



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas - Programa de Magíster en Ciencias
con mención en Zoología

**EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES EN LOS
PROCESOS DE DIVERSIFICACIÓN EVOLUTIVA EN
ROEDORES HISTRICOMORFOS DEL NUEVO MUNDO
(RODENTIA, CAVIOMORPHA)**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en
Zoología

DANIELA VERÓNICA LAZO CANCINO
CONCEPCIÓN-CHILE
2018

Profesor Guía: Enrique Rodríguez Serrano
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción



"Per aspera ad astra"

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mi tutor, Dr. Enrique Rodríguez-Serrano por guiarme en las investigaciones que hemos realizamos en conjunto durante los años que llevo en el Laboratorio de Mastozoología. También a Dr. Jorge Avaria-Llautureo, Dr. (c) Oscar Inostroza-Michael y a Mg. Selim S. Musleh por enseñarme aspectos relevantes para la metodología utilizada en este estudio y a mis compañeros de laboratorio por su apoyo, en especial a Kateryn Pino por su ayuda para conseguir medidas de tamaño corporal de algunas especies utilizadas.

De igual manera, doy las gracias a los evaluadores de la comisión, a Dr. Cristián Hernández y a Dr. Pablo Guerrero, por sus sugerencias y comentarios durante las distintas etapas de este trabajo.

Finalmente agradezco a las fuentes de financiamiento que apoyaron mi tesis y mi pasar por el postgrado. Proyectos FONDECYT 1140692, 1170486 y a becas CONICYT Magister Nacional año 2015.

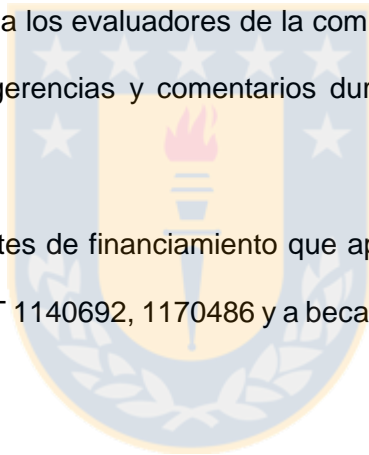


TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE FIGURAS.....	vi
ÍNDICE TABLAS	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN	1
Procesos de diversificación evolutiva	1
Los Andes como promotor de biodiversidad y Caviomorpha como modelo de estudio ..	2
HIPÓTESIS.....	6
OBJETIVOS	7
Objetivo general	7
Objetivos específicos.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Reconstrucción filogenética y tiempo de divergencia	7
Rasgos ecomorfológicos: base de datos	9
Tasa de elevación de la Cordillera de los Andes	10
Diversificación de linaje.....	10
Disparificación ecomorfológica	11
Efecto del levantamiento de los Andes sobre la diversificación de Caviomorpha	12
RESULTADOS	13

Reconstrucción Filogenética y Tiempo de Divergencia	13
Filogenia	13
Tiempo de divergencia	14
Diversificación y Disparificación	15
Diversificación del linaje	15
Evolución del tamaño corporal	16
Reconstrucción estado ancestral y tasa de evolución del hábito locomotor	16
Efecto del levantamiento de los Andes en la diversificación del linaje de Caviomorpha	17
DISCUSIÓN	17
Filogenia y tiempo de divergencia	17
Diversificación del linaje y de rasgos ecomorfológicos	20
Los Andes como promotor de la diversificación del linaje de Caviomorpha	26
CONCLUSIONES	27
REFERENCIAS	28

ÍNDICE FIGURAS

Figura 1. Árbol filogenético de Caviomorpha (Superfamilias Erethizontoidea y Caviioidea) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).....	36
Figura 2. Árbol filogenético de Caviomorpha (Superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).....	37
Figura 3. Árbol filogenético de Caviomorpha (Familia Echimyidae) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).	38
Figura 4. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Superfamilias Erethizontoidea y Caviioidea) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).	39
Figura 5. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).....	40
Figura 6. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Familia Echimyidae) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp).....	41
Figura 7. Tasa de especiación de Caviomorpha.	42
Figura 8. Tasa de evolución del tamaño corporal.....	43
Figura 9. Reconstrucción de estados ancestrales del hábito locomotor en Caviomorpha.	44
Figura 10. Tasa de evolución del hábito locomotor.	45

Figura 11. Modelo lineal generalizado (GLM), Tasa de especiación vs. Tasa de elevación de los Andes..... 46

Figura suplementaria 1. Configuraciones de cambio en la tasa de especiación que presentaron un 95% de credibilidad..... 47

Figura suplementaria 2. 9 Configuraciones (de un total de 3379) de cambio en la tasa de evolución del tamaño corporal. 48



ÍNDICE TABLAS

Tabla suplementaria 1. Códigos de acceso a las secuencias descargadas de GenBank	49
Tabla Suplementaria 2. Puntos de calibración utilizados para este estudio. Rango en millones de años (Ma.) con un 95% de confianza y los priors de la distribución normal (Mean y S). Se utilizó R para denominar al prior “Mean in real space”	58
Tabla suplementaria 3. Tamaño corporal (largo máximo cabeza – cuerpo) en milímetros y hábito locomotor de las especies de Caviomorpha.....	59
Tabla suplementaria 4. Tiempo de divergencia estimado para roedores caviomorfos.....	67



RESUMEN

El levantamiento de la Cordillera los Andes tiene un papel importante en la diversificación de la biota sudamericana. Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi) es uno de los grupos de mamíferos sudamericanos más diversos y muestra una amplia variación eco-morfológica. Sin embargo, la asociación de los procesos de diversificación de los roedores con la orogénesis andina no está clara. En el presente trabajo, se propone que los principales pulsos de elevación andina promovieron el incremento en la tasa de especiación y tasa de evolución de rasgos ecomorfológicos del parvorden Caviomorpha. Para ello, bajo una conocida cronología geológica de la orogénesis andina, se infirió la filogenética molecular y el tiempo de divergencia de Caviomorpha, y se estimaron la tasa de especiación y los patrones evolutivos del tamaño corporal y el hábito locomotor. Los resultados indicaron lentas tasas de especiación y disparificación en Caviomorpha. No se registró una radiación adaptativa para Caviomorpha, la disparificación del grupo mostró un patrón distinto al de la diversificación de linajes. Se infirió que la tasa de especiación está asociada significativamente a la tasa de elevación de los Andes con un desfase temporal de 4 Ma. La familia Ctenomyidae se caracterizó por un aumento en las tasas de especiación y de evolución del tamaño corporal, y por la aparición del hábito locomotor subterráneo, lo cual corresponde a una respuesta al levantamiento de los Andes en el Mioceno tardío y al consiguiente desarrollo de ambientes áridos en Sudamérica, que favoreció las adaptaciones subterráneas, y a la vagilidad reducida que presentan las especies de *Ctenomys*. Se concluye que el levantamiento andino promovió la diversificación del linaje en Caviomorpha y que la disparidad de rasgos eco-morfológicos podría estar asociada a las características del hábitat y sus cambios históricos producto de la orogénesis andina.

Palabras claves: Andes, orogénesis, diversificación, Caviomorpha, especiación, rasgo ecomorfológico.

ABSTRACT

The uplift of Andes Mountains played an important role in the diversification of South American biota. Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi) comprises one of the most diverse South American mammalian groups and displays a broad eco-morphological variation. However the association of rodents' diversification patterns with the Andean orogeny is unclear. In the present study, we propose that the main pulses of Andean elevation promoted the increase in the rate of speciation and rate of evolution of ecomorphological traits of the parvorden Caviomorpha. To aim this, under a well-known geological chronology of the Andean orogeny, the molecular phylogenetics and the divergence time of Caviomorpha were inferred, and the speciation rate and the evolutionary patterns of body size and locomotor habit were estimated. The results indicated slow rates of speciation and disparification in Caviomorpha. No adaptive radiation was registered for Caviomorpha, disparification showed a different pattern to that of lineage diversification. It was inferred that the speciation rate is significantly associated with the elevation rate of the Andes with a time lag of 4 Ma. But the clade of the family Ctenomyidae was characterized by an increase in the rate of speciation and the rate of evolution of body size, and also by the emergence of the subterranean habit, which corresponds to a response to the uplift of the Andes in the late Miocene and the subsequent development of arid environments in South America, favouring the subterranean adaptations, as well to the extremely reduced vagility of the *Ctenomys* species. We concluded that the Andean uplift promoted the diversification of the lineage in Caviomorpha and that the disparity of eco-morphological traits could be associated to the characteristics of the habitat and its historical changes resulting from the Andean orogenesis.

Key words: Andean uplift, diversification, Caviomorpha, speciation, ecomorphological trait.

INTRODUCCIÓN

Procesos de diversificación evolutiva

El entendimiento de los procesos involucrados en la diversificación evolutiva de los organismos es uno de los principales objetivos de la biología evolutiva (Gavrilets and Losos, 2009; Ricklefs, 2007; Schluter, 2000). La diversificación evolutiva presenta dos componentes; riqueza de especies (“diversificación del linaje”) y diversidad fenotípica (“disparidad”) (Losos and Malher, 2010). Por lo general, estudios empíricos tanto paleontológicos como filogenéticos moleculares se han enfocado en patrones de diversificación del linaje asociado a radiación evolutiva, la cual se caracteriza por una temprana y rápida cladogénesis seguida de una desaceleración de la tasa de diversificación que está generalmente relacionada a la desaceleración de la tasa de especiación de un linaje (Harmon et al., 2010, 2003). Una de las causas biológicas de radiación evolutiva es la diferenciación de nicho, en donde existe la presencia de una diversidad de recursos no explotados o ineficientemente explotados, por lo que existiría competencia por estos recursos, de modo que la tasa de especiación decae cuando los nichos están completamente ocupados. De esta manera, esta explicación es diversidad-dependiente, es decir, la tasa de diversificación varía con el número de especies dentro del clado a través del tiempo y, se encuentra muy relacionada con el concepto de radiación adaptativa (Moen and Morlon, 2014). La radiación adaptativa — la cual ha sido la más extensamente estudiada — plantea que la diversificación es producida primariamente por factores bióticos que generalmente conllevan a especiación simpátrica y divergencia ecomorfológica (Harmon et al., 2010, 2003; Rundell and Price, 2009; Schluter, 2000). Sin embargo, existen explicaciones alternativas para la desaceleración de la tasa de diversificación que no guardan relación con la diferenciación de nicho. Por ejemplo, esta desaceleración podría estar dada por la influencia de la geografía o por cambios ambientales, lo que se denomina radiaciones no-adaptativas (Gittenberger 1991;

Rundell and Price 2009, por ejemplo; “habitat theory”, Vrba 1992; “theory of evolutionary radiations”, Lieberman 2012).

Por otra parte, la gran diversidad fenotípica o ecomorfológica de los linajes se ha relacionado al proceso de radiación adaptativa, por lo que seguiría el mismo patrón de la diversificación de linajes en términos de tasa de especiación dada por oportunidades ecológicas. Sin embargo, el proceso de diversificación del linaje es determinístico, mientras que el proceso de divergencia morfológica, conocido como disparificación, es intrínseco del clado en particular, así por ejemplo hay clados en que pares de especies hermanas que divergieron recientemente muestran una alta divergencia morfológica (Burbrink et al., 2012; Harmon et al., 2010). Por lo que los procesos que conducen a diversificación del linaje y disparificación podrían no estar ligados (Burbrink et al., 2012).

Los Andes como promotor de biodiversidad y Caviomorpha como modelo de estudio

La generación de cordones montañosos por tectónica de placas y vulcanismo, crea cambios en el ambiente y clima que promueven la evolución de las especies. Las montañas pueden tener impactos directos e indirectos en la biodiversidad (Hoorn et al., 2013). Como impactos directos, pueden actuar como barrera o puente para los organismos, aislar especies a medida que la montaña crece y conectar masas de tierra favoreciendo la migración (Cody et al., 2010; Weir and Price, 2011). Mientras que, como impactos indirectos, el levantamiento de las montañas tiene influencia sobre la circulación atmosférica, ambientes marinos y en patrones de drenaje por lo que genera divisiones de cuencas y ríos que de igual forma pueden actuar como barrera o puente para organismos (Barnes et al., 2012; Hannisdal and Peters, 2011; Hayes and Sewlal, 2004). Uno de los mayores ejemplos de los impactos de la formación montañosa sobre la biodiversidad es la orogénesis de la Cordillera de los Andes.

La Cordillera de los Andes es uno de los principales atributos geomorfológicos del planeta. Presenta una extensión de más de 9000 km. desde Colombia hacia el sur de Sudamérica (Graham, 2009). La orogénesis de los Andes ha ocurrido desde el Paleogeno (~ 60 Ma.), dada la subducción entre la Placa de Nazca y la Placa Sudamericana, siendo un proceso con tasas de elevación heterogéneas (Garziona et al., 2008; Ghosh et al., 2006; Hoorn et al., 2010; Husson et al., 2012), cuyos principales eventos de levantamiento ocurrieron durante el Mioceno medio (~12 Ma.) y el Plioceno temprano (~4.5 Ma.; Hoorn et al. 2010). La orogénesis de los Andes condujo a una disrupción de la circulación atmosférica, ocasionando cambios climáticos regionales, tales como regímenes contrastante entre el lado este y oeste de la Cordillera, cambiando los patrones de precipitación, temperatura y dirección del viento, causando, por ejemplo, efecto sombra-lluvia (Ehlers and Poulsen, 2009; Garreaud, 2009; Hoorn et al., 2010; Rohrmann et al., 2016). Además, condujo a cambios del sistema hidrográfico e incursiones marinas y cambios en el sistema de la corriente de Humbolt (Hoorn 1993; Hoorn et al. 1995, 2010; Hartley 2003; Houston and Hartley 2003, Sepulchre et al. 2009). De esta manera, la elevación de los Andes ha jugado un rol importante en la diversificación de diversos clados de organismos neotropicales (*i.e.* plantas, artrópodos, aves), actuando como barrera este/oeste para la dispersión, aislando poblaciones, generando un mosaico de hábitats que permiten la colonización y diferenciación, por lo que se considera como uno de los principales promotores de biodiversidad (Ceccarelli et al., 2016; Hughes and Eastwood, 2006; Hutter et al., 2013; Jaramillo et al., 2006; Luebert et al., 2011; Richardson et al., 2001; Sedano and Burns, 2010).

La gran diversidad de la biota sudamericana, así como los cambios ocurridos a nivel de paisaje de esta región, proveen escenarios muy relevantes para examinar las causas de grandes patrones de diversidad (Amori et al., 2013; Hawkins et al., 2012; Patterson, 2000). Dentro de esta gran biota, uno de los grupos de mamíferos sudamericanos más diversos son los roedores. De

acuerdo a Wilson and Reeder (2005) corresponden al 40% de los mamíferos conocidos. Se ha propuesto que uno de los factores determinantes de diversificación para los mamíferos sudamericanos es la Cordillera de los Andes (Patterson and Costa, 2012). Sin embargo, la asociación entre la gran diversidad de roedores en Sudamérica con la orogénesis de los Andes aún no está clara.

Uno de los grupos de roedores sudamericanos más diversos es el Parvorden Caviomorpha (Rodentia; Hystricognathi), con 246 especies (Musser and Carleton 2005). Es un grupo monofilético fuertemente relacionado con Phiomorpha (Hystricognatos del Viejo Mundo), específicamente con las familias Thryonomyidae, Petromuridae y Bathyergidae (Huchon and Douzery, 2001). Esta relación sugiere una divergencia a partir de un ancestro africano, implicando un evento de migración trans-atlántico en el Eoceno y consecuentemente una radiación en Sudamérica (Poux et al., 2006; Rowe et al., 2010; Wyss et al., 1993). El primer registro de caviomorfos en Sudamérica data de finales del Eoceno Medio (aprox. 41 Ma) en Perú (Antoine et al., 2012), correspondiente a un pequeño roedor de 30 – 120 g. Esta edad fósil es concordante con la calibración de reloj molecular basado en el análisis combinado de secuencias mitocondriales y nucleares de estos roedores (Voloch et al., 2013). Mientras que la diferenciación de las cuatro superfamilias de caviomorfos; Erethizontoidea, Cavoidea, Chinchilloidea y Octodontoidea, se habría producido por el Eoceno tardío - Oligoceno temprano (Frailey and Campbell, 2004; Voloch et al., 2013).

Los caviomorfos corresponden al clado de roedores más diverso a nivel ecomorfológico existentes en el Neotrópico. Presenta un amplio rango de masa corporal, desde pequeños octodontoideos como el Cururo (*Spalacopus*) con ~100 g. hasta el capibara (*Hydrochoerus*) con ~70 Kg. (Patton et al., 2015). Sin embargo, muchos registros fósiles sugieren mayores tamaños corporales, por ejemplo, *Josephoartigasea*, roedor gigante de la familia Dinomyidae del Plioceno

que alcanzó ~1 tonelada (Rinderknecht and Blanco, 2008). Además, los caviomorfos han colonizado los distintos hábitats presentes en Sudamérica adoptando prácticamente todos los hábitos locomotores que han evolucionado en los roedores en el mundo. Así se tienen hábitos cursoriales, e.g. en agutíes (*Dasyprocta*) y maras (*Dolichotys*), semiacuáticos para capibaras (*Hydrochoerus*) y coipo (*Myocastor coipus*), mientras que las ratas espinosas (e.g. *Echimy*s) y puercoespines (e.g. *Coendou*) son arborícolas, los tuco-tucos (*Ctenomys*) subterráneos, hábitos terrestres exhibidos en los cuys (*Cavia*), semifosorial en *Microcavia*, saxícola (*Chinchilla*) y escansoriales en especies como degus (*Octodon degus*) (Patton et al., 2015).

Con respecto a las causas de diversidad de linajes y disparidad ecomorfológica de los caviomorfos, dentro de los factores climáticos y geológicos que pudiesen haber afectado la diversificación de los caviomorfos se encuentran i) cambios en la temperatura, generalmente relacionados a enfriamiento global, ii) levantamiento de la Cordillera de los Andes y iii) desarrollo del sistema hidrográfico del Amazonas (Dunnum and Salazar-Bravo, 2010; Fabre et al., 2014, 2013; Galewski et al., 2005; Ojeda et al., 2013; Upham and Patterson, 2015, 2012). Como fue mencionado anteriormente, la orogénesis de los Andes abarcaría todos estos factores climáticos - geológicos, por lo que sería el factor gatillante de la diversidad y disparidad de los roedores caviomorfos. Por ejemplo, el levantamiento andino y sus consecuentes eventos geoclimáticos proporcionaron nuevos hábitats de tierras altas y generaron aislamiento genético, promoviendo así nuevas variantes, tanto genéticas como ecomorfológicas, que posteriormente podrían recolonizar hábitats de tierras bajas como especies incipientes (Patterson et al., 2012; Upham et al., 2013). Considerando que los caviomorfos corresponden a un clado que se originó previo a los principales pulsos de elevación de los Andes, que presentan una alta riqueza de especies y diversidad ecomorfológica, Caviomorpha se establece como un interesante modelo para estudiar transiciones y procesos evolutivos, en especial para comprender la diversificación de los

mamíferos sudamericanos. Sin embargo, ningún estudio ha evaluado directamente el efecto del levantamiento de los Andes en los patrones de diversificación del grupo. Más aún, el estudio de la importancia del levantamiento de los Andes en los procesos de diversificación de clados sudamericanos se basa principalmente en la reconstrucción filogenética de los taxones estudiados con interpretaciones *ad hoc* de la topología del árbol según procesos evolutivos y eventos biogeográficos como casusas explicativas. Así, de manera indirecta, trabajos recientes han explorado la asociación entre el proceso de elevación de los Andes con el origen de los linajes (*i.e.* Sedano and Burns, 2010). Por lo anterior, en el presente estudio se evaluó el efecto del levantamiento de la Cordillera de los Andes en la diversificación evolutiva de los caviomorfos, bajo una cronología conocida de la orogénesis de los Andes.

