

# DEL DIENTE A LA DIETA: UN NUEVO MODELO DE INTERPRETACIÓN DEL MICRODESGASTE DENTARIO EN ROEDORES CAVIOMORFOS ACTUALES PARA INFERENCIAS PALEOECOLÓGICAS

CELINE ROBINET<sup>1\*</sup> 

GILDAS MERCERON<sup>2</sup> 

ADRIANA MAGDALENA CANDELA<sup>3</sup> 

LAURENT MARIVAUX<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>UMR 5554 ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05, France.

<sup>2</sup>Laboratoire PALEVOPRIM, UMR 7262 CNRS-INEE & Université de Poitiers, Bât. B35, TSA 51106, F-86073 Poitiers Cedex 9, France.

<sup>3</sup>División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, La Plata, B1900FWA, Argentina.

*cr.robinet@gmail.com, gildas.merceron@univ-poitiers.fr, acandela@fncym.unlp.edu.ar, laurent.marivaux@umontpellier.fr*

\*Autora correspondente: *cr.robinet@gmail.com*

## RESUMEN

En la actualidad, los roedores caviomorfos son un grupo muy diverso que pertenecen a numerosas comunidades de mamíferos en todo el continente suramericano. Su historia evolutiva muestra varios eventos de radiaciones taxonómicas a lo largo de los últimos 40 millones de años. Sin embargo, su paleoecología sigue siendo poco explorada. Este trabajo propone una herramienta para estimar la dieta de taxones fósiles o poco conocidos, utilizando por primera vez métodos modernos de análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA) aplicados a una muestra de 858 especímenes actuales, representativa del grupo tanto taxonómicamente (38 géneros) como ecológicamente. Paralelamente, se compiló una amplia base de datos a partir de abundante bibliografía, en la que se resumen las preferencias alimentarias y el comportamiento de las especies, y se describieron 11 categorías dietarias. Al asociar los datos de textura de microdesgaste dentario con los datos ecológicos correspondientes, se propone un marco de referencia a la escala del grupo para estimar la dieta de los caviomorfos a partir del microdesgaste dentario. Se detectan diferencias en el microdesgaste dentario entre todas las categorías dietarias. Así, los consumidores de elementos blandos, tal como brotes y flores, presentan texturas poco complejas y poco profundas, en contraste con los consumidores de elementos abrasivos, como hojas maduras o raíces. Los consumidores de elementos duros, como semillas e insectos, presentan valores medianos con mayor variación. Aunque se identifican varios límites, estas tendencias de interpretación permiten estimar la dieta en taxones fósiles, y enriquecer la comprensión de la historia evolutiva de los caviomorfos en su dimensión ecológica y ambiental a través del tiempo.

**Palabras claves:** DMTA, ecología, América del Sur, roedores, preferencias alimentarias.

## RESUMO

**Do dente à dieta: um novo modelo para interpretar o microdesgaste dentário em roedores caviomorfos modernos para inferências paleoecológicas.** Atualmente, os roedores caviomorfos constituem um grupo muito diversificado, presente em numerosas comunidades de mamíferos em todo o continente sul-americano. A sua história evolutiva revela vários eventos de radiação taxonômica ao longo dos últimos 40 milhões de anos. No entanto, a sua paleoecologia continua sendo pouco explorada. Este trabalho propõe uma ferramenta para estimar a dieta de táxons fósseis ou pouco conhecidos, utilizando pela primeira vez métodos modernos de análise da textura do microdesgaste dentário (DMTA) aplicados a uma amostra de 858 espécimes atuais, representativa do grupo, tanto taxonomicamente (38 géneros) como ecológicamente. Paralelamente, foi compilada uma ampla base de dados a partir de uma bibliografia abundante, na qual se resumem as preferências alimentares e o comportamento das espécies, e foram descritas 11 categorias dietéticas. Ao associar os dados de textura do microdesgaste dentário com os dados ecológicos correspondentes, propõe-se um quadro de referência à escala do grupo para estimar a dieta dos caviomorfos a partir do microdesgaste dentário. Detectam-se diferenças no microdesgaste dentário entre todas as categorias dietéticas. Assim, os consumidores de elementos macios, tais como brotos e flores, apresentam texturas pouco complexas e pouco profundas, em contraste com os consumidores de elementos abrasivos, como folhas maduras ou raízes. Os consumidores de elementos duros, como sementes e insetos, apresentam valores medianos com maior variação. Embora sejam identificados vários limites, estas tendências de interpretação permitem estimar a dieta em táxons fósseis e enriquecer a compreensão da história evolutiva dos caviomorfos na sua dimensão ecológica e ambiental ao longo do tempo.

**Palavras-chave:** DMTA, ecologia, América do Sul, roedores, preferências alimentares.

## ABSTRACT

**From tooth to diet: a new model for interpreting dental microwear in modern caviomorph rodents for paleoecological inferences.** Today, caviomorph rodents are a very diverse group belonging to numerous communities throughout the South American continent. Their evolutionary history shows several taxonomic radiation events over the last 40 million years, but their paleoecology remains poorly explored. This paper proposes a tool to estimate the diet of fossil or poorly known taxa, using for the first time, modern methods of dental microwear texture analyses (DMTA) applied to a sample of 858 present-day specimens, representative of the group both taxonomically (38 genera) and ecologically. In parallel, an extensive literature review of the dietary preferences and behavior of the studied species was carried out, and 11 dietary categories were described. By associating dental microwear texture data with corresponding ecological data, a group-scale framework for estimating caviomorph diet from dental microwear is proposed. Differences in dental microwear are detected among all dietary categories. Thus, consumers of soft items, such as shoots and flowers, have shallow and non-complex textures, in contrast to consumers of abrasive items, such as ripe leaves or roots. Consumers of hard elements, such as seeds and insects, show medium values with higher variation. Although several limits are identified, these interpretative trends allow for an estimation of the diet in fossil taxa, and to further our understanding of the evolutionary history of caviomorphs in their ecological and environmental dimension through time.

**Keywords:** DMTA, ecology, South America, rodents, dietary preferences.

## INTRODUCCIÓN

Los roedores constituyen el grupo de mamíferos más diverso (Wilson & Reeder, 2005; Burgin *et al.*, 2018) y gran parte de esta diversidad está ilustrada por los roedores histicognatos del Nuevo Mundo (Caviomorpha, *sensu* Wood, 1955). Los caviomorfos actuales comprenden alrededor de 250 especies y 52 géneros (Patton *et al.*, 2015; Upham & Patterson, 2015; Wilson *et al.*, 2016), agrupados en diez familias y cuatro superfamilias: Erethizontoidea (*i.e.* puercoes-pines neotropicales), y Caviioidea (*i.e.*, agutíes, pacas, maras, cuises y carpinchos) por un lado, reunidos en los Erethica-vioi *sensu* Boivin *et al.* (2019), y Chinchilloidea (*i.e.* vizcachas, chinchillas y pacaranas) y Octodontoidea (*i.e.* ratas chin-chillas, degües, tuco tucos, ratas espinosas y coipos) ambas agrupadas en los Octochinchilloi *sensu* Boivin *et al.* (2019).

Los caviomorfos presentan una distribución a escala continental, principalmente en latitudes y tierras bajas, aunque también en zonas de gran altitud (Patton *et al.*, 2015; Upham & Patterson, 2015; Lacher *et al.*, 2016; Maestri & Patterson, 2016). Así, estos roedores se encuentran en ambientes muy diversos y ocupan distintos nichos ecológicos (Patton *et al.*, 2015). Tal diversidad se traduce en una gran disparidad morfológica (como la dentaria, Candela & Rasia, 2012; Vucetich *et al.*, 2016; Boivin *et al.*, 2019; Marivaux & Boivin, 2019; craneana, Vassallo & Verzi, 2001; Álvarez *et al.*, 2013; 2023; la post-craneana, Candela & Picasso, 2008; Morgan & Álvarez, 2013; Candela *et al.*, 2017) y en un alto grado de diversidad ecológica de las especies actuales (Wilson *et al.*, 2016). Este grupo muestra una amplia gama de tamaños corporales (~100 g a ~65 kg, Álvarez *et al.*, 2017; Boivin *et al.*, 2024), y exhibe una importante variedad en sus patrones de actividad (*i.e.* diurno, nocturno), comportamientos de locomoción (*i.e.* corredores, saltadores, nadadores, excavadores; Wilson & Geiger, 2015; Ginot *et al.*, 2016; Candela *et al.*, 2017) y modos de vida (*i.e.* terrestres, arborícolas, semiacuáticos; Mares & Ojeda, 1982; Patton *et al.*, 2015). Esta diversidad expresa un uso diferencial de los recursos, es decir, de estrategias y dietas variadas (ver Townsend & Croft, 2008; Robinet *et al.*, 2020, 2022).

Los caviomorfos más antiguos fueron encontrados en la Amazonía peruana (Frailey & Campbell, 2004; Antoine *et al.*, 2012; Boivin *et al.*, 2017a, b, 2018a, 2022; Arnal *et al.*, 2019, 2022) y datan de al menos 40 millones de años, reflejando una extensa evolución endémica en América del Sur. Durante este largo período, múltiples eventos de radiación taxonómica contribuyeron a la aparición y estructuración de las comunidades actuales de caviomorfos (Pérez & Pol, 2012; Arnal & Vucetich, 2015; Verzi *et al.*, 2015; Vucetich *et al.*, 2015a; Boivin *et al.*, 2019; Upham *et al.*, 2019; Busker *et al.*, 2020; Rasia *et al.*, 2021). Sin embargo, los estudios que exploran la dimensión ecológica de estas radiaciones y la comprensión de cómo se habría establecida la diversidad ecológica observada en la actualidad son aún escasos (Ojeda *et al.*, 2015, Álvarez *et al.*, 2017). Esto puede deberse, al menos en parte, a la limitada disponibilidad de información ecológica de algunas especies actuales, lo que dificulta la interpretación de los datos. Además, los estudios se enfrentan a la escasez de datos paleoecológicos de los taxones extintos, en particular de aquellos pertenecientes a las radiaciones más basales del clado.

El análisis de los microdesgastes dentarios consiste en caracterizar las dietas de las especies actuales y fósiles mediante el análisis de las facetas de desgaste producidas en la superficie de los dientes causada por las propiedades físicas de los alimentos durante la masticación (Teaford *et al.*, 1996; Merceron *et al.*, 2005a, b; Ramdarshan *et al.*, 2012). Varios estudios han demostrado la robustez del análisis de los microdesgastes de los molares como un indicador de la dieta en pequeños mamíferos. Este enfoque ha sido aplicado en diversas familias de roedores, como Muridae (Hopley *et al.*,

2006; Charles *et al.*, 2007; Gomes Rodrigues *et al.*, 2009; Firmat *et al.*, 2010, 2011), Arvicolinae (Lewis *et al.*, 2000), Sciuridae (Nelson *et al.*, 2005), y Gliridae (Hautier *et al.*, 2009; Kaya & Kaymakci, 2013; Oliver *et al.*, 2014), así como en Chiroptera (Strait, 1993) y Eulipotyphla (Silcox & Teaford, 2002).

Métodos como el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA para “*Dental Microwear Textural Analysis*”; Ungar *et al.*, 2003, 2008) ofrecen la posibilidad de una descripción cuantitativa en tres dimensiones de la superficie de desgaste del esmalte (Ungar *et al.*, 2003, 2008; Scott *et al.*, 2005, 2006; Schulz *et al.*, 2010). El protocolo semiautomatizado elimina el sesgo del observador, una debilidad importante en métodos previos (Mihlbachler *et al.*, 2012; Calandra & Merceron, 2016). El DMTA puede considerarse un indicador relativamente independiente de la morfología para los alimentos consumidos por un individuo (Calandra & Merceron, 2016), ya que existe una fuerte correlación entre los patrones de textura del microdesgaste y las dietas en muchos mamíferos (DeSantis, 2016), como los primates (Scott *et al.*, 2005, 2012; Shapiro, 2015; Percher *et al.*, 2017; Merceron *et al.*, 2021; Plastiras *et al.*, 2022, 2023), ungulados (Scott, 2012; Merceron *et al.*, 2014; DeSantis & Schubert, 2015; Jones & DeSantis, 2015; Souron *et al.*, 2015; Berlioz *et al.*, 2017; Bignon-Lau *et al.*, 2017), cetáceos (Purnell *et al.*, 2017), carnívoros (Schubert *et al.*, 2010; Ungar *et al.*, 2010a; DeSantis *et al.*, 2012, 2015; Donohue *et al.*, 2013; DeSantis & Haupt, 2014; Peigné & Merceron, 2019), xenartros (Haupt, 2012; Haupt *et al.*, 2013), varios pequeños mamíferos euterios (véase Belmaker, 2018) y marsupiales (Prideaux *et al.*, 2009; Jiang & DeSantis, 2014; Hedberg & DeSantis, 2017; Arman *et al.*, 2019). El primer intento en analizar la dieta de roedores utilizando DMTA fue realizado en los incisivos inferiores (Belmaker & Ungar, 2010). Desde entonces, el uso del DMTA se expandió a varios taxones de pequeño tamaño (Purnell *et al.*, 2013; Schulz *et al.*, 2013b; Gill *et al.*, 2014; Withnell & Ungar, 2014; Burgman *et al.*, 2016; Calandra *et al.*, 2016a, b; Caporale & Ungar, 2016; Winkler *et al.*, 2016, 2019). Consecuentemente, el DMTA se utilizó para estimar las dietas de taxones fósiles en varios grupos: primates no homínidos (Martin *et al.*, 2018), homínidos (Ungar *et al.*, 2008, 2010b, 2012; El-Zaatari, 2010), grandes herbívoros, como cérvidos y bóvidos (Blondel *et al.*, 2010, 2018; Merceron *et al.*, 2016a, 2018a; Berlioz *et al.*, 2018), rinocerontes (Hullot *et al.*, 2019, 2022), proboscídeos (Zhang *et al.*, 2017; Smith & DeSantis, 2018), suidos (Ungar *et al.*, 2020) y tayassuideos (Bradham *et al.*, 2018), así como en carnívoros (DeSantis *et al.*, 2012) y marsupiales (DeSantis, 2014). Con el fin de profundizar la comprensión de la formación de los microdesgastes dentarios, varios estudios experimentales, en condiciones controladas, fueron realizados (*i.e.* Schulz *et al.*, 2013a; Hoffman *et al.*, 2015; Merceron *et al.*, 2018a; Ackermans *et al.*, 2021). Estos estudios muy valiosos aíslan uno o un par de factores para observar sus efectos sobre el microdesgaste dentario y comprobar hipótesis específicas. Sin embargo, los estudios experimentales en sí no alcanzan en ofrecer un referencial para interpretar microdesgastes dentarios de especímenes silvestres ya que la dieta de estos individuos es mucho más diversa que cualquier individuo de cautiverio. Por lo tanto, existe una necesidad de establecer un referencial basándose en especímenes silvestres, como lo que se presenta en este trabajo.

Actualmente, solo existen algunos estudios enfocados en los caviomorfos (2D, Townsend & Croft, 2008; DMTA, experimental en *Cavia porcellus*, Winkler *et al.*, 2019, 2020a, b, 2021; a escala local en especímenes silvestres, Robinet *et al.*, 2020, 2022). Para aplicar DMTA con fin de inferir la dieta de caviomorfos fósiles (aplicación a fósiles de manera exploratoria, Robinet, 2023; Robinet *et al.*, 2025), o estimarla de taxones actuales de cuya ecología es muy poco conocida, es necesario establecer un modelo de referencia de las texturas de microdesgaste dentario a escala de los caviomorfos actuales, tal como se realizó en otros grupos de mamíferos (Scott, 2012, Scott *et al.*, 2012). En esta contribución, se genera tal modelo, basándose en una amplia muestra representativa de la alta diversidad taxonómica y ecológica del grupo, asociada a una compilación bibliográfica que detalla la ecología de los taxones estudiados. El objetivo aquí es (1) determinar si el DMTA detecta las diferentes preferencias alimentarias en los caviomorfos actuales, (2) proporcionar una descripción de la relación dieta/microdesgaste en vez de poder estimar la dieta a partir de dientes aislados incluso fósiles, y (3) señalar las limitaciones de este modelo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Muestra estudiada

En este trabajo se analizan 858 ejemplares de caviomorfos actuales de América del Sur, que representan 80 especies (33% de la diversidad específica), 38 géneros (73% de la diversidad genérica) y 10 familias (Material Suplementar 1: Tabla S1). No se realizaron campañas de capturas en el marco de este trabajo. Los especímenes estudiados están alo-

gados en las colecciones de mastozoología de las siguientes instituciones: CML, Colección Mamíferos Lillo, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina; MACN-Ma, Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MHNG, Muséum d’Histoire Naturelle de Genève, Ginebra, Suiza; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MN, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MNHN, Musée National d’Histoire Naturelle, Paris, Francia; UM, Université de Montpellier, Montpellier, Francia. A partir de una revisión extensa de la literatura, se recopilaron datos de sistemática y ecología de cada especie estudiada (Material Suplementar 2: Apéndice S1). Los nombres científicos y comunes, en inglés y en castellano, de cada especie estudiada se encuentran indicados en las Tablas 1 a 4. Las ecorregiones de América del Sur, de las cuales provienen todos los especímenes estudiados, corresponden a las definidas por Olson *et al.* (2001).

### Categorías dietarias en caviomorfos

Para describir las categorías dietarias de los caviomorfos estudiados, se recopilaron datos de la literatura derivados de observaciones de campo de informes etológicos publicados, análisis fecales y estudios de contenido estomacal en especímenes silvestres (ver más abajo), en lugar de agrupar los taxones en categorías dietarias definidas por estudios previos.

La textura de los microdesgastes dentarios refleja las propiedades físicas y biomecánicas de los productos consumidos (*i.e.*, Calandra & Merceron, 2016). Por lo tanto, para nuestros análisis, se tuvo en cuenta el contenido de sílice de las plantas (cuando esta información estaba disponible), la especialización dietaria, así como las propiedades de los alimentos dietarios secundarios (nótese que estos últimos son en algunos casos más difíciles de procesar que los primarios), a fin de representar mejor el espectro de hábitos dietarios de las especies analizadas aquí. Cabe señalar que las amplias categorías alimentarias propuestas para los caviomorfos en trabajos previos, las cuales no se centraron en el estudio y la interpretación de los microdesgastes (*i.e.*, Nowak, 1991) no se consideraron adecuadas para alcanzar los objetivos de este estudio. Lo mismo ocurre con las categorías utilizadas en el trabajo de Townsend & Croft (2008) que analizó taxones a nivel genérico, incluyendo varios datos ecológicos de individuos alimentados en cautiverio. Las categorías alimentarias definidas en esta contribución se basaron esencialmente en las características físicas (dureza, resistencia, abrasividad, etc.) de los elementos de la dieta, con la mejor definición posible. Este mismo criterio fue empleado en el análisis de Robinet *et al.* (2020), en el cual se describieron siete categorías para agrupar 12 especies de caviomorfos del Serra do Mar, en el Bosque Atlántico. En este trabajo, se modificaron algunas de las categorías propuestas por Robinet *et al.* (2020) y se definieron otras a fin de considerar el cambio de escala del estudio. Como resultado, las especies estudiadas se agruparon en 11 categorías alimentarias que se describen a continuación (Tablas 1 a 4).

**“Fruta-pasto” (Tabla 1):** esta categoría agrupa dos especies que consumen frutas y complementan su dieta con diversos elementos de vegetación (con preferencia de pastos). Las frutas y las plantas en ambientes xéricos son generalmente más duras e incluso pueden ser más abrasivas, ya que desarrollaron adaptaciones para limitar la pérdida de agua.

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

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

**“Fruta-insecto” (Tabla 1):** esta categoría reúne a las especies de frugívoros que incluyen insectos en su dieta en proporciones importantes. Desde orugas de cuerpo blando hasta escarabajos de cuerpo duro, los insectos tienen propiedades físicas muy variadas, que pueden causar diferentes tipos de desgaste (Strait, 1993). Además, incluso los insectos considerados “duros” (altamente esclerotizados) no comparten las mismas propiedades que las semillas.

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

*Proechimys cuvieri* (Rata espinosa de Cuvier, Echimyidae) es una especie terrestre muy estudiada (Robinet *et al.*, 2022). En la Guayana Francesa, hasta un 30% de su dieta está compuesta por insectos. Por lo demás, comen frutas y semillas, con una mayor proporción de pulpa de fruta que de semillas (Guillotin, 1982; Bongers *et al.*, 2001). Los especímenes estudiados de ambas especies fueron colectados en la Guayana Francesa.

**“Fruta-hoja” (Tabla 1):** esta categoría incluye especies reconocidas como frugívoras que incorporan una gran proporción (en algunos casos, la mayoría) de hojas de dicotiledóneas u hongos micorrízicos en su dieta. De hecho, la composición de los esporocarpios y esporas de hongos, que incluye la quitina y muestra una alta resistencia a la deformación (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson, 1994), se aproxima a las propiedades de las hojas. Aunque las hojas de dicotiledóneas no son duras, presentan una resistencia considerable, y requieren un esfuerzo de molienda para romperlas.

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

*Dinomys branickii* (Pacarana, Dinomyidae) es un consumidor de frutos de palma, otros frutos, tallos y hojas tiernas (Eisenberg, 1989). Prefiere alimentos con alto contenido de fibras y bajo contenido de grasa. Su dieta incluye follaje y rizomas de helechos, arbustos y árboles (White & Alberico, 1992). Las hojas (42–48%) y los tallos (36%) representan la mayor parte de su dieta (Wilson *et al.*, 2016).

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

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

*Proechimys guyannensis* (Rata espinosa de Guayana, Echimyidae) es principalmente frugívora (Emmons & Feer, 1990; Townsend & Croft, 2008; Fabre *et al.*, 2016; Robinet *et al.*, 2022) e incluye también proporciones importantes semillas y hongos (Catzeflis & Patton, 2016b), especialmente micorrizas arbusculares (“*arbuscular mycorrhizal fungi*”, AMF, por sus siglas en inglés; Janos *et al.*, 1995; Mangan & Adler, 1999). Mangan & Adler (2002) mostraron que la mayoría de los AMF consumidos por *P. guyannensis* son esporocarpios. Todos los especímenes fueron colectados en la localidad de Cacao (municipalidad de Roura), en la Guayana Francesa.

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

**Tabla 1.** Detalles de las especies que pertenecen a las categorías “fruta-hoja”, “fruta-insecto” y “fruta-pasto”. Los hábitos se basan en Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Abreviaturas: A, arbórea; F, fosorial; S-A, semiacuático; T, terrestre.

**Table 1.** Details of the species belonging to the “fruit-leaf,” “fruit-insect,” and “fruit-grass” categories. Habits are based on Patton et al. (2015) and Wilson et al. (2016). Abbreviations: A, arboreal; F, fossorial; S-A, semi-aquatic; T, terrestrial.

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

“**Fruta-semilla**” (Tabla 2): esta categoría agrupa las especies que consumen frutas y semillas en proporciones altas. Las frutas y las semillas son elementos con propiedades físicas muy variables (de duros a blandos, *i.e.*, Vogel et al., 2014). El impacto de las semillas en el desgaste del esmalte depende también del tamaño de las semillas consumidas y de cómo fueron extraídas de su exocarpio. Las especies de esta categoría pueden procesar el exocarpio con sus incisivos, lo que reduce el impacto de este material duro en los molares.

Los agutíes y acuchíes (Dasyproctidae) se clasifican a veces como consumidores de fruta-hoja. Sin embargo, las cinco especies del género *Dasyprocta* estudiadas son conocidas como consumidoras de frutos y semillas en proporciones importantes (Wilson et al., 2016). *Dasyprocta azarae* muestra una preferencia por la pulpa de los frutos de palma y complementa su dieta con una baja proporción de hojas (Patton et al., 2015; Wilson et al., 2016). La mitad de los especímenes fue colectada en el Bosque atlántico del Alto Paraná en la provincia de Misiones (Argentina) y la otra mitad en el Cerrado del estado de Goiás (Brasil). *Dasyprocta fuliginosa* completa su dieta con hojas y nueces (Emmons & Feer, 1990). Los especímenes fueron colectados en el estado de Amazonas (Brasil). *Dasyprocta leporina* se alimenta en más del 80% de pulpa de fruta y semillas (Dubost, 1988; Henry, 1999; Feer et al., 2001; Robinet et al., 2020), por lo que incluimos a esta especie dentro de la categoría “fruta-semilla”. Algunos especímenes fueron

colectados en Guayana Francesa y otros en el Bosque atlántico del Serra do Mar, en el estado de Rio de Janeiro (Brasil) y los últimos en el Bosque atlántico de los estados de Minas Gerais y Espírito Santo (Brasil). *Dasyprocta prymnolopha* prefiere los frutos en lugar de semillas y consume *Hortia brasiliana*, entre otras especies (Eisenberg, 1989; Patton *et al.*, 2015). Todos los especímenes fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil). *Dasyprocta punctata* se alimenta de palma (*Attalea butyraceae*) y es un importante dispersor de semillas (Wright & Duber, 2001). La dieta consiste principalmente en semillas y frutos; incluye pequeñas cantidades de material vegetal y hongos cuando el suministro de fruta es bajo. Cuando el alimento es abundante, muestra un comportamiento de dispersión, un rasgo compartido entre todos los agutíes (Wilson *et al.*, 2016). Debido a que no todas las semillas son recuperadas, *D. punctata* es un importante dispersor de semillas para varias especies de árboles, incluyendo Guapiñol (*Hymenaea courabil*; Hallwachs, 1986). Los especímenes fueron colectados en varios departamentos bolivianos (Beni, Santa Cruz y Cochabamba) y en las provincias de Jujuy y Misiones (Argentina). *Myoprocta acouchy* (Acouchi rojo, Dasyproctidae) consume también frutos y semillas en proporciones importantes y es categorizado dentro de los consumidores de “fruta-semilla” (Feer *et al.*, 2001). Tres especímenes fueron colectados en los Bosques húmedos de Guayana Francesa y los otros fueron colectados en los Bosques húmedos, entre los ríos Uatuma y Trombetas, en el estado de Amazonas (Brasil).

Las seis especies de *Trinomys* (Echimyidae) también consumen principalmente frutas y semillas (Bergallo & Magnusson, 1999; Brito & Figueiredo, 2003; Mello *et al.*, 2015; Patterson, 2016; Roach & Naylor, 2016; Robinet *et al.*, 2020), incluyendo insectos de manera oportunista. *Trinomys iheringi* prefiere las semillas de *Astrocaryum aculeatissimum* y, al contrario de las otras especies, incluye raramente insectos en su dieta, incluso durante los períodos en los que los frutos escasean (Galetti *et al.*, 2015). *Trinomys yonengae* consume de forma exclusiva semillas de *Eugenia* sp. (Fabre *et al.*, 2016). Los especímenes de esta última especie fueron colectados en el estado de Bahía (Brasil). Los especímenes de *T. setosus* fueron colectados en los Bosques interiores de estado de Pernambuco y del estado de Sergipe (Brasil). Las otras especies fueron capturadas en los Bosques atlánticos del Serra do Mar de los estados de São Paulo (*T. iheringi*) y Rio de Janeiro (Brasil) (las restantes).

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

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

*Dolichotis patagonum* (Mara patagónica, Caviidae) es descrita como un herbívoro por algunos autores (Kufner & Duranona, 1991), aunque consume frutos, particularmente los de *Prosopis*, y no solo pastos y arbustos. Las especies más consumidas pertenecen a los géneros *Chloris*, *Pappophorum* y *Trichloris* entre las monocotiledóneas (pasto) e a los géneros *Atriplex*, *Lycium* y *Prosopis* entre las dicotiledóneas perennes. Si bien *D. patagonum* es a menudo descrito como un pastador, su dieta se asemeja más a la de un ramoneador (Puig *et al.*, 2010). La inclusión a su dieta de frutos, además de otras partes aéreas de las plantas (tallo, hojas, corteza, etc.), demuestra un comportamiento oportunista respecto de los recursos alimentarios (Campos *et al.*, 2001a). La necesidad de reflejar este oportunismo en cuanto a las características físicas diversas de los elementos de la dieta motiva su inclusión en la categoría “fruta-semilla”. Los especímenes de *D. patagonum* fueron colectados en varias provincias argentinas: Buenos Aires, Catamarca, La Pampa, La Rioja, San Juan, San Luis y en la Patagonia argentina.

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

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

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

**Tabla 2.** Detalles de las especies que pertenecen a las categorías “fruta-semilla”. Los hábitos se basan en Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Abreviaturas: A, arbórea; S-F, semifosorial; T, terrestre.

**Table 2.** Details of the species belonging to the “fruit-seed” category. Habits are based on Patton et al. (2015) and Wilson et al. (2016). Abbreviations: A, arboreal; S-F, semifossorial; T, terrestrial.

