*). *Journal of Mammalogy* **83**: 145–152.
- Barrow EC, MacLeod N. 2008.** Shape variation in the mole (Mammalia: Talpidae) dentary. *Zoological Journal of the Linnean Society* **153**: 187–211.
- Becerra F, Echeverría A, Vassallo AI, Casinos A. 2011.** Bite force and jaw biomechanics in the subterranean rodent Talas tuco-tuco (*Ctenomys talarum*) (Caviomorpha: Octodontoidea). *Canadian Journal of Zoology* **89**: 334–342.

- Beddard FE. 1891.** Notes on the anatomy of *Dolichotis patagonica*. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1891**: 236–244.
- Biknevicius AR, Van Valkenburgh B, Walker J. 1996.** Incisor size and shape: implications for feeding behaviors in saber-toothed “cats”. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**: 510–521.
- Bilofsky HS, Burks C. 1988.** The GenBank genetic sequence data bank. *Nucleic Acids Research* **16**: 1861–1864.
- Blanga-Kanfi S, Miranda H, Penn O, Pupko T, DeBry RW, Huchon D. 2009.** Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* **9**: 71.
- Blomberg SP, Garland T Jr, Ives AR. 2003.** Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**: 171–745.
- Bookstein FL. 1991.** *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. New York: Cambridge University Press.
- Bookstein FL. 1997.** Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* **15**: 233–251.
- Bookstein FL, Streissguth AP, Sampson PD, Connor PD, Barr HM. 2002.** Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adults males with heavy fetal alcohol exposure. *NeuroImage* **15**: 233–251.
- Boulesteix A-L. 2004.** A note on between-group PCA. *Sanderforschungsberreich* **386**: paper 397.
- Braun JK, Mares MA. 1996.** Unusual morphological and behavioral traits in *Abrocoma* (Rodentia: Abrocomidae) from Argentina. *Journal of Mammalogy* **77**: 891–897.
- Brochu CA. 2004.** Patterns of calibration age sensitivity with quartet dating methods. *Journal of Paleontology* **78**: 7–30.
- Byrd, KE. 1981.** Mandibular movement and muscle activity during mastication in the guinea pig (*Cavia porcellus*). *Journal of Morphology* **170**: 147–169.
- Campos CM, Tognelli MF, Ojeda RA. 2001.** *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species* **652**: 1–5.
- Candela AM, Picasso MBJ. 2008.** Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia: Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* **269**: 552–593.

- Canevari M, Vaccaro O. 2007.** *Los mamíferos del Sur de América del Sur*. Buenos Aires: L.O.L.A.
- Cardini A. 2003.** The geometry of the marmot (Rodentia: Sciuridae) mandible: phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Biology* **52**: 186–205.
- Cardini A, Hoffmann RS, Thorington RW Jr. 2005.** Morphological evolution in mamots (Rodentia, Sciuridae): size and shape of the dorsal and lateral surfaces of the cranium. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43**: 258–268.
- Cardini A, O'Higgins P. 2005.** Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* species (Rodentia: Sciuridae): allometry and phylogeny. *Zoomorphology* **124**: 189–203.
- Cheverud JM. 1982.** Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* **36**: 499–516.
- Cheverud JM. 2004.** Modular pleiotropic effects of quantitative trait loci on morphological traits. En: Schlosser G, Wagner G, eds. *Modularity in development and evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 132–153.
- Cheverud JM, Dow MM, Leutenegger W. 1985.** The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* **39**: 1335–1351.
- Christiansen P, Adolfssen JS. 2005.** Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology (London)* **266**: 133–155.
- Christiansen P, Wroe S. 2007.** Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* **88**: 347–358.
- Cortés A, Miranda E, Rosenmann M, Rau JR. 2000.** Thermal biology of the fossorial rodent *Ctenomys fulvus* from the Atacama desert, northern Chile. *Journal of Thermal Biology* **25**: 425–430.
- Cortés A, Tirado C, Rosenmann M. 2003.** Energy metabolism and thermoregulation in *Chinchilla brevicaudata*. *Journal of Thermal Biology* **28**: 489–495.
- Corti M, Aguilera M, Capanna E. 2001.** Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology (London)* **253**: 537–547.

- Cox P, Jeffery N. 2011.** Reviewing the morphology of the jaw-closing musculature in squirrels, rats and guinea pigs with contrast-enhanced microCT. *The Anatomical Record* **294**: 915–928.
- D'Anatro A, Lessa EP. 2006.** Geometric morphometric analysis of geographic variation in the Río Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Ctenomyidae). *Mammalian Biology* **71**: 288–298.
- De Renzi M. 2005.** Si la paleontología es una ciencia, debe ir más allá de las rutinas mecánicas y de las búsquedas de tesoros. En: Meléndez G, Martínez-Pérez C, Ros S, Botella H, Plasencia P, eds. *Miscelánea Paleontológica*, SEPAZ 6, 3–45.
- De Santis LJM, Moreira GJ, Justo ER. 1998.** Anatomía de la musculatura branquiométrica de algunas especies de *Ctenomys* Blainville, 1826 (Rodentia, Ctenomyidae): caracteres adaptativos. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* **69**: 89–107.
- Deschamps C, Olivares AI, Vieytes EC, Vucetich MG. 2007.** Ontogeny and diversity of the oldest capybaras (Rodentia: Hydrochoeridae); Late Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: 383–692.
- Desdevises Y, Legendre P, Azouzi L, Morand S. 2003.** Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* **57**: 2647–2652.
- Díaz-Uriarte R, Garland T Jr. 1996.** Testing hypotheses of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from Brownian motion. *Systematic Biology* **45**: 27–47.
- Díaz GB, Ojeda RA, Gallardo MH, Giannoni SM. 2000.** *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian Species* **646**: 1–4.
- Diniz-Filho JAF. 2000.** *Métodos filogenéticos comparativos*. Diniz-Filho JAF, ed. Riberão Preto: Holos.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TFLB, Loyola RD, Hof C, Nogués-Bravo D, Araújo MB. 2009.** Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate changes. *Ecography* **32**: 1–10.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF, Morales-Castilla I, Olalla-Tárraga MA, Rodríguez MA, Hawkins BA. 2011.** On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses. *Ecography* **34**: 1–11.
- dos Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. 2002.** Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy* **83**: 333–344.

- dos Reis SF, Pessôa ML. 2004.** *Thrichomys apereoides*. *Mammalian Species* **741**: 1–5.
- Dozo MT. 1997.** Primer estudio paleoneurológico en un roedor caviomorfo (Cephalomyidae) y sus posibles implicancias filogenéticas. *Mastozoología Neotropical* **4**: 89–96.
- Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ, dos Reis SF. 2000.** Variation in the mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Mammalia: Rodentia): geometric analysis of a complex morphological structure. *Systematic Biology* **49**: 563–578.
- Dunnun JL, Salazar-Bravo J. 2010a.** Phylogeny, evolution, and the systematics of the *Galea musteloides* complex (Rodentia: Caviidae). *Journal of Mammalogy* **91**: 243–259.
- Dunnun JL, Salazar-Bravo J. 2010b.** Molecular systematics, taxonomy and biogeography of the genus *Cavia* (Rodentia: Caviidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **48**: 376–388.
- Ebensperger LA, Blumstein DT. 2006.** Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* **17**: 410–418.
- Ebensperger LA, Cofré H. 2001.** On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology* **12**: 227–236.
- Ebensperger LA, Sobrero R, Campos V, Giannoni SM. 2008.** Activity, range areas, and nesting patterns in the viscacha rat, *Octomys mimax*. *Journal of Arid Environments* **72**: 1174–1183.
- Ebensperger LA, Taraborelli P, Giannoni SM, Hurtado MJ, León C, Bozinovic F. 2006.** Nest and space use in a highland population of the southern mountain cavy (*Microcavia australis*). *Journal of Mammalogy* **87**: 834–840.
- Elissamburu A, Vizcaíno SF. 2004.** Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology (London)* **262**: 145–159.
- Ellis JL, Thomason JJ, Kebreab E, France J. 2008.** Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and *in-vivo* measurements. *Journal of Anatomy* **212**: 769–780.
- Ellis JL, Thomason J, Kebreab E, France J. 2009.** Cranial dimensions and forces of biting in the domestic dog. *Journal of Anatomy* **214**: 362–373.
- Emmons LH. 1999.** A new genus and species of Abrocomid rodent from Perú (Rodentia: Abrocomidae). *American Museum Novitates* **3279**: 1–14.
- Emmons LH, Feer F. 1997.** *Neotropical rainforest mammals: a field guide*, 2da. edición. Chicago: University of Chicago Press.

- Erwin DH. 2007.** Disparity: morphological pattern and developmental context. *Paleontology* **50**: 57–73.
- Felsenstein J. 1985.** Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**: 1–15.
- Fernandes FA, Fornel R, Cordeiro-Estrela P, Freitas TRO. 2009.** Intra- and interspecific skull variation in two sister species of the subterranean rodent genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae): coupling geometric morphometrics and chromosomal polymorphism. *Zoological Journal of the Linnean Society* **155**: 220–237.
- Fernández M. 1949.** Sobre la vizcacha (*Lagostomus trichodactylus* Brooks) sus viviendas y su protección. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* **38**: 348–379.
- Figueirido B, Serrano-Alarcón FJ, Slater GJ, Palmqvist P. 2010.** Shape at the crossroads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 2579–2594.
- Finarelli JA. 2008.** Hierarchy and the reconstruction of evolutionary trends: evidence for constraints on the evolution of body size in terrestrial caniform carnivorans (Mammalia). *Paleobiology* **34**: 553–562.
- Finarelli JA, Flynn JJ. 2006.** Ancestral state reconstruction of body size in Caniformia (Carnivora, Mammalia): The effects of incorporating data from the fossil record. *Systematic Biology* **55**: 301–313.
- Fleagle JG, Gilbert CC, Baden AL. 2010.** Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology* **142**: 565–578.
- Flynn JJ, Swisher III CC. 1995.** Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. En: Berggren WA, Kent DV, Aubry MP, Hardenbol J, eds. *Geochronology times scales and global stratigraphic correlation*. Tulsa: Society for Sedimentary Geology Special Publication 54, 317–333.
- Flynn JJ, Wyss AR, Croft DA, Charrier R. 2003.** The Tinguiririca fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American land mammal "age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **195**: 229–259.
- Foote M. 1993.** Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* **19**: 185–204.

- Frailey CD, Campbell KC Jr. 2004.** Paleogene rodents from Amazonian Peru: The Santa Rosa local fauna. En: Campbell KC Jr, Kenneth E, eds. *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru. Science Series* **40**: 71–130. Los Angeles, Natural History Museum of Los Angeles County.
- Galewski T, Mauffrey JF, Leite YL, Patton JL, Douzery EJ. 2005.** Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**: 601–615.
- Gallardo MH, Udrizar-Sauthier DE, Ojeda AA, Pardiñas UFJ. 2009.** Discovery of desert-adapted *Tympanoctomys barrerae* in Central Patagonia, Argentina. *Mammalia* **73**: 158–161.
- García Esponda CM, Moreira GJ, Justo ER, De Santis LJM. 2009.** Análisis de la variabilidad craneométrica en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical* **16**: 69–81.
- Garland T Jr, Bennett AF, Rezende EL. 2005.** Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* **208**: 3015–3035.
- Gavrilets S, Losos JB. 2009.** Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science* **323**: 732–737.
- Goswami A. 2006.** Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* **60**: 169–183.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982.** Exaptation –a missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**: 4–15.
- Gower JC. 1971.** A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* **27**: 623–637.
- Grafen A. 1989.** The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **326**: 119–157.
- Greaves WS. 1978.** The jaw lever system in ungulates: a new model. *Journal of Zoology (London)* **184**: 271–285.
- Greaves WS. 1982.** A mechanical limitation on the position of the jaw muscles of mammals: the one-third rule. *Journal of Mammalogy* **63**: 261–266.
- Greaves WS. 1985.** The mammalian postorbital bar as a torsion-resisting helical strut. *Journal of Zoology (London)* **207**: 125–136.

- Greaves WS. 2008.** Mammals with a long diastema typically also have dominant masseter and pterygoid muscles. *Zoological Journal of the Linnean Society* **153**: 625–629.
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein FL. 2005.** Semilandmarks in three dimensions. En: Slice DE, ed. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New York: Kluwer Press, 73–98.
- Hall TA. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95–98.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF, Jirik FR. 2007.** Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & Development* **9**: 76–91.
- Hansen TF, Martins EP. 1996.** Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution* **50**: 1404–1417.
- Harvey PH, Pagel M. 1991.** *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hautier L, Fabre P-H, Michaux J. 2009.** Mandible shape and dwarfism in squirrels (Mammalia, Rodentia): interaction of allometry and adaptation. *Naturwissenschaften* **96**: 725–730.
- 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**: e18698.
- Hershkovitz P. 1958.** A geographic classification of neotropical mammals. *Fieldiana Zoology* **36**: 581–620.
- Hiimae KM. 1967.** Masticatory function in mammals. *Journal of Dental Research* **46**: 883–893.
- Hiimae KM. 1971.** The structure and function of the jaw muscles in the rat (*Rattus norvegicus* L.), III, the mechanics of the muscles. *Zoological Journal of the Linnean Society* **50**: 111–132.
- Hildebrand M. 1985.** Digging in quadrupeds. En: Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB, eds. *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge: Harvard University Press, 89–109.

