



HAL
open science

L'apport du registre paléogène d'Amazonie sur la diversification initiale des Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia) : implications phylogénétiques, macroévolutives et paléobiogéographiques

Myriam Boivin, Laurent Marivaux, Pierre-Olivier Antoine

► **To cite this version:**

Myriam Boivin, Laurent Marivaux, Pierre-Olivier Antoine. L'apport du registre paléogène d'Amazonie sur la diversification initiale des Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia): implications phylogénétiques, macroévolutives et paléobiogéographiques. *Geodiversitas*, 2019, 41 (4), pp.143-245. 10.5252/geodiversitas2019v41a4 . hal-02263899

HAL Id: hal-02263899

<https://hal.umontpellier.fr/hal-02263899>

Submitted on 6 Aug 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



L'apport du registre paléogène d'Amazonie
sur la diversification initiale des Caviomorpha
(Hystricognathi, Rodentia) : implications phylogé-
tiques, macroévolutives et paléobiogéographiques

Myriam BOIVIN, Laurent MARIVAUX &
Pierre-Olivier ANTOINE

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Didier Merle

ASSISTANTS DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITORS*: Emmanuel Côté (geodiv@mnhn.fr); Anne Mabile

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Emmanuel Côté

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Christine Argot (MNHN, Paris)
Beatrix Azanza (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid)
Raymond L. Bernor (Howard University, Washington DC)
Alain Blicek (chercheur CNRS retraité, Haubourdin)
Henning Blom (Uppsala University)
Jean Broutin (UPMC, Paris)
Gaël Clément (MNHN, Paris)
Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie)
Bruno David (MNHN, Paris)
Gregory D. Edgecombe (The Natural History Museum, Londres)
Ursula Göhlich (Natural History Museum Vienna)
Jin Meng (American Museum of Natural History, New York)
Brigitte Meyer-Berthaud (CIRAD, Montpellier)
Zhu Min (Chinese Academy of Sciences, Pékin)
Isabelle Rouget (UPMC, Paris)
Sevket Sen (MNHN, Paris)
Stanislav Štamberg (Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové)
Paul Taylor (The Natural History Museum, Londres)

COUVERTURE / *COVER*:

Réalisée d'après les figures de l'article/*Created from article figures*.

Geodiversitas est indexé dans / *Geodiversitas is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Physical, Chemical, and Earth Sciences®
- Scopus®

Geodiversitas est distribué en version électronique par / *Geodiversitas is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Geodiversitas* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Geodiversitas are referenced by:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Geodiversitas est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Geodiversitas is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Naturae*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2019
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9659/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9395

L'apport du registre paléogène d'Amazonie sur la diversification initiale des Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia) : implications phylogénétiques, macroévolutives et paléobiogéographiques

Myriam BOIVIN

Laboratoire de Planétologie et Géodynamique (LPG), UMR 6112, CNRS, Université de Nantes, 2 Chemin de la Houssinière, F-44300 Nantes cedex 3 (France) et Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, UMR 5554, CNRS, IRD, EPHE, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
myriam.boivin@univ-nantes.fr
myriam.boivin@umontpellier.fr

**Laurent MARIVAUX
Pierre-Olivier ANTOINE**

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, UMR 5554, CNRS, IRD, EPHE, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
laurent.marivaux@umontpellier.fr
pierre-olivier.antoine@umontpellier.fr

Soumis le 13 avril 2018 | accepté le 8 novembre 2018 | publié le 28 février 2019

[urn:lsid:zoobank.org:pub:9DCB8512-42BB-4010-BCEC-DF38479499D5](https://doi.org/10.5252/geodiversitas2019v41a4)

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 (4): 143-245. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2019v41a4>. <http://geodiversitas.com/41/4>

RÉSUMÉ

Les rongeurs caviomorphes constituent l'un des groupes de mammifères placentaires les plus diversifiés d'Amérique du Sud. Malgré la grande diversité taxonomique actuelle et un riche registre néogène, les premières phases de l'histoire évolutive du groupe n'étaient, il y a peu, documentées que par quelques localités, majoritairement situées aux moyennes et hautes latitudes du continent sud-américain. Des recherches paléontologiques récentes menées en Amazonie péruvienne (régions de Contamana et Tarapoto) ont permis la découverte d'une vingtaine de localités éocènes et oligocènes, livrant de nombreux restes dentaires de caviomorphes. Les études systématiques effectuées sur ce matériel ont conduit à la description de nombreuses nouvelles espèces. Une analyse cladistique de grande ampleur (107 taxons terminaux ; 513 caractères morphologiques), incluant ces nouvelles espèces amazoniennes, a été réalisée ici. Pour la première fois, les quatre super-familles actuelles (i.e., Cavoioidea, Erethizontoidea, Chinchilloidea, et Octodontoidea) y sont largement représentées, notamment par l'ensemble des familles actuelles, elles-mêmes documentées par plusieurs représentants fossiles et/ou actuels. Cette analyse a permis la reconnaissance de caviomorphes basaux, n'appartenant à aucune de ces super-familles. Les relations de parenté étroites entre Erethizontoidea et Cavoioidea d'une part, et Octodontoidea et Chinchilloidea d'autre part, comme proposé dans des phylogénies moléculaires récentes, apparaissent soutenues par les caractères morpho-anatomiques. Ce constat mène à la défi-

MOTS CLÉS

Amérique du Sud,
Pérou,
Cavioidea,
Chinchilloidea,
Erethizontoidea,
Octodontoidea,
rongeurs caviomorphes,
morphologie,
analyses cladistiques,
macroévolution,
taxons nouveaux,
genre nouveau,
statut nouveau,
combinaison nouvelle.

KEY WORDS

South America,
Peru,
Cavioidea,
Chinchilloidea,
Erethizontoidea,
Octodontoidea,
caviomorph rodents,
morphology,
cladistic analyses,
macroevolution,
new taxa,
new genus,
new status,
new combination.

inition formelle des clades Erethicavioi Boivin, n. taxon (Erethizontoidea + Cavioidea + taxons éteints apparentés) et Octochinchilloi Boivin, n. taxon (Octodontoidea + Chinchilloidea + taxons éteints apparentés). Une classification synthétique des Caviomorpha est proposée. Les résultats révèlent également l'existence de trois phases de diversifications majeures au cours du Paléogène et du Miocène inférieur (radiation initiale des caviomorphes; émergence des super-familles actuelles; diversification des super-familles avec l'émergence de familles/sous-familles actuelles). Ces phases semblent coïncider avec des événements climatiques globaux et des périodes de surrection andine intense. À la lumière de ces nouvelles données paléontologiques et des résultats phylogénétiques présentés ici, il semblerait que les régions de basses latitudes du continent sud-américain aient été le siège de la première phase de diversification des caviomorphes. L'origine géographique des super-familles reste quelque peu ambiguë, à l'exception toutefois des chinchilloïdes qui semblent avoir émergé dans les régions de basses latitudes.

ABSTRACT

New insight from the Paleogene record of Amazonia into the early diversification of Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia): phylogenetic, macroevolutionary, and paleobiogeographic implications.

Caviomorph rodents represent one of the most successful groups of placental mammals from South America. Despite their modern and Neogene high taxonomic diversity, the early evolutionary history of caviomorphs has long remained obscure. Until recently, the majority of Paleogene caviomorph assemblages were limited to South American localities at middle and high latitudes, whereas only a few were known at lower latitudes. Recent field expeditions in Peruvian Amazonia (Contamana and Tarapoto areas) have led to the discovery of about twenty Eocene and Oligocene localities yielding hundreds of fossils of caviomorphs (mainly isolated teeth). The systematic studies of these fossils have revealed the presence of numerous new species. A large-scale cladistic analysis (107 terminal taxa; 513 morphological characters), including these new Amazonian species, was undertaken here. For the first time, the four modern superfamilies (i.e., Erethizontoidea, Cavioidea, Octodontoidea, and Chinchilloidea) and all extant families were considered and included through modern and fossil terminal taxa. As a result, several stem Caviomorpha were recognized outside all four superfamilies. Close relationships between Erethizontoidea and Cavioidea on one hand and Octodontoidea and Chinchilloidea on the other hand, as hypothesized in most recent molecular phylogenies, are supported morphologically, thus leading to the formal definition of the clades Erethicavioi Boivin, n. taxon (Erethizontoidea + Cavioidea + extinct related taxa) and Octochinchilloi Boivin, n. taxon (Octodontoidea + Chinchilloidea + extinct related taxa). A synthetic classification of Caviomorpha is proposed. Three main diversification phases would have occurred during the Paleogene and early Miocene (early radiation of caviomorphs; emergence of modern superfamilies; diversification of superfamilies with emergence of some modern families/subfamilies). These three phases seemingly coincide with global climatic events and intense Andean uplift phases. Based on these recent fossil discoveries and on the phylogenetic results presented here, low latitudes of South America are viewed as the first diversity hotspot of early caviomorphs. Geographic origin of modern superfamilies remains somewhat ambiguous, except for chinchilloids which would have emerged in low-latitude regions.

EXTENDED ABSTRACT

Caviomorph rodents constitute one of the most successful groups of placental mammals from South America. They are represented nowadays by four superfamilies: Cavioidea (guinea pigs and their allies), Chinchilloidea (chinchillas and their allies), Octodontoidea (spiny rats and their allies) and Erethizontoidea (New World porcupines). Despite their modern and Neogene high taxonomic diversity, the early evolutionary history of caviomorphs has long remained obscure. Until recently, the majority of Paleogene caviomorph assemblages were limited to South American localities at middle and high latitudes, whereas only a few were known at lower latitudes. In these low-latitude regions, the Paleogene record of caviomorphs was essentially known through a single locality: Santa Rosa (Peruvian Amazonia; late ?Eocene/early Oligocene). Recent field expeditions in Peruvian Amazonia (Contamana and Tarapoto areas) have led to the discovery of about twenty Eocene and Oligocene localities, yielding hundreds of fossils of caviomorphs (mainly isolated teeth) in a well-constrained stratigraphic framework. The systematic studies of these fossils have revealed the presence of numerous new species. The late middle Eocene localities from Contamana (c. 41 Ma) have so far yielded the earliest representatives of caviomorphs including mostly taxa that harbor very primitive dental features. Besides, the latter localities and the younger Santa Rosa assemblage would document the earliest representatives of the octodontoids, cavioids and erethizontoids. The Oligocene caviomorph assemblages from Tarapoto/Shapaja (early Oligocene) and Contamana (late Oligocene) show a higher morpho-dental disparity linked to the presence of at least three of the four superfamilies (i.e., octodontoids, chinchilloids, and erethizontoids). Amazonia (i.e., Proto-Amaozonia at those times) has therefore played a substantial role

in the early radiation(s) of caviomorphs. The current work aims to undertake a large-scale cladistic analysis with a hundred of terminal taxa, notably Paleogene and including several Amazonian species from Contamana and Tarapoto areas. For the first time, all four modern superfamilies and all extant families were considered and included through modern and fossil terminal taxa. A matrix was assembled in observing/describing 513 morphological characters (432 dental and 81 cranio-mandibular) through a comprehensive taxonomic sampling (116 terminal taxa). Many of these characters were based on those from the matrix realised by L. Marivaux for the phylogenetic analysis published in Antoine *et al.* (2012). Nevertheless, additional characters based on new observations, associated with the inclusion of characters from other cladistic analyses allowed to modify, substantially complement, and then considerably expand the morphological dataset from the initial matrix. The ingroup was composed of 96 caviomorph taxa (35 Paleogene, 36 Miocene, one Pliocene, and 24 extant). We selected as outgroups three taxa among which one basal glire and two basal rodents, and as branching-groups, 17 taxa among which one ischyromyoid and 16 (a priori) non-caviomorph Ctenohystrica (15 extinct and one extant). Terminals were mainly scored at the specific level. Several cladistic analyses with a different number of taxa were performed (AG0-AG9) with PAUP* v.4.0 beta 10 Win. The analyses AG0 and AG1 gathered the highest number of taxa (107 out of 116). AG0 was totally unconstrained, whereas AG1 was constrained by a molecular scaffold in order to recover the caviomorph clades that are strongly supported by genomic sequences. In these two general analyses, nine taxa (the three species of *Gaudeamus*, *Loretomys*, *Plesiosteiomys*, *Cephalomys arcidens*, *Soriamys*, *Litodontomys*, and «*Asteromys*» *bolivianus*) were excluded. Indeed, their joint inclusion in AG0 and AG1 generated too many topologic irresolutions. In fact, these taxa have proven to have an ambiguous superfamilial status (in displaying convergent characters with different representatives of distinct superfamilies), or are usually poorly documented. They were treated subsequently in incorporating them one by one in the dataset and global parameters of the AG1 (analyses AG2-AG9).

The results of the AG1 have revealed that several early caviomorphs occupied a phylogenetic position outside the four main superfamilies, and as such were considered as stem Caviomorpha. The latter originate from Eocene localities of Contamana (eight species: *Cachiyacuy kummeli*, *Cachiyacuy contamanensis*, *Canaanimys maquiensis*, *Pozomys ucayaliensis*, *Tarapotomys mayoensis*, *Tarapotomys subandinus*, *Shapajamys labocensis*, and *Eobranisamys javierpradoi*) and from Santa Rosa (two species: *Eospina woodi* = *Eosachacui lavocati* and *Eobranisamys romeropittmanae*). Following the phylogenetic results of the AG1 (incorporating a molecular scaffold), we decided here to name the clade including the Erethizontoidea + the Cavoidea and its extinct related taxa (?*Paleosteiomys*): Erethicavioi Boivin, n. taxon. Similarly, the clade uniting the Octodontoidea + the Chinchilloidea and its extinct related taxa (*Eosallamys* and *Mayomys*) was named here: Octochinchilloi Boivin, n. taxon. Within these high level clades, no stem Cavoidea or stem Erethizontoidea were recognized (with the possible exception of *Paleosteiomys*), whereas many basal taxa were recognized as stem Octodontoidea and stem Chinchilloidea. Following our results, several previously alleged dasyproctids would be stem Caviomorpha (*Eobranisamys*) or stem Chinchilloidea (*Eoincamys* and *Microscleromys*) instead. The two species of *Chambiramys* (*C. sylvaticus* and *C. shipiborum*) and *Scleromys praecursor* from the Late Oligocene localities of Contamana would be also stem Chinchilloidea. *Scleromys praecursor* being phylogenetically remote from other species of *Scleromys* (including the type species *S. angustus*), we reassigned this species to the new genus *Maquiamys* n. gen., under the binomen *Maquiamys praecursor* n. comb. The results of supplementary analyses supported phylogenetic affinities: i) within chinchilloid caviomorphs for all three species of the African *Gaudeamus* (AG2); ii) among stem Caviomorpha for *Plesiosteiomys* (AG8); and iii) among stem Octodontoidea for *Loretomys* (AG9). According to the results of AG3-AG7, *Litodontomys* and «*Asteromys*» *bolivianus* would be included within cephalomyids, contrary to *Soriamys*. The position of *Asteromys punctus* is ambiguous (either as a Cephalomyidae or a Cavoidea). The superfamilial status of cephalomyids was not recovered here. A synthetic classification of Caviomorpha is proposed. Transposed into a chronostratigraphical context, the strict consensus tree of the eight equally most parcimonious trees generated by the AG1 revealed the existence of several ghost-lineages. They are particularly abundant for post-Miocene caviomorphs, and therefore likely artefactual, being related to the taxonomic sampling of the analysis (post-Miocene fossil caviomorphs are underrepresented with respect to both Eocene-Miocene and recent taxa). Other ghost-lineages are implied during two key periods of the evolutionary history of caviomorphs: around the divergence of crown Caviomorpha (middle Eocene-late Eocene), the emergence of the superfamilies (late Eocene-early Oligocene), and within each superfamily (notably regarding their stem taxa; Oligocene and ranging up to the early Miocene for the chinchilloids and erethizontoids). Many dental characters, evolutionary trends or character associations diagnosing each superfamily are detailed and listed. In this context, we then also discuss here the evolutionary history of the dental morphology of caviomorphs during the Paleogene.

From a macroevolutionary perspective, our phylogenetic results point out the existence of three main diversification phases: i) the early radiation of caviomorphs at the end of the Middle Eocene; ii) the emergence of modern superfamilies around the Eocene-Oligocene transition; and iii) their diversification with the emergence of several modern families/subfamilies around the Oligocene-Miocene transition. Interestingly, these three phases seemingly would coincide with well-identified global climatic events and intense Andean uplift phases. Indeed, the end of the middle Eocene records a global warming (the Mid-Eocene Climatic Optimum [MECO]) and the main period of the Andean Orogeny of Peru (Inca phase). The Eocene-Oligocene transition is marked by a strong global cooling (the Eocene-Oligocene Boundary cooling [EOBc]), the end of the Inca phase and the beginning of a significant shortening in Eastern Cordillera Central Andes. Finally, at the Oligocene-Miocene transition, a global cooling (the Oligocene-Miocene Boundary cooling [OMBc]) is recorded, and this time window is also the beginning of the Quechua orogenetic phase. These different global climatic changes associated with distinct pulses of the Andean uplifts could have driven the early diversifications of caviomorph rodents. It is clear that the evolutionary history of the group was complex and might have been influenced by a combination of biotic and abiotic factors, acting at different spatio-temporal scales.

Based on these recent fossil discoveries and on phylogenetic results presented here, low latitudes of South America are thus viewed as the first diversity hotspot of early caviomorphs. The geographic origin of modern superfamilies remains somewhat ambiguous, except for chinchilloids, which would have emerged in regions of low-latitudes. After a pioneering transatlantic dispersal from Africa, the original differentiation of crown Caviomorpha in South America has probably occurred in lowland tropical rainforest at low latitudes during the late middle and late Eocene. From low-latitudes of the Neotropics, caviomorphs would have subsequently dispersed toward middle- and high-latitudes. However, the chronology, tempo and modalities of these dispersals, as well as the pathways by which these dispersals took place remain difficult to address. Our results would favor to the hypothesis of geographic areas expanding independently for each superfamily around the Eocene-Oligocene transition. Perhaps due to a richer fossil record than at low- and mid-latitudes, the Southern cone of South America clearly was a distinctive center of taxonomic diversification for the four modern superfamilies. The different geographic origins of the superfamilies as suggested by AG1, notably between erethizontoids and cavioids, and between chinchilloids and octodontoids, suggest an incomplete Eocene-Oligocene record of the group for both low- and high-latitudes. Despite their central position, the minor role played by mid-latitude regions may also suggest the existence of extensive gaps in the fossil record of this geographical area. Lastly, several dispersal events would have occurred between these regions during the Oligocene epoch. They would at least have concerned different octodontoids, erethizontoids and chinchilloids, with a noticeable expansion of the corresponding distribution areas.

INTRODUCTION

Les rongeurs caviomorphes constituent l'un des groupes de mammifères placentaires les plus diversifiés d'Amérique du Sud. Ils sont étroitement apparentés aux phiomorphes (Phiomorpha *sensu lato* ou hystricognathes de l'Ancien Monde; e.g. Lavocat 1969; Huchon & Douzery 2001; Marivaux *et al.* 2002, 2004; Antoine *et al.* 2012; Fabre *et al.* 2012) au sein de l'infra-ordre Hystricognathi Tullberg, 1899. Le groupe représente un modèle biologique d'intérêt avec ses *c.* 244 espèces actuelles (soit *c.* 11% de la diversité spécifique totale des rongeurs; e.g. Upham & Patterson 2015) regroupées en quatre super-familles : Caviioidea (cochon d'Inde et formes apparentées), Chinchilloidea (chinchilla, viscaches et pacaranas), Octodontoidea (rats épineux et formes apparentées) et Erethizontoidea (porcs-épics du Nouveau Monde). Ils présentent une énorme diversité morphologique et sont caractérisés par un large spectre d'adaptations écomorphologiques illustrant plusieurs modes de vie (terrestre, fouisseur, arboricole et semi-aquatique; e.g. Patton *et al.* 2015).