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

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

“**Pasto-hoja**” (Tabla 3): esta categoría reúne los consumidores cuya dieta se basa de forma exclusiva o casi-exclusiva en vegetación monocotiledónea y dicotiledónea (incluyendo herbáceas y arbustos).

Si bien Townsend & Croft (2008) incluyeron tanto *Cavia aperea* como *Hydrochoerus hydrochaeris* (Carpincho, Caviidae) en la categoría de “pasto-hoja”, en este trabajo sólo se considera a *H. hydrochaeris* como consumidor de “pasto-hoja” (*C. aperea* se asocia a otra categoría, tal como en Robinet *et al.* (2020); ver más abajo). De hecho, *H. hydrochaeris* consume pastos, una alta proporción de juncos (Quintana *et al.*, 1998) y, en ocasiones, partes de arbustos (Macdonald, 1981; Mones & Ojasti, 1986; Wilson *et al.*, 2016), los cuales difieren en su contenido de biosílice (Piperno, 1988; Prychid *et al.*, 2003). Por su parte, *C. aperea* prefiere los pastos (Rood, 1972; Guichón & Cassini, 1998) que tienen un alto contenido de sílice, aunque también se alimenta de inflorescencias de pasto, incluyendo pequeños elementos duros en su dieta lo que le acerca a otra categoría. Robinet *et al.* (2020), en el contexto de su muestra, utilizaron la categoría “vegetación acuática” para *H. hydrochaeris*. En el contexto de este estudio, se agrupa este taxón con otras especies dentro la categoría “pasto-hoja” (incluyendo su preferencia por la vegetación acuática). Los especímenes de *H. hydrochaeris* fueron colectados en parte en los Bosques atlánticos del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil) y en la Pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires (Argentina).

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

*Galea leucoblephara* (Cuis moro, Caviidae) consume hojas de arbustos de *Lepidophyllum* y *Baccharis* (Asteraceae) y las gramíneas *Stipa* y *Festuca* (Campos, 1997; Wilson *et al.*, 2016; Larramendy, 2020). Los especímenes estudiados fueron colectados en las provincias de Buenos Aires, La Pampa y Salta (Argentina) en la Pampa húmeda y el Chaco seco. *Galea spixii* es menos conocida en cuanto a su dieta y es descrita como una especie consumidora de varias especies de

pastos y vegetación baja (Wilson *et al.*, 2016). Los especímenes de *G. spixii* fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil).

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

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

*Microcavia australis* (Cuis, Caviidae) es una especie herbívora y se alimenta, en orden de preferencia, de hojas de dicotiledóneas, pastos, brotes, yemas, frutos y, en ocasiones, corteza (Rood, 1970; Campos, 1997; Tognelli *et al.*, 1999; Hutchins, 2003; Sassi *et al.*, 2011; Larramendy, 2020). No es una especie muy especializada. La dieta de *M. shiptoni* no es conocida en detalle, pero se supone que es similar a la de *M. australis*. Los especímenes de *M. australis* fueron colectados en el Monte de la provincia de La Rioja (Argentina) y la Pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires (Argentina), mientras que los especímenes de *M. shiptoni* fueron colectados en el Chaco seco de la provincia de Salta (Argentina).

**“Pasto-raíz” (Tabla 3):** esta categoría incluye especies cuya dieta se compone en gran parte de elementos vegetales subterráneos (tubérculos, raíces, etc.), completada por hojas de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Las especies que representan esta categoría de dieta especializada son todas subterráneas. Esto significa que no solamente cavan, sino que también pasan la mayor parte de su vida bajo la tierra. Este modo de vida, junto con el consumo de raíces y tubérculos, puede incluir geofagia, un comportamiento que puede afectar la textura de los microdesgastes.

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

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

**“Pasto-semilla” (Tabla 3):** esta categoría incluye los consumidores de monocotiledóneas (pastos) que también ingieren semillas de pequeño tamaño. Se ha demostrado que la inclusión de pequeños elementos duros en una dieta de tipo pastadora cambia de forma significativa las texturas de microdesgastes (Ramdarshan *et al.*, 2016; Robinet *et al.*, 2020).

*Cavia aperea* (Cuis común, Caviidae) prefiere consumir pastos (Rood, 1972; Guichón & Cassini, 1998; Hutchins, 2003), los cuales tienen un alto contenido de sílice endógeno o fitolitos (Piperno, 1988). Los cuis también se alimentan de inflorescencias de pasto, incluyendo pequeños elementos duros en su dieta. Los especímenes de *C. aperea* fueron colectados en la Pampa húmeda de las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos (Argentina) y también en los Bosques atlánticos del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil).

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

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

**Tabla 3.** Detalles de las especies que pertenecen a las categorías “pasto-hoja”, “pasto-raíz” y “pasto-semilla”. Los hábitos se basan en Patton *et al.* (2015) y Wilson *et al.* (2016). Abreviaturas: F, fosorial; S-A, semiacuático; S-F, semifosorial; S, subterráneo; T, terrestre.

**Table 3.** Details of the species belonging to the “grass-leaf,” “grass-root,” and “grass-seed” categories. Habits are based on Patton *et al.* (2015) and Wilson *et al.* (2016). Abbreviations: F, fossorial; S-A, semi-aquatic; S-F, semifossorial; S, subterranean; T, terrestrial.

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

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

**“Insecto-semilla” (Tabla 4):** Esta categoría incluye especies que son omnívoras, con una proporción baja de hojas de monocotiledóneas y dicotiledóneas en la dieta. La dieta de las dos especies incluye insectos, entre otros componentes. Como ya se mencionó, los insectos pueden tener un amplio espectro de propiedades físicas (blandos, duros y resistentes), dependiendo del tipo de insecto y de la parte consumida (Strait, 1993). Esta categoría corresponde a la categoría “hoja-insecto” de Robinet et al. (2020).

*Euryzgomatomys spinosus* (Rata guira, Echimyidae) es una especie omnívora (Alho, 1982), ya que incluye una proporción significativa de insectos en su dieta (Gonçalves et al., 2007; Catzeflis et al., 2008; Fabre et al., 2016). Su dieta mixta incluye semillas, frutos, hojas, pastos e insectos. Los especímenes estudiados fueron colectados en los Bosques atlánticos de los estados de Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais y Espírito Santo (Brasil), y de la provincia de Misiones (Argentina). Algunos especímenes fueron colectados en el departamento de Beni en Bolivia.

La dieta de *Thrichomys apereoides* (Punaré de Lagoa Santa, Echimyidae) está compuesta principalmente de insectos y semillas de un tamaño superior a 1 mm (Lessa & Costa, 2009). De hecho, las pequeñas semillas no son dañadas durante la masticación. La dieta de *T. apereoides* suele también incluir en bajas proporciones frutos, pastos y cladodios de cactus (Karimi et al., 1976; Streilein, 1982a, b). Fabre et al. (2016) describen *T. apereoides* como un omnívoro. Los especímenes fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará (Brasil).

**“Hoja” (Tabla 4):** esta categoría incluye especies que consumen principalmente hojas de dicotiledóneas (preferentemente de arbustos más que de herbáceas). La muestra incluyó algunos taxones estrictamente folívoros (*Phyllomys*)

que se alimentan de dicotiledóneas (Emmons & Feer, 1997; Leite, 2003; Wilson *et al.*, 2016) las cuales tienen generalmente menor contenido de sílice que las monocotiledóneas (Hodson *et al.*, 2005). Por lo tanto, asignamos estos taxones folívoros a la categoría “hoja”, tal como en Robinet *et al.* (2020).

Todos los especímenes de *Phyllomys* (Ratas atlánticas, Echimyidae) fueron colectados en Brasil. Los especímenes de las especies *P. lundii*, *P. medius*, *P. nigrispinus* y un par de los especímenes de *P. pattoni* fueron colectados en los Bosques atlánticos del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro. La otra parte de los especímenes de *P. pattoni* fue colectada en los estados de Bahía, Espírito Santo y Minas Gerais. Los especímenes de *P. blainvillei* fueron colectados en la Caatinga del estado de Ceará.

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

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

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

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

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

**“Hoja-semilla” (Tabla 4):** esta categoría incluye consumidores de vegetación dicotiledóneas, ambos arbustos y herbáceas, pero también semillas y elementos subterráneos.

*Aconaemys porteri* (Rata de roca de Porter, Octodontidae) consume hojas, brotes, pequeñas ramas de bambú, semillas y tubérculos y raíces (Verzi *et al.*, 2015). La dieta de *A. sagei* (Rata de roca de Sage, Octodontidae) es menos conocida, pero según estudios de contenido estomacal, consume tanto vegetación aérea como elementos subterráneos (Wilson *et al.*, 2016). Ambas especies fueron capturadas en los Bosques valdivianos de la provincia de Neuquén (Argentina).

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

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

**“Hoja joven” (Tabla 4):** esta categoría incluye especies que prefieren hojas tiernas, brotes y follaje nuevo, siguiendo a Robinet *et al.* (2020).

Según Townsend & Croft (2008), el género *Coendou* (Coendú, Erethizontidae) era considerado un consumidor de frutas y hojas. *Coendou spinosus* no consume frutos y se ha observado que se alimenta de hojas jóvenes de seis especies de árboles, principalmente Fabaceae (Passamani, 2010), con bajo contenido de sílice (Piperno, 2006), y posiblemente de algunas flores y pupas de hormigas (Redford & Eisenberg, 1992). Asignamos a *C. spinosus* a la categoría “hoja joven”, como los otros representantes del género *Coendou*, aunque *C. prehensilis* es conocido por incluir frutos también a su dieta (Charles-Dominique *et al.*, 1981). *Coendou nycthemera* fue capturada en el Marajó varzea del estado de Pará (Brasil).

*Coendou villosus* y *C. spinosus* fueron capturadas en el Bosque atlántico del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil), excepto cuatro especímenes de *C. spinosus*, los cuales fueron colectados en el Bosque atlántico de la provincia de Misiones (Argentina). Los especímenes de *C. prehensilis* fueron colectados en el Cerrado del estado de Goiás, pero también en el Mato Grosso (Brasil), excepto un espécimen capturado en Guayana Francesa. El espécimen de *C. bicolor* fue capturado en la Puna andina de la provincia de Jujuy (Argentina). Finalmente, *C. insidiosus* fue capturado en los estados de Bahía, Espirito Santo y Rio de Janeiro (Brasil).

*Kannabateomys amblyonyx* (Rata de los bambús atlántica, Echimyidae) es un especialista en bambú (Olmos et al., 1993) que consume los tejidos internos de los brotes, particularmente los más blandos, después de retirar la hoja dura externa (Emmons & Feer, 1990; Olmos, 1991; Fabre et al., 2016). Debido a que su dieta es extremadamente especializada (centrada en un solo género de planta), en previos estudios (Robinet et al., 2020), fue considerada como perteneciente a una categoría aparte, “bambú”, distinta de las otras categorías. Sin embargo, en este análisis, debido a su folivoría muy especializada y selectiva, consideramos a *K. amblyonyx* a dentro de la categoría “hoja joven”. Los especímenes de *K. amblyonyx* fueron colectados en el Bosque atlántico Alto Paraná de la provincia de Misiones (Argentina) y en el Bosque atlántico del Serra do Mar del estado de Rio de Janeiro (Brasil).

**Tabla 4.** Detalle de las especies que pertenecen a las categorías “hoja”, “hoja joven”, “hoja-semilla” y “insecto-semilla”. Los hábitos se basan en Patton et al. (2015) y Wilson et al. (2016). Abreviaturas: A, arborícola; F, fosorial; S-F, semifosorial; T, terrestre.

**Table 4.** Details of the species belonging to the “leaf,” “young leaf,” “leaf-seed,” and “insect-seed” categories. Habits are based on Patton et al. (2015) and Wilson et al. (2016). Abbreviations: A, arboreal; F, fossorial; S-F, semifossorial; T, terrestrial.

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

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

### Análisis de la textura de microdesgaste dentario

Sólo se incluyeron especímenes adultos con un estado de desgaste que corresponde a una dentición completamente funcional (es decir a la Etapa de Edad Dental Individual 3 o “*Individual Dental Age Stage 3*”; Anders *et al.*, 2011). No se han considerado individuos con signos de mala oclusión, enfermedad o malformación dental (*e.g.* Reiter, 2008; Legendre, 2016), alteración *postmortem* o facetas del esmalte cubiertas con pegamento.

En vez de eliminar polvo, materiales y fluidos de preparación o conservación presentes en la superficie de los dientes, cada diente se limpió con un hisopo de algodón empapado en acetona o en etanol. Después de la limpieza, las impresiones dentales se realizaron con un material de silicona (polivinilo siloxano ISO 4823, “*President Light Body*” [consistencia baja] o “*President Regular Body*” [consistencia media], Coltène-Whaledent Corporation). Un primer molde se usó para deshacerse de cualquier impureza sobrante, como polvo o pegamento, y en cada espécimen solo se estudió el segundo molde. Debido a la presencia de pequeñas partículas que reflejan la luz dentro del “*President Light Body*”, el escaneo directo de los moldes de silicona no fue posible cuando se utilizó este producto específico. Así, para las primeras muestras moldeadas, cuando ambas impresiones dentales se realizaron con “*President Light Body*”, se realizaron réplicas de alta resolución con una resina epoxi (RESOLTECH WWA/WWB4) siguiendo el protocolo establecido por Merceron *et al.* (2005b). Goodall *et al.* (2015) demostraron que tanto el material de silicona como la resina epoxi utilizados en este estudio no modifican ni alteran la calidad de la superficie desde el punto de vista del análisis del microdesgaste. En total, 230 especímenes fueron moldeados y luego replicados en resina epoxi transparente, y 689 especímenes fueron solo moldeados con silicona.

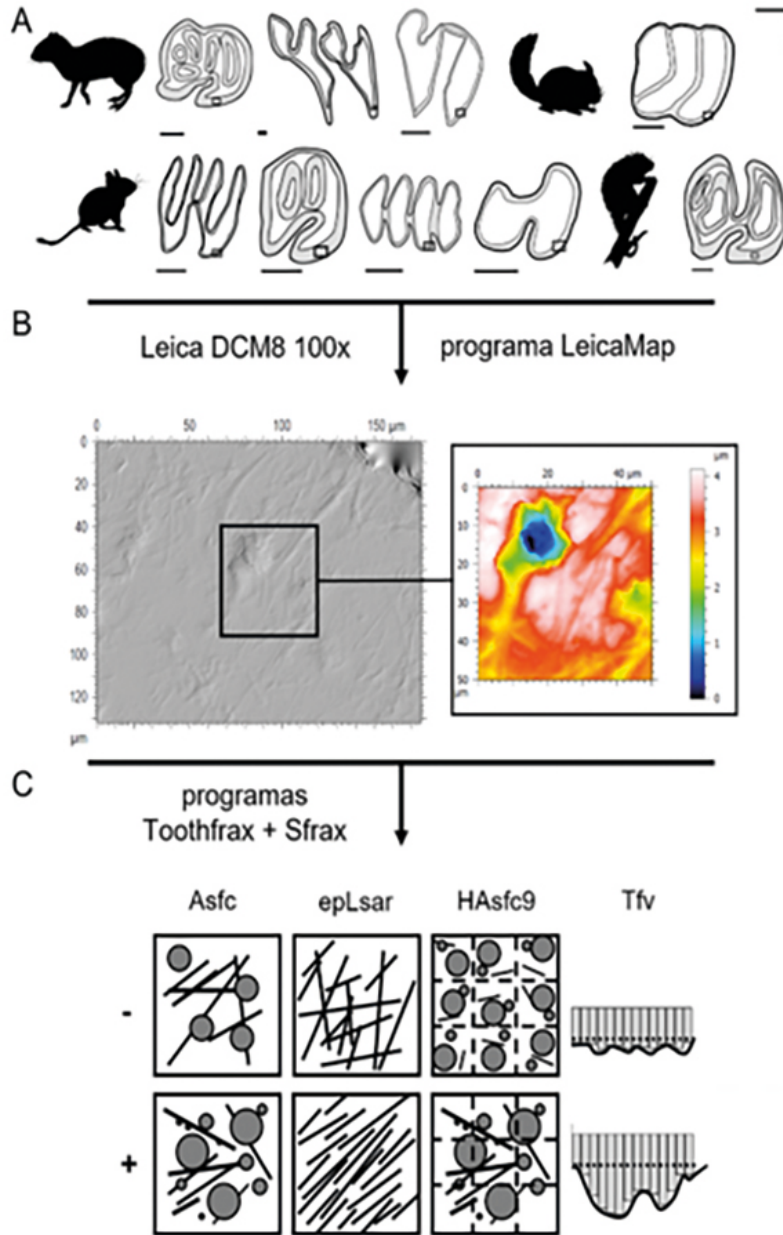
En cada etapa, se realizó un control de calidad (Calandra, 2022), excluyendo a los especímenes que no presentaban microtextura relacionada con los alimentos (*i.e.* superficies planas, alteraciones químicas, valores aberrantes de los parámetros de microdesgaste, Teaford, 1988; King *et al.*, 1999; El Zaatari, 2010; de Rezende *et al.*, 2022; Robinet, 2023). Consecuentemente, de los 919 especímenes moldeados, 61 especímenes fueron excluidos de la muestra antes del análisis.

La terminología respecto a la morfología de la superficie oclusal de los dientes sigue la nomenclatura de Boivin & Marivaux (2020) (modificada a partir de Candela, 1999; Marivaux *et al.*, 2002, 2004; Antoine *et al.*, 2012; Boivin *et al.*, 2019; Marivaux & Boivin, 2019).

Como en Robinet *et al.* (2020, 2022), se estudió el primer molar superior (M1) ya que este diente suele ser el más diagnóstico en roedores (Gomes Rodrigues *et al.*, 2009; Firmat *et al.*, 2010, 2011; Oliver *et al.*, 2014). Siguiendo a Ramdarshan *et al.* (2017), el área de interés en este estudio se encuentra en la parte lingual, principalmente en la parte mesiolingual del protocono (Robinet *et al.*, 2020, 2022; Figura 1). Cuando la superficie del protocono mostraba signos de alteración o presencia de materia orgánica/pegamento, se procedió a estudiar la parte mesiolingual del hipocono, ya que esas facetas están situadas en el mismo lado de la superficie oclusal y comparten la misma función durante la masticación (Butler, 1980).

Los escaneos se realizaron con el microscopio confocal de escaneo de luz blanca “TRIDENT” Leica DCM8 (Leica Microsystems), con una lente de larga distancia de  $\times 100$  (Apertura numérica = 0.90; distancia de trabajo = 0.9 mm), alojado en el laboratorio PALEVOPRIM (CNRS y Université de Poitiers, Francia). El proceso de escaneo generó  $1360 \times 1024$  nubes de puntos con un muestreo vertical inferior a  $0.002 \mu\text{m}$  y un muestreo lateral (x, y) de  $0.129 \mu\text{m}$  ( $175 \times 132 \mu\text{m}$ ). A continuación, las superficies adquiridas se trataron individualmente con el programa LeicaMap (*Mountain technology*, Leica Microsystems) para eliminar picos aberrantes con operadores automáticos, incluido un filtro morfológico (Merceron *et al.*, 2016b; Francisco *et al.*, 2018; Calandra, 2022). Estas superficies se nivelaron y se seleccionó un área de estudio de  $50 \times 50 \mu\text{m}$  (Figura 1).

Un análisis fractal sensible a la escala (SSFA para “*Scale Sensitive Fractal Analysis*”; Scott *et al.*, 2006) sobre la superficie de estudio seleccionada se ejecutó con los programas informáticos Toothfrax y Sfrax (Surfract Corporation, Norwich, Vermont, EE.UU.), con el fin de cuantificar la complejidad (“*Area-scale fractal complexity*”: **Asfc** [complejidad fractal a la escala del área]), la anisotropía (“*exact proportion Length-scale anisotropy of relief*”: **ePLsar** [proporción exacta a la escala de longitud de la anisotropía de relieve]), la heterogeneidad de la complejidad (“*Heterogeneity of area-scale fractal complexity*”: **HAsfc** [heterogeneidad de la complejidad fractal a la escala del área entre las sub-superficies a partir de una superficie dada]) y el volumen de relleno textural (“*Fine-scale textural fill volume*”: **Tfv** [volumen de relleno de la textura a escala pequeña]); nótese que esta última variable ya no se puede obtener así debido a que el programa Sfrax no funciona más). Se calcularon tres variables diferentes de heterogeneidad a partir de cuatro (HAsfc4), nueve (HAsfc9) y 16 (HAsfc16) sub-superficies. Estos cuatro parámetros describen la textura de la superficie de desgaste del esmalte de manera cuantitativa (Figura 1, ver Scott *et al.*, 2006 y Robinet, 2023 para una descripción detallada de estos parámetros).



**Figura 1.** Representación gráfica del proceso de adquisición de los datos de la textura del microdesgaste dentario en los caviomorfos actuales, desde: **A**, la posición de medición de la faceta de desgaste en el primer molar superior derecho (M1) para diferentes patrones oclusales (de izquierda a derecha, desde arriba hacia abajo) de Caviioidea: *Dasyprocta leporina*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Cavia aperea*; Chinchilloidea: *Lagidium viscacia*; Octodontoida: *Kannabateomys amblyonyx*, *Euryzygomatomys spinosus*, *Phyllomys pattoni*, *Octodon degus* y *Erethizontoidea*: *Coendou spinosus*; **B**, la fotosimulación al tamaño original de 175 x 132  $\mu\text{m}$  del escaneado 3D adquirido en el LeicaDCM8 "Trident" a la magnificación x100 y la representación en 3D después del tratamiento con el programa LeicaMap (*Mountain technology*, Leica Microsystems) del área de estudio de 50 x 50  $\mu\text{m}$  en el primer molar superior derecho de *Mesomys hispidus* (MHNG-1983.032); hasta **C**, las representaciones esquemáticas de valores altos y bajos de los parámetros descriptivos de la textura del microdesgaste dentario, siguiendo el método SSFA (Scott et al., 2006) obtenidos aplicando los programas Toothfrax y Sfrax (Surfract Corporation, Norwich, Vermont, EE.UU.). El relleno gris claro indica la capa de esmalte. La flecha indica la dirección mesiolingual. Escala en **A** = 1 mm.

**Figure 1.** Graphical representation of the process of acquiring dental microwear texture data in extant caviomorphs, from: **A**, the position of measurement of the wear facet on the upper right first molar (M1) for different occlusal patterns (from left to right, top to bottom) of Caviioidea: *Dasyprocta leporina*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Cavia aperea*; Chinchilloidea: *Lagidium viscacia*; Octodontoida: *Kannabateomys amblyonyx*, *Euryzygomatomys spinosus*, *Phyllomys pattoni*, *Octodon degus*; and *Erethizontoidea*: *Coendou spinosus*; **B**, the photosimulation at original size (175 x 132  $\mu\text{m}$ ) of the 3D scan acquired with the Leica DCM8 "Trident" at x100 magnification, and the 3D rendering after processing with LeicaMap software (*Mountain Technology*, Leica Microsystems) of the 50 x 50  $\mu\text{m}$  study area on the upper right first molar of *Mesomys hispidus* (MHNG-1983.032); to **C**, schematic representations of high and low values of dental microwear texture descriptive parameters, following the SSFA method (Scott et al., 2006), obtained using the Toothfrax and Sfrax software packages (Surfract Corporation, Norwich, Vermont, USA). Light gray shading indicates the enamel layer. The arrow indicates the mesiolingual direction. Scale in **A** = 1 mm.

## Análisis estadísticos

Todos los análisis fueron realizados con el ámbito R (R Development Core Team, 2018). Se calcularon los promedios y los desvíos estándares de los seis descriptores de textura del microdesgaste dentario del SSFA (Asfc, epLsar, HASfc4, HASfc9, HASfc16, y Tfv) por especies y por categorías dietarias.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el paquete “FactoMineR” (Lé et al., 2008) basado en los 858 especímenes actuales (Material Suplementar 1: Tabla S1). Para determinar qué parámetros incluir en el ACP, se calcularon los coeficientes de correlación entre los seis descriptores de textura del microdesgaste dentario (Asfc, epLsar, HASfc4, HASfc9, HASfc16, y Tfv; Material Suplementar 3: Tabla S2). Debido a que las tres variables de heterogeneidad de complejidad están altamente correlacionadas, se seleccionó la heterogeneidad de complejidad calculada a partir de 16 subsuperficies (HASfc16) ya que ésta expresaba más variabilidad entre los grupos que las otras dos heterogeneidades de complejidad (HASfc4 y HASfc9). Esta selección se hizo antes del ACP a fin de evitar la ponderación artificial de la heterogeneidad de complejidad sobre los otros tres parámetros (complejidad, anisotropía y volumen del relleno de la textura). Las variables fueron centradas y normalizadas.

Se comprobaron los requisitos para las pruebas paramétricas. Se probó la normalidad multivariada con la prueba de Mardia del paquete para R “MVN” (Korkmaz et al., 2014), la normalidad univariada con la prueba de Shapiro-Wilks y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Barlett. Para cumplir con los requisitos de las pruebas paramétricas, se utilizó una transformación Box-Cox (Box & Cox, 1964) con el paquete “car” (Fox & Weisberg, 2011). En los datos transformados, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) con el paquete “car” (Fox & Weisberg, 2011), con el fin de evaluar si existía una diferencia significativa entre los grupos y las interacciones potenciales. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) en el paquete “car” (Fox & Weisberg, 2011) para cada variable, con el fin de determinar qué variables eran significativamente diferentes. Cuando se encontró una diferencia significativa, se aplicaron las pruebas *post-hoc* de la diferencia honestamente significativa (“*Honestly Significant Difference*”: HSD) de Tukey, y la diferencia menos significativa (“*Least Significant Difference*”: LSD) de Fisher por pares para determinar con mayor precisión dónde estaba la diferencia. La prueba de LSD se realizó con el paquete “agricolae” (de Mendiburu, 2019). Ambas pruebas se utilizaron para equilibrar los riesgos de errores de tipo I y II (Cook & Farewell, 1996). Cuando la prueba de Fisher detectó una variación significativa pero la de Tukey no lo hizo, se consideraron resultados de importancia marginal (Burgman et al., 2016; Hullot et al., 2019; Robinet et al., 2020). Cuando ambas pruebas detectaron una variación significativa, se consideraron resultados significativos. Las designaciones “marginal” (sólo la prueba de Fisher es significativa) y “significativa” (ambas pruebas, la de Fisher y la de Tukey, son significativas) se aplicaron a todos los resultados y sus descripciones. Se comparó la textura del microdesgaste entre categorías alimentarias y entre taxones dentro de la misma categoría.

## RESULTADOS

El promedio y el desvío estándar calculados para la complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), volumen de relleno fino de la textura (Tfv; volumen de relleno de la textura) y heterogeneidad de la complejidad (HASfc4, HASfc9, HASfc16) por categoría alimentaria y por especie están indicados en la Tablas 5A y B, y en la Figura 2.

Según el criterio de Kaiser-Guttman (Conway & Huffcutt, 2003), que indica que en el contexto de un ACP centrado y normalizado, solo se retienen los componentes con un valor propio (*eigen values*) superior a 1, se retienen los dos primeros ejes (Tabla 6). El primer eje expresa el 40.35% de la varianza del conjunto de datos (Tabla 6; Figura 3). Contribuyen positivamente al primer eje el volumen de relleno de la textura (Tfv) y la complejidad (Asfc; predominantemente) y la heterogeneidad de la complejidad (HASfc16; Figura 3). Presenta las categorías dominadas por vegetación verde (“pasto-hoja”, “pasto-semilla”, “pasto-raíz”, “hoja”, y “fruta-pasto”) con valores positivos altos separadas de las categorías dominadas por elementos blandos, semillas y frutos (“hoja joven”, “fruta-hoja”, “hoja-semilla”, “insecto-semilla”, “fruta-semilla”, y “fruta-insecto”) con valores bajos. Las categorías “insecto-semilla” y “hoja-semilla” tienen valores intermedios (Figura 4). El segundo eje expresa el 26.68% de la varianza del conjunto de datos (67.03% acumulado). Contribuyen positivamente al segundo eje la anisotropía (epLsar) y la heterogeneidad de la complejidad (HASfc16; Figura 3). Se representan las 80 especies en 11 elipses de confianza (95%) centradas en sus centroides correspondientes a las 11 categorías alimentarias (Figura 4).

El análisis multivariado de varianza (MANOVA) detectó diferencias entre las categorías alimentarias y entre los taxones dentro de las categorías alimentarias (Tabla 7). Los análisis univariados de varianza (ANOVAs) muestran que todas las variables difieren significativamente entre las categorías alimentarias, excepto la heterogeneidad de complejidad (HAsfc4; Tablas 8 y 9), y que todas las variables excepto la heterogeneidad de complejidad (HAsfc9), difieren entre especies dentro de las categorías (Tablas 8 y 10). Las comparaciones por pares detectaron diferencias entre todas las categorías alimentarias excepto entre: “pasto-semilla” y “fruta-pasto”, “pasto-semilla” y “pasto-hoja”, “pasto-semilla” y “pasto-raíz”, y entre “fruta-semilla” e “insecto-semilla” (Tabla 9; Figura 2).