HIPÓTESIS

En base a las consecuencias en la biota que genera la orogénesis de los Andes y debido a que la asociación entre el levantamiento de los Andes y la diversificación de roedores sudamericanos aún no está clara, se propone lo siguiente:

H1: La diversificación del parvorden Caviomorpha es una respuesta a los cambios geológicos-climáticos producidos por el levantamiento de los Andes.

- Se espera que los principales incrementos en la tasa de especiación del clado se producirían posterior a altos pulsos de elevación de los Andes.

H2: El levantamiento de los Andes promovió cambios geológicos-climáticos que dieron lugar a nuevos ambientes influyendo en el proceso de diversificación del clado Caviomorpha.

- Se espera que posterior a altos pulsos de elevación de los Andes exista un incremento en la tasa de cambio de los rasgos ecomorfológicos.

- Se espera que posterior a altos pulsos de elevación de los Andes existan cambios de estados del rasgo habito locomotor.

OBJETIVOS

Bajo una cronología conocida de la orogénesis de los Andes, los objetivos del presente estudios fueron:

Objetivo general

Evaluar el efecto del levantamiento de la Cordillera de los Andes en los procesos de diversificación del linaje y disparificación de los caviomorfos.

Objetivos específicos

- Generar una base de datos moleculares y de rasgos ecomorfológicos adecuadas para poner a prueba las hipótesis.
- Inferir las relaciones filogenéticas y el tiempo de divergencia de los roedores caviomorfos.
- Estimar tasas de diversificación a partir de una filogenia molecular y puntos de calibración fósiles.
- Estimar las tasas de evolución de rasgos: tamaño corporal y hábito locomotor, e inferir cambios de estados del rasgo habito locomotor.

MATERIALES Y MÉTODOS

Reconstrucción filogenética y tiempo de divergencia

Para realizar la reconstrucción filogenética de Caviomorpha, se descargaron secuencias de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) de los marcadores mitocondriales (Citocromo b [Cytb], Citocromo oxidasa I [COI], ARN ribosomal 12S [12S rRNA] y ARN ribosomal 16S [16S rRNA]) y nucleares (Receptor de la hormona de crecimiento [GHR], factor de von Willebrand [vWF], RAG1 y IBRP), correspondientes a 178 especies (Tabla S1). Para enraizar el árbol se utilizaron 6

especies para el grupo externo (Phiomorpha) (Tabla S1). Para evaluar si las secuencias eran útiles para realizar análisis filogenéticos, se realizó el test de Xia (Xia et al., 2003), implementado en DAMBE V5.1.5 (Xia, 2013), este test estima el indicador de saturación de sustitución (Iss) y lo compara con un índice de saturación crítico (Iss.c) a través de un proceso aleatorio con un intervalo de confianza de un 95% (Xia and Lemey, 2009). Las secuencias fueron alineadas usando MUSCLE (Edgar, 2004) implementado en el software MEGA 6 (Tamura et al., 2013) y al ojo. Para el alineamiento de las secuencias de 12S rRNA se tomó en cuenta su estructura secundaria (Springer and Douzery, 1996). Posteriormente, las secuencias fueron concatenadas en Mesquite (Maddison and Maddison, 2001). Posteriormente, para obtener la reconstrucción filogenética del grupo se utilizó BayesPhylogenies 1.1 (Pagel et al., 2004), utilizando el modelo de evolución GTR + Γ , corriendo 71.710.000 iteraciones de Cadenas de de Markov Monte Carlo de salto reversible, muestreando cada 10.000.

Se estimó el tiempo de divergencia de Caviomorpha en BEAST 2.4.0 (Bouckaert et al., 2014), bajo un marco BMCMC (Bayesian Markov Chain Monte Carlo). Este software se utilizó sólo para estimar el tiempo de divergencia por lo que la topología del árbol fue restringida a la del árbol de consenso obtenido del análisis de BayesPhylogenies. Debido a la incertidumbre obtenida para el clado de la familia Ctenomyidae, la topología de este clado fue restringida en base al estudio de Parada et al. (2011). Se utilizó un modelo GTR + Γ de evolución del ADN con 4 categorías de gamma para cada partición de gen. Los modelos de sitio fueron desvinculados a través de las particiones de genes, los modelos de árbol fueron vinculados y el *prior* del árbol se fijó con el proceso de especiación "Birth-Death". Se utilizaron 21 puntos de calibración basados en registros fósiles con *prior* lognormal (Dunnun and Salazar-Bravo, 2010; Patterson and Upham, 2014; Upham and Patterson, 2012; Tabla S2).

Los análisis se basaron en cuatro modelos de tasa de mutación: I) reloj molecular estricto; II) reloj relajado lognormal no correlacionado; III) reloj relajado exponencial no correlacionado; y IV) reloj local al azar. La cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) fue configurada con 20.000.000 iteraciones (100 iteraciones se descartan como *burn-in*), muestreando los parámetros cada 1.000 pasos. Finalmente, para encontrar el mejor modelo de reloj molecular se utilizó el criterio de Akaike (AICM), implementado en el software Tracer v 1.6.0 (tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/). Una vez elegido el modelo, se corrió una MCMC con 180.000.000 muestreando cada 12.000 iteraciones. Usando TreeAnnotator, los árboles fueron resumidos en un árbol de máxima credibilidad de clado luego de descartar el 20% de la corrida como *burn-in*. El árbol resultante contuvo para cada nodo los tiempos promedios de divergencia y sus correspondientes barras de error (95% *highest posterior density* [HPD] *intervals*).

Rasgos ecomorfológicos: base de datos

Se compiló una base de datos bibliográfica de rasgos ecomorfológicos: tamaño corporal (máx. cabeza-cuerpo, mm.) y hábito locomotor (terrestre, semifosorial, fosorial, subterráneo, semiacuático, saxícola, escansorial y aroborícola) para aquellas especies con datos moleculares y bibliográficos disponibles (Tabla S3). Se excluyeron las especies cuya distribución geográfica no era en el Neotrópico. Se seleccionó el tamaño corporal por ser un buen *proxy* de cómo los individuos se desenvuelven en el ambiente y por tanto de disparidad adaptativa y, por variar menos que otros rasgos (e.g. masa corporal) a escala temporal. Además, este rasgo está correlacionado con casi todas las características de las especies, como la ecología, la historia de vida, la fisiología, la morfología y los patrones de diversificación (e.g. Schmidt-Nielsen, 1984; Stanley, 1973; Gittleman & Purvis, 1998; Clauset & Erwin, 2008). Mientras que por otro lado se seleccionó los hábitos locomotores porque la ecomorfología es un *proxy* directo de las

adaptaciones potenciales o puede reflejar escenarios evolutivos complejos (Rodríguez-Serrano et al., 2008).

Para estimar la tasa de evolución a través del tiempo del tamaño corporal, se procedió a la transformación logarítmica natural de la longitud cabeza - cuerpo en milímetros para ser estandarizados, mientras que para la reconstrucción de estados ancestrales del hábito locomotor, este rasgo fue clasificado en ocho categorías discretas.

Tasa de elevación de la Cordillera de los Andes

Para obtener los datos de la tasa de elevación de los Andes a través del tiempo se extrajeron los puntos de las dataciones de elevación de los dominios andinos del trabajo de Hoorn et al. (2010). Posteriormente se estimaron los valores promedios de tasa de elevación a través del tiempo de los dominios andinos.

Diversificación de linaje

Para estimar las tasas de diversificación se utilizó el software BMM (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures, Rabosky et al., 2014), usando la función "diversification". BMM utiliza cadena Markov Monte Carlo de salto reversible (rjMCMC) para explorar un vasto universo de modelos candidatos de diversificación de linajes, encontrando lugares de cambios en las tasas evolutivas sustentadas por los datos, sin especificación a *priori* de dónde estos cambios podrían haber ocurrido.

Para el análisis se consideró un muestreo incompleto de taxón en la filogenia de los caviomorfos, utilizando la proporción correspondiente al 67% de todas las especies de caviomorfos actuales. Se corrieron 4 cadenas MCMC de 10.000.000 iteraciones muestreando cada 1.000. La convergencia de éstas se evaluó calculando el tamaño efectivo de muestra de log-likelihood, así como el número de eventos de cambios presentes en cada muestra usando el paquete de R (R

Core Team, 2016) “Coda v016-1” (Plummer et al., 2006). Posteriormente se removió el 10% de las iteraciones como *burn-in* y se analizaron los output entregados por BAMM utilizando BAMMtools (Rabosky et al., 2014). Para examinar si existen variaciones en las tasas de especiación, extinción y diversificación neta, éstas se visualizaron a través del tiempo. Se calcularon las configuraciones de cambios en la tasa de diversificación con un 95% de credibilidad empleando el criterio del factor de Bayes (FB = 200) utilizando la función `CredibleShiftSet`. Finalmente, se obtuvo la configuración de cambio en la tasa de diversificación con la probabilidad a posteriori máxima usando la función `getBestConfiguration`.

Disparificación ecomorfológica

Para analizar la evolución del tamaño corporal, se utilizó el software BAMM, usando la función “`trait`”. Similar al análisis realizado para la estimación de tasas de diversificación, se corrieron 4 cadenas MCMC de 10.000.000 iteraciones muestreando cada 1.000. Se evaluó la convergencia de éstas usando el paquete de R “Coda v016-1” y luego se examinó si existen variaciones en la tasa de evolución del rasgo, de igual manera que en la estimación de diversificación del linaje, utilizando el paquete de R BAMMtools.

Para el análisis se consideró un muestreo incompleto de taxón en la filogenia de los caviomorfos, utilizando la proporción correspondiente al 67% de todas las especies de caviomorfos actuales. Para conocer las transiciones de estados del hábito locomotor a través del tiempo, se realizó una reconstrucción de estados ancestrales. Utilizando la función `fitdiscrete` del paquete de R “`geiger`” (Harmon et al., 2007) para poner a prueba distintos modelos de tasas de transición i) ER, en el que las tasas de pasar de un estado a otro es igual para todos los estados, ii) SYM, en el cual la tasa de transición de pasar de un estado “x” a un estado “y” es la misma de pasar de un estado “y” al estado “x”, pero es distinta de “x” a “z”, y iii) ARD, en el que todas las tasas de transición son distintas. Se realizó el criterio de Akaike para la selección de modelo. Para reconstruir los

estados ancestrales bajo el modelo seleccionado se utilizó la función `rerootingMethod` del paquete de R “`phytools`” V 0.6.50 (Revell, 2012), la cual estima el estado ancestral marginal para cada nodo interno del árbol usando máxima verosimilitud.

Posteriormente se estimó el número promedio de cambios por intervalo de tiempo desde la raíz hasta el presente usando el paquete de R “`phytools`”. Para lo anterior, en primer lugar se utilizó la función `make.simmap` la cual permite simular mapas de caracteres estocásticos en árboles filogenéticos, se realizaron 1000 simulaciones. A partir de este set de simulaciones se estimó el número promedio de cambios por unidad de tiempo usando la función `ctt`. Debido a que en las reconstrucciones filogenéticas de especies actuales existe un mayor largo de rama hacia los “tips” del árbol, se corrigió el número de cambios por unidad de largo de rama a través del tiempo (Revell, 2012).

Efecto del levantamiento de los Andes sobre la diversificación de Caviomorpha

Para evaluar si la orogénesis de los Andes tuvo efecto en la diversificación evolutiva de los caviomorfos se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) usando el paquete de R `stats` (R Core Team, 2016), considerando la tasa de elevación andina como variable predictora y la tasa de especiación como variable respuesta. Dado que la tasa de elevación de los Andes se encuentra datada a partir de los últimos 25 Ma. en adelante (periodo que involucra los dos principales *peaks* de elevación), se utilizó la fracción de la tasa de especiación de los caviomorfos para este mismo periodo de tiempo. Para evaluar si hubo un efecto desfasado, más tardío en el tiempo, considerando las consecuencias climáticas y en hábitats del levantamiento de los Andes, y las posibles respuestas (especiación) de los caviomorfos a estos cambios, se realizaron dos GLMs, uno con desfase temporal de 2 Ma. y otro con un desfase temporal de 4 Ma. Estos desfases fueron fijados en base a la duración promedio de las especies fósiles del infraorden obtenida desde literatura (ej., Antoine et al. 2012, Paleobiology Database <https://paleobiodb.org/>).

RESULTADOS

Reconstrucción Filogenética y Tiempo de Divergencia

Filogenia

Un total de 4568 pb. fueron alineadas, correspondientes a 288 pb del gen Cytb, 510 pb. GHR, 596 pb. de 12S rRNA, 482 pb. vWF, 657 pb. COI, 762 pb. RAG1, 703 pb. IRBP y 570 del gen 16S rRNA. La filogenia obtenida incluye alrededor del 72% de especies de caviomorfos reconocidas, siendo así la filogenia más grande del grupo reportada hasta la fecha. La topología del árbol consenso (Fig. 1) muestra que Caviomorpha es un grupo monofilético (PP = 100). La superfamilia Erethizontoidea corresponde al clado hermano de la superfamilia Cavoidea (PP = 57), mientras que la superfamilia Chinchilloidea es el clado hermano de la superfamilia Octodontoidea (PP = 63). Dentro de la superfamilia Erethizontoidea las relaciones filogenéticas presentan una alta probabilidad posterior, *Chaetomys* fue el género basal (PP = 100) con respecto al resto de los géneros de la superfamilia, *Erethizon* fue el clado hermano del género *Coendou* (PP = 99), mientras que el clado conformado por las especies de *Coendou* conformaron un clado monofilético (PP = 100). En relación a la superfamilia Cavoidea, el clado basal correspondió a la familia Cuniculidae (PP = 62), mientras que se estimó una baja probabilidad en donde la familia Dasyproctidae conformó el clado hermano de Caviidae (PP = 36). En la familia Dasyproctidae, *Dasyprocta* y *Myoprocta* son grupos hermanos (PP = 100). En Caviidae, los géneros *Dolichotis*, *Hydrochoerus* y *Kerodon* conforman el clado hermano al que pertenecen *Galea*, *Microcavia* y *Cavia* (PP = 62). Dentro del clado de Chinchilloidea (Fig. 2), *Dinomys* (familia Dinomyidae) correspondiente al grupo hermano de la familia Chinchillidae (PP = 90). En Chinchillidae *Lagidium* y *Chinchilla* corresponde al clado hermano de *Lagostomus* (PP = 93). Por otro lado, con respecto a Octodontoidea (Fig. 2), Abrocomidae fue la familia basal del grupo (PP = 88), con *Cuscomys* como grupo hermano de *Abrocoma* (PP = 100). Octodontidae junto a Ctenomyidae son el grupo

hermano de Echimyidae (PP = 92). En Octodontidae, *Octomys* y *Tympanoctomys* corresponderían al grupo hermano del clado conformado por *Octodontomys*, *Octodon*, *Spalacopus* y *Aconaemys* (PP = 100). En el caso de Ctenomyidae, si bien se muestra la monofilia de la familia con robustez (PP = 100), las relaciones filogenéticas internas dentro del género *Ctenomys* muestran alta incerteza en la estimación. Con respecto a la familia Echimyidae (Fig. 3), se observan 4 clados claramente distinguibles, Clado A (con *Carterodon* fuera del grupo formado por la subfamilia Euryzygomatinae; *Clyomys* y *Euryzygomatomys*, y su grupo hermano *Trinomys*), Clado B (Capromyinae: *Plagiodontia*, *Mesocapromys*, *Geocapromys*, *Capromys* y *Mysateles*), Clado C (Myocastorini: con *Thrichomys* fuera del grupo formado por *Myocastor* y *Callistomys*, y por *Hoplomys* y *Proechimys* como grupo hermano), y Clado D (Echimyini: clado conformado sólo por especies arborícolas: *Isothrix*, *Lonchothrix*, *Mesomys*, *Diplomys*, *Santamartamys*, *Kannabateomys*, *Olallamys*, *Dactyloctomys*, *Pattonomys*, *Toromys*, *Makalata*, *Echimys* y *Phyllomys*).

Tiempo de divergencia

La comparación de modelos a través del criterio de Akaike sugirió que el reloj molecular relajado no correlacionado con distribución exponencial es el mejor modelo que se ajusta a los datos ($AIC_{\text{exponencial}} = 120809.438$, $AIC_{\text{lognormal}} = 120853.638$). Éste modelo junto a la aplicación de 21 puntos de calibración ofrecen el mejor cronograma con valores de alta resolución temporal (Fig. 4, Fig.5, Fig. 6, Tabla S4).

La divergencia de Caviomorpha y Phiomorpha a partir de su ancestro común, se estimó que ocurrió hace 42.98 Ma., a finales del Eoceno Medio. Posteriormente, la divergencia del MRCA Caviomorpha se data hace 36.38 Ma. (Eoceno tardío / Oligoceno temprano), seguida por divergencias a nivel de superfamilias. Chinchilloidea / Octodontoidea y Cavioides / Erethizontoidea, divergieron hace 32.49 y 32.7 Ma., respectivamente. Erethizontoidea se estimó

que diversificó hace 18.8 Ma. durante el límite Oligoceno tardío / Mioceno temprano, Caviioidea diversificó hace 25.32 Ma. (Oligoceno tardío), Caviidae hace 12.57 Ma. (Mioceno temprano / Mioceno medio), Dasyproctidae hace 10.09 Ma. (Mioceno tardío), mientras que Cuniculidae hace 4.76 Ma. (Plioceno). Chinchilloidea se estimó que divergió hace 15.17 Ma. La divergencia de Octodontoidea se estimó que aconteció hace 26.38 Ma. durante el Oligoceno tardío, dentro de este grupo, la divergencia de Echimyidae-Ctenomyidae-Octodontidae ocurrió hace 23.7 Ma., Echimyidae diversificó hace 19.89 Ma. en el Mioceno temprano, Ctenomyidae y Octodontidae hace 11.06 Ma. (Mioceno medio / Mioceno tardío) y 10.08 Ma. (Mioceno tardío) correspondientemente.

Diversificación y Disparificación

Diversificación del linaje

Luego de descartar el *burn-in*, se confirmó la convergencia de las cadenas MCMC del análisis de BAMM, cuyo tamaño de muestra efectivo fue > 200 tanto para el número de cambios como para log-likelihood. El análisis de BAMM reveló que la diversificación de los caviomorfos está mejor descrita por un solo patrón evolutivo de tasa de especiación anidado en el clado del género *Ctenomys* (Fig. 7A, Fig. 7B). La tendencia general de este patrón se resumió como una trama de la tasa de especiación a través del tiempo, la cual indicó una baja tasa de especiación (0.1 – 0.2 linajes/Ma.) que incrementó en los últimos 10 Ma.

Se estimaron 7 configuraciones de cambio en la tasa de especiación que presentaron un 95% de credibilidad. Dentro de estas, la configuración con mayor probabilidad de ocurrencia de cambio en la tasa de especiación, fue estimada como un único cambio con una frecuencia $f = 0.29$ (Fig. S1), el cual corresponde a un aumento en la tasa de especiación en el clado de la familia Ctenomyidae.