- Honeycutt RL, Rowe DL, Gallardo MH. 2003.** Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**: 476–489.
- Huchon D, Douzery EJP. 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.
- Huchon D, Catzeflis F, Douzery EJP. 1999.** Molecular evolution of the nuclear von Willebrand Factor gene in mammals and the phylogeny of rodents. *Molecular Biology and Evolution* **16**: 577–589.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2001.** MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* **17**: 754–755.
- Ives AR, Zhu J. 2006.** Statistics for correlated data: phylogenies, space, and time. *Ecological Applications* **16**: 20–32.
- Janis CM. 1995.** Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. En: Thomason JJ, ed. *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge: Cambridge University Press, 76–98.
- Jones KE, Goswami A. 2010a.** Morphometric analysis of cranial morphology in pinnipeds (Mammalia: Carnivora): convergence, ecology, ontogeny, and dimorphism. En: Goswami A, Friscia A, eds. *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form and function*. Cambridge: University of Cambridge Press, 342–373.
- Jones KE, Goswami A. 2010b.** Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *Journal of Zoology (London)* **280**: 297–308.
- Kiltie RA. 1984.** Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* **61**: 411–416.
- Kleiman DG, Geist V, McDade MC. 2006.** Mammals IV. En: Hutchins M, ed. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, Volumen 16, 2da edición. Farmington Hills: Gale Group.
- Klingenberg CP. 2009.** Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development* **11**: 405–421.
- Klingenberg CP. 2010.** *MorphoJ*. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, Manchester, Inglaterra. Disponible en http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm

- Klingenberg CP, Gidaszewski NA. 2010.** Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* **59**: 245–261.
- Klingenberg CP, Mebus K, Auffray J-C. 2003.** Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evolution & Development* **5**: 522–531.
- Korth WW. 1994.** The Tertiary record of rodents in North America. En: Stelhi FG, Jones DS, eds. *Topics in Geobiology*, Vol. 12. Nueva York: Plenum Press.
- LaBarbera M. 1989.** Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 97–117.
- Lagos VO, Bozinovic F, Contreras LC. 1995.** Microhabitat use by a small diurnal rodent (*Octodon degus*) in a semiarid environment: thermoregulatory constraints or predation risk? *Journal of Mammalogy* **76**: 900–905.
- Laurin M. 2004.** The evolution of body size, Cope's rule and the origin of Amniotes. *Systematic Biology* **53**: 594–622.
- Ledesma KJ, Werner FA, Spotorno AE, Albuja LH. 2009.** A new species of mountain viscacha (Chinchillidae: *Lagidium* Meyen) from the Ecuadorean Andes. *Zootaxa* **2126**: 41–57.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier.
- Lessa EP. 1990.** Morphological evolution of subterranean mammals: Integrating structural, functional, and ecological perspectives. En: Reig OA, Nevo E, eds. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. New York: Alan R. Liss, Inc., 211–230.
- Lessa EP, Vassallo AI, Verzi DH, Mora MS. 2008.** Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society* **95**: 267–283.
- Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM. 2000.** Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution* **38**: 291–315.
- Lindstedt ST, Miller BJ, Buskirk SW. 1986.** Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* **67**: 413–418.
- Losos JB. 2008.** Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* **11**: 995–1007.
- Losos JB, Mahler DL. 2010.** Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. En: Bell MA, Futuyma DJ, Eanes WF,

- Levinton JS, eds. *Evolution since Darwin: The first 150 years*. Sunderland: Sinauer Associates, 381–420.
- Mahler DL, Revell LJ, Glor RE, Losos JB. 2010.** Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution* **64**: 2731–2745.
- Manly BFJ. 1986.** *Multivariate statistical methods, a primer*, Capítulo 5. Suffolk: Chapman & Hall.
- Marcus LF, Hingst-Zaher E, Zaher H. 2000.** Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix* **11**: 27–47.
- Mares MA. 1980.** Convergent evolution among desert rodents: A global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* **16**: 1–51.
- Mares MA, Ojeda RA. 1982.** Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. En: Mares MA, Genoways H, eds. *Mammalian Biology in South America*. Pittsburgh: Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 393–432.
- Marjanovic D, Laurin M. 2007.** Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology* **56**: 369–388.
- Marjanovic D, Laurin M. 2008.** Assessing confidence intervals for stratigraphic ranges of higher taxa: The case of Lissamphibia. *Acta Paleontologica Polonica* **53**: 413–432.
- Martins EP, Hansen TF. 1997.** Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* **149**: 646–667.
- Mayhew PJ. 2007.** Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews* **82**: 425–454.
- Maynard Smith J, Savage RJG. 1959.** The mechanics of mammalian jaw. *The School Science Review* **141**: 289–301.
- McKenna MC, Bell SK. 1997.** *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Meloro C, Raia P, Piras P, Barbera C, O'Higgins P. 2008.** The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: allometry, function and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* **154**: 832–845.

- Mitteroecker P, Bookstein F. 2011.** Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evolutionary Biology* **38**: 100–114.
- Mitteroecker P, Gunz P. 2009.** Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology* **36**: 235–247.
- Mivart G, Murie J. 1866.** On the anatomy of the crested agouti (*Dasyprocta cristata*, Desm.). *Proceedings of the Zoological Society of London* **1866**: 383–417.
- Mones A, Ojasti J. 1986.** Hydrochoerus hydrochaeris. *Mammalian Species* **264**: 1–7.
- Montalvo CI. 2002.** Taphonomic analysis of the Mio-Pliocene micromammal assemblage (Cerro Azul Formation), Caleufú, La Pampa, Argentina. En: De Renzi M, Pardo Alonso MV, Belinchón M, Peñalver E, Montoya P, Márquez-Aliaga A, eds. *Current topics on taphonomy and fossilization*. Valencia: Ayuntamiento de Valencia, 353–359.
- Monteiro LR, dos Reis SF. 2005.** Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43**: 332–338.
- Monteiro LR, Bonato V, dos Reis SF. 2005.** Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution & Development* **7**: 429–439.
- Monteiro LR, Duarte LC, dos Reis SF. 2003.** Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology (London)* **261**: 47–57.
- Mora MS, Olivares AI, Vassallo AI. 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**: 85–96.
- Morgan CC. 2009a.** Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology* **74**: 497–506.
- Morgan CC. 2009b.** Análisis de la diversidad morfológica vinculada a la capacidad fosorial en especies del género *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). Tesis Doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

- Morgan CC, Olivares AI, Alvarez A, Verzi DH. 2007.** Myoskeletal specializations for digging in the rodent *Lagostomus maximus* (Caviomorpha, Chinchillidae). *Revista de la Sociedad de Ciencias Morfológicas de La Plata* **9**: 55.
- Morgan CC, Verzi DH. 2006.** Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy* **87**: 1252–1260.
- Morgan CC, Verzi DH. 2011.** Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. *Journal of Anatomy* **219**: 167–175.
- Musser GG, Carleton MD. 2005.** Family Muridae. En: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammal species of the world*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1189–1532.
- Neige P. 2003.** Spatial patterns of disparity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *Journal of Biogeography* **30**: 1125–1137.
- Nevo E. 1979.** Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 269–308.
- Novacek MJ. 1993.** Patterns of diversity in the mammalian skull. En: Hanken J, Hall BK, eds. *The Skull*, Vol. 2. Chicago: University of Chicago Press, 438–545.
- Nowak RM. 1991.** *Walker's mammals of the world*, 5ta edición. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- O'Higgins P, Jones N. 1998.** Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *Journal of Anatomy* **193**: 251–272.
- O'Higgins P, Jones N. 2006.** *Morphologika 2.5*, tools for shape analysis. Hull York Medical School, University of York, York. Disponible en: <http://www.york.ac.uk/res/fme/>
- Ojeda RA, Gonnet JM, Borghi CE, Giannoni SM, Campos CM, Diaz GB. 1996.** Ecological observations of the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* in desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical* **3**: 183–191.
- Ojeda RA, Borghi CE, Diaz GB, Giannoni SM, Mares MA, Braun JK. 1999.** Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments* **41**: 443–452.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H. 2010.** Vegan: Community Ecology Package, versión 1.17–4. Disponible en <http://cran.r-project.org>

- Olivares AI, Verzi DH, Vassallo AI. 2004.** Masticatory morphological diversity and chewing modes in octodontid rodents (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Zoology (London)* **263**: 167–177.
- Parsons FG. 1894.** On the myology of the Sciuromorphic and Hystricomorphic rodents. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1894**: 251–296.
- Pascual R, Pisano J, Ortega EJ. 1965.** Un nuevo Octodontidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno medio) de Hidalgo (provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los Ctenomyinae Reig, 1958, y la morfología de sus molariformes. *Ameghiniana* **4**: 19–30.
- Patterson B, Wood AE. 1982.** Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **149**: 370–543.
- Peichl L, Chávez AE, Ocampo A, Mena W, Bozinovic F, Palacios AG. 2005.** Eye and vision in the subterranean rodent cururo (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae). *The Journal of Comparative Neurology* **486**: 197–208.
- Peres-Neto PR, Jackson DA. 2001.** How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* **129**: 169–178.
- Perez SI, Diniz-Filho JAF, Rohlf FJ, dos Reis SF. 2009.** Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**: 646–660.
- Perez SI, Klaczko J, Rocatti G, dos Reis SF. 2011.** Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 1826–1835.
- Pérez ME. 2010.** Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystricognathi, Cavoioidea) del Mioceno temprano y medio de la Patagonia. Tesis Doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Pérez ME, Vucetich MG. 2011.** A new extinct genus of Cavoioidea (Rodentia, Hystricognathi) from the Miocene of Patagonia (Argentina) and the evolution of cavioid mandibular morphology. *Journal of Mammalian Evolution* **18**: 163–183.
- Pessôa ML, dos Reis SF. 2002.** *Proechimys albispinus*. *Mammalian Species* **693**: 1–3.
- Polly PD. 2010.** Tiptoeing through the thropics: Geographic variation in carnivoran locomotor ecomorphology in relation to environment. En: Goswami A, Friscia A,

- eds. *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form and function*. Cambridge: University of Cambridge Press, 374–410.
- Porto A, de Oliveira FB, Shirai LT, De Conto V, Marroig G. 2009.** The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology* **36**: 118–135.
- Posada D. 2008.** jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* **25**: 1253–1256.
- Quental TB, Marshall CR. 2009.** Extinction during evolutionary radiations: reconciling the fossil record with molecular phylogenies. *Evolution* **63**: 3158–3167.
- Quental TB, Marshall CR. 2010.** Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends in Ecology & Evolution* **25**: 434–441.
- R Development Core Team. 2009.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.r-project.org>
- Rabosky DL. 2009.** Heritability of extinction rates links diversification patterns in molecular phylogenies and fossils. *Systematic Biology* **58**: 629–640.
- Radinsky LB. 1985.** Approaches in evolutionary morphology: A search for patterns. *Annual Review in Ecology and Systematics* **16**: 1–14.
- Randall JA. 1994.** Convergences and divergences in communication and social organization of desert rodents. *Australian Journal of Zoology* **42**: 405–433.
- Renaud S, Michaux J. 2003.** Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* **30**: 1617–1628.
- Revell LJ. 2010.** Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution* **1**: 319–329.
- Revell LJ, Harmon LJ, Collar DC. 2008.** Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology* **57**: 591–601.
- Rinderknecht A, Blanco RE. 2008.** The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B* **275**: 923–928.
- Rohlf FJ. 1999.** Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* **16**: 197–223.
- Rohlf FJ. 2001.** Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* **55**: 2143–2160.

- Rohlf FJ. 2008.** *TpsDig*, versión 2.12; *tpsRelw*, versión 1.46. Stony Brook, NY: State University of New York at Stony Brook. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf FJ. 2009.** *Tpsutil*, versión 1.44. Stony Brook, NY: State University of New York at Stony Brook. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990.** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* **39**: 40–59.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003.** MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**: 1572–1574.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP, van der Mark P. 2005.** Manual para MrBayes 3.1. Disponible en <http://mrbayes.csit.fsu.edu/manual.php>
- Rowe DL, Honeycutt RL. 2002.** Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavoidea (Mammalia: Rodentia). *Molecular Biology and Evolution* **19**: 263–277.
- Russell AP, Thomason JJ. 1993.** Mechanical analysis of the mammalian head skeleton. En: Hanken J, Hall BK, eds. *The Skull*, Vol. 3. Chicago: University of Chicago Press, 345–383.
- Samuels JX. 2009.** Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* **156**: 864–888.
- Sánchez-Villagra MR, Aguilera O, Horovitz I. 2003.** The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* **301**: 1708–1710.
- Satoh K. 1997.** Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae). *Journal of Morphology* **231**: 131–142.
- Satoh K, Iwaku F. 2008.** Masticatory muscle architecture in a murine murid, *Rattus rattus*, and its functional significance. *Mammal Study* **33**: 35–42.
- Schleich CE, Vassallo AI. 2003.** Bullar volume in subterranean and surface-dwelling caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy* **84**: 185–189.
- Schluter D. 2000.** *The ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- Sheets HD. 2003.** IMP-Integrated Morphometrics Package. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, Nueva York, Estados Unidos. Disponible en <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>

- Shockey BJ, Salas-Gismondi R, Gans PB, Jeong A, Flynn JJ. 2009.** Paleontology and geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Perú. *American Museum Novitates* **3668**: 1–24.
- Slice DE. 2001.** Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Systematic Biology* **50**: 141–149.
- Slice DE. 2007.** Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology* **36**: 261–281.
- Sobrero R, Campos VE, Giannoni SM, Ebensperger LA. 2010.** *Octomys mimax* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalian Species* **42**: 49–57.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995.** *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3ra edición. New York: Freeman and Co.
- Sperber GH. 2001.** *Craniofacial development*. Hamilton: BC Decker, Inc.
- Spotorno AE, Valladares JP, Marin JC, Palma E, Zuleta CR. 2004.** Molecular divergence and phylogenetic relationships of chinchillids (Rodentia: Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* **85**: 384–388.
- Springer MS, DeBry RW, Douady C, Amrine HM, Madsen O, de Jong WW, Stanhope MJ. 2001.** Mitochondrial versus nuclear gene sequences in deep-level mammalian phylogeny reconstruction. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 132–143.
- Stein BR. 2000.** Morphology of subterranean rodents. En: Lacey AE, Patton JL, Cameron GN, eds. *Life underground, the biology of subterranean rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 19–61.
- Steiner-Souza F, de Freitas TRO, Cordeiro-Estrela P. 2010.** Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**: 353–367.
- Thomason J. 1991.** Cranial strength in relation to estimated bite forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* **69**: 2326–2333.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. 1994.** CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignments through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* **22**: 4673–4680.
- Tirado C, Cortés A, Bozinovic F. 2007.** Metabolic rate, thermoregulation and water balance in *Lagidium viscacia* inhabiting the arid Andean plateau. *Journal of Thermal Biology* **32**: 220–226.

- Torres-Mura JC, Contreras LC. 1998.** *Spalacopus cyanus*. *Mammalian Species* **594**: 1–5.
- Traba J, Acebes P, Campos VE, Giannoni SM. 2010.** Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomys mimax*. *Journal of Arid Environments* **74**: 179–185.
- Turnbull WD. 1970.** Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology* **18**: 149–356.
- Vassallo AI. 1998.** Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodent genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology (London)* **244**: 415–427.
- Vassallo AI. 2000.** Alometría e isometría en varias especies de roedores caviomorfos, con comentarios sobre la estructura del aparato masticatorio del orden Rodentia. *Mastozoología Neotropical* **7**: 37–46.
- Vassallo AI, Echeverría AI. 2009.** Evolution of brain size in a highly diversifying lineage of subterranean rodent genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae). *Brain, Behavior and Evolution* **73**: 138–149.
- Vassallo AI, Verzi DH. 2001.** Patrones craneanos y modalidades de masticación en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* **72**: 145–151.
- Verzi DH. 2001.** Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica* **46**: 243–268.
- Verzi DH. 2002.** Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia: Octodontidae). *Mastozoología Neotropical* **9**: 309–328.
- Verzi DH. 2008.** Phylogeny and adaptive diversity of rodents of the family Ctenomyidae (Caviomorpha): delimiting lineages and genera in the fossil record. *Journal of Zoology (London)* **274**: 386–394.
- Verzi DH, Alvarez A, Olivares AI, Morgan CC, Vassallo AI. 2010a.** Ontogenetic trajectories of key morphofunctional cranial traits in South American subterranean ctenomyid rodents. *Journal of Mammalogy* **91**: 1508–1516.
- Verzi DH, Olivares AI. 2006.** Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): adaptations and constraints related to a specialised mandibular position in digging. *Journal of Zoology (London)* **270**: 488–501.