### Diferencias de la textura del microdesgaste dentario entre las categorías alimentarias

Las pruebas post-hoc (Tabla 9) arrojaron los siguientes resultados:

**“Hoja joven”**: es significativamente diferente de todas las demás categorías. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste poco complejas (Asfc más bajo que todas las demás categorías) y con valores de volumen de relleno de la textura más bajos que todas las demás categorías excepto “fruta-hoja” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “hoja semilla” (Tabla 5).

**“Fruta-hoja”**: es significativamente diferente de todas las demás categorías. Las texturas del microdesgaste de los consumidores de “fruta-hoja” son más complejas (Asfc) comparadas a los consumidores “hoja joven” pero menos complejas que todas las demás categorías excepto “hoja-semilla” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más bajos que los de las otras categorías excepto “fruta-insecto”, con los cuales no difieren, y “hoja joven”, respecto a los cuales son más altos (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “hoja semilla” (Tabla 5).

**“Fruta-semilla”**: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría “insecto-semilla” con la cual no presenta diferencia. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven” y “fruta-hoja”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-raíz”, “pasto-hoja”, “pasto-semilla”, “fruta-insecto”, “fruta-pasto” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja” y “fruta-insecto”, no presentan diferencia con las categorías “insecto-semilla” y “hoja-semilla”, y son más bajos que todas las demás categorías (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “hoja-semilla” (Tabla 5).

**“Fruta-insecto”**: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría “hoja-semilla” con la cual difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “hoja-semilla”, “fruta-semilla” e “insecto-semilla”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-hoja” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que la categoría “hoja joven” y más bajos que todas las demás categorías, excepto “fruta-hoja” con la cual no presenta diferencia de volumen de relleno de la textura (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “hoja-semilla” (Tabla 5).

**“Insecto-semilla”**: es diferente de todas las demás categorías, excepto la categoría “fruta-semilla” con la cual no presenta diferencias. Esta categoría difiere marginalmente de “fruta-pasto” y “hoja-semilla”. La misma se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven” y “fruta-hoja”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-raíz”, “pasto-hoja”, “pasto-semilla”, “fruta-insecto”, “fruta-pasto” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja” y “fruta-insecto”, y son más bajos que la categoría “pasto-hoja” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más alta que las categorías “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “hoja-semilla” (Tabla 5).

**“Hoja-semilla”**: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto las categorías “fruta-insecto” e “insecto-semilla” con las cuales difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de la categoría “hoja joven”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-raíz”, “pasto-semilla”, “fruta-pasto”, “fruta-insecto”, “pasto-hoja” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja” y “fruta-insecto”, y más bajos que todas las demás categorías excepto “fruta-semilla” e “insecto-semilla” con las cuales no presenta diferencia de los valores del volumen de relleno de la textura (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías “fruta-semilla”, “fruta-insecto”, “hoja”, “hoja joven”, “fruta-hoja” y “insecto-semilla” (Tabla 5).

“**Fruta-pasto**”: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de las categorías “pasto-hoja”, “insecto-semilla” y “hoja”, con las cuales difiere marginalmente, y de la categoría “pasto-semilla”, con cual no difiere. Las texturas de microdesgaste de los consumidores de “fruta-pasto” son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “hoja-semilla”, “fruta-semilla” y “insecto-semilla”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-hoja” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-insecto”, “fruta-semilla” y “hoja-semilla” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías “fruta-semilla”, “fruta-insecto”, “hoja”, “hoja joven”, “fruta-hoja” y “insecto-semilla” (Tabla 5).

**Tabla 5A.** Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (complejidad, anisotropía, y volumen de relleno de la textura) para cada especie (en letra regular), agrupados por categoría alimentaria (en negrita). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar. **Table 5A.** Descriptive statistics of dental microwear texture parameters (complexity, anisotropy, and textural fill volume) for each species (in regular type), grouped by dietary category (in bold). Abbreviations: N, number of individuals per sample; m, mean; ds, standard deviation.

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<b>Fruta-pasto</b>	<b>37</b>	<b>2.29</b>	<b>1.84</b>	<b>2.56</b>	<b>1.55</b>	<b>1206.10</b>	<b>868.33</b>
<i>Dolichotis salinicola</i>	21	1.81	1.30	2.64	1.33	1346.14	852.94
<i>Octodontomys gliroides</i>	16	2.91	2.27	2.47	1.84	1022.31	880.96
<b>Fruta-insecto</b>	<b>54</b>	<b>2.37</b>	<b>2.14</b>	<b>3.84</b>	<b>1.48</b>	<b>493.06</b>	<b>563.06</b>
<i>Mesomys hispidus</i>	21	2.83	2.27	4.12	1.76	647.67	620.71
<i>Proechimys cuvieri</i>	33	2.07	2.04	3.67	1.27	394.67	508.55
<b>Fruta-hoja</b>	<b>71</b>	<b>1.05</b>	<b>0.87</b>	<b>4.02</b>	<b>2.24</b>	<b>436.09</b>	<b>619.95</b>
<i>Chaetomys subspinosus</i>	12	1.12	0.73	2.50	1.55	348.29	306.03
<i>Cuniculus paca</i>	18	1.18	0.68	4.69	2.17	629.95	857.48
<i>Dinomys branickii</i>	5	1.73	1.71	3.39	1.18	410.90	293.73
<i>Echimys chrysurus</i>	4	1.21	0.75	4.84	1.57	136.97	222.92
<i>Myocastor coypus</i>	16	1.01	1.05	4.13	2.71	626.72	711.67
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.65	0.47	4.28	2.30	175.88	407.21
<b>Fruta-semilla</b>	<b>222</b>	<b>1.51</b>	<b>1.23</b>	<b>4.12</b>	<b>2.09</b>	<b>945.40</b>	<b>920.76</b>
<i>Clyomys laticeps</i>	16	1.57	1.33	4.06	2.37	1017.38	583.63
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	1.54	0.88	4.61	1.88	1004.18	1000.70
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3	1.50	0.99	5.40	1.69	2130.95	2134.64
<i>Dasyprocta leporina</i>	17	1.40	0.99	3.01	1.62	957.54	915.96
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	1.13	0.57	3.70	2.17	719.59	618.68
<i>Dasyprocta punctata</i>	5	1.40	1.03	4.75	0.88	186.77	201.52
<i>Dolichotis patagonum</i>	18	1.34	1.33	3.48	2.29	1138.84	853.71
<i>Makalata didelphoides</i>	18	2.39	2.06	5.13	2.23	809.34	980.07

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<i>Makalata macrura</i>	7	1.37	1.15	4.13	1.51	361.09	492.35
<i>Myoprocta acouchy</i>	13	1.64	1.06	5.22	2.69	1443.09	1338.54
<i>Octomys mimax</i>	5	1.38	0.50	3.91	2.02	1032.64	466.53
<i>Proechimys longicaudatus</i>	5	1.87	1.64	3.05	1.02	1586.31	1792.34
<i>Proechimys roberti</i>	13	1.76	1.22	4.96	1.80	897.49	635.35
<i>Proechimys semispinosus</i>	8	2.03	2.05	4.58	1.79	1108.69	1008.20
<i>Thrichomys pachyurus</i>	15	0.85	0.43	4.35	1.82	912.83	692.00
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	1.41	1.33	3.39	1.97	316.68	256.85
<i>Trinomys eliasi</i>	8	1.85	1.57	3.31	2.30	719.59	624.38
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.88	0.39	4.91	2.44	849.81	788.58
<i>Trinomys iheringi</i>	12	1.17	0.68	3.35	2.07	873.67	1091.97
<i>Trinomys setosus</i>	12	1.41	1.02	3.45	2.25	1012.02	1008.68
<i>Trinomys yonenagae</i>	3	1.72	0.31	3.99	1.22	1377.96	1020.47
<b>Pasto-hoja</b>	<b>126</b>	<b>3.11</b>	<b>1.97</b>	<b>2.67</b>	<b>1.53</b>	<b>1382.63</b>	<b>806.54</b>
<i>Abrocoma bennetti</i>	2	3.20	2.29	4.29	0.75	919.33	1147.52
<i>Galea leucoblephara</i>	20	2.10	1.14	3.35	1.71	1118.97	525.62
<i>Galea spixii</i>	12	4.02	2.04	2.46	1.61	1788.85	1040.38
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	8	3.80	2.46	3.15	1.82	1785.74	606.54
<i>Lagidium peruanum</i>	11	3.76	2.12	2.56	1.79	869.33	575.77
<i>Lagidium viscacia</i>	17	2.08	1.01	2.28	1.20	1067.40	896.52
<i>Lagostomus maximus</i>	29	3.16	2.34	2.52	1.48	1343.61	754.61
<i>Microcavia australis</i>	22	3.63	1.77	2.73	1.35	1806.93	753.97
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	3.30	2.37	1.16	0.36	1563.07	766.96
<b>Pasto-raíz</b>	<b>116</b>	<b>2.25</b>	<b>1.79</b>	<b>2.66</b>	<b>1.29</b>	<b>1146.75</b>	<b>881.34</b>
<i>Ctenomys australis</i>	6	1.80	1.47	2.37	0.98	1194.64	1277.15
<i>Ctenomys azarae</i>	9	2.30	1.46	3.37	1.72	1306.94	721.10
<i>Ctenomys fulvus</i>	14	3.14	2.17	2.52	1.57	1385.96	876.57
<i>Ctenomys haigi</i>	5	4.73	2.62	2.10	1.21	1778.89	413.99
<i>Ctenomys magellanicus</i>	27	1.61	0.69	3.02	1.21	658.23	495.01
<i>Ctenomys opimus</i>	5	3.58	4.15	2.41	1.38	1241.82	854.78
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	2.49	1.71	2.37	0.74	1491.20	1464.19

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<i>Ctenomys sylvanus</i>	2	2.81	0.74	2.67	1.11	1662.26	161.42
<i>Ctenomys talarum</i>	21	1.61	0.71	2.52	1.15	838.99	761.16
<i>Ctenomys tucumanus</i>	9	2.51	2.51	2.00	1.13	1412.54	1170.34
<i>Spalacopus cyanus</i>	11	1.87	1.28	2.90	1.48	1610.76	756.50
<b>Pasto-semilla</b>	<b>31</b>	<b>2.55</b>	<b>1.97</b>	<b>2.35</b>	<b>1.23</b>	<b>1102.95</b>	<b>712.73</b>
<i>Aconaemys fuscus</i>	1	1.27	-	2.11	-	1070.82	-
<i>Cavia aperea</i>	24	2.88	2.12	2.30	1.11	1189.11	778.15
<i>Chinchilla</i>	1	1.24	-	2.16	-	319.59	-
<i>Chinchilla lanigera</i>	3	1.76	0.16	1.78	1.52	838.39	315.74
<i>Chinchilla</i> sp.	2	1.06	0.16	3.94	2.53	873.67	73.37
<b>Insecto-semilla</b>	<b>44</b>	<b>1.54</b>	<b>1.34</b>	<b>3.82</b>	<b>1.98</b>	<b>1041.67</b>	<b>745.41</b>
<i>Euryzgomatomys spinosus</i>	23	1.37	1.10	4.31	1.90	1126.94	693.82
<i>Thrichomys apereoides</i>	21	1.72	1.58	3.29	1.97	948.28	804.72
<b>Hoja</b>	<b>65</b>	<b>3.47</b>	<b>2.90</b>	<b>3.61</b>	<b>2.37</b>	<b>1257.37</b>	<b>963.35</b>
<i>Abrocoma cinerea</i>	5	4.03	4.33	3.44	2.30	1502.47	1047.58
<i>Callistomys pictus</i>	1	2.19	-	4.49	-	1452.66	-
<i>Dactylomys dactylinus</i>	5	3.13	2.86	4.04	5.05	1184.54	1536.93
<i>Kerodon acrobata</i>	4	2.90	3.09	1.86	1.27	1254.48	953.24
<i>Kerodon rupestris</i>	10	2.24	1.65	2.38	1.13	854.58	467.08
<i>Phyllomys blainvillei</i>	17	3.63	3.33	5.52	2.33	1073.51	741.81
<i>Phyllomys lundii</i>	1	4.12	-	1.99	-	2100.14	-
<i>Phyllomys medius</i>	2	4.85	4.87	1.50	0.19	1371.73	554.68
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	5	5.03	2.53	2.68	0.57	2055.31	1085.74
<i>Phyllomys pattoni</i>	7	5.01	3.64	3.11	1.70	1196.79	1686.14
<i>Pipanacoctomys aureus</i>	3	2.47	0.33	3.88	0.26	1520.46	695.85
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	5	2.12	0.96	3.13	0.97	1393.73	742.24
<b>Hoja-semilla</b>	<b>21</b>	<b>1.07</b>	<b>0.58</b>	<b>2.79</b>	<b>2.04</b>	<b>800.45</b>	<b>558.50</b>
<i>Aconaemys porteri</i>	6	1.31	0.46	3.82	1.84	974.67	619.91
<i>Aconaemys sagei</i>	3	0.84	0.26	2.18	1.96	542.33	108.26
<i>Octodon bridgesi</i>	6	0.83	0.36	2.67	2.82	825.94	366.66
<i>Octodon degus</i>	6	1.17	0.89	2.19	1.37	729.79	800.69

A	Asfc			epLsar		Tfv	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<b>Hoja joven</b>	<b>71</b>	<b>0.67</b>	<b>0.49</b>	<b>3.89</b>	<b>2.10</b>	<b>370.09</b>	<b>505.18</b>
<i>Coendou bicolor</i>	1	0.48	-	4.26	-	0.00	-
<i>Coendou insidiosus</i>	6	0.42	0.15	4.05	1.56	413.66	478.35
<i>Coendou nycthemera</i>	11	0.86	0.58	3.84	1.85	492.02	626.63
<i>Coendou prehensilis</i>	14	0.71	0.40	3.19	1.97	573.06	702.50
<i>Coendou spinosus</i>	15	0.37	0.18	4.37	2.40	211.40	410.76
<i>Coendou villosus</i>	8	0.50	0.19	3.50	1.91	144.23	173.04
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	16	0.97	0.65	4.19	2.47	377.17	376.92

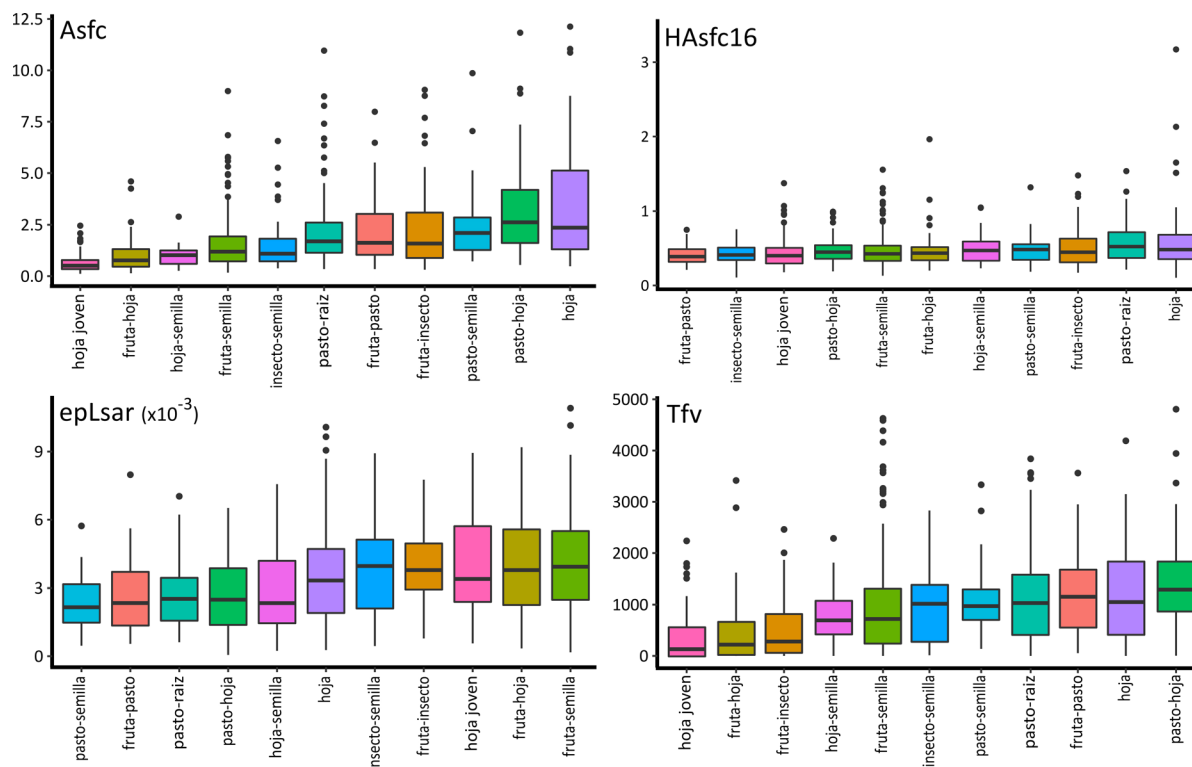
**Tabla SB.** Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (heterogeneidad de complejidad calculada para 4, 9 y 16 subsuperficies) para cada especie (en letra regular), agrupados por categoría alimentaria (en negrita). Abreviaturas: N, número de individuos por muestra; m, promedio; ds, desvío estándar.  
**Table SB.** Descriptive statistics of dental microwear texture parameters (complexity heterogeneity calculated for 4, 9, and 16 sub-surfaces) for each species (in regular type), grouped by dietary category (in bold). Abbreviations: N, number of individuals per sample; m, mean; ds, standard deviation.

B	HA <sub>sfc4</sub>			HA <sub>sfc9</sub>		HA <sub>sfc16</sub>	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<b>Fruta-pasto</b>	<b>37</b>	<b>0.33</b>	<b>0.15</b>	<b>0.39</b>	<b>0.18</b>	<b>0.42</b>	<b>0.14</b>
<i>Dolichotis salinicola</i>	21	0.33	0.15	0.40	0.19	0.43	0.15
<i>Octodontomys gliroides</i>	16	0.32	0.16	0.38	0.16	0.40	0.13
<b>Fruta-insecto</b>	<b>54</b>	<b>0.38</b>	<b>0.19</b>	<b>0.48</b>	<b>0.31</b>	<b>0.51</b>	<b>0.28</b>
<i>Mesomys hispidus</i>	21	0.39	0.15	0.43	0.15	0.49	0.17
<i>Proechimys cuvieri</i>	33	0.37	0.21	0.51	0.38	0.53	0.33
<b>Fruta-hoja</b>	<b>71</b>	<b>0.35</b>	<b>0.14</b>	<b>0.42</b>	<b>0.25</b>	<b>0.47</b>	<b>0.24</b>
<i>Chaetomys subspinosus</i>	12	0.34	0.12	0.39	0.17	0.40	0.11
<i>Cuniculus paca</i>	18	0.34	0.14	0.34	0.10	0.42	0.14
<i>Dinomys branickii</i>	5	0.31	0.08	0.41	0.15	0.46	0.05
<i>Echimys chrysurus</i>	4	0.30	0.12	0.55	0.28	0.62	0.38
<i>Myocastor coypus</i>	16	0.34	0.11	0.38	0.15	0.44	0.16
<i>Proechimys guyannensis</i>	16	0.43	0.20	0.53	0.43	0.57	0.40
<b>Fruta-semilla</b>	<b>222</b>	<b>0.34</b>	<b>0.16</b>	<b>0.42</b>	<b>0.24</b>	<b>0.46</b>	<b>0.21</b>
<i>Clyomys laticeps</i>	16	0.33	0.15	0.38	0.22	0.43	0.14
<i>Dasyprocta azarae</i>	18	0.32	0.15	0.38	0.15	0.43	0.15
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3	0.33	0.22	0.40	0.19	0.43	0.12
<i>Dasyprocta leporina</i>	17	0.25	0.11	0.29	0.12	0.34	0.14
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	8	0.32	0.11	0.38	0.10	0.42	0.08

B	HAsfc4			HAsfc9		HAsfc16	
	N	m	ds	m	ds	m	ds
<i>Dasyprocta punctata</i>	5	0.25	0.13	0.28	0.08	0.30	0.09
<i>Dolichotis patagonum</i>	18	0.29	0.16	0.36	0.16	0.42	0.17
<i>Makalata didelphoides</i>	18	0.40	0.17	0.54	0.35	0.57	0.29
<i>Makalata macrura</i>	7	0.26	0.11	0.33	0.16	0.34	0.14
<i>Myoprocta acouchy</i>	13	0.42	0.20	0.56	0.37	0.58	0.33
<i>Octomys mimax</i>	5	0.36	0.15	0.38	0.12	0.44	0.12
<i>Proechimys longicaudatus</i>	5	0.49	0.12	0.54	0.29	0.61	0.24
<i>Proechimys roberti</i>	13	0.33	0.19	0.52	0.46	0.50	0.24
<i>Proechimys semispinosus</i>	8	0.40	0.15	0.41	0.12	0.47	0.16
<i>Thrichomys pachyurus</i>	15	0.33	0.18	0.39	0.25	0.45	0.25
<i>Trinomys dimidiatus</i>	10	0.34	0.10	0.38	0.09	0.44	0.15
<i>Trinomys eliasi</i>	8	0.37	0.11	0.46	0.17	0.47	0.14
<i>Trinomys graciosus</i>	8	0.34	0.16	0.46	0.25	0.52	0.34
<i>Trinomys iheringi</i>	12	0.34	0.11	0.41	0.17	0.50	0.22
<i>Trinomys setosus</i>	12	0.31	0.17	0.42	0.22	0.50	0.19
<i>Trinomys yonenagae</i>	3	0.45	0.20	0.64	0.31	0.67	0.17
<b>Pasto-hoja</b>	<b>126</b>	<b>0.34</b>	<b>0.14</b>	<b>0.44</b>	<b>0.21</b>	<b>0.46</b>	<b>0.16</b>
<i>Abrocoma bennetti</i>	2	0.23	0.04	0.35	0.19	0.32	0.07
<i>Galea leucoblephara</i>	20	0.33	0.15	0.44	0.22	0.46	0.15
<i>Galea spixii</i>	12	0.31	0.09	0.38	0.15	0.40	0.13
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	8	0.35	0.18	0.44	0.20	0.45	0.14
<i>Lagidium peruanum</i>	11	0.35	0.16	0.45	0.17	0.46	0.18
<i>Lagidium viscacia</i>	17	0.34	0.11	0.41	0.16	0.46	0.13
<i>Lagostomus maximus</i>	29	0.36	0.16	0.46	0.25	0.49	0.18
<i>Microcavia australis</i>	22	0.34	0.13	0.48	0.26	0.47	0.17
<i>Microcavia shiptoni</i>	5	0.44	0.12	0.45	0.12	0.51	0.18
<b>Pasto-raíz</b>	<b>116</b>	<b>0.40</b>	<b>0.18</b>	<b>0.54</b>	<b>0.29</b>	<b>0.57</b>	<b>0.26</b>
<i>Ctenomys australis</i>	6	0.40	0.16	0.56	0.35	0.52	0.24
<i>Ctenomys azarae</i>	9	0.37	0.23	0.50	0.31	0.60	0.30
<i>Ctenomys fulvus</i>	14	0.36	0.15	0.50	0.25	0.49	0.20
<i>Ctenomys haigi</i>	5	0.25	0.08	0.39	0.12	0.43	0.17
<i>Ctenomys magellanicus</i>	27	0.50	0.21	0.70	0.36	0.74	0.30
<i>Ctenomys opimus</i>	5	0.31	0.14	0.47	0.24	0.54	0.20
<i>Ctenomys saltarius</i>	7	0.45	0.19	0.56	0.40	0.58	0.27
<i>Ctenomys sylvanus</i>	2	0.38	0.01	0.34	0.04	0.40	0.07

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

B	HASfc4			HASfc9			HASfc16		
	N	m	ds	m	ds	m	ds		
<i>Coendou prehensilis</i>	14	0.33	0.19	0.35	0.20	0.42	0.29		
<i>Coendou spinosus</i>	15	0.34	0.12	0.46	0.25	0.49	0.21		
<i>Coendou villosus</i>	8	0.28	0.13	0.42	0.48	0.40	0.28		
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	16	0.38	0.18	0.52	0.25	0.54	0.24		



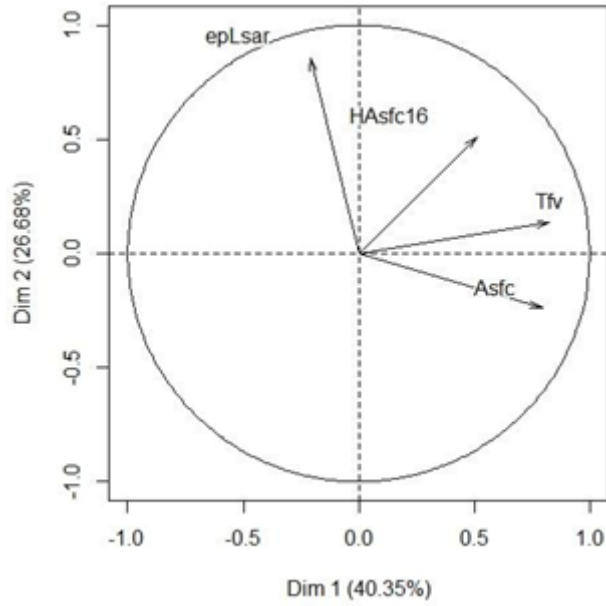
**Figura 2.** Representación gráfica mediante *boxplots* (línea negra gruesa horizontal, promedio; caja, primer cuartil; líneas negras verticales, intervalo de confianza a 95%; puntos negros, *outliers*) de las variables descriptivas de la textura de microdesgaste para cada categoría alimentaria (desde arriba hacia abajo y desde izquierda hacia derecha): complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar), heterogeneidad de complejidad (HASfc16), volumen de relleno de la textura (Tfv).

**Figure 2.** Graphical representation using *boxplots* (thick horizontal black line, mean; box, first quartile; vertical black lines, 95% confidence interval; black dots, *outliers*) of the descriptive variables of dental microwear texture for each dietary category (from top to bottom): complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), complexity heterogeneity (HASfc16), and textural fill volume (Tfv).

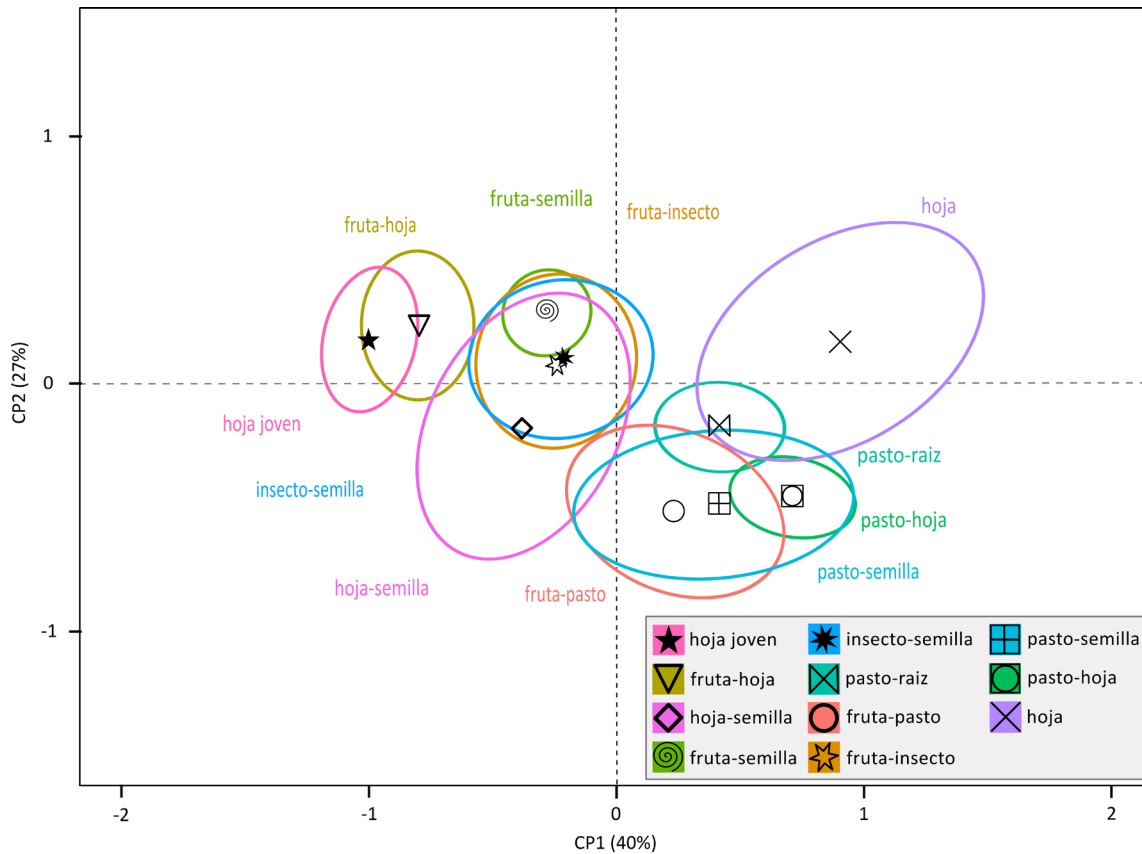
**Tabla 6.** Valores propios y porcentaje de varianza asociados a cada componente principal del ACP. Componentes con valores propios superiores al criterio de Kaiser-Guttman en negrita.