Malgré leur grande diversité actuelle et un riche registre néogène, les premières phases de l'histoire évolutive des caviomorphes n'étaient, il y a peu, documentées que par quelques localités, majoritairement situées aux moyennes et hautes latitudes du continent sud-américain. L'Amazonie, située dans les Néotropiques de basses latitudes, est l'une des zones géographiques concentrant de nos jours le maximum de la richesse spécifique des caviomorphes (Upham & Patterson 2015). Toutefois, la paléobiodiversité de cette zone géographique est longtemps restée sous-documentée en raison de conditions particulières de préservation des restes fossiles, du couvert végétal dense, et des conditions difficiles de travail en milieu tropical. Jusqu'à récemment, le registre paléogène des caviomorphes y était essentiellement connu par une seule localité : Santa Rosa (Amazonie péruvienne; ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004). Des recherches paléontologiques récentes menées en Amazonie péruvienne (régions de Contamana et de Tarapoto) ont, depuis, permis la découverte de 18

localités éocènes et oligocènes, livrant de nombreux restes dentaires de caviomorphes (Antoine *et al.* 2012, 2016, 2017; Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a, b). Ces nouvelles localités d'Amazonie péruvienne documentent trois étages mammaliens sud-américains (SALMAs: *South American Land Mammal Ages*) du Paléogène (Antoine *et al.* 2016, 2017; Boivin *et al.* 2018a): Barrancien (fin Éocène moyen; Contamana, Formation Pozo [membre inférieur]), Tinguiriricien (Oligocène inférieur; Tarapoto, Formation Pozo [membre supérieur]) et Déséadien (Oligocène supérieur; Contamana, Formation Chambira). Les études systématiques précédentes effectuées sur ce matériel ont conduit à la description de 52 taxons distincts, dont 17 nouvelles espèces formellement nommées (Antoine *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a). Les localités de Contamana datées de la fin de l'Éocène moyen livrent en particulier les plus anciens caviomorphes connus à ce jour (*c.* 41 Ma; Antoine *et al.* 2016; Boivin *et al.* 2017a). Certains de ces rongeurs sont caractérisés par des traits dentaires plésiomorphes, rappelant les formes hystricognathes de l'Ancien Monde qui leur sont subcontemporaines (Antoine *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a). En outre, ces localités de Contamana et celle de Santa Rosa documenteraient les plus anciens octodontoïdes, cavioides et éréthizontoïdes (Frailey & Campbell 2004; Antoine *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a). Les assemblages de caviomorphes de Tarapoto (Shapaja; Boivin *et al.* 2018a) et de l'Oligocène supérieur de Contamana (Boivin *et al.* 2017b) montrent quant à elles une riche diversité alpha-taxonomique et une disparité morphologique importante associées à la présence d'au moins trois des quatre superfamilles (*i.e.*, octodontoïdes, chinchilloïdes et éréthizontoïdes). Ainsi, la zone géographique de l'actuelle Amazonie aurait abrité au Paléogène des faunes variées de caviomorphes, et ce dès les premières phases de leur histoire évolutive. Cette région de basses latitudes a manifestement joué un rôle majeur dans la/les radiation(s) initiale(s) du groupe, juste après son arrivée sur le continent sud-américain à partir de l'Afrique (avant *c.* 41 Ma; Antoine *et al.* 2012).

Bien que les relations phylogénétiques des caviomorphes modernes soient aujourd'hui mieux établies (*e.g.* Voss *et al.* 2013; Upham & Patterson 2015; Fabre *et al.* 2017), les positions phylogénétiques de nombreux représentants éteints du groupe, notamment paléogènes, restent cependant incertaines ou ambiguës. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ce manque de résolution: un manque de données paléontologiques rendant difficile la documentation des taxons et la compréhension de l'évolution morphologique de certains groupes (*e.g.* Cavioides; Vucetich *et al.* 2015a), des homoplasies dentaires pouvant être fréquentes selon les caractères considérés (*e.g.* hypsodontie, taeniodontie, etc.), une définition des super-familles souvent ancienne et s'appuyant rarement sur des synapomorphies non-ambiguës, l'existence de groupes « fourre-tout » (*e.g.* Dasyproctidae) et celle de lignées fantômes manifestes, notamment aux basses latitudes de l'Amérique du Sud. Récemment, des analyses phylogénétiques, notamment de parcimonie, ont permis la révision taxonomique de plusieurs groupes de caviomorphes. À l'échelle suprafamiliale, les études se sont

concentrées principalement sur les Cavioides (Pérez 2010a, b; Pérez & Vucetich 2011, 2012a, b; Pérez & Pol 2012; Pérez *et al.* 2012) et les Octodontoïdes (Carvalho & Salles 2004; Candela & Rasia 2012; Arnal *et al.* 2014, 2017; Arnal & Vucetich 2015a; Candela 2016; Verzi *et al.* 2014, 2016) et, dans une bien moindre mesure, sur les Chinchilloïdes (Kramarz *et al.* 2013; Kerber *et al.* 2018) et Eréthizontoïdes (Candela 2000, 2001, 2004).

Ce travail consiste en la réalisation d'une analyse cladistique de grande ampleur incluant plus d'une centaine de taxons terminaux, notamment paléogènes (dont la majorité des espèces de Contamana et de Tarapoto récemment décrites; Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a). Pour la première fois, les quatre superfamilles y sont représentées par un grand nombre de familles (toutes les familles actuelles sont considérées), elles-mêmes documentées par plusieurs représentants fossiles et/ou actuels. Cette analyse a pour but d'établir un cadre phylogénétique de la radiation initiale des caviomorphes et de formaliser la position de ces nouvelles espèces découvertes en Amazonie péruvienne. En outre, les résultats nous permettront d'évaluer le rôle de ces espèces fossiles dans la compréhension des relations inter- et intrafamiliales des caviomorphes. Replacés dans un contexte temporel, ces résultats phylogénétiques offriront un cadre robuste et réfutable, afin de mieux appréhender les premiers temps de l'histoire évolutive des caviomorphes, et en particulier l'émergence des familles et des super-familles modernes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CARACTÈRES

Choix des caractères

Une matrice composée de 513 caractères, essentiellement dentaires (432) mais aussi crâniens/mandibulaires (81), a été assemblée (Annexes 1 et 2) à l'aide du logiciel Nexus Data Editor (NDE; Page 2001). Les 432 caractères dentaires se divisent en trois sous-partitions:

- les 20 premiers caractères portent sur la morphologie globale des dents (supérieures et inférieures, les incisives incluses) et la microstructure de l'émail des incisives;
- les 231 suivants portent sur la morphologie occlusale des dents supérieures (P3, dP4, P4, M1-3);
- et les 181 derniers portent sur la morphologie occlusale des dents inférieures (dp4, p4, m1-3).

Nombre de ces caractères sont issus de ceux proposés par L. Marivaux à l'occasion de l'analyse phylogénétique publiée par Antoine *et al.* (2012). Toutefois, des observations nouvelles et la prise en compte d'autres analyses cladistiques (Carvalho & Salles 2004; Candela & Rasia 2012; Pérez *et al.* 2012; Kramarz *et al.* 2013; Arnal & Vucetich 2015a; Verzi *et al.* 2016) ont permis de modifier, d'agréments substantiellement, et ainsi d'élargir considérablement le corpus de données morphologiques de la matrice initiale, publiée en données supplémentaires par Antoine *et al.* (2012). Les observations nouvelles ont été effectuées directement sur le matériel (originaux ou moulages) ou à partir de photographies et de

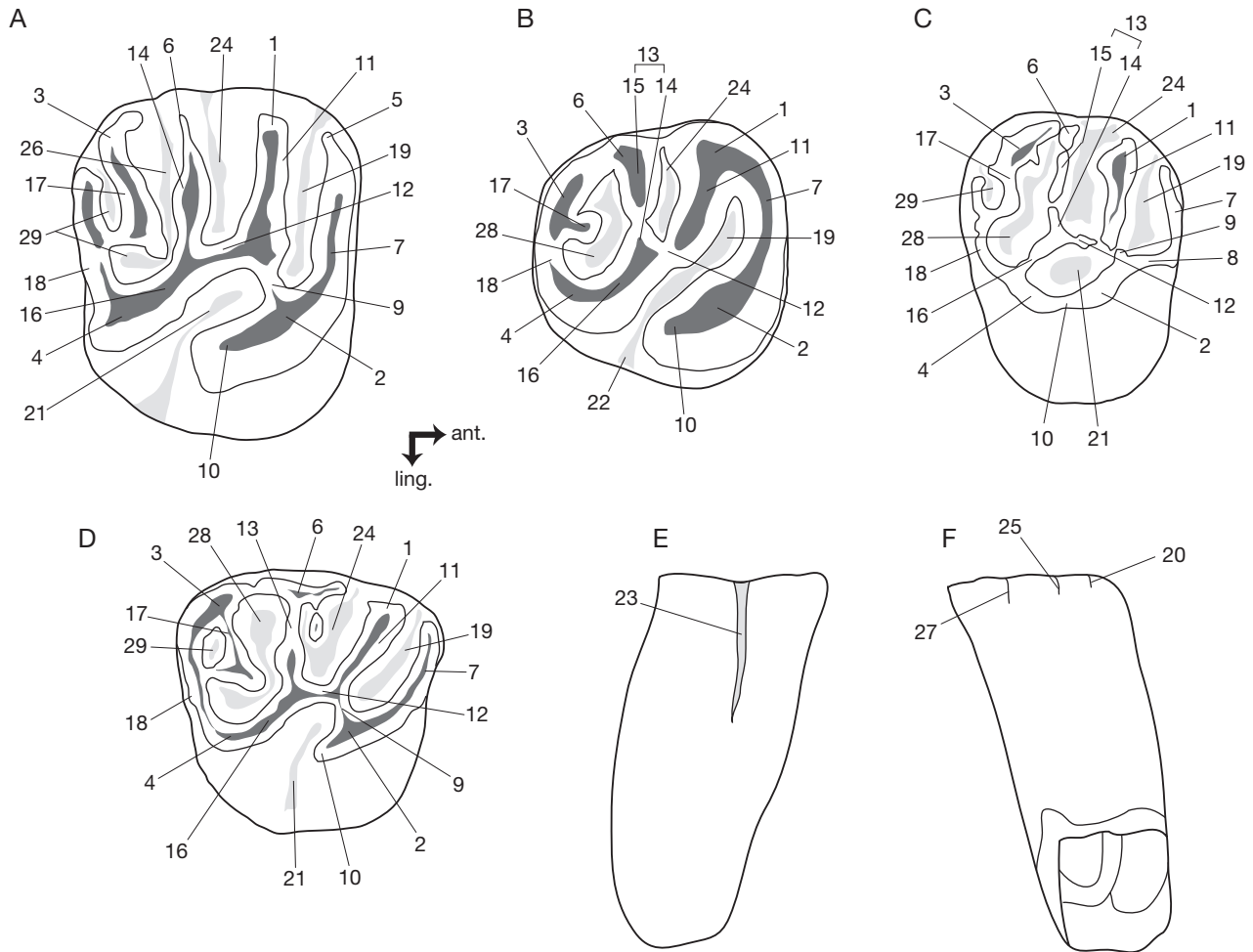


FIG. 1. — Nomenclature des dents supérieures utilisée dans le présent travail, basée sur celle proposée dans Boivin *et al.* (2017b): **A, B**, molaire supérieure, vue occlusale; **A**, molaire pentalophodonte; **B**, molaire tétralophodonte; **C**, P4, vue occlusale; **D**, dP4, vue occlusale; **E, F**, dent supérieure; **E**, vue linguale; **F**, vue labiale. Abréviations: **ant.**, antérieur; **ling.**, lingual; **1**, paracône; **2**, protocône; **3**, métacône; **4**, hypocône; **5**, parastyle; **6**, mésostyle; **7**, antérolophe; **8**, bras antérieur du protocône; **9**, protolophe lingual (= bras postérieur du protocône); **10**, excroissance postérieure du protocône; **11**, protolophe (= protolophe labial); **12**, mure; **13**, troisième crête transverse (= crête transverse centrale); **14**, mésolophule; **15**, mésolophe; **16**, bras antérieur de l'hypocône; **17**, métalophe; **18**, postérolophe; **19**, paraflexus; **20**, parastria; **21**, hypoflexus/hypofossette; **22**, confluence du paraflexus avec l'hypoflexus; **23**, hypostria; **24**, mésolflexus/mésolfossette mésial; **25**, mésostria; **26**, mésolflexus/mésolfossette distal; **27**, métastria; **28**, confluence du mésolflexus distal avec le métaflexus; **29**, métaflexus.

figurations issues de la littérature (Annexe 3). L'observation approfondie du matériel provenant des régions de Contamana et de Tarapoto a notamment permis de proposer de nouvelles hypothèses d'homologies dentaires chez les caviomorphes. Ces hypothèses ont servi de base à l'élaboration de certains caractères. Ces hypothèses sont synthétisées et plus amplement discutées dans la thèse de Boivin (2017) et dans Boivin & Marivaux (2018).

Il n'a pas été possible d'intégrer des caractères postcrâniens à cette analyse: le squelette axial et appendiculaire des caviomorphes a été peu étudié chez les formes actuelles et le registre fossile est à la fois extrêmement lacunaire et largement méconnu (e.g. Wood 1949; Sánchez-Villagra *et al.* 2003; Horovitz *et al.* 2006; Candela & Picasso 2008; Candela *et al.* 2012; Olivares & Verzi 2015). De fait, ces caractères auraient été très majoritairement codés manquants et la distribution de leurs états aurait été ambiguë, minimisant ainsi considérablement leur portée.

La constitution et/ou la modification des caractères et de leurs états ont obéi à plusieurs critères:

- les caractères choisis varient entre espèces et taxons de rang taxonomique supérieur;
- de nombreux caractères, bien que variables au sein d'une même espèce (i.e., polymorphiques *sensu* Wiens 1995 et Wiens & Servedio 1997), ont été sélectionnés car ils témoignent, cependant, de tendances différentes entre certaines espèces. Certains auteurs ont mis en évidence que ce type de caractères pouvait être porteur de signal phylogénétique (e.g. Wiens 1995; Wiens & Servedio 1997);
- les caractères dentaires ont été codés si possible sur des spécimens frais ou peu usés, sauf mention contraire, afin de limiter l'effet de l'usure pouvant être source de polymorphisme;
- les caractères ont porté sur des structures considérées a priori comme homologues chez les taxons terminaux (i.e., homologie primaire);
- chaque caractère correspond à un attribut d'une structure (présence/absence, forme, développement, etc.), celui-ci variant

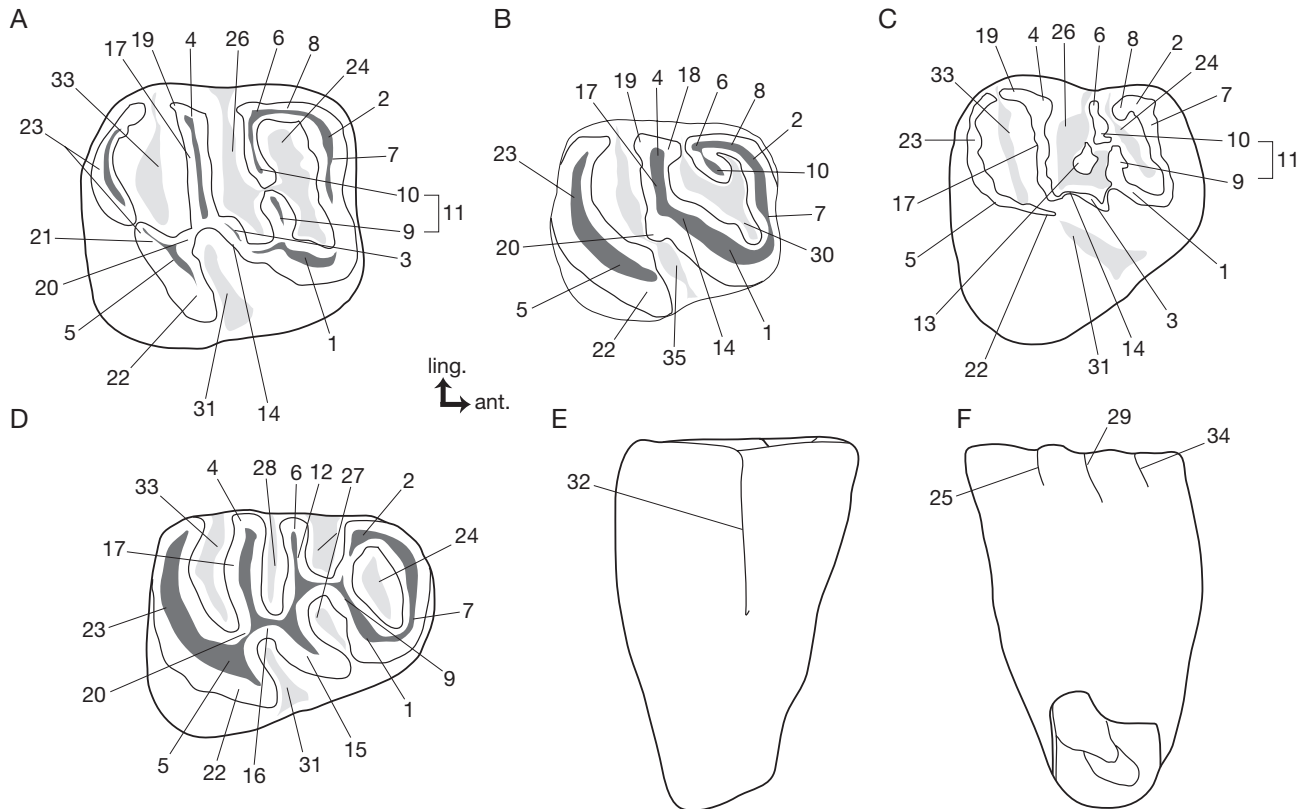


FIG. 2. — Nomenclature des dents inférieures utilisée dans le présent travail, basée sur celle proposée dans Boivin *et al.* (2017b): **A, B**, molaire inférieure, vue occlusale; **A**, molaire tétralophodonte; **B**, molaire trilophodonte/tétralophodonte; **C**, P4, vue occlusale; **D**, dP4, vue occlusale; **E, F**, dent supérieure; **E**, vue labiale; **F**, vue linguale. Abréviations: **ant.**, antérieur; **ling.**, lingual; **1**, protoconide; **2**, métaconide; **3**, mésoconide; **4**, entoconide; **5**, hypoconide; **6**, mésostylide; **7**, métalophulide I; **8**, bras postérieur du métaconide; **9**, bras postérieur du protoconide; **10**, néomésolophide; **11**, deuxième cristide transverse; **12**, mésolophide; **13**, reste de mésolophide?; **14**, ectolophide; **15**, ectolophide mésial; **16**, ectolophid distal; **17**, hypolophide; **18**, bras antérieur de l'entoconide; **19**, bras postérieur de l'entoconide; **20**, bras antérieur de l'hypoconide; **21**, bras postérieur de l'hypoconide; **22**, excroissance antérieure de l'hypoconide; **23**, postérolophide; **24**, antéroflexide/antérofossétide; **25**, antérostriide; **26**, mésoflexide; **27**, mésoflexide mésial; **28**, mésoflexide distal; **29**, mésostriide; **30**, confluence de l'antéroflexide avec le mésoflexide; **31**, hypoflexide; **32**, hypostriide; **33**, métaflexide; **34**, métastriide; **35**, confluence de l'hypoflexide avec le métaflexide.

a priori de façon indépendante par rapport aux autres attributs de cette même structure (codage 3 sensu Pleijel 1995);
 – les caractères sont binaires ou à états multiples (ordonnés ou non ordonnés, voir section « Traitement des caractères »);
 – la décomposition des caractères en « états » est le reflet de toute la gamme morphologique observée pour les structures considérées sur l'ensemble des taxons étudiés;
 – la taille globale n'a pas été prise en compte et les caractères quantitatifs ont été traduits par des rapports (e.g. indice d'hyposodontie, largeur d'une dent par rapport à sa longueur, etc.).