- Verzi DH, Olivares AI, Morgan CC. 2010b.** The oldest South American tuco-tuco (late Pliocene, northwestern Argentina) and the boundaries of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* **75**: 243–252.
- Verzi DH, Vieytes EC, Montalvo C. 2004.** Dental evolution in *Xenodontomys* and first notice on secondary acquisition of radial enamel in rodents (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Geobios* **37**: 7995–806.
- Vilela RV, Machado T, Ventura K, Fagundes V, Silva MJ, Yonenaga-Yassuda Y. 2009.** The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. *BMC Evolutionary Biology* **9**: 29.
- Vucetich MG, Deschamps CM, Olivares AI, Dozo MT. 2005.** Capybaras, shape, size and time: a model kit. *Acta Paleontologica Polonica* **50**: 259–272.
- Vucetich MG, Kramarz AG, Candela AM. 2010a.** Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art. En: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, eds. *The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge: Cambridge University Press, 206–219.
- Vucetich MG, Verzi DH. 1991.** Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystricognathi) de la Edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* **28**: 67–74.
- Vucetich MG, Verzi DH, Deschamps CM, Pérez ME, Olivares AI. 2011.** The evolutionay history of South American hystricognath rodents. En: Rosenberger A, Tejedor M, eds. *Origins and evolution of South American fossil mammals*. Heidelberg: Springer Verlag, en prensa.
- Vucetich MG, Verzi DH, Hartenberger J-L. 1999.** Review and analysis of the radiation of South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l' Académie des Sciences, Paris* **329**: 763–769.
- Vucetich MG, Vieytes EC, Pérez ME, Carlini AA. 2010b.** The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, eds. *The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge: Cambridge University Press, 189–201.
- Wainwright PC. 2007.** Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **38**: 381–401.

- Westoby M, Leishmann M, Lord J. 1995.** Further remarks on phylogenetic correction. *Journal of Ecology* **83**: 727–729.
- White CR, Blackburn TM, Martin GR, Butler PJ. 2007.** Basal metabolic rate of birds is associated with habitat temperature and precipitation, not primary productivity. *Proceedings of the Royal Society B* **274**: 287–293.
- Wiens JJ. 2009.** Estimating rates and patterns of morphological evolution from phylogeny: lessons in limb lability from Australian *Lerista* lizards. *Journal of Biology* **8**: 19.
- Willis RE. 2009.** Transthyretin gene (TTR) intron one elucidates crocodylian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**: 1049–1054.
- Wills MA. 2001.** Morphological disparity: a primer. En: Adrain JM, Edgecombe GD, Lieberman BS, eds. *Fossils, phylogeny and form*, Capítulo 4, Vol. 19, Topics in Geobiology. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 55–86.
- Wilson LAB, Sánchez-Villagra MR. 2010.** Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 1227–1234.
- Windle BCA. 1897.** On the myology of *Dolichotis patagonica* and *Dasyprocta isthmica*. *Journal of Anatomy* **31**: 343–353.
- Wood AE. 1949.** A new Oligocene rodent genus from Patagonia. *American Museum Novitates* **1435**: 1–54.
- Wood AE, Patterson B. 1959.** Rodents of the Desadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **120**: 281–428.
- Wood AE, White RR III. 1950.** The myology of the chinchilla. *Journal of Morphology* **86**: 547–597.
- Woods CA, Boraker DK. 1975.** Octodon degus. *Mammalian Species* **67**: 1–5.
- Woods CA. 1972.** Comparative myology of jaw, hyoid and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **147**: 115–198.
- Woods CA. 1984.** Hystricognath rodents. En: Anderson S, Jones JK, eds. *Orders and families of recent mammals of the world*. New York: John Wiley & Sons, Inc., 389–446.
- Woods CA, Howland EB. 1979.** Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* **60**: 95–116.

- Woods CA, Kilpatrick CW. 2005.** Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. En: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammal species of the world*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1538–1600.
- Wroe S, McHenry C, Thomason J. 2005.** Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B* **272**: 619–925.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004.** *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer*. London: Elsevier Academic Press.
- Zelditch ML, Wood AR, Bonnet RM, Swiderski DL. 2008.** Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution & Development* **10**: 756–768.

APÉNDICES

Apéndice 1. Materiales de cráneo y mandíbula de roedores caviomorfos analizados en esta tesis.

A1.1. Análisis de morfometría geométrica.

Cavioidea. Caviidae. *Cavia* MLP 1803, 563M13; *Cavia aperea* MACN 22587, MLP 12.II.92.1, 11.VIII.99.54, 30.V.02.7; *Cavia pamparum* MACN 14166, 15361, 16558. *Galea leucoblephara* MACN 15324, 34193, 36754, MLP 676, 738.4, 738.6, 5.II.49.5, 6.XII.35.2, 15.X.98.5. *Microcavia australis* IADIZA-CM 03825, 06249, 07099, 07210, 07213, MLP 339, 518, 13.IX.95.7, 20.XII.00.7, 20.XII.00.9, 26.VIII.01.22. *Dolichotis patagonum* MACN 917, 2516, 4959, 13755, 14532, 15533, 28183, 28190, 29894, 30224, MLP 597, 2.VI.60.11. *Pediolagus salinicola* MACN 17366, 23525, 28188, 41218. *Hydrochoerus hydrochaeris* MACN 4343, 5266, 8248, 14038, 16259, 47220, 49302, 49303, MLP 18.VIII.92.16. *Kerodon rupestris* MLP-PV R4, R833, MMPMa 1291, 1913. **Dasyproctidae.** *Dasyprocta* MACN 3173, 3175, 14213, 29239, 34678, 47140, 47345, 47346, 49348, 50298, 50299, 50300, 50572, MLP 5.IX.97.02; *Dasyprocta azarae* MLP 1422; *Dasyprocta variegata* MACN 50303. **Cuniculidae.** *Cuniculus paca* MACN 225, 5117, 49314, 49396, 49419, 50288, 50292, MLP 1105.

Chinchilloidea. Chinchillidae. *Chinchilla brevicaudata* MACN 5290, 20632; *Chinchilla intermedia* MACN 13037; *Chinchilla lanigera* MLP 1767, 1768. *Lagidium* MACN 1416, 4154, 34218, 34228, 34244, 34258, 39500, MLP 22.IV.47.2; *Lagidium viscacia* MACN 13933, 18829. *Lagostomus maximus* MLP 362, 1648, 1651, 1759, 1778, 17.IX.47.3, 5.II.49.1, 2.VI.60.6, 8.IX.98.5, 26.V.99.2.

Octodontoidea. Abrocomidae. *Abrocoma* IADIZA-CM 03769, 07011, 07012, 07080, MACN 18828, FBM 01466. **Echimyidae.** *Myocastor coypus* MACN 16272, 16273, 16323, 19367, 19375, MLP 185, 20.XII.89.29, 16.IV.98.3, 30.XII.02.72. *Proechimys guyannensis* MACN 50340, 50343, 50414. *Thrichomys cunicula* MMPMa 1247, 1248; *Thrichomys* MMPMa 1243, 1246, 1296, 1297. **Octodontidae, Ctenomyinae.** *Ctenomys australis* MLP 7.XI.95.6. *Ctenomys talarum* MACN 23197, 23205, 23207, 23235, 23236, 23257, 23258, 23259, 23263. **Octodontidae, Octodontinae.** *Aconaemys porteri* MLP 17.II.92.2, 17.II.92.5, 17.II.92.6; *Aconaemys sagei* MLP 17.II.92.08, 17.II.92.10, 17.II.92.11. *Octodon bridgesi* MLP 12.VII.88.2, 12.VII.88.3, 12.VII.88.4, 12.VII.88.5, 12.VII.88.6; *Octodon degus* MLP 30.XI.93.2, 21.XI.02.14, 12.XI.02.15. *Octodontomys gliroides* MMPMa 2532, 3557, MLP 25.XI.98.1, MACN 2792, 2795, 3052, 12794, 17832, 17834, 17835, 17837. *Octomys mimax* IADIZA-CM 03067, 06852, 06855,

MACN 13764, 13770, 13773, IMCN-CM 024. *Pipanacoctomys aureus* IADIZA-CM 06558, 06559, 06560, 06561, 06562, 06563, 06564, 06565, 06818, 06848, 07188. *Spalacopus cyanus* MLP 10.XI.95.5, MMPMa 3585, 3590, 3807. *Tympanoctomys barrerae* IADIZA-CM 07098, 07249, 07269, 07270, 07271, 07273, 07274, 07275, 07276, MACN 39944, 39947, 39948.

A1.2. Materiales sobre los que se tomaron las medidas lineales.

Cavioidea. Caviidae. *Cavia* MLP 666, 1801, 1864, 1803, 1824m, 1802, 563M13, 566(2), 566(315), 4.IV.46.1, 2.VI.60.3, 13.IX.48.1, 1.X.59.4, 12.II.92.2h, 12.II.92.3h, 12.II.92.4, 7.IV.99.2, 7.IV.99.3h, 7.IV.99.6, 29.XII.00.15; *Cavia aperea* MLP 12.II.92.1, 11.VIII.99.54, 30.V.02.7. *Galea leucoblephara* MACN 13099, 13335, 14936, 16227, 16405, 17362, 36761, 36774, 36.783, 36784, 36791, 36866, MLP 676, 738.7, 738.8, 6.XII.35.2, 5.VIII.45.1m, 14.IX.98.4h, 15.X.98.5h, 2.III.00.13. *Microcavia australis* MACN 35-139, IADIZA-CM 06986h, 07209, 07212, 07230m, 07231, 07236, MLP 683(12), 683(24), 683(25), 683*, 683-, 684.1, 684.4, 684(6), 684.10, 684(12), 684(13), 684.16, 684(19), 684.20, 684(23). *Dolichotis patagonum* MACN 9.17, 226, 597, 640, 13755m, 14532, 15533h, 1783, 230, 26.65, 28.190, 49.132h, 49.59h, MLP 2.VI.60.11, 30.X.95.11. *Pediolagus salinicola* MACN 17.336h, 23.525m, 28.188, 29.874, 41.218, MLP 672, 673. *Hydrochoerus hydrochaeris* MLP 1920, 14.IX.55.1, 10.VI.98.2, 1.XII.00.8, 9.XII.02.1, 17.V.02.10, 17.V.02.11, 17.V.02.12, n°prov1mueblemetal. *Kerodon rupestris* MLP-PV R4, R833, MMPMa 1257, 1291, 1470, 1913h. **Cuniculidae.** *Cuniculus paca* MACN 22.5, 51.136, 49.309h, 49.314h, 49.379m, 49.396m, 49.463m, 50.288m, 50.290m, 50.292, 51.135, 51.17h, MLP 1105, 24.IX.01.22, 24.IX.01.24. **Dasyproctidae.** *Dasyprocta* MACN 1.11, 14213h, 15600, 29.239, 31.73, 31.74, 31.75m, 33148, 34678, 47140, 47345, 50299, 51.16, MLP 05.IX.97.02; *Dasyprocta azarae* MLP 1422, MACN 6359; *Dasyprocta variegata* 50303m.

Chinchilloidea. Chinchillidae. *Chinchilla* MACN 16268h, 39390, 20633, 39.391, MLP 950, 31.XII.02.37m; *Chinchilla brevicaudata* MACN 52.90, 20632; *Chinchilla intermedia* MACN13037m; *Chinchilla lanigera* MLP 1767m, 1768. *Lagidium* MACN 13936m, 13937m, 34232, 34.240h, 34.244h, 34271, 34.319m, 39500, MLP 528m, 1429, 22.IV.47.2m, 22.IV.47.3, 2.V.96.1; *Lagidium viscacia* MACN 16330, 16521, 18829h. *Lagostomus maximus* MACN 23.14, MLP 362, 1601, 1603, 1605, 1649h, 1650, 1654,

1655, 1729, 1790, 1806, 19.IX.47.3, MLP 5.II.49.1, 2.VI.60.7, 2.VI.60.8, 25.X.95.2h, 05.IX.97.01, 3.VII.98.1, 19.V.98.1, 1.XII.00.6, 30.XII.02.3.

Octodontoidea. Abrocomidae. *Abrocoma* IADIZA-CM 07011h, 07012m, 03769, MACN 30.115h, 30.62m, 18.828m, FBM 01466. **Echimyidae.** *Myocastor coypus* MACN 25313, 30.152m, 31.260h, 31.261, MLP 483, 705, 1414, 1709, 1739, 23.IV.50.5m, 20.XII.89.2, 20.XII.89.20, 20.XII.89.29, 15.V.96.1, 30.XII.02.72. *Proechimys* MACN 50.341m; *Proechimys guyannensis* 50.340m, 50.343m, 50.414. *Thrichomys* MLP R530, MMPMa 1243, 1248, 1295, 1296, 1297, MN 46896, MN 34406; *Thrichomys cunicula* MMPMa 1246. **Octodontidae, Ctenomyinae.** *Ctenomys talarum* MLP 10.V.87.2m, 10.V.87.4, 10.V.87.8m, 10.V.87.7, 1.XI.95.9, 1.XI.95.11, 3.XI.95.4, 9.XI.95.3, 10.XI.95.7m, 3.VIII.99.1, 1.VIII.00.8h, 1.VIII.00.9, 1.VIII.00.12h, 1.VIII.00.13, 2.V.00.1, 2.V.00.4, 23.VIII.01.11, 26.VIII.01.2h, 26.VIII.01.6, 26.VIII.01.8m, 26.VIII.01.15. **Octodontidae, Octodontinae.** *Aconaemys* MLP 17.II.92.03m, 17.II.92.04m; *Aconaemys porteri* MLP 17.II.92.02h, 17.II.92.05m, 17.II.92.06; *Aconaemys sagei* MLP 17.II.92.08h, 17.II.92.10h, 17.II.92.11m. *Octodon* MACN 19199; *Octodon bridgesi* MLP 12.VII.88.2h, 12.VII.88.3h, 12.VII.88.4h, 12.VII.88.5h, 12.VII.88.6m; *Octodon degus* MLP 12.VII.88.9h, 30.XI.93.2h, 12.XI.01.14. *Octodontomys gliroides* MACN 17832, 17834m, 17835m, 17837m, 27.92m, 27.95h, 27.96m, 30.52m, MLP 25.IX.98.1h. *Octomys mimax* MLP 23, IMCN-CM 024m, MACN 13.770m, IADIZA-CM 03067m, 06852, 06855. *Pipanacoctomys aureus* IADIZA-CM 06558m, 06559h, 06560h, 06561m, 06562h, 06563h, 06564, 06565h, 06818m, 06848, 06888m, 07188, 07189m. *Spalacopus cyanus* MLP 30.XI.93.1m, 10.IX.95.5h, MMPMa 3585h, 3807. *Tympanoctomys barrerae* IADIZA-CM 07098, 07249m, 07266, 07267, 07268, 07269, 07270, 07271, 07273, 07274, 07275, 07276, MACN 39.944m, 39.946h, 39.947h, 39.948.