**Table 6.** Eigenvalues and percentage of variance associated with each principal component of the PCA. Components with eigenvalues exceeding the Kaiser-Guttman criterion are shown in bold.

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



**Figura 3.** Representación gráfica de las variables de descripción de los microdesgastes y su participación en los componentes principales (Dim) 1 y 2. Abreviaturas: Asfc, complejidad; epLsar, anisotropía; HAsfc16, heterogeneidad de complejidad calculada desde 16 subsuperficies; Tfv, volumen de relleno de la textura.  
**Figure 3.** Graphical representation of the dental microwear texture variables and their contribution to principal components (Dim) 1 and 2. Abbreviations: Asfc, complexity; epLsar, anisotropy; HAsfc16, complexity heterogeneity calculated from 16 sub-surfaces; Tfv, textural fill volume.



**Figura 4.** Proyección en los dos primeros componentes (CP) del ACP de las 11 categorías dietarias representadas por los centroides (símbolos) y las elipses de confianza (95%).  
**Figure 4.** Projection onto the first two principal components (PC) of the PCA of the 11 dietary categories, represented by centroids (symbols) and 95% confidence ellipses.

**Tabla 7.** Resultados del MANOVA para las categorías alimentarias sobre los datos transformados por Box-Cox. Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.  
**Table 7.** MANOVA results for dietary categories based on Box-Cox-transformed data. Abbreviation: g.d.l., degrees of freedom.

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

**Tabla 8.** Resultados de los ANOVAs entre las categorías alimentarias sobre los datos transformados por Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ( $p < 0.05$ ). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

**Table 8.** ANOVA results among dietary categories based on Box-Cox-transformed data. Significant results ( $p < 0.05$ ) are shown in bold. Abbreviation: g.d.l., degrees of freedom.

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

**Tabla 9.** Comparaciones *post hoc* por pares entre categorías alimentarias después de la transformación Box-Cox. El valor  $p < 0.05$  se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. H reemplaza HAsfc.

**Table 9.** Pairwise *post hoc* comparisons among dietary categories following Box-Cox transformation. A  $p$ -value  $< 0.05$  is indicated in regular type for marginally significant Fisher's LSD tests, and in bold when both Tukey's HSD and Fisher's LSD tests are significant. H replaces HAsfc.

	fruta-pasto	fruta-insecto	fruta-hoja	fruta-semilla	pasto-hoja	pasto-raíz	pasto-semilla	insecto-semilla	hoja	hoja-semilla
fruta-insecto	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>									
	<b>Asfc</b>									
fruta-hoja	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b>								
	<b>Asfc</b>									
fruta-semilla	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	Asfc <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>							
		<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b>						
pasto-hoja	Asfc	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>						
			<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b>						
pasto-raíz	H9 <b>H16</b>	<b>epLsar</b> H16 <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> H9 H16 <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> <b>H9</b> <b>H16</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> H9 H16 <b>Tfv</b>					
			<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b>						
pasto-semilla		<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b> <b>Tfv</b>						
			<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b>						
insecto-semilla	Asfc epLsar	Asfc <b>Tfv</b>	Asfc <b>Tfv</b>		<b>Asfc</b> <b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>epLsar</b> H9 <b>H16</b>	<b>Asfc</b> <b>epLsar</b>			
				<b>Asfc</b>						
hoja	Asfc epLsar H9 H16	Asfc <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> H16 <b>Tfv</b>	epLsar H9 H16 <b>Tfv</b>	epLsar H16	Asfc epLsar	epLsar	<b>Asfc</b> H9 H16		
hoja-semilla	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	Asfc epLsar <b>Tfv</b>	epLsar <b>Tfv</b>	<b>epLsar</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	epLsar	<b>Asfc</b> epLsar <b>Tfv</b>	
hoja joven	<b>Asfc</b> <b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>epsar</b> <b>H9</b> <b>H16</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>epLsar</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> H9 <b>H16</b> <b>Tfv</b>	<b>Asfc</b> epLsar <b>Tfv</b>

“**Pasto-semilla**”: no difiere de las categorías “fruta-pasto”, “pasto-hoja” y “pasto-raíz”, es marginalmente diferente de la categoría “hoja”, y es significativamente diferente de las otras categorías. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-semilla”, “insecto-semilla” y “hoja-semilla” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-insecto”, “fruta-semilla” y “hoja-semilla” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que las categorías “fruta-semilla”, “fruta-insecto”, “hoja”, “hoja joven”, “fruta-hoja” e “insecto-semilla” (Tabla 5).

“**Pasto-raíz**”: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de la categoría “pasto-semilla”, con la cual no difiere, y con la categoría “hoja”, con la cual difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que las texturas de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-semilla”, “insecto-semilla” y “hoja-semilla”, y menos complejas que las texturas de las categorías “pasto-hoja” y “hoja” (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-insecto”, “fruta-semilla” y “hoja-semilla”, y más bajos que los de la categoría “pasto-hoja” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que los de las categorías “fruta-semilla”, “fruta-insecto”, “hoja”, “hoja joven”, “fruta-hoja” y “insecto-semilla” (Tabla 5). Esta categoría se caracteriza por valores de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) más altos que los de las demás categorías, excepto “hoja” y “hoja-semilla”, con los cuales no presenta diferencia de heterogeneidad, y de la categoría “pasto-semilla”, con el cual ninguna variable presenta diferencia (Tabla 5).

“**Pasto-hoja**”: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de la categoría “pasto-semilla”, con la cual no difiere, y de las categorías “fruta-pasto” y “hoja”, con las cuales difiere marginalmente. Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste más complejas (Asfc) que todas las demás categorías, excepto “pasto-semilla”, “pasto-raíz” y “hoja”, con las cuales no presenta diferencia de complejidad, y por valores de volumen de relleno de la textura (Tfv) más altos que los de todas las demás categorías, excepto “pasto-semilla”, “fruta-pasto” y “hoja”, con las cuales no presenta diferencia de volumen de relleno de la textura (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que la de las categorías “fruta-semilla”, “fruta-insecto”, “hoja”, “hoja joven”, “fruta-hoja” y “insecto-semilla” (Tabla 5).

“**Hoja**”: es significativamente diferente de todas las demás categorías, excepto de las categorías “fruta-pasto”, “pasto-hoja”, “pasto-raíz” y “pasto-semilla”, con las cuales difiere marginalmente. Las texturas de microdesgaste son más complejas (Asfc) que todas las demás categorías, excepto “pasto-semilla” y “pasto-hoja”, con las cuales no presenta diferencia de complejidad (Tabla 5). Los valores del volumen de relleno de la textura (Tfv) son más altos que los de las categorías “hoja joven”, “fruta-hoja”, “fruta-insecto”, “hoja-semilla” y “fruta-semilla” (Tabla 5). La anisotropía (epLsar) es más baja que la de la categoría “fruta-semilla”, y más alta que la de las categorías “fruta-pasto”, “hoja-semilla”, “pasto-raíz”, “pasto-hoja” y “pasto-semilla” (Tabla 5). Esta categoría se caracteriza por valores de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) más altos que los de las categorías “fruta-hoja” (solo HASfc16), “pasto-hoja” (solo HASfc16), “fruta-pasto”, “fruta-semilla”, “insecto-semilla” y “hoja joven” (Tabla 5).

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

Los ANOVAs muestran que todas las variables, excepto aquellas que miden la heterogeneidad de complejidad (HASfc9), difieren entre especies dentro de las distintas categorías dietarias (Tablas 10A y B). Las variables complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar) y volumen de relleno textural (Tfv) difieren entre los hábitos dentro de las mismas categorías dietarias (Tabla 10A).

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

“**Hoja joven**”: se observa una diferencia significativa en las variables HASfc9 y HASfc16 entre *Coendou villosus* y *Kannabateomys amblyonyx*. La diferencia no es obvia al nivel de los estadísticos descriptivos, los promedios y desvíos estándar, aunque un espécimen atípico con valores muy altos aumenta artificialmente la heterogeneidad de complejidad media de la especie *C. villosus* (MHNG-96.038; Material Suplementar 3: Tabla S2). Sin este espécimen, *C. villosus* presenta las heterogeneidades (HASfc9 promedio 0.26, desvío estándar 0.09 y HASfc16 promedio 0.31, desvío estándar 0.09) más bajas para el grupo de “hoja joven”. *Kannabateomys amblyonyx* tiene altos valores de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16; Tabla 5B).

**Tabla 10A.** Resultados de los ANOVAs dentro de las categorías alimentarias sobre las variables de complejidad (Asfc), anisotropía (epLsar) y volumen de relleno de la textura (Tfv) luego de la transformación Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ( $p < 0.05$ ). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

**Table 10A.** ANOVA results within dietary categories for the variables complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), and textural fill volume (Tfv) following Box-Cox transformation. Significant results ( $p < 0.05$ ) are shown in bold. Abbreviation: g.d.l., degrees of freedom.

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

**Tabla 10B.** Resultados de los ANOVAs dentro de las categorías alimentarias sobre las variables de heterogeneidad de complejidad (HAsfc4, HAsfc9 y HAsfc16) luego de transformación Box-Cox. En negrita cuando la prueba es significativa ( $p < 0.05$ ). Abreviatura: g.d.l., grado de libertad.

**Table 10B.** ANOVA results within dietary categories for the variables of complexity heterogeneity (HAsfc4, HAsfc9, and HAsfc16) following Box-Cox transformation. Significant results ( $p < 0.05$ ) are shown in bold. Abbreviation: g.d.l., degrees of freedom.

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

“Fruta-hoja”: no se observa diferencia entre las especies dentro de la categoría.

“Fruta-semilla”: la complejidad (Asfc) es diferente entre especies según el hábitat. Las texturas de microdesgaste de las especies arborícolas (*Makalata didelphoides* y *M. macrura*) son más complejas que las texturas de microdesgaste de las especies estrictamente terrestres, como *Dasyprocta*, *Trinomys* y *Proechimys longicaudatus*, *P. roberti* y *P. semispinosus* (Tabla 5A).

“**Fruta-insecto**”: se observan diferencias para la complejidad (Asfc) y la heterogeneidad de complejidad (HASfc16) entre *Proechimys cuvieri* y *Mesomys hispidus*. De hecho, las texturas del microdesgaste de esta última especie tienen valores más altos de complejidad (Asfc) pero valores más bajos de heterogeneidad (HASfc16; Tablas 5A y 5B).

“**Insecto-semilla**”: se observa una diferencia significativa de la heterogeneidad de complejidad (HASfc16) entre *Euryzomatomys* y *Thrichomys*. La heterogeneidad de complejidad (HASfc16) de *Thrichomys apereoides* es ligeramente superior a la heterogeneidad de *Euryzomatomys spinosus* (Tabla 5B).

“**Hoja-semilla**”: no se observa diferencia entre las especies dentro de esta categoría.

“**Fruta-pasto**”: no se observa diferencia significativa entre las dos especies dentro de esta categoría.

“**Pasto-semilla**”: se observa una diferencia significativa de la heterogeneidad de complejidad (HASfc4). *Aconaemys fuscus* tiene valores superiores a los de *Caviaaperea* y *Chinchilla lanigera*, y *C. lanigera* tiene valores inferiores a los de *Chinchilla chinchilla*. Se observa una diferencia para la variable HASfc4 entre *C. lanigera* y *A. fuscus* (significativa), y entre *C. lanigera* y todas las demás “pasto-semilla” (marginal). La heterogeneidad de complejidad (HASfc4) en el microdesgaste de *C. lanigera* es muy baja (y su desvío estándar es muy bajo; Tabla 5B).

“**Pasto-raíz**”: la complejidad (Asfc) no presenta diferencia significativa (aunque *Ctenomys haigi* y *C. sylvanus* presentan valores ligeramente más altos). La anisotropía (epLsar) tampoco presenta diferencia significativa (pero las especies *C. azarae* y *C. fulvus* ambas presentan desviaciones estándares altas para la anisotropía), y se observan diferencias de heterogeneidad de complejidad (HASfc4) y de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies dentro de la categoría. De hecho, *Ctenomys magellanicus* se caracteriza por una heterogeneidad de complejidad (HASfc4) más alta que las de *C. tucumanus*, y los valores de volumen de relleno de la textura de *C. haigi* y *C. opimus* son marginalmente superiores a las de *C. magellanicus* y *C. talarum* (Tablas 5 y 11). Las otras especies en esta categoría tienen valores de volumen de relleno de la textura promedio comparables a los de *C. opimus*, pero siempre asociados con desvíos estándar más altos (Tabla 5).

“**Pasto-hoja**”: diferencias son observadas entre especies dentro de esta categoría para la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar) y el volumen de relleno de la textura (Tfv). Existe una diferencia significativa de volumen de relleno de la textura (Tfv) entre especies terrestres y semifosoriales (Tabla 12a). La diferencia con la especie semiacuática, *Hydrochoerus hydrochaeris*, es marginal (Tabla 12a). Se observan diferencias marginales entre *Galea leucoblephara* y *Lagidium viscacia*, por una parte, y *Galea spixii* (Asfc y Tfv), por otra. Otras diferencias marginales aparecen entre *G. spixii* y los cuatrotaxones terrestres restantes (valores más altos de Tfv para *G. spixii* en ambos casos). También se observa que *Microcavia australis* es marginalmente más anisotrópico que *M. shiptoni* (Tabla 12b).

“**Hoja**”: diferencias son observadas entre especies dentro de la categoría para la anisotropía (epLsar) y la heterogeneidad de complejidad (HASfc4). La anisotropía es significativamente diferente entre hábitos terrestres y arborícolas (Tabla 13a). Las especies arborícolas presentan valores más altos; especialmente *Phyllomys blainvillei* es más anisotrópico que *Kerodon rupestris* y *K. acrobata* (Tablas 5A y 13b). Se observa una diferencia marginal de heterogeneidad de complejidad (HASfc4) entre *K. acrobata* y *Phyllomys nigrispinus*, por un lado, que tienen valores superiores a los de *Abrocoma cinerea*, *Callistomys pictus*, *K. rupestris*, *P. blainvillei*, y *P. lundii*, por el otro lado (Tablas 5B y 13b).

## DISCUSIÓN

### Diversidad en o texturas de microdesgaste dentario

Se observa que las texturas de microdesgaste dentarios en los roedores caviomorfos muestran los mismos rangos de variación que los de otros grupos de mamíferos (Tabla 5; Scott, 2012; Scott *et al.*, 2012; Merceron *et al.*, 2014; Hullot *et al.*, 2019; Ungar *et al.*, 2020). Algunos parámetros varían menos (*i.e.* heterogeneidad de complejidad) que en roedores múridos (Burgman *et al.*, 2016), pero todos los otros parámetros presentan los mismos rangos de variación.

Tanto la dispersión observada en el ACP (67% de varianza explicada por los dos primeros ejes, Figura 4) como las diferencias detectadas dentro de las categorías (Tablas 10, 11 y 12) indican que las categorías dietarias (y por extensión, la dieta) se asocian solamente a una parte de la variación de las texturas de microdesgaste dentario. Esto confirma observaciones hechas en otros grupos de mamíferos, mostrando la complejidad de la formación de los microdesgastes (*e.g.* Ungar 2015; Calandra & Merceron 2016; Teaford *et al.* 2020).

**Tabla 11.** Comparaciones *post hoc* por pares dentro la categoría “pasto-raíz” luego de la transformación Box-Cox entre las especies. El significado a valor  $p < 0,05$  se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. **Abreviaciones:** C., *Ctenomys*; S., *Spalacopus*.

**Table 11.** Pairwise *post hoc* comparisons among species within the “grass-root” category following Box-Cox transformation. Significance at  $p < 0,05$  is shown in regular type for Fisher’s LSD (marginal) and in bold when both Tukey’s HSD and Fisher’s LSD are significant. **Abbreviations:** C., *Ctenomys*; S., *Spalacopus*.

	<i>C. australis</i>	<i>C. azarae</i>	<i>C. fulvus</i>	<i>C. haigi</i>	<i>C. magellanicus</i>	<i>C. opimus</i>	<i>C. saltarius</i>	<i>C. sylvanus</i>	<i>C. talarum</i>	<i>C. tucumanus</i>	<i>S. cyanus</i>
<i>C. azarae</i>											
<i>C. fulvus</i>											
<i>C. haigi</i>											
<i>C. magellanicus</i>				Tfv							
<i>C. opimus</i>					Tfv						
<i>C. saltarius</i>											
<i>C. sylvanus</i> (sin. <i>C. frater</i> )											
<i>C. talarum</i>				Tfv		Tfv					
<i>C. tucumanus</i>					<b>H4</b>						
<i>S. cyanus</i>											

**Tabla 12.** Comparaciones *post hoc* por pares dentro la categoría “pasto-hoja” luego de la transformación Box-Cox, entre los hábitos (a) y entre las especies (b). El significado a valor  $p < 0.05$  se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. Abreviaturas: (a), F, fosorial; SA, semiacuático; SF, semifosorial; T, terrestre; (b), A, *Abrocoma*; G., *Galea*; H., *Hydrochoerus*; L., *Lagidium*; M., *Microcavia*.

**Table 12.** Pairwise *post hoc* comparisons within the “grass-leaf” category following Box-Cox transformation, among habits (a) and among species (b). Significance at  $p < 0.05$  is indicated in regular font for Fisher’s LSD (marginal) and in bold when both Tukey’s HSD and Fisher’s LSD tests are significant. Abbreviations: (a), F, fossorial; SA, semi-aquatic; SF, semifossorial; T, terrestrial; (b), A, *Abrocoma*; G., *Galea*; H., *Hydrochoerus*; L., *Lagidium*; M., *Microcavia*.

(A)	SA	SF	F
SF			
F			
T	Tfv	<b>Tfv</b>	

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

**Tabla 13.** Comparaciones *post hoc* por pares dentro la categoría “hoja” luego de la transformación *Box-Cox*, entre los hábitos (A) y entre las especies (B). El significado a valor  $p < 0.05$  se indica en letra regular para las pruebas LSD de Fischer (marginal) y en negrita cuando ambas pruebas HSD de Tukey y LSD de Fisher son significativas. Abreviaturas: (A), A, arborícola; F, fosorial; T, terrestre; (B), A., *Abrocoma*; C., *Callistomys*; D., *Dactylomys*; K., *Kerodon*; P., *Phyllomys*; T., *Tympanoctomys*. **Table 13.** Pairwise *post hoc* comparisons within the “leaf” category following *Box-Cox* transformation, among habits (A) and among species (B). Significance at  $p < 0.05$  is indicated in regular type for marginally significant Fisher’s LSD tests and in bold when both Tukey’s HSD and Fisher’s LSD tests are significant. Abbreviations: (A), A, arboreal; F, fossorial; T, terrestrial; (B), A., *Abrocoma*; C., *Callistomys*; D., *Dactylomys*; K., *Kerodon*; P., *Phyllomys*; T., *Tympanoctomys*.

(A)	A			F			T			
F										
T	<b>epLsar</b>									

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

### Señal filogenética en microdesgaste

Fraser *et al.* (2018) estudiaron las señales filogenéticas en la dieta y el desgaste de los dientes de los mamíferos y describieron una dependencia extremadamente fuerte entre la dieta y la filogenia y, de hecho, una fuerte dependencia entre los indicadores de desgaste de los dientes y la filogenia. Este es uno de los resultados fundamentales del proceso evolutivo: una especie descendiente nunca se crea *de novo*, sino que se basa en la herencia de su antepasado inmediato (Darwin, 1872). Fraser *et al.* (2018) consideraron que las especies están limitadas por rasgos ancestrales y, por lo tanto, tienen una “capacidad dietaria reducida a lo largo del tiempo evolutivo” (“*phylogenetic niche conservatism*” o conservadurismo de nicho filogenético). El conservadurismo de nicho filogenético resulta cuando especies estrechamente relacionadas son más similares ecológicamente de lo que se esperaría en base a sus relaciones filogenéticas (Losos, 2008). Sin embargo, De Santis *et al.* (2018) señalaron que esto es engañoso. Los métodos de estimación de la dieta a partir del desgaste de los dientes, así como de cualquier otro método analítico de determinación de la dieta, como los isótopos estables o los análisis fecales, no suponen ni requieren que la dieta sea independiente de las afinidades filogenéticas. Lo que suponen es que cada dieta deja un rastro detectable (*i.e.* que desgasta los dientes de forma distinta o deja una composición distinta de isótopos), independientemente del taxón. Los taxones relacionados de forma distante, con una dieta convergentemente similar, tienen resultados muy similares en los estimadores de desgaste dentario (Kingston, 2011). Además, estudios experimentales han demostrado diferentes valores de atributos de microdesgaste en la misma especie cuando consumen alimentos con diferentes propiedades de textura y/o

cargas de arenilla (e.g. Schulz *et al.*, 2013a; Merceron *et al.*, 2016b; Winkler *et al.*, 2019). Así pues, estos estimadores no sólo detectan las similitudes en la dieta cuando podrían esperarse (*i.e.* entre ciertos taxones relacionados de forma distante), sino que también documentan las diferencias en la dieta cuando no podrían esperarse necesariamente sobre la base de la morfología de los dientes (Merceron *et al.*, 2016b; Robinet *et al.*, 2022). Así, no tiene sentido comparar directamente las familias de roedores caviomorfos entre ellas debido a que la señal de microdesgaste no es una señal de forma o de morfología sino una señal de uso. La morfología, que siempre tiene señal filogenética (Solounias & Moelleken, 1999), se corresponde con una capacidad, pero solamente corresponde, en algunos casos, al uso. El vínculo entre morfología y uso no es una relación absoluta (ver Paradoja de Liem, Robinson & Wilson, 1998; Ungar, 2015). De hecho, que una morfología otorgue capacidad a un espécimen para hacer algo (o aquí, de comer algo) no significa que este espécimen vaya realmente a hacer, o a comer, este “algo”, y tampoco que lo vaya a elegir, aunque tenga la posibilidad de hacerlo (e.g. Hillson, 2005; Schulz & Kaiser, 2013).

Entonces, de forma lógica, si una familia tiene una dieta homogénea (como por ejemplo los Erethizontidae; Tabla 4), el microdesgaste de las diferentes especies dentro la familia presentará texturas similares, pero en el caso de una familia que tenga varias dietas dependiendo de las preferencias de cada especie, las texturas de microdesgaste serán muy diferentes dentro la misma familia (Material Suplementar 5: Figura S1). Esta relación se verifica por las observaciones hechas en roedores caviomorfos (Tabla 5), lo que corrobora el argumento de De Santis *et al.* (2018).

### Texturas de microdesgaste dentario y categorías dietarias

Las texturas de microdesgastes son diferentes según la categoría dietaria (Tablas 5 y 9). Cada categoría dietaria se caracteriza por una combinación de valores de los parámetros, que reflejan los elementos de la dieta.

**“Hoja joven”:** La categoría “hoja joven” se diferencia claramente de todas las demás categorías. Las texturas de microdesgaste se caracterizan por una baja complejidad y un bajo volumen de relleno de la textura (Figuras 2 y 4) que corresponden a una dieta compuesta de elementos blandos y poco resistentes (como hojas nuevas, brotes, flores; Charles-Dominique *et al.*, 1981; Feer *et al.*, 2001; Townsend & Croft, 2008; Passamani, 2010) que no marcan el esmalte en profundidad. Además, los valores altos de anisotropía están asociados con un comportamiento folívoro especialista (consumo exclusivo de la hoja y no de otras partes de las ramitas) en los primates (Ungar *et al.*, 2007; Shearer *et al.*, 2015). Así, las texturas de microdesgaste observadas corresponden bien a la dieta conocida por especies de la categoría “hoja joven”.

Una diferencia de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16) se detectó dentro de esta categoría entre *Coendou villosus* y *Kannabateomys amblyonyx* (Tablas 5 y 10B). La rata del bambú, *K. amblyonyx*, presenta texturas muy heterogéneas, lo que puede estar asociado con una diversidad más importante en elementos consumidos. Considerando a que esta especie es especialista en el consumo de bambú (Olmos, 1991; Olmos *et al.*, 1993), la observación puede corresponder al consumo de diferentes partes de la planta (hojas, tallos, etc.).

**“Fruta-hoja”:** Esta categoría presenta texturas de microdesgaste que no difieren estadísticamente entre las especies que la representan. Estas texturas difieren de las texturas de las otras categorías y se caracterizan por una baja complejidad, ligeramente más alta que en la categoría “hoja joven” (Tabla 9), y bajos valores de volumen de relleno de la textura (Figuras 2 y 4), indicando que incluyen elementos poco duros y abrasivos a su dieta. A estos parámetros se suma una anisotropía alta, asociada con el consumo de hojas en primates (Shearer *et al.*, 2015; Percher *et al.*, 2017) y campañoles (Calandra *et al.*, 2016a). Esta observación corresponde a la dieta conocida por las especies de esta categoría dietaria, incluyendo principalmente pulpa de frutos, hongos y frutos sin exocarpio, que se completa con hojas de dicotiledóneas (Wilson *et al.*, 2016).

**“Fruta-semilla”:** Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste de complejidad y volumen de relleno de la textura intermedios y valores de anisotropía altos (Figuras 2 y 4). La complejidad y el volumen de relleno de la textura son más bajos que en las texturas de los consumidores de pasto y hojas (“pasto-hoja”, “pasto-semilla”, “pasto-raíz” y “hoja”), mientras que las texturas de microdesgaste de la categoría “fruta-semilla” son más anisotrópicas (Tablas 5 y 9). La categoría “fruta-semilla” comparte elementos de la dieta con otras categorías. Se distingue claramente de la categoría “fruta-hoja” por tener texturas más complejas y valores de volumen de relleno de la textura más altos (Tablas 5 y 9). Esto corresponde a la diferencia de efecto de las hojas sobre el esmalte respecto a las semillas. Se distingue de la categoría “hoja-semilla” por tener texturas más anisotrópicas. Esta diferencia, aunque

inesperada cuando solo se toman en cuenta los elementos principales de la dieta (hojas de dicotiledóneas y sus semillas; Shearer *et al.*, 2015), se explica por la inclusión de elementos bajo tierra (raíces y tubérculos) por parte de las especies de la categoría “hoja-semilla” (Verzi *et al.*, 2015). Las raíces y tubérculos son elementos resistentes que llevan también partículas de tierra que pueden reducir la anisotropía de las texturas (*e.g.*, Percher *et al.*, 2017). Se distingue de la categoría “fruta-insecto” por tener texturas de microdesgaste menos complejas, pero exhibiendo valores más importantes del volumen de relleno de la textura (Figura 2). Estos valores indican que la dieta compuesta de frutos y semillas marca en menor frecuencia el esmalte, pero de forma más profunda y/o más amplia que la inclusión de insectos en proporciones importantes a la dieta. Esta observación es consistente con las propiedades de cada elemento: las semillas son elementos duros y rellenos que necesitan la aplicación de una fuerza más importante para masticarlas de forma eficaz, a diferencia de los insectos que, aunque teniendo un caparazón de quitina espeso, como por ejemplo los escarabajos (Scarabaeoidea), son elementos duros y huecos (o con un contenido no sólido) que necesitan la aplicación de menor fuerza de intensidad para acceder al contenido (Vogel *et al.*, 2014). Así, las texturas de microdesgaste no reflejan solo el elemento principal de la dieta (frutos) sino también los elementos secundarios, permitiendo una diferenciación entre “fruta-semilla”, “fruta-hoja” y “fruta-insecto”. Este fenómeno de importancia de los elementos secundarios de la dieta fue observado ya en otros grupos (*i.e.* ungulados: Merceron *et al.*, 2014; Berlioz *et al.*, 2018; Hullot *et al.*, 2019; primates: Ramdarshan, 2011; Ramdarshan *et al.*, 2012).