Nomenclatures utilisées

La nomenclature dentaire principale utilisée dans ce volume (Figs 1; 2) suit celle proposée par M. Boivin et L. Marivaux dans Boivin *et al.* (2017b). Cette nomenclature est parfois difficile d'emploi, particulièrement chez certains caviomorphes actuels (et les formes fossiles qui leur sont directement apparentées) arborant une morphologie dentaire très différente de celle des plus anciens représentants de ce groupe, caractérisés par des dents brachyodontes, bunolophodontes et des molaires supérieures et inférieures pentalophodontes/tétralophodontes (Antoine *et al.* 2012). C'est le cas, par

exemple des Hydrochoerinae, pour lesquels une nomenclature particulière (Vucetich *et al.* 2005, 2013) a été suivie pour les caractères 250, 251, 299-301 et 428-432.

Les caractères 433-513 sont fondés sur les nomenclatures crâniennes et mandibulaires de Hill (1935), Schaub (1958), Wahlert (1985), Novacek (1993), Emmons (2005), Wible *et al.* (2005), Pérez (2010a), Olivares & Verzi (2015) et Verzi *et al.* (2016).

Traitement des caractères

Certains caractères portant sur une même structure ou sur des structures associées ou en interaction (e.g. dents supérieures et inférieures en occlusion durant la mastication) peuvent être interdépendants. Afin de limiter la redondance de l'information morphologique due à leur interdépendance, seuls les caractères montrant des changements d'états exclusifs ont été conservés (i.e., les lignes de codage sont distinctes pour au moins un des taxons terminaux entre les deux caractères susceptibles a priori d'être interdépendants).

La plupart des caractères à états multiples correspondent à une suite additive d'états (transformation additive) et ont été considérés comme ordonnés mais non orientés (commande

TABLEAU 1. — Loci dentaires et restes crano-mandibulaires non codés (i.e., manquants ou dont l'état est trop fragmentaire/déformé pour permettre leur codage; cellules vertes) des taxons inclus dans les analyses cladistiques. Les cellules **vertes claires (x)** correspondent aux loci et aux restes crano-mandibulaires non codés et les **vertes foncées (+)** aux p4/P4 non développées chez les taxons montrant une rétention des dp4/dP4. Les taxons pour lesquelles toutes ces structures sont documentées et dont l'état permet leur codage ne sont pas indiqués dans ce tableau.

Taxons avec locus manquant	dP4	P4	M1-3	dp4	p4	m1-3	Total loci dentaire manquant	Mandibule	Crâne	Total structure manquante
<i>Archetypomys erlianensis</i>	-	x	-	-	x	-	2/6	x	x	4/8
<i>Tribosphenomys minutus</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Cocomys lingchaensis</i>	-	-	-	x	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Reithroparamys delicatissimus</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Tamquammys dispinorum-wilsoni-tantillus</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	x	3/8
<i>Chapattimys wilsoni</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Birbalomys sondaari-woodi</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Ottomania proavita</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	x	x	2/8
<i>Baluchimys barryi</i>	-	x	-	-	x	-	2/6	x	x	4/8
<i>Bugtimys zafarullahi</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Hodsahibia azrae</i>	-	x	-	-	-	-	1/6	x	x	3/8
« <i>Waslamys</i> » <i>attiai</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Phiomys hammudai</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	x	2/8
<i>Metaphiomys schaubi</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Gaudeamus aslius</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Gaudeamus hylaeus</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	x	2/8
<i>Gaudeamus aegyptius</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	x	2/8
<i>Paraphiomys pigotti</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Thryonomys swinderianus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Cachiyacuy contamanensis</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	x	x	2/8
<i>Cachiyacuy kummeli</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	x	x	3/8
<i>Canaanimys maquiensis</i>	x	x	-	-	x	-	3/6	x	x	5/8
<i>Protosteiomys medianus</i>	x	x	-	x	x	-	4/6	x	x	6/8
<i>Eosteiomys homogenidens</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Branisamyopsis australis-praesigmoïdes</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	x	2/8
<i>Neosteiomys pattoni</i>	x	-	-	x	x	-	3/6	-	-	3/8
<i>Erethizon dorsatum</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Coendou prehensilis-insidiosus</i>	-	-	-	x	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Chaetomys subspinosus</i>	-	-	-	x	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Palaeosteiomys amazonensis</i>	x	x	-	x	x	-	4/6	x	x	6/8
<i>Plesioosteiomys newelli</i>	x	x	-	x	x	x	5/6	x	x	7/8
<i>Eoicamys pascuali</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Eoicamys ameghinoi</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Eoicamys valverdei</i>	x	-	-	x	x	-	3/6	x	x	5/8
<i>Eoicamys parvus</i>	x	-	-	-	x	-	2/6	x	x	4/8
<i>Eobranisamys romeropittmanae</i>	x	x	-	x	x	-	4/6	-	x	5/8
<i>Eobranisamys javierpradoi</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	x	x	2/8
<i>Litodontomys chubutomys</i>	-	-	-	-	-	-	4/6	x	x	6/8
<i>Australoprocta fleaglei</i>	-	-	-	-	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Cuniculus paca-taczanowskii</i>	-	-	-	-	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Luantus propheticus</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Asteromys punctus</i>	x	x	x	x	-	-	4/6	x	x	6/8
<i>Neoreomys australis</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Dolichotis patagonum</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Cavia aperea</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Galea spixii</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Cephalomys arcidens</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Soriamys gaimanensis</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	x	x	3/8
<i>Scleromys quadrangulatus</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Scleromys osbornianus</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Scleromys angustus</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Scleromys praecursor</i>	x	x	-	x	-	-	3/6	x	x	5/8
<i>Microscleromys paradoxalis-cribriphilus</i>	x	x	-	x	-	-	3/6	x	x	5/8
<i>Drytomomys aequatorialis</i>	x	-	-	-	-	-	1/6	-	-	1/8
<i>Potamarchus murinus</i>	x	-	-	x	-	x	3/6	x	-	4/8
<i>Dinomys branickii</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Neoepiblema ambrosettianus-horridula</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Garridomys curunuquem</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Eoviscaccia frassinettii</i>	-	x	x	x	-	-	3/6	x	x	5/8
<i>Eoviscaccia australis</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Perimys intermedius</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	x	x	2/8
<i>Chinchilla lanigera</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Lagidium viscacia</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8

TABLEAU 1. — Suite.

Taxons avec locus manquant	dP4	P4	M1-3	dp4	p4	m1-3	Total loci dentaire manquant	Mandibule	Crâne	Total structure manquante
<i>Lagostomus maximus</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Eoespina woodi-Eosachacui lavocati</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Draconomys veri</i>	x	x	-	x	-	-	3/6	-	x	4/8
<i>Platypittamys brachyodon</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Eosallamys paumacoutoi-simpsoni</i>	x	-	-	-	x*	-	2/6	x	x	4/8
<i>Prospaniomys priscus-Prospaniomys cf. priscus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Spaniomys riparius</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Abrocoma bennettii</i>	x	x	x	x	x	-	4/6	-	-	4/8
<i>Protadelphomys latus</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	x	-	3/8
<i>Willidewu esteparius</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	-	2/8
<i>Xenodontomys simpsoni-elongatus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Ctenomys boliviensis</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Caviocricetus lucasi</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Plesiacaechimys koenigswaldi</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Dudumus ruigomezi</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Galileomys eurygnathus</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	-	x	1/8
<i>Neophanomys biplicatus</i>	x	+	x	-	+	-	4/6	x	x	6/8
<i>Pithanotomys columnaris</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Octodon degus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Spalacopus cyanus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Mesocapromys/Mysasteles sp.</i>	x	x	-	x	x	-	4/6	-	-	4/8
<i>Myocastor coypus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Deseadomys arambourgi</i>	x	-	-	x	-	-	2/6	-	x	3/8
<i>Adelphomys candidus</i>	x	+	-	-	+	-	3/6	-	x	4/8
<i>Prostichomys boweni</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Stichomys regularis</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Maruchito trilofodonte</i>	x	x	-	-	x	-	3/6	-	x	4/8
<i>Proechimys cuvieri</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Echimys chrysurus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Makalata didelphoides</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Pampamys emmonsae</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	x	3/8
<i>Thrichomys apereoides</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	-	+	-	-	+	-	2/6	-	-	2/8
<i>Loretomys minutus</i>	x	x	-	x	x	x	5/6	x	x	7/8
<i>Mayomys confluens</i>	-	x	-	-	-	-	1/6	x	x	3/8
<i>Leucokephalos zeffiae</i>	x	x	x	x	-	-	4/6	-	x	5/8
<i>Pozomys ucayaliensis</i>	x	x	-	x	-	-	3/6	-	x	4/8
<i>Chambiramys sylvaticus</i>	-	x	-	x	-	-	2/6	x	x	4/8
<i>Chambiramys shipiborum</i>	-	x	-	-	-	-	1/6	x	x	3/8
<i>Tarapotomys mayoensis</i>	-	-	-	-	-	-	0/6	x	x	2/8
<i>Tarapotomys subandinus</i>	-	-	-	x	x	-	2/6	x	x	4/8

typeset = ORD dans PAUP). Pour équilibrer l'influence de ces caractères en termes de changements évolutifs par rapport aux caractères non-ordonnés (binaires ou à états multiples non additifs), les caractères à états multiples additifs ont été équilibrés (commande *wtset*scaled* dans PAUP) : le nombre de changements d'états de caractères a été pris en compte afin que la somme des changements (nombre de pas) suivant l'ordination soit égale à « 1 ». Aucune pondération différentielle a priori entre caractères n'a été appliquée. L'option d'optimisation ACCTRAN (*Accelerated transformation*) a été choisie pour chacune des analyses.

La variabilité intraspécifique et, dans certain cas, intragénérique (voir section « Choix des taxons ») a été considérée comme des états polymorphes (*polymorph*; état x et état y) et ont été notés x+y sous NDE et (xy) sous PAUP. Ils sont au nombre de 1547 sur un total de 59 508 états soit 2,6 %. Bien plus rares (18 soit 0,03 % des états), les états intermédiaires

(*uncertain*; état x ou état y) ont été notés x/y sous NDE et {xy} sous PAUP. Au vu du grand nombre d'états polymorphes par rapport aux états intermédiaires, seul le polymorphisme a été pris en compte (commande *options mstaxa=polymorph*).

Les états manquants et non-applicables ont été respectivement codés par « ? » et « - ». Certains taxons, notamment les formes actuelles, présentent de nombreux états ambigus (codés « ? » ou « - » selon les cas; Annexe 2). Ces derniers résultent souvent de la présence chez ces formes d'un patron dentaire dérivé sur lequel la reconnaissance des structures homologues est difficile. Les caractères correspondant à la taille relative d'une dent par rapport à un autre locus ne sont pas pris en compte (codés « ? ») chez les taxons connus uniquement par du matériel isolé pour ces loci.

La polarisation des caractères a été réalisée a posteriori grâce au critère de comparaison extra-groupe (Watrous & Wheeler 1981; Darlu & Tassy 1993; voir section « Choix des taxons » pour le choix de l'extra-groupe).

CHOIX DES TAXONS

Un total de 116 taxons, dont 91 éteints et 25 modernes, a été considéré dans ces analyses (Annexe 3). Les taxons ont été majoritairement codés au niveau spécifique. Pour neuf taxons fossiles, deux espèces (voire trois pour *Tamquammys*) ont toutefois été considérées, pour améliorer le degré de complétude de leur codage. Toutefois, cette procédure pose question quant au traitement des caractères variables entre espèces d'un même genre (liés à la variabilité intragénérique). Ne sachant pas quel est l'état ancestral de ces caractères chez les genres concernés, ils ont été codés comme de la variabilité spécifique (état x et état y) ce qui a sans doute contribué à augmenter artificiellement le codage du « polymorphisme » de ces taxons. Du fait d'une synonymie supposée entre *Eoespina woodi* et *Eosachacui lavocati* de Santa Rosa (Boivin *et al.* 2017a), ces deux espèces ont été codées comme s'il s'agissait d'un seul taxon (i.e., *Eoespina woodi-Eosachacui lavocati*). Bien qu'une priorité ait été donnée à l'observation des espèces types de chaque genre actuel, leur sélection a été tributaire du matériel disponible en musée et notamment de l'observation, en plus de spécimens adultes, de juvéniles/subadultes caractérisés par des dents peu usées, permettant ainsi de vérifier un maximum de caractères. L'attribution spécifique du matériel observé en collection reste indéterminée pour deux taxons modernes: *Dasyprocta* sp. et *Mesocapromys/Mysateles* sp. Ce dernier a été codé à partir d'un seul crâne. En revanche, le codage de *Dasyprocta* a été réalisé à partir de plusieurs crânes (*Dasyprocta* sp.), ce qui a pu générer un plus grand nombre de caractères « polymorphes » pour ce taxon (là encore liés à de la variabilité intragénérique).

L'extra-groupe inclut un glire basal (*Tribosphenomys*) et deux rongeurs basaux (*Archetypomys* et *Cocomys*). Le groupe de branchement (voir Antoine 2002, 2003 et Orliac *et al.* 2010) comprend un ischyromyoïde (*Reithroparamys*) et 16 Ctenohystrica: trois ctenohystricas basaux (« Ctenodactyloidea »: *Birbalomys*, *Chapattimys* et *Tamquammys*), quatre hystricognathes asiatiques (« Baluchimyinae »: *Baluchimys*, *Bugtimys*, *Hodsahibia* et *Ottomania*) et neuf hystricognathes africains (hystricognathe basal: « Waslamys »; Gaudeamuridae: *Gaud-eamus aslius*, *G. hylaeus* et *G. aegyptius*; « phiomorphes »: *Acri-tophiomys*, *Phiomys*, *Metaphiomys*, *Paraphiomys* et *Thryonomys*). Aucun hystricidé (actuel ou fossile) n'a été inclus dans les analyses en raison de leur registre ancien peu connu (Sallam & Seiffert 2016) et de leur position phylogénétique ambiguë (Sallam *et al.* 2009, 2011; Coster *et al.* 2010, 2012; Barbière & Marivaux 2015). De même, les Ctenodactylidae (et les Diatomyidae) n'ont pas été pris en compte en raison de leur morphologie dentaire très *dérivée* et *convergente* avec certains octodontoïdes (e.g. octodontidés, cténomyidés). Quarante-vingt-seize caviomorphes constituent le groupe interne: 35 sont paléogènes (dont 17 espèces de Contamana et de Tarapoto), 36 miocènes, un pliocène et 24 actuels. Le choix des taxons du groupe interne s'est opéré en privilégiant les taxons bien documentés et dont le matériel a été directement observé. Au moins un représentant actuel par famille et sous-famille a été inclus dans cette analyse. Enfin, il est à noter que 79 taxons du groupe interne ne sont pas documentés pour tous les loci

dentaires. Ce chiffre notable est toutefois biaisé par la prise en considération de 21 octodontoïdes, lesquels sont caractérisés par la rétention des dp4/dP4 à l'âge adulte (i.e., les prémolaires définitives n'existent pas, d'où l'absence de codage sur ces dernières) (Tableau 1). Si l'on ne tient pas compte des caractères localisés sur p4 et P4 pour les taxons retenant leurs dp4/dP4 à l'âge adulte, le nombre de taxons du groupe interne qui ne sont pas documentés par tous les loci dentaires est alors réduit à 60.

TRAITEMENT DES DONNÉES

Les reconstructions phylogénétiques ont été exécutées par le logiciel PAUP* v.4.0 beta 10 Win (Swofford 2002). Au vu du grand nombre de taxons, une méthode de recherche heuristique (commande *Hsearch*) a été choisie, avec 1000 répliquions et une addition aléatoire de séquences taxonomiques imposée à chaque répliquion. La majorité des analyses ont été réalisées sur le cluster de calcul MBB (*Montpellier Bioinformatics Biodiversity computing cluster platform*, ISE-M, Montpellier, France). La visualisation et l'analyse des résultats ont été effectuées avec FigTree v.1.4.2 (Rambaut 2014) et Mesquite v.2.72 (Maddison & Maddison 2009). Afin de tester le soutien des clades obtenus, les indices de Bremer (Bremer 1994) ont été calculés avec PAUP.

Une contrainte topologique des espèces actuelles, a été appliquée pour les analyses AG1-AG9 (commandes *loadconstr asbackbone* et *enforce* dans PAUP; Springer *et al.* 2001; voir section « Analyses phylogénétiques »). Elle est basée sur des résultats robustes de phylogénies moléculaires (ARNr 12S, *cyt-b*, GHR, RAGI, vWF; Upham & Patterson 2015). Elle permet de conserver les clades de caviomorphes fortement soutenus par les données génétiques. Cette contrainte reconnaît la monophylie des quatre super-familles de caviomorphes (Octodontoidea, Cavoidea, Erethizontoidea et Chinchilloidea) et soutient d'étroites relations de parenté, d'une part entre les cavioides et les éréthizontoïdes, et d'autre part entre les chinchilloïdes et les octodontoïdes. Des relations interfamiliales et intergénériques au sein des super-familles sont également soutenues. L'arbre de contraintes employé dans la majorité des analyses (AG1-AG3, AG6, AG8 et AG9) est illustré en Figure 3. Pour les AG4, AG5 et AG7, des contraintes, légèrement modifiées par rapport à celle de la Figure 3, ont été appliquées (voir section « Autres analyses contraintes (de l'AG2 à l'AG9) »). Dans ce contexte phylogénétique où les relations entre les taxons actuels sont préétablies par des données génétiques, les nombreux taxons fossiles sélectionnés pour notre analyse cladistique, non pris en compte par la contrainte, se positionnent par rapport aux espèces actuelles en fonction de leurs caractéristiques morphologiques.

ANALYSES PHYLOGÉNÉTIQUES

Plusieurs analyses phylogénétiques avec un nombre variable de taxons ont été réalisées (AG0-AG9; Tableau 2). Dans aucune de ces analyses, les 116 taxons codés n'ont été considérés tous ensembles. Au maximum 111 taxons ont été inclus dans une même analyse (AG3-AG5).