Evolución del tamaño corporal

Se obtuvieron datos de tamaño corporal — cabeza – cuerpo — de 168 de las 176 especies de caviomorfos incluídas en la filogenia. Se estimaron 3379 configuraciones de cambio en la tasa de cambio del rasgo que presentaron un 95% de credibilidad. Dentro de estas configuraciones, la que presentaba mayor probabilidad de ocurrencia de cambio en la tasa fue estimada con 4 cambios con una frecuencia $f = 0.074$ (Fig. 8A, Fig. 8B, Fig. S2). El patrón obtenido para la evolución del tamaño corporal de los caviomorfos muestra una tasa “background” baja (color azul, Fig. 8A). Sin embargo, se observa una tendencia a incrementar la tasa de cambio en el clado de la familia Caviidae, en *Proechimys steerei* – *P. simonsi*, y en dos subclados de la familia Ctenomyidae.

Reconstrucción estado ancestral y tasa de evolución del hábito locomotor

La reconstrucción de estados ancestrales del hábito locomotor se realizó utilizando el modelo SYM (Fig. 9). Se estimó con mayor verosimilitud que el ancestro común más reciente (ACMR) de los roedores caviomorfos presentaba un tipo de locomoción terrestre. Lo mismo se mostró para el ACMR de Erethizontoidea / Cavoidea terrestre. Mientras que el ACMR de Erethizontoidea exhibía un hábito arborícola. Dentro de Cavoidea se observan transiciones de terrestre a semiacuático, saxícola y semifosorial. Se estimó que el ACMR de las superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea tenía una locomoción terrestre. Por otro lado, la reconstrucción de estado ancestral para la superfamilia Chinchilloidea no fue bien resuelto y dentro de la superfamilia predomina la transición hacia el hábito saxícola. La estimación del estado ancestral de la superfamilia Octodontoidea correspondió a una locomoción terrestre. Dentro de Octodontoidea, el ACMR de Abrocomidae presentaba un hábito saxícola, el ACMR de Echimyidae exhibía una locomoción terrestre, dentro de esta familia se observan transiciones hacia hábitos fosorial,

semiacuático, escansorial, y arborícola. El ACMR de la familia Octodontidae presentaba una locomoción escansorial con transiciones dentro de algunos nodos hacia hábito fosorial, semifosorial y subterráneo. Mientras que el ACMR de Ctenomyidae exhibía un hábito subterráneo, el cual no presentó transiciones hacia otro hábito de locomoción. La tasa de evolución del hábito locomotor (Fig. 10) fue cuasi constante a través del tiempo con una disminución en los últimos 10 Ma.

Efecto del levantamiento de los Andes en la diversificación del linaje de Caviomorpha

Los resultados de los modelos lineales generalizados (GLMs) muestran que la tasa de especiación se asocia con la tasa de elevación de los Andes (Fig. 11). Se obtuvieron pendientes significativamente distintas de cero tanto para los GLMs con y sin desfase temporal, los valores de r cuadrado ajustado fueron mayores con desfase de 2 Ma. (Fig. 11B, $r = 0.925$) y desfase de 4 Ma. (Fig. 11C, $r = 0.930$) que el modelo sin desfase (Fig. 11A, $r = 0.880$).

DISCUSIÓN

Filogenia y tiempo de divergencia

En el presente trabajo se ha realizado la reconstrucción filogenética de Caviomorpha con el mayor número de especies registrada a la fecha (~ 72% del total de las especies existentes). Los resultados obtenidos de la reconstrucción filogenética muestran a Caviomorpha como un grupo monofilético con alta probabilidad *a posteriori* y a Phiomorpha como grupo hermano de Caviomorpha. Lo anterior es concordante con lo encontrado en los trabajos de Blanga-Kanfi et al. (2009) y de Upham y Patterson (2012, 2015). Dentro de Caviomorpha se encontró con alta probabilidad *a posteriori* las relaciones de grupos hermanos de las superfamilias Erethizontoidea con Cavoidea y de Chinchilloidea con Octodontoidea. Las relaciones filogenéticas dentro de Erethizontoidea presentan altas probabilidades *a posteriori*. La superfamilia incluye dos linajes, *Chaetomys* y *Erethizon + Coendou*, con *Coendou* incluyendo a especies anteriormente asignadas

a *Echinoprocta* y *Sphiggurus* (Voss et al., 2013). La superfamilia Caviioidea se conforma como un grupo monofilético al igual que cada una de sus familias. Los resultados presentan una probabilidad posteriori moderada que indica a Cuniculidae como grupo hermano de Dasyproctidae + Caviidae, lo cual concuerda con el trabajo de (Fabre et al., 2013), pero no así con Upham y Patterson (2015) quienes sustentan a Caviidae como grupo hermano de Cuniculidae + Dasyproctidae. Mientras que Pérez y Pol (2012), quienes utilizaron tanto caracteres moleculares como morfológicos, posicionaron a Dasyproctidae como grupo hermano de Cuniculidae + Dasuproctidae, por lo que hasta el momento la resolución sistemática a nivel de familia no ha podido ser bien resuelta. Por otro lado, la resolución filogenética de la superfamilia Chinchilloidea obtuvo altas probabilidades a posteriori. Presenta dos familias, Dinomyidae (hoy en día con una única especie viviente, pero con un registro fósil diverso, incluyendo las especies de mayor tamaño corporal) y Chinchillidae. Dentro de la última, *Lagostomus* se posiciona como grupo hermano de *Lagidium* + *Chinchilla*, lo cual ha sido igualmente reportado por Upham y Patterson (2015). En relación a la superfamilia Octodontoidea, esta corresponde a un grupo monofilético al igual que sus 4 familias; Abrocomidae, Octodontidae, Ctenomyidae y Echimyidae. Abrocomidae como linaje hermano del resto de los octodontoideos. Con respecto a la familia Echimyidae, esta incluye a *Myocastor*, *Capromys*, *Geocapromys*, *Mesocapromys*, *Plagiodontia* y *Mysateles*, lo que concuerda por lo sugerido por (Fabre et al., 2014), al anidar (como subfamilias) a Capromyidae y Myocastoridae dentro de Echimyidae, y la topología obtenida es similar a lo obtenido por (Fabre et al., 2016). En general, se obtuvo una reconstrucción filogenética con altas probabilidades a posteriori a excepción de las relaciones internas de la familia Ctenomyidae, siendo la hipótesis filogenética del grupo con mayor número de especies reconstruida hasta el momento.

En relación al tiempo en el que el grupo de los caviomorfos diversificó, los resultados del árbol calibrado estiman el origen de los caviomorfos durante el Eoceno, estimando que la divergencia entre Phiomorpha del Viejo Mundo con Caviomorpha del Nuevo Mundo sucedió hace aprox. 42 Ma. concordante con el registro fósil más antiguo de caviomorfos (Antoine et al., 2012). Se ha sugerido un origen africano a través de una dispersión transatlántica (Poux et al., 2006), idea que se ve favorecida por evidencia de registro fósil, la proximidad geográfica, las posibles islas de paso (*rafting*), cambios climático y oceanográficos ocurridos en el Eoceno – Oligoceno y por la similitud de hábitat entre África Oriental y el Noreste de Sudamérica durante el Cretácico tardío y el Eoceno (Flynn and Wyss, 1998; MacFadden, 2006; Poux et al., 2006; Rowe et al., 2010). El exitoso establecimiento de los caviomorfos podría deberse a la colonización de nuevas regiones de Sudamérica, con ausencia de competidores, diversidad de recursos y nichos disponibles (Ebensperger and Hayes, 2016). Se ha sugerido un solo evento de colonización en Sudamérica tras la llegada del linaje ancestral durante el Eoceno (Poux et al., 2006; Rowe and Honeycutt, 2002). Este evento habría ocurrido hace aprox. 34.38 Ma. atrás, consistente con la estimación realizada por Upham y Patterson (2012, 2015), que fue seguido por la divergencia de las 4 superfamilias de caviomorfos durante el Oligoceno temprano. La divergencia entre Chinchilloidea / Octodontoidea se estimó hace 32.49 Ma., estimación similar a la encontrada en trabajos de Opazo (2005), Upham y Patterson (2012, 2015) y Patterson y Upham (2014). Mientras que la divergencia de Caviioidea / Erethizontoidea ocurrió alrededor del mismo tiempo (aprox. 32.7) afín a lo encontrado por los trabajos de Upham y Patterson (2012, 2015) y Patterson y Upham (2014). Durante el Oligoceno tardío diversificó Octodontoidea y Chinchilloidea hace aprox. 27 y 26 Ma. La estimación de la diversificación de Caviioidea dentro del Oligoceno tardío (aprox. 25.32 Ma.) fue similar a lo estimado por Upham y Patterson (2015), pero más reciente que la estimada por Opazo (2005), Rowe *et al.* (2010) y la de Upham y Patterson (2012). Por otra parte, la diversificación de Erethizontoidea ocurrió hace aprox. 18.8 Ma. (Mioceno temprano), concordante

con lo estimado por Upham y Patterson (2015) y anterior a lo estimado por Rowe *et al.* (2010) y por Upham y Patterson (2012). Por lo que se estimó que la diversificación del grupo en las cuatro superfamilias ocurrió previo a los altos pulsos de elevación de los Andes. Mientras que la mayoría de las familias del grupo diversificaron posterior a los principales pulsos de elevación de los Andes; Caviidae (~ 12 Ma.), Octodontidae (~ 11 Ma.), Chinchillidae (~ 10 Ma.), Dasyproctidae (~ 10 Ma.), Ctenomyidae (~ 10 Ma.) y Cuniculidae (~ 4 Ma.).

Muchos estudios anteriores utilizaban como fósil más antiguo conocido de Caviomorpha a *Andemys termasi* (~ 31 Ma.; Bertrand *et al.*, 2012; Wyss *et al.*, 1993) del Tingiriricano de Chile para calibrar la divergencia de Phiomorpha y Caviomorpha. Por lo que los resultados de las estimaciones de tiempo de divergencia del grupo de distintos estudios pueden variar dependiendo tanto de los puntos fósiles de calibración, como de los métodos de calibración, los genes y filogenia analizados. En el presente trabajo, la utilización de una cantidad mayor de información genética (8 genes) y de puntos de calibración (21 puntos), nos permitieron obtener una filogenia con altos valores de distribución de probabilidades *a posteriori* y un árbol calibrado con menores magnitudes de incerteza en la estimación del tiempo de divergencia.

Diversificación del linaje y de rasgos ecomorfológicos

Generalmente se ha sugerido que una elevada tasa de especiación está asociada con un incremento en la tasa de evolución de rasgos morfológicos, relacionado al concepto de radiación adaptativa (Harmon *et al.*, 2010, 2003; Rundell and Price, 2009; Schluter, 2000; Simpson, 1953). Lo anterior ha sido evidenciado por ejemplo en grandes vertebrados y salamandras (Rabosky *et al.*, 2013; Rabosky and Adams, 2012). Sin embargo también se ha encontrado evidencia en contra de esta hipótesis (Adams *et al.*, 2009; Derryberry *et al.*, 2011; Slater *et al.*, 2010; Steeman *et al.*, 2009; Venditti *et al.*, 2011). De acuerdo a los resultados del presente trabajo, no se detectó

radiación adaptativa en los caviomorfos, el aumento en la tasa de especiación no se ve acompañado por un patrón similar en la evolución de los rasgos ecomorfológicos.

La estimación de la tasa de especiación de Caviomorpha mostró un régimen con una baja tasa de especiación cuasi constante, con un único cambio más probable ~ 12 Ma. (Mioceno medio) en la familia Ctenomyidae. Esto difiere del trabajo de Álvarez et al. (2017) quienes encontraron dos cambios en la tasa de especiación, una en el Oligoceno y otra en el Mioceno tardío – Plioceno. Estas diferencias podrían deberse a que en el presente estudio se utilizó una filogenia con altas probabilidades *a posteriori* y con una mayor cantidad de puntos fósiles de calibración para la estimación del tiempo de divergencia. En cambio, Álvarez et al. (2017) realizaron simultáneamente la estimación de las relaciones filogenéticas y los largos de rama escalados a tiempo en BEAST. Al realizar ambas estimaciones, el programa estima muchos parámetros lo cual aumenta la incertidumbre de los resultados. Esto se evidencia, además, porque estos autores utilizaron secuencias de especies que han sido formalmente reconocidas como sinonimias, y resultaron no agruparse en un mismo clado (*i.e.* *Lagidium peruanum* sinonimia de *L. viscacia* y *L. wolffsohni*; *Thrichomys fosteri* sinonimia de *T. pachyurus*, Pessôa et al., 2015; Patton et al., 2015).

Con respecto al proceso de disparificación, los resultados mostraron que tasa de evolución del tamaño corporal presentó una pendiente baja, con cuatro cambios más probables hacia un incremento en la tasa de evolución del rasgo en la familia Caviidae, en *Proechimys steerei* – *P. simonsi*, y en dos subclados de la familia Ctenomyidae. El incremento en la tasa de evolución del tamaño corporal en la familia Caviidae ocurrió ~ 12 Ma., posterior al primer pulso de elevación de los Andes. Caviidae presenta la mayor variación en tamaño corporal, *microcavia niata* exhibe un largo máximo cabeza – cuerpo de tan solo 200 mm., mientras que el roedor caviomorfo de mayor tamaño, *Hydrochoerus hydrochaeris* llega a tener un largo cabeza – cuerpo de 1300 mm. (Patton

et al., 2015). Las especies de esta familia suelen habitar ambientes abiertos (húmedos, rocosos, áridos y semiáridos) en tierras bajas y algunas (*i.e. Microcavia*) en montañas asociadas a los Andes (Patton et al., 2015). En relación al incremento observado en la tasa de evolución del tamaño corporal en subclados de la familia Ctenomyidae hace ~ 4 Ma., corresponderían a eventos posterior al segundo pulso más importante de elevación de los Andes. Por su parte, *Ctenomys conoveri* es la especie existente más grande de la familia Ctenomyidae, con una longitud cabeza – cuerpo máxima de 558 mm. y habita en el Chaco boreal de Bolivia y Paraguay (Patton et al., 2015). Mientras que el clado conformado por *Ctenomys haigi*, *C. sericeus*, *C. fodax*, *C. cohyaquensis*, *C. magellanicus*, *C. colburni*, *C. tucumanus*, *C. juris*, *C. latro*, *C. pilarensis*, *C. occultus* y *C. argentinus*, presenta una variación del tamaño corporal (máx. cabeza – cuerpo) entre los 146 y 264 mm. con especies que habitan a los pies de la Cordillera de los Andes y otras que se encuentran en la ecorregión del Chaco (Patton et al., 2015). Algunas especies de los subclados anteriormente descritos son clasificadas como nortinas; *C. conoveri*, *C. pilarensis*, *C. occultus*, *C. latro*, *C. juris*, *C. argentinus* y *C. tucumanus*, las cuales habitan la ecoregión del Chaco. La ecoregión del Chaco se formó a partir de la orogénesis de los Andes que permitió el transporte de sedimentos y provocó cambios en los patrones de precipitaciones y de la red fluvial del este de los Andes centrales (Hain et al., 2011). Mientras que otras especies se encuentran hacia el sur de la distribución del género, *C. sericeus*, *C. magellanicus*, *C. haigi*, *C. fodax*, *C. cohyaiquensis* y *C. colburni*, habitando estepas, las cuales fueron originadas por cambios ambientales asociados a la elevación andina (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006). Por otra parte, el incremento en la tasa de evolución del tamaño corporal observado en el clado conformado por *Proechimys steerei* y *P. simonsi* no guardaría relación con los principales pulsos de elevación de los Andes, ya que este incremento ocurrió prácticamente en la actualidad. *Proechimys steerei* y *P. simonsi* presenta variación en el largo cabeza – cuerpo, llegando a medir 493 mm y 275 mm. respectivamente (Patton et al., 2015). Estos resultados indican cambios en la

tasa de evolución del rasgo y no implica tendencias al incremento o reducción del tamaño corporal.

Con respecto al hábito locomotor, la tasa de evolución de este rasgo fue relativamente constante con una leve disminución a partir de alrededor de 10 Ma. Los resultados de la reconstrucción de estados ancestrales sugirieron que el ACMR de los caviomorfos exhibía un hábito de tipo terrestre, al igual que el ACMR de las superfamilias Cavoidea y Octodontoidea. Estos resultados difieren del trabajo realizado por Ojeda et al (2015), quienes utilizaron una aproximación de parsimonia y un árbol filogenético con < 30% de las especies actuales, en donde proponen a los ACMRs de Caviomorpha, Octodontoidea y de Cincilloidea de hábito saxícola. Por otra parte, el hábito arborícola apareció relacionado a la superfamilia Erethizontoidea ~18 Ma. y posteriormente en uno de los clados de la familia Echimyidae ~ 17 Ma., lo cual concuerda con el estudio de Ojeda et al (2015). Esto se podría deber a que las especies arborícolas de Erethizontoidea y Echimyidae habitan principalmente bosques tropicales y subtropicales los cuales durante el Mioceno medio y tardío fueron fuertemente afectados por transgresiones marinas siendo inundados, por lo que adaptaciones para trepar y alimentarse del dosel pudieron ser seleccionadas (Galewski et al., 2005; Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006; Upham et al., 2013). Mientras que, durante el Terciario tardío ocurrió una regresión marina que implicó la reducción de la humedad en el este de Brasil, lo que generó un corredor de vegetación abierta entre el Amazonas y los bosques Atlántico que actuó como barrera de migración entre ambas áreas para las especies arborícolas (Galewski et al., 2005; Haq et al., 1987). En cambio, los ancestros de los echimyidos que se distribuyen en los Andes, *Olallamys* y *Dactyloctomys peruanus*, podrían haber colonizado tierras altas durante las transgresiones marinas (Upham et al., 2013).

Los hábitos semifosoriales y fosoriales aparecen a principios del Plioceno en cuatro familias de caviomorfos, Caviidae, Chinchillidae, Octodontidae y Echimyidae. En Caviidae aparece en el

ACMR de *Microcavia*, este género se caracteriza por habitar zonas del altiplano de Bolivia y Chile, y zonas áridas de Argentina (Patton et al., 2015). En Chinchillidae, *Lagostomus máximo* exhibe un hábito semifosorial y habita principalmente zonas áridas y semiáridas de Bolivia, Paraguay y Argentina (Ebensperger and Hayes, 2016; Patton et al., 2015). *Aconaemys* y *Tympanoctomys* son los géneros de la familia Octodontidae que tienen representantes semifosoriales y fosoriales, las especies de *Aconaemys* habitan las laderas de los Andes de Argentina y Chile, mientras que *Tympanoctomys* se encuentra en regiones áridas de Argentina (Ebensperger and Hayes, 2016; Patton et al., 2015). Considerando que durante el Mioceno tardío y el Plioceno la orogénesis de los Andes en el sur de Sudamérica tuvo marcadas consecuencias climáticas produciendo un efecto sombra-lluvia que resultó en condiciones extremadamente áridas, principalmente en regiones de Chile y Argentina (i.e, Puna, Patagonia, Sierras Pampeanas; Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006), los hábitos semifosorial y fosorial pudieron haber sido adaptaciones a estos nuevos ambientes. Mientras que los rasgos semifosoriales y fosoriales dentro de los echimyidos (*Clyomys*, *Carterodon*, *Euryzygomatomys*) que se distribuyen en zonas abiertas (i.e savanas, pastizales) de Brasil, pudieron representar adaptaciones a la expansión de pastizales y zonas abiertas (Galewski et al., 2005).