El análisis de microdesgaste no detecta ninguna diferencia entre las categorías “fruta-semilla” y “insecto-semilla”. La gran diversidad de dieta de esta categoría puede explicar que los valores de los parámetros de las texturas de las categorías “fruta-semilla” e “insecto-semilla” se superpongan. Además, dentro la categoría “fruta-semilla” se detectaron diferencias de complejidad de textura de microdesgaste entre especies arborícolas, que presentan texturas más complejas, respecto de especies terrestres (Tabla 10A). Esta diferencia sugeriría que los roedores caviomorfos terrestres consumidores de frutos y semillas seleccionan alimentos menos duros entre los frutos caídos en el suelo. Esta diferencia intra-categoría explicaría la superposición con la categoría “insecto-semilla”.

Algunas de estas observaciones son inesperadas cuando se comparan con lo que fue descrito en otros grupos (*i.e.* primates: Shearer *et al.*, 2015; y ungulados: Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012) respecto a la relación entre la inclusión de frutos a la dieta y los parámetros de microdesgaste. Sin embargo, la categoría “fruta-semilla” demuestra la necesidad de explorar la relación entre las texturas y la dieta en cada grupo de mamíferos de forma independiente. De hecho, más allá de la composición de la dieta, el comportamiento dietario es muy importante. Por ejemplo, por un lado, muchos ungulados consumidores de frutos no seleccionan las partes que consumen de igual manera que los roedores caviomorfos (Merceron *et al.*, 2010a, b, 2014; Scott, 2012). Por otro lado, el consumo de las mismas nueces en primates y en caviomorfos no tendrá el mismo impacto sobre el esmalte de los molares porque mientras que los primates usan sus premolares y molares para romper las nueces (Scott *et al.*, 2012; Ramdarshan *et al.*, 2016; Teaford *et al.*, 2020), los caviomorfos usan los incisivos (Smythe, 1978; Henry, 1999; Olivares *et al.*, 2004; Álvarez *et al.*, 2011; Hautier *et al.*, 2012; Álvarez & Pérez, 2019). De hecho, las texturas de microdesgaste son diferentes según si los dientes tienen un rol importante en la ruptura inicial (ingestión) de los objetos duros grandes (nueces grandes), o no. Por ejemplo, en primates, los premolares muestran microdesgaste más vinculado con la ingestión que con la masticación mientras que la tendencia es inversa en los molares (Teaford *et al.*, 2020). La morfología del cráneo de los histricomorfos favorece una mayor fuerza de presión en los incisivos durante el ciclo masticatorio (Hautier *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013; Da Cunha, 2024). Las partes más difíciles de procesar son atacadas antes de llegar a los molares. Además, las semillas más pequeñas no son siempre masticadas. De hecho, varias especies de caviomorfos frugívoros son más dispersoras de semillas que depredadores (Guillotín, 1982; Forget, 1997; Forget *et al.*, 2002). Así, el comportamiento alrededor del consumo de alimentos parece explicar las diferencias de microdesgaste observadas dentro de la categoría “fruta-semilla”.

**“Fruta-insecto”:** La categoría “fruta-insecto” presenta texturas de desgaste que difieren de las texturas de todas las demás categorías (Tabla 9). Se caracterizan por ser de complejidad intermedia, todavía menos complejas que las texturas que se observan en las categorías “pasto-hoja” y “hoja”, y de anisotropía alta. Al contrario, los valores de volumen de relleno de la textura son bajos (Tabla 5; Figuras 2 y 4).

Los elementos de la dieta de las especies de esta categoría presentan una gran diversidad de propiedades físicas (Strait, 1993; Ramdarshan, 2011; Ramdarshan *et al.*, 2012). La denominación tanto de “frutos” como de “insectos” designa objetos muy diferentes y variables. La diversidad de morfologías de los frutos es enorme y tiene consecuencias respecto a la dureza, la resistencia y la abrasividad. Además, las diferentes partes de un mismo fruto muestran

propiedades distintas (Janson, 1983; Vogel et al., 2014). La misma observación fue hecha para los insectos que pueden ser elementos blandos (*i.e.* larvas) o duros (*i.e.* cucarachas, escarabajos) dependiendo de la especie y de la etapa de desarrollo. De hecho, las partes de las cutículas secas de los insectos son más duras que el esmalte (Vincent & Wegst, 2004). Las dificultades de interpretación del microdesgaste dentario de frugívoros e insectívoros ya fue establecida por varios autores (en primates: Strait, 1993; Ramdarshan et al., 2012; en murciélagos: Purnell et al., 2013). Esta variabilidad intrínseca a los componentes de la dieta, asociada con un conocimiento limitado de las preferencias precisas de cada especie (ausente al nivel de las especies consumidas), explica la variabilidad importante observada en la complejidad (Asfc; coeficiente de variación = 0.90) y el volumen de relleno de las texturas de microdesgaste (Tfv; coeficiente de variación = 1.14) de la categoría “fruta-insecto” (Figura 4).

Además de esta variabilidad, las dos especies que representan la categoría difieren entre sí (Tabla 10). Las texturas de *Mesomys hispidus* son más complejas (Asfc) y menos heterogéneas (HASfc16) que las texturas de *Proechimys cuvieri* (Tabla 6). La complejidad puede reflejar el consumo de diferentes especies de insectos (*M. hispidus* siendo arborícola y *P. cuvieri* terrestre) y la heterogeneidad de complejidad, estando asociada a la diversidad de la dieta (Scott et al., 2012; Souron et al., 2015), quizás refleja un comportamiento más selectivo de *Mesomys*. Sin embargo y a pesar de esta variabilidad, las texturas de microdesgaste observadas son consistentes con la dieta conocida y sus propiedades.

**“Insecto-semilla”:** Esta categoría no presenta diferencia de textura de microdesgaste con “fruta-semilla” pero difiere de todas las demás categorías (Tabla 9). La dieta de las dos especies incluidas en esta categoría, *Euryzygomatomys spinosus* y *Thrichomys apereoides*, fue descrita como omnívora, incluyendo insectos, semillas, frutos y plantas diversas en proporciones más bajas (Wilson et al., 2016). Por lo tanto, la superposición de los parámetros descriptores de la textura de microdesgaste con los de las texturas de las otras categorías no es inesperada.

Se observa una diferencia intra-categoría de heterogeneidad de complejidad (HASfc16) entre las dos especies (Tabla 10B). La heterogeneidad de complejidad (HASfc16) más alta de *T. apereoides* puede indicar una dieta ligeramente más variada (Souron et al., 2015) que la dieta de *E. spinosus* (Tabla 5). *Thrichomys apereoides* proviene de la ecorregión del Pantanal, que está sujeta a importantes variaciones entre el período de inundaciones y el período seco (Hamilton et al., 1996; Alho & Vieira, 1997). De hecho, estas variaciones estacionales cambian la disponibilidad de los recursos y pueden explicar la diversidad de dieta reflejada por la alta heterogeneidad de complejidad.

**“Hoja-semilla”:** Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste de complejidad y de volumen de relleno de la textura intermedios, asociados a valores bajos de anisotropía (Figura 2). La complejidad de las texturas y los valores de volumen de relleno de la textura se acercan a los valores observados en las categorías “fruta-semilla” e “insecto-semilla”, pero asociados con una anisotropía más baja que se acerca a la anisotropía observada en los consumidores de pasto, hojas y raíces (Tabla 5; Figura 4). A pesar de sus valores intermedios de parámetros descriptivos de la textura de microdesgaste, la categoría “hoja-semilla” difiere de todas las otras categorías y el análisis no detecta diferencia entre las especies dentro de la categoría (Tablas 9 y 10). Desafortunadamente, las especies están representadas por pocos especímenes, lo que puede ocultar un fenómeno de variabilidad entre ellas.

Las texturas del microdesgaste reflejan el consumo de semillas con los valores de complejidad y de volumen de relleno de la textura que corresponden a elementos aislados duros, que marcan el esmalte con baja a media frecuencia, pero de forma profunda, por un lado, y el consumo de varias partes de las plantas (*i.e.* hojas, ramitas, brotes), incluyendo a veces raíces y tubérculos (Verzi et al., 2015; Wilson et al., 2016) con los valores bajos de anisotropía por el otro. De hecho, los primates folívoros, que consumen exclusivamente hojas, presentan altos valores de anisotropía (Ungar et al., 2007; Shearer et al., 2015). Los ungulados ramoneadores, que consumen hojas dicotiledóneas y también otras partes de las plantas (como ramitas, corteza etc.), presentan texturas de microdesgaste poco anisotrópicas (Scott, 2012; Ungar et al., 2012; Merceron et al., 2014). Este último caso es similar al de los roedores caviomorfos de la categoría “hoja-semilla” (Tabla 5).

**“Fruta-pasto”:** esta categoría presenta texturas de microdesgaste similares a las texturas que se observan en la categoría “pasto-semilla” (Tabla 9). Las dos especies incluidas dentro de esta categoría no difieren entre sí (Tabla 10). Las texturas de la categoría “fruta-pasto” se caracterizan por una complejidad intermedia-alta, superior a la complejidad observada en los otros consumidores de frutos (excepto “fruta-insecto”) y en los consumidores de semillas (excepto “pasto-semilla”), un volumen de relleno de la textura alto y valores de anisotropía más bajos que los de los otros consumidores de frutos y similares a los de los otros consumidores de pasto (Tabla 5; Figura 2).

Esta textura de microdesgaste refleja más el consumo de pasto que el de frutos. Ambas especies provienen de un ambiente árido (Dunnum, 2015; Verzi et al., 2015). En contexto experimental, en *Cavia porcellus*, Winkler et al. (2019)

mostraron que el consumo de pasto seco deja texturas de desgaste más complejas que el consumo de la misma especie de pasto, pero húmedo. Los valores más altos de complejidad observados en los consumidores de pasto podrían explicarse, al menos parcialmente, por este factor. El consumo de tejidos de cactus, más resistente, por ambas especies puede también explicar la complejidad y el volumen de relleno de las texturas. Sin embargo, el consumo de frutos no es invisibilizado ya que, en estos ambientes áridos, las plantas y los frutos presentan adaptaciones a la aridez, estrategias de resistencia al depredador que aumentan la dureza y resistencia de estos elementos de la dieta en las especies de la categoría “fruta-pasto” (Basu *et al.*, 2016). La vegetación más seca y coriácea puede explicar los valores de complejidad más altos que los esperados por parte de los consumidores de frutos.

“**Pasto-semilla**”: esta categoría presenta texturas de desgaste similares a otras categorías: “fruta-pasto”, “pasto-hoja” y “pasto-raíz” (Tabla 9). Esta ausencia de diferencia es discutida más adelante. Las texturas de microdesgaste de la categoría “pasto-semilla” son complejas (valores altos de complejidad) y se caracterizan por valores de volumen de relleno de la textura altos (Tabla 5; Figura 2). Los valores de estos dos parámetros son consistentes con el consumo de elementos duros de pequeño tamaño que gastan el esmalte con alta frecuencia (concentraciones más altas en elementos duros cuando son pequeños que cuando son grandes) y dejan marcas profundas (Winkler *et al.*, 2020, 2022). La baja anisotropía observada indica el consumo de elementos que no corresponden a hojas de gramíneas, pero es consistente con la inclusión de las semillas, otras partes de las plantas (como el caso de las especies de *Chinchilla*; Tabla 3) y partes subterráneas de plantas (como el caso de *Aconaemys fuscus*; Tabla 3).

Además de estas características, la complejidad y la anisotropía de las texturas no presentan diferencias entre las especies dentro de una misma categoría. La heterogeneidad de complejidad (HASfc4) varía según un gradiente, en el cual *Chinchilla lanigera* es la más homogénea, seguida por *Chinchilla chinchilla*, *Cavia apereay*, por último, por *A. fuscus* con texturas más heterogéneas (Tablas 5 y 10B). La heterogeneidad de complejidad se encuentra asociada en algunos casos a una variabilidad en la dieta (Scott *et al.*, 2012; Souron *et al.*, 2015; Burgman *et al.*, 2016). Dado que las especies de *Chinchilla* y *C. aperea* son conocidas por una preferencia muy marcada por las hojas de monocotiledóneas (pastos), mientras que *A. fuscus* parece incluir mayor cantidad de elementos diferentes en su dieta, los valores observados aquí (correspondiente a la alta heterogeneidad de complejidad) son consistentes con las conclusiones de estos autores.

“**Pasto-raíz**”: esta categoría no presenta diferencia de textura de microdesgaste con la categoría “pasto-semilla” pero difiere de todas las demás categorías (Tabla 9). Las texturas de la categoría “pasto-raíz” tienen las mismas características que las texturas de la categoría “pasto-semilla”, es decir valores altos de complejidad, bajos de anisotropía y altos de volumen de relleno de la textura, pero asociadas a altos valores de heterogeneidad de complejidad (HASfc9 y HASfc16; Tabla 6). Estos valores la diferencian de todas las categorías, excepto de las categorías “hoja”, “hoja-semilla” y “pasto-semilla”, de la cual no difiere estadísticamente (Tabla 9).

Las texturas de microdesgaste heterogéneas observadas son las esperadas (Figura 2). El consumo de varias partes de plantas, incluyendo partes subterráneas como raíces y tubérculos (Wilson *et al.*, 2016), que son generalmente más fibrosas y se asocian a la presencia más marcada de elementos exógenos (tierra, arena, etc.), tiende a aumentar la variedad de tamaños y dureza de los elementos masticados. Esta variedad se refleja en la heterogeneidad de complejidad (Souron *et al.*, 2015; Burgman *et al.*, 2016). De hecho, los valores de complejidad y volumen de relleno de la textura también corresponden a la dieta conocida, por las mismas razones que por la categoría “pasto-semilla”. En vez de semillas, los pequeños elementos duros responsables de las profundas y numerosas marcas en el esmalte suelen ser las partículas exógenas. Además del consumo de partes bajo tierra de monocotiledóneas y dicotiledóneas, las especies de esta categoría son subterráneas o fosoriales en el caso de *Spalacopus cyanus*, y practican la geofagia (Bidau, 2015; Verzi *et al.*, 2015; de Freitas, 2016; Wilson *et al.*, 2016).

De manera general, la categoría “pasto-raíz” presenta una alta variabilidad (Figura 4). Algunas especies presentan complejidades altas y valores variables, sin que sea estadísticamente diferente de las otras especies (Tabla 5). Diferencias aparecen en los parámetros de heterogeneidad de complejidad (HASfc4) y volumen de relleno de la textura (Tfv) dentro de las diferentes especies de *Ctenomys* (Tablas 5 y 11). Así, *C. magellanicus*, que tiene una preferencia por vegetación bajo tierra (Bidau, 2015, 2019), se caracteriza por texturas más heterogéneas que *C. tucumanus*, que tiene una preferencia por vegetación encima del suelo (Justo *et al.*, 2003). Esto está en línea con la relación entre variedad de los elementos masticados y heterogeneidad de complejidad (Scott *et al.*, 2012; Souron *et al.*, 2015). Respecto al volumen de relleno de la textura, aunque se distinguen *C. magellanicus* y *C. talarum* de *C. opimus* y *C. haigi*, los valores observados por las dos últimas son muy similares a los valores de las otras especies de

esta categoría (incluyendo *Spalacopus cyanus*; Tablas 5 y 11). Los bajos valores de volumen de relleno de la textura observados en *C. magellanicus* y *C. talarum* indican un esmalte gastado con menos profundidad. Ambas especies tienen una dieta que incluye dicotiledóneas, hasta arbustos para el caso de *C. magellanicus* (Bidau, 2015, 2019). Una explicación a las texturas de microdesgaste observadas podría ser un comportamiento selectivo de elementos menos duros por parte de estas especies. La selectividad en la dieta se expresa de varias formas en los roedores ca- viomorfos, a veces según el contenido en agua (*Octodontomys gliroides*; Meserve, 1978), a veces según el contenido en fibras (*Octodon degus*, *Chinchilla lanigera*; Simonetti & Montenegro, 1981; Spotorno et al., 2004) o de fitolitos (*Myocastor coypus*; Colares et al., 2010).

**“Pasto-hoja”:** Esta categoría no presenta diferencia de textura de microdesgaste con la categoría “pasto-semilla”, pero difiere de todas las demás categorías (Tabla 9). Las texturas de la categoría “pasto-hoja” tienen las mismas características que las texturas de la categoría “pasto-semilla”, es decir una complejidad alta, valores de volumen de relleno de la textura altos y anisotropía baja (Tabla 5; Figura 2). Las texturas de la categoría “pasto-hoja” son más complejas que las texturas de la categoría “pasto-raíz” (Tabla 5). Estos valores corresponden a la dieta mixta de hojas de monocotiledóneas y dicotiledóneas en proporciones variables, así como a la inclusión de otras partes de plantas (tallos, ramitas, etc.). En ungulados, tales valores se esperan para los ramoneadores que consumen dicotiledóneas de forma casi exclusiva (Scott, 2012).

Aunque las texturas de la categoría “pasto-hoja” difieren de las texturas de muchas otras categorías, diferencias entre especies dentro de esta categoría son detectadas en complejidad, anisotropía y volumen de relleno de la textura (tab. 10 y 12). De hecho, la categoría “pasto-hoja” suele ser más heterogénea de lo esperado. Esta alta variabilidad intra-categoría debe reducir la potencia de diferenciación con las otras categorías (Figura 4).

Las diferencias intra-categoría de las texturas de microdesgaste corresponden en parte a los diferentes hábitos (Tabla 10). Así, el volumen de relleno de la textura es más importante en las texturas del taxón semifosorial (significativamente) y del taxón semiacuático (marginamente) que en los taxones terrestres (Tabla 11). El volumen de relleno de la textura en *Lagostomus maximus* es intermedio y no presenta diferencias con ninguno de los otros taxones con diferentes hábitos (Tablas 5 y 12). *Microcavia australis* e *Hydrochoerus hydrochaeris* incluyen posiblemente más dicotiledóneas y diferentes partes de las plantas que las especies terrestres y *L. maximus* (Spotorno & Patton, 2015). Tal diferencia de proporciones puede explicar que las texturas de *M. australis* y *H. hydrochaeris* sean más profundamente marcadas (Tabla 5).

Otras diferencias de complejidad, anisotropía y volumen de relleno de la textura son detectadas entre las especies terrestres (Tabla 12). *Galea spixii* se caracteriza por texturas con valores de volumen de relleno de la textura más altos que todas las otras especies terrestres, excepto *Microcavia shiptoni*, y con valores de complejidad más altos que los de *Lagidium viscacia* y *Galea leucoblephara* (Tabla 5). Estas observaciones indican una dieta compuesta por mayor cantidad de elementos duros que las otras especies de la categoría “pasto-hoja”. *Microcavia shiptoni* se caracteriza por texturas poco anisotrópicas comparadas con las especies con otros hábitos (*Hydrochoerus hydrochaeris*, *Lagostomus maximus* y *M. australis*) y con *G. leucoblephara* y *Abrocoma bennetti* (Tabla 5). Se carece de detalle en el conocimiento de la dieta de *M. shiptoni*, pero estas texturas, siguiendo las tendencias que surgen en este estudio, corresponden a una dieta con proporciones más altas en vegetación verde respecto de las otras especies. Las diferencias observadas entre las especies terrestres de la categoría “pasto-hoja” son el producto de la inclusión en esta categoría de *G. spixii* y *M. shiptoni* que presentan texturas distintas a las otras especies (Tabla 12). Ambas especies están representadas por especímenes colectados en una ecorregión en particular, Caatinga para el caso de *G. spixii* y Chaco Seco para el de *M. shiptoni*. Las diferencias que se observan podrían reflejar el tipo de vegetación específica de cada ecorregión (Olson et al., 2001) y/o diferencias en las proporciones de pasto, herbáceas y arbustos que son distintos de los de las otras especies, lo que impacta en la textura del microdesgaste (Ramdarshan et al., 2016; Winkler et al., 2019, 2020a). Aunque no sea diferente estadísticamente, la especie *A. bennetti* presenta texturas de microdesgaste muy anisotrópicas (Tabla 5) reflejando su consumo de semillas de *Acacia* (Wilson et al., 2016).

**“Hoja”:** Esta categoría se caracteriza por texturas de microdesgaste muy complejas asociadas a valores de volumen de relleno de la textura altos, mientras que su anisotropía media es intermedia, más baja que la anisotropía de las texturas de la categoría “fruta-semilla” pero más alta que las texturas de la categoría “hoja-semilla” y de los consumidores de pasto (Tablas 5 y 9; Figura 2). Además, las texturas de la categoría “hoja” son muy heterogéneas (HASfc9 y HASfc16; Tabla 5). Las texturas de microdesgaste de esta categoría se distinguen de todas las demás categorías confirmando que las hojas de dicotiledóneas marcan el esmalte de manera específica (Tabla 9).

Sin embargo, las especies dentro de la categoría “hoja” muestran una variación en los parámetros de anisotropía y heterogeneidad de complejidad (HASfc4; Tablas 10 y 13). De hecho, las dos especies de *Kerodon* presentan texturas menos anisotrópicas que *Phyllomys blainvillei* y, en general, la anisotropía de las texturas de las especies terrestres es más baja que la de las texturas de las especies arborícolas (Tablas 5 y 13). Los folívoros terrestres y arborícolas tienen acceso a diferentes tipos de hojas y el consumo de vegetación baja puede asociarse con la presencia de mayor cantidad de partículas exógenas sobre los elementos consumidos (Merceron *et al.*, 2006). Aunque se carece de detalle en la composición de la dieta de las especies de *Phyllomys*, altos valores de anisotropía están asociados con una folivoría más estricta en primates (Ramdarshan *et al.*, 2012; Percher *et al.*, 2017). La relativa alta heterogeneidad de complejidad (HASfc4; Tabla 5) observada en *Kerodon acrobata* y *Phyllomys nigripinus* podría indicar dietas más diversas (Souron *et al.*, 2015; Burgman *et al.*, 2016).

### De los consumidores de pasto *sensu lato*

Las categorías “pasto-semilla”, “pasto-hoja”, “fruta-pasto” y “pasto-raíz” presentan pocas diferencias entre sí (e.g. “pasto-semilla” no presenta diferencia con “pasto-hoja” y “pasto-raíz”; Tabla 9).

Las dietas de los taxones de estas categorías son muy similares y varían solamente por sus preferencias específicas o por el consumo de recursos secundarios, en el caso de una menor disponibilidad de pasto (Campos, 1997). Los consumidores de pasto *sensu lato* presentan menos diferencias entre ellos que los consumidores de frutas *sensu lato* (Tabla 9). Dos hipótesis pueden explicar la ausencia de diferencia.

(1) La variación intra-grupo (intra-categorías e intra-específicas) es importante y no permite la detección de diferencias en las texturas de microdesgaste entre grupos (categorías). Por ejemplo, las variaciones estacionales en la dieta de cada taxón provocan una superposición de texturas de microdesgaste que no permite una distinción clara entre las categorías. Este efecto fue detectado en otros grupos, como ungulados (Merceron *et al.*, 2014; Bignon-Lau *et al.*, 2017) o roedores campañoles (*Microtus agrestis*; Calandra *et al.*, 2016a), así como de manera más específica en caviomorfos (Robinet *et al.*, 2022). Vale la pena mencionar que no se necesita un cambio de especies vegetales consumidas para observar un efecto de las condiciones ambientales sobre el microdesgaste. Winkler *et al.* (2019) mostraron que el pasto seco y el pasto húmedo (correspondiente a la misma especie de pasto) marcan el esmalte de manera diferente. Varios estudios mostraron que la dieta de los roedores caviomorfos puede variar de forma notable dependiendo de la estación y del ritmo de reproducción (e.g. Trillmich, 2000; Bauer *et al.*, 2009). Además, varias especies de las categorías en cuestión están representadas por muestras capturadas en diferentes ambientes (i.e. *Cavia aperea*, Material Suplementar 1: Tabla S1). El efecto de las diferentes condiciones ambientales y la disponibilidad de plantas diferentes, podría ser un factor de variación intraespecífica importante, como se observó en muridos sudafricanos (Burgman *et al.*, 2016). Otra fuente de variación existe en el comportamiento alimentario general de los taxones estudiados. Algunas especies son conocidas también por ser selectivas en su consumo, tanto por el taxón vegetal consumido como por las partes de plantas consumidas [i.e. solo ciertas especies de plantas son ingeridas por *Galea leucoblephara* (Wilson *et al.*, 2016); solo las partes aéreas de las plantas son consumidas por *Ctenomys talarum* (Justo *et al.*, 2003)] mientras que otras no hacen ninguna selección [varias partes de las plantas son ingeridas por *Microcavia australis* (Rood, 1970; Sassi *et al.*, 2011); numerosas especies de plantas diferentes son consumidas por *Lagostomus maximus* (Jackson *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2003)]. Los taxones generalistas tienen una dieta variada, reflejada en las texturas de microdesgastes por tener importantes variaciones en los parámetros, como *L. maximus* y *M. australis*, por ejemplo.

(2) Las texturas de microdesgaste no se distinguen entre las categorías “pasto-semilla”, “pasto-hoja”, “fruta-pasto” y “pasto-raíz” debido a que los elementos de la dieta que marcan más el esmalte de los taxones estudiados son compartidos por estos taxones. Todas las categorías comparten una cierta proporción de pasto en la dieta (Patton *et al.*, 2015; Lacher, 2016). El consumo de pasto puede ser el factor principal de desgaste; los elementos secundarios, tales como las raíces, las hojas de dicotiledóneas o las semillas milimétricas no gastarían el esmalte de forma suficientemente regular o marcada para impactar en los parámetros descriptivos de las texturas de microdesgaste. De hecho, el pasto es un elemento abrasivo en la dieta debido a su alta concentración en fitolitos (Piperno, 1988; Hodson *et al.*, 2005). Los ungulados consumidores de pasto (pastadores) presentan generalmente perfiles de baja complejidad asociados a alta anisotropía, no porque el esmalte se gasta poco sino, por el contrario, porque se gasta mucho. La señal “pasto” borra las marcas que podrían producir los otros elementos de la dieta (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012). Siguiendo la misma hipótesis, es posible que no sea el pasto el que marca más el esmalte en los roedores caviomorfos, sino que los elementos secundarios de la dieta en cada categoría tengan

propiedades similares que explican la dificultad de distinguir sus impactos a través del DMTA. Por lo tanto, pequeñas semillas, elementos exógenos del suelo asociados al consumo de raíces y tubérculos y vegetación de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (incluyendo ramitas, corteza, etc.) tienen en común una dureza alta de elementos de pequeño tamaño. Los altos valores de complejidad observados en las categorías en cuestión tienden a confirmar un rol importante de las partículas duras en la formación del microdesgaste dentario (Ramdarshan *et al.*, 2016; Teaford *et al.*, 2020).

Una pista que podría orientar la interpretación en una u otra dirección es volver a examinar las texturas de microdesgaste observadas en los roedores caviomorfos. De hecho, se esperaba, siguiendo el modelo establecido en ungulados (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012), que los consumidores de pasto tuvieran texturas de microdesgastes menos complejas. Sin embargo, en los caviomorfos, los pastadores, siguiendo la nomenclatura aplicada a los ungulados, en realidad siempre incluyen, de manera oportunista, semillas milimétricas u otros elementos vegetales en su dieta. Este comportamiento los aproxima más a la definición de consumidores-mixtos (*mixed-feeder*). Lo que se observa en el microdesgaste de los roedores consumidores de pasto, de hecho, corresponde más a lo que se espera de los consumidores mixtos en ungulados (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012; Merceron *et al.*, 2014, 2018b). Por lo tanto, estaría confirmada la importancia de los elementos duros en la formación del microdesgaste en estas especies de roedores.