Apéndice 2. Lista detallada de los materiales de roedores caviomorfos vivientes y extintos incluidos el Capítulo 5.

Abreviaturas: Colecciones mastozoológicas, MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Ciudad de Buenos Aires; MMPMa, Museo Municipal de Ciencias Naturales 'Lorenzo Scaglia', Mar del Plata, Buenos Aires. Colecciones paleontológicas, MLP PV, Museo de La Plata, Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires; MACN A, Ameghino collection of Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Ciudad de Buenos Aires; YPM-PU, Yale Peabody Museum at Princeton University, New Haven, Estados Unidos; MPEF-PV, Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" Paleontología de Vertebrados, Trelew, Chubut; MMP, Museo Municipal de Ciencias Naturales 'Lorenzo Scaglia', Mar del Plata, Buenos Aires.

Cavioidea. Caviidae. †*Eocardia montana* MACN A 2015; †*Eocardia* MACN A 10210. †*Schistomys erro* YPM-PU 15648. *Cavia apera* MLP 151, 523, 542M15, 573.3, 1801, 1803, 5.VI.00.8, 30.V.02.8. *Galea* MACN 31.30, 36.419; *G. leucoblephara* MACN 34.193, 15324, MLP 676, 738.4, 738.6, 738.7, 6.XII.35.2, 15.X.98.5. *Microcavia australis* MLP 683a, 683b, 683.9, 683.12, 683.13, 683.15, 683.16, 683.18, 683.24, 683.25, 26.VIII.01.22. *Dolichotis patagonum* MACN 9.17, 26.65, 28.183, 28.190, 29.894, 49.59, 52.16, 13755, 14532, 15533. *Pediolagus salinicola* MACN 28.188, 41.216, 41.218, 17366. *Hydrochoerus hydrochaeris* MACN 4343, 5266, 14038, 49303. **Dasyproctidae.** †*Neoreomys australis* MACN A 20. *Dasyprocta* MACN 3175, 14213, 31163, 34678, 47140, 47345, 49348, 50298, 50572.

Chinchilloidea. Chinchillidae. †*Prolagostomus imperialis* MACN A 4425. *Chinchilla* MACN 13037, 20632, MLP 1767, 1768, 11.VIII.99.41. *Lagidium viscacia* MACN 14.16, 34.218, 34.228, 34.244, 34.264, 39.500, 41.54, 16330, 16474, 18829. *Lagostomus maximus* MLP 1593, 1594, 1601, 1649, 1651, 1654, 5.II.49.1, 2.VI.60.6, 2.VI.60.10, 19.V.98.3. **Neopiblemidae,** †*Perimys* MMP 111-M, 936-M.

Octodontoidea. Echimyidae. †*Stichomys* MMP 242-M. †*Spaniomys* MMP 243-M; †*Spaniomys modestus* MLP 15-37; †*Spaniomys riparius* MLP 15-80. *Myocastor coypus* MACN 16272, 16273, 16323, 19367, 19375, 19379, MLP 1172, 20.XII.89.8, 20.XII.89.10, 30.XII.02.72. *Proechimys guyannensis* MACN 50.342, 50.343, 50.362, 50.414. **Octodontidae.** †*Caviocricetus* MPEF-PV 5064. †*Protacaremys* MPEF-PV 5471, 7561. †*Protadelphomys* MPEF-PV 8162, 8164, 9163. †*Sciomyz* MLP 63-XII-19-

137. †*Prospaniomys* MPEF-PV 5039. *Aconaemys porteri* MLP 17.II.92.4, 17.II.92.6, 17.II.92.11; *Aconaemys sagei* MLP 17.II.92.9. *Ctenomys australis* MMPMa I1047, I1048, I1051, I1052, I1061, I1072, I1088, I1089, I1803. *Octodon bridgesi* MLP 12.VII.88.1, 12.VII.88.3, 12.VII.88.4, 12.VII.88.9; *Octodon degus* MLP 30.XI.93.2, 12.XI.02.15. *Octodontomys gliroides* MACN 27.92, 27.95, 30.52, 17832, 17834, 17835, 19199. *Spalacopus cyanus* MLP 10.XI.95.5, MMPMa 3585, 3590, 3807.

Apéndice 3. Variables dentarias. Se indican los valores promedio por género para las variables dentarias analizadas. Los valores por individuos se detallan en el Apéndice 6. La variable Ca se calculó a partir de los diámetros transversal (Dti) y ántero-posterior (Dap) de un incisivo superior siguiendo la fórmula $(\pi * Dti * Dapi) / 4$ (Biknevicius *et al.*, 1996).

Taxones	Ca	Lmap	Lsd	Dti	Dap
<i>Abrocoma</i>	1.039631549	2.244285714	9.262857143	0.971428571	1.354285714
<i>Aconaemys</i>	3.677489455	1.4425	9.475	2.09125	2.22625
<i>Spalacopus</i>	2.738192522	1.225	7.81	1.645	2.11
<i>Octodon</i>	2.403990332	1.884444444	9.86	1.554444444	1.964444444
<i>Octodontomys</i>	3.368145117	1.651111111	9.113333333	1.585555556	2.703333333
<i>Octomys</i>	2.399574649	1.395	8.511666667	1.361666667	2.223333333
<i>Pipanaoctomys</i>	2.159446209	1.116153846	6.733076923	1.484615385	1.848461538
<i>Tympanoctomys</i>	2.001665759	0.78375	5.695	1.516875	1.6775
<i>Ctenomys</i>	4.569420335	0.846666667	9.517619048	2.456666667	2.353809524
<i>Myocastor</i>	33.35680771	9.613333333	32.743333333	5.960666667	7.088666667
<i>Proechimys</i>	2.490065607	2.0425	8.71	1.435	2.2075
<i>Thrichomys</i>	3.453352091	2.274444444	9.713333333	1.608888889	2.713333333
<i>Chinchilla</i>	4.153571047	3.758181818	13.42909091	2.237272727	2.358181818
<i>Lagidium</i>	7.350443236	5.64125	18.660625	2.9025	3.194375
<i>Lagostomus</i>	16.71184492	9.76	25.54136364	4.346363636	4.78
<i>Cavia</i>	3.484821468	3.60375	14.4225	1.6925	2.586666667
<i>Microcavia</i>	1.734412614	3.429545455	11.90318182	1.009090909	2.199545455
<i>Galea</i>	2.118199212	3.226	11.9185	1.301	2.0595
<i>Dolichotis</i>	13.7004332	6.810666667	27.912	3.612	4.814
<i>Pediolagus</i>	5.414445179	4.44	18.10285714	2.177142857	3.161428571
<i>Hydrochoerus</i>	62.51686478	19.92555556	74.17666667	10.68888889	7.378888889
<i>Kerodon</i>	3.635896078	3.321666667	14.49833333	1.673333333	2.75
<i>Cuniculus</i>	18.54159607	7.896	30.80333333	4.040666667	5.822
<i>Dasyprocta</i>	12.25528364	4.872941176	21.44294118	3.335294118	4.668235294

Apéndice 4. Variables explicativas.1- Variable de hábitos

La clasificación de los géneros analizados presentada en la Tabla 5 del Capítulo 3 fue representada mediante una variable continua, con las categorías enumeradas: epigeo, 0; fosorial, 1 y subterráneo, 2. Se calcularon *Z-scores* sobre estos valores, los cuales fueron, finalmente, utilizados como variable explicativa.

Taxones	Hábitos, ordinal	Hábitos, <i>Z-scores</i>
<i>Abrocoma</i>	0	-0.696549575
<i>Aconaemys</i>	1	0.823194953
<i>Spalacopus</i>	2	2.342939481
<i>Octodon</i>	1	0.823194953
<i>Octodontomys</i>	1	0.823194953
<i>Octomys</i>	0	-0.696549575
<i>Pipanacoctomys</i>	1	0.823194953
<i>Tympanoctomys</i>	1	0.823194953
<i>Ctenomys</i>	2	2.342939481
<i>Myocastor</i>	0	-0.696549575
<i>Proechimys</i>	0	-0.696549575
<i>Thrichomys</i>	0	-0.696549575
<i>Chinchilla</i>	0	-0.696549575
<i>Lagidium</i>	0	-0.696549575
<i>Lagostomus</i>	1	0.823194953
<i>Cavia</i>	0	-0.696549575
<i>Microcavia</i>	1	0.823194953
<i>Galea</i>	0	-0.696549575
<i>Dolichotis</i>	0	-0.696549575
<i>Pediolagus</i>	0	-0.696549575
<i>Hydrochoerus</i>	0	-0.696549575
<i>Kerodon</i>	0	-0.696549575
<i>Cuniculus</i>	0	-0.696549575
<i>Dasyprocta</i>	0	-0.696549575

2- Variable de masticación

La dirección de masticación fue estimada a partir de los datos del ángulo de inclinación de las estrías de desgaste presente en el esmalte (en ocasiones sobre la dentina) de premolar y molares superiores. Los ángulos fueron registrados en grados (°) y luego convertidos a radianes, mediante el cálculo: $\text{ángulo(radianes)} = \text{ángulo(°)} \pi / 180$.

Taxones	Ángulos (°)	Ángulos (radianes)
<i>Abrocoma</i>	9.45	0.164933614
<i>Aconaemys</i>	5.49	0.095818576
<i>Spalacopus</i>	19.82	0.345924258
<i>Octodon</i>	55.04	0.96062922
<i>Octodontomys</i>	56.3	0.982620369
<i>Octomys</i>	4.76	0.083077672
<i>Pipanacoctomys</i>	4.31	0.075223691
<i>Tympanoctomys</i>	5.93	0.103498025
<i>Ctenomys</i>	66.57	1.161865683
<i>Myocastor</i>	59.72	1.042310629
<i>Proechimys</i>	38.04	0.663923247
<i>Thrichomys</i>	37.17	0.648738883
<i>Chinchilla</i>	31.05	0.541924733
<i>Lagidium</i>	44.92	0.7840019
<i>Lagostomus</i>	43.98	0.767595805
<i>Cavia</i>	33.68	0.587826892
<i>Microcavia</i>	42.04	0.733736418
<i>Galea</i>	26.46	0.46181412
<i>Dolichotis</i>	22.03	0.384496034
<i>Pediolagus</i>	23.31	0.406836249
<i>Hydrochoerus</i>	9.51	0.165980812
<i>Kerodon</i>	12.16	0.212232037
<i>Cuniculus</i>	13.87	0.242077167
<i>Dasyprocta</i>	56.86	0.992394213

3- Variables de tamaño

Estimaciones de tamaño a partir de la suma de los tamaños de centroide de las configuraciones de cráneo y mandíbula 2D-L por un lado, 2D-SL por el otro y 3D. A su vez, se obtuvieron a partir de datos de bibliografía, los valores de masa promedio para cada género.

Taxones	CS2DL	CS2DSL	CS3D	masa(g)
<i>Abrocoma</i>	143.57413	145.81221	138.58997	148
<i>Aconaemys</i>	123.15343	128.28479	119.25594	116
<i>Spalacopus</i>	122.48728	127.40166	113.25003	140
<i>Octodon</i>	134.77732	139.55155	128.16002	150
<i>Octodontomys</i>	138.36029	139.13637	130.18651	90
<i>Octomys</i>	128.58866	127.19074	120.11894	103
<i>Pipanacoctomys</i>	117.34927	115.11564	112.67752	102
<i>Tympanoctomys</i>	113.86289	111.91511	107.44109	90
<i>Ctenomys</i>	129.18928	135.41569	122.48444	140
<i>Myocastor</i>	408.00977	432.22931	344.23046	7000
<i>Proechimys</i>	138.04374	135.86683	134.15200	185
<i>Thrichomys</i>	153.23829	151.38906	139.70531	340
<i>Chinchilla</i>	210.17502	211.24722	192.55063	4350
<i>Lagidium</i>	294.28460	304.40014	264.37409	1500
<i>Lagostomus</i>	410.43256	424.30439	370.20924	6500
<i>Cavia</i>	199.61858	203.36895	190.42631	650
<i>Microcavia</i>	151.80464	154.29693	141.25052	275
<i>Galea</i>	147.50433	150.61550	147.55631	235
<i>Dolichotis</i>	434.52568	451.43699	377.71189	12000
<i>Pediolagus</i>	284.05986	291.60563	266.90734	2100
<i>Hydrochoerus</i>	744.61645	787.60424	715.59220	53000
<i>Kerodon</i>	221.51880	223.80982	204.30186	950
<i>Cuniculus</i>	484.34187	468.59689	414.69057	2700
<i>Dasyprocta</i>	332.36801	331.40972	297.39924	11000

4- Fuerza de mordida

- Estimaciones de fuerza de mordida a partir de los residuos de la regresión entre las estimaciones crudas y el tamaño (longitud basilar)

Taxones	RES_BFT	RES_BFM	RES_MANDI	RES_BFTARC	RES_BFMARC
<i>Abrocoma</i>	-7.61841	-0.54165	-1.26642	6.98781	16.93895
<i>Aconaemys</i>	26.18460	16.02201	1.50216	84.20896	73.51722
<i>Spalacopus</i>	22.00706	13.47573	1.07421	86.35958	78.40657
<i>Octodon</i>	18.97900	14.62795	1.88908	75.19610	71.31156
<i>Octodontomys</i>	6.35808	0.46978	-0.58093	41.91301	37.45952
<i>Octomys</i>	5.69729	4.88087	-0.63010	54.15005	55.23181
<i>Pipanacoctomys</i>	9.63980	9.46529	-0.31012	73.70506	75.35205
<i>Tympanoctomys</i>	13.27572	12.01132	-0.11859	93.06428	93.43035
<i>Ctenomys</i>	54.41751	40.24176	1.78532	91.66694	77.39815
<i>Myocastor</i>	135.41670	80.32346	9.74389	26.62368	-31.20249
<i>Proechimys</i>	1.27409	4.53147	1.62093	35.73003	40.80466
<i>Thrichomys</i>	1.49809	2.03324	0.81142	31.27598	33.50218
<i>Chinchilla</i>	-35.64606	-18.17937	-1.31675	-92.56405	-73.24388
<i>Lagidium</i>	-38.11403	-17.02265	-1.46912	-88.42033	-65.85691
<i>Lagostomus</i>	-61.25019	-24.24251	2.55149	-110.84438	-70.01438
<i>Cavia</i>	-15.51258	-5.85958	-0.45776	-64.45102	-51.46115
<i>Microcavia</i>	1.61140	3.12544	-1.37967	26.71716	29.81140
<i>Galea</i>	1.98904	2.35657	-0.76231	24.56587	19.99615
<i>Dolichotis</i>	-51.55127	-50.74384	-3.602198	-103.70430	-107.40947
<i>Pediolagus</i>	-44.85347	-27.51399	-4.35199	-138.99120	-131.84932
<i>Hydrochoerus</i>	85.77782	73.16720	1.23776	380.20956	372.29990
<i>Kerodon</i>	-10.41143	-10.25941	-1.77548	-74.72873	-81.21407
<i>Cuniculus</i>	-111.8609	-77.33848	-4.34942	-336.77318	-302.79571
<i>Dasyprocta</i>	-7.30783	-45.03061	0.15459	-121.89688	-160.41310