Por otro lado, el hábito saxícola se encontró en ACMRs de especies que se distribuyen principalmente en las laderas y a los pies de los Andes, tanto en la superfamilia Octodontoidea (*Abrocoma* y *Octomys*), como también en las especies de la superfamilia Chinchilloidea (*Chinchilla* y *Lagidium*), con la excepción de algunas especies de Cavioidea (*Kerodon*) que se distribuyen en las ecorregiones de Caatinga y Cerrado en Brasil (Braun and Mares, 2002, 1996; Ebensperger and Hayes, 2016; Patton et al., 2015; Taraborelli et al., 2011). El género *Abrocoma* se distribuye principalmente en laderas de los Andes en Chile, Argentina, Perú y Bolivia. *Abrocoma bennetti* se distribuye en el norte y centro de Chile desde el nivel del mar hasta los

4000 m. de altitud (Patton et al., 2015) habitando en matorrales semiáridos, los cuales se formaron a partir de la transición hacia una vegetación más seca debido al ambiente semiárido generado por el levantamiento de los Andes durante el Mioceno (~10.7 Ma.; Veblen et al., 2015). Mientras que *A. cinerea* se distribuye exclusivamente en los Andes sobre los 3700 m. de altura (Patton et al., 2015). Por otro lado, el género *Octomys* habita formaciones rocosas en el Desierto del Monte en ambiente de condiciones secas, el cual se formó debido al efecto sombra – lluvia producido por el levantamiento de los Andes Centrales (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006; Sobrero et al., 2010). Por su parte, *Chinchilla* y *Lagidium*, poseen una distribución histórica andina, encontrándose en Perú, Bolivia, Argentina y Chile (Patton et al., 2015). De esta forma, se puede sugerir que el hábito saxícola exhibido por especies de las superfamilias Octodontoidea y Chinchilloidea, se debería a adaptaciones a ambientes secos y fríos desarrollados por el levantamiento de los Andes Centrales en Perú, Bolivia y en el norte de Chile y Argentina.

Con respecto al ACMR de las familias Octodontidae/Ctenomyidae (~18 Ma.), se sugiere que fue escansorial, manteniéndose este estado en la familia Octodontidae (*Octodon*). Este estado escansorial, aparece además en el ACMR del género *Thrichomys* (Echimyidae) hace ~ 5 Ma., cuyas especies se distribuyen en diferentes ecorregiones; Caatinga, Cerrado, Pantanal y Chaco (Patton et al., 2015).

Un nuevo hábito locomotor se presenta en el ACMR de la familia Ctenomyidae, hábito subterráneo (~12 Ma.) y luego ocurre en el octodóntido *Spalacopus cyanus*. Este hábito podría estar relacionado al cambio de régimen en la tasa de especiación que se registró para la familia Ctenomyidae. *Ctenomys*, único género existente de la familia Ctenomyidae, se distribuye en el centro y sur de Sudamérica y todos sus representantes son subterráneos (Patton et al., 2015), por lo que no presenta variación en el hábito locomotor. El incremento en la tasa de especiación en este clado también se ha registrado en trabajos anteriores, los cuales sugieren que este

incremento se debería a cambios en la vegetación en el sur de Sudamérica durante el Mioceno (Lessa and Cook, 1998; Parada et al., 2011). Este evento ha permitido que la familia Ctenomyidae a pesar de presenta un único género existente sea una de las familias de Caviomorpha que exhibe un gran número de especies (Patton et al., 2015). Lo anterior podría explicarse por los cambios en la vegetación durante el Mioceno que se caracterizó por una expansión de biomas abiertos, donde predominó una alta diversidad de grupos xéricos en el sur de Sudamérica, con una reducción en la humedad (Ortiz-Jaureguizar and Cladera, 2006). Estos cambios pudieron haber afectado a roedores que habitaban llanuras y pampas, favoreciendo adaptaciones subterráneas. Además, es probable que el aumento de la tasa de especiación también se deba a características propias del grupo como consecuencia del hábito subterráneo lo que facilitaría la divergencia con especiación ya que son especies con vagilidad extremadamente reducida (Busch et al., 2000) y tamaños poblacionales bajos (Kittlein and Gaggiotti, 2008; Lacey and Patton, 2000; Wlasiuk et al., 2003).

Los Andes como promotor de la diversificación del linaje de Caviomorpha

De acuerdo a los resultados obtenidos el levantamiento de los Andes promovió la diversificación de los roedores caviomorfos. El efecto de los Andes en los patrones de diversificación de los clados sudamericanos se han clasificado de 45 a 7 Ma., en el que los vertebrados mostraron un incremento durante ~10 – 7 Ma. (Hoorn et al., 2010). Este efecto ha sido observado, por ejemplo, en la alta proliferación de linajes como respuesta a la generación de nuevos hábitats (Antonelli et al., 2009; Bell and Donoghue, 2005; Hughes and Eastwood, 2006), por lo que luego de un pulso de elevación de los Andes, el proceso de especiación aumenta en respuesta a los cambios climáticos subsecuentes (Chaves et al., 2011). Los resultados del presente estudio muestran que la tasa de especiación de los caviomorfos está asociada significativamente por la tasa de elevación de los Andes, relación en la cual el porcentaje de explicación incrementó con desfases

temporales de 2 y 4 Ma. Estas ventanas temporales pudieron dar paso a los cambios climáticos regionales originados por la orogénesis de los Andes que favorecieron adaptaciones a los subsecuentes nuevos hábitats. Sin embargo, estos resultados deben ser interpretados con precaución, si bien se observa un efecto de la orogénesis de los Andes sobre la diversificación de linajes de Caviomorpha, éste más bien se encuentra asociado a la familia Ctenomyidae que fue el único clado que presentó un incremento en la tasa de especiación el cual pudo ser en respuesta a uno de los principales pulsos de elevación de los Andes que ocurrió hace 12 Ma. (Hoorn et al., 2010). Para futuros estudios se sugiere evaluar si existe una tasa de especiación diferencial dado el levantamiento de cada uno de los dominios andinos, debido a que el proceso de orogénesis andina es un proceso temporal- y espacialmente heterogéneo.

CONCLUSIONES

La gran diversificación de los roedores caviomorfos ha sido influenciada por una de las formaciones geológicas más importantes del planeta, la Cordillera los Andes. Especialmente el clado de la familia Ctenomyidae que mostró un aumento en la tasa de especiación luego de uno de los principales pulsos de elevación de los Andes durante el Mioceno. Sin embargo, no se registró una radiación adaptativa para el parvorden Caviomorpha, la evolución de los rasgos ecomorfológicos mostraron un patrón distinto al de la diversificación de linajes. Pero particularmente el clado de la familia Ctenomyidae se caracterizó por mostrar un aumento en la tasa de especiación y la tasa de evolución del tamaño corporal, y además por presentar un ancestro con hábito locomotor subterráneo. Lo cual en conjunto podría corresponder a una respuesta al levantamiento de los Andes en el Mioceno tardío y al consiguiente desarrollo de ambientes áridos en Sudamérica, que favoreció las adaptaciones subterráneas, como también a la vagilidad extremadamente reducida que presentan las especies de *Ctenomys*.

Este trabajo corresponde al primer estudio que apunta a dilucidar el efecto del levantamiento de los Andes en la diversificación evolutiva de los roedores caviomorfos. La diversificación del linaje del parvorden se encuentra significativamente asociada a la orogénesis andina, en donde el principal incremento de la tasa de especiación (en la familia Ctenomyidae) se produce posterior a uno de los pulsos de elevación de la Cordillera de los Andes. En relación a la disparificación, solo algunos clados del parvorden presentaron un incremento en la tasa de evolución del tamaño corporal que ocurrió posterior a los principales pulsos de elevación andina. Mientras que los cambios de estado del hábito locomotor se podrían encontrar asociados a los cambios ambientales generados por el levantamiento de los Andes.

REFERENCIAS

- Adams, D. C., Berns, C. M., Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2009). Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution? *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2729–2738.
- Álvarez, A., Arévalo, R. L. M., & Verzi, D. H. (2017). Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, blx026.
- Amori, G., Chiozza, F., Patterson, B. D., Rondinini, C., Schipper, J., & Luiselli, L. (2013). Species richness and distribution of Neotropical rodents, with conservation implications. *Mammalia*, 77(1), 1–19.
- Antoine, P.-O., Marivaux, L., Croft, D. a., Billet, G., Ganerod, M., Jaramillo, C., ... Gismondi, R. S. (2012). Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1732), 1319–1326.
- Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C., & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9749–9754.
- Barnes, J. B., Ehlers, T. A., Insel, N., McQuarrie, N., & Poulsen, C. J. (2012). Linking orography, climate, and exhumation across the central Andes. *Geology*, 40(12), 1135–1138.
- Bell, C. D., & Donoghue, M. J. (2005). Phylogeny and biogeography of Valerianaceae (Dipsacales) with special reference to the South American valerians. *Organisms Diversity & Evolution*, 5(2), 147–159.
- Bertrand, O. C., Flynn, J. J., Croft, D. A., & Wyss, A. R. (2012). Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the early Oligocene Tinguiririca fauna (Chile). *American Museum Novitates*,

(3750), 1-36.

- Blanga-Kanfi, S., Miranda, H., Penn, O., Pupko, T., DeBry, R. W., & Huchon, D. (2009). Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*, *9*(1), 71.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS ONE*, *10*(4), 1–6.
- Braun, J. K., & Mares, M. A. (1996). Unusual morphological and behavioral traits in *Abrocoma* (Rodentia: Abrocomidae) from Argentina. *Journal of Mammalogy*, *77*(3), 891–897.
- Braun, J. K., & Mares, M. A. (2002). Systematics of the *Abrocoma cinerea* species complex (Rodentia: Abrocomidae), with a description of a new species of *Abrocoma*. *Journal of Mammalogy*, *83*(1), 1–19.
- Burbrink, F. T., Chen, X., Myers, E. A., Brandley, M. C., & Pyron, R. A. (2012). Evidence for determinism in species diversification and contingency in phenotypic evolution during adaptive radiation. *Proceedings of the Royal Society B*, *279*, 4817–4826.
- Busch, C., Antinuchi, C. D., del Valle, J. C., Kittlein, M., Malizia, A. I., Vassallo, A. I., & Zenuto, R. R. (2000). Population ecology of subterranean rodents. *Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents* (EA Lacey, G. Cameron, and JL Patton, Eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 183–226.
- Ceccarelli, F. S., Ojanguren-Affilastro, A. A., Ramírez, M. J., Ochoa, J. A., Mattoni, C. I., & Prendini, L. (2016). Andean uplift drives diversification of the bothriurid scorpion genus *Brachistosternus*. *Journal of Biogeography*, *43*(10), 1942–1954.
- Chaves, J. A., Weir, J. T., & Smith, T. B. (2011). Diversification in *Adelomyia* hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology*, *20*(21), 4564–4576.
- Cody, S., Richardson, J. E., Rull, V., Ellis, C., & Pennington, R. T. (2010). The great American biotic interchange revisited. *Ecography*, *33*(2), 326–332.
- Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Remsen, J. V., ... Jorge, P. (2011). Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, *65*(10), 2973–2986.
- Dunnum, J. L., & Salazar-Bravo, J. (2010). Molecular systematics, taxonomy and biogeography of the genus *Cavia* (Rodentia: Caviidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *48*(4), 376–388.
- Ebensperger, L. A., & Hayes, L. D. (2016). *Sociobiology of Caviomorph Rodents: An Integrative Approach*. John Wiley & Sons.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, *32*(5), 1792–1797.
- Ehlers, T. A., & Poulsen, C. J. (2009). Influence of Andean uplift on climate and paleoaltimetry estimates. *Earth and Planetary Science Letters*, *281*(3), 238–248.
- Fabre, P.-H., Galewski, T., Tilak, M., & Douzery, E. J. P. (2013). Diversification of South American

- spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zoologica Scripta*, 42(2), 117–134.
- Fabre, P.-H., Upham, N. S., Emmons, L. H., Justy, F., Leite, Y. L. R., Carolina Loss, A., ... Douzery, E. J. P. (2016). Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 613–633.
- Fabre, P.-H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Sarkissian, C. Der, Willerslev, E., Douzery, E. J. P., ... Der Sarkissian, C. (2014). Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters*, 10(7), 20140266–20140266.
- Flynn, J. J., & Wyss, A. R. (1998). Recent advances in South American. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(11), 1331–1335.
- Frailey, C., & Campbell, K. E. (2004). *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru. Natural History Museum of Los Angeles County.*
- Galewski, T., Mauffrey, J.-F., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., & Douzery, E. J. P. (2005). Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(3), 601–615.
- Galewski, T., V, J. M., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., & Douzery, E. J. P. (2005). Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach, 34, 601–615.
- Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22, 3.
- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304–1307.
- Gavrilets, S., & Losos, J. (2009). Adaptive Radiation: Contrasting Theory with Data. *Science*, 323(February), 732–737.
- Ghosh, P., Garzione, C. N., & Eiler, J. M. (2006). Rapid uplift of the Altiplano revealed through ¹³C-¹⁸O bonds in paleosol carbonates. *Science*, 311(5760), 511–515.
- Gittenberger, E. (1991). What about non-adaptive radiation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 43, 263–272.
- Graham, A. (2009). The Andes: a geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 371–385.
- Hain, M. P., Strecker, M. R., Bookhagen, B., Alonso, R. N., Pingel, H., & Schmitt, A. K. (2011). Neogene to Quaternary broken foreland formation and sedimentation dynamics in the Andes of NW Argentina (25 S). *Tectonics*, 30(2).
- Hannisdal, B., & Peters, S. E. (2011). Phanerozoic Earth system evolution and marine biodiversity. *Science*, 334(6059), 1121–1124.
- Haq, B. U., Hardenbol, J., & Vail, P. R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156–1167.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Davies, T. J., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., Jennings, W. B., Mooers, A. Ø. (2010). Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative

- data. *Evolution*, 64(8), 2385–2396.
- Harmon, L. J., Schulte II, J. A., Larson, A., & Losos, J. B. (2003). Tempo and Mode of Evolutionary Radiation in Iguanian Lizards, 301, 961–964.
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E., & Challenger, W. (2007). GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24(1), 129–131.
- Hartley, A. (2003). Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society*, 160, 7–10.
- Hawkins, B. A., McCain, C. M., Davies, T. J., Buckley, L. B., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Holt, R. D. (2012). Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography*, 39(5), 825–841.
- Hayes, F. E., & Sewlal, J. N. (2004). The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1809–1818.
- Horn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology & Palaeoecology*, 105, 267–309.
- Horn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G., & Lorente, M. (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23, 237–240.
- Horn, C., Mosbrugger, V., Mulch, A., & Antonelli, A. (2013). Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience*, 6(3), 154.
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Riff, D. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330, 927–932.
- Houston, J., & Hartley, A. J. (2003). The central andean west-slope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyper-aridity in the Atacama desert. *International Journal of Climatology*, 23, 1453–1464.
- Huchon, D., & Douzery, E. J. (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(2), 238–251.
- Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(27), 10334–10339.
- Husson, L., Conrad, C. P., & Faccenna, C. (2012). Plate motions, Andean orogeny, and volcanism above the South Atlantic convection cell. *Earth and Planetary Science Letters*, 317, 126–135.
- Hutter, C. R., Guayasamin, J. M., & Wiens, J. J. (2013). Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecology Letters*, 16(9), 1135–1144.
- Jaramillo, C., Rueda, M. J., & Mora, G. (2006). Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311(5769), 1893–1896.
- Kittlein, M. J., & Gaggiotti, O. E. (2008). Interactions between environmental factors can hide

- isolation by distance patterns: a case study of *Ctenomys rionegrensis* in Uruguay. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1651), 2633–2638.
- Lacey, E. A., & Patton, J. L. (2000). *Life underground: the biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press.
- Lessa, E. P., & Cook, J. a. (1998). The molecular phylogenetics of tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) suggests an early burst of speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(1), 88–99.
- Lieberman, B. S. (2012). Adaptive Radiations in the Context of Macroevolutionary Theory: A Paleontological Perspective. *Evolutionary Biology*, 39, 181–191.
- Losos, J. B., & Malher, L. D. (2010). Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution since Darwin: the first, 150*, 381–420.
- Luebert, F., Hilger, H. H., & Weigend, M. (2011). Diversification in the Andes: age and origins of South American *Heliotropium* lineages (Heliotropiaceae, Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(1), 90–102.
- MacFadden, B. J. (2006). Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 157–165.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2001). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. *Evolution*, 62, 1103–1118.
- Moen, D., & Morlon, H. (2014). Why does diversification slow down? *Trends in Ecology &*
- Musser, G., & Carleton, M. (2005). Superfamily Muroidea. In *Wilson, Don E. and Reeder, D. M., Mammal Species of the World, Third Edition* (pp. 894–1531). The Johns Hopkins University Press.
- Ojeda, a. a., Novillo, a., Ojeda, R. a., & Roig-Juñent, S. (2013). Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology*, 289(4), 285–293.
- Ojeda, R. A., Novillo, A., & Ojeda, A. A. (2015). Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. *Biology of Caviomorph Rodents: Biodiversity and Evolution. SAREM Series A. Mammalogical Research, Buenos Aires*, 121–138.
- Opazo, J. C. (2005). A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3), 932–937.
- Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66, 498–532.
- Pagel, M., Meade, A., & Barker, D. (2004). Bayesian Estimation of Ancestral Character States on Phylogenies. *Systematic Biology*, 53(5), 673–684.
- Parada, A., D'Elía, G., Bidau, C. J., & Lessa, E. P. (2011). Species groups and the evolutionary diversification of tuco-tucos, genus *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, 92(3), 671–682.
- Patterson, B. D. (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions*, 6, 141–151.

- Patterson, B. D., & Upham, N. S. (2014). A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 942–963.
- Patton, J. L., Pardiñas, U. F. J., & D'Elía, G. (2015a). *Mammals of south america, volume 2: Rodents* (Vol. 2). University of Chicago Press.
- Pérez, M. E., & Pol, D. (2012). Major radiations in the evolution of caviid rodents: reconciling fossils, ghost lineages, and relaxed molecular clocks. *PLoS One*, 7(10), e48380.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., & Vines, K. (2006). CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. *R News*, 6(1), 7–11.
- Poux, C., Chevret, P., Huchon, D., de Jong, W. W., & Douzery, E. J. P. (2006). Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology*, 55(2), 228–244.
- Rabosky, D. L., & Adams, D. C. (2012). Rates of morphological evolution are correlated with species richness in salamanders. *Evolution*, 66(6), 1807–1818.
- Rabosky, D. L., Grudler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., Brown, J. W., Larson, J. G. (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 701–707.
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J., & Alfaro, M. E. (2013). correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications*, 4, 1–8.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223.
- Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D., & Hollingsworth, P. M. (2001). Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 293(5538), 2242–2245.
- Ricklefs, R. E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 601–610.
- Rinderknecht, A., & Blanco, R. E. (2008). The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 923–928.
- Rodríguez-serrano, E., Palma, R. E., & Hernández, C. E. (2008). Molecular Phylogenetics and Evolution The evolution of ecomorphological traits within the Abrothrichini (Rodentia: Sigmodontinae): A bayesian phylogenetics approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 473–480.
- Rohrman, A., Sachse, D., Mulch, A., Pingel, H., Tofelde, S., Alonso, R. N., & Strecker, M. R. (2016). Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Scientific Reports*, 6, 35678.
- Rowe, D. L., Dunn, K. a., Adkins, R. M., & Honeycutt, R. L. (2010). Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*,

37(2), 305–324.