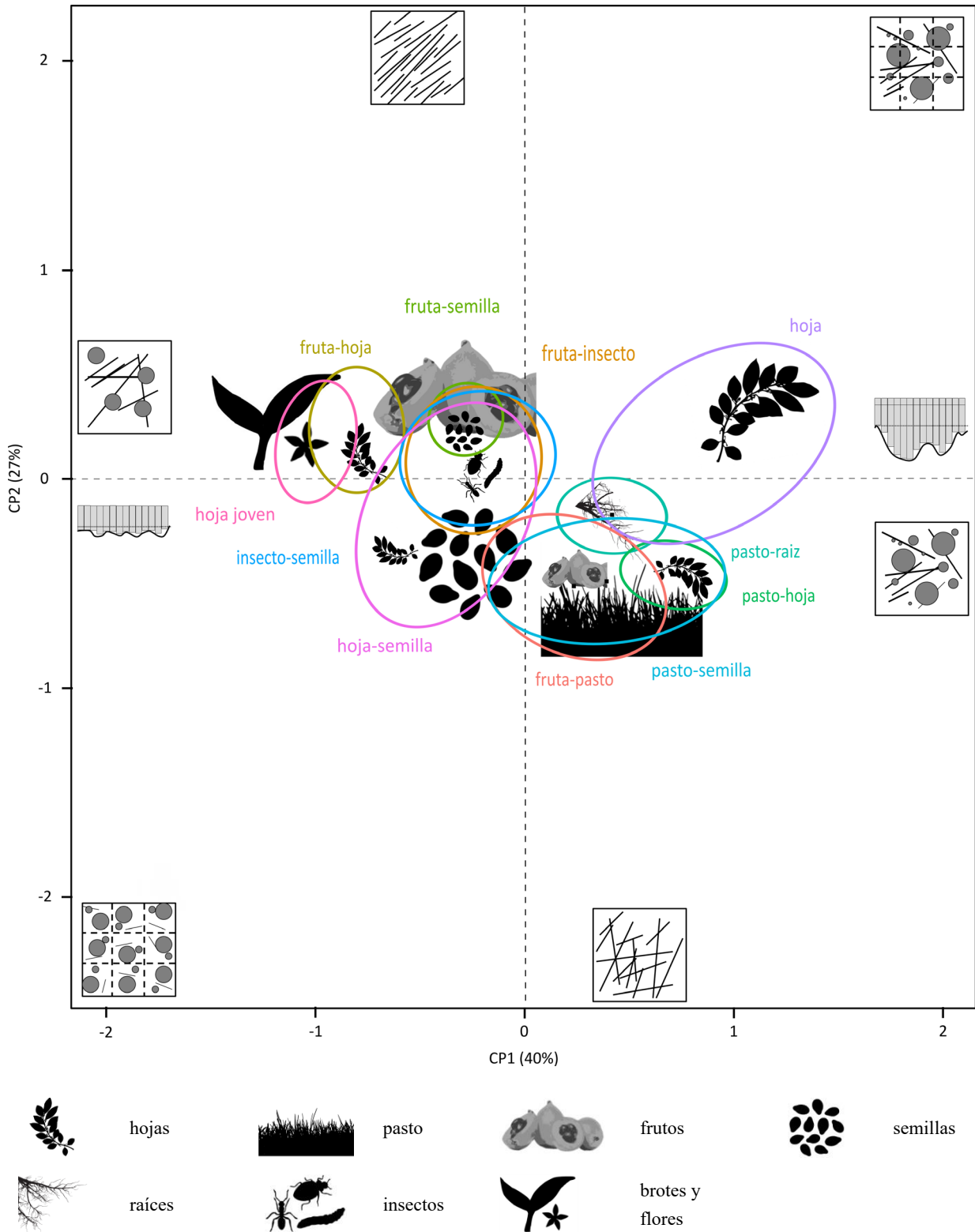
Una interpretación razonable de la ausencia de diferencias entre las categorías “fruta-pasto”, “pasto-hoja”, “pasto-raíz” y “pasto-semilla” es probablemente una combinación de ambas hipótesis. Los taxones que pertenecen a estas tres categorías muestran generalmente variaciones entre ellos dentro de una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

### Interpretación de los parámetros de las texturas de microdesgaste dentario

Los antecedentes en el estudio del microdesgaste dentario, ya sea en 2D o 3D, demuestran dificultades en su interpretación (e.g. Ungar, 2015; Calandra & Merceron, 2016; Belmaker, 2018). En los últimos años, se generó (y sigue generándose) un esfuerzo para intentar identificar con la mejor exactitud posible cuáles son los factores de formación del microdesgaste dentario (e.g. Mihalbachler *et al.*, 2019; Schulz *et al.*, 2020) y definir cómo las diferentes propiedades físicas de los elementos consumidos cambian las marcas hechas en el esmalte (e.g. Daegling *et al.*, 2016; Winkler *et al.*, 2022). También se sumó este conocimiento a la interpretación de especímenes silvestres (de cuáles las dietas no son controladas; i.e. Hullot *et al.*, 2019; Robinet *et al.*, 2020), o aun, de especímenes fósiles (Ungar *et al.*, 2020). A pesar de las dificultades, los resultados de este análisis general de los caviomorfos actuales muestran tendencias marcadas respecto al vínculo entre los elementos masticados y los parámetros descriptores de las texturas de microdesgaste dentario (Figura 5).

**Complejidad (Asfc):** La complejidad es el parámetro que diferencia más claramente las distintas categorías dietarias (Tablas 8 y 9; Figuras 2 a 4). De hecho, lo que se observa es que una baja complejidad refleja el consumo de elementos blandos, con pocos o sin elementos duros, que no marcan demasiado el esmalte, mientras que una alta complejidad se asocia al consumo de elementos duros, abrasivos y difíciles que procesar que dejan marcas más importantes, tanto en el tamaño relativo de la superficie de estudio como en profundidad (Figura 2.A).

Esto se corresponde con las conclusiones de Ramdarshan *et al.* (2016) respecto a la importancia de la presencia de elementos duros en la dieta en la formación de las texturas de microdesgaste dentario. Las superficies complejas a menudo parecen estar dominadas por marcas profundas y enredadas (Scott *et al.*, 2006). Pero no concuerda con lo que fue establecido para ungulados, los cuales presentan texturas más simples, menos complejas, cuando consumen elementos muy abrasivos, gastando su esmalte rápidamente y desgastando marcas anteriores (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012). Recientemente, Ackermans *et al.* (2020) mostraron que no solamente la presencia y las concentraciones de abrasivos tienen un rol importante en la formación del microdesgaste, sino el tamaño de los abrasivos. Así, estos autores observaron en ovejas, tras un experimento en cautiverio, que elementos abrasivos pequeños pulen la superficie de desgaste dejando texturas muy poco



**Figura 5.** Representación de las tendencias de los parámetros de texturas de microdesgaste dentario (Asfc, Tfv, epLsar y HASfc; ver Figura 3), según su participación en los dos primeros componentes principales del ACP (Figura 4), de las 11 categorías dietarias por las elipses de confianza (95%) y de los elementos componentes de la dieta (arriba) según leyenda asociada (abajo).

**Figure 5.** Representation of trends in dental microwear texture parameters (Asfc, Tfv, epLsar, and HASfc; see Figure 3), according to their contribution to the first two principal components of the PCA (Figure 4), for the 11 dietary categories represented by 95% confidence ellipses, and the dietary components (top) according to the associated legend (bottom).

complejas, mientras que la complejidad y el volumen del microdesgaste aumentan con el tamaño de los abrasivos. Este resultado permite explicar en parte lo que se observa en caviomorfos, es decir que la presencia, aunque sea en bajas concentraciones, y el aumento de tamaño relativo de los abrasivos respecto a los especímenes, aumentan la complejidad de las texturas de microdesgaste (Ackermans *et al.*, 2020; Teaford *et al.*, 2020). También, en los roedores caviomorfos, la baja complejidad de microdesgaste no parece estar asociada a dietas muy abrasivas (Figuras 4 y 5). De hecho, los valores más bajos de complejidad se observan en especies que hacen una selección del consumo de las hojas más nuevas y blandas (*i.e.* *Coendou spinosus*; Passamani, 2010), o que pre-procesan las hojas con sus miembros anteriores e incisivos para no tener que masticar las partes más resistentes y duras (*i.e.* *Kannabateomys amblyonyx*; Olmos *et al.*, 1993). Al contrario, las dietas abrasivas se caracterizan por valores más altos de complejidad (Figuras 2, 4 y 5). Esto indicaría que, en el caso de los roedores caviomorfos, los abrasivos en la dieta son de tamaños demasiado grandes, relativamente a los dientes, para tener el efecto pulidor potente que se observa en las texturas de microdesgaste dentario poco complejas de los ungulados pastadores estrictos (Scott, 2012).

**Volumen de relleno de la textura (Tfv):** El volumen de relleno de la textura varía mucho de una categoría dietaria a la otra, y refleja una señal dietaria (Tablas 5 y 9; Figuras 2 a 5). El volumen de relleno de la textura es una variable difícil de interpretar (Calandra & Merceron, 2016). En otros grupos no suele ser la variable más distintiva (*e.g.* Scott *et al.*, 2006; Merceron *et al.*, 2014). Sin embargo, para proponer una interpretación de este parámetro el cual tiene una fuerte correlación con la complejidad (Tabla 5 y Material Suplementar 4: Tabla S3), se propone volver a su definición.

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

En roedores caviomorfos se observa la siguiente tendencia: consumidores de frutos y elementos blandos (“hoja joven”, “fruta-hoja”, y “fruta-insecto”) presentan bajos valores de volumen de relleno de la textura (Figura 2D), mientras que consumidores de pasto y hojas, asociados a otros elementos de forma secundaria (“pasto-hoja”, “hoja”, “pasto-raíz”, y “fruta-pasto”) se caracterizan por valores altos de volumen de relleno de la textura (Figura 2D). Las categorías dietarias caracterizadas por los valores más bajos de volumen de relleno de la textura presentan texturas muy planas, sin marcas profundas (*i.e.* distancia entre el punto más bajo y el punto más alto de la superficie de unos cientos nanómetros en lugar de varios micrómetros). Entre los valores extremos de la distribución, las categorías “hoja-semilla” y “fruta-semilla” presentan valores intermedios de volumen de relleno de la textura, asociados, en el caso de la categoría “fruta-semilla” a una variabilidad importante y la presencia de varios especímenes extremos (valores altos; Tabla 5 y Figura 2D). La variabilidad observada es esperada considerando que la categoría “fruta-semilla” corresponde a una dieta compuesta de elementos que presentan una alta diversidad de formas y tamaños (así como de sus características físicas, Strait, 1993).

**Anisotropía (epLsar):** La anisotropía (epLsar) es un parámetro menos distintivo en caviomorfos en comparación con otros grupos, como primates (Ungar *et al.*, 2007; Ramdarshan, 2011; Scott *et al.*, 2012; Shearer *et al.*, 2015; Ungar *et al.*, 2020), ungulados (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012; Merceron *et al.*, 2014, 2018b; Hullot *et al.*, 2019), o roedores múridos (Calandra *et al.*, 2016a).

Los valores de la anisotropía de los consumidores de pasto y hojas resultan algo sorprendentes, tales como aquellos de la anisotropía de los consumidores de frutos (“fruta-semilla” y “fruta-insecto”). En efecto, en los consumidores de pasto y hojas, la anisotropía es más baja de lo que cabría esperar (Tabla 5; Figura 2B), comparándolos con las texturas de microdesgaste de pastadores y folívoros en otros grupos (Scott, 2012; Shearer *et al.*, 2015; Calandra *et al.*, 2016a). De la misma manera, los consumidores de elementos duros (como primates que consumen nueces) están generalmente asociados a valores bajos de anisotropía (Ramdarshan *et al.*, 2011; Ungar *et al.*, 2020). En roedores caviomorfos se observa lo contrario (Tabla 5). Es decir, los caviomorfos consumidores de “fruta-semilla” y “fruta-insecto” tienen valores altos de anisotropía (Figura 2B).

Esta observación se puede explicar siguiendo dos hipótesis distintas:

(1) La importancia de los elementos en bajas proporciones en la dieta, denominados elementos secundarios o elementos dietarios de apoyo (en inglés: “*fallback food*”; Marshall *et al.*, 2009), los cuales pueden explicar altos valores de anisotropía en frugívoros (*i.e.* cuando las hojas actúan como elemento secundario) y bajos valores de anisotropía en herbívoros (*i.e.* cuando las semillas actúan como elemento secundario dentro de la categoría “pasto-semilla”).

(2) También es posible que el modo de masticación tenga un rol en la direccionalidad del microdesgaste (Calandra & Merceron, 2016). De hecho, la asociación del consumo de alimentos duros con superficies de desgaste poco anisotrópicas fue establecida principalmente en los ungulados y los primates (Scott *et al.*, 2012; Merceron *et al.*, 2018a, b). En estos grupos, los molariformes tienen el rol de romper los elementos duros más grandes que puedan ser masticados (Teaford *et al.*, 2020). En los caviomorfos, el movimiento de masticación a nivel de los molariformes es más horizontal que vertical, a veces propalinal y otras veces oblicuo (Olivares *et al.*, 2004; Álvarez *et al.*, 2011, 2013, 2023; Da Cunha, 2024). En ambos casos, la repetición del movimiento masticatorio con un efecto rallador podría explicar una direccionalidad más marcada (anisotropía más alta) en comparación con otros grupos.

Puesto que varias categorías presentan valores inesperados de anisotropía, y no solamente las categorías “fruta-hoja” o “pasto-semilla”, el argumento de los elementos secundarios, por sí solo, no alcanza para explicar las observaciones. La hipótesis que destaca la importancia del modo de masticación en los caviomorfos resulta más explicativa, ya que se aplica a todas las categorías. De hecho, la unión de esta hipótesis y de la importancia de los elementos duros en particular en la formación del microdesgaste puede explicar los bajos valores de anisotropía observados en las especies herbívoras (Ramdarshan *et al.*, 2016; Teaford *et al.*, 2020). Las especies que consumen elementos resistentes y abrasivos (pasto, hojas y raíces), pero muy pocos elementos duros (semillas e insectos), podrían cambiar la fuerza y la frecuencia del ciclo masticatorio cuando mastican elementos duros, tales como semillas o partículas exógenas de tierra (Da Cunha, 2024). El mayor impacto de los pequeños elementos duros fue descrito en otros grupos (Ramdarshan *et al.*, 2016).

**Heterogeneidad de complejidad (HAsfc):** La heterogeneidad de complejidad no es muy distintiva en los roedores caviomorfos (Tabla 9). De hecho, no se observan valores muy altos de heterogeneidad de complejidad como en ungulados (Merceron *et al.*, 2014) o roedores múridos (Burgman *et al.*, 2016). A escala de los caviomorfos, las variables de heterogeneidad de complejidad presentan valores más altos para las categorías “pasto-raíz” y “hoja” (Figura 2C).

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

Sin embargo, la variedad de la dieta no parece ser la única causa de los altos valores de heterogeneidad de complejidad observados en las categorías “pasto-raíz” y “hoja”. Considerando que la categoría “pasto-raíz” se diferencia notablemente de las categorías “fruta-pasto” y “pasto-hoja” por tener altos valores de heterogeneidad de complejidad (HAsfc9 en ambos casos y HAsfc16 en el caso de la categoría “fruta-pasto”; Tabla 9), sus valores característicos pueden estar asociados al consumo de raíces y tubérculos (Mora *et al.*, 2003). Otra causa probable de esta heterogeneidad de complejidad de la textura podría ser el hábito subterráneo y el comportamiento de cavar con los incisivos (“*chisel tooth digging*”; Vassallo, 1998). En ambos casos, el consumo de partículas exógenas de tierra podría reproducir el efecto del consumo de elementos dietarios variados (Townsend & Croft, 2008; Gomes Rodrigues *et al.*, 2009). No es posible explicar los valores observados para la categoría “hoja” de la misma manera ya que algunas de las especies incluidas en esta categoría son arborícolas. Además, varias especies del género *Ctenomys* son conocidas por “limpiar” su alimento antes de ingerirlo y muy poco contenido de suelo es encontrado en su estómago (Altuna *et al.*, 1998). Así, la heterogeneidad de complejidad no estaría vinculada a la presencia de partículas exógenas y dependería de los elementos de la dieta.

Siguiendo la relación establecida en otros grupos entre variedad de dieta (en particular tamaño de los elementos duros y/o abrasivos) y heterogeneidad de complejidad (*e.g.* Souron *et al.*, 2015), los valores observados en las categorías “pasto-raíz” y “hoja” serían el reflejo de las propiedades físicas muy diversas de las partes de las plantas consumidas (desde partes aéreas hasta raíces y tubérculos por parte de las especies de la categoría “pasto-raíz”, y desde hojas varias hasta ramitas y corteza para la categoría “hoja”).

## Tendencias generales establecidas

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

(1) El análisis de la textura del microdesgaste dentario permite detectar diferencias de dieta (Tabla 8). La mayoría de las categorías presentan diferencias entre ellas, apoyadas en una variable de microdesgaste o una combinación de variables (Tabla 9). La amplitud de estas diferencias entre las distintas dietas es similar a lo que se observa en primates (Shearer *et al.*, 2015; Martin *et al.*, 2018; Ungar *et al.*, 2020) y ungulados (Scott, 2012; Ungar *et al.*, 2012; Merceron *et al.* 2018b). Por otro lado, este análisis contradice a Townsend & Croft (2008) quienes observaron a través de estudios de microdesgaste 2D amplitudes de los parámetros estudiados más bajas en caviomorfos que en primates (2D; Godfrey *et al.*, 2004) y ungulados (2D; Solounias & Semperebon, 2002).

(2) La complejidad (Asfc) es el parámetro que permite detectar mayores diferencias entre las categorías dietarias, seguida por el volumen de relleno de la textura (Tfv; Tabla 9). La anisotropía tiene menos poder de diferenciación en roedores caviomorfos que en otros grupos. La heterogeneidad de complejidad (HAsfc4) no parecería reflejar diferencias entre categorías, sino a un nivel más fino entre especies dentro de ciertas categorías (Tablas 8 y 10).

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

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

Estas tendencias generales representan una base de interpretación de los microdesgastes dentarios en vez de obtener estimaciones respecto a los elementos alimentarios consumidos por roedores caviomorfos. Este modelo de interpretación ya mostró un potencial respecto al estudio paleoecológico de taxones extintos (Robinet, 2023; Robinet *et al.*, 2025). La historia evolutiva de los roedores caviomorfos es dinámica y compleja (Pérez & Pol, 2012; Arnal & Vucetich, 2015; Verzi *et al.*, 2015; Vucetich *et al.*, 2015a; Boivin *et al.*, 2019; Upham *et al.*, 2019; Busker *et al.*, 2020; Rasia *et al.*, 2021). La mayor parte de los taxones de caviomorfos paleógenos se conocen únicamente por dientes aislados. Estimar una señal paleoecológica a partir de este registro representa un desafío y el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA) en el marco de este modelo es una herramienta alentadora (Robinet *et al.*, 2020).

## Límites del modelo general

Aunque las categorías dietarias establecidas toman en cuenta las características físicas de cada elemento de la dieta, el análisis de la textura del microdesgaste dentario (DMTA) no siempre detecta diferencias entre categorías que comparten elementos en común (Tabla 9). A la escala de todos los especímenes actuales, agrupados primero por especies y luego por categoría, el método alcanzó un límite en su poder de resolución.

Los resultados del ACP mostraron que la dieta explica solamente una parte de la variabilidad de las texturas de microdesgaste (Figura 4). De hecho, los estudios en microdesgaste en esta última década están de acuerdo en sugerir que la formación de los microdesgaste es un proceso aún poco explorado (Ungar, 2015; Calandra & Merceron, 2016; Ramdarshan *et al.*, 2017). Durante los últimos años, muchos trabajos experimentales intentaron analizar en profundidad el efecto de diferentes factores, a fin de mejorar la resolución del método e identificar posibles fuentes de variación, tal como el equipamiento (Arman *et al.*, 2019), materiales de calco (Milhbachler *et al.*, 2019), el tamaño de la superficie estudiada y diente estudiado (Merceron *et al.*, 2018a; Winkler *et al.*, 2021), la calidad de los elementos dietarios (Winkler *et al.*, 2019), los efectos *post-mortem* (Böhm *et al.*, 2019; Weber *et al.*, 2021), la concentración y el tamaño de las partículas abrasivas (Ackermans, 2019; Teaford *et al.*, 2020; Winkler *et al.*, 2020a; Ackermans *et al.*, 2021) y la tasa de desgaste del diente (Winkler *et al.*, 2020b; Teaford *et al.*, 2021). Estos estudios explican, en parte, la variabilidad que se observa en la mayoría de los estudios de texturas de microdesgaste. Sin embargo, tampoco aportan claves de interpretación universales a todos los grupos.

Si todas las fuentes de variación no pudieron ser controladas, el protocolo establecido las redujo. De hecho, la toma de datos fue siempre realizada en un solo perfilómetro, sobre el mismo diente (primer molar superior), razón por la cual estos factores (equipamiento y variaciones dependiendo del diente estudiado) no pueden ser responsables de la varia-

ción observada. El tamaño de la superficie de estudio (50 x 50  $\mu\text{m}$ ) aumenta artificialmente y lógicamente la variación intra-grupos (Ramdarshan *et al.*, 2017). Este factor, desafortunadamente, es limitado por el tamaño del esmalte gastado disponible (ver Robinet *et al.*, 2020).

Para algunas especies, la obtención de resultados inesperados indica la ausencia en el conocimiento detallado de su dieta y ecología. Muy pocas especies fueron estudiadas en detalle (Patton *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2016). Como han demostrado estudios recientes, factores como la concentración y el tamaño de los abrasivos, así como el estado de sequía de los elementos consumidos, pueden cambiar las texturas de microdesgaste (Ackermans, 2019; Winkler *et al.*, 2019, 2020a; Teaford *et al.*, 2020), incluso muy rápidamente (Teaford *et al.*, 2021).

A pesar de los límites identificados, se detectan diferencias de dieta entre las diferentes especies de caviomorfos actuales, lo que muestra que la variabilidad entre categorías sigue siendo más alta que las otras fuentes de variación mencionadas y que se puede interpretar una señal de dieta a partir de la textura de los microdesgastes dentarios. Con el fin de obtener una mejor descripción del poder del estudio de las texturas de microdesgaste dentario en caviomorfos, basándose en este conjunto de datos de especímenes silvestres, diferentes niveles deben ser explorados en el futuro: por ejemplo, por ecorregión, entre ecorregiones, a una escala local (como por ejemplo en Robinet *et al.*, 2020), entre especies y dentro de las especies (como por ejemplo en Robinet *et al.*, 2022).

## CONCLUSIÓN

El estudio de una gran variedad de caviomorfos actuales silvestres, provenientes de varios ambientes, permitió comprobar que se pueden detectar diferencias de textura de microdesgaste dentario entre las diferentes categorías dietarias. Las texturas de microdesgaste dentario caracterizadas por bajos valores de volumen de relleno de la textura y complejidad corresponden al consumo de alimentos más blandos, sin o con pocos elementos duros (como semillas o insectos), mientras que texturas con altos valores de estos parámetros corresponden a una dieta con altas proporciones de hojas, pasto y elementos subterráneos (raíces, tubérculos, etc.). Generalmente, los consumidores de hojas de dicotiledóneas maduras presentan texturas de microdesgaste dentario más anisotrópicas, mientras que consumidores de raíces y tubérculos presentan texturas con una complejidad más heterogénea (Figura 5).

Además de estas grandes tendencias, la combinación de los valores de los parámetros de la textura de microdesgaste dentario puede llevar a interpretaciones más finas, siguiendo el referencial establecido aquí, en particular cuando los taxones estudiados están representados por un número importante de especímenes.

Este modelo de interpretación de las texturas de microdesgaste dentario, basado en una muestra diversa de roedores caviomorfos actuales, representa una herramienta capaz de generar datos de comportamiento dietario a partir de superficies de dientes, incluso de dientes aislados. Tal método de análisis de textura de microdesgaste dentario ahora se puede aplicar tanto a especímenes ya colectados que pueden representar taxones para los cuales se carece de datos ecológicos, como a especímenes fósiles, con el fin de inferir la dieta de estos taxones y aportar una dimensión paleoecológica a la comprensión de la evolución del grupo.

## AGRADECIMIENTOS

Por facilitar el acceso a numerosos especímenes, agradecemos a Itatí Olivares y Diego Verzi (MLP), Christiane Denys (MNHN), João Oliveira (MN, UFRJ), Pablo Teta y Sergio Lucero (MACN), Manuel Ruedi (MHNG), Mónica Díaz y Rubén Barquez (CML, PIDBA) y Suzanne Jiquel (UM). Agradecemos especialmente al fallecido François Catzeflis† por haber compartido sus datos y su valiosa experiencia sobre los micromamíferos guyanenses, a Anne-Lise Charruault por su ayuda inestimable con la realización de réplicas en resina epoxi en el laboratorio de paleontología de la Université de Montpellier, a Anusha Ramdarshan y Manon Hullot por sus aportes en el tratamiento estadístico de los datos de microdesgaste dentario. Dirigimos un agradecimiento particular a Alicia Álvarez, Michelle Arnal y Darin Croft, por un lado, y Patricia Haddler, Emmanuelle Fontoura y Ana Maria Ribeiro por otro lado, por haber revisado unas versiones anteriores de este trabajo y por sus aportes a la calidad global del manuscrito. Publicación número ISEM 2026-041 SUD.

## FINANCIAMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los programas de colaboración internacional CoopIntEER CNRS-CONICET (n°252540; PI: A. Candela & L. Marivaux) e Ecosud/FonCyT (A14-U01; PI: P.-O. Antoine & F. Pujos), la beca

“*Investissement d’Avenir*” (LabEx CEBA, ANR-10-LABX-0025-01, proyecto “EMERGENCE”; PI: L. Marivaux), el ISE-M (IRD “projets au sud”) y el Laboratorio de Paleontología, (ISE-M; PI: L. Marivaux). Los análisis de microdesgaste dentario fueron financiados por el proyecto “TRIDENT” de la Agencia Nacional de la Investigación francesa (ANR-13-JSV7-0008-01; PI: G. Merceron).

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

CR: redacción del manuscrito original, diseño experimental, adquisición de datos, análisis de los datos. GM: revisión del manuscrito, diseño experimental, adquisición de los datos, uso del perfilómetro Leica DCM8 “Trident”, metodología “DMTA”. AC: revisión del manuscrito, experticia en el grupo, financiamiento. LM: revisión del manuscrito, experticia en el grupo, diseño experimental, financiamiento, trabajo de edición.

## DECLARACIÓN DEL USO DE IA

No hemos utilizado tecnologías asistidas por IA para crear, revisar ni ninguna parte de este artículo.

## ÉTICOS

Este trabajo no requirió aprobación ética, licencias de recogida ni autorizaciones previas.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen intereses económicos ni relaciones personales que pudieran haber influido en el trabajo presentado en este artículo.

## DATOS ADICIONALES

**Material Suplementar 1: Tabla S1.** Lista detallada de los especímenes estudiados por especies siguiendo el orden alfabético de las especies con los números de colecciones, las informaciones de procedencia disponibles y los datos taxonómicos y ecológicos (categorías de hábitos y dietas) asociados (Patton et al. 2015; Wilson et al. 2016). La localidad de procedencia aparece siguiendo el idioma de la etiqueta de la colección correspondiente. La provincia biogeográfica sigue a Olson et al. (2001). Las categorías dietarias y los hábitos siguen el detalle dado en las Tablas 2 a 5.

**Supplementary Material 1: Table S1.** Detailed list of the specimens studied by species, arranged alphabetically, including collection numbers, available provenance information, and associated taxonomic and ecological data (habitat categories and diets) (Patton et al., 2015; Wilson et al., 2016). The locality of origin is presented following the language of the corresponding collection label. Biogeographic provinces follow Olson et al. (2001). Dietary categories and habits follow the definitions provided in Tables 2 to 5.

**Material Suplementar 2: Apéndice S1.** Detalles sobre la sistemática y la ecología de los taxones estudiados y referencias asociadas.

**Supplementary Material 2: Appendix S1.** Details on the systematics and ecology of the studied taxa, and associated references.

**Material Suplementar 3: Tabla S2.** Valores de los parámetros de textura del microdesgaste dentario (DMTA) de los especímenes estudiados en orden alfabético por especie y de número de colección. Las abreviaciones de las instituciones siguen el detalle dado en la Tabla 1. El nombre del archivo indica si el escaneo fue realizado en un molde (Zinv para invertido) o en una réplica (Znorm para non invertido), la especie (primera letra indicando el género, segunda letra indicando la especie dentro el género), el número de colección del espécimen, el diente escaneado [UM1 para el primer molar superior; l para el izquierdo (“left”), r para el derecho (“right”)], el área escaneada (pct para el protocóno, hyp para el hipocóno; ml para la porción mesio-lingual). El sufijo -bis aparece cuando se ha vuelto a realizar un escaneo tras un primer intento fallido. Los parámetros de textura del microdesgaste son la complejidad (Asfc), la anisotropía (epLsar), la heterogeneidad de la complejidad (HAsfc4, 9 y 16) y el volumen de relleno textural (Tfv).

**Supplementary Material 3: Table S2.** Values of dental microwear texture analysis (DMTA) parameters for the studied specimens, arranged alphabetically by species and collection number. Institutional abbreviations follow those provided in Table 1. File names indicate whether the scan was performed on a mold (Zinv for inverted) or on a replica (Znorm for non-inverted), the species (first letter indicating the genus, second letter indicating the species within the

genus), the specimen's collection number, the tooth scanned [UM1 for the upper first molar; l for left, r for right], and the scanned area (pct for the protocone, hyp for the hypocone; ml for the mesiolingual portion). The suffix -bis indicates that the scan was repeated after an initial failed attempt. The microwear texture parameters include complexity (Asfc), anisotropy (epLsar), heterogeneity of complexity (HASfc4, 9, and 16), and textural fill volume (Tfv).

**Material Suplementar 4: Tabla S3.** Tabla de correlación de los parámetros descriptores de la textura de microdesgaste dentario.