Les analyses effectuées (Tableau 2) sont:

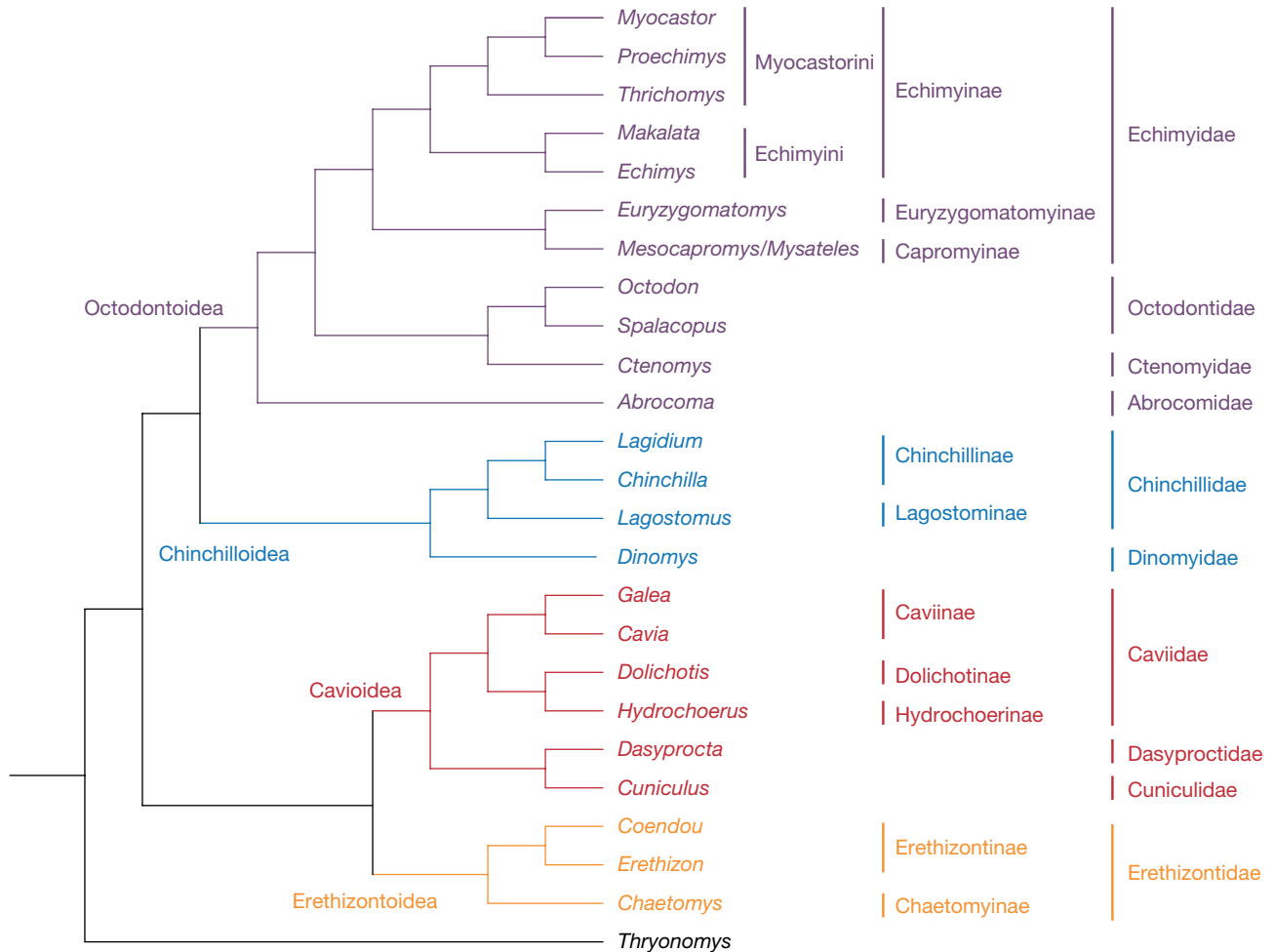


FIG. 3. — Arbre de contrainte employé pour les AG1-AG9, basé sur des données moléculaires. Modifié d'après Upham & Patterson (2015: 77, fig. 3). Les quatre super-familles de caviomorphes sont différenciées par des couleurs : **Cavioidae** (rouge), **Chinchilloidea** (bleu), **Erethizontoidea** (orange) et **Octodontoidea** (violet).

– une analyse principale, non contrainte (AG0), comprenant une grande majorité des taxons (107/116). Toutefois neuf taxons ont été exclus : les trois espèces de *Gaudeamus* du groupe de branchement, l'octodontoïde *Loretomys*, l'érethizontoïde supposé *Plesiosteiomys*, les céphalomyidés *Cephalomys arcidens* et *Soriamys*, ainsi que les caviomorphes aux relations suprafamiliales incertaines comme *Litodontomys* et «*Asteromys*» *bolivianus* (Annexe 3). En effet, ces taxons étant généralement peu documentés (e.g. *Plesiosteiomys*, *Loretomys* et *Litodontomys*) ou ayant un statut suprafamilial ambigu du fait notamment de plusieurs caractères convergents partagés avec différents représentants des super-familles (i.e., cas des céphalomyidés, de *Litodontomys* et d'«*Asteromys*» *bolivianus*), leur inclusion conjointe dans les analyses entraîne visiblement de nombreuses irrésolutions topologiques. Le traitement de ces taxons a fait l'objet d'autres analyses, lesquelles seront décrites ci-dessous ;

– une analyse principale contrainte qui comprend les mêmes taxons que l'AG0. Cette analyse a été divisée en deux sous-analyses : pour la première, les caractères ordonnés ont été équilibrés (AG1) au contraire de la seconde où les caractères sont restés non équilibrés (AG1 non équilibrée) ;

– les AG2-AG9 sont des analyses contraintes qui comprennent l'ensemble des taxons de l'AG0 et de l'AG1 et qui incluent successivement les différents taxons non pris en compte dans ces dernières analyses. Le cas de l'énigmatique hystricognathe africain *Gaudeamus* a été traité à part. Ce genre, illustrant une famille monogénérique du Paléogène (i.e., Gaudeamuridae Sallam *et al.* 2011) était communément rapproché de *Thryonomys* (Thryonomyidae) ou plus récemment d'*Hystrix* + *Atherurus* (i.e., Hystricidae ; Sallam *et al.* 2009, 2011 ; Barbière & Marivaux 2015). Cependant, certaines analyses cladistiques récentes soutiennent, en revanche, une affiliation aux caviomorphes (Coster *et al.* 2010, 2012 ; Sallam *et al.* 2011 ; Antoine *et al.* 2012). *Gaudeamus* est ici représenté par trois espèces (*G. aslius*, *G. hylaesus* et *G. aegyptius*), toutes incluses dans une même analyse (AG2). Les céphalomyidés (*Cephalomys arcidens* et *Soriamys*) et les taxons rapprochés de cette famille (*Litodontomys* et «*Asteromys*» *bolivianus*) ont été également traités à part et ont fait l'objet de plusieurs analyses (AG3-AG7). Enfin, l'ajout de *Plesiosteiomys* et de *Loretomys* a fait l'objet de deux analyses séparées : AG8 et AG9, respectivement.

TABLEAU 2. — Synthèse et comparaison des résultats des analyses AG0-AG9.

Analyses	Nombre total de taxons inclus	Taxons supplémentaires par rapport à l'AG0	Contrainte	Contrainte différente de celle de l'AG1	Taxons suppl. concernés par les contraintes différentes de celle de l'AG1	Type des contraintes différentes de celle de l'AG1	Caractères ordonnées	Nombre de pas	Nombre d'arbres	IC	IR
AG0	107	–	Non	–	–	–	équilibrés	3274,16	5	0,578	0,607
AG1 équilibré	107	0	Oui	–	–	–	équilibrés	3302,65	8	0,573	0,599
AG1 non équilibré	107	0	Oui	–	–	–	non équilibrés	3839	872	0,547	0,593
AG2	110	<i>Gaudeamus aslius</i> , <i>G. hylaeus</i> et <i>G. aegyptius</i>	Oui	Non	–	–	équilibrés	3493,48	42	0,582	0,597
AG3	111	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et <i>Soriamys</i>	Oui	Non	–	–	équilibrés	3393,98	2	0,562	0,592
AG4	111	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et <i>Soriamys</i>	Oui	Oui	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Asteromys punctus</i> , <i>C. arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et <i>Soriamys</i>	Clade dans les chinchilloïdes	équilibrés	3397,47	291	0,511	0,591
AG5	111	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et <i>Soriamys</i>	Oui	Oui	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>A. punctus</i> , <i>C. arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et <i>Soriamys</i>	Clade dans les cavioides	équilibrés	3398,14	6	0,561	0,591
AG6	110	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Cephalomys arcidens</i> et <i>Litodontomys</i>	Oui	Non	–	–	équilibrés	3372,97	4	0,565	0,594
AG7	110	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>Cephalomys arcidens</i> et <i>Litodontomys</i>	Oui	Oui	« <i>Asteromys</i> » <i>bolivianus</i> , <i>A. punctus</i> , <i>C. arcidens</i> et <i>Litodontomys</i>	Clade dans les chinchilloïdes	équilibrés	3373,31	52	0,565	0,594
AG8	108	<i>Plesiosteiromys</i>	Oui	Non	–	–	équilibrés	3304,98	16	0,573	0,599
AG9	108	<i>Loretomys</i>	Oui	Non	–	–	équilibrés	3308,15	54	0,573	0,599

ABRÉVIATIONS

INSTITUTIONNELLES

- LACM Los Angeles County Museum, Los Angeles;
- MACN Museo Argentino de Ciencias Naturales « Bernardino Rivadavia », Buenos Aires;
- MUSM Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor San Marcos, Lima.

RÉSULTATS

Dans cette section, les topologies obtenues et les caractères/états (car. X^{état}) soutenant les principaux nœuds sont discutés. Pour la description de chaque nœud d'intérêt, les caractères ambigus sont notés « A » et les caractères non-ambigus « NA », et pour chacun leur nombre est indiqué entre parenthèses.

ANALYSE PRINCIPALE NON CONTRAINTE (AG0)

Les résultats de l'AG0 sont disponibles en Figure 4 (cinq arbres équiparcimonieux de 3274,16 pas chacun; Indice de Cohérence [IC] = 0,578; Indice de Rétention [IR] = 0,607). Compte tenu du nombre de taxons (>100), les indices ont une valeur élevée, qui témoigne d'une homoplasie à la fois modérée et structurante au sein de l'échantillon. Ici, seul un consensus strict est présenté où les hypothèses de parenté sont à la fois très peu ambiguës mais peu en accord avec les données moléculaires. En effet, plusieurs relations de parenté intra- et inter-suprafamiliales appuyées par les données moléculaires (concernant les taxons modernes sélectionnés) ne sont pas soutenues. Par exemple, pour les relations entre les super-familles, les chinchilloïdes et les octodontoïdes sont monophylétiques mais leur position de groupe-frère n'est pas retrouvée. De plus, les éréthizontoïdes et cavioides sont paraphylétiques, *Chaetomys* s'associant avec *Cuniculus*.



Fig. 4. — Résultats de l'AGO. Consensus strict de cinq arbres équiparcimonieux de 3274,16 pas chacun (IC = 0,578 ; IR = 0,607). Le code couleur est le même que celui de la Figure 3. Ici, seulement les taxons actuels ont été colorés.

ANALYSE PRINCIPALE CONTRAINTE
(AG1 ET AG1 NON ÉQUILIBRÉE)

AG1

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG1 ont généré huit arbres équiparcimonieux de 3302,65 pas chacun (IC = 0,573; IR = 0,599). L'arbre de consensus strict (3306,65 pas) est présenté en Figure 5. Les indices de Bremer de l'ensemble des nœuds du consensus strict de l'AG1 sont disponibles en Figure 6. La liste des caractères aux nœuds est donnée en Annexe 5 et la liste des ICs et IRs de chaque caractère est donnée dans le Tableau 2. En comparaison avec les résultats de l'AG0, la contrainte appliquée au jeu de données dans l'AG1 se traduit par une augmentation du nombre de pas (28,49 pas de différence) mais n'implique pas de changements drastiques sur l'homoplasie générée. Bien que la topologie de certains clades soit identique entre les deux analyses (e.g. Chinchilloidea), les consensus stricts de l'AG0 et AG1 varient sensiblement. Les résultats de l'AG1 stipulent que l'homoplasie est significative mais reste, cependant, minoritaire. En effet, la majorité des caractères utilisés (68%) présentent un IC (ainsi qu'un IR) strictement supérieur à 0,500, et 38% des caractères ont un IC supérieur à 0,700 (43% ont un IR supérieur à 0,700; Tableau 3). De plus, l'examen approfondi des caractères fortement homoplasiques (i.e., IC ≤ 0,500) révèle une structuration dans leur distribution interne (i.e., IR > 0,500) pour 45% d'entre eux.

Sur la base des résultats de l'AG1, 20 nœuds principaux (de A à T) concernant les relations du groupe de branchement et du groupe d'étude seront ici passés en revue, ainsi que 31 nœuds associés aux super-familles de caviomorphes (N1 et N2 pour les Erethizontoidea, O1-O6 pour les Caviioidea, S1-S11 pour les Chinchilloidea, et T1-T12 pour les Octodontoidea). Le choix de ces 51 nœuds décrits s'est fait selon trois critères : i) leur correspondance à un niveau taxonomique supragénérique (i.e., groupe couronne, infra-ordre, parvordre, super-famille, famille, sous-famille, tribu) ; ii) s'ils concernent les espèces fossiles de Contamana et de Tarapoto/Shapaja ; et iii) s'ils nécessitent d'être discutés par rapport à des études précédentes (voir section « Discussion »).

Nœud A – le clade des Hystricognathi (20 NA et 9 A). Ce clade extrêmement soutenu (i.e., supporté par 20 NA et indice de Bremer égal ou supérieur à 3) rassemble les « baluchimiyinés » asiatiques (*Baluchimys*, *Bugtimys*, *Hodsahibia* et *Ottomania*), les hystricognathes africains (*Acritophiomys*, *Metaphiomys*, *Paraphiomys*, *Phiomys*, *Thryonomys* et « Waslamys ») et l'ensemble des caviomorphes inclus dans l'analyse. Ces taxons sont notamment caractérisés par : des dents lophodontes (car. 1²) avec des loph(-id)es hauts (car. 128^{1 et 2}, 364¹ et 377¹) et montrant des connexions avec certaines cuspides (car. 132¹ et 222¹) ; une hauteur du talonide similaire à celle du trigonide sur les molaires inférieures (car. 352²) ; et la présence d'une troisième crête transverse sur les M1-2 (car. 175¹). Les hystricognathes basaux montrent également un métaconule réduit (car. 162¹) et mésialement déplacé (car. 163¹) sur les molaires supérieures. Deux résultats de l'AG1

sont en accord avec des études récentes visant à reconstruire les relations phylogénétiques des hystricognathes (e.g. Marivaux *et al.* 2004 ; Antoine *et al.* 2012 ; Coster *et al.* 2012 ; Sallam *et al.* 2012 ; Barbière & Marivaux 2015) : i) la paraphylie des « baluchimiyinés » et des premiers hystricognathes africains ; et ii) la divergence des caviomorphes à partir de certains hystricognathes africains basaux. Les relations entre caviomorphes et les hystricognathes africains (taxons basaux, Gaudeamuridae et « phiomorphes ») qui leur sont étroitement apparentés semblent néanmoins varier par rapport aux analyses précédentes. Toutefois, il faut noter que les hystricognathes basaux de l'Ancien Monde (Asie et Afrique) n'ont pas été ici échantillonnés de façon exhaustive, et servent seulement de groupes de branchement aux caviomorphes (mais voir section « Autres analyses contraintes (de l'AG2 à l'AG9) »), ce qui limite la portée des comparaisons avec les études précédentes.

Nœud B – le clade des Caviomorpha (10 NA et 11 A). Ce clade est très soutenu (i.e., soutenu par 10 NA et indice de Bremer égal ou supérieur à 3). Les caviomorphes regroupent : i) un grand clade incluant les quatre super-familles (Erethizontoidea, Caviioidea, Chinchilloidea et Octodontoidea) et les taxons basaux qui leur sont directement apparentés ; et ii) une dizaine de taxons extérieurs à ce clade, situés à sa racine (branchements basaux : *Cachiyacuy kummeli*, *C. contamanensis*, *Canaanimys*, *Eobranisamys*, *Eoespina*, *Pozomys*, *Shapajamys* et *Tarapotomys*). La monophylie des caviomorphes est notamment soutenue par : la présence d'un mésostyle sur les M1-2 fortement développé en surface (car. 166¹) et hauteur (car. 167¹), et distalement déplacé (car. 168¹), et un métacône réduit (car. 201¹). Certains caviomorphes montrent des configurations accentuées de ces caractères : un mésostyle encore plus développé (car. 166² et 167²) et déplacé distalement (168² ; particulièrement chez les octodontoïdes), ainsi qu'un métacône très réduit à indistinct (201²).

Nœud C (1 NA et 1 A). Ce nœud correspond à l'ensemble des caviomorphes à l'exception de *Cachiyacuy kummeli*. Il n'est soutenu que par un seul NA (et 1 A) : un protolophe lingual labiodistalement orienté sur la P4 (car. 38²), tandis qu'il est transverse chez *C. kummeli* et les taxons du groupe de branchement codés pour ce caractère. En outre, le caractère 38 est très peu codé à l'échelle de la matrice (seulement chez 28 taxons).

Nœud D (1 NA et 8 A). Ce nœud correspond au clade divergeant de la majorité des caviomorphes et issu du nœud C. Il réunit *Cachiyacuy contamanensis*, *Canaanimys* et *Eoespina*, révélant ainsi la paraphylie du genre *Cachiyacuy*. Un seul NA le soutient toutefois : un entoconide connecté postérieurement au postérolophide (car. 341¹).

Nœud E (1 NA et 1 A). Ce nœud exprime la monophylie de *Cachiyacuy contamanensis* avec *Eoespina*, qui n'est elle-même soutenue que par un seul NA (et 1 A) : un métacône postérieurement isolé du postérolophide (car. 208⁰).

TABLEAU 3. — Indices de Cohérence (IC) et de Rétention (IR) calculés pour chaque caractère (Car.) obtenus en AG1. Les caractères 140 et 233 étant constants, ils n'apparaissent pas dans ce tableau.