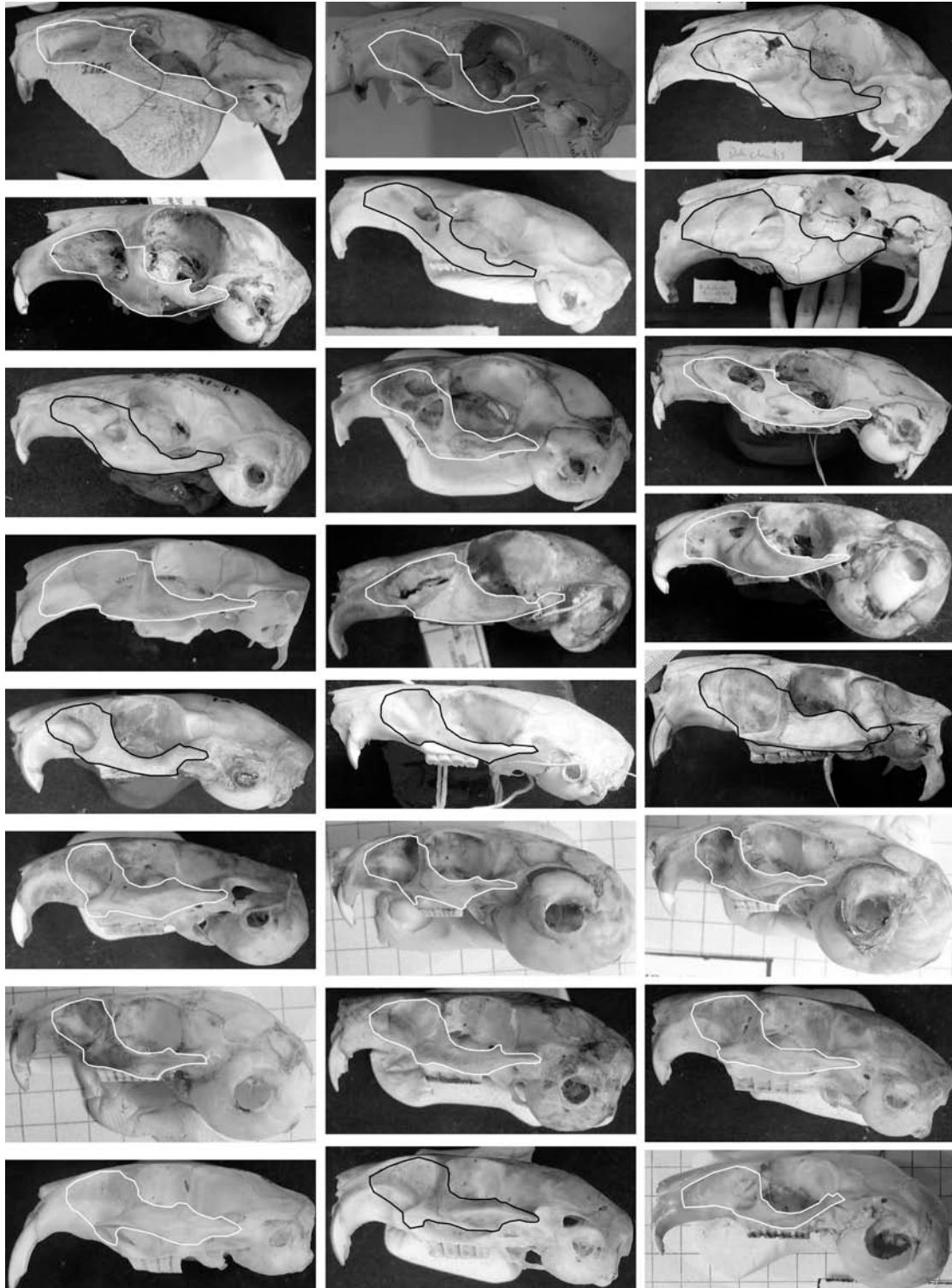
- Estimaciones de fuerza proporcional al tamaño de la cabeza (longitud basilar).

Taxones	BFTP	BFMP	BFP_MANDI	BFTP_ARC	BFMP_ARC
<i>Abrocoma</i>	0.13733	0.06731	0.13132	0.73148	0.65222
<i>Aconaemys</i>	0.85084	0.37905	0.21769	1.55941	0.98110
<i>Spalacopus</i>	0.71978	0.29920	0.20419	1.62986	1.13763
<i>Octodon</i>	0.67314	0.36537	0.22656	1.55934	1.17684
<i>Octodontomys</i>	0.47207	0.06776	0.14986	1.47423	1.02282
<i>Octomys</i>	0.26501	0.06628	0.15007	0.89759	0.66770
<i>Pipanacoctomys</i>	0.24688	0.12245	0.16186	0.83009	0.67460
<i>Tympanoctomys</i>	0.25983	0.14259	0.17029	0.95955	0.80657
<i>Ctenomys</i>	1.75973	1.14568	0.22020	2.32628	1.62128
<i>Myocastor</i>	2.81853	1.61919	0.25533	5.99054	4.68903
<i>Proechimys</i>	0.29785	0.15651	0.21129	1.13465	0.95715
<i>Thrichomys</i>	0.37043	0.12991	0.18677	1.33300	1.05189
<i>Chinchilla</i>	0.15836	0.06339	0.13163	1.36568	1.22679
<i>Lagidium</i>	0.54098	0.33436	0.13030	3.21942	2.95917
<i>Lagostomus</i>	0.65943	0.47120	0.17565	4.51224	4.29392
<i>Cavia</i>	0.44198	0.23754	0.14859	1.41579	1.19834
<i>Microcavia</i>	0.39937	0.17534	0.12839	1.33915	1.07132
<i>Galea</i>	0.51789	0.22511	0.14401	1.82560	1.32805
<i>Dolichotis</i>	0.94033	0.32194	0.11208	5.25223	4.52069
<i>Pediolagus</i>	0.43963	0.17926	0.08811	2.46814	1.98340
<i>Hydrochoerus</i>	2.14430	1.36326	0.14819	9.61820	8.79532
<i>Kerodon</i>	0.69170	0.25364	0.12352	2.02175	1.38582
<i>Cuniculus</i>	0.48757	0.15003	0.10718	3.49669	3.08434
<i>Dasyprocta</i>	1.15661	0.12893	0.15107	3.79288	2.68239

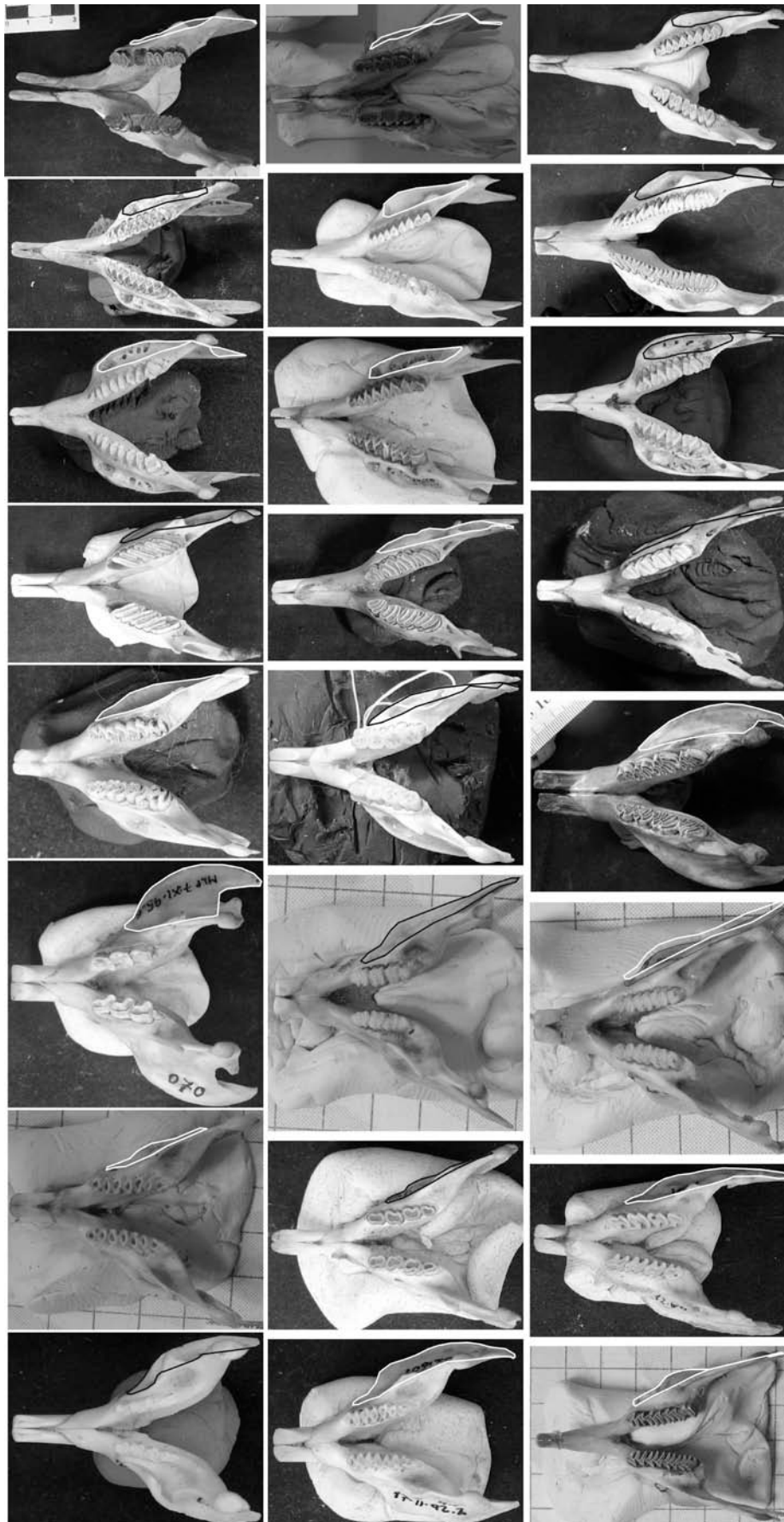
Apéndice 5. Áreas de origen e inserción de la musculatura masticatoria.

El cálculo de las áreas de origen e inserción de los músculos maseteros y de origen del músculo temporal se llevó a cabo mediante la herramienta de demarcación de áreas del programa tpsDig 2.12 (Rohlf, 2008).

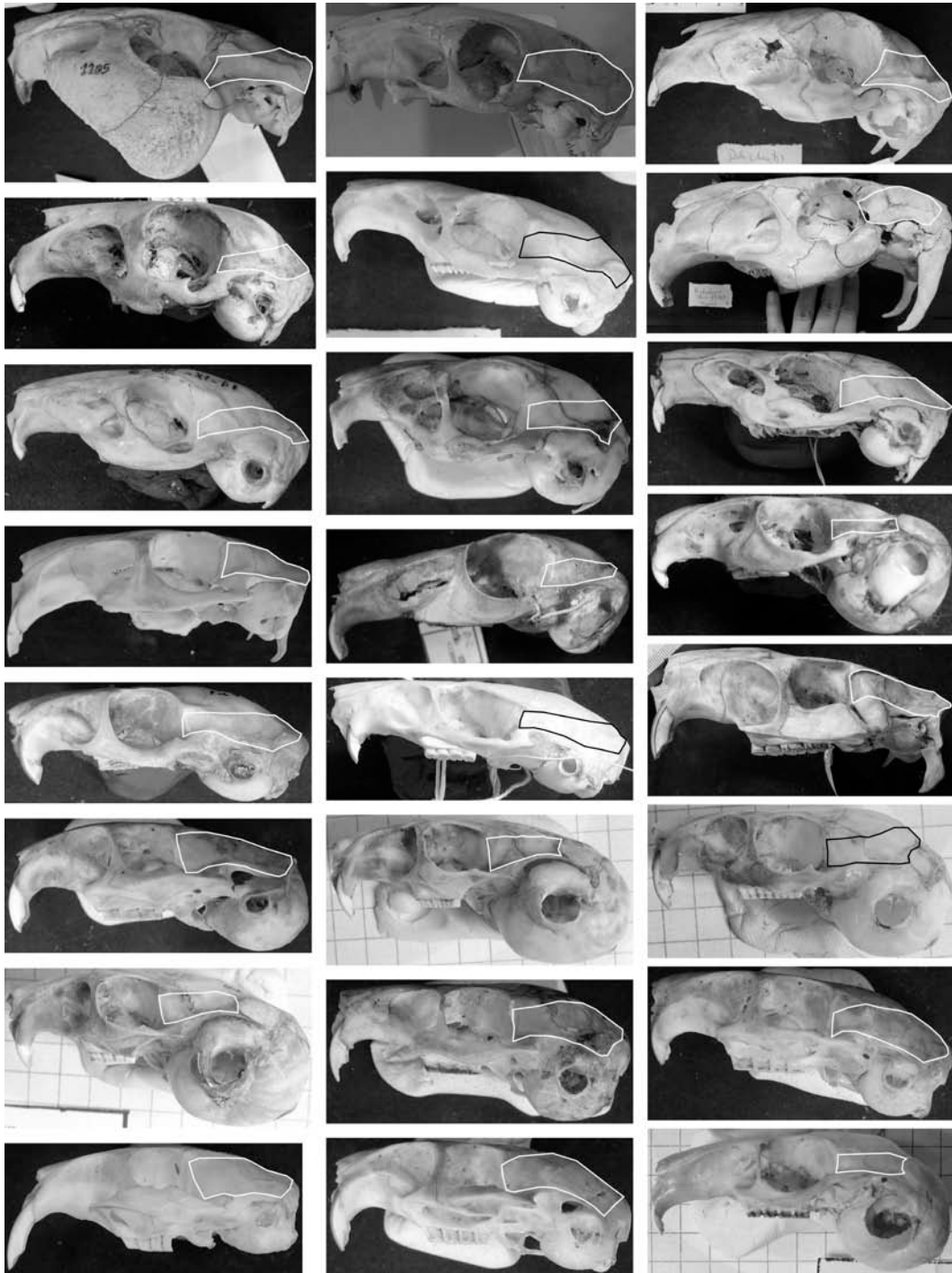
- Cálculo del área de origen de los músculos maseteros



- Cálculo del área de inserción de los músculos maseteros



- Cálculo del área de origen de los músculos temporales



Géneros analizados. El orden es el mismo para las tres figuras, dese arriba hacia abajo y de izquierda a derecha por cada fila. *Cuniculus*, *Dasyprocta*, *Dolichotis*, *Pediolagus*, *Kerodon*, *Hydrochoerus*, *Galea*, *Microcavia*, *Cavia*, *Lagostomus*, *Lagidium*, *Chinchilla*, *Thrichomys*, *Proechimys*, *Myocastor*, *Ctenomys*, *Tympanoctomys*, *Pipanacoctomys*, *Octomys*, *Octodontomys*, *Octodon*, *Spalacopus*, *Aconaemys*, *Abrocoma*.