**Supplementary Material 4: Table S3.** Correlation matrix of dental microwear texture parameters

**Material Suplementar 5: Figura S1.** Proyección de las especies de Erethizontoidea (triángulos), Caviioidea (círculos) y Chinchilloidea (cuadrados) (**A y B**) y de Octodontoidea (**C y D**) en los dos primeros componentes del ACP. Cada punto representa el centroide de una especie. **A**, los colores indican las familias: Erethizontidae (triángulos verdes), Cuniculidae (círculo verde claro), Dasyproctidae (círculos naranjas), Caviidae (círculos rojos), Dinomyidae (cuadrado violeta), Chinchillidae (cuadrados azules). **C**, Los símbolos indican las familias: Echimyidae (hexágonos), Octodontidae (estrellas de cuatro puntas), Abrocomidae (estrellas de seis puntas), Ctenomyidae (rombos). **B y D**, Los colores indican las categorías dietarias tal como indicado en la leyenda.

**Supplementary Material 5: Figure S1.** Projection of species of Erethizontoidea (triangles), Caviioidea (circles), and Chinchilloidea (squares) (**A and B**), and of Octodontoidea (**C and D**), onto the first two principal components (PCA). Each point represents the centroid of a species. In **A**, colors indicate families: Erethizontidae (green triangles), Cuniculidae (light green circle), Dasyproctidae (orange circles), Caviidae (red circles), Dinomyidae (violet square), Chinchillidae (blue squares). In **C**, symbols indicate families: Echimyidae (hexagons), Octodontidae (four-pointed stars), Abrocomidae (six-pointed stars), Ctenomyidae (diamonds). In **B and D**, colors indicate dietary categories as shown in the legend.

## REFERENCIAS

- Ackermans, N.L. 2019. Exploring tooth wear in experimentally fed caprids: A validation of dietary reconstruction proxies. Tesis doctoral, Universität Zürich.
- Ackermans, N.L.; Winkler, D.E.; Martin, L.F.; Kaiser, T.M.; Clauss, M. & Hatt, J.M. 2020. Dust and grit matter: abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *Journal of Experimental Biology*, **223**:jeb220442.
- Ackermans, N.L.; Winkler, D.E.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; Martin, L.F.; Hatt, J.M. & Clauss, M. 2021. Dental wear proxy correlation in a long-term feeding experiment on sheep (*Ovis aries*). *Journal of the Royal Society Interface*, **18**:20210139.
- Alho, C.J.R. 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. In: M.A. Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications No. 6, Linesville, Pennsylvania, p. 143–166.
- Alho, C.J.R. & Vieira, L.M. 1997. Fish and wildlife resources in the Pantanal wetlands of Brazil and potential disturbances from the release of environmental contaminants. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **16**:71–74.
- Altuna, C.A.; Bacigalupe, L.D. & Corte, S. 1998. Food-handling and feces reingestion in *Ctenomyspearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae). *Acta Theriologica*, **43**:433–437.
- Álvarez, A.; Arévalo, R.L.M. & Verzi, D.H. 2017. Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, **121**:907–922.
- Álvarez, A.; Ercoli, M.D.; Boivin, M. et al. 2023. Head myology of wild cavies (Caviidae, Caviomorpha) and functional implications of hystricomorphous and hystricognathous configurations. *Journal of Mammalian Evolution*, **30**:747–771. doi:10.1007/s10914-023-09656-6
- Álvarez, A. & Pérez, M.E. 2019. Deep changes in masticatory patterns and masseteric musculature configurations accompanied the eco-morphological evolution of cavioid rodents (Hystricognathi, Caviomorpha). *Mammalian Biology*, **96**:53–60.
- Álvarez, A.; Perez, S.I. & Verzi, D.H. 2011. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, **102**:828–837.
- Álvarez, A.; Perez, S.I. & Verzi, D.H. 2013. Ecological and phylogenetic dimensions of cranial shape diversification in South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, **110**:898–913.
- Anders, U.; von Koenigswald, W.; Ruf, I. & Smith, B.H. 2011. Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift*, **85**:321–339.
- Antoine, P.-O.; Marivaux, L.; Croft, D.A.; Billet, G.; Ganerød, M.; Jaramillo, C.; Martin, T.; Orliac, M.J.; Tejada, J.; Altamirano, A.J.; Duranthon, F.; Fanjat, G.; Rousse, S. & Salas-Gismondi, R. 2012. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B*, **279**:1319–1326.
- Arman, S.D.; Prowse, T.A.A.; Couzens, A.M.C.; Ungar, P.S. & Prideaux, G.J. 2019. Incorporating intraspecific variation into dental microwear texture analysis. *Journal of the Royal Society Interface*, **16**:20180957.
- Arnal, M. & Vucetich, M.G. 2015. Main radiation events in Pan-Octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **175**:587–606.
- Arnal, M.; Kramarz, A.G.; Vucetich, M.G.; Frailey, C.D. & Campbell Jr, K.E. 2019. New Palaeogene caviomorphs (Rodentia, Hystricognathi) from Santa Rosa, Perú: systematics, biochronology, biogeography and early evolutionary trends. *Papers in Palaeontology*, **6**:193–216.
- Arnal, M.; Pérez, M.E.; Tejada Medina, L.M. & Campbell Jr, K.E. 2022. The high taxonomic diversity of the Palaeogenehystricognath rodents (Caviomorpha) from Santa Rosa (Peru, South America) framed within a new geochronological context. *Historical Biology*, **34**:2350–2373.
- Basu, S.; Ramegowda, V.; Kumar, A. & Pereira, A. 2016. Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, **5**, F1000 Faculty Rev-1554.

- Bauer, B.; Dittami, J. & Huber, S. 2009. Effects of nutritional quality during early development on body weight and reproductive maturation of guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*). *General and comparative endocrinology*, **161**:384–389.
- Begall, S. & Gallardo, M.H. 2000. *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology*, **251**:53–60.
- Belmaker, M. & Ungar, P.S. 2010. Micromammal microwear texture analysis—preliminary results and applications for paleoecological study. In: Abstracts of the Paleoanthropology Society 2010 Meeting. *PaleoAnthropology*, A2.
- Belmaker, M. 2018. Dental microwear of small mammals as a high resolution paleohabitat proxy: opportunities and challenges. *Journal of Archaeological Sciences: Reports*, **18**:824–838.
- Bergallo, H.G. & W.E. Magnusson. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, **80**:472–486.
- Berlioz, E.; Azorit, C.; Blondel, C.; Tellado Ruiz, M.S. & Merceron, G. 2017. Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix*, **28**:222–230.
- Berlioz, E.; Kostopoulos, D.S.; Blondel, C. & Merceron, G. 201. Feeding ecology of *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional environmental variations in Europe during the early Pleistocene. *Comptes Rendus Palevol*, **17**:320–332.
- Bernal, N. 2016c. *Lagidium viscacia*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T11148A22190789. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T11148A22190789.en. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bernal, N. & Vivar, E. 2016. *Abrocoma cinerea*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, e.T42657A22182672. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T42657A22182672.en. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Bidau, C.J. 2015. Family Ctenomyidae Lesson, 1842. In: J.L. Patton; U.F.J. Pardiñas & G. D'Elia (eds.) *Mammals of South America*. University of Chicago Press, Chicago, p. 818–877.
- Bidau, C.J. 2019. *Ctenomys magellanicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019, e.T5812A22193726. doi:10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T5812A22193726.en. Descargada el 01 de abril de 2019.
- Bignon-Lau, O.; Catz, N.; Berlioz, E.; Veiberg, V.; Strand, O. & Merceron, G. 2017. Dental microwear textural analyses to track feeding ecology of reindeer: a comparison of two contrasting populations in Norway. *Mammal Research*, **62**:111–120.
- Blondel, C.; Merceron, G.; Andossa, L.; Taïso, M.H.; Vignaud, P. & Brunet, M. 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**:184–191.
- Blondel, C.; Rowan, J.; Merceron, G.; Bibi, F.; Negash, E.; Barr, W.A. & Boissier, J.-R. 2018. Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo Valley, Ethiopia: contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **496**:103–120.
- Böhm, K.; Winkler, D.E.; Kaiser, T.M. & Tütken, T. 2019. Post-mortem alteration of diet-related enamel surface textures through artificial biostratigraphy: A tumbling experiment using mammal teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **518**:215–231.
- Boivin, M.; Álvarez, A.; Ercoli, M.D. et al. 2024. Body mass estimation from cheek tooth measurements in extinct caviomorphs (Ctenohystrica, Hystricognathi): the importance of predictor, reference sample and method. *Journal Mammalian Evolution*, **31**:43. doi:10.1007/s10914-024-09739-y
- Boivin, M.; Marivaux, L.; Aguirre-Díaz, W.; Andriolli Custódio, M.; Benites-Palomino, A.; Pujos, F.; Roddaz, M.; Salas-Gismondi, R.; Stutz, N.; Tejada-Lara, J.V.; Yans, J. & Antoine, P.-O. 2022. Eocene caviomorph rodents from Balsayacu (Peruvian Amazonia). *Paläontologische Zeitschrift*, **96**:135–160.
- Boivin, M.; Marivaux, L.; Candela, A.M.; Orliac, M.J.; Pujos, F.; Salas-Gismondi, R.; Tejada-Lara, J.V. & Antoine, P.-O. 2017b. Late Oligocene caviomorph rodents from Contamana, Peruvian Amazonia. *Papers in Palaeontology*, **3**:69–109.
- Boivin, M.; Marivaux, L.; Orliac, M.J.; Pujos, F.; Salas-Gismondi, R.; Tejada-Lara, J.V. & Antoine, P.-O. 2017a. Late middle Eocene caviomorph rodents from Contamana, Peruvian Amazonia. *Palaeontologia Electronica*, **20**:19A.
- Boivin, M.; Marivaux, L.; Pujos, F.; Salas-Gismondi, R.; Tejada-Lara, J.V.; Varasmalca, R.M. & Antoine, P.-O. 2018. Early Oligocene caviomorph rodents from Shapaja, Peruvian Amazonia. *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoology, Stratigraphy*, **311**:87–156.
- Boivin, M. & Marivaux, L. 2020. Dental homologies and evolutionary transformations in Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia): new data from the Paleogene of Peruvian Amazonia. *Historical Biology*, **32**:528–554.
- Boivin, M.; Marivaux, L. & Antoine, P.-O. 2019. L'apport du registre paléogène d'Amazonie sur la diversification initiale des Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia): implications phylogénétiques, macroévolutives et paléobiogéographiques. *Geodiversitas*, **41**:143–245.
- Bongers, F.; Charles-Dominique, P.; Forget, P.-M. & Théry, M. 2001. *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest (Vol. 80)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Borgnia, M.; Galante, M.L. & Cassini, M.H. 2000. Diet of the coypu (*Nutria, Myocastor coypus*) in agro-systems of Argentinean Pampas. *The Journal of Wildlife Management*, p. 354–361.
- Box, G.E.P. & Cox, D.R. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **26**:211–252.
- Bradham, J.L.; DeSantis, L.R.G.; Jorge, M.L.S. & Keuroghlian, A. 2018. Dietary variability of extinct tayassuids and modern white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) as inferred from dental microwear and stable isotope analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **499**:93–101.
- Brito, D. & Figueiredo, M.S.L. 2003. Minimum viable population and conservation status of the Atlantic Forest spiny rat *Trinomys eliasi*. *Biological Conservation*, **113**:153–158.
- Burgin, C.J.; Colella, J.P.; Kahn, P.L. & Upham, N.S. 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, **99**:1–14.
- Burgman, J.H.; Leichter, J.; Avenant, N.L. & Ungar, P.S. 2016. Dental microwear of sympatric rodent species sampled across habitats in southern Africa: implications for environmental influence. *Integrative Zoology*, **11**:111–127.
- Busker, F.; Dozo, M.T. & Soto, I.M. 2020. New remains of *Cephalomys arcidens* (Rodentia, Caviomorpha) and a redefinition of the enigmatic Cephalomyidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, **18**:1589–1629.
- Butler, P.M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Palaeovertebrata*, Mémoire Jubilaire R. Lavocat, p. 249–262.
- Calandra, I. 2022. A workflow for quality control in surface texture analysis applied to teeth and tools. *Journal of Archaeological Science: Reports*, **46**:103692. doi:10.1016/j.jasrep.2022.103692
- Calandra, I. & Merceron, G. 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review*, **46**:215–228.
- Calandra, I.; Zub, K.; Szafrńska, P.A.; Zalewski, A. & Merceron, G. 2016a. Silicon-based plant defenses, tooth wear and voles. *Journal of Experimental Biology*, **219**:S01–S07.
- Calandra, I.; Labonne, G.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M. & Montuire, S. 2016b. Tooth wear as a means to quantify intra-specific variations in diet and chewing movements. *Scientific Reports*, **6**:34037.

- Campos, C.M. 1997. *Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del Desierto del Monte*. Disertación, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Campos, C.M.; Tognelli, M.F. & Ojeda, R.A. 2001a. *Dolichotispatagonum*. *Mammalian Species*, **652**:1–5.
- Candela, A.M. 1999. The evolution of the molar pattern of the Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and the validity of *Parasteiromys* Ameghino, 1904. *Palaeovertebrata*.
- Candela, A.M.; Muñoz, N.A. & García-Esponda, C.M. 2017. The tarsal-metatarsal complex of caviomorph rodents: Anatomy and functional-adaptive analysis. *Journal of Morphology*, **278**:828–847.
- Candela, A.M. & Picasso, M.B. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology*, **269**:552–593.
- Candela, A.M. & Rasia, L.L. 2012. Tooth morphology of Echimyidae (Rodentia, Caviomorpha): homology assessments, fossils, and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **164**:451–480.
- Caporale, S.S. & Ungar, P.S. 2016. Rodent incisor microwear as a proxy for ecological reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **446**:225–233.
- Catzeffis, F. & Patton, J. 2016b. *Proechimys guyannensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, eT18277A22209103. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T18277A22209103.en. Descargada el 01 de abril de 2019.
- Catzeffis, F.; Patton, J.; Percequillo, A.; Bonvicino, C.R. & Weksler, M. 2008. *Euryzygomatomys spinosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010, eT8418A22205855. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T8418A22205855.en. Descargada el 28 de noviembre de 2018.
- Charles, C.; Jaeger, J.-J.; Michaux, J. & Viriot, L. 2007. Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften*, **94**:71–75.
- Charles-Dominique, P.; Atramentowicz, M.; Charles-Dominique, M.; Gérard, H.; Hladik, A.; Hladik, C.M. & Prévost, M.F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, **35**:341–435.
- Chillo, V.; Rodríguez, D. & Ojeda, R.A. 2010. Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the Dry Chaco of Argentina. *Acta Oecologica*, **36**:611–616.
- Colares, I.G.; Oliveira, R.N.; Lliveira, R.M. & Colares, E.P. 2010. Feeding habits of coypu (*Myocastor coypus* Molina 1978) in the wetlands of the Southern region of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **82**:671–678.
- Conway, J.M. & Huffcutt, A.I. 2003. A review and evaluation of exploratory factor analysis practices in organizational research. *Organizational Research Methods*, **6**:147–168.
- Cook, R.J. & Farewell, V.T. 1996. Multiplicity considerations in the design and analysis of clinical trials. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, **159**:93–110.
- Cortés, A.; Rau, J.R.; Miranda, E. & Jiménez, J.E. 2002. Hábitos alimenticios de *Lagidium viscacia* y *Abrocoma cinerea*: roedores sintopicos en ambientes altoandinos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**:583–593.
- Costello, H.H. 1995. A primer on chinchillas. *Modern Veterinary Practice*, **46**:194–198.
- Da Cunha, L. 2024. *Interactions synergiques entre les caractères ostéologiques et musculaires de l'appareil masticateur des rongeurs hystricomorphes*. Doctoral dissertation, Université de Montpellier, France, 260 p.
- Daegling, D.J.; Hua, L.C. & Ungar, P.S. 2016. The role of food stiffness in dental microwear feature formation. *Archives of Oral Biology*, **71**:16–23.
- Darwin, C.R. 1872. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- de Freitas, T.R.O. 2016. Family Ctenomyidae. In: D.E. Wilson; T.E.Jr. Lacher & R.A. Mittermeier (eds.) *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 499–534.
- de Mendiburu, F. 2019. *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.3-0. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- de Rezende, D.T.; Castiñeira, C.; Kramarz, A. & Teta, P. 2022. Effects of bleaching techniques used in osteological preparation in biological collections and their implications for dental microwear analysis. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **24**:241–248.
- DeSantis, L.R.G. 2014. Dramatic dietary modifications of carnivorous marsupials in Australia as revealed by dental microwear texture analysis: potential consequences of increased competition with novel predators during the Holocene. *Journal of Vertebrate Paleontology*, p. 119.
- DeSantis, L.R.G. 2016. Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface Topography: Metrology and Properties*, **4**:023002.
- DeSantis, L.R.G. & Haupt, R.J. 2014. Cougars' key to survival through the late Pleistocene extinction: insights from dental microwear texture analysis. *Biology Letters*, **10**:1020140203.
- DeSantis, L.R.G. & Schubert, B.W. 2015. Tales from tapir teeth: dietary ecology of extant and extinct tapirs as inferred from dental microwear texture analysis. In: *Southeastern Vertebrate Paleontology Meeting Program and Abstracts Book 2015*. SeAVP.
- DeSantis, L.R.G.; Schubert, B.W.; Schmitt-Linville, E.; Ungar, P.S.; Donohue, S. & Haupt, R. 2015. Dental microwear textures of carnivores from the La Brea Tar Pits, California and potential extinction implications. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History*, **42**:37–52.
- DeSantis, L.R.G.; Schubert, B.W.; Scott, J.R. & Ungar, P.S. 2012. Implications of diet for the extinction of saber-toothed cats and American lions. *PLoS ONE*, **7**:e52453.
- DeSantis, L.; Fortelius, M.; Grine, F.E.; Janis, C.; Kaiser, T.M.; Merceron, G.; Purnell, M.A.; Schulz-Kornas, E.; Saarinen, J.; Teaford, M.; Ungar, P.S.; & Žliobaitė, I. 2018. The phylogenetic signal in tooth wear: What does it mean? *Ecology and Evolution*, **8**:11359–11362.
- Diaz, G.B.; Ojeda, R.A.; Gallardo, M.H. & Giannoni, S.M. 2000. *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian Species*, **2000**:1–4.
- Donohue, S.L.; DeSantis, L.R.G.; Schubert, B.W. & Ungar, P.S. 2013. Was the giant short-faced bear a hyper-scavenger? A new approach to the dietary study of ursids using dental microwear textures. *PLoS ONE*, **8**:e77531.
- Dubost, G. 1988. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta taexilis*; comparison with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. *Journal of Zoology*, **214**:107–123.
- Dunnum, J.L. 2015. Family Caviidae G. Fischer, 1817. In: J.L. Patton; U.F.J. Pardiñas & G. D'Elia (eds.) *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, p. 690–726.
- Eisenberg J.F. & Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics: the northern Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- El-Zaatari, S. 2010. Occlusal microwear texture analysis and the diets of historical/prehistoric hunter-gatherers. *International Journal of Osteoarchaeology*, **20**:67–87.
- Emmons, L.H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in south-eastern Peru. *Tropical Ecology*, **23**:280–290.
- Emmons, L.H. & Feer, F. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide*, primera edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- Emmons, L.H. & Feer, F. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide*, Segunda edición. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Fabre, P.-H.; Patton, J.-L. & Leite, Y.L.R. 2016. Family Echimyidae. In: D.E. Wilson; T.E. Jr. Lacher & R.A. Mittermeier (eds.) *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I*, Volume 6. Lynx Editions, Barcelona, p. 552–641.
- Feer, F.; Henry, O.; Forget, P.-M. & Gayot, M. 2001. Frugivory and seed dispersal by terrestrial mammals. In: F. Bongers; P. Charles-Dominique; P.-M. Forget & M. Théry (eds.) *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 227–232.
- Firmat, C.; Gomes Rodrigues, H.; Hutterer, R.; Rando, J.C.; Alcover, J.A. & Michaux, J. 2011. Diet of the extinct lava mouse *Malpaisomysinsularis* from the Canary Islands: insights from dental microwear. *Naturwissenschaften*, **98**:33–37.
- Firmat, C.; Gomes Rodrigues, H.; Renaud, S.; Claude, J.; Hutterer, R.; Garcia-Talavera, F. & Michaux, J. 2010. Mandible morphology, dental microwear, and diet of the extinct giant rats *Canariomys* (Rodentia: Murinae) of the Canary Islands (Spain). *Biological Journal of the Linnean Society*, **101**:28–40.
- Forget, P.-M. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, **85**:693–703.
- Forget, P.-M.; Hammond, D.S.; Milleron, T. & Thomas, R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. In: D.J. Levey; W.R. Silva & M. Galetti (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, p. 241–256.
- Fox, J. & Weisberg, S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*, terceraedición. Sage Publications, Thousand Oaks, California.
- Frailey, C.D. & Campbell, K.E.Jr. 2004. Paleogene rodents from Amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna. In: K.E.Jr. Campbell (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California, p. 71–130.
- Francisco, A.; Blondel, C.; Brunetière, N.; Ramdarshan, A. & Merceron, G. 2018. Enamel surface topography analysis for diet discrimination. A methodology to enhance and select discriminative parameters. *Surface Topography: Metrology and Properties*, **6**:015002.
- Fraser, D.; Haupt, R.J. & Barr, W.A. 2018. Phylogenetic signal in tooth wear dietary niche proxies. *Ecology and Evolution*, **8**:5355–5368.
- Fuentes, E.R. & Le Boulenger, P.Y. 1977. The role of predation and competition in the dynamics of a grassland community in central Chile. *Terre et Vie*, **31**:313–326.
- Fulk, G.W. 1976. Notes on the activity, reproduction and social behavior, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, **57**:495–505.
- Galetti, M.; Guevara, R.; Neves, C.L.; Rodarte, R.R.; Bovendorp, R.S.; Moreira, M.; Hopkins, J.B.III & Yeakel, J.D. 2015. Defaunation affects the populations and diets of rodents in Neotropical rainforests. *Biological Conservation*, **190**:2–7.
- Gill, P.G.; Purnell, M.A.; Crumpton, N.; Brown, K.R.; Gostling, N.J.; Stapanoni, M. & Rayfield, E.J. 2014. Dietary specializations and diversity in feeding ecology of the earliest stem mammals. *Nature*, **512**:303–305.
- Ginot, S.; Hautier, L.; Marivaux, L. & Vianey-Liaud, M. 2016. Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ*, **4**:e2393.
- Giovannetti, M. & Gianinazzi-Pearson, V. 1994. Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, **98**:705–715.
- Godfrey, L.R.; Semprebon, G.M.; Jungers, W.L.; Sutherland, M.R.; Simons, E.L. & Solounias, N. 2004. Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation. *Journal of Human Evolution*, **47**:145–169.
- Gomes Rodrigues, H.; Merceron, G. & Viriot, L. 2009. Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): ecological implications. *Naturwissenschaften*, **96**:537–542.
- Gonçalves, G.L.; Faria-Correa, M.A.; Cunha, A.S. & Freitas, T.R. 2007. Bark consumption by the spiny rat *Euryzomatomys spinosus* (G. Fischer) (Echimyidae) on a *Pinus taeda* Linnaeus (Pinaceae) plantation in South Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**:260–263.
- Goodall, R.H.; Darras, L.P. & Purnell, M.A. 2015. Accuracy and precision of siliconbased impression media for quantitative areal texture analysis. *Scientific Reports*, **5**:10800.
- Guichón, M.L. & Cassini, M.H. 1998. Role of diet selection in the use of habitat by pampas cavies *Cavia aperea pamparum* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, **62**:23–35.
- Guillot, P. 1982. Rythmes d'activité et régimes alimentaires de *Proechimys cuvieri* et d'*Oryzomys capitovelutinus* (Rodentia) en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, **36**:337–371.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*. Springer, Dordrecht, p. 285–304.
- Hamilton, S.K.; Sippel, S.J. & Melack, J.M. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie*, **137**:1–23.
- Haupt, R.J. 2012. *Dental microwear texture analysis of dentin: Can mammalian diets be inferred without enamel?* Tesis Doctoral (Inédita), Vanderbilt University.
- Haupt, R.J.; DeSantis, L.R.G.; Green, J.L. & Ungar, P.S. 2013. Dental microwear texture as a proxy for diet in xenarthrans. *Journal of Mammalogy*, **94**:856–866.
- Hautier, L.; Bover, P.; Alcover, J.A. & Michaux, J. 2009. Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and paleobiology of the extinct Balearic dormouse *Hypnomys morpheus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**:181–194.
- Hautier, L.; Lebrun, R. & Cox, P.G. 2012. Patterns of covariation in the masticatory apparatus of hystricognathous rodents: implications for evolution and diversification. *Journal of Morphology*, **273**:1319–1337.
- Hedberg, C. & DeSantis, L.R.G. 2017. Dental microwear texture analysis of extant koalas: clarifying causal agents of microwear. *Journal of Zoology*, **301**:206–214.
- Henry, O. 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **15**:291–300.
- Hillson, S. 2005. *Teeth*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hodson, M.J.; White, P.J.; Mead, A. & Broadley, M.R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany*, **96**:1027–1046.
- Hoffman, J.M.; Fraser, D. & Clementz, M.T. 2015. Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear. *The Journal of Experimental Biology*, **218**:1538–1547.
- Hopley, P.J.; Latham, A.G. & Marshall, J.D. 2006. Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa: a stable isotope and dental microwear approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **233**:235–251.
- Hullot, M.; Antoine, P.O.; Spassov, N.; Koufos, G.D. & Merceron, G. 2022. Late Miocene rhinocerotids from the Balkan-Iranian province:

- ecological insights from dental microwear textures and enamel hypoplasia. *Historical Biology*, 3:1417–1434. doi:10.1080/08912963.2022.2095910
- Hullot, M.; Antoine, P.-O.; Ballatore, M. & Merceron, G. 2019. Dental microwear textures and dietary preferences of extant rhinoceroses (Perissodactyla, Mammalia). *Mammal Research*, 64:397–409.
- Hutchins, M. 2003. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd ed. Gale Group, New York.
- Jackson, J.E.; Branch, L.C. & Villarreal, D. 1996. *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species*, 543:1–6.
- Janis, C.M. 1979. Mastication in the hyrax and its relevance to ungulate dental evolution. *Paleobiology*, 5:50–59.
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28:349–366.
- Janos, D.P.; Sahley, C.T. & Emmons, L.H. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology*, 76:1852–1858.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219:187–189.
- Jiang, T. & DeSantis, L.R.G. 2014. Dental microwear texture analysis of the tasmanian devil: assessing variability among teeth. *Young Scientist*, 4:30–32.
- Jones, B. & DeSantis, L.R.G. 2015. Dietary ecology of herbivorous megafauna from the La Brea tar pits in southern California: evidence of changing dietary behaviour coincident with climate change. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts, p. 151.
- Justo, E.R.; De Santis, L.J.M. & Kin, M.S. 2003. *Ctenomys talarum*. *Mammalian Species*, 730:1–5.
- Karimi, Y.; Rodrigues de Almeida, C. & Petter, F. 1976. Note sur les rongeurs du Nord-est du Brésil. *Mammalia*, 40:257–266.
- Kaya, F. & Kaymakçı, N. 2013. Systematics and dental microwear of the late Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from Hayranlı, Anatolia: Implications for paleoecology and paleobiodiversity. *Palaeontologia Electronica*, 16:21A.
- King, T.; Andrews, P. & Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 108:359–373.
- Kingston, J.D. 2011. Stable isotopic analyses of Laetoli fossil herbivores. In: T. Harrison (ed.) *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context, Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment*, Springer, Dordrecht, p. 293–328.
- Korkmaz, S.; Gökşülük, D. & Zararsız, G. 2014. MVN: An R package for Assessing Multivariate Normality. *R JOURNAL*, 6:151–162.
- Kufner, M.B. & Durañona, G. 1991. Consumo y eficiencia digestiva del mara *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae). *Ecología Austral*, 1:50–55.
- Lacher, T.E.Jr. 2016. Family Caviidae. In: D.E. Wilson; T.E.Jr. Lacher & R.A. Mittermeier (eds.) *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6* Lynx Edicions, Barcelona, p. 406–439.
- Lacher, T.E.Jr.; Murphy, W.J.; Rogan, J.; Smith, A.T. & Upham, N.S. 2016. Evolution, Phylogeny, Ecology, and Conservation of the Clade Glires: Lagomorpha and Rodentia. In: D.E. Wilson; T.E.Jr. Lacher & R.A. Mittermeier (eds.) *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6*. Lynx Editions, Barcelona, p. 15–26).
- Larramendy, L. 2020. *Distribución espacial y diversidad vegetal en la biodeposición de Galea leucoblephara y Microcavia maenas en un área protegida y un campo pastoreado, Nacuñán, Mendoza*. Dissertation, Universidad Nacional de Cuyo, Argentina.
- Lê, S.; Josse, J. & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25:1–18.
- Legendre, L. 2016. Anatomy and disorders of the oral cavity of guinea pigs. *Veterinary Clinics: Exotic Animal Practice*, 19:825–842.
- Leite, Y.L.R. 2003. *Evolution and systematics of the Atlantic tree rats, genus Phyllomys (Rodentia, Echimyidae), with description of two new species*. University of California Press, Berkeley.
- Lessa, L.G. & Costa, F.N. 2009. Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian Cerrado reserve. *Mastozoología Neotropical*, 16:459–463.
- Lewis, P.J.; Gutierrez, M. & Johnson, E. 2000. *Ondatra zibethicus* (Arvicolinae, Rodentia) dental microwear patterns as a potential tool for palaeoenvironmental reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, 27:789–798.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, 11:995–1003.
- Macdonald, D.W. 1981. Dwindling resources and the social behavior of Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). *Journal of Zoology*, 194:371–391.
- Maestri, R. & Patterson, B.D. 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PLoS ONE*, 11:e0151895.
- Mangan, S.A. & Adler, G.H. 1999. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology*, 15:779–790.
- Mangan, S.A. & Adler, G.H. 2002. Seasonal dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats in a neotropical forest. *Oecologia*, 131:587–597.
- Mares, M.A. & Ojeda, R.A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. In: M.A. Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*, Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications n. 6, Linesville, Pennsylvania, p. 393–432.
- Mares, M.A.; Ojeda, R.A. & Kosco, M.P. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of Carnegie Museum*, 50:151–206.
- Marinho-Filho, J. 2016. *Clyomys laticeps*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, eT4989A22205489. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T4989A22205489.en. Descargada el 28 de mayo de 2019.
- Marivaux, L. & Boivin, M. 2019. Emergence of hystricognathous rodents (Mammalia, Hystricognathi): Palaeogene fossil record, phylogeny, macroevolution and historical biogeography. *Zoological Journal of Linnean Society*, 187:929–964.
- Marivaux, L.; Vianey-Liaud, M. & Jaeger, J.-J. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142:105–134.
- Marivaux, L.; Welcomme, J.-L.; Vianey-Liaud, M. & Jaeger, J.-J. 2002. The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta*, 31:225–239.
- Marshall, A.J.; Boyko, C.M.; Feilen, K.L.; Boyko, R.H. & Leighton, M. 2009. Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 140:603–614.
- Martin, F.; Plastiras, C.-A.; Merceron, G.; Souron, A. & Boisserie, J.R. 2018. Dietary niches of terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia: evidence from dental microwear texture analysis. *Scientific Reports*, 8:14052.
- Mello, J.H.F.; Moulton, T.P.; Raíces, D.S.L. & Bergallo, H.G. 2015. About rats and jackfruit trees: modeling the carrying capacity of a Brazilian Atlantic Forest spiny-rat *Trinomys dimidiatus* (Günther, 1877)–Rodentia, Echimyidae–population with varying jackfruit tree (*Artocarpus heterophyllus* L.) abundances. *Brazilian Journal of Biology*, 75:208–215.