Car.	IC	IR	Car.	IC	IR	Car.	IC	IR	Car.	IC	IR	Car.	IC	IR	Car.	IC	IR
1	0,67	0,89	75	0,60	0,00	150	0,73	0,82	224	0,20	0,00	299	0,50	0,00	373	0,91	0,80
2	1,00	1,00	76	0,50	0,79	151	0,40	0,65	225	0,40	0,40	300	0,50	0,00	374	0,38	0,84
3	0,27	0,77	77	0,75	0,67	152	0,67	0,67	226	0,14	0,54	301	1,00	0/0	375	0,35	0,45
4	0,50	0,76	78	0,25	0,50	153	0,67	0,50	227	0,14	0,00	302	0,50	0,67	376	0,64	0,50
5	0,57	0,71	79	0,75	0,00	154	0,70	0,77	228	0,40	0,80	303	0,13	0,53	377	1,00	1,00
6	0,50	0,50	80	0,50	0,67	155	0,67	0,67	229	0,17	0,23	304	1,00	1,00	378	0,63	0,80
7	0,50	0,00	81	1,00	0/0	156	1,00	0/0	230	0,50	0,67	305	0,29	0,44	379	1,00	1,00
8	0,07	0,19	82	0,33	0,60	157	0,50	0,50	231	0,40	0,25	306	0,50	0,50	380	1,00	0/0
9	0,11	0,77	83	1,00	1,00	158	1,00	0/0	232	0,80	0,90	307	0,50	0,88	381	1,00	0/0
10	0,25	0,87	84	0,47	0,63	159	0,67	0,78	233	0,29	0,74	308	0,27	0,27	382	1,00	0/0
11	0,13	0,65	85	0,50	0,71	160	0,50	0,67	235	0,20	0,73	309	0,50	0,67	383	0,77	0,71
12	0,25	0,63	86	1,00	0/0	161	1,00	1,00	236	1,00	1,00	310	0,60	0,75	384	0,70	0,33
13	0,67	0,91	87	0,50	0,77	162	1,00	1,00	237	1,00	1,00	311	0,33	0,33	385	1,00	0/0
14	0,33	0,60	88	0,60	0,75	163	1,00	1,00	238	1,00	1,00	312	0,50	0,63	386	0,86	0,83
15	1,00	1,00	89	0,75	0,50	164	0,63	0,00	239	1,00	1,00	313	0,57	0,50	387	1,00	0/0
16	0,50	0,67	90	1,00	1,00	165	0,75	0,00	240	1,00	1,00	314	0,50	0,33	388	0,86	0,67
17	0,54	0,75	91	0,50	0,00	166	0,55	0,85	241	0,75	0,75	315	0,83	0,50	389	0,80	0,67
18	0,29	0,00	92	1,00	1,00	167	0,75	0,95	242	0,75	0,75	316	1,00	0/0	390	1,00	1,00
19	0,25	0,40	93	0,83	0,67	168	0,38	0,82	243	0,33	0,33	317	0,57	0,50	391	0,83	0,00
20	0,13	0,13	94	0,33	0,78	169	0,78	0,00	244	0,25	0,67	318	1,00	0/0	392	0,93	0,71
21	0,33	0,33	95	1,00	1,00	170	1,00	0/0	245	0,20	0,60	319	1,00	0/0	393	0,88	0,67
22	0,15	0,35	96	0,38	0,52	171	0,64	0,50	246	0,50	0,67	320	0,75	0,50	394	1,00	1,00
23	1,00	0/0	97	0,38	0,44	172	1,00	0/0	247	0,33	0,50	321	1,00	0/0	395	0,42	0,63
24	0,50	0,67	98	0,40	0,50	173	0,52	0,29	248	0,67	0,83	322	0,60	0,00	396	0,64	0,47
25	1,00	1,00	99	0,50	0,60	174	0,39	0,30	249	0,67	0,67	323	0,80	0,67	397	0,83	0,60
26	0,67	0,75	100	0,43	0,75	175	0,33	0,75	250	1,00	0/0	324	0,86	0,00	398	1,00	1,00
27	0,44	0,17	101	1,00	0/0	176	0,67	0,83	251	0,50	0,00	325	0,40	0,33	399	1,00	1,00
28	0,50	0,25	102	0,86	0,67	177	0,58	0,80	252	0,17	0,50	326	0,67	0,00	400	1,00	0/0
29	0,67	0,50	103	0,43	0,64	178	0,58	0,74	253	0,11	0,53	327	0,25	0,40	401	0,63	0,76
30	0,33	0,50	104	1,00	1,00	179	0,68	0,47	254	0,38	0,29	328	0,47	0,47	402	0,88	0,83
31	0,33	0,74	105	1,00	0/0	180	0,80	0,87	255	0,67	0,00	329	0,53	0,39	403	0,83	0,92
32	1,00	1,00	106	1,00	1,00	181	0,89	0,91	256	0,31	0,25	330	0,50	0,29	404	0,31	0,50
33	0,33	0,33	107	1,00	1,00	182	0,63	0,14	257	0,33	0,33	331	1,00	1,00	405	1,00	0/0
34	1,00	0/0	108	1,00	0/0	183	0,81	0,73	258	0,38	0,23	332	0,67	0,67	406	0,80	0,90
35	0,45	0,50	109	0,33	0,39	184	1,00	0/0	259	0,43	0,20	333	0,50	0,36	407	0,67	0,50
36	0,25	0,65	110	0,67	0,67	185	0,69	0,62	260	0,46	0,14	334	0,63	0,36	408	0,67	0,86
37	1,00	1,00	111	0,17	0,29	186	1,00	0/0	261	0,53	0,46	335	1,00	0/0	409	0,29	0,55
38	0,60	0,85	112	1,00	1,00	187	1,00	0/0	262	0,59	0,46	336	1,00	1,00	410	0,13	0,42
39	0,50	0,63	113	0,60	0,00	188	0,50	0,00	263	0,29	0,71	337	1,00	1,00	411	0,25	0,73
40	1,00	1,00	114	0,38	0,44	189	1,00	1,00	264	0,50	0,67	338	0,31	0,40	412	0,25	0,00
41	0,50	0,67	115	0,67	0,84	190	0,33	0,00	265	0,58	0,74	339	0,63	0,25	413	0,50	0,80
42	0,67	0,50	116	0,67	0,00	191	0,29	0,00	266	0,85	0,71	340	0,41	0,60	414	0,33	0,00
43	0,50	0,60	117	0,67	0,63	192	0,15	0,00	267	0,67	0,40	341	0,85	0,60	415	1,00	1,00
44	0,64	0,00	118	0,80	0,71	193	1,00	1,00	268	0,25	0,00	342	1,00	1,00	416	1,00	1,00
45	1,00	1,00	119	1,00	1,00	194	1,00	1,00	269	0,55	0,64	343	0,60	0,33	417	1,00	0/0
46	0,71	0,00	120	0,13	0,07	195	1,00	0/0	270	0,77	0,29	344	0,75	0,88	418	0,40	0,81
47	0,60	0,50	121	0,13	0,29	196	0,77	0,71	271	1,00	0/0	345	0,80	0,67	419	1,00	1,00
48	1,00	0/0	122	0,07	0,52	197	0,44	0,55	272	0,63	0,46	346	1,00	1,00	420	0,75	0,67
49	0,50	0,00	123	0,15	0,71	198	0,77	0,77	273	0,86	0,67	347	0,50	0,63	421	1,00	1,00
50	0,56	0,00	124	1,00	0/0	199	0,44	0,75	274	1,00	1,00	348	1,00	0/0	422	1,00	1,00
51	0,56	0,71	125	0,84	0,40	200	0,50	0,69	275	1,00	1,00	349	0,50	0,83	423	1,00	1,00
52	0,64	0,50	126	1,00	1,00	201	0,40	0,63	276	0,71	0,00	350	1,00	1,00	424	1,00	1,00
53	0,75	0,00	127	0,33	0,00	202	0,40	0,63	277	0,93	0,67	351	1,00	1,00	425	0,50	0,50
54	0,50	0,50	128	0,75	0,95	203	0,39	0,50	278	1,00	0/0	352	0,67	0,88	426	1,00	1,00
55	1,00	1,00	129	0,25	0,25	204	0,71	0,00	279	0,50	0,50	353	0,13	0,22	427	1,00	1,00
56	0,75	0,82	130	0,70	0,67	205	0,60	0,56	280	0,67	0,80	354	0,36	0,33	428	1,00	0/0
57	0,69	0,56	131	0,50	0,83	206	0,46	0,53	281	1,00	0/0	355	0,80	0,80	429	0,50	0,00
58	0,33	0,50	132	1,00	1,00	207	0,75	0,00	282	0,50	0,33	356	0,67	0,60	430	1,00	0/0
59	0,78	0,60	133	0,33	0,60	208	0,11	0,47	283	0,60	0,00	357	0,23	0,50	431	0,50	0,00
60	0,50	0,75	134	1,00	1,00	209	0,33	0,00	284	0,47	0,55	358	0,33	0,67	432	1,00	0/0
61	0,50	0,25	135	0,50	0,88	210	1,00	1,00	285	0,67	0,50	359	0,50	0,56	433	0,67	0,88
62	0,44	0,64	136	1,00	1,00	211	0,65	0,84	286	0,57	0,25	360	0,65	0,30	434	0,33	0,43
63	0,33	0,56	137	1,00	1,00	212	0,62	0,82	287	0,83	0,00	361	0,60	0,00	435	1,00	0/0
64	0,22	0,36	138	0,50	0,50	213	0,67	0,00	288	1,00	1,00	362	1,00	0/0	436	0,33	0,82
65	0,29	0,29	139	0,50	0,80	214	0,85	0,67	289	0,80	0,78	363	0,67	0,00	437	0,14	0,14
66	0,50	0,50	141	0,50	0,75	215	0,87	0,77	290	0,50	0,86	364	1,00	1,00	438	0,29	0,55
67	0,50	0,40	142	0,73	0,53	216	1,00	0/0	291	0,25	0,50	365	1,00	0/0	439	0,36	0,48
68	0,46	0,68	143	0,64	0,38	217	0,70	0,70	292	0,75	0,00	366	0,75	0,83	440	0,26	0,45
69	0,62	0,62	144	1,00	1,00	218	1,00	0/0	293	0,50	0,50	367	0,84	0,40	441	0,24	0,54
70	0,33	0,33	145	1,00	0/0	219	0,50	0,80	294	0,75	0,00	368	0,60	0,00	442	0,21	0,42
71	1,00	1,00	146	0,81	0,74	220	1,00	1,00	295	1,00	0/0	369	0,97	0,67	443	0,34	0,15
72	1,00	1,00	147	0,64	0,77	221	1,00	1,00	296	0,17	0,60	370	0,67	0,50	444	0,23	0,66
73	0,33	0,56	148	0,57	0,75	222	0,27	0,56	297	1,00	1,00	371	0,71	0,78	445	0,50	0,75
74	1,00	1,00	149	0,80	0,00	223	0,33	0,29	298	1,00	1,00	372	0,73	0,22	446	0,67	0,80

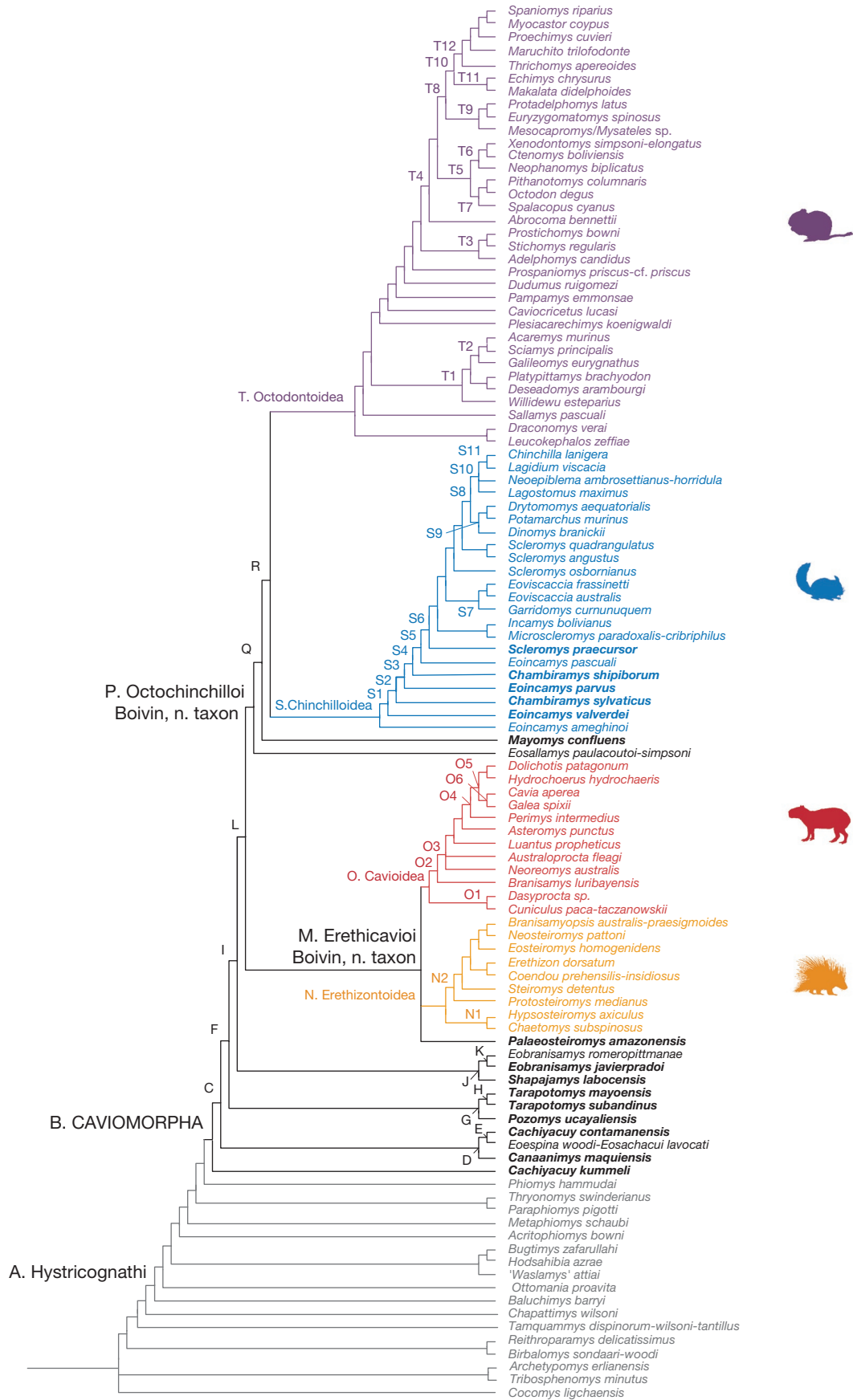


FIG. 5. — Résultats de l'AG1. Consensus strict de huit arbres équiparcimonieux de 3302,65 pas chacun (IC = 0,573; IR = 0,599). Les **taxons en gras** sont les espèces découvertes dans le Paléogène de Contamana (Éocène et Oligocène) et à Tarapoto/Shapaja. Le code couleur est le même que celui de la Figure 3.

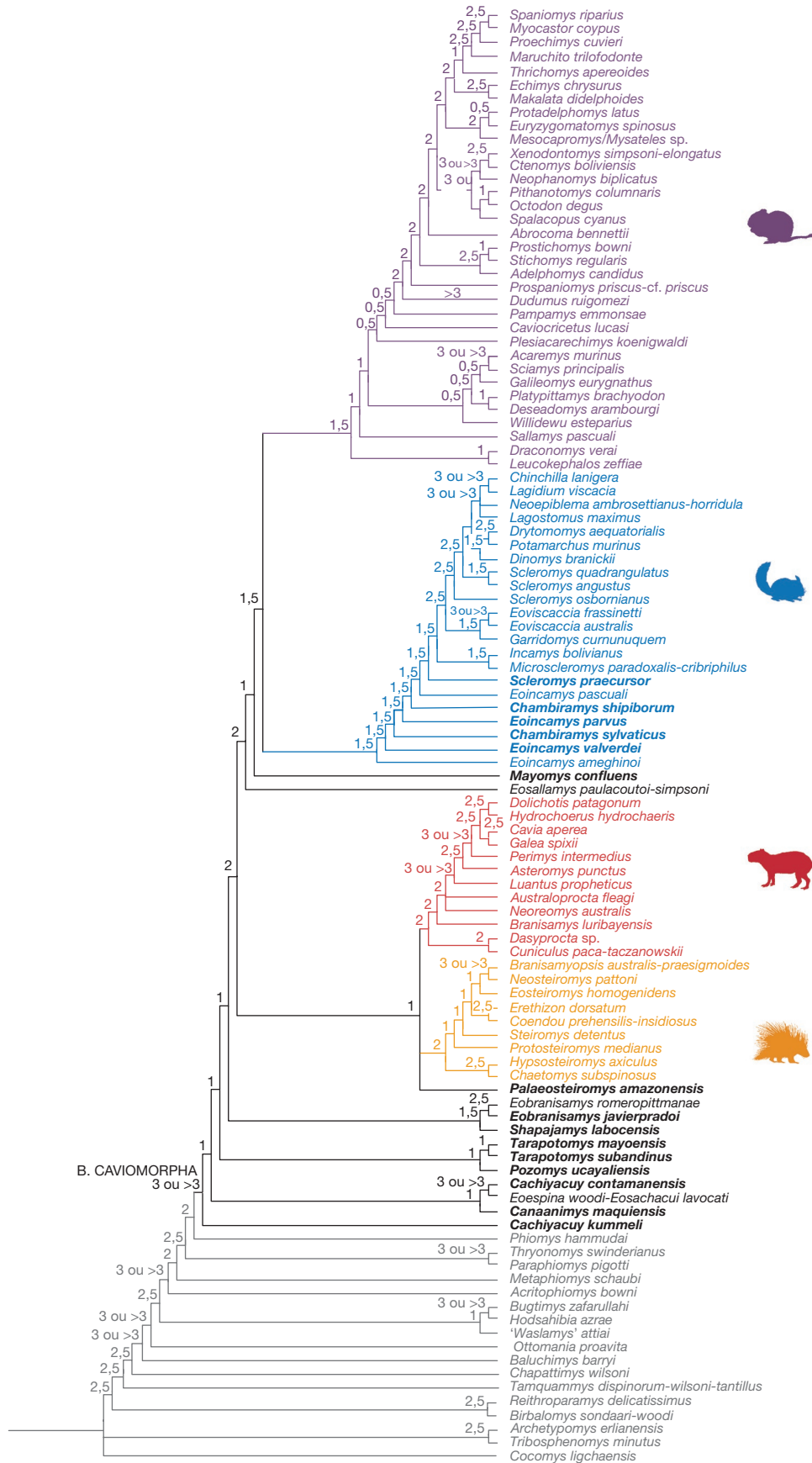


FIG. 6. — Consensus strict de l'AG1 (Fig. 5) et indices de Bremer aux noeuds. Les **taxons en gras** sont les espèces découvertes dans le Paléogène de Contamana (Éocène et Oligocène) et à Tarapoto/Shapaja. Le code couleur est le même que celui de la Figure 3.

Nœud F (5 NA et 6 A). Ce nœud correspond à l'ensemble des autres caviomorphes, *Cachiyacuy kummeli* et le clade défini au nœud D en étant exclus. Parmi les cinq NA de ce clade, qui montrent tous des changements secondaires (réversions et/ou convergences) par rapport au groupe de branchement, à *Canaanimys*, *Eospina* et aux deux espèces de *Cachiyacuy*, notons : un alignement prononcé du bras antérieur de l'hypocône avec la mure sur les P4 (car. 62¹); la longueur des dP4 excédant leur largeur (car. 73²); et la longueur des M1 supérieure ou égale à leur largeur (car. 122¹).

Nœud G (3 NA et 12 A). Ce nœud correspond à l'un des clades issus du nœud F. Ce clade est composé de *Pozomys*, *Tarapotomys mayoensis* et *T. subandinus*. Il est soutenu par trois NA non codés pour *T. subandinus* (dont deux peu codés sur le reste de la matrice) : un bras antérieur du métacône fin sur les molaires supérieures (car. 205⁰, caractère codé chez 33 taxons); un ectolophide aligné à l'hypolophide (car. 289¹, caractère codé chez 52 taxons) et un bras antérieur de l'hypoconide peu élevé sur les p4 (car. 291⁰, caractère codé chez 29 taxons).

Nœud H (2 NA et 7 A). Ce nœud révèle la monophylie du genre *Tarapotomys*, dont les deux espèces partagent : des dents supérieures mésodontes (car. 9¹) et des M2 avec une longueur supérieure ou égale à leur largeur (car. 123¹).

Nœud I (3 NA et 5 A). Ce nœud correspond à l'ensemble des caviomorphes à l'exception de *C. kummeli* et des clades des nœuds D et G. Les trois NA sont des réversions secondaires lorsqu'est considéré l'ensemble des taxons du nœud I. Cependant, deux semblent témoigner d'un signal phylogénétique relativement fort (voir Tableau 3) : la présence d'un mésolophe sur les P4 (car. 56¹; état partagé également avec la majorité des cavioides, éréthizontoïdes et chinchilloïdes codés; IC = 0,75 et IR = 0,82), et un métalophe connecté au postérolophe sur les M3 (car. 217⁴; même état chez la majorité des cavioides et éréthizontoïdes codés; IC = 0,70 et IR = 0,70). Le troisième NA (car. 214¹) est la présence d'un éperon sur le postérolophe. Malgré de relativement bons indices IC (0,85) et IR (0,67), ce caractère est peu codé chez les éréthizontoïdes et apparaît très polymorphe, particulièrement chez *Phiomys hammudai* et les caviomorphes basaux : *C. kummeli*, *C. contamanensis*, *Eospina*, *T. mayoensis*, *Shapajamys* et *Eobranisamys romeropittmanae*.

Nœud J (3 NA et 8 A). Ce nœud correspond au clade issu du nœud I et réunissant *Shapajamys*, *Eobranisamys romeropittmanae* et *E. javierpradoi*. Il est soutenu par trois NA : un protolophe labial transverse labialement et oblique lingualemment (car. 84², non codé chez *E. romeropittmanae*); la présence d'une néocristide 2 sur les dp4 (car. 320¹, état présent seulement chez *Shapajamys*, *E. romeropittmanae*, *Branisamys* et *Luan-tus*); et un bras postérieur du protoconide long sur les m1-2 (car. 372⁰). Ce dernier caractère est très polymorphe au sein du groupe de branchement et des caviomorphes (*E. romeropittmanae* inclus).

Nœud K (4 NA et 9 A). Ce nœud soutient la monophylie du genre *Eobranisamys*, dont les deux espèces ont notamment un métacône réduit sur les M3 (car. 202¹) et ne présentent pas de protolophe lingual sur les M1-2 (car. 147¹), ni sur les M3 (car. 151¹).