Apéndice 6. Medidas cráneo-mandibulares.

Abreviaturas: LBAS, longitud basilar; AM, ancho mandibular, Lo, brazo de palanca externo; LSDalv, longitud de la serie dentaria inferior medida sobre el alvéolo; LmAP, longitud ántero-posterior del último molar inferior; LCAC, distancia entre el extremo de la apófisis coronoides y el extremo anterior del cóndilo; Ca, área de la sección de un incisivo superior; Li, longitud del brazo de palanca interno de los músculos maseteros; DTI1, diámetro transversal de un incisivo superior; DAPI1, diámetro ántero-posterior de un incisivo superior; LARC, longitud del arco cigomático; ang. mas., estimación del ángulo de inclinación de la línea de acción de los músculos maseteros.

ESPECIE	MATERIAL	LBAS	AM	Lo	LSDalv	LmAP	LCAC	Ca	Li	DTII	DAPII	LARC	ang. mas.
<i>Abrocoma</i>	FBM 01466	40.42	19.79	28.04	9.2	2.2	3.47	1.24	7.39	1.14	1.39	17.82	56
<i>Abrocoma</i>	MACN 30.115h	35.55	17.37	26.67	9.17	1.94	2.43	0.74	6.71	0.75	1.26	16.18	56
<i>Abrocoma</i>	MACN 30.62m	35.67	17.2	26.98	9.03	2.16	2.83	0.81	6.88	0.81	1.28	16.59	56
<i>Abrocoma</i>	MACN 18.828m	36.58	19.64	29.7	8.8	2.15	1.83	1.06	7.65	0.94	1.44	18.46	56
<i>Abrocoma</i>	IADIZA-CM 07011h	40.98	19.34	29.3	9.75	2.6	2.7	1.34	7.69	1.15	1.48	18.56	56
<i>Abrocoma</i>	IADIZA-CM 07012m	36.97	18.36	26.21	9.14	2.35	2.11	1.08	6.85	1.03	1.33	16.52	56
<i>Abrocoma</i>	IADIZA-CM 03769	37.49	18.3	27.61	9.75	2.31	2.53	1.00	6.94	0.98	1.3	16.75	56
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.05m	32.21	25.86	23.91	9.6	1.54	4.97	4.37	6.44	2.36	2.36	17.34	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.06	30.18	22.8	21.46	9.05	1.44	4.78	3.32	6.32	2.03	2.08	17.02	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.08h	30.91	23.55	22.24	9.48	1.33	5.32	3.15	6.22	1.95	2.06	16.73	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.3m	31.68	21.54	23.67	9.83	1.73	5.47	4.50	6.78	2.33	2.46	18.26	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.10h	30.12	21.9	21.75	9.45	1.36	5.1	3.04	6.14	1.82	2.13	16.53	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.4m	34.52	25.04	24.7	9.83	1.54	5.03	4.45	7.09	2.23	2.54	19.08	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.11m	32.77	23.27	23.38	9.67	1.57	4.52	3.11	6.35	2.02	1.96	17.1	48
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.02h	31.72	23.28	23.95	8.89	1.03	5.99	3.47	6.21	1.99	2.22	16.7	48
<i>Cavia</i>	MLP 4.IV.46.1	49.56	25.29	38.34	14.57	3.65	5.73	4.36	13.03	2.15	2.58	26.46	80
<i>Cavia</i>	MLP 2.VI.60.3	45.23	23.58	33.22	13.36	3.26	4.89	3.69	12.86	1.87	2.51	26.12	80
<i>Cavia</i>	MLP 1801	55.29	27.3	42.45	15.25	4.06	5.09	5.61	14.47	2.58	2.77	29.39	80
<i>Cavia</i>	MLP 666	53.21	26.87	39.24	15.09	3.86	6.97	3.29	14.65	1.57	2.67	29.76	80
<i>Cavia</i>	MLP 1.X.59.4	51.37	24.94	39.66	14.8	3.7	6.98	4.72	13.65	2.11	2.85	27.72	80
<i>Cavia</i>	MLP 29.XII.00.15	57.13	25.6	45.76	15.56	4.23	4.01	4.11	15.80	1.76	2.97	32.08	80
<i>Cavia</i>	MLP 13.IX.48.1	47.69	21.26	37.38	14.49	3.63	6.6	2.36	13.06	1.26	2.38	26.53	80
<i>Cavia</i>	MLP 12.II.92.4	44.36	22.32	34.8	13.41	3.35	3.49	2.76	12.73	1.4	2.51	25.85	80
<i>Cavia</i>	MLP lote 566(2)	38.82	18.42	31.76	11.98	3.05	3.81	1.76	11.11	1.06	2.12	22.57	80
<i>Cavia</i>	MLP lote 566(315)	58.52	27.15	46.6	16.12	3.4	8.54	3.16	10.50	1.46	2.76	21.33	80
<i>Cavia</i>	MLP 7.IV.99.6	34.61	18.79	27.67	11.71	2.66	5.4	1.18	10.14	0.86	1.75	20.59	80
<i>Cavia</i>	MLP 1864	50.6	25.67	38.59	16.04	4.3	6.26	4.61	14.53	2.34	2.51	29.51	80
<i>Cavia</i>	MLP 1803	50	24.62	37.79	13.53	3.67	5.75	3.40	13.47	1.62	2.67	27.36	80
<i>Cavia</i>	MLP 7.IV.99.3h	53.08	24.6	44.05	14.69	3.33	4.58	3.15	14.77	1.56	2.57	30	80
<i>Cavia</i>	MLP 7.IV.99.2	48.69	24.64	40.41	14.23	3.41	6.45	3.27	14.04	1.53	2.72	28.52	80

<i>Cavia</i>	MLP 12.II.92.3h	47.24	23.74	35.87	14.73	3.51	4.6	3.86	13.79	1.9	2.59	28.01	80
<i>Cavia</i>	MLP 1824m	54.67	23.16	42.09	15.32	3.95	3.09	3.37	14.81	1.56	2.75	30.08	80
<i>Cavia</i>	MLP 12.II.92.2h	46.75	22.02	31.87	13.58	3.73	4.27	2.19	12.41	1.2	2.32	25.2	80
<i>Cavia</i>	MLP 1802	50.39	27.13	37.61	14.51	3.66	4.46	4.68	13.89	2.2	2.71	28.21	80
<i>Cavia</i>	MLP 11.VIII.99.54	51.73	21.52	40.52	14.17	3.46	3.53	3.39	13.77	1.68	2.57	27.97	80
<i>Cavia</i>	MLP 30.V.02.7	50.93	23.91	41.07	15.19	3.81	3.64	3.55	13.42	1.81	2.5	27.25	80
<i>Cavia</i>	MLP 12.II.92.1	53.13	25.96	41.29	14.47	3.52	3.25	3.72	14.22	1.66	2.85	28.88	80
<i>Cavia</i>	MLP lote563M13	51.69	26.08	39.53	14.27	3.37	3.44	3.44	14.21	1.76	2.49	28.85	80
<i>Chinchilla</i>	MACN 39390	55.65	21.92	42.22	13.98	4.05	6.47	4.45	11.61	2.43	2.33	27.68	57
<i>Chinchilla</i>	MACN 20633	50.8	19.16	38.19	13.06	4	6.64	4.11	10.53	2.07	2.53	25.11	57
<i>Chinchilla</i>	MLP 31.XII.02.37m	48.79	22.96	32.53	11.98	3.39	5.51	3.07	11.01	1.86	2.1	26.25	57
<i>Chinchilla</i>	MLP 950	56.72	23.86	41.15	14.01	3.65	3.11	4.04	12.23	2.18	2.36	29.16	57
<i>Chinchilla</i>	MLP 1767m	49.92	23.8	38.6	12.83	3.82	6.52	4.93	11.14	2.45	2.56	26.56	57
<i>Chinchilla</i>	MLP 1768h	49.77	21.71	38.65	13.39	4.17	4.79	3.97	11.18	2.18	2.32	26.65	57
<i>Chinchilla</i>	MACN 13037m	54.08	22.7	40.42	13.97	3.52	6.77	4.41	12.05	2.38	2.36	28.73	57
<i>Chinchilla</i>	MACN 20632	53.28	20.74	37.98	12.72	3.59	6.18	3.35	11.02	1.95	2.19	26.28	57
<i>Chinchilla</i>	MACN 52.90	54.48	18.2	41.76	13.4	4.03	8.38	4.21	11.15	2.19	2.45	26.58	57
<i>C. brevicaudata</i>	MACN 39.391	54.11	22.96	37.3	13.78	4.11	7.3	4.39	11.62	2.3	2.43	27.72	57
<i>C. brevicaudata</i>	MACN 16268h	56.58	24.83	38.85	14.6	3.01	5.32	4.75	11.79	2.62	2.31	28.11	57
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 26.VIII.01.15	29.67	26.84	23.29	8.7	0.63	3.43	3.38	5.99	2.21	1.95	15.64	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 26.VIII.01.6	37.29	34.19	29.29	10.36	1.03	3.95	5.83	7.55	2.81	2.64	19.72	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 2.V.00.4	29.09	25.2	21.77	8.5	0.77	3.78	3.36	5.87	2.04	2.1	15.32	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 10.V.87.7	34.8	28.84	25.69	9.54	0.73	4.41	5.02	6.65	2.62	2.44	17.37	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 10.V.87.4	37.07	34.14	26.32	10.16	1.06	3.8	6.00	6.93	2.85	2.68	18.08	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.VIII.00.13	35.91	29.51	27.51	9.71	0.8	5.81	5.37	7.13	2.78	2.46	18.61	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 23.VIII.01.11	31.65	28.09	22.69	9.24	0.64	4.57	4.79	6.40	2.8	2.18	16.72	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.XI.95.11	34.12	30.42	25.53	9.35	0.71	4.01	5.31	6.42	2.67	2.53	16.76	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.VIII.00.9	38.81	32.11	28.06	10.05	0.88	5	4.90	7.66	2.31	2.7	20.01	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 2.V.00.1	32.76	29.52	23.5	9.33	0.72	4.04	4.45	6.75	2.42	2.34	17.63	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.XI.95.9h	32.93	28.37	23.84	9.2	0.8	4.07	3.60	6.58	2.12	2.16	17.17	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 3.XI.95.4h	31.06	27.74	23.62	8.95	0.73	4.34	3.31	6.31	1.97	2.14	16.47	50

<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 10.V.87.8m	38.13	35.53	30.21	10.46	1.1	4.64	5.64	7.53	2.85	2.52	19.67	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 26.VIII.01.8m	37.38	31.6	27.48	9.97	0.94	4.56	4.80	7.63	2.35	2.6	19.92	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 3.VIII.99.1	34.75	29.54	24.16	9.36	0.91	4.72	4.99	6.86	2.69	2.36	17.91	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.VIII.00.12h	34.56	29.12	26.68	9.22	0.95	3.78	4.31	6.75	2.52	2.18	17.61	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 1.VIII.00.8h	33.48	28.82	23.6	9.62	0.75	5	4.43	6.75	2.36	2.39	17.63	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 10.V.87.2m	31.05	29.07	23.27	9.37	0.75	4.25	3.96	6.44	2.24	2.25	16.81	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 9.XI.95.3	32.26	27.68	23.76	9.22	0.8	3.85	3.83	6.69	2.25	2.17	17.47	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 10.XI.95.7m	36.8	32.39	26.6	10	1	4.17	5.06	7.16	2.62	2.46	18.69	50
<i>Ctenomys talarum</i>	MLP 26.VIII.01.2h	33.93	29.25	25.35	9.56	1.08	4.01	3.61	6.55	2.11	2.18	17.09	50
<i>Cuniculus</i>	MLP 24.IX.01.24	107.16	40.24	81.38	32.91	8.09	4.41	16.88	17.81	3.79	5.67	42.48	57
<i>Cuniculus</i>	MLP 24.IX.01.22	110.15	37.82	83.27	33.36	7.3	3.84	19.75	19.56	4.07	6.18	46.64	57
<i>Cuniculus</i>	MLP 1105	112.61	51.43	83.96	30.86	8.67	6.97	21.13	19.92	4.53	5.94	47.51	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 51.136	119.73	52.82	92.96	31.33	8.28	4.57	20.82	19.70	4.29	6.18	46.97	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.463m	120.96	52.13	91.82	27.86	7.06	4.56	14.73	19.99	3.65	5.14	47.67	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.314h	112.92	50.51	83.61	31.78	8.29	2.76	18.51	18.63	4.15	5.68	44.42	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 51.135	109.33	47.24	79.24	29.9	7.82	4.25	14.88	18.58	3.79	5	44.3	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.379m	112.75	47.99	84.48	32.39	7.23	3.92	16.55	18.69	3.64	5.79	44.56	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.309h	108.59	33	82.13	32.37	6.74	5.25	15.27	19.04	3.64	5.34	45.41	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 50.290m	126.57	60.78	95.32	32.44	9.07	5.22	22.56	21.05	4.67	6.15	50.2	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.396m	112.36	48.16	87	30.11	8.04	3.5	18.23	21.02	4.1	5.66	50.12	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 50.292	115.89	50	85	31.15	8.16	8.8	18.38	19.05	4	5.85	45.43	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 50.288m	122.22	49.2	90.51	29.5	7.73	8.75	17.97	18.69	4.1	5.58	44.56	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 51.17h	104.81	50.12	82.1	28.08	7.7	5.54	18.83	20.87	3.74	6.41	49.78	57
<i>Cuniculus</i>	MACN 22.5	114.9	54.38	87.37	28.01	8.26	5.23	23.63	20.24	4.45	6.76	48.26	57
<i>Dasyprocta</i>	MLP 05.IX.97.02	85.27	37.6	57.29	21.63	5.06	10.81	13.47	16.63	3.35	5.12	44.76	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 15600	83.17	37.91	61.7	22.02	4.51	10.13	12.42	15.76	3.57	4.43	42.41	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 31.73	76.97	45.1	58.48	20.71	4.78	9.41	11.29	15.13	3.21	4.48	40.73	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 50299	81.8	36.46	59.49	21.25	4.87	10.27	11.69	15.34	3.33	4.47	41.28	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 34678	79.59	38.88	56.61	21.81	5.24	10.05	11.44	14.16	3.26	4.47	38.11	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 33148	83.89	39	61.68	19.59	4.95	9.05	13.09	15.91	3.28	5.08	42.81	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 51.16	79.5	38.53	56.15	19.94	4.77	9.9	10.68	16.71	3.07	4.43	44.96	48