- Merceron, G.; Blondel, C.; de Bonis, L.; Koufos, G.D. & Viriot, L. 2005a. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios*, **20**:551–561.
- Merceron, G.; Novello, A. & Scott, R.S. 2016a. Paleoenvironments inferred from phytoliths and dental microwear texture analyses of meso-herbivores. *Geobios*, **49**:135–146.
- Merceron, G.; Blondel, C.; Brunetiere, N.; Francisco, A.; Gautier, D. & Ramdarshan, A. 2018a. Dental microwear and controlled food testing on sheep: the TRIDENT project. *Biosurface and Biotribology*, **3**:174–183.
- Merceron, G.; Colyn, M. & Geraads, D. 2018b. Browsing and non-browsing extant and extinct giraffids: evidence from dental microwear textural analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **505**:128–139.
- Merceron, G.; Costeur, L.; Maridet, O.; Ramdarshan, A. & Göhlich, U.B. 2012. Multi-proxy approach detects heterogeneous habitats for primates during the Miocene climatic optimum in Central Europe. *Journal of Human Evolution*, **63**:150–161.
- Merceron, G.; de Bonis, L.; Viriot, L. & Blondel, C. 2005b. Dental microwear of fossil bovids from northern Greece: paleoenvironmental conditions in the eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **217**:173–185.
- Merceron, G.; Escarguel, G.; Angibault, J.-M. & Verheyden-Tixier, H. 2010a. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS One*, **5**:e9542.
- Merceron, G.; Hofman-Kamińska, E. & Kowalczyk, R. 2014. 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, **328**:262–269.
- Merceron, G.; Kaiser, T.M.; Kostopoulos, D.S. & Schulz, E. 2010b. Ruminant diets and the Miocene extinction of European great apes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**:3105–3112.
- Merceron, G.; Kallend, A.; Francisco, A.; Louail, M.; Martin, F.; Plastiras, C.A. & Boissier, J.R. 2021. Further away with dental microwear analysis: Food resource partitioning among Plio-Pleistocene monkeys from the Shungura Formation, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **572**:110414.
- Merceron, G.; Ramdarshan, A.; Blondel, C.; Boissier, J.-R.; Brunetiere, N.; Francisco, A.; Gautier, D.; Milhet, X.; Novello, A. & Pret, D. 2016b. Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283**:20161032.
- Merceron, G.; Taylor, S.; Scott, R.; Chaimanee, Y. & Jaeger, J.-J. 2006. Dietary characterization of the hominoid *Khoratpithecus* (Miocene of Thailand): evidence from dental topographic and microwear texture analyses. *Naturwissenschaften*, **93**:329–333.
- Meserve, P.L. 1978. Water dependence in some Chilean arid zone rodents. *Journal of Mammalogy*, **59**:217–219.
- Meserve, P.L. 1981. Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *The Journal of Animal Ecology*, **50**:745–757.
- Mihlbachler, M.C.; Beatty, B.L.; Caldera-Siu, A.; Chan, D. & Lee, R. 2012. Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica*, p. 1–22.
- Mihlbachler, M.C.; Foy, M. & Beatty, B.L. 2019. Surface replication, fidelity and data loss in traditional dental microwear and dental microwear texture analysis. *Scientific reports*, **9**:1595.
- Mones, A. & Ojasti, J. 1986. *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian species*, **264**:1–7.
- Moojen, J.; Locks, M. & Langguth, A. 1997. A new species of *Kerodon* Cuvier, 1825 from the state of Goiás, Brazil (Mammalia, Rodentia, Caviidae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia*, **377**:1–10.
- Mora, M.; Olivares, A.I. & Vassallo, A.I. 2003. Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**:85–96.
- Morgan, C.C. & Álvarez, A. 2013. The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *Journal of Zoology*, **290**:107–116.
- Muñoz-Pedreras, A. 2000. Orden Rodentia. In: A. Muñoz-Pedreras & J. Yáñez (eds.) *Mamíferos de Chile*. CEA (Centro de Estudios Agrarios y Ambientales) Ediciones, Valdivia, Chile, p. 73–126.
- Nelson, S.; Badgley, C. & Zakem, E. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. *Palaeontologia Electronica*, **8**:14A.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the World, Fifth Edition*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ojeda, R.A.; Novillo, A. & Ojeda, A.A. 2015. Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. In: A.I. Vassallo & D. Antenucci (eds.) *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires, p. 121–138.
- Olivares, A.I.; Verzi, D.H. & Vassallo, A. I. 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (family Octodontidae). *Journal of Zoology*, **263**:167–177.
- Oliver, A.; Hernández-Ballarín, V.; López Guerrero, P.; García Paredes, I.; Álvarez Sierra, M. A.; Gómez Cano, A.R.; García Yelo, B.A.; Alcalde Rincón, G.M. & Peláez-Campomanes, P. 2014. Dental microwear analysis in Gliridae (Rodentia): methodological issues and paleodiet inferences based on *Armantomys* from the Madrid Basin (Spain). *Journal of Iberian Geology*, **40**:157–166.
- Olmos, F. 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. *Mammalia*, **55**:555–566.
- Olmos, F.; Galetti, M.; Paschoal, M. & Mendes, S.L. 1993. Habits of the southern bamboo rat, *Kannabateomys amblyonyx* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Brazil. *Mammalia*, **57**:325–336.
- Olson, D.M.; Dinerstein, E.; Wikramanayake, E.D.; Burgess, N.D.; Powell, G.V.N.; Underwood, E.C.; D'Amico, J.A.; Itoua, I.; Strand, H.E.; Morrison, J.C.; Loucks, C.J.; Allnutt, T.F.; Ricketts, T.H.; Kura, Y.; Lamoreux, J.F.; Wettengel, W.W.; Hedao, P. & Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, **51**:933–938.
- Panarello, H.O. & Fernández, C.J. 2002. Stable carbon isotope measurements on hair from wild animals from altiplanic environments of Jujuy, Argentina. *Radiocarbon*, **44**:709–716.
- Passamani, M. 2010. Use of space and activity pattern of *Sphiggurus villosus* (F. Cuvier, 1823) from Brazil (Rodentia: Erethizontidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, **75**:455–458.
- Patterson, B. 2016. *Trinomys gratus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, eT136221A22212027. doi:10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136221A22212027.en. Descargada el 20 de diciembre de 2018.
- Patton, J.L. & Emmons, L.H. 2015b. Family Abrocomidae G.S. Miller & Gidley, 1918. In: J.L. Patton; U.F.J. Pardiñas & G. D'Elia (eds.) *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, p. 805–818.
- Patton, J.L.; Pardiñas, U.F.J. & d'Elia, G. 2015. *Mammals of South America*. Vol. 2: Rodents. University of Chicago Press, Chicago.
- Pearson, O.P. 1959. Biology of the subterranean rodents *Ctenomys*, in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural 'Javier Prado'*, **9**:1–56.

- Peigné, S. & Merceron, G. 2019. Palaeoecology of cave bears as evidenced by dental wear analysis: a review of methods and recent findings. *Historical Biology*, **31**:448–460.
- Percher, A.M.; Merceron, G.; Nsi Akoue, G.; Galbany, J.; Romero, A. & Charpentier, M.J. 2017. Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual traits and reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology*, **165**: 123–138.
- Pereira, J.A.; Quintana, R.D. & Monge, S. 2003. Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *Rangeland Ecology & Management / Journal of Range Management Archives*, **56**:13–20.
- Pérez, M.E. & Pol, D. 2012. Major radiations in the evolution of caviid rodents: reconciling fossils, ghost lineages, and relaxed molecular clocks. *PLoSOne*, **7**:e48380.
- Pérez, E.M. 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species*, **404**:1–7.
- Piperno, D.R. 1988. *Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective*. Academic Press, San Diego.
- Piperno, D.R. 2006. *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. AltaMira Press. Oxford.
- Plastiras, C.A.; Thiery, G.; Guy, F.; Alba, D.M.; Nishimura, T.; Kostopoulos, D.S. & Merceron, G. 2023. Investigating the dietary niches of fossil Plio-Pleistocene European macaques: The case of *Macaca majori* Azzaroli, 1946 from Sardinia. *Journal of Human Evolution*, **185**:103454.
- Plastiras, C.A.; Thiery, G.; Guy, F.; Kostopoulos, D.S.; Lazzari, V. & Merceron, G. 2022. Feeding ecology of the last European colobine monkey, *Dolichopithecusruscinensis*. *Journal of Human Evolution*, **168**:103199.
- Prideaux, G.J.; Ayliffe, L.K.; DeSantis, L.R.; Schubert, B.W.; Murray, P.F.; Gagan, M.K.; & Cerling, T.E. 2009. Extinction implications of a cheenopod browse diet for a giant Pleistocene kangaroo. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**:11646–11650.
- Prychid, C.J.; Rudall, P.J. & Gregory, M. 2003. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *The Botanical Review*, **69**:377–440.
- Puig, S.; Cona, M.I.; Videla, F. & Mendez, E. 2010. Diet of the mara (*Dolichotis patagonum*), food availability and effects of an extended drought in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Mammalian Biology*, **75**:389–398.
- Purnell, M.A.; Goodall, R.H.; Thomson, S. & Matthews, C.J. 2017. Tooth microwear texture in odontocete whales: variation with tooth characteristics and implications for dietary analysis. *Biosurface and Biotribology*, **3**:184–195.
- Purnell, M.A.; Crumpton, N.; Gill, P.G.; Jones, G. & Rayfield, E.J. 2013. Within-guild dietary discrimination from 3-D textural analysis of tooth microwear in insectivorous mammals. *Journal of Zoology*, **291**:249–257.
- Quintana, R.D.; Monge, S. & Malvárez, A.I. 1998. Feeding patterns of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia, Hydrochaeridae) and cattle in the non-insular area of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. *Mammalia*, **62**:37–52.
- R Development Core Team 2018. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. www.R-project.org/
- Ramdarshan, A. 2011. *Adaptive radiations and ecological diversity of Primates during the early Tertiary*. Tesis Doctoral, Université Montpellier 2.
- Ramdarshan, A.; Blondel, C.; Brunetière, N.; Francisco, A.; Gautier, D.; Surault, J. & Merceron, G. 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, **6**:5559–5569.
- Ramdarshan, A.; Blondel, C.; Gautier, D.; Surault, J. & Merceron, G. 2017. Overcoming sampling issues in dental tribology: insights from an experimentation on sheep. *Palaeontologia Electronica*, **19.3.53A**:1–19.
- Ramdarshan, A.; Merceron, G. & Marivaux, L. 2012. Spatial and temporal ecological diversity amongst Eocene primates of France: evidence from teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, **147**:201–216.
- Rasia, L.L.; Candela, A.M. & Cañón, C. 2021. Comprehensive total evidence phylogeny of chinchillids (Rodentia, Caviomorpha): Cheek teeth anatomy and evolution. *Journal of Anatomy*, **239**:405–423.
- Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. 1992. *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Reig, O.A. 1970. Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *Journal of Mammalogy*, **51**:592–601.
- Reiter, A.M. 2008. Pathophysiology of dental disease in the rabbit, guinea pig, and chinchilla. *Journal of Exotic Pet Medicine*, **17**:70–77.
- Rivals, F.; Prignano, L.; Semperebon, G.M. & Lozano, S. 2015. A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear. *Scientific Reports*, **5**:1–12.
- Roach, N. & Naylor, L. 2016. *Trinomyseliasi*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016, eT136407A22211833. doi:0.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T136407A22211833.en. Descargada el 20 de diciembre de 2018.
- Robinet, C. 2023. *Radiaciones adaptativas y diversidad ecológica de los roedores caviomorfos durante el Paleógeno: caracterización de los componentes ecológicos y de la repartición de los recursos alimentarios (modelos actuales vs fósiles)*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 516 p.
- Robinet, C.; Merceron, G.; Boivin, M.; Candela, A.M.; Salas-Gismondi, R. Antoine, P.-O. & Marivaux, L. 2025. De l'usure à l'usage : paléoécologie alimentaire des rongeurs du Paléogène d'Amazonie péruvienne. In: EME REUNION DES SCIENCES DE LA TERRE (RST), **29**, p. 657–746.
- Robinet, C.; Merceron, G.; Candela, A.M. & Marivaux, L. 2020. Dental microwear texture analysis and diet in caviomorphs (Rodentia) from the Serra do Mar Atlantic Forest (Brazil). *Journal of Mammalogy*, **101**:386–402.
- Robinet, C.; Merceron, G.; Catzeffis, F.; Candela, A.M. & Marivaux, L. 2022. About inter- and intra-specific variability of dental microwear texture in rodents: Study of two sympatric *Proechimys* (Echimyidae) species from the Cacao locality, French Guiana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **591**:110880.
- Robinson, B.W. & Wilson, D.S. 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *The American Naturalist*, **151**:223–235.
- Rood, J.P. 1970. Ecology and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*). *The American Midland Naturalist*, **83**:415–454.
- Rood, J.P. 1972. Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentine cavies. *Animal Behaviour Monographs*, **5**:3–83.
- Rosati, V.R. & Bucher, E.H. 1992. Seasonal diet of the Chacoan Cavy (*Pediolagus salinicola*) in the western Chaco, Argentina. *Mammalia*, **56**:567–574.
- Rosati, V.R. & Bucher, E.H. 1995. Relative abundance and diet composition of Chacoan cavies in relation to range condition. *Rangeland Ecology & Management / Journal of Range Management Archives*, **48**:482–486.
- Rosi, M.I.; Cona, M.I.; Roig, V.G.; Massarini, A.I. & Verzi, D.H. 2005. *Ctenomys mendocinus*. *Mammalian Species*, **777**:1–6. doi:10.2307/3504432
- Sassi, P.L.; Borghi, C.E.; Dacar, M.A. & Bozinovic, F. 2011. Geographic and seasonal variability in feeding behaviour of a small herbivorous rodent. *Acta Theriologica*, **56**:35–43.
- Schubert, B.W.; Ungar, P.S. & DeSantis, L.R.G. 2010. Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivores. *Journal of Zoology*, **280**:257–263.

- Schulz E. & Kaiser, T.M. 2013. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Review*, **43**:111–123.
- Schulz, E.; Calandra, I. & Kaiser, T.M. 2010. Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, **32**:162–182.
- Schulz, E.; Calandra, I. & Kaiser, T.M. 2013b. Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, **300**:169–179.
- Schulz, E.; Piotrowski, V.; Clauss, M.; Mau, M.; Merceron, G. & Kaiser, T.M. 2013a. Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits. *PLoS One*, **8**:e56167.
- Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; Calandra, I. & Winkler, D.E. 2020. A brief history of quantitative wear analyses with an appeal for a holistic view on dental wear processes. Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Scott, R.S.; Ungar, P.S.; Bergstrom, T.S.; Brown, C.A.; Grine, F.E.; Teaford, M.F. & Walker, A. 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, **436**:693–695.
- Scott, J.R. 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, **76**:157–174.
- Scott, R.S.; Teaford, M.F. & Ungar, P.S. 2012. Dental microwear texture and anthropoid diets. *American Journal of Physical Anthropology*, **147**:551–579.
- Scott, R.S.; Ungar, P.S.; Bergstrom, T.S.; Brown, C.A.; Childs, B.E.; Teaford, M.F. & Walker, A. 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution*, **51**:339–349.
- Semprebon, G.M.; Godfrey, L.R.; Solounias, N.; Sutherland, M.R. & Jungers, W.L. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution*, **47**: 115–144.
- Shapiro, A.E. 2015. *Variation in dental microwear textures and dietary variation in African Old World Monkeys (Cercopithecidae)*. Tesis Doctoral, Arizona State University.
- Shearer, B.M.; Ungar, P.S.; McNulty, K.P.; Harcourt-Smith, W.E.H.; Dunsforth, H.M. & Teaford, M.F. 2015. Dental microwear profilometry of African non-cercopithecoid catarrhines of the Early Miocene. *Journal of human evolution*, **78**:33–43.
- Silcox, M.T. & Teaford, M.F. 2002. The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. *Journal of Mammalogy*, **83**:804–814.
- Simonetti, J.A. & Montenegro, G. 1981. Food preferences by *Octodon degus* (Rodentia Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. *Oecologia*, **51**:189–190.
- Smith, G.J. & DeSantis, L.R.G. 2018. Dietary ecology of Pleistocene mammoths and mastodons as inferred from dental microwear textures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **492**:10–25.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **257**:1–60.
- Sobrero, R.; Campos, V.E.; Giannoni, S.M. & Ebensperger, L.A. 2010. *Octomys mimax* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalian Species*, **42**:49–57.
- Solounias, N. & Moelleken, S.M.C. 1999. The Miocene gazelle from Greece as a model for detecting Darwinian evolutionary change. *Annales Musei Goulandris*, **10**:291–308.
- Solounias, N. & Semprebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, **3366**:1–49.
- Souron, A.; Merceron, G.; Blondel, C.; Brunetière, N.; Colyn, M.; Hofman-Kamińska, E. & Boissarie, J.-R. 2015. Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia*, **79**:279–291.
- Spotorno, A.E. & Patton, J.L. 2015. Superfamily Chinchilloidea Bennett, 1833. In: J.L. Patton; U.F.J. Pardiñas & G. D'Elia (eds.) *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, p. 762–778.
- Spotorno, A.E.; Zuleta, C.A.; Valladares, J.P.; Deane, A.L. & Jiménez, J.E. 2004. *Chinchilla laniger*. *Mammalian Species*, **758**:1–9.
- Strait, S.G. 1993. Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals: An analysis of feature density and pit frequency. *American Journal of Physical Anthropology*, **92**:63–79.
- Streilein, K.E. 1982a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. *Annals of the Carnegie Museum*, **51**:79–107.
- Streilein, K.E. 1982b. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. II. Water relations. *Annals of the Carnegie Museum*, **51**:109–126.
- Teaford, M.F.; Maas, M.C. & Simons, E.L. 1996. Dental microwear and microstructure in early Oligocene primates from the Fayum, Egypt: implications for diet. *American Journal of Physical Anthropology*, **101**:527–543.
- Teaford, M.F. 1988. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy*, **2**:1167–1175.
- Teaford, M.F.; Ross, C.F.; Ungar, P.S.; Vinyard, C.J. & Laird, M.F. 2021. Grit your teeth and chew your food: Implications of food material properties and abrasives for rates of dental microwear formation in laboratory *Sapajus apella* (Primates). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **583**:110644.
- Teaford, M.F.; Ungar, P.S.; Taylor, A.B.; Ross, C.F. & Vinyard, C.J. 2020. The dental microwear of hard-object feeding in laboratory *Sapajus apella* and its implications for dental microwear formation. *American Journal of Physical Anthropology*, **171**:439–455.
- Tognelli, M.F.; Borghi, C.E. & Campos, C.M. 1999. Effect of gnawing by *Microcavia australis* (Rodentia, Caviidae) on *Geoffroea decorticans* (Leguminosae) plants. *Journal of Arid Environments*, **41**:79–85.
- Torres-Mura, J.C. & Contreras, L.C. 1998. *Spalacopus cyanus*. *Mammalian Species*, **594**:1–5.
- Townsend, K.E.B. & Croft, D.A. 2008. Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*, **89**:730–743.
- Trillmich, F. 2000. Effects of low temperature and photoperiod on reproduction in the female wild guinea pig (*Cavia aperea*). *Journal of Mammalogy*, **81**:586–594.
- Ungar, P.S.; Brown, C.A.; Bergstrom, T.S. & Walker, A. 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning*, **25**:185–193.
- Ungar, P.S.; Grine, F.E. & Teaford, M.F. 2008. Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS One*, **3**:e2044.
- Ungar, P.S.; Scott, J.R.; Schubert, B.W. & Stynder, D.D. 2010a. Carnivorous dental microwear textures: comparability of carnassial facets and functional differentiation of postcanine teeth. *Mammalia*, **74**:219–224.
- Ungar, P.S.; Scott, R.S.; Grine, F.E. & Teaford, M.F. 2010b. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**:3345–3354.
- Ungar, P.S. 2015. Mammalian dental function and wear: A review. *Bio-surface and Biotribology*, **1**:25–41.
- Ungar, P.S.; Abella, E.F.; Burgman, J.H.E.; Lazagabaster, I.A.; Scott, J.R.; Delezene, L.K.; Manthi, F.K.; Plavcan, J.M. & Ward, C.V. 2020. Dental microwear and Pliocene paleocommunity ecology of bovids,

- primates, rodents, and suids at Kanapoi. *Journal of Human Evolution*, **140**:102315.
- Ungar, P.S.; Krueger, K.L.; Blumenschine, R.J.; Njau, J. & Scott, R.S. 2012. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995–2007. *Journal of Human Evolution*, **63**:429–437.
- Ungar, P.S.; Merceron, G. & Scott, R.S. 2007. Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, **14**:163–181.
- Upham, N.S.; Esselstyn, J.A. & Jetz, W. 2019. Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biology*, **17**:e3000494.
- Upham, N.S. & Patterson, B.D. 2015. Phylogeny and evolution of caviomorph rodents: a complete timetree for living genera. In: A.I. Vassallo & D. Antenucci (eds.) *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires, p. 63–120.
- Vassallo, A.I. & Verzi, D.H. 2001. Patrones craneanos y modalidades de masticación en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, **72**:145–151.
- Vassallo, A.I. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subtropical rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, **244**:415–427.
- Verzi, D.H.; Díaz, M.M. & Barquez, R.M. 2015. Family Octodontidae Waterhouse, 1839. In: J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas & G. D'Elía (eds.) *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents*. University of Chicago Press, Chicago, p. 1023–1043.
- Vincent, J.F.V. & Wegst, U.G.K. 2004. Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development*, **33**:187–199.
- Vogel, E.R.; Zulfa, A.; Hardus, M.; Wich, S.A.; Dominy, N.J. & Taylor, A.B. 2014. Food mechanical properties, feeding ecology, and the mandibular morphology of wild orangutans. *Journal of Human Evolution*, **75**:110–124.
- Vucetich, M.G.; Arnal, M.; Deschamps, C.M.; Perez, M.E. & Vieytes, E.C. 2015. A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. In: A.I. Vassallo & D. Antenucci (eds.) *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*, Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM, Buenos Aires, p. 11–62.
- Vucetich, M.G.; Pérez, M.E.; Arnal, M.; Deschamps, C.M. & Vieytes, E.C. 2016. Caviomorph rodents: main features of their evolution. *Contribuciones del MACN*.
- Weber, K.; Winkler, D.E.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M. & Tütken, T. 2021. The good, the bad and the ugly—A visual guide for common post-mortem wear patterns in vertebrate teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **578**:110577.
- White, T.G. & Alberico, M.S. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian species*, **410**:1–5.
- Wilson, L.A.B. & Geiger, M. 2015. Diversity and evolution of femoral variation in Ctenoherpetina. In: P.G. Cox & L. Hautier (eds.) *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 510–538.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference, Third Edition*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wilson, D.E.; Lacher, T.E.Jr. & Mittermeier, R.A. 2016. *Handbook of the Mammals of the World: Lagomorphs and Rodents I, Volume 6*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Winkler, D.E.; Andrianasolo, T.H.; Andriamandimbarisoa, L.; Ganzhorn, J.U.; Rakotondrany, S.J.; Kaiser, T.M. & Schulz-Kornas, E. 2016. Tooth wear patterns in black rats (*Rattus rattus*) of Madagascar differ more in relation to human impact than to differences in natural habitats. *Ecology and Evolution*, **6**:2205–2215.
- Winkler, D.E.; Clauss, M.; Kubo, M.O.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; Tschudin, A.; De Cuyper, A.; Kubo, T. & Tütken, T. 2022. Microwear textures associated with experimental near-natural diets suggest that seeds and hard insect body parts cause high enamel surface complexity in small mammals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**:957427.
- Winkler, D.E.; Clauss, M.; Rölle, M.; Schulz-Kornas, E.; Codron, D.; Kaiser, T.M. & Tütken, T. 2021. Dental microwear texture gradients in guinea pigs reveal that material properties of the diet affect chewing behaviour. *Journal of Experimental Biology*, **22**:jeb242446.
- Winkler, D.E.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; Codron, D.; Leichter, J.; Hummel, J.; Martin, L.F.; Clauss, M. & Tütken, T. 2020b. The turnover of dental microwear texture: Testing the “last supper” effect in small mammals in a controlled feeding experiment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **557**:109930.
- Winkler, D.E.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; De Cuyper, A.; Clauss, M. & Tütken, T. 2019. Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and provide implications for dietary reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **116**:1325–1330.
- Winkler, D.E.; Tütken, T.; Schulz-Kornas, E.; Kaiser, T.M.; Müller, J.; Leichter, J.; Weber, K.; Hatt, J.-M. & Clauss, M. 2020a. Shape, size, and quantity of ingested external abrasives influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117**:22264–22273.
- Withnell, C.B. & Ungar, P.S. 2014. A preliminary analysis of dental microwear as a proxy for diet and habitat in shrews. *Mammalia*, **78**:409–415.
- Wood, A.E. 1955. A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy*, **36**:165–187.
- Woods, C.A. 1982. The history and classification of South American hystricognath rodents: reflections on the far away and long ago. In: M.A. Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications No. 6, Linesville, Pennsylvania, p. 377–392.
- Woods, C.A. & Boraker, D.K. 1975. *Octodon degus*. *Mammalian Species*, **67**:1–5.
- Woods, C.A.; Contreras, L.; Willner-Chapman, G. & Whidden, H. P. 1992. *Myocastor coypus*. *Mammalian Species*, **398**:1–8.
- Wright, S.J. & Duber, H.C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica*, **33**:583–595.
- Zeinert, K. 1983. Husbandry of chinchillas. *Veterinary Medicine*, **78**:1292–1294.
- Zhang, H.; Wang, Y.; Janis, C.M.; Goodall, R.H. & Purnell, M.A. 2017. An examination of feeding ecology in Pleistocene proboscideans from southern China (*Sinomastodon*, *Stegodon*, *Elephas*), by means of dental microwear texture analysis. *Quaternary International*, **445**:60–70.