- Rowe, D. L., & Honeycutt, R. L. (2002). Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the caviioidea (Mammalia, Rodentia). *Molecular Biology and Evolution*, *19*, 263–277.
- Rundell, R. J., & Price, T. D. (2009). Adaptive radiation , nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(7), 394–399.
- Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation* (Oxford: Ox).
- Sedano, R. E., & Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, *37*(2), 325–343.
- Simpson, G. (1953). *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Slater, G. J., Price, S. A., Santini, F., & Alfaro, M. E. (2010). Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B*, *277*, 3097–3104.
- Sobrero, R., Campos, V. E., Giannoni, S. M., & Ebensperger, L. A. (2010). Octomys mimax (Rodentia: Octodontidae). *Mammalian Species*, *42*(1), 49–57.
- Springer, M. . S. ., & Douzery, D. . (1996). Secondary structure and patterns of evolution among mammalian mitochondrial 12S rRNA molecules. *Journal of Molecular Evolution*, *43*, 357–373.
- Steeman, M. E., Hebsgaard, M. B., Fordyce, R. E., Ho, S. Y. W., Rabosky, D. L., Raheek, C., ... Willerslev, E. (2009). Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans. *Systematic Biology*, *58*(6), 573–585.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., & Kumar, S. (2013). MEGA6 : Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6 . 0. *Molecular Biology and Evolution*, *30*(12), 2725–2729.
- Taraborelli, P., Moreno, P., Sassi, P., Dacar, M. A., & Ojeda, R. (2011). New eco-morphological-behavioural approach of the chinchilla rats in the pre-Andean foothills of the Monte Desert (Argentina). *Journal of Natural History*, *45*(27–28), 1745–1758.
- Upham, N. S., Ojala-Barbour, R., Brito M, J., Velazco, P. M., & Patterson, B. D. (2013). Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1), 191. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-13-191>.
- Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2012). Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *63*(2), 417–429.
- Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2015a). 2. Evolution of Caviomorph Rodents: a complete phylogeny and timetree for living genera. In A. I. Vassallo & D. Antenucci (Eds.), *Biology of Caviomorph Rodents : Diversity and Evolution* (pp. 63–120).
- Upham, N. S., & Patterson, B. D. (2015b). Evolution of caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree for living genera. *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*. Buenos Aires: SAREM Series A, *1*, 63–120.

- Veblen, T. T., Young, K. R., & Orme, A. R. (2015). *The physical geography of South America*. Oxford University Press.
- Venditti, C., Meade, A., & Pagel, M. (2011). Multiple routes to mammalian diversity. *Nature*, *479*(7373), 393–396. <http://doi.org/10.1038/nature10516>
- Voloch, C. M., Vilela, J. F., Loss-Oliveira, L., & Schrago, C. G. (2013). Phylogeny and chronology of the major lineages of New World hystricognath rodents: insights on the biogeography of the Eocene/Oligocene arrival of mammals in South America. *BMC Research Notes*, *6*(1), 160. <http://doi.org/10.1186/1756-0500-6-160>
- Voss, R. S., Hubbard, C., & Jansa, S. a. (2013). Phylogenetic Relationships of New World Porcupines. Implications for Taxonomy, Morphological Evolution, and Biogeography. *American Museum Novitates*, *3769*(3769), 36.
- Vrba, E. (1992). American Society of Mammalogists at the 70th Annual Presented Address , Meeting of Keynote. *American Society of Mammalogists*, *73*(1), 1–28.
- Weir, J. T., & Price, M. (2011). Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology*, *20*(21), 4550–4563.
- Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Vol. 2). JHU Press.
- Wlasiuk, G., Carlos Garza, J., Lessa, E. P., & Smith, T. B. (2003). Genetic and geographic differentiation in the Rio Negro tuco-tuco (*Ctenomys rionegrensis*): inferring the roles of migration and drift from multiple genetic markers. *Evolution*, *57*(4), 913–926.
- Wyss, A. R., Flynn, J. J., Norell, M. a., Swisher, C. C., Charrier, R., Novacek, M. J., & McKenna, M. C. (1993). South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*, *365*(6445), 434–437. <http://doi.org/10.1038/365434a0>
- Xia, X. (2013). DAMBE5: a comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution*, *30*(7), 1720–1728.
- Xia, X., & Lemey, P. (2009). Assessing substitution saturation with DAMBE. *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to DNA and Protein Phylogeny*, *2*, 615–630.
- Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L., & Wang, Y. (2003). An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *26*(1), 1–7.

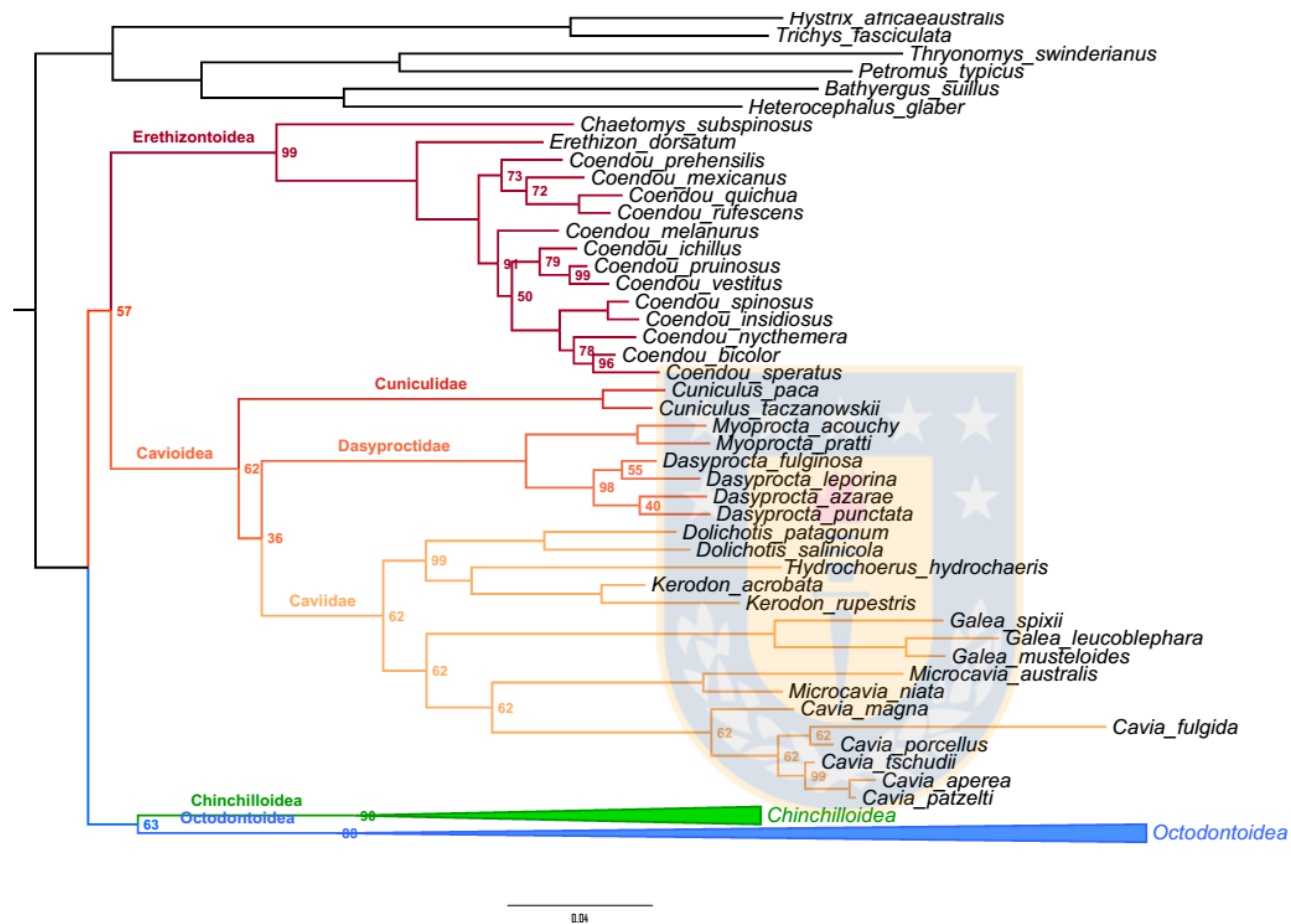


Figura 1. Árbol filogenético de Caviomorpha (Superfamilias Erethizontoidea y Caviioidea) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Los números en los nodos indican la probabilidad a posteriori (PP) de la inferencia Bayesiana. A aquellos nodos que no presentan número se les infirió una PP = 100. Fuente: Elaboración propia.

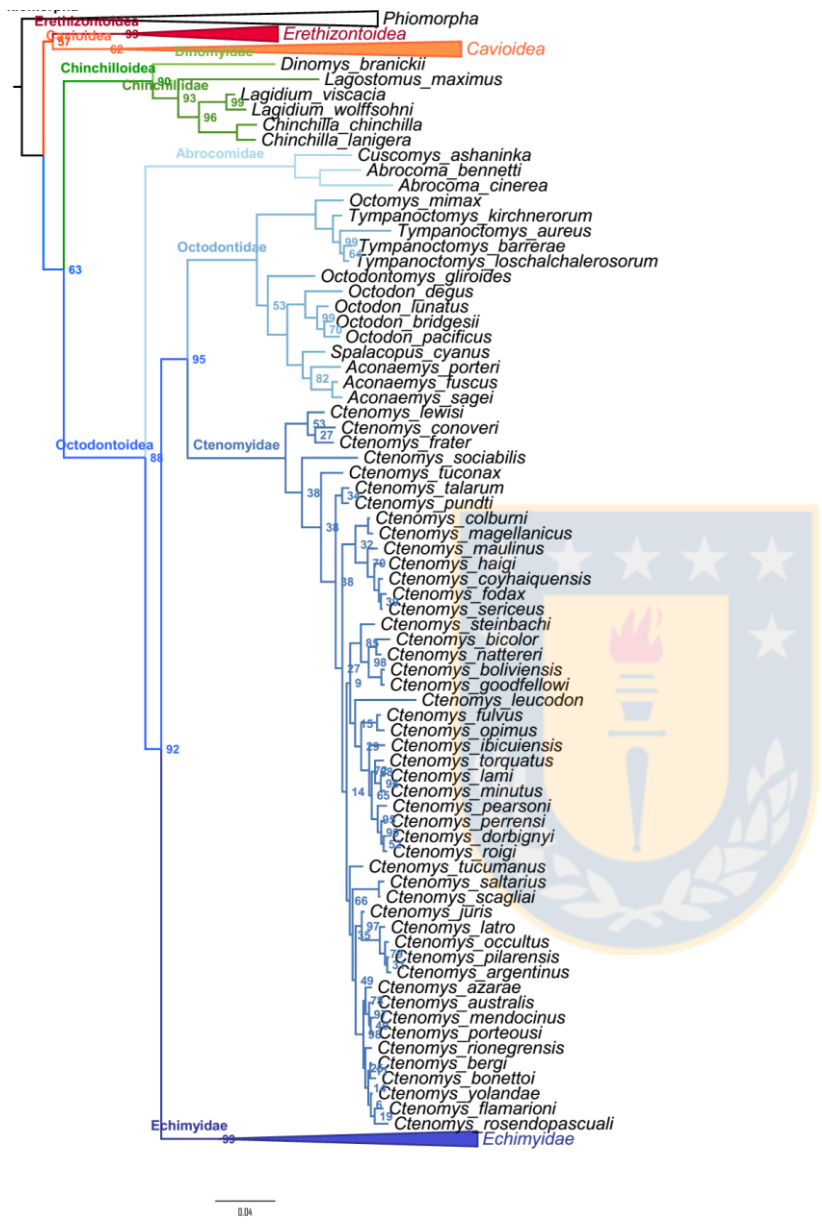


Figura 2. Árbol filogenético de Caviomorpha (Superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Los números en los nodos indican la probabilidad a posteriori (PP) de la inferencia Bayesiana. A aquellos nodos que no presentan número se les infirió una PP = 100. Fuente: Elaboración propia.

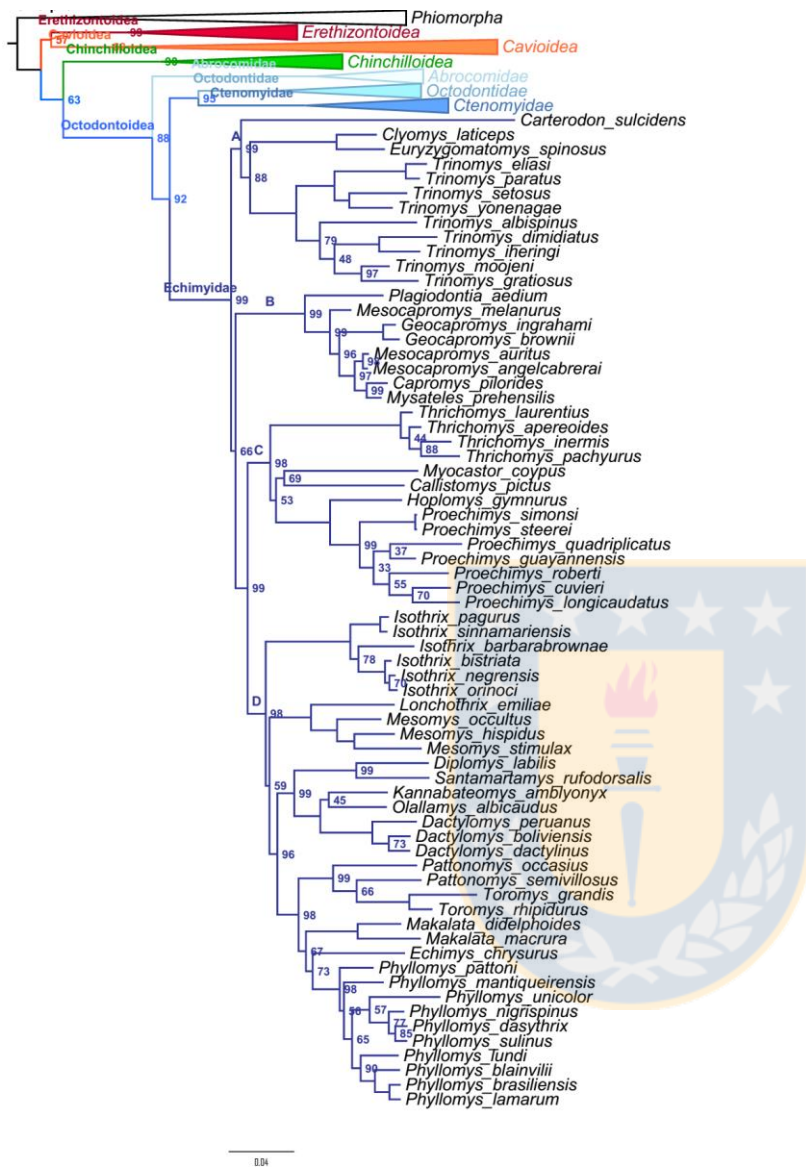


Figura 3. Árbol filogenético de Caviomorpha (Familia Echimyidae) inferido por inferencia Bayesiana, basado en una matriz de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Los números en los nodos indican la probabilidad a posteriori (PP) de la inferencia Bayesiana. A aquellos nodos que no presentan número se les infirió una PP = 100. Las lestra A, B, C y D hace referencia a los cuatro clados principales de la familia. Fuente: Elaboración propia.

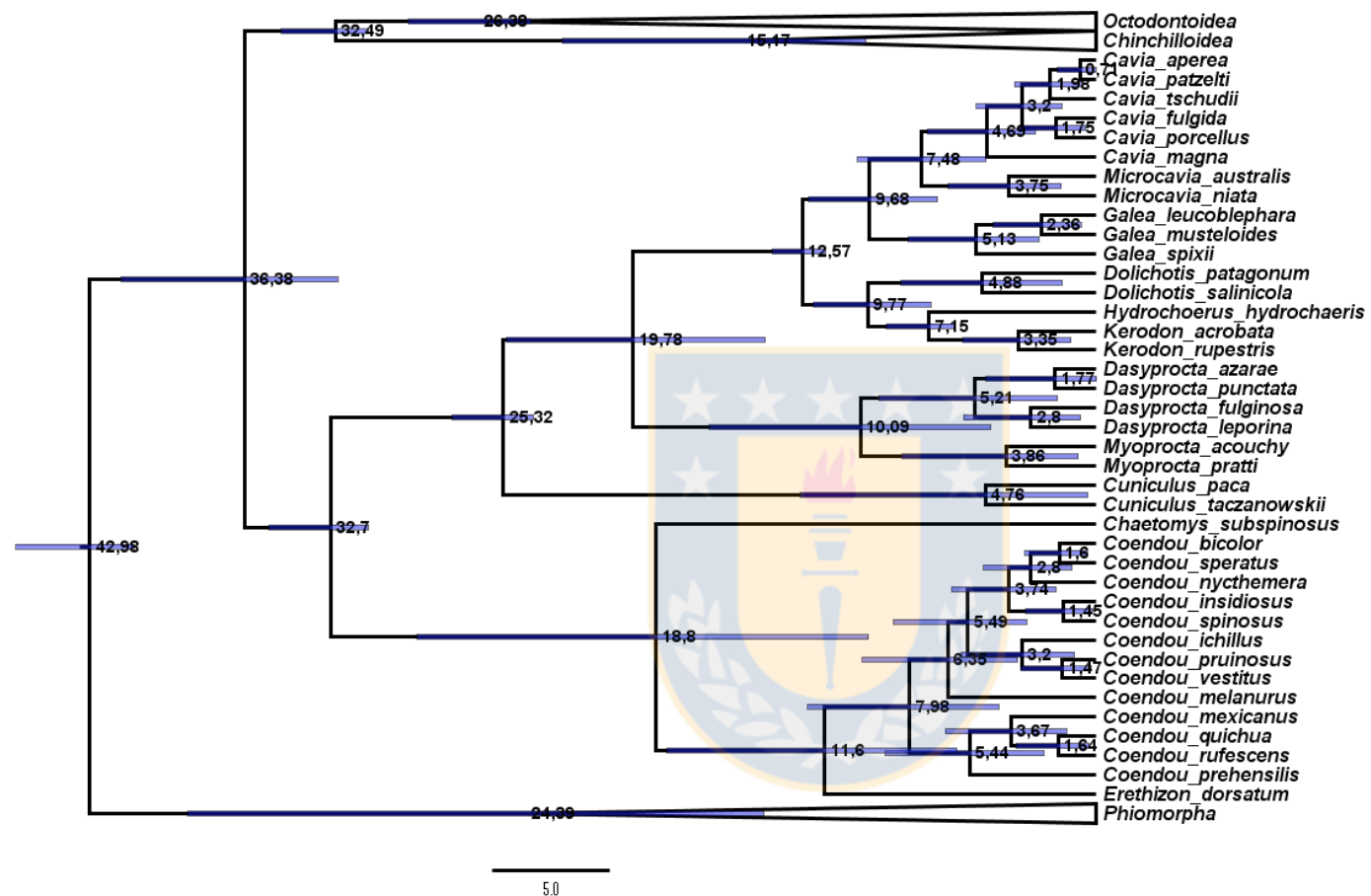


Figura 4. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Superfamilias Erethizontoidea y Cavoidea) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Tiempo de divergencia promedio se muestra a la derecha de cada nodo con un 95% de densidad posterior más alta (HPD, barras azules). Fuente: Elaboración propia.