Nœud L – le clade du groupe couronne des caviomorphes (4 NA et 8 A). Ce clade exclut l'extrême majorité des taxons définis dans les localités éocènes de Contamana, à Santa Rosa et à Tarapoto/Shapaja (à l'exception de *Palaeosteiomys*, d'*Eoincamys*, de *Chambiramys*, d'*Eosallamys* et de *Mayomys*). Il regroupe les quatre super-familles des caviomorphes (Erethizontoidea, Caviioidea, Chinchilloidea et Octodontoidea) et les taxons fossiles qui leur sont étroitement apparentés. Les NA le soutenant sont relativement peu codés et/ou fortement homoplasiques (voir Tableau 3) : absence de mésolophule sur les P4 (car. 52⁰; IC = 0,64; IR = 0,50); alignement prononcé du bras antérieur de l'hypocône avec la mure sur les M2 (car. 197¹; IC = 0,44; IR = 0,55); un bras postérieur du protoconide court sur les m3 (car. 375¹; IC = 0,35; IR = 0,45); et une crête massétérique modérément développée (car. 441¹; IC = 0,24; IR = 0,54).

Nœud M – le clade des Erethicavioi Boivin, n. taxon (12 NA et 16 A; voir section « Systématique »). Ce nœud est bien soutenu (i.e., supporté par 12 NA) et correspond à une multifurcation. Il correspond au clade (Erethizontoidea, Caviioidea, *Palaeosteiomys*). Cette trifurcation est notamment soutenue par : une courte excroissance du protoconé sur la P4 (car. 31¹); une longueur de la M2 similaire à sa largeur ou plus longue (car. 123¹); l'absence du bras postérieur du paracône sur les molaires supérieures (car. 142¹); les dp4 possédant un trigonide large (car. 303¹); un long néomésolophide sur les molaires inférieures (car. 384¹); et un entoconide aligné ou postérieur à l'hypocône sur les m2 (car. 395⁰). Le caractère 142 (peu codé chez les cavioides; 3/12 taxons) est très polymorphe chez les éréthizontoïdes du nœud N2.

Nœud N – le clade des Erethizontoidea (4 NA et 15 A). Ce clade rassemble les taxons modernes d'éréthizontoïdes et l'ensemble des espèces fossiles qui leur sont apparentées. Il se caractérise par une dichotomie basale formant les nœuds N1 et N2. Il est soutenu par : l'absence du bras postérieur du protoconide sur les p4 (car. 269¹); l'absence de la cristide/éperon du métaconide sur les dp4 (car. 317⁰); un long bras postérieur du protoconide sur les m3 (car. 375⁰); et la présence sous la m1 d'une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis* (car. 440¹). Pour ce dernier caractère, *Coendou* et *Erethizon* montrent une échancrure plus postérieure (entre la m1 et la m2, état 2). Les caractères 317, pour lequel une réversion est observée chez *Branisamyopsis*, et 375 sont peu codés (respectivement chez 4/9 et 3/9 taxons).

Nœud N1 (5 NA et 23 A). Ce nœud traduit la proximité phylogénétique de *Chaetomys* et d'*Hypsosteiomys*. Ces deux genres partagent : des cristides obliques sur les molaires inférieures (car. 5^{1 et 2}); une connexion entre le métacône et le

postérolophe absente sur les P4 (car. 65⁰; un caractère retrouvé aussi chez *Branisamyopsis*); un mésostyle très développé sur les M1-2 (car. 166²; un caractère qui se retrouve aussi chez *Branisamyopsis* et *Neosteiomys*); un postérolophe peu ou pas connecté à l'hypocône sur les M3 (car. 223⁰; un caractère retrouvé aussi chez *Steiomys*); et un hypolophide fortement oblique sur les molaires inférieures (car. 401¹).

Nœud N2 (2 NA et 9 A). Ce nœud rassemble les autres éréthizontoïdes actuels inclus dans l'analyse (*Coendou* et *Erethizon*), associés à *Protosteiomys*, *Steiomys*, *Eosteiomys*, *Branisamyopsis* et *Neosteiomys*. Il est soutenu par 2 NA: une absence d'alignement prononcé de la mure avec le bras antérieur de l'hypocône sur les M3 (car. 197⁰; réversion chez *Erethizon* et *Branisamyopsis*) et une connexion entre l'entoconide (ou son bras postérieur) et le postérolophide sur les m1-2 (car. 397¹).

Nœud O – le clade des Caviioidea (10 NA et 15 A). Ce clade regroupe les taxons modernes de cavioides et l'ensemble des taxons fossiles qui leur sont apparentés. Il se caractérise par une dichotomie basale formant les nœuds O1 et O2. Il réunit des formes notamment caractérisées par une couronne dentaire haute (car. 91, 2^{et3}); une apophyse condyloïde basse (car. 449¹); et un foramen dans le canal lacrymal très développé (car. 481²).

Nœud O1 (7 NA et 18 A). Ce nœud exprime la proximité phylogénétique de *Dasyprocta* avec *Cuniculus*. Il est soutenu majoritairement par un ensemble de caractères crâniens, peu codés toutefois sur l'ensemble de la matrice: un foramen mentonnier situé dorsalement (car. 437²; caractère codé chez 41 taxons); une projection antérieure du prémaxillaire très développée (car. 455²; caractère codé chez 14 taxons); un processus postorbitaire développé (car. 472¹; caractère codé chez 21 taxons); un processus postorbitaire composé du frontal et du squamosal (car. 473¹; caractère codé chez 21 taxons); et un processus paroccipital connecté à la bulle auditive (car. 503¹; caractère codé chez 23 taxons).

Nœud O2 – le clade des Caviidae (5 NA et 12 A). Ce nœud rassemble les taxons modernes de caviidés et les espèces fossiles qui leur sont directement apparentées (*Branisamyopsis*, *Neoreomys*, *Australoprocta*, *Luantus*, *Asteromys* et *Perimys*). Parmi les cinq NA soutenant ce nœud, notons: des loph(-id)es très épais (car. 32); l'absence du bras postérieur du protoconide (car. 374¹) et la présence d'un mésolophide (car. 389¹) sur les m3. Bien codés sur l'ensemble de la matrice, ces deux derniers caractères sont, en revanche, peu codés chez les caviidés (chez seulement 3/10 taxons).

Nœud O3 (6 NA et 14 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au clade des caviidés. Cette trifurcation réunit les taxons du nœud O2, à l'exception de *Branisamyopsis*. La séquence de branchement est de la forme (*Neoreomys*, *Australoprocta*, (*Luantus*, (*Asteromys*, (*Perimys*, (caviidés modernes))))). Ces taxons ont notamment des rangées dentaires supérieures convergentes (car. 11¹) et une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis* située sous la m1 (car. 440¹).

Nœuds O3 à O4. Plusieurs autres nœuds sont présents (Fig. 5) mais ils ne seront pas décrits ici.

Nœud O4 (5 NA et 5 A). Ce nœud témoigne de la proximité phylogénétique de *Perimys* avec les taxons actuels de caviidés (*Dolichotis*, *Hydrochoerus*, *Cavia* et *Galea*). Ces taxons se caractérisent par: la présence de cément (car. 8^{1 et2}; sauf *Galea*); une euhyposodontie (car. 9³); et l'absence d'antéroflexide (car. 409¹), de mésoflexide (car. 411¹) et de métaflexide (car. 413¹) sur des molaires inférieures modérément usées.

Nœud O5 – le clade du groupe couronne des caviidés (3 NA et 1 A). Ce nœud rassemble les caviidés modernes (*Dolichotis*, *Hydrochoerus*, *Cavia* et *Galea*). Ils sont notamment caractérisés par: une projection antérieure sur la p4 (car. 297¹) et une mandibule pseudo-sciurognathe (car. 433²).

Nœud O6 – le clade des caviinés (3 NA et 1 A). Ce nœud exprime la proximité phylogénétique de *Cavia* et *Galea*. Il est soutenu par trois caractères crâniens: un foramen lacrymal orienté latéralement (car. 484¹); un maxillaire en contact avec l'alisphénoïde (car. 498⁰); et un sinus épitympanique complètement couvert par l'apophyse postérieure du squamosal (car. 509¹).

Nœud P (3 NA et 13 A). Ce clade rassemble les taxons modernes de chinchilloïdes et d'octodontoïdes et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés, *Eosallamys* étant le groupe frère des autres taxons concernés. Ces taxons sont notamment caractérisés par: l'absence de métacône sur les P4 (car. 64¹; codés pour 11/33 taxons, les octodontoïdes retenant leurs dp4/dP4 à l'âge adulte exclus) et un métacône, lorsqu'il est présent, positionné plus lingualement au paracône sur les M2 (car. 203²; codé pour six des neuf taxons dotés d'un métacône).

Nœud Q (6 NA et 8 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud P, avec *Mayomys* en position de groupe frère des autres taxons. Parmi les 6 NA soutenant ce nœud, notons: une absence de métalophe sur les dp4 (car. 115⁰; peu codé chez les chinchilloïdes: 4/22) et M1-2 (car. 211¹); une absence d'éperon lingual du postérolophe sur les dp4 (car. 117¹; peu codé chez les chinchilloïdes: 3/22); et une connexion du mésostylide avec le métaconide sur les dp4 (car. 314¹). Les caractères 117, 211 et 315 montrent des réversions chez certains chinchilloïdes et/ou octodontoïdes.

Nœud R – le clade des Octochinchilloi Boivin, n. taxon (3 NA et 2 A; voir section «Systématique»). Ce nœud soutient la monophylie de l'ensemble (Chinchilloidea [nœud S], Octodontoidea [nœud T]). Il réunit les mêmes taxons que le nœud P à l'exception d'*Eosallamys* et *Mayomys*. Il se caractérise par une dichotomie basale formant les nœuds S et T. Il est soutenu par: des M1 plus larges que longues (car. 122⁰); un métacône, lorsqu'il est présent, crestiforme sur les M3 (car. 202¹; codés pour cinq des huit taxons avec un métacône); et un bras antérieur de l'hypoconide bas sur les dp4 (car. 347¹). Cependant, la faible fréquence d'observation du caractère 347 (codé chez seulement 5/56 taxons) limite la bonne compréhension de son évolution.

Nœud S – le clade des Chinchilloidea (6 NA et 24 A). Ce nœud rassemble les chinchilloïdes modernes et l'ensemble des taxons fossiles qui leur sont apparentés. Ils sont notamment caractérisés par : une connexion entre l'antérophe et le paracône sur les P4 (car. 27¹); l'absence d'un mésolophule sur les M1-2 (car. 177⁰); une extrémité linguale libre du mésolophe (car. 183⁰); et la présence d'un néomésolophide sur les p4 (car. 272¹). Les caractères 27, 183 et 272 montrent chacun une réversion secondaire au sein des chinchilloïdes.

Nœud S1 (3 NA et 6 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S et excluant *Eoincamys ameghinoi*. Ils sont caractérisés par : une haute couronne dentaire (car. 9^{1, 2 et 3}; sauf pour *Eoincamys pascuali*); un protolophe lingual absent sur les P4 (car. 36¹) et les M3 (car. 151¹; sauf pour *Eoviviparva australis*).

Nœud S2 (5 NA et 3 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S1 et excluant *Eoincamys valverdei*. Les NA soutenant ce nœud sont : des longueurs de la M1 (car. 122¹) et de la M2 (car. 123¹) supérieures ou égales à leur largeur; un protolophe lingual absent sur les M1-2 (car. 147¹); un mésolophe lingualemment connecté au postérophe sur les M1-2 (car. 183⁴); et un postéroflexus absent sur des M2 modérément usées (car. 230¹). Le caractère 183 est variable chez deux taxons (sur les 14 taxons codés pour ce caractère; état 0) et hautement polymorphe chez quatre autres.

Nœud S3 (2 NA et 4 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S2 et excluant *Chambiramys sylvaticus*. Il est soutenu par deux NA : des crêtes fortement obliques sur les molaires supérieures (car. 4²) et une absence du bras antérieur de l'hypoconide sur les molaires inférieures (car. 403¹). Cependant, certains taxons issus de ce nœud (*Incams, Microscleromys, Chinchilla* et *Lagidium*) montrent des crêtes des molaires supérieures moins obliques à transverses.

Nœud S4 (2 NA et 4 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S3 et excluant *Eoincamys parvus*. Il est soutenu par deux NA : l'absence de métaconide sur les M1-2 (car. 199¹) et l'absence de connexion entre le métalophule I et le métaconide sur dp4 (car. 311⁰). Le premier NA montre une réversion chez les dinomyidés et le second caractère est très peu contrôlé (chez seulement 3/18 taxons).

Nœud S5 (1 NA et 6 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S4 et excluant *Chambiramys shipiborum*. Il est soutenu par un NA peu codé (chez seulement 5/17 taxons) correspondant à l'absence du bras antérieur de l'entoconide sur les molaires inférieures (car. 396⁰).

Nœud S6 (2 NA et 10 A). Ce nœud correspond au clade divergeant successivement au groupe du nœud S5. Il réunit les mêmes taxons que le nœud S5 à l'exception d'*Eoincamys pascuali*. Les taxons de ce clade sont caractérisés par : des loph(-id)es très épais (car. 3²) et une couronne dentaire haute (car. 9^{2 et 3}).

Nœud S7 (4 NA et 6 A). Ce nœud témoigne de la proximité phylogénétique de *Garridomys* avec les deux espèces d'*Eoviviparva* (*E. frassinettii* et *E. australis*). Ces taxons se caractérisent notamment par : un mésolophe lingualemment connecté au postérophe sur les P4 (car. 57²) et la formation de lobes sur les molaires supérieures (car. 235¹) et inférieures (car. 418¹).

Nœud S8 – le clade du groupe couronne des chinchilloïdes (8 NA et 16 A). Ce nœud rassemble les chinchilloïdes modernes (*Chinchilla, Lagidium, Lagostomus* et *Dinomys*) et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés (*Neopiblema, Drytomomys* et *Potamarchus*). Ils sont notamment caractérisés par : une importante hétérogénéité de l'épaisseur de l'émail sur les molaires (car. 14¹; sauf pour *Neopiblema*); la présence de lamines sur les M1-2 (car. 244¹), les M3 (car. 245¹) et sur les molaires inférieures (car. 426¹); un diastème inférieur court (car. 434¹); et la présence sous la m1 d'une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis* (car. 440¹; sauf chez *Neopiblema* où l'échancrure est située entre la m1 et la m2).

Nœud S9 – le clade des Dinomyidae sensu stricto (4 NA et 10 A). Ce nœud regroupe *Dinomys* et les taxons fossiles qui lui sont directement apparentés (*Drytomomys* et *Potamarchus*). Ces taxons sont notamment caractérisés par : la présence d'un métalophe sur les M1-2 (car. 211⁰); la présence d'un antéroflexide sur les molaires inférieures (car. 409⁰); et un diastème supérieur court (car. 461²).

Nœud S10 (9 NA et 8 A). Cette trifurcation très soutenue (i.e., supportée par 9 NA et indice de Bremer égal ou supérieur à 3) rassemble les chinchillidés modernes (*Chinchilla, Lagidium* et *Lagostomus*) et le taxon fossile *Neopiblema*. Les NA la soutenant sont : l'absence d'un alignement du bras antérieur de l'hypoconide avec la mure et avec le protolophe labial sur les P4 (car. 62⁰ et 63⁰) et sur les molaires supérieures (car. 196⁰, 197⁰ et 198⁰); trois lamines sur les M1-2 (248⁰); la présence d'un bras postérieur du métaconide sur les p4 (car. 263⁰); l'absence d'un néomésolophide sur les molaires inférieures (car. 383⁰); et un foramen dans le canal lacrymal de taille moyenne (car. 481¹). *Lagostomus* n'est codé pour aucun de ces NA, excepté le caractère 481.

Nœud S11 – le clade des Chinchillinae (9 NA et 2 A). Ce nœud exprime la proximité phylogénétique de *Chinchilla* avec *Lagidium*. Il est soutenu essentiellement par des caractères crâniens et par quelques caractères dentaires : des lamines légèrement obliques sur les molaires supérieures (car. 4¹); une P4 plus grande que la M1 (car. 22⁰); un bras antérieur de l'hypoconide longitudinal sur la P4 (car. 61²); une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis* connectée à la crête latérale (car. 439³); un long foramen incisif (car. 457⁰); des marges antérieures des choanes subperpendiculaires à l'axe antéropostérieur du crâne (car. 492¹); un processus paroccipital orienté ventralement ou ventrolatéralement (car. 502⁰) et entièrement lié à la bulle auditive (car. 503¹).

Nœud T – le clade des Octodontoidea (8 NA et 27 A). Ce nœud soutenu par 8 NA rassemble les octodontoïdes modernes et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés. La séquence de branchement est de la forme ((*Draconomys*, *Leucokephalos*), (*Sallamys*, (nœud T1, autres octodontoïdes))). Les membres de ce groupe montrent: un bras antérieur du métaconide dépourvu de connexion labiale (libre) sur les p4 (car. 262⁰); l'absence du bras postérieur du métaconide (car. 263¹) et du mésostylide (car. 265⁰) sur les p4; un court bras postérieur du métaconide sur les molaires inférieures (car. 360¹); l'absence de mésostylide (car. 366⁰), de néomésolophide (car. 383⁰) et du bras antérieur de l'entoconide (car. 396⁰) sur les molaires inférieures; et une réduction importante de l'antéroflexide sur les molaires inférieures (car. 410¹).

Nœud T1 – le clade de la famille éteinte des *Acaremyidae* (2 NA et 9 A). Ce nœud témoigne de la proximité phylogénétique entre six taxons éteints: *Acaremys*, *Sciamys*, *Galileomys*, *Platypittamys*, *Deseadomys* et *Willidewu*. Il est soutenu par deux NA: l'absence sur les M3 d'un alignement prononcé de la mure avec le bras antérieur de l'hypocône (car. 197⁰) et la présence d'un éperon du métaconide sur les molaires inférieures (car. 369¹). Le caractère 197 montre, cependant, une réversion chez *Acaremys* et *Sciamys* (car. 197¹), et le caractère 369 est polymorphe chez *Platypittamys*, *Galileomys* et *Sciamys* (369⁰⁺¹).

Nœud T2 (5 NA et 6 A). Ce nœud révèle la proximité phylogénétique entre trois taxons éteints: *Acaremys*, *Sciamys* et *Galileomys*, ce dernier étant le premier à diverger. Ces trois taxons se caractérisent par: une courte excroissance du protocône (car. 31⁰), la présence d'un mésostyle (car. 31¹) et d'une troisième crête transverse (car. 51¹) sur les P4; une tendance à développer une connexion du bras postérieur du protoconide avec l'éperon du métaconide sur les p4 (car. 270³); un caractère se retrouvant également chez *Sallamys* et *Platypittamys* et sur les m3 (car. 376⁴).

Nœuds T1 à T3. Plusieurs autres nœuds sont présents (Fig. 5) mais ils ne seront pas décrits ici. La séquence de branchement est de la forme (nœud T1, (*Plesiicarechimys*, (*Caviocricetus*, (*Pampamys*, (*Dudumus*, (*Prospaniomys*, (nœud T3, (nœud T4)))))))).

Nœud T3 – le clade des *Adelphomyidae* Patterson & Pascual, 1968, n. stat. (4 NA et 7 A). Ce nœud rassemble trois octodontoïdes fossiles, *Prostichomys*, *Stichomys* et *Adelphomys*, ce dernier étant le premier à diverger. Ce nœud est soutenu par: une extension moyenne de l'hypoflexus sur des M1-2 modérément usées (car. 234¹); une connexion du bras postérieur du protoconide avec le néomésolophide ou le mésolophide sur les dp4 (car. 323²); un alignement de l'hypolophide avec l'ectolophide sur les molaires inférieures (car. 402¹); et la crête massétérique sur le dentaire modérément développée (car. 441¹).