<i>Dasyprocta</i>	MACN 6359	78.28	32.88	57.98	22.85	4.6	10.88	11.14	16.83	3.37	4.21	45.3	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 31.74	89.77	38.82	64.54	23.38	5.26	8.44	11.57	17.60	3.26	4.52	47.36	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 47345	76.76	40.65	54.32	20.72	4.41	11.8	11.27	13.92	3.29	4.36	37.47	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 50303m	81.91	38.23	60.85	21.13	4.92	10.71	11.51	15.80	3.2	4.58	42.52	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 31.75m	90.09	37.01	61.68	24.2	5.14	8.02	17.08	16.50	3.87	5.62	44.41	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 47140	86.17	39.2	61.14	23.66	5.23	9.1	13.23	15.33	3.29	5.12	41.26	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 14213h	83.55	41.65	60.72	20.92	4.54	8.41	12.15	15.58	3.19	4.85	41.92	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 29.239	74.73	37.41	54.24	19.4	4.38	10.72	10.82	14.33	3.25	4.24	38.56	48
<i>Dasyprocta</i>	MLP 1422	77.76	28.68	57.5	20.79	4.89	4.38	11.31	13.24	3.09	4.66	35.64	48
<i>Dasyprocta</i>	MACN 1.11	76.84	37.2	51.33	20.53	5.29	7.66	14.16	14.10	3.82	4.72	37.94	48
<i>Dolichotis</i>	MLP 640	96.99	41.62	74.98	26.1	6.95	8.12	11.96	23.60	3.66	4.16	47.92	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 1783	114.38	43.19	87.49	32.22	8.04	12.5	17.64	28.63	4.32	5.2	58.15	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 226	106.06	45.35	84.82	28.85	6.43	12.6	11.58	25.49	2.92	5.05	51.77	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 597	112.4	43.79	100.09	30.83	8.26	11.9	15.94	29.24	4.06	5	59.39	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 30.X.95.11	109.49	40.79	87.5	28.87	6.32	13.87	11.58	27.67	3.11	4.74	56.2	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 230	98.64	41.68	79.72	26.32	6.3	11.8	12.44	24.75	3.52	4.5	50.27	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 49.59h	98.51	41.22	80.33	26.13	6.71	12.53	13.95	24.10	3.67	4.84	48.95	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 28.190	100.06	36.24	80.25	24.45	6.17	13.89	10.54	24.44	3.25	4.13	49.64	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 15533h	109.74	49.91	92.61	28.69	7.43	10.03	14.81	27.48	3.92	4.81	55.8	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 26.65	107.37	47.74	89.96	26.89	6.83	12.18	14.76	26.61	3.6	5.22	54.05	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 13755m	112.56	42.77	94.19	28.8	6.77	14.42	15.39	25.71	3.82	5.13	52.22	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 14532	106.29	45.65	86.16	28.7	6.97	11.76	15.60	25.38	3.88	5.12	51.54	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 49.132h	106.82	42.87	84.7	27.2	6.85	14.26	15.27	25.75	3.96	4.91	52.29	80
<i>Dolichotis</i>	MACN 9.17	109.78	44.4	87.95	28.96	6.33	13.23	13.72	25.40	3.34	5.23	51.59	80
<i>Dolichotis</i>	MLP 2.VI.60.11	101.98	39.57	85.94	25.67	5.8	7.97	10.32	24.22	3.15	4.17	49.18	80
<i>Galea</i>	MACN 36791	40.89	20.25	31.15	11.15	3.07	6.9	1.97	10.66	1.21	2.07	21.8	78
<i>Galea</i>	MACN 36784	42.44	21.65	31.8	12.08	2.94	6.78	2.50	10.92	1.29	2.47	22.32	78
<i>Galea</i>	MACN 36.783	38.8	16.84	29.45	11.37	2.78	6.22	2.07	9.99	1.17	2.25	20.43	78
<i>Galea</i>	MACN 36774	37.05	20.18	27.58	11.19	3.02	1.76	1.92	9.83	1.17	2.09	20.09	78
<i>Galea</i>	MACN 36761	44.15	20.68	33.37	12.21	3.68	6.79	2.95	11.64	1.54	2.44	23.81	78
<i>Galea</i>	MACN 13335	39.7	21.47	30.9	11.99	3.28	5.81	1.56	10.84	1.09	1.82	22.16	78

<i>Galea</i>	MACN 36866	40.5	22.62	31.27	12	3.33	5.5	1.96	11.25	1.19	2.1	23	78
<i>Galea</i>	MACN 16227	43.05	21.05	32.76	12.05	3.55	5.18	2.96	10.58	1.54	2.45	21.64	78
<i>Galea</i>	MACN 17362	42.71	21.4	31.75	12.55	3.41	5.48	3.22	11.21	1.72	2.38	22.93	78
<i>Galea</i>	MACN 14936	43.03	21.65	34.5	12.1	2.91	6.9	1.97	11.70	1.21	2.07	23.93	78
<i>Galea</i>	MACN 16405	41.42	17.36	30.2	11.74	3.02	5.23	1.83	10.07	1.44	1.62	20.6	78
<i>Galea</i>	MACN 13099	42.82	20.12	30.21	12.32	3.35	6.34	2.46	10.71	1.55	2.02	21.9	78
<i>Galea</i>	MLP 2.III.00.13	45.02	22.38	33.65	12.97	3.49	4.9	2.24	12.18	1.41	2.02	24.91	78
<i>Galea</i>	MLP 738.8	40.03	16.9	31.75	11.84	3.23	5.62	2.02	10.78	1.15	2.24	22.04	78
<i>Galea</i>	MLP 676	37.29	16.32	27.98	10.14	2.76	5.65	1.30	10.46	0.96	1.72	21.38	78
<i>Galea</i>	MLP 6.XII.35.2	36.53	19.51	29.31	11.7	3.03	4.88	2.11	10.04	1.49	1.8	20.53	78
<i>Galea</i>	MLP 738.7	39.56	20.03	31.11	12.02	3.63	4.64	1.98	10.96	1.28	1.97	22.4	78
<i>Galea</i>	MLP 15.X.98.5h	39.36	18.12	29.68	12.51	3.29	3.92	1.91	10.88	1.32	1.84	22.25	78
<i>Galea</i>	MLP 14.IX.98.4h	41.35	20.6	34.14	13.01	3.47	4.31	1.97	11.49	1.28	1.96	23.5	78
<i>Galea</i>	MLP 5.VIII.45.1m	40.35	20.05	31.73	11.43	3.28	5.27	1.48	10.65	1.01	1.86	21.77	78
<i>Hydrochoerus</i>	MLP n°prov1	196.8	89.2	154	73.3	20.95	19	57.15	55.07	9.9	7.35	115.8	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 10.VI.98.2	183.75	90.85	144.55	76.25	19.95	21.5	69.12	52.52	11	8	110.45	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 19.XII.02.1	189.55	96.3	153.3	76.7	19.9	17.5	75.59	52.66	12.5	7.7	110.75	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 17.V.02.11	198	93.01	141.65	74.94	21.29	13.98	65.99	51.90	10.05	8.36	109.14	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 1.XII.00.8	181	88.53	130.5	76.35	20.54	19.8	55.56	51.11	10.8	6.55	107.48	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 17.V.02.10	165	77.1	122.5	66.2	16	12.25	38.46	45.51	8.3	5.9	95.7	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 14.IX.55.1	189.6	95.55	138.5	79.05	19.95	12.1	69.12	50.52	11	8	106.25	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 17.V.02.12	175.25	79.5	129.7	71.6	21	14.65	48.07	49.45	10.2	6	104	72
<i>Hydrochoerus</i>	MLP 1920	199.95	86.2	146.2	73.2	19.75	20.8	83.60	54.40	12.45	8.55	114.4	72
<i>Kerodon</i>	MMPMa 1291	59.2	26.08	45.35	16.56	3.61	5.4	5.06	13.61	2.09	3.08	27.37	96
<i>Kerodon</i>	MMPMa 1913h	51.57	19.92	39.58	13.75	3.25	4.29	3.75	12.54	1.73	2.76	25.21	96
<i>Kerodon</i>	MMPMa 1470	57.19	23.68	43.23	14.34	3.18	4.36	3.53	13.62	1.53	2.94	27.4	96
<i>Kerodon</i>	MMPMa 1257	52.82	17.82	39.65	13.07	2.76	4.73	2.82	12.59	1.5	2.39	25.32	96
<i>Kerodon</i>	MLP-PV R4	54.4	25.2	42.72	14.21	3.55	7.3	3.21	13.17	1.65	2.48	26.48	96
<i>Kerodon</i>	MLP-PV R833	57.37	23.44	42.7	15.06	3.58	7.48	3.45	13.52	1.54	2.85	27.19	96
<i>Lagidium</i>	MACN 34232	69.15	26.16	56.32	19.19	6.27	5.9	7.90	17.22	3.02	3.33	37.71	66
<i>Lagidium</i>	MACN 16330	75.42	28.52	60.09	19.55	5.78	5.39	9.70	18.43	3.25	3.8	40.35	66

<i>Lagidium</i>	MACN 34271	70.27	26.27	55.89	19.38	5.84	6.42	5.83	17.73	2.49	2.98	38.82	66
<i>Lagidium</i>	MACN 39500	67.52	24.16	53.46	17.96	5.19	5.14	6.50	17.14	2.77	2.99	37.53	66
<i>Lagidium</i>	MACN 16521	73.61	32.03	56.18	18.73	6.08	7.2	8.19	17.20	2.81	3.71	37.65	66
<i>Lagidium</i>	MLP 528m	53.62	23.04	41.7	15.22	4.23	3.94	4.82	12.60	2.57	2.39	27.59	66
<i>Lagidium</i>	MLP 22.IV.47.3	70.37	27.35	58.09	20.24	5.82	5.89	9.98	18.07	3.54	3.59	39.56	66
<i>Lagidium</i>	MLP 2.V.96.1	74.36	30	58.42	20.49	6.61	5.41	8.24	18.43	3.16	3.32	40.35	66
<i>Lagidium</i>	MLP 1429	53.16	22.36	42.69	14.73	4.22	3.67	4.83	12.74	2.66	2.31	27.9	66
<i>Lagidium</i>	MLP 22.IV.47.2m	72.56	30.28	59.58	20.02	5.97	5.51	10.29	17.03	3.7	3.54	37.29	66
<i>Lagidium</i>	MACN 13936m	71.76	29.25	57.3	19.27	6.11	6.49	7.29	17.81	2.91	3.19	38.99	66
<i>Lagidium</i>	MACN 13937m	64.74	26.3	51.15	18.38	5.37	7.02	5.68	16.02	2.31	3.13	35.07	66
<i>Lagidium</i>	MACN 18829h	73.68	27.99	60.9	18.62	5.94	6.42	7.78	18.05	2.95	3.36	39.52	66
<i>Lagidium</i>	MACN 34.319m	65.24	25.4	51.84	18.65	5.36	5.8	6.97	16.93	2.73	3.25	37.07	66
<i>Lagidium</i>	MACN 34.244h	70.94	27.86	56.46	18.86	5.84	4.2	7.16	20.56	2.92	3.12	45.02	66
<i>Lagidium</i>	MACN 34.240h	69.05	26.92	54.33	19.28	5.63	5.94	6.45	17.39	2.65	3.1	38.08	66
<i>Lagostomus</i>	MLP 1655	79.57	39.24	68.76	24.25	9.79	3.16	13.46	23.72	4.23	4.05	47.8	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1605	110.13	65.83	93.17	30.44	12.76	6.24	25.83	30.61	5.4	6.09	61.68	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1603	78.74	41.59	67.07	23.39	9.08	6.87	11.90	23.41	3.42	4.43	47.18	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 2.VI.60.7	88.04	39.97	72.35	25.6	10.35	5.63	13.30	24.80	3.45	4.91	49.97	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 2.VI.60.8	73.18	32.63	68.91	21.1	7.78	3.24	8.84	21.26	3.37	3.34	42.84	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1790	99.61	54.46	83.24	24.09	11.23	3.37	18.42	26.80	4.71	4.98	54.01	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1806	103.43	55.84	79.45	29.33	11.38	2.78	23.07	29.29	5.5	5.34	59.01	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 3.VII.98.1	83.22	45.67	69.7	25.89	10.26	5.56	11.37	24.51	3.62	4	49.39	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 30.XII.02.3	107.37	58.06	88.14	27.89	10.97	3.44	28.18	29.50	5.75	6.24	59.44	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1.XII.00.6	89.16	50.65	79.89	26.26	9.49	4.62	13.44	25.44	4.48	3.82	51.27	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1654	97.7	50.58	81.66	25.95	10.02	2.22	17.28	27.64	4.4	5	55.7	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1601	108.33	38.5	88.65	28.96	10.73	6.13	28.71	30.37	5.59	6.54	61.2	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1650	87.08	46.41	71.7	26.98	9.58	3.25	16.00	25.85	4.41	4.62	52.08	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 1729	83.66	44.18	65.56	22.87	9.7	4.1	12.62	24.24	3.71	4.33	48.84	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 19.IX.47.3	75.03	42.31	64.45	23.47	8.48	4.79	12.38	22.38	3.77	4.18	45.09	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 25.X.95.2h	82.35	46.8	72.92	25.49	9.95	2.25	12.40	25.19	3.69	4.28	50.75	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 05.IX.97.01	95.88	53.66	80.49	26.77	9.8	3.95	19.46	27.10	4.64	5.34	54.6	83