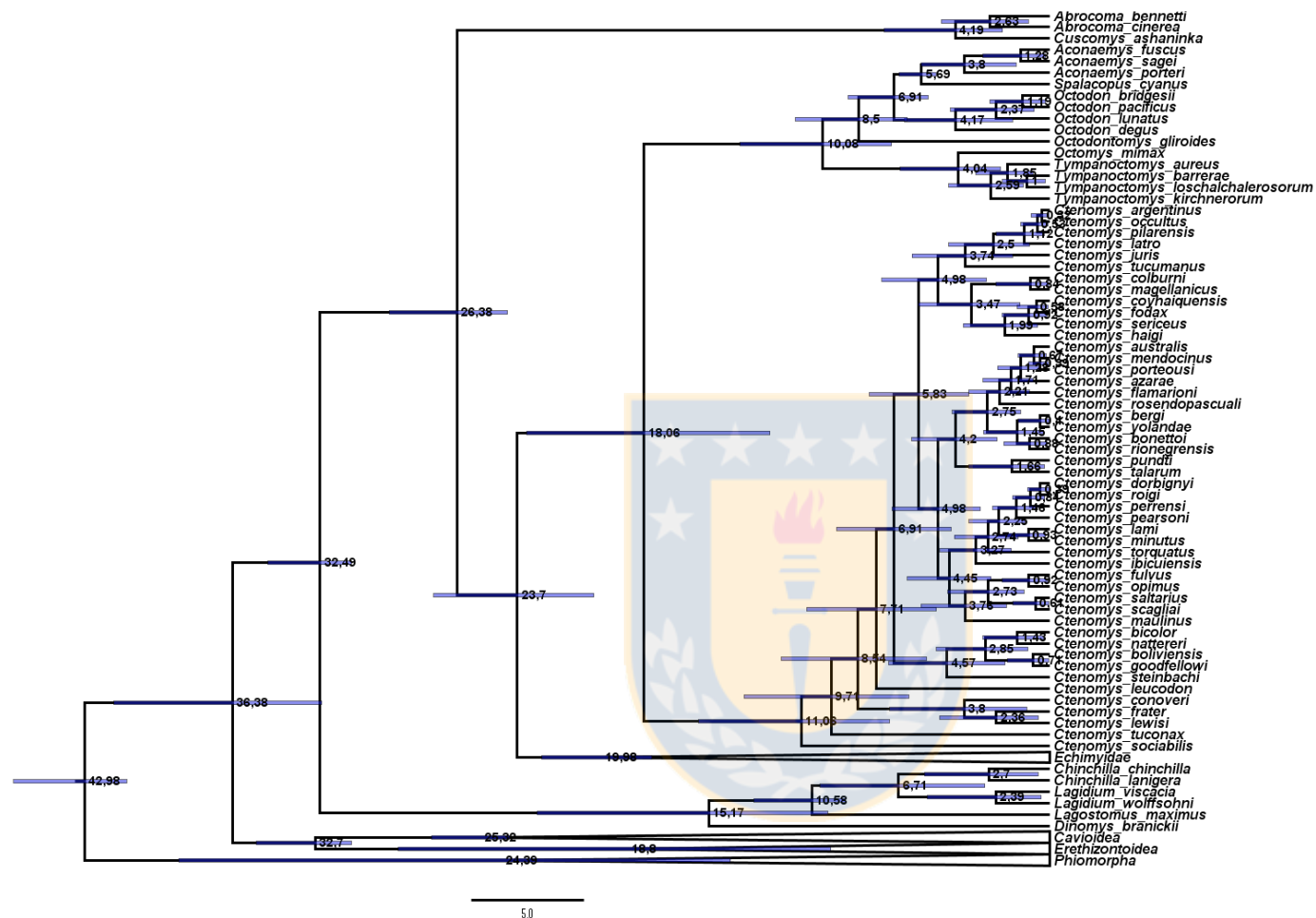


Figura 5. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Superfamilias Chinchilloidea y Octodontoidea) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Tiempo de divergencia promedio se muestra a la derecha de cada nodo con un 95% de densidad posterior más alta (HPD, barras azules). Fuente: Elaboración propia.

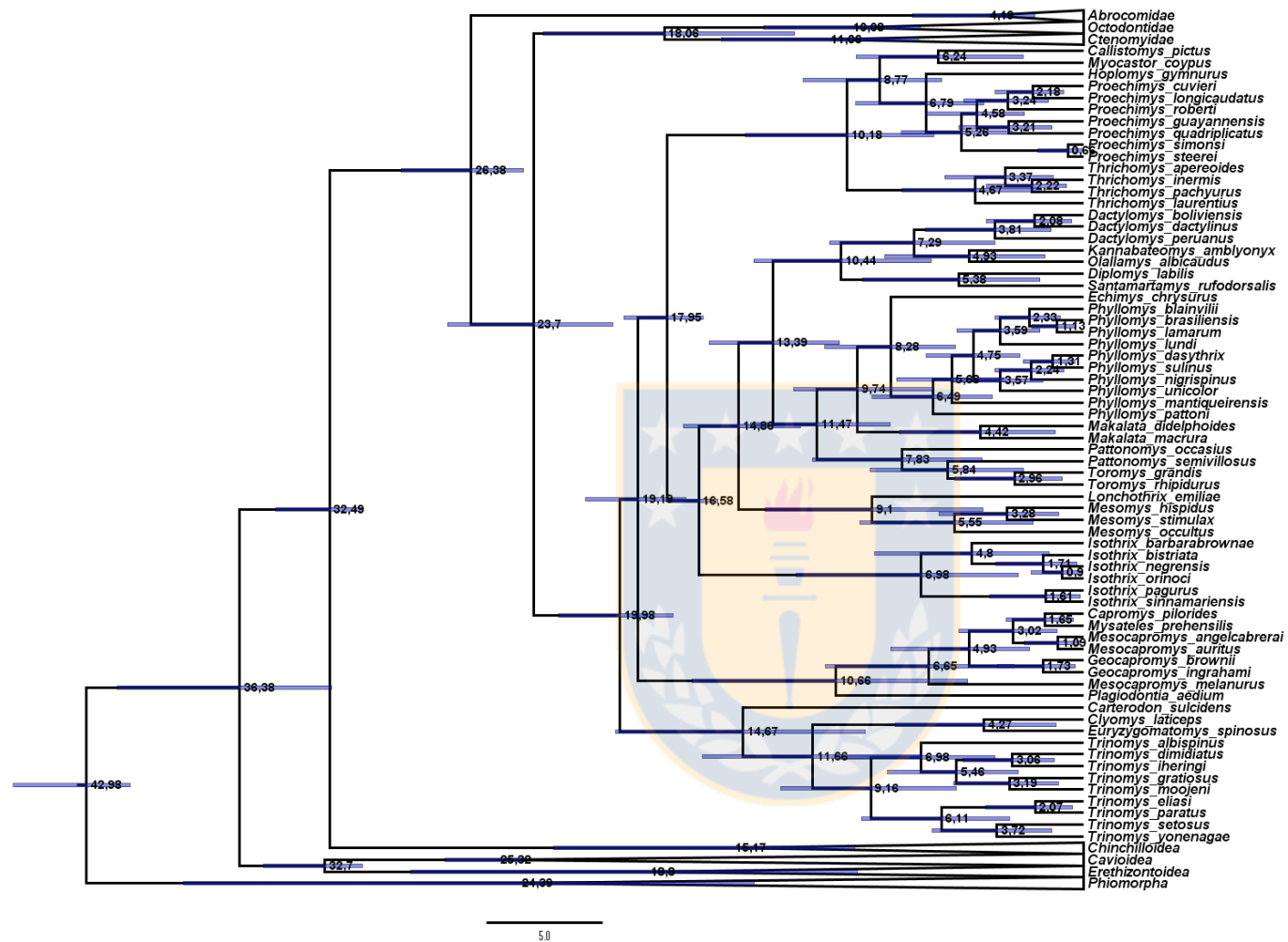


Figura 6. Árbol filogenético calibrado de Caviomorpha (Familia Echimyidae) basado en las tasas de sustitución de secuencias de 8 genes (Cytb, 12S rRNA, GHR, vWF, RAG1, 16S RNA, coi, irbp). Tiempo de divergencia promedio se muestra a la derecha de cada nodo con un 95% de densidad posterior más alta (HPD, barras azules). Fuente: Elaboración propia.

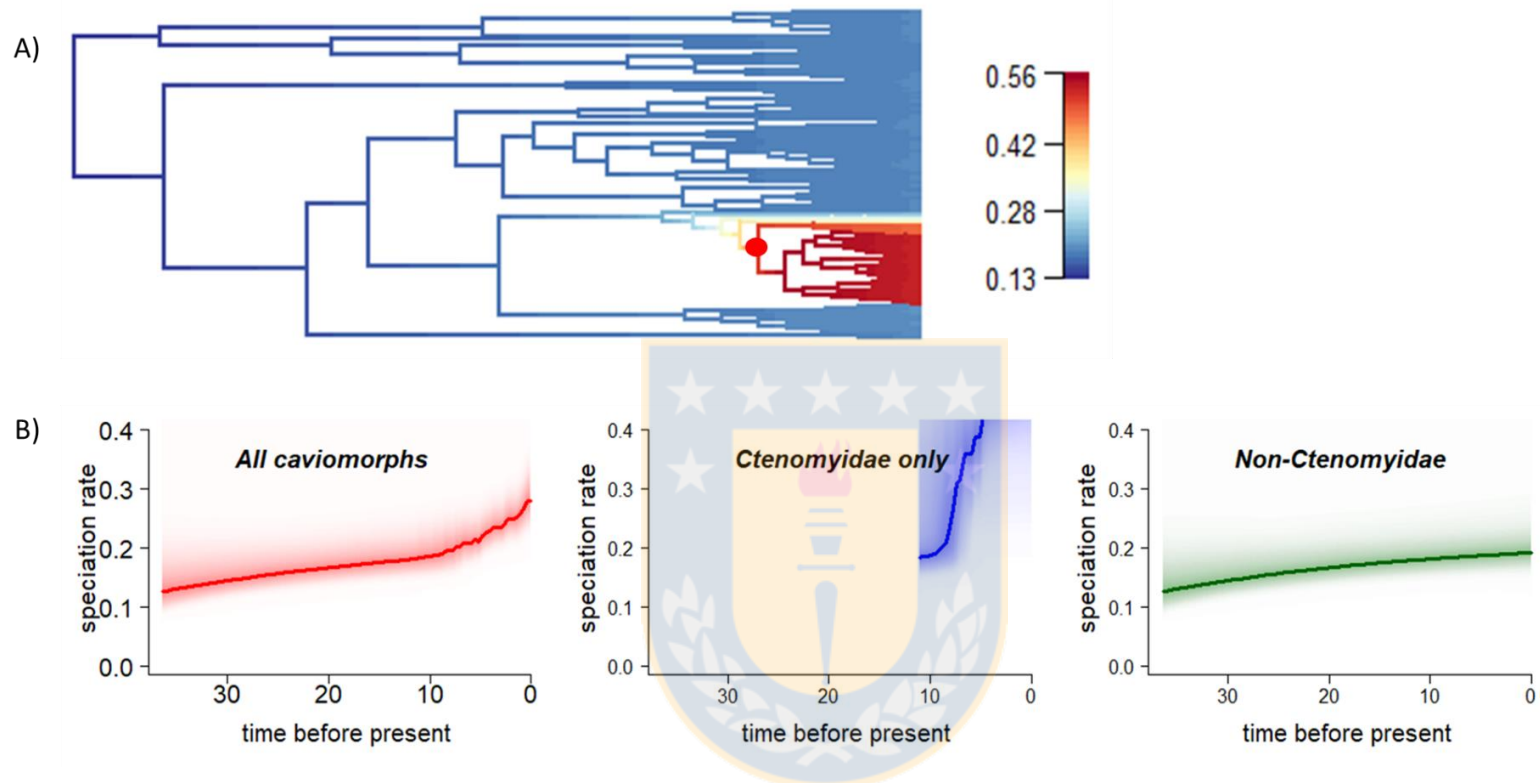


Figura 7. Tasa de especiación de Caviomorpha. (A) Árbol de consenso bayesiano que muestra la tasa de especiación en Caviomorpha. Variaciones continuas de la tasa de especiación están representadas por el color de las ramas, de rojo (alta) a azul (baja). El círculo indica la mejor configuración con la probabilidad más alta de ocurrencia de un cambio en la tasa de especiación. (B) Curvas de las tasas de especiación a través del tiempo. Rojo, tasa de especiación de todos los caviomorfos; azul, solo clado de la familia Ctenomyidae y verde, todos los caviomorfos excepto Ctenomyidae. Fuente: Elaboración propia.

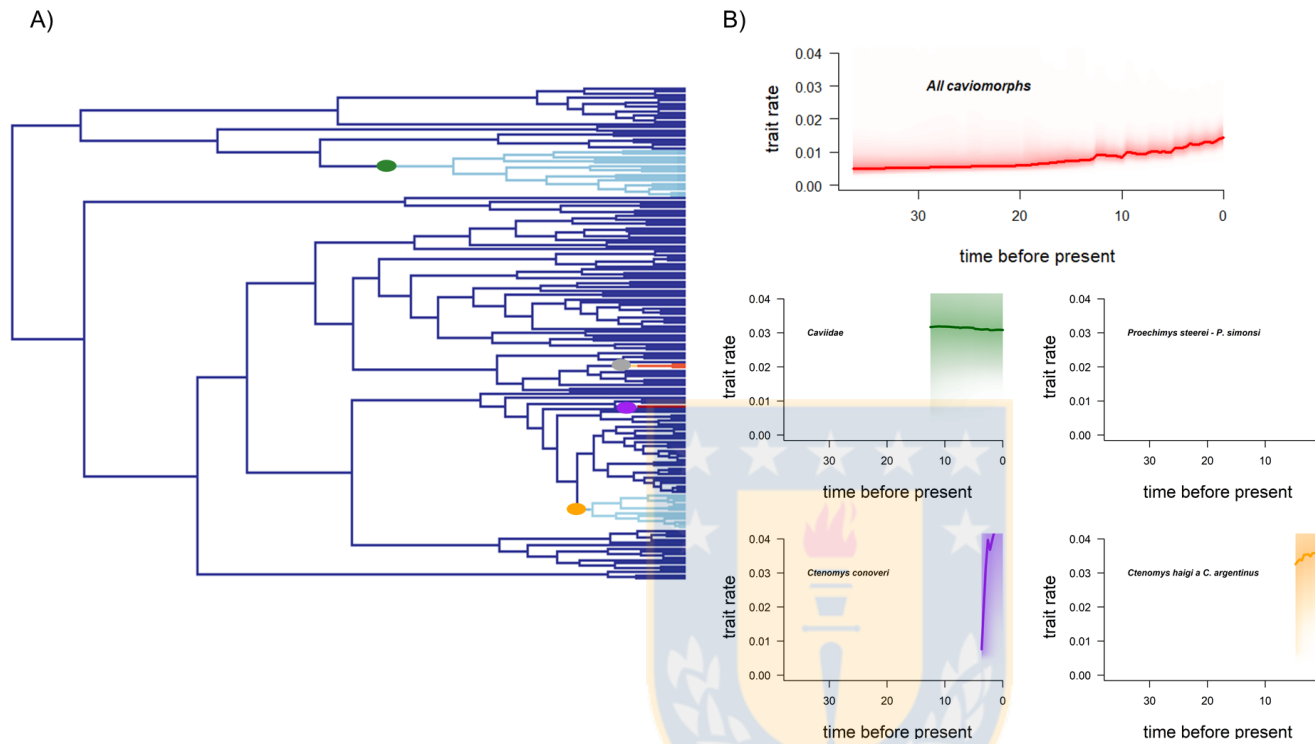


Figura 8. Tasa de evolución del tamaño corporal. (A) Árbol de consenso bayesiano que muestra la tasa de evolución del tamaño corporal en Caviomorpha. Variaciones continuas de la tasa de especiación están representadas por el color de las ramas, de rojo (alta) a azul (baja). Círculos indican la mejor configuración con la probabilidad más alta de ocurrencia de un cambio en la tasa de evolución. (B) Curvas de las tasas de evolución del tamaño corporal a través del tiempo. Rojo, tasa de especiación de todos los caviomorfos; verde, clado Caviidae; azul, *Proechimys steerei* – *P. simonsi*; púrpura, *Ctenomys conoveri*; y naranja, subclado de Ctenomyidae. Fuente: Elaboración propia.

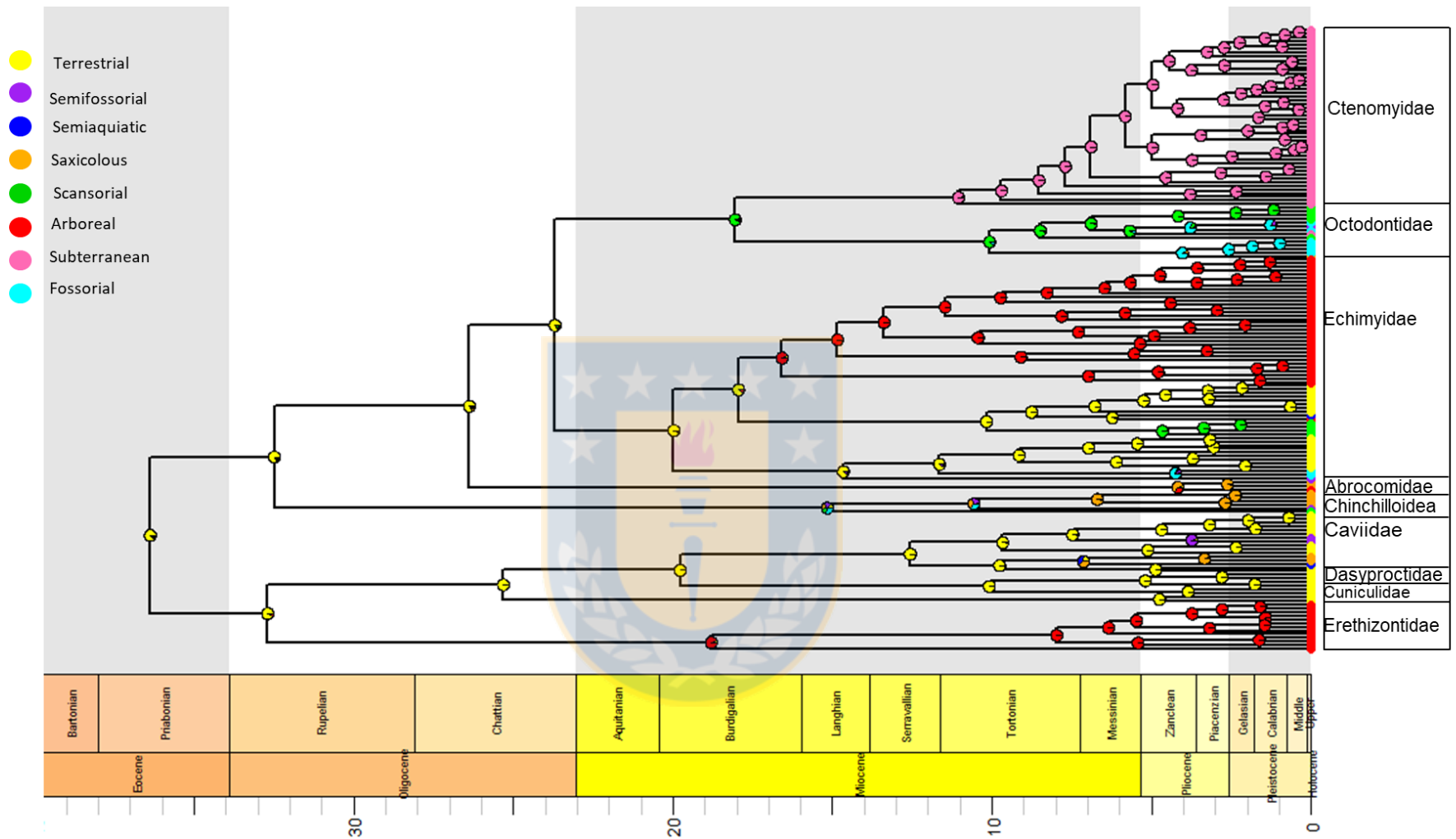


Figura 9. Reconstrucción de estados ancestrales del hábito locomotor en Caviomorpha. Los gráficos circulares en cada nodo representan la probabilidad de cada hábito locomotor inferido para ese nodo, deducido por la reconstrucción del estado ancestral de máxima verosimilitud. Fuente: Elaboración propia.