Nœud T4 – le clade du groupe couronne des octodontoïdes (4 NA et 7A). Ce nœud réunit les octodontoïdes modernes et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés. Ils se caractérisent notamment par: des dents à couronne haute (car.

91, 2 et 3); une absence du bras postérieur du protoconide sur les molaires inférieures (car. 371¹); une absence de foramen mentonnier (car. 436¹).

Nœud T5 (7 NA et 14 A). Ce nœud très soutenu (i.e., supporté par 7 NA et indice de Bremer égal ou supérieur à 3) correspond au clade (*Ctenomyidae*, *Octodontidae*). Il est notamment soutenu par: une absence d'antéroflexide (car. 349¹) et de métaflexide (car. 351¹) sur des dp4 modérément usées; une m2 plus longue que la m3 (car. 354²; sauf pour *Xenodontomys*); une absence de mésoflexide sur des molaires inférieures modérément usées (car. 411¹); et la formation avec l'usure de lobe sur les molaires inférieures (car. 418¹).

Nœud T6 – le clade des *Ctenomyidae* (3 NA et 14 A). Ce nœud regroupe *Ctenomys* et les taxons fossiles qui lui sont directement apparentés (*Neophanomys* et *Xenodontomys*). Il est soutenu par: une absence de mésoflexide sur les dp4 (car. 350¹) et de métaflexide sur les molaires inférieures (car. 413¹) modérément usées; et une fusion complète avec l'usure des lophides sur les molaires inférieures (car. 423¹).

Nœud T7 – le clade des *Octodontidae* (7 NA et 2 A). Ce nœud soutenu par 7 NA réunit les octodontidés modernes inclus dans cette analyse (*Octodon* et *Spalacopus*) et un taxon fossile qui leur est directement apparenté (*Pithanotomys*). Parmi les sept NA de ce nœud, notons: des dents euhypsodontes (car. 9³); une absence de paraflexus sur des molaires supérieures modérément usées (car. 226¹); la forme ovale des lobes antérieurs (car. 420³) et postérieurs (car. 421³) sur les m1-2; et une fusion entre le métalophulide I et la deuxième cristide sur les m1-2 (car. 424¹), ces deux structures ne fusionnant pas avec l'hypolophide (car. 425⁰).

Nœud T8 – le clade des *Echimyidae* (3 NA et 2 A). Ce nœud rassemble les échimyidés modernes inclus dans cette analyse et les taxons fossiles qui leurs sont directement apparentés. Ils montrent entre autres un entoconide situé plus médialement à l'hypoconide sur les dp4 (car. 340²); et un fort développement de la projection antérieure du prémaxillaire (car. 451¹).

Nœud T9 (3 NA et 11 A). Ce nœud exprime la proximité phylogénétique entre *Mesocapromys/Mysasteles*, *Eurzygomatomys* et le taxon fossile *Protadelphomys*. *Mesocapromys/Mysasteles* est le premier des trois à diverger. Il est soutenu par: un alignement prononcé du bras antérieur de l'hypocône avec la mure sur les M1-2 (car. 196¹) et sur les M3 (car. 197¹), et une tendance à l'alignement du protolophe labial avec le bras antérieur de l'hypocône-mure sur les M1-2 (car. 198¹).

Nœud T10 – le clade des *Echimyinae* (2 NA et 11 A). Ce nœud rassemble les échimyinés modernes inclus dans cette analyse et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés. Il se caractérise par une dichotomie basale formant les nœuds T11 et T12. Les deux NA soutenant ce clade sont: la présence d'une troisième cristide sur les dp4 (car. 327¹) et d'un foramen palatin peu développé ou absent sur le crâne (car. 488¹).

Nœud T11 – le clade des Echimyini (10 NA et 5 A). Ce nœud témoigne de la proximité phylogénétique entre *Echimyis* et *Makalata*. Parmi les dix NA de ce nœud, notons : quatre racines sur les molaires supérieures (car. 15¹) ; la présence de lamines sur les M1-2 (car. 244¹) et sur les M3 (car. 245¹) ; l'absence de l'ectolophide distal sur les dp4 (car. 337⁰) ; un foramen incisif de faible diamètre (car. 457²) ; un court diastème supérieur (car. 461²) ; et la présence d'un foramen ethmoïdal entre la M1 et la M2 (car. 485⁰).

Nœud T12 – le clade des Myocastorini (1 NA et 7 A). Ce nœud rassemble les Myocastorini modernes inclus dans cette analyse (*Myocastor*, *Proechimys* et *Thrichomys*) et les taxons fossiles qui leur sont directement apparentés (*Spaniomys* et *Maruchito*). Ce nœud n'est soutenu que par un seul NA : un foramen lacrymal s'ouvrant au niveau du maxillaire (car. 483¹). *Spaniomys* montre une réversion pour ce caractère, son foramen lacrymal s'ouvrant au niveau de la portion orbitale du lacrymal (car. 483⁰).

AG1 non équilibrée

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG1 non équilibrée ont généré 872 arbres équiparcimonieux de 3839 pas (IC = 0,547 ; IR = 0,593). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Le consensus strict de l'AG1 non équilibrée montre de fortes irrésolutions qui concernent de nombreux taxons. Les relations entre super-familles sont irrésolues excepté l'association éréthizontoïdes + cavioides. En outre, les clades soutenus ont des topologies généralement différentes de celles de l'AG1 au niveau de la position des taxons fossiles.

AUTRES ANALYSES CONTRAINTES (DE L'AG2 À L'AG9)

AG2: inclusion de *Gaudeamus aslius*, *G. hylaeus* et *G. aegyptius*

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG2 ont généré 42 arbres équiparcimonieux de 3493,48 pas (IC = 0,582 ; IR = 0,597). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Gaudeamus aslius, *G. hylaeus* et *G. aegyptius* divergent au sein du groupe interne parmi les chinchilloïdes. Leur inclusion engendre plusieurs modifications des relations de parenté par rapport à l'AG1 : la divergence de *Mayomys* à la base des octodontoïdes ; le branchement de *Protadelphomys* vers la base des chinchilloïdes qui, avec les trois espèces de *Gaudeamus*, forment alors un clade ; et des branchements différents pour plusieurs chinchilloïdes (en groupe basal ou groupe couronne). *Gaudeamus* se caractérise par des loph(-id)es hauts et une tendance à l'hypsodontie, des traits retrouvés chez les caviomorphes. En outre, le patron dentaire de *Gaudeamus* montre plusieurs traits typiques (mais probablement convergents ?) des chinchilloïdes (i.e., taeniodontie, l'obliquité des loph(-id)es, un métacône et un métalophe qui disparaissent et un mésolophe lingualement libre ou connecté au postérolophe sur ses molaires supérieures, et une deuxième cristide réduite sur les molaires inférieures), expliquant la position de *Gaudeamus* au sein de cette super-famille.

Remarque. À l'instar du résultat obtenu en AG2, plusieurs études récentes effectuées sans contrainte topologique soutiennent une affiliation de l'hystricognathe africain *Gaudeamus* aux caviomorphes (Sallam *et al.* 2009, 2011 ; Coster *et al.* 2010, 2012 ; Antoine *et al.* 2012). L'hypothèse la plus parcimonieuse induite par cette relation de parenté impliquerait notamment un scénario de dispersion transatlantique de rongeurs caviomorphes de l'Amérique du Sud vers l'Afrique, un sens de dispersion peu envisageable si l'on tient compte des contraintes paléobiogéographiques et environnementales (voir ci-dessous). Cette dispersion serait antérieure à 34 Ma, âge des plus anciens dépôts à *Gaudeamus*, et aurait probablement eu lieu à l'Éocène supérieur. Actuellement, l'hypothèse la plus souvent évoquée pour expliquer l'origine des caviomorphes en Amérique du Sud suggère un seul évènement de dispersion transatlantique des rongeurs hystricognathes à l'Éocène moyen (antérieure à 41 Ma) depuis l'Afrique vers l'Amérique du Sud (voir Lavocat 1973 ; Huchon & Douzery 2001 ; Antoine *et al.* 2012). Le contexte de cette dispersion à l'origine des caviomorphes (i.e., isolement de l'Amérique du Sud, absence de registre fossile de formes apparentées sur les autres continents et paléocourants atlantiques orientés de l'Afrique vers Amérique du Sud ; Houle 1998, 1999 ; Oliveira *et al.* 2009) rend pour l'instant improbable une dispersion des rongeurs hystricognathes entre l'Amérique du Sud et l'Afrique à l'Éocène supérieur (Coster *et al.* 2010, 2012 ; Sallam *et al.* 2011 ; Antoine *et al.* 2012). Une hypothèse alternative serait l'interprétation du patron dentaire de *Gaudeamus* comme résultant d'une évolution convergente entre les Gaudeamuridae africains et certains caviomorphes (Coster *et al.* 2010, 2012 ; Sallam *et al.* 2011 ; Antoine *et al.* 2012). Si les espèces attribuées au genre *Gaudeamus* sont essentiellement connues par des restes dentaires, quelques crânes et mandibules ont toutefois été décrits, notamment pour *G. aslius* (Wood 1968 ; Sallam *et al.* 2011). Cependant, ces derniers étant très déformés et fragmentaires (Sallam *et al.* 2011), ils ne permettent pas de statuer en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses indépendamment de la signature dentaire. La question reste donc ouverte.

AG3: inclusion d'«*Asteromys*» bolivianus, de *Cephalomys arcidens*, *Litodontomys* et de *Soriamys non constraints*

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG3 ont généré deux arbres équiparcimonieux de 3393,98 pas (IC = 0,562 ; IR = 0,592). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

«*Asteromys*» bolivianus, *C. arcidens* et *Litodontomys* forment un clade avec *Asteromys punctus* et se branchent au sein des chinchilloïdes basaux. L'association d'«*Asteromys*» bolivianus, de *C. arcidens* et de *Litodontomys* repose sur plusieurs NA observés sur des molaires inférieures modérément usées : l'absence de l'antéroflexide (car. 409¹) et du métalexide (car. 413¹) ; et la fusion du métalophulide I avec seulement la deuxième cristide transverse (avec l'usure ; car. 424¹ et 425⁰). Le rapprochement d'«*Asteromys*» bolivianus, *C. arcidens*, *Litodontomys* et *A. punctus* avec le clade (Chinchilloidea, Octodontoidea) et leur divergence au sein des chinchilloïdes sont notamment

soutenues par : la présence d'un protolophe labial oblique sur les dp4 (car. 84¹) ; un mésostyle non isolé postérieurement sur les M1-2 (car. 171¹) ; l'absence de mésolophule sur les M3 (car. 178⁰) ; et un métacône fortement connecté au postérolophe sur les M3 (car. 209¹). A l'échelle du clade (*A. punctus*, (*Litodontomys*, («*Asteromys*» bolivianus, *C. arcidens*))), ces quatre NA sont codées uniquement chez «*Asteromys*» bolivianus et/ou *C. arcidens*. *Soriamys* se branche au sein des caviidés basaux, entre *Luantus* et *Perimys*. Son association avec *Perimys* et le groupe couronne des caviidés repose sur quatre NA : l'absence de protolophe labial (car. 33⁰) et de mure (car. 39⁰) sur les P4 ; une réduction du paraflexus importante sur des M2 modérément usées (car. 227²) ; et une extension transversale de l'hypoflexus importante sur des M1-2 modérément usées (car. 234²). L'inclusion de ces quatre taxons engendre d'importantes modifications des relations de parenté par rapport à celles obtenues à l'AG1 : l'ensemble des caviomorphes basaux dans l'AG1 sont ici plus étroitement apparentés aux (octodontoïdes + chinchilloïdes) ; *Draconomys* est situé à la base des caviomorphes ; *Palaeosteiomys* est associé à *Dasyprocta* et *Cuniculus* ; *Protadelphomys* diverge au sein des chinchilloïdes ; et plusieurs relations changent au sein des chinchilloïdes et des octodontoïdes.

AG4: inclusion d'«Asteromys» bolivianus, Asteromys punctus, de Cephalomys arcidens, Litodontomys et de Soriamys, tous contraints en un clade divergeant au sein des chinchilloïdes

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG4 ont généré 291 arbres équiparcimonieux de 3397,47 pas (IC = 0,511 ; IR = 0,591). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Les cinq taxons contraints forment le clade (*Soriamys*, (*A. punctus*, (*Litodontomys*, (*C. arcidens*, («*Asteromys*» bolivianus)))) situé à la base des chinchilloïdes. Cette contrainte génère d'importantes modifications des relations de parenté par rapport à l'AG1. Par exemple, *Mayomys* et *Eosallamys* divergent au sein des caviomorphes basaux de l'AG1. De fortes irrésolutions concernant les octodontoïdes basaux sont également observées.

AG5: inclusion d'«Asteromys» bolivianus, Asteromys punctus, de Cephalomys arcidens, Litodontomys et de Soriamys, tous contraints en un clade divergeant au sein des cavioides

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG5 ont généré six arbres équiparcimonieux de 3398,14 pas (IC = 0,561 ; IR = 0,591). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Les cinq taxons contraints forment avec *Luantus* le clade (*Soriamys*, *Luantus*, (*A. punctus*, (*Litodontomys*, (*C. arcidens*, («*Asteromys*» bolivianus)))) qui constitue le groupe-frère de (*Perimys*, ((*Cavia*, *Galea*), (*Dolichotis*, *Hydrochoerus*))). Cette contrainte génère d'importantes modifications des relations de parenté par rapport à l'AG1 au niveau notamment des groupes basaux de caviomorphes, des éréthizontoïdes et des cavioides (e.g. regroupement des taxons fossiles *Australoprocta*,

Branisamys, *Neoreomys* et *Palaeosteiomys* avec *Cuniculus* et *Dasyprocta* ; association des deux espèces de *Tarapotomys* aux cavioides).

AG6: inclusion d'«Asteromys» bolivianus, de Cephalomys arcidens et de Litodontomys, non contraints

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG6 ont généré quatre arbres équiparcimonieux de 3372,97 pas (IC = 0,565 ; IR = 0,594). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

«*Asteromys*» bolivianus, *C. arcidens* et *Litodontomys* forment un clade qui se branche au sein des caviidés basaux, entre *Asteromys* et *Perimys*. L'association de ces trois taxons repose sur deux NA : la forme ovale du lobe antérieur (car. 420³) et du lobe postérieur (car. 421³) des m1-2. Leur divergence au sein des caviidés basaux est soutenue par deux NA : l'absence de l'antéroflexide (car. 409¹) et du métaflexide (car. 413¹) sur des molaires inférieures modérément usées. Leur inclusion engendre d'importantes modifications des relations de parenté par rapport à l'AG1 : *Cachiyacuy kummeli*, *Canaanimys* et le clade (*Shapajamys*, (*Eobranisamys romeropittmanae*, *E. javierpradoi*)) sont plus étroitement apparentés aux octodontoïdes + chinchilloïdes ; *Eosallamys* diverge à la base des cavioides et (*Pozomys*, *Tarapotomys mayoensis*) ainsi que *T. subandinus* à la base des caviidés ; *Australoprocta*, *Branisamys*, *Neoreomys* et *Palaeosteiomys* sont plus étroitement apparentés à *Cuniculus* et *Dasyprocta* ; et des changements de relations sont observés au sein des éréthizontoïdes.

AG7: inclusion d'«Asteromys» bolivianus, Asteromys punctus, de Cephalomys arcidens et de Litodontomys, tous contraints en un clade divergeant dans les chinchilloïdes

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG7 ont généré 52 arbres équiparcimonieux de 3373,31 pas (IC = 0,565 ; IR = 0,594). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Les quatre taxons contraints forment le clade (*A. punctus*, (*Litodontomys*, (*C. arcidens*, («*Asteromys*» bolivianus)))) qui diverge parmi les chinchilloïdes basaux, entre (*Eoincamys ameghinoi*, *E. valverdei*) et *Protadelphomys*. En plus d'une divergence de *Protadelphomys* au sein des chinchilloïdes, cette contrainte génère d'autres modifications des relations de parenté par rapport à l'AG1, notamment au niveau des groupes basaux de caviomorphes.

AG8: inclusion de Plesiosteiomys

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG8 ont généré 16 arbres équiparcimonieux de 3304,98 pas (IC = 0,573 ; IR = 0,599). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Plesiosteiomys se branche parmi les caviomorphes basaux, au niveau du nœud équivalent au nœud G de l'analyse AG1. *Plesiosteiomys* s'associe avec *Tarapotomys subandinus*. Les relations avec les autres membres du nœud sont irrésolues : (*Pozomys*, *T. mayoensis*, (*Plesiosteiomys*, *T. subandinus*)). Ce nœud (équivalent du nœud G dans l'AG1) est soutenu par un seul NA : l'absence du protolophe lingual sur les P4 (car.

361), mais ce caractère est seulement codé chez les deux espèces de *Tarapotomys*. L'association de *Plesiosteiomys* avec *T. subandinus* repose sur un NA peu codé pour les taxons du groupe interne (29/91) : un bras postérieur du paracône épais sur les molaires supérieures (car. 143¹).

AG9: inclusion de *Loretomys*

Les analyses heuristiques effectuées sur le jeu de données taxons/caractères de l'AG9 ont généré 54 arbres équiparcimonieux de 3308,15 pas (IC = 0,573; IR = 0,599). L'arbre de consensus strict est présenté en Annexe 4.

Loretomys se branche au sein des octodontoïdes, au niveau du nœud équivalent au nœud T1 de l'analyse AG1. Ce nœud présente la même structure globale que dans l'AG1 et est soutenu par les mêmes NA (car. 197⁰ et 369¹). L'inclusion de *Loretomys* engendre en revanche une irrésolution au niveau de son branchement avec *Deseadomys* et *Platypittamys*.

DISCUSSION

Les divers points discutés dans cette partie reposent essentiellement sur la topologie et la distribution des caractères obtenues dans l'AG1 (analyse principale contrainte pour laquelle les caractères ordonnés ont été équilibrés). Le consensus strict de cette analyse consitue la topologie de référence pour toutes les discussions qui vont suivre. Toutefois, certains points précis s'appuieront également sur les résultats issus des autres analyses contraintes (AG2-AG9).

PHYLOGÉNIE ET IMPLICATIONS SYSTÉMATIQUES DES CAVIOMORPHA

Les groupes basaux des caviomorphes

L'incorporation de nombreux taxons incluant des représentants des quatre super-familles de caviomorphes dans une analyse cladistique (ici l'AG1) permet, pour la première fois, la mise en évidence de plusieurs groupes basaux au sein du clade Caviomorpha (en dehors du groupe apical). Ils sont au nombre de quatre (*Cachiyacuy kummeli*, nœud D, nœud G et nœud J) et concernent dix espèces fossiles. Sur ces dix, cinq proviennent des localités éocènes de Contamana que sont CTA-27 (*Cachiyacuy kummeli*, *Cachiyacuy contamanensis*, *Canaanimys maquiensis* et *Eobranisamys javierpradoi*; Antoine *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a) et CTA-29 (*Pozomys ucayaliensis*; Boivin *et al.* 2017a), et trois des localités de Tarapoto/Shapaja d'âge oligocène inférieur et dénommées TAR-01 (*Shapajamys labocensis* et *Tarapotomys mayoensis*; Boivin *et al.* 2018a) et TAR-21+TAR-22 (*Tarapotomys subandinus*; Boivin *et al.* 2018a). Les deux taxons restants, *Eobranisamys romeropittmanae* et *Eospina woodi-Eosachacui lavocati* proviennent du site de Santa Rosa, une autre localité d'Amazonie péruvienne (?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004). Selon les résultats de l'AG7, *Plesiosteiomys*, découvert dans la localité CTA-61 (Oligocène supérieur, Contamana) et provisoirement attribué aux « Erethizontoidea ? » (Boivin *et al.* 2017b), diverge également précocement au sein des caviomorphes basaux.