<i>Lagostomus</i>	MLP 1649h	86.07	48.6	73.77	25.3	8.73	2.77	15.54	24.87	4.2	4.71	50.12	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 19.V.98.1	97.76	52.98	83.97	23.88	8.87	4.55	12.93	28.21	3.81	4.32	56.85	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 5.II.49.1	112.23	69.23	93.7	27.32	9.4	4	24.08	30.12	5.18	5.92	60.69	83
<i>Lagostomus</i>	MLP 362	85.41	45.68	74.25	24.26	9.05	4.32	15.62	24.85	4.41	4.51	50.07	83
<i>Lagostomus</i>	MACN 23.14	85.79	37.5	63.28	22.42	7.32	5.66	12.83	23.69	3.88	4.21	47.74	83
<i>Microcavia</i>	MACN 35.139	35.51	14.74	27.57	10.3	3.65	6.14	1.38	8.23	0.99	1.77	16.47	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684(19)	35.95	16.06	27.56	11.98	3.63	3.5	1.58	9.37	0.86	2.34	18.76	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684(12)	37.11	16.52	27.36	11.66	3.2	3.66	1.57	9.28	0.91	2.19	18.57	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684(13)	37.59	17.72	29.71	12.2	3.31	3.53	1.47	9.22	0.83	2.26	18.45	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684(23)	41.42	18.46	31.22	12.79	3.74	3.95	1.99	10.85	1	2.54	21.72	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684.20	38.95	18.46	29.74	12.33	3.51	2.84	1.63	10.37	0.87	2.38	20.75	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684.1	37.5	17.84	27.82	12.06	3.56	4.02	1.52	9.97	0.83	2.33	19.96	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684.10	37.72	17.63	29.15	11.68	3.22	3.7	1.61	10.23	0.83	2.47	20.48	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684.4	42.63	18.52	32.8	12.61	3.32	4.21	1.99	11.03	0.95	2.67	22.08	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684(6)	42.71	18.89	33.74	13.11	3.75	4.31	1.89	10.90	0.98	2.46	21.82	92
<i>Microcavia</i>	MLP 683(12)	38.54	16.67	30.07	11.83	3.42	2.87	1.78	10.03	1	2.27	20.08	92
<i>Microcavia</i>	MLP 683(24)	41.45	18.4	32.78	13.04	3.79	4.1	2.24	10.59	1.24	2.3	21.2	92
<i>Microcavia</i>	MLP 683(25)	39.88	18.44	32.53	12.43	3.65	4.07	2.72	10.13	1.45	2.39	20.28	92
<i>Microcavia</i>	MLP 683*	39.55	17.9	30.79	12.01	3.38	4.27	1.67	10.04	0.87	2.45	20.1	92
<i>Microcavia</i>	MLP 683-	38.6	16.46	29.12	12.22	3.31	3.21	1.69	10.05	0.93	2.31	20.11	92
<i>Microcavia</i>	MLP 684.16	40.82	18.77	29.16	13.26	3.57	3.91	2.40	10.16	1.15	2.66	20.34	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-06986h	36.41	16.51	29.78	11.45	3.38	3.5	1.47	9.21	1.09	1.72	18.43	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-07236	32.64	17.93	27.62	10.51	2.7	2.84	1.46	8.28	1.03	1.8	16.58	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-07231	37.37	18.62	30.83	11.26	3.43	2.25	1.51	9.51	1.1	1.75	19.04	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-07209	34.64	16.54	27.5	11.32	3.09	1.5	1.37	8.53	0.94	1.85	17.08	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-07212	34.67	16.57	27.99	10.32	3.33	2.34	1.59	9.04	1.16	1.75	18.1	92
<i>Microcavia</i>	IADIZA CM-07230m	35.65	18.79	28.95	11.5	3.51	2.24	1.62	9.26	1.19	1.73	18.54	92
<i>Myocastor</i>	MACN 25313	86.44	73.59	73.32	31.18	9.09	18.67	33.44	22.98	5.84	7.29	48.9	70
<i>Myocastor</i>	MLP 20.XII.89.20	81.46	63.32	65.53	32.07	9.55	20.28	20.84	21.94	4.43	5.99	46.69	70
<i>Myocastor</i>	MACN 483	85	68.4	67	32.64	8.5	19.41	28.27	23.19	6	6	49.35	70
<i>Myocastor</i>	MLP 15.V.96.1	92.89	76.7	70.47	31.72	10.69	22.35	37.21	23.70	6.21	7.63	50.45	70

<i>Myocastor</i>	MLP 1739	93.1	74	71.5	32.66	9	17.96	35.74	24.99	6.5	7	53.18	70
<i>Myocastor</i>	MLP 23.IV.50.5m	96.8	81.5	78	34.65	11.5	22.41	43.98	25.62	7	8	54.53	70
<i>Myocastor</i>	MLP 20.XII.89.2	89.5	69.8	68	32.57	8.8	19.84	30.63	23.64	6	6.5	50.32	70
<i>Myocastor</i>	MLP 705	88.36	69.2	70.27	33.81	7.8	20.99	30.45	24.59	5.83	6.65	52.34	70
<i>Myocastor</i>	MLP 1414	95.9	80.49	77.13	31.76	10.3	21.69	40.68	25.64	6.77	7.65	54.57	70
<i>Myocastor</i>	MLP 1709	93.2	77	73.5	34.27	10.5	20.45	34.56	25.96	5.5	8	55.25	70
<i>Myocastor</i>	MLP 30.XII.02.72	94.2	77.1	77.5	33.03	10.8	19.48	33.11	25.26	6.2	6.8	53.77	70
<i>Myocastor</i>	MLP 20.XII.89.29	80.95	67.17	69.72	32.25	9.08	19.46	26.07	21.74	5.31	6.25	46.26	70
<i>Myocastor</i>	MACN 30.152m	95.7	77.45	81.05	31.52	9.55	22.08	40.12	26.46	6.01	8.5	56.31	70
<i>Myocastor</i>	MACN 31.261	96.57	70.26	81.35	34.49	9.43	18.74	32.30	26.17	5.9	6.97	55.7	70
<i>Myocastor</i>	MACN 31.260h	89.42	65.44	74.15	32.53	9.61	18.83	32.96	23.39	5.91	7.1	49.78	70
<i>Octodon</i>	MACN 19199	36.01	17.93	28.5	8.96	1.93	4.47	3.49	8.09	1.58	2.81	18.32	62
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.9h	29.26	17.54	20.61	8.99	1.32	3.32	1.94	6.87	1.29	1.91	15.57	62
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.5h	32.37	22.05	23.97	10.43	2.17	3.37	2.34	8.37	1.77	1.68	18.95	62
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.2h	35.49	23.19	25.67	10.95	2.17	3.9	2.76	9.01	1.85	1.9	20.41	62
<i>Octodon</i>	MLP 12.XI.01.14	31.52	19.81	23.8	8.56	1.94	2.91	1.80	8.02	1.23	1.86	18.17	62
<i>Octodon</i>	MLP 30.XI.93.2h	34.96	20.34	25.54	10.17	1.88	3.13	2.59	8.79	1.5	2.2	19.92	62
<i>Octodon</i>	MLP 2.VII.88.4h	30.17	20.32	22.69	9.98	1.71	3.36	1.65	8.16	1.31	1.6	18.49	62
<i>Octodon</i>	MLP 2.VII.88.6m	35.18	23.16	25.88	11.21	2.36	4.77	2.94	10.26	1.91	1.96	23.23	62
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.3h	31.31	21.95	21.82	9.49	1.48	3.2	2.14	7.94	1.55	1.76	17.98	62
<i>Octodontomys</i>	MACN 17832	35.85	19.57	26.52	9.15	1.78	4.39	3.45	7.33	1.62	2.71	17.1	59
<i>Octodontomys</i>	MLP 25.IX.98.1h	38.42	20.21	28.96	9.02	1.88	4.43	3.78	8.30	1.79	2.69	19.36	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 17837m	37.23	19.4	27.65	9.67	1.84	4.32	3.75	7.80	1.68	2.84	18.21	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 17835m	35.49	18.88	27.44	8.76	1.48	4.51	3.07	7.41	1.52	2.57	17.3	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 27.96m	37.98	20.16	28.12	9.29	1.7	4.44	3.24	7.86	1.51	2.73	18.34	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 17834m	35.17	19.17	26.24	9.17	1.88	4.64	3.26	7.61	1.56	2.66	17.75	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 27.95h	35.62	19.32	27.5	8.98	1.19	3.85	3.20	7.54	1.46	2.79	17.6	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 27.92m	37.16	18.73	27.77	8.42	1.37	3.37	3.04	7.50	1.52	2.55	17.51	59
<i>Octodontomys</i>	MACN 30.52m	38.14	21.26	29.69	9.56	1.74	4.64	3.53	8.08	1.61	2.79	18.86	59
<i>Octomys</i>	23	30.41	16.03	20.9	8.38	1.17	2.75	1.54	6.05	1.04	1.89	15.56	51
<i>Octomys</i>	IMCN-CM 024m	35.39	17.45	23.79	8.64	1.48	5.06	2.48	6.74	1.35	2.34	17.34	51

<i>Octomys</i>	MACN 13.770m	36.17	16.94	26.22	9.44	1.75	4.81	2.89	6.85	1.52	2.42	17.64	51
<i>Octomys</i>	IADIZA-CM 06852	30.42	17.08	21.49	8.07	1.44	2.34	1.99	5.67	1.16	2.18	14.59	51
<i>Octomys</i>	IADIZA-CM 03067m	32.7	17.06	23.5	8.48	1.3	2.86	3.02	6.17	1.68	2.29	15.87	51
<i>Octomys</i>	IADIZA-CM 06855	31.9	15.78	22.81	8.06	1.23	3.02	2.48	5.98	1.42	2.22	15.38	51
<i>Pediolagus</i>	MLP 673	68.7	23.4	54.13	19.1	5.15	5.75	6.31	16.67	2.42	3.32	34.37	76
<i>Pediolagus</i>	MLP 672	69.7	22.9	56.79	18.28	4.68	4.46	5.89	17.06	2.26	3.32	35.17	76
<i>Pediolagus</i>	MACN 41.218	73.35	30.59	60.98	17.31	4.21	8.72	5.27	17.99	2.29	2.93	37.08	76
<i>Pediolagus</i>	MACN 23.525m	71.21	27.98	57.86	18.29	4.94	7.49	4.82	16.53	2.02	3.04	34.07	76
<i>Pediolagus</i>	MACN 28.188	72.42	31.07	58.78	19.72	5.05	6.5	5.47	18.02	2.09	3.33	37.14	76
<i>Pediolagus</i>	MACN 17.336h	67.94	28.4	57.24	17.01	4.34	4.25	4.48	16.17	1.9	3	33.34	76
<i>Pediolagus</i>	MACN 29.874	55.06	27.22	50.14	17.01	2.71	6.48	5.66	13.13	2.26	3.19	27.06	76
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06558m	31.16	17.41	21.24	6.93	1.48	2.52	2.21	6.13	1.49	1.89	16	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06559h	29.07	17.85	19.55	6.72	1.01	2.23	1.96	5.36	1.34	1.86	14	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06560h	31.6	16.04	21.03	6.6	1.48	2.58	2.16	5.70	1.52	1.81	14.89	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06561m	30.79	17.2	21.3	6.48	1	2.43	2.10	5.74	1.52	1.76	14.99	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06562h	31.51	18.24	21.47	6.77	0.9	2.33	2.15	5.48	1.47	1.86	14.3	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06563h	28.75	18.31	18.98	6.63	0.94	2.35	1.91	5.50	1.39	1.75	14.35	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06564	28.86	17.17	19.33	6.46	1.26	2.44	1.88	5.41	1.3	1.84	14.13	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06565h	28.41	16.18	18.89	6.53	1.26	2.27	2.28	5.25	1.56	1.86	13.71	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 07188	28.8	15.79	18.68	6.73	0.91	2.26	2.06	5.36	1.51	1.74	14	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06818m	31.87	18.29	22	7.06	1.22	2.29	2.76	5.85	1.66	2.12	15.27	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06848	29.57	15.24	19.72	6.66	0.76	2.26	1.92	5.34	1.42	1.72	13.94	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 06888m	32.13	18.3	21.47	7.18	1.09	2.44	2.22	6.05	1.48	1.91	15.8	50
<i>Pipanacoctomys</i>	IADIZA-CM 07189m	31.11	15.96	21.1	6.78	1.2	2.71	2.46	5.71	1.64	1.91	14.92	50
<i>Proechimys</i>	MACN 50.341m	37.46	21.6	25.25	8.38	1.92	2.19	2.70	9.23	1.49	2.31	20.54	64
<i>Proechimys</i>	MACN 50.340m	36.32	22.76	25.02	8.97	2.25	1.67	2.57	9.26	1.44	2.27	20.61	64
<i>Proechimys</i>	MACN 50.343m	34.65	20.17	25.27	8.78	2	2.15	2.36	8.87	1.42	2.12	19.74	64
<i>Proechimys</i>	MACN 50.414	35.64	20.86	25.22	8.71	2	2.64	2.33	8.56	1.39	2.13	19.04	64
<i>Spalacopus</i>	MMPMa 3585h	30.31	21.91	25.28	7.64	1.28	4.51	2.45	6.27	1.61	1.94	15.51	54
<i>Spalacopus</i>	MMPMa 3807	31.5	23.12	25.48	7.48	1.28	4.97	2.26	6.53	1.44	2	16.14	54
<i>Spalacopus</i>	MLP 10.IX.95.5h	33.77	23.81	26.16	8.18	1.2	5.5	3.07	7.44	1.77	2.21	18.4	54

<i>Spalacopus</i>	MLP 30.XI.93.1m	31.52	24.23	24.81	7.94	1.14	4.83	3.17	6.82	1.76	2.29	16.85	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1246	37.47	21.86	27.1	10.26	2.28	2.5	3.63	8.64	1.65	2.8	21.35	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1296	38.54	20.64	27.46	9.29	2.33	2.68	3.92	8.82	1.77	2.82	21.81	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1297	37.86	22.54	28.12	9.88	2.57	2.94	3.12	8.89	1.4	2.84	21.98	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1243	34.36	17.92	23.25	8.44	1.73	2.17	2.90	7.18	1.41	2.62	17.74	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1248	37.86	21.22	25.53	9.52	2.35	3.41	2.87	8.13	1.41	2.59	20.11	54
<i>Thrichomys</i>	MMPMa 1295	35.12	19.14	23.88	9.61	2.09	3.87	2.74	8.03	1.38	2.53	19.85	54
<i>Thrichomys</i>	MN 46896	40.09	25.64	28	9.95	2.29	2.73	5.16	8.69	2.19	3	21.49	54
<i>Thrichomys</i>	MN 34406	40.98	23.23	28.05	10.14	2.7	3.16	3.93	8.91	1.7	2.94	22.03	54
<i>Thrichomys</i>	R530	34.88	19.78	22.52	10.33	2.13	2.42	2.81	7.58	1.57	2.28	18.74	54
<i>Tympanoctomys</i>	MACN 39.947h	27.94	16.62	19.73	5.93	0.98	3.23	1.95	5.33	1.47	1.69	12.71	57
<i>Tympanoctomys</i>	MACN 39.948	28.24	16.64	19.13	5.62	0.88	2.32	1.91	5.48	1.32	1.84	13.07	57
<i>Tympanoctomys</i>	MACN 39.944m	30.76	16.08	19.86	6.39	1.36	2.14	2.02	5.42	1.46	1.76	12.93	57
<i>Tympanoctomys</i>	MACN 39.946h	29.52	14.82	20.31	5.92	0.75	2.58	1.69	5.84	1.27	1.69	13.92	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07269	25.3	17.14	17.53	5.25	0.41	1.44	1.33	5.12	1.15	1.47	12.2	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07249m	27.23	17.04	19.05	5.31	0.45	2.02	1.82	5.52	1.39	1.67	13.17	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07276	30.74	19.51	21.44	5.78	0.68	2.34	2.48	5.82	1.71	1.85	13.89	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07098	26.8	17.11	19.33	5.3	0.57	1.74	2.14	5.20	1.61	1.69	12.41	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07270	29.99	18.93	20.08	5.79	0.99	2.29	2.19	5.90	1.69	1.65	14.07	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07271	29.93	18.64	20.19	5.89	0.7	1.91	2.25	5.47	1.65	1.74	13.04	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07273	28.14	17.22	19.26	5.41	0.65	2.48	2.02	5.71	1.54	1.67	13.62	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07274	27.51	17	18.62	5.54	1.07	2.35	1.86	5.19	1.48	1.6	12.37	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07275	27.67	18.08	19.32	5.74	0.73	2.14	1.86	5.50	1.49	1.59	13.12	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07266	28.23	18	19.71	5.74	0.93	2.02	2.38	5.47	1.84	1.65	13.04	57
<i>Tympanoctomys</i>	IADIZA-CM 07267	28.6	18.04	19.47	5.72	0.74	2.39	1.94	5.64	1.51	1.64	13.46	57