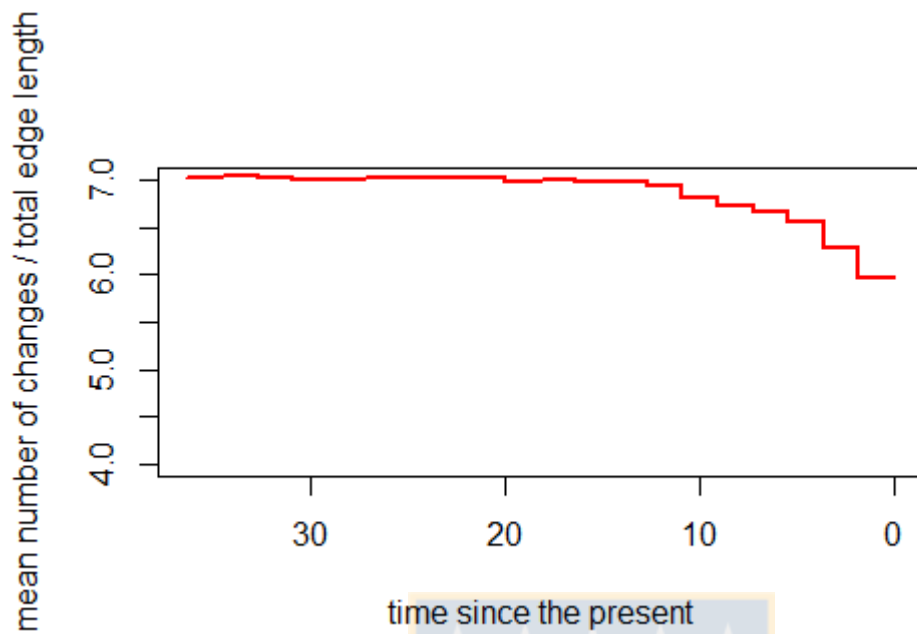


Figura 10. Tasa de evolución del hábito locomotor. Número de cambios corregido por el largo de ramas a través del tiempo. Fuente: Elaboración propia.

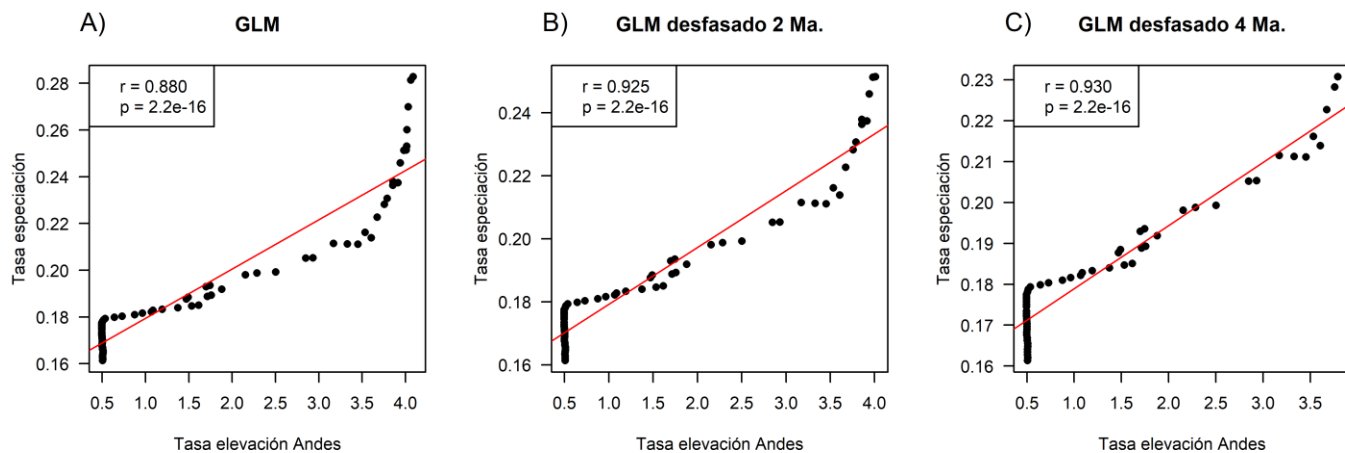


Figura 11. Modelo lineal generalizado (GLM), Tasa de especiación vs. Tasa de elevación de los Andes. A) GLM sin desfase temporal, B) GLM con desfase temporal de 2 Ma. y C) GLM con desfase temporal de 4 Ma. Línea roja representa la pendiente y r el valor de r^2 ajustado. Fuente: Elaboración propia.





Figura suplementaria 1. Configuraciones de cambio en la tasa de especiación que presentaron un 95% de credibilidad. Fuente: Elaboración propia.

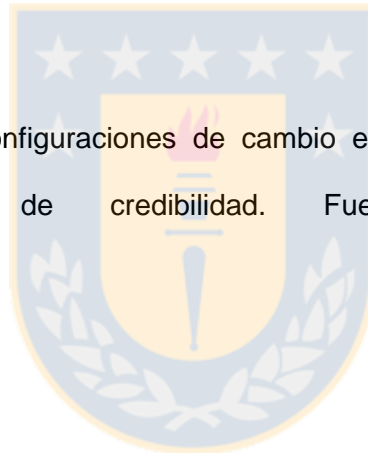




Figura suplementaria 2. 9 Configuraciones (de un total de 3379) de cambio en la tasa de evolución del tamaño corporal. Fuente: Elaboración propia.

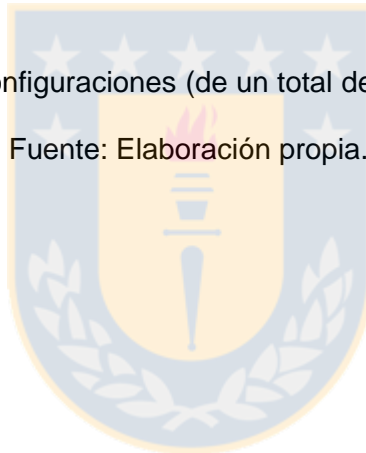


Tabla suplementaria 1. Códigos de acceso a las secuencias descargadas de GenBank.

	Cytb	12s_RNA	GHR	vWF	RAG1	16S_RNA	COI	irbp
Outgroup								
<i>Thryonomys swinderianus</i>	U59181.1	KJ192687.1	AF332035	AJ224674	JN633637.1	KJ193249.1	KJ192953.1	AJ427243.1
<i>Petromus typicus</i>	DQ139935.1	M63571.1	FM162079	AJ251144	JN414974.1			AJ427244.1
<i>Bathyergus suillus</i>	KJ866685.1	AY427020.1	FM162080	AJ238384				AJ427251.1
<i>Heterocephalus glaber</i>	AF155870	AY427075.1	AF332034	AJ251134	JN414953.1	AY011152.1		AM407925.1
<i>Trichys fasciculata</i>			FM162081	AJ224675				
<i>Hystrix africaeaustralis</i>	X70674.1	U12448.1	AF332033		AY249879.1			FM162058.1
Cavioidea								
Caviidae								
<i>Cavia aperea</i>	GU136759	AF433908	AF433930					
<i>Cavia fulgida</i>	gu136737							
<i>Cavia magna</i>	gu136734	AY765986.1						
<i>Cavia patzelti</i>	GU136760.1							
<i>Cavia porcellus</i>	EU544669	L35585	AF238492	AJ224663	JN414957.1	DQ334847.1	HM102293.1	AJ427248.1
<i>Cavia tschudii</i>	gu067538	AY012121	FJ855206		AY011890	AY011153		
<i>Galea leucoblephara</i>	GU067535.1							
<i>Galea musteloides</i>	GU067527	AF433911	AF433933	KJ742608.1	KJ742673.1			
<i>Galea spixii</i>	GU067492	AF433913.1	AF433935					
<i>Microcavia australis</i>	AF491750	AF433915.1	AF433937					
<i>Microcavia niata</i>	gu136725							

<i>Dolichotis patagonum</i>	AY382787	AF433917.1	AF433939		AY249878.1			
<i>Dolichotis salinicola</i>	GU136723	AF433919.1	AF433941					
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	GU136721	AF433924	AF433947	AJ251137	AY011891	AF069533	KF771219.1	JN414821.1
<i>Kerodon acrobata</i>	GU477346.1							
<i>Kerodon rupestris</i>	GU136722	AF433916	AF433938					
Cunculidae								
<i>Cuniculus paca</i>	AY206570	AF520693	AF433928	AJ251136			JF459150.1	
<i>Cuniculus taczanowskii</i>	KJ742656.1	AY012125	AF433929	JN415074.1	JN414950.1	AY011157.1		JN414811.1
Dasyproctidae								
<i>Dasyprocta azarae</i>	KJ936945.1							
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	AF437784.1							
<i>Dasyprocta leporina</i>	AF437783	AY093660	FJ855207	U31607			HQ919680.1	
<i>Dasyprocta punctata</i>		AF433921.1	AF433942		JN414962.1			JN414817.1
<i>Myoprocta acouchy</i>	AF437781.1	AF433922	AF433945	KJ742609.1	KJ742695.1			
<i>Myoprocta pratti</i>		AF433923.1	AF433946.1			AF422880.1	JF444937.1	
Chinchilloidea								
Chinchillidae								
<i>Chinchilla chinchilla</i>	AF464758.1							
<i>Chinchilla lanigera</i>	AF122820	AF520696	AF332036	AJ238385	JN414958	AY062170.1	GU130595.1	AF297280.1
<i>Lagidium viscacia</i>	AY254888.1		FJ855209					
<i>Lagidium wolffsohni</i>	AY227023.1							
<i>Lagostomus maximus</i>	AF245485.1		FJ855210					
Dinomyidae								
<i>Dinomys branickii</i>	AY254884	AF520697	AF332038	AJ251145	AY011893.1	AY011156.1		AM050862.1

Erethizontoidea**Erethizontidae**

<i>Chaetomys subspinosus</i>	EU544660								KT236247.1
<i>Coendou bicolor</i>	KC463859	AF520695	AF520663						
<i>Coendou ichillus</i>	KC463861								
<i>Coendou insidiosus</i>	KC261591.1	AY093667.1							
<i>Coendou melanurus</i>	AF411583	KX381511.1		AJ224664					
<i>Coendou mexicanus</i>	KC463863		FJ855212.1						JF445347.1
<i>Coendou nycthemera</i>	KC463864								
<i>Coendou prehensilis</i>	AF411584	KX381640.1							
<i>Coendou pruinus</i>	KC463880								
<i>Coendou quichua</i>	KC463882								
<i>Coendou rufescens</i>	KC463884								
<i>Coendou speratus</i>	KC261596.1								
<i>Coendou spinosus</i>	KC463880								
<i>Coendou vestitus</i>	KC463888								
<i>Erethizon dorsatum</i>	FJ357428	U12450.1	FJ855211.1	AJ251135.1	AY011887.1	AY011150.1	JF456596.1	AF179292.1	

**Octodontoidea****Abrocomidae**

<i>Abrocoma benetti</i>	AF244387.1		FJ855213	AJ251143	JN633625.1				JN414810.1
<i>Abrocoma boliviensis</i>	KJ742657.1								
<i>Abrocoma cinerea</i>	AF244388	AF520666	AF520643						FM162059.1
<i>Cuscomys ashaninka</i>	KJ742658.1	KJ742598.1	KJ742626.1	KJ742610.1	KJ742683.1				

Ctenomyidae

<i>Ctenomys argentinus</i>	AF370680					
<i>Ctenomys australis</i>	AF370697					JQ341043.1
<i>Ctenomys azarae</i>	AF144289.1					JQ341046.1
<i>Ctenomys bergi</i>	AF144284.1					
<i>Ctenomys bicolor</i>	JX880049.1				KM514671.1	
<i>Ctenomys boliviensis</i>	AF007038	U12446	FJ855214	JN415078.1	JN414961.1	JQ341048.1
<i>Ctenomys bonettoi</i>	AF144287.1					
<i>Ctenomys colburni</i>	HM777474					
<i>Ctenomys conoveri</i>	AF007055					
<i>Ctenomys coyhaiquensis</i>	AF119112	KF590700	KF590678	KF590666	KF590659	
<i>Ctenomys dorbignyi</i>	KT818653.1					JX275542.1
<i>Ctenomys flamarioni</i>	AF119107					JQ341052.1
<i>Ctenomys fodax</i>	HM777475					
<i>Ctenomys frater</i>	AF007045					
<i>Ctenomys fulvus</i>	AF370688					
<i>Ctenomys goodfellowi</i>	AF007050					
<i>Ctenomys haigi</i>	AF422920	AF422853			AF422887.1	JQ341050.1
<i>Ctenomys ibicuiensis</i>	JQ389026.1					JQ389081.1
<i>Ctenomys juris</i>	AF144275.1					
<i>Ctenomys lami</i>	HM777477					JQ322907.1
<i>Ctenomys leucodon</i>	AF007056					
<i>Ctenomys lewisi</i>	AF007049					
<i>Ctenomys magellanicus</i>	HM777479					
<i>Ctenomys maulinus</i>	AF370703			AJ251138		



<i>Ctenomys mendocinus</i>	HM777480		
<i>Ctenomys minutus</i>	HM777481		HM237043.1
<i>Ctenomys nattereri</i>	HM777484		JQ389082.1
<i>Ctenomys occultus</i>	HM777485		
<i>Ctenomys opimus</i>	AF007042		
<i>Ctenomys pearsoni</i>	AF119108		KT900157.1
<i>Ctenomys perrensi</i>	HM777487		JX275509.1
<i>Ctenomys pilarensis</i>	AF144266.1		
<i>Ctenomys rionegrensis</i>	AF119103		JX275503.1
<i>Ctenomys roigi</i>	HM777492		
<i>Ctenomys rosendopascuali</i>	AF143220.1		
<i>Ctenomys saltarius</i>	HM777493		
<i>Ctenomys scagliai</i>	HM777494		
<i>Ctenomys sericeus</i>	HM777496		
<i>Ctenomys sociabilis</i>	HM777495		JQ341051.1
<i>Ctenomys steinbachi</i>	AF007044	AF520667	JQ341047.1
<i>Ctenomys talarum</i>	HM777497		JQ341049.1
<i>Ctenomys torquatus</i>	AF119111		JQ389073.1
<i>Ctenomys tuconax</i>	AF370684		
<i>Ctenomys tucumanus</i>	AF370691		
<i>Ctenomys pundti</i>	HM777491.1		
<i>Ctenomys yolandae</i>	AF144285.1		
<i>Ctenomys porteوسي</i>	AF370682.1		JQ341045.1
<i>Ctenomys latro</i>	HM777478.1		



Echimyidae

<i>Dactylomys boliviensis</i>	L23339	AF422875	JX515334	AJ849307	EU313298	AF422909		
<i>Dactylomys dactylinus</i>	L23337	AF422874	KF590681	KF590667	EU313300	AF422908		
<i>Dactylomys peruanus</i>	EU313207							
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	AF422916	AF422849		AJ849310		AF422883		
<i>Olallamys albicaudus</i>	KF590697.1		KF590690.1	KF590673.1				
<i>Callistomys pictus</i>		KJ742594.1	KY303654.1	KY303659.1	KJ742677.1			KY303656.1
<i>Diplomys labilis</i>	KJ742660.1		KJ742636.1	KJ742613.1	KJ742685.1			
<i>Echimyus chrysurus</i>	L23341	AF422877	JX515333	AJ251141	EU313302	AF422911	JF458603.1	AJ427247.1
<i>Isothrix barbarabrownae</i>	EU313214	KF590701	KF590682	KF590668	EU313304			
<i>Isothrix bistrata</i>	L23355	AF422873	JX515336	AJ849308	EU313305	AF422907		JX515314.1
<i>Isothrix negrensis</i>	EU313220	AF422873						
<i>Isothrix orinoci</i>	EU313223	KF590702	KF590683	KF590669	KF590660			
<i>Isothrix pagurus</i>	EU313227	KF590703	KF590684	KF590670	KF590661			
<i>Isothrix sinnamariensis</i>	AY745734	KF590704	KF590685	AJ849309	EU313312		JF458606.1	
<i>Makalata didelphoides</i>	EU302692	AF422878	JX515332	AJ849311	EU313314	AF422912	JF444311.1	JF297756.1
<i>Makalata macrura</i>	EU313236	AF422879	KF590687	AJ849312.1	EU313328	AF422913.1		
<i>Pattonomys semivillosus</i>	KJ742662.1			KJ742616.1	KJ742687.1		JF458604.1	
<i>Pattonomys occasius</i>	KJ742661.1		KJ742637.1					
<i>Phyllomys blainvillii</i>	EF608180	AF422876	JX515331	AJ849314	JX515323	AF422910	JF297686.1	JF297784.1
<i>Phyllomys brasiliensis</i>	EF608182.1	AY093666		JF297729.1			JF297680.1	JF297778.1
<i>Phyllomys dasythrix</i>	EU313243.1	KJ742605.1	KJ742641.1	JF297709.1	KJ742689.1		JF297660.1	JF297757.1
<i>Phyllomys lamarum</i>	EU313244.1			JF297731.1			JF297682.1	JF297780.1
<i>Phyllomys lundi</i>	KU756488.1			JF297721.1			JF297672.1	JF297770.1

<i>Phyllomys mantiqueirensis</i>	EF608179.1			JF297720.1			JF297671.1	JF297769.1
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	EF608184.1			JF297719.1			JF297670.1	JF297768.1
<i>Phyllomys pattoni</i>	EF608187.1	KJ742606.1	KJ742642.1	JF297754.1	KJ742690.1		JF297705.1	JF297803.1
<i>Phyllomys sulinus</i>	JF297834.1			JF297713.1			JF297664.1	JF297762.1
<i>Phyllomys unicolor</i>	EF608188.1							
<i>Santamartamys rufodorsalis</i>	KJ742664.1							
<i>Toromys grandis</i>	KF590699		KF590694	KF590676	EU313336			
<i>Toromys rhipidurus</i>	KJ742663.1		KJ742638.1	KJ742617.1	KJ742686.1			
<i>Carterodon sulcidens</i>	KJ742666.1	KJ742596.1	KY303655.1	KY303660.1	KJ742678.1			KY303657.1
<i>Clyomys laticeps</i>	AF422918	AF422851	JX515326	AJ849306	KJ742679.1	AF422885		JX515316.1
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	EU544667	AF422854	JX515327	AJ849319	KJ742680.1	AF422888.1	GU938885.2	JF297755.1
<i>Hoplomys gymnurus</i>	AF422922	AF520668	AF520661	JN415080.1	JN414965.1	AF422896		JN414818.1
<i>Lonchothrix emiliae</i>	EU313229	AF422857				AF422891		
<i>Mesomys hispidus</i>	L23385	AF422860	JX515335	AJ849305	EU313322	AF422894	HQ919652.1	JX515317.1
<i>Mesomys occultus</i>	L23388	AF422858	KF590689		EU313331	AF422893.1		
<i>Mesomys stimulax</i>	L23389	KJ742603.1	KJ742630.1	KJ742618.1	KJ742674.1			
<i>Proechimys quadriplicatus</i>	AF308435.1							
<i>Proechimys guayannensis</i>	AY206610.1							
<i>Proechimys roberti</i>	EU544666			AJ251139				
<i>Proechimys cuvieri</i>	AJ251400	KF590707	KF590693	KF590675	KF590665		EU096884.1	JX515318.1
<i>Proechimys longicaudatus</i>		U12447	FJ855217	AJ849313	KJ742681.1			
<i>Proechimys simonsi</i>	EU313249	AF422864	JX515324	AJ849320	EU313332	AF422898	EU095486.1	
<i>Proechimys steerei</i>							JF459060.1	
<i>Thrichomys apereoides</i>	EU544668	AF422855	JX515325	AJ849315	EU313334	AF422889		JX515319.1

<i>Thrichomys inermis</i>	JX459892.1						
<i>Thrichomys laurentius</i>	JX459885.1						
<i>Thrichomys pachyurus</i>	JX459897.1						
<i>Trinomys dimidiatus</i>	AF194298.1	AF422867		KJ742620.1	KJ742682.1	AF422901.1	
<i>Trinomys eliasi</i>	KJ707247.1	AF422869				AF422903.1	
<i>Trinomys iheringi</i>	EU544664	AF422868	KF590695	KF590677	EU313337	AF422902	
<i>Trinomys moojeni</i>	KF562097.1						
<i>Trinomys paratus</i>	U35165	AF422866	JX515330	AJ849316		AF422900	JX515320.1
<i>Trinomys setosus</i>	AF422924	AF422870	JX515329	AJ849317		AF422904	
<i>Trinomys yonenagae</i>	AF194295	AF422865	JX515328	AJ849318		AF422899	
<i>Trinomys graciosus</i>	KJ707248.1						
<i>Trinomys albispinus</i>	KM014008.1	KM013964.1	KM013987.1	KM014003.1	KM013992.1	KM013976.1	KM013997.1
<i>Myocastor coypus</i>	EU544663	AF422852	AF520662	AJ251140	AY011892	AF422886	JN414814.1
<i>Capromys pilorides</i>	AF422915	AF422848	AF433950	AJ251142	JX515322	AF422882	AM407927.1
<i>Plagiodontia aedium</i>	KM014007	KM013963	KM013986	KM014002	KM013991	KM013975	KM013996.1
<i>Geocapromys ingrahami</i>	KM014006	KM013961	KM013985	KM014000	KM013990	KM013973	KM013995.1
<i>Geocapromys brownii</i>	KJ742653.1	KJ742599.1	KJ742644.1	KJ742621.1	KM013989.1	KM013972.1	KM013994.1
<i>Mysateles prehensilis</i>	KJ742670.1	KM013962	KJ742634.1	KM014001	KJ742696.1	KM013974	
<i>Mesocapromys melanurus</i>	KJ742669.1	KJ742602.1			KJ742691.1		
<i>Mesocapromys auritus</i>	KJ742655.1	KJ742601.1	KJ742633.1	KJ742623.1	KJ742693.1		
<i>Mesocapromys angelcabrerai</i>	KJ742654.1	KJ742595.1	KJ742632.1	KJ742622.1	KJ742694.1		
Octodontidae							
<i>Aconaemys fuscus</i>	KC731571.1	AF520674	AF520657				
<i>Aconaemys porteri</i>		AF520671	AF520644.1				

<i>Aconaemys sagei</i>	KJ742650.1	AF520672	AF520645.1		KJ742675.1		
<i>Octodon degus</i>	AF007059.1	AM407930	AM407928.1			AF422881.1	JF444360.1
<i>Octodon lunatus</i>	AF227514.1	AF520681	AF520651.1	AJ238386			AM050863.1
<i>Octodon pacificus</i>		KX646496.1					
<i>Octodon bridgesii</i>	KJ742651.1	AF520677.1		KJ742611.1	KJ742676.1		
<i>Octodontomys gliroides</i>	AF370706	AF520683	AF520649	KF590672	KF590663	GQ121088.1	JN414823.1
<i>Octomys mimax</i>	GQ121098.1	AF520686	AF520665			GQ121057.1	
<i>Spalacopus cyanus</i>	AF007061.1	AF520688	AF520653				
<i>Tympanoctomys aureus</i>		AY249753.1	AY249752.1				
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	GQ121105.1	AF520691	AF520655			GQ121066.1	
<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>		KX646514.1	KX646539.1				
<i>Tympanoctomys loschaltalerosorum</i>	KJ742652.1	KJ742607.1	KJ742635.1	KJ742612.1	KJ742684.1		

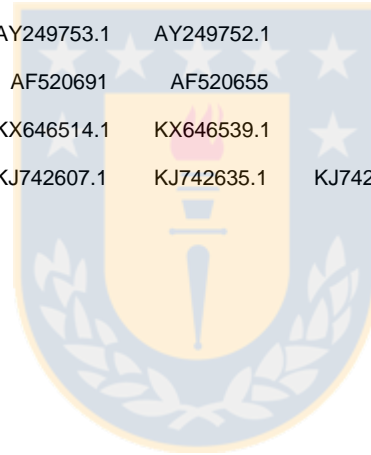


Tabla Suplementaria 2. Puntos de calibración utilizados para este estudio. Rango en millones de años (Ma.) con un 95% de confianza y los priors de la distribución normal (Mean y S). Se utilizó R para denominar al prior “Mean in real space”. Esta información se extrajo de los trabajos mencionados en las referencias.

	Ma.	Mean , S	Referencias
Hystricognathi	41 - 56	1.063 , 1	Patterson & Upham 2014
Hystricidae	11 - 15	R1.280 , 1	Patterson & Upham 2014
Caviomorpha/Phiomorpha	41 - 56	1.063 , 1	Patterson & Upham 2014
Cavioidea/Erethizontoidea	31.4 - 40.7	0.630 , 1	Patterson & Upham 2014
Cavioidea	24.2 - 30.6	0.237 , 1	Patterson & Upham 2014
Caviidae	11.8 - 13.9	0.400 , 0.4	Patterson & Upham 2014
<i>Hydrochoerus-Kerodon</i>	6.2 - 11.7	0.095 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Microcavia/Cavia-Galea</i>	6.2 - 11.7	0.095 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Microcavia/Cavia</i>	4.19 - 9.07	R1.614 , 1	Dunnum <i>et al.</i> 2010
Chinchilloidea/Octodontoidea	31.4 - 40.7	0.627 , 1	Patterson & Upham 2014
Chinchillidae	9.37 - 19	0.655 , 1	Patterson & Upham 2014
Echimyidae-Octodontidae/Ctenomyidae	24.5 - 37.5	0.960 , 1	Upham & Patterson 2012
Echimyidae "arboreal"	16 - 24.2	0.495 , 1	Patterson & Upham 2014
Abrocomidae	2.15 - 6.1	R1.305 , 1	Patterson & Upham 2014
Octodontidae	6.7 - 11.8	R1.700 , 1	Patterson & Upham 2014
Ctenomyidae	3.57 - 5.3	R0.573 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Aconaemys/Spalacopus-Octodon</i>	5.25 - 11.8	0.272 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Octomys/Octodontomys-Tympanoctomys</i>	2.18 - 6.8	R1.528 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Trichomys-Myocastor/Proechimys/Hoplomys</i>	6.22 - 11.8	0.113 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Myocastor-Proechimys/Hoplomys</i>	6.22 - 11.8	0.113 , 1	Patterson & Upham 2014
<i>Trinomys-Euryzygomatomys/Clyomys</i>	6.22 - 11.8	0.113 , 1	Patterson & Upham 2014

Patterson, B.D., Upham, N.S., 2014. A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia : Ctenohystrica). *Zoological Journal of the Linnean Society* 942–963. doi:10.1111/zoj.12201

Upham, N.S., Patterson, B.D., 2012. Molecular Phylogenetics and Evolution Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea, Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63, 417–429. doi:10.1016/j.ympev.2012.01.020

Tabla suplementaria 3. Tamaño corporal (largo máximo cabeza – cuerpo) en milímetros y hábito locomotor de las especies de Caviomorpha, y trabajos de los cuales se extrajo esta información.

Taxa	Head-Body	Referecias	Habitus	Referencias
<i>Cavia aperea</i>	395	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cavia fulgida</i>	265	Patton et al. 2015, Bonvicino et al. 2008	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cavia magna</i>	310	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cavia patzelti</i>	290	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cavia porcellus</i>	500	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cavia tschudii</i>	313	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Galea leucoblephara</i>	235	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Galea musteloides</i>	240	Patton et al. 2015, Iriarte 2008	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Galea spixii</i>	234	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Microcavia australis</i>	245	Patton et al. 2015	Semifossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Microcavia niata</i>	200	Patton et al. 2015	Semifossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dolichotis patagonum</i>	800	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dolichotis salinicola</i>	515	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1300	Patton et al. 2015	Semiaquatic	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Kerodon acrobata</i>	384	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Kerodon rupestris</i>	297	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cuniculus paca</i>	820	Patton et al. 2015, http://animaldiversity.org	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cuniculus taczanowskii</i>	820	Patton et al. 2015, http://animaldiversity.org	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dasyprocta azarae</i>	575	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	760	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dasyprocta leporina</i>	650	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dasyprocta punctata</i>	600	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Myoprocta acouchy</i>	390	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Myoprocta pratti</i>	383	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Chinchilla chinchilla</i>	320	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Chinchilla lanigera</i>	260	Iriarte 2010, Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Lagidium viscacia</i>	425	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Lagidium wolffsohni</i>	470	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Lagostomus maximus</i>	660	Patton et al. 2015, http://animaldiversity.org/	Semifossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dinomys branickii</i>	790	Patton et al. 2015, http://animaldiversity.org/	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Chaetomys subspinosus</i>	475	Patton et al. 2015, http://animaldiversity.org/	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou bicolor</i>	500	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou ichillus</i>	290	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou insidiosus</i>	350	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou melanurus</i>	435	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou nycthemera</i>	380	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou prehensilis</i>	530	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou pruinosis</i>	380	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou quichua</i>	440	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou rufescens</i>	410	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou speratus</i>	440	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Coendou spinosus</i>	470	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Coendou vestitus</i>	370	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Abrocoma bennetti</i>	206	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Abrocoma cinerea</i>	196	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Cuscomys ashaninka</i>	300	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys argentinus</i>	182.5	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys australis</i>	215	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys azarae</i>	158	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys bergi</i>	190	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys bicolor</i>	230	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys boliviensis</i>	276	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys bonettoi</i>	183	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys colburni</i>	161	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys conoveri</i>	558	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys coyhaiquensis</i>	264	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys dorbignyi</i>	224	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys flamarioni</i>	215	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys fodax</i>	260	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys frater</i>	215	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys fulvus</i>	239	Patton et al. 2015, Mann 1978	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys goodfellowi</i>	237	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys haigi</i>	194	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys ibicuiensis</i>	159	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys juris</i>	177	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Ctenomys lami</i>	218	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys leucodon</i>	193	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys lewisi</i>	219	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys magellanicus</i>	222	Patton et al. 2015, Muñoz-Pedreros & Gil 2000	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys maulinus</i>	210	Patton et al. 2015, Redford & Eisenberg 1992	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys mendocinus</i>	179.92	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys minutus</i>	210	Patton et al. 2015, Redford & Eisenberg 1992	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys nattereri</i>	245	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys occultus</i>	151	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys pearsoni</i>	195	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys perrensi</i>	200	Patton et al. 2015, Redford & Eisenberg 1992	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys pilarensis</i>	209	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys rionegrensis</i>	190	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys roigi</i>	200	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys rosendopascuali</i>	177	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys saltarius</i>	200	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys scagliai</i>	195	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys sericeus</i>	146	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys sociabilis</i>	247	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys steinbachi</i>	245	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys talarum</i>	254	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys torquatus</i>	230	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys tuconax</i>	200	Patton et al. 2015, Redford & Eisenberg 1992	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Ctenomys tucumanus</i>	172	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys pundti</i>	170	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys porteousi</i>	205	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Ctenomys latro</i>	172	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dactylomys boliviensis</i>	270	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dactylomys dactylinus</i>	315	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Dactylomys peruanus</i>	240	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	347	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Olallamys albicaudus</i>	180	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Callistomys pictus</i>	295	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Diplomys labilis</i>	190	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Echimys chrysurus</i>	300	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix barbarabrownae</i>	183	Patton et al. 2015, MUSM 16819	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix bistriata</i>	275	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix negrensis</i>	292	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix orinoci</i>	257	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix pagurus</i>	234	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Isothrix sinnamariensis</i>	215	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Makalata didelphoides</i>	245	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Makalata macrura</i>	280	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Pattonomys occasius</i>	218	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Pattonomys semivillosus</i>	268	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys blainvillii</i>	250	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Phyllomys brasiliensis</i>	210	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys dasythrix</i>	195	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys lamarum</i>	230	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys lundi</i>	209	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys mantiqueirensis</i>	217	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	215	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys pattoni</i>	241	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys sulinus</i>	210	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Phyllomys unicolor</i>	280	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Santamartamys rufodorsalis</i>	190	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Toromys grandis</i>	354	Patton et al. 2015, Emmons et al. 2002	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Toromys rhipidurus</i>	260	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Carterodon sulcidens</i>	250	Patton et al. 2015	Semifossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Clyomys laticeps</i>	295	Patton et al. 2015, Bezerra et al. 2011	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	205	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Hoplomys gymnurus</i>	300	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Lonchothrix emiliae</i>	220	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Mesomys hispidus</i>	186	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Mesomys occultus</i>	186	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Mesomys stimulax</i>	196	Patton et al. 2015	Arboreal	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys quadriplacatus</i>	295	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys steerei</i>	493	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys guayannensis</i>	230	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Proechimys roberti</i>	230	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys cuvieri</i>	234	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys longicaudatus</i>	250	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Proechimys simonsi</i>	275	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Thrichomys apereoides</i>	209	Patton et al. 2015, Bonvicino et al. 2008	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Thrichomys inermis</i>	223	Patton et al. 2015, Bonvicino et al. 2008	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Thrichomys laurentius</i>	240	Patton et al. 2015, Bonvicino et al. 2008	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Thrichomys pachyurus</i>	251	Patton et al. 2015, Bonvicino et al. 2008	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys abilspinus</i>	190	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys dimidiatus</i>	244	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys eliasi</i>	215	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys gratiotus</i>	232	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys iheringi</i>	191	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys moojeni</i>	187	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys paratus</i>	246	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys setosus</i>	226	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Trinomys yonenagae</i>	195	Patton et al. 2015	Terrestrial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Myocastor coypus</i>	600	Patton et al. 2015	Semiaquatic	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Aconaemys fuscus</i>	156.9	Iriarte 2010, Patton et al. 2015	Semifossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Aconaemys porteri</i>	192	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Aconaemys sagei</i>	159	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Octodon bridgesii</i>	203	Patton et al. 2015	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Octodon degus</i>	169	Patton et al. 2015	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016

<i>Octodon lunatus</i>	221	Patton et al. 2015	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Octodon pacificus</i>	220	Patton et al. 2015	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Octodontomys gliroides</i>	190	Patton et al. 2015	Scansorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Octomys mimax</i>	151.8	Patton et al. 2015	Saxicolous	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Spalacopus cyanus</i>	168	Patton et al. 2015	Subterranean	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Tympanoctomys aureus</i>	178	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	160	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Tympanoctomys kirchnerorum</i>	136	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016
<i>Tympanoctomys loschalchalersorum</i>	156	Patton et al. 2015	Fossorial	Ebensperger & Hayes 2016

Bezerra, A.M.R., Marinho-Filho, J., Carmignotto, A.P., 2011. A review of the distribution, morphometrics, and habit of Owl's Spiny Rat *Carterodon sulcidens* (Lund, 1841)(Rodentia: Echimyidae). *Zoological Studies* 50, 566–576.

Bonvicino, C.R., Oliveira, J.A., D'Andrea, P.S., 2008. *Guia dos roedores do Brasil*. Rio de Janeiro: OPAS/OMS. 120p (in Portuguese).

Ebensperger, L.A., Hayes, L.D., 2016. *Sociobiology of Caviomorph Rodents: An Integrative Approach*. John Wiley & Sons.

Emmons, L.H., Leite, Y.L.R., Kock, D., Costa, L.P., 2002. A review of the named forms of *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae) with the description of a new species from coastal Brazil. *American Museum Novitates* 1–40.

Iriarte, A., 2008. *Mamíferos de Chile*. Lynx Edicions. Barcelona, España 220–221.

Mann, G.F., 1978. *Los pequeños mamíferos de Chile marsupiales, quirópteros, endentados y roedores*. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

Muñoz-Pedreros, A., Gil, C., 2000. *Orden rodentia*. *Mamíferos de Chile* 73–126.

Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G., 2015. *Mammals of South America, volume 2: Rodents*. University of Chicago Press.

Redford, K.H., Eisenberg, J.F., 1992. *Mammals of the Neotropics. 2*. University of Chicago, Chicago.

Tabla suplementaria 4. Tiempo de divergencia estimado para roedores caviomorfos.

Todos los tiempos se encuentran en millones de años y hacen referencia a las edades estimadas (y el rango de “height_95%_HPD”). Fuente: Elaboración propia.

	Tiempo de divergencia promedio (rango)
Caviomorpha/Phiomorpha	42.98 (41.10 - 46.13)
Caviomorpha	36.38 (32.40 - 41.66)
Erethizontoidea/Cavioidea	32.70 (31.09 - 35.33)
Chinchilloidea/Octodontoidea	32.49 (31.09 - 34.81)
Erethizontoidea	18.80 (9.74 - 29.00)
Cavioidea	25.32 (24.05 - 27.51)
Chinchilloidea	15.17 (9.87 - 22.82)
Octodontoidea	26.38 (24.14 - 29.40)
Caviidae	12.57 (11.60 - 13.83)
Dasyproctidae	10.09 (4.52 - 16.54)
Cuniculidae	4.76 (0.38 - 12.65)
Dinomyidae/Chinchillidae	15.17 (9.87 - 22.82)
Chinchillidae	10.58 (9.06 - 13.15)
Echimyidae/Octodontidae-Ctenomyidae	23.70 (20.29 - 27.42)
Echimyidae	19.89 (17.70 - 22.60)
Octodontidae	11.06 (7.02 - 13.77)
Ctenomyidae	10.08 (7.11 - 15.62)