Une position basale au sein des caviomorphes avait déjà été proposée pour trois d'entre eux: *C. kummeli*, *C. contamanensis* et *C. maquiensis* (Antoine *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a, b). En effet, ces taxons présentent une suite de caractères apparaissant plésiomorphes au sein des caviomorphes et qui s'observent également chez plusieurs des plus anciens hystricognathes afro-asiatiques: (1) petite taille, (2) brachyodontie, (3) bunolophodontie, des loph(-id)es (4) fins et (5) transverses, (6) des molaires inférieures tétralophodontes, et des M1-2 (7) pentalophodontes avec (8) une connexion linguale entre la troisième crête transverse et le métalophe. La plésiomorphie de ces états a été vérifiée chez les caviomorphes dans l'AG1 pour le:

- (2) avec le car. 9⁰;
- (4) avec le car. 3¹;
- (5) avec les car. 4⁰ (pour dents supérieures) et 5⁰ (pour les dents inférieures);
- (6) avec les car. 370⁰ (absence d'une néocristide), 371⁰ (présence d'un bras postérieur du protoconide) et 387⁰ (absence d'un mésolophide);
- (7) avec les car. 145⁰ (présence d'un protolophe labial), 175¹ (présence d'une troisième crête transverse) et 211⁰ (présence d'un métalophe).

La taille n'a pas été prise en compte dans les analyses, mais le report de ce caractère (inféré à partir de la taille des dents) a posteriori sur la topologie de l'AG1 indique clairement qu'une masse corporelle très réduite serait l'état ancestral chez les caviomorphes (Fig. 7). Il est à noter qu'aucun reste ou fragment dentaire d'espèces de rongeurs de moyenne ou de grande tailles n'est enregistré à ce jour sur l'ensemble des localités éocènes échantillonnées à Contamana, bien que des restes et fragments dentaires de plus grandes taille (attribuables à d'autres groupes de vertébrés) y aient été découverts en nombre. La bunodontie/lophodontie a été considérée avec le car. 1 à trois états: bunodontie, avec des loph(-id)es bas et lophodonte (avec des loph[-id]es hauts). Ces trois états ne permettent pas, toutefois, d'obtenir une résolution aussi fine que pour le (3). Enfin, la plésiomorphie de l'état (8) n'est pas vérifiée (car. 215²), ce caractère étant ambigu entre les états (0) (pas de connexion) et (3) (connexion au postérolophe) à la base du clade Caviomorpha. L'évolution du caractère (8) est difficile à apprécier pour deux raisons: i) sa dilution dans les deux caractères 215² (connexion linguale du métalophe avec la troisième crête) et 216² (double connexion linguale du métalophe: avec la troisième crête et le postérolophe); et ii) une importante variation et un fort polymorphisme des car. 215 et 216.

Pozomys ucayaliensis, *Tarapotomys mayoensis* et *T. subandinus* sont trois espèces amazoniennes récemment décrites (Boivin *et al.* 2017a, 2018a). Leur patron dentaire montre des caractères plus dérivés que chez *Cachiyacuy* et *Canaanimys* (e.g. tendances à l'hyposodontie, à la taeniodontie et à la réduction du métalophe). Ces caractères sont développés de façon convergente chez les quatre super-familles de caviomorphes, ce qui rendait l'attribution suprafamiliale de ces taxons délicate (famille *incertae sedis*; Boivin *et al.* 2017a, 2018a). D'après l'AG1, la convergence de ces caractères (car. 9¹, 147¹, 151¹,



FIG. 7. — Caractère « taille » (i.e., longueur) des dents, reporté a posteriori sur la topologie de l'AG1 (Fig. 5) avec le logiciel Mesquite v.2.72 (Maddison & Maddison 2009). Ce caractère a été ordonné et a été codé pour l'ensemble des taxons.

211¹, 212¹) est vérifiée entre certains taxons de différentes super-familles, mais également avec des taxons des caviomorphes basaux tels que *Pozomys* et *Tarapotomys*. Dans l'AG7, *Plesiosteiromys* se branche avec *Pozomys*, *T. mayoensis* et *T. subandinus* en raison d'un seul caractère partagé avec *T. subandinus*: un bras postérieur du paracône épais sur les molaires supérieures (car. 143¹). Ce caractère n'est retrouvé que chez trois autres caviomorphes (*Branisamyopsis*, *Garridomys* et *Proechimys*). Cependant, d'autres taxons sont polymorphes pour ce caractère: ils montrent un bras postérieur du paracône épais sur certaines de leurs molaires supérieures et fin sur d'autres (*C. contamanensis*, *Steiromys*, *Eosallamys*, *Eoincamys valverdei* et divers hystricognathes africains). De plus, ce caractère reste peu codé à l'échelle des caviomorphes (chez 29/91 taxons). *Plesiosteiromys* n'est documenté que par une seule dent, la M2 MUSM 2893 (Boivin *et al.* 2017b). Ce taxon a originellement été rapproché des éréthizontoïdes, sans contrainte phylogénétique formelle, en raison de l'étendue de ses flexi antérieur et postérieur et d'une ressemblance générale avec *Eopululo* de Santa Rosa (Frailey & Campbell 2004). *Eopululo* est lui aussi documenté par quelques restes dentaires seulement, dont une seule molaire supérieure complète (LACM 143269) qui ne présente aucun métalophe, tout comme MUSM 2893. Néanmoins, l'étendue des flexi n'a pas été prise en compte (voir paragraphe suivant sur *Shapajamys*) et *Eopululo* n'a pas été inclus dans l'analyse. Ainsi, la position de *Plesiosteiromys* à la base des caviomorphes reste incertaine et nécessite d'être confirmée par l'apport de matériel plus abondant documentant ces taxons.

Dans l'étude de la faune de rongeurs de Santa Rosa, Frailey & Campbell (2004) décrivent pour la première fois le genre *Eobranisamys* et lui attribuent deux espèces: *E. romeropittmanae* et *E. riverai*. Récemment, une troisième espèce découverte à CTA-27 lui a été rapportée: *E. javierpradoi* (Boivin *et al.* 2017a). Ce genre présente des caractères dentaires similaires à ceux de *Branisamys*, taxon du Déséadien de Bolivie (Salla; Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976). Cela est particulièrement visible au niveau de ses dp4 et molaires supérieures qui développent un patron taeniodonte et pentalophodonte, caractérisé par une forte troisième crête transverse et un métalophe fort et bien défini. *Branisamys* a été initialement attribué aux dasyproctidés (i.e., Caviioidea) par Lavocat (1976). Du fait de la relation étroite présumée entre *Branisamys* et *Eobranisamys*, ce dernier avait également été assigné à la famille des dasyproctidés (Frailey & Campbell 2004). Cependant, d'autres auteurs (Patterson & Wood 1982; Kramarz *et al.* 2013; Vucetich *et al.* 2015b) ont remis en question l'appartenance de *Branisamys* aux cavioides, en soulignant des affinités le rapprochant plutôt des dinomyidés ou des chinchilloïdes. Comme souligné précédemment (Boivin *et al.* 2017a), le statut suprafamilial d'*Eobranisamys* demeurait jusqu'alors quelque peu ambigu. Outre la position basale au sein des caviomorphes occupée par *Eobranisamys* dans l'AG1, ce dernier n'est pas associé à *Branisamys*, qui est placé parmi les cavioides non-dasyproctidés (voir section « Les cavioides basaux et le cas de *Perimys* »). La position basale d'*Eobranisamys* est notamment soutenue par l'absence de certaines synapo-

morphies décrivant les Caviioidea (nœud O; car. 9, 47 et 70), le nœud Q (car. 115) et les Chinchilloidea (car. 183).

Shapajamys labocensis a été précédemment décrit comme appartenant à la famille des éréthizontoïdes sur la base de (1) sa brachyodontie, (2) non-taeniodontie, (3) des flexi(-des) étendus, (4) d'une P4 au contour circulaire, de molaires supérieures (5) pentalophodontes avec (6) un métalophe bien développé, et (7) une très faible obliquité de ses loph(-id)es (Boivin *et al.* 2018a). Cependant, les états (1), (5) et (7) sont plésiomorphes au sein des caviomorphes comme vu ci-dessus, de même que l'état (2) correspondant aux caractères 360⁰, 85⁰, 147⁰, 151⁰, 346¹ et 403⁰. Ils ne témoignent donc pas de relations étroites avec les éréthizontoïdes qui ont conservé ces caractères primitifs. Les autres états (3), (4) et (6) n'ont malheureusement pas été pris en compte dans l'analyse, leur traduction en caractères à états multiples et leur codage étant difficiles à envisager au vu de la diversité des morphologies observées (avec une multitude de formes intermédiaires) sur l'ensemble des taxons considérés. *Shapajamys* n'est codé pour aucun des caractères non-ambigus soutenant les éréthizontoïdes (caractères dentaires et crâniens). En revanche, *Shapajamys* diverge des éréthizontoïdes du nœud N2 par un entoconide postérieurement isolé sur les m1-2 (car. 397⁰; alors qu'il est connecté au postérolophide chez les taxons du nœud N2) et par la présence d'une néocristide 2 sur ses dp4 (car. 320¹), une structure seulement retrouvée chez *E. romeropittmanae*, *Branisamys*, *Luantus* et *Incamys*.

Eoespina woodi et *Eosachacui lavocati* (considérés ici comme synonymes) ont été originellement attribués aux octodontoïdes (Frailey & Campbell 2004). Comme pour *Eosallamys*, un autre genre décrit à Santa Rosa, Frailey & Campbell (2004) semblent rapprocher *Eoespina* et *Eosachacui* de *Sallamys pascuali*, notamment du fait de la réduction partagée chez ces taxons de la troisième crête transverse des molaires supérieures et de la deuxième cristide transverse des molaires inférieures (respectivement, métalophe et métalophide *sensu* Frailey & Campbell [2004]). *Sallamys* (Bolivie et Pérou; fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur; Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Shockey *et al.* 2009) a été placé par Patterson & Wood (1982) au sein des Echimyidae, sous-famille des Heteropsomyinae. À la suite de ces derniers auteurs, Frailey & Campbell (2004) ont assigné *Eosallamys*, *Eoespina* et *Eosachacui* à cette même famille et sous-famille. La position de *Sallamys* au sein des échimyidés hétéropsomyinés a été depuis contestée et des analyses cladistiques récentes suggèrent plutôt une parenté proche de *Sallamys* avec les octodontoïdes cténomyinés (Verzi *et al.* 2016), ou les octodontoïdes basaux (Arnal & Vucetich 2015a). Ce dernier résultat est conforté par notre analyse (voir section « Octodontoïdes: nouvelle définition des Acaremyidae et Adelphomyidae, n. stat., et taxons fossiles au sein du groupe couronne »). En outre, les caractères qui rapprocheraient *Eoespina* et *Eosachacui* (et *Eosallamys*) de *Sallamys* évoqués par Frailey & Campbell (2004) n'apparaissent pas valides. En effet, la troisième crête et la deuxième cristide ne sont pas réduites mais sont souvent composées de deux structures différentes: un mésolophe et mésolophule pour les molaires supérieures, et un bras postérieur du protocon-

ide et un néomésolophide pour les molaires inférieures. En revanche, la présence de molaires supérieures non-taeniodontes, à crêtes transverses et qui tendent à être tétralophodontes (suite à une réduction/absence du métalophe) chez *Eoespina* et *Eosachacui*, rappelle le patron typiquement observé chez les octodontoïdes déséadiens (e.g. *Platypittamys* et *Deseadomys*) et miocènes (e.g. *Dudumys*, *Caviocricetus* et *Acaremys*). *Eoespina* et *Eosachacui* se branchent à la base des octodontoïdes dans les deux autres études phylogénétiques dans lesquelles ils ont été inclus (Arnal & Vucetich 2015a; Arnal *et al.* 2017). Toutefois, ces études focalisées sur les relations au sein des octodontoïdes n'ont inclus qu'une dizaine de caviomorphes non-octodontoïdes. D'après l'AG1, la tétralophodontie des molaires supérieures (et des dp4) pouvant être observée chez *Eoespina-Eosachacui* serait une convergence par rapport à la condition observée chez les octodontoïdes (car. 115⁰, 211¹ et 212¹). *Eoespina-Eosachacui* ne se branche pas au sein des octodontoïdes ni à la base des (octodontoïdes + chinchilloïdes) en raison de l'absence de nombreux caractères non-ambigus soutenant les nœuds correspondants (nœuds P, Q, R et T) :

- la position plus linguale du métacône par rapport au paracône sur les M2 (car. 203²; ces deux cuspidés sont alignées chez *Eoespina-Eosachacui*);
 - un métacône crestiforme sur les M3 (car. 202¹; cette cuspidé est distincte chez *Eoespina-Eosachacui*);
 - un bras postérieur du métaconide absent sur les p4 (car. 263¹; structure présente chez *Eoespina-Eosachacui*);
 - un mésostylide, un néomésolophide et un bras antérieur de l'entoconide absents sur les molaires inférieures (car. 366⁰, 383⁰ et 396⁰; structures présentes chez *Eoespina-Eosachacui*).
- Dans l'AG1, les genres *Eobranisamys* et *Tarapotomys* sont monophylétiques au contraire de *Cachiyacuy*: *C. kummeli* constitue le premier rameau divergeant des caviomorphes (nœud B) tandis que *C. contamanensis* serait plus proche de *Eoespina-Eosachacui* (nœuds C, puis D). Cependant, les nœuds C, D et E sont soutenus par un seul caractère non-ambigu chacun (car. 38², 341¹ et 208⁰). *Cachiyacuy kummeli* et *C. contamanensis* étant respectivement codés 0 et 0+1 pour le caractère 341, leur divergence est surtout liée aux deux autres caractères: 38 (orientation du protolophe lingual sur les P4) et 208 (isolement postérieur du métacône sur les M3).

Le statut de Palaeosteiomys: éréthizontoïde? caviotide? ou autre? *Palaeosteiomys amazonensis* est une espèce récemment découverte à Contamana et jusqu'à présent restreinte à la localité CTA-32, datée de l'Oligocène supérieur (Boivin *et al.* 2017b). *Palaeosteiomys* a été initialement rapproché des éréthizontoïdes sur les bases de caractères typiques du groupe: un néolophide et des flexides mésiodistalement étendus sur les molaires inférieures, et un métalophe bien développé sur les molaires supérieures (Boivin *et al.* 2017b).

Dans l'AG1, *Palaeosteiomys* occupe une position ambiguë: il est phylogénétiquement proche des éréthizontoïdes et des caviotides, mais la relation précise avec ces deux groupes est irrésolue. Cependant, sur les huit arbres équiparcimonieux, quatre d'entre eux soutiennent une position basale de *Palaeosteiomys* au sein des caviotides, et les arbres restants présentent

ce genre en groupe frère du clade (Erethizontoidea, Cavoidea). Il partage avec ces deux super-familles trois caractères non-ambigus (nœuds N et O; car. 123¹, 142¹ et 384¹). Le non-rapprochement de *Palaeosteiomys* avec les éréthizontoïdes et l'irrésolution du nœud M peuvent être expliqués par :

- la non-inclusion de deux caractères dans les analyses: l'étendue des flexides des molaires inférieures et le développement du métalophe sur les molaires supérieures (comme signalée en section *Les groupes basaux des caviomorphes*);
- le néolophide (car. 370¹) est observé uniquement chez les éréthizontoïdes (dans l'AG1), mais seulement chez quelques espèces du groupe assez éloignées de *Palaeosteiomys*: *Branisamyopsis* et *Neosteiomys*. Un néolophide peut être également présent sur les molaires inférieures de *Steiromys*, mais cet état est polymorphe chez ce genre. Le développement d'un néolophide chez *Palaeosteiomys* apparaît ici comme une convergence par rapport à la configuration de *Branisamyopsis* et *Neosteiomys*;
- *Palaeosteiomys* n'est pas codé pour trois des quatre caractères non-ambigus soutenant le clade des éréthizontoïdes, et il en diffère pour le quatrième (car. 375² au lieu de 375⁰ chez les éréthizontoïdes);
- *Palaeosteiomys* n'est pas codé pour sept des dix caractères non-ambigus soutenant le clade des caviotides et il arbore un état différent pour les trois derniers (car. 9⁰ au lieu de 9¹⁻³ chez les caviotides, 146¹ au lieu de 146⁰ et 401⁰ au lieu de 401¹; les 146 et 401 sont cependant polymorphes au sein des caviotides).

Deux familles ou deux sous-familles d'éréthizontoïdes?

Dans l'AG1 et à l'exclusion de *Shapajamys*, *Palaeosteiomys* et *Plesiosteiomys*, les taxons fossiles précédemment attribués aux éréthizontoïdes sont associés aux représentants actuels du groupe inclus dans l'analyse (*Chaetomys*, *Coendou* et *Erethizon*). Une dichotomie basale des éréthizontoïdes est obtenue avec le regroupement d'*Hypsosteiomys* avec *Chaetomys* d'une part (nœud N1), et d'autre part la séquence (*Protosteiomys*, (*Steiromys*, ((*Coendou*, *Erethizon*), (*Eosteiomys*, (*Branisamyopsis*, *Neosteiomys*))))); nœud N2). Ces deux ensembles correspondent ainsi aux deux sous-familles des éréthizontoïdes, Chaetomyiinae et Erethizontinae (au sein de la famille des Erethizontidae), définies à partir des représentants actuels de la super-famille (Patton *et al.* 2015). En effet, la divergence précoce de *Chaetomys* et sa différenciation morphologique vis-à-vis des autres éréthizontoïdes actuels justifient l'établissement d'une sous-famille (Martin 1994; Woods & Kilpatrick 2005), voire d'une famille (Upham & Patterson 2015) à partir de ce genre. L'analyse de la distribution des caractères dans l'AG1 révèle en fait une distinction assez peu marquée entre les deux clades (N1 et N2), ce qui suggérerait plutôt une correspondance de ces nœuds au rang sous-familial :

- un nombre assez faible de caractères non-ambigus soutenant chaque nœud (cinq pour N1 et 2 pour N2);
- sur les cinq caractères non-ambigus soutenant le nœud N1, trois sont retrouvés de façon convergente chez au moins un taxon du groupe N2 (*Steiromys*, *Branisamyopsis* et *Neosteiomys*);
- pour l'un des deux caractères non-ambigus soutenant le nœud N2 (397¹), l'état 1 est également retrouvé chez *Hypsosteiomys*, qui est polymorphe pour ce caractère (397⁰⁺¹);

– pour le second caractère soutenant le nœud N2 (1970), une réversion (1971) est possible pour certains taxons issus de ce nœud (*Erethizon* et *Branisamyopsis*).

Les relations obtenues au sein des éréthizontoïdes dans l'AG1 divergent des résultats de Candela (2004), fondés sur Candela (2000, 2001), ces derniers montrant une dichotomie basale entre les Erethizontinae (*Erethizon*, *Coendou*) et les Steiromyinae (*Hypsosteiromys*, (*Neosteiromys*, (*Branisamyopsis* (*Eosteiromys*, *Steiromys*))). Les différences topologiques (i.e., position d'*Hypsosteiromys*, relations des autres taxons fossiles entre eux et avec *Erethizon-Coendou*) entre les deux analyses peuvent être expliquées par :

- l'inclusion de *Chaetomys* dans l'AG1, taxon non pris en compte par Candela (2004) ;
- des groupes externes différents et la prise en considération d'un nombre plus important de taxons dans l'AG1 (caviomorphes non-éréthizontoïdes) ;
- des jeux de caractères différents : celui de l'AG1 est fortement dominé par les traits dentaires, tandis que celui de Candela (2004) semble plus axé sur la morphologie cranio-mandibulaire.

Les cavioides basaux et le cas de Perimys

Tous les fossiles étroitement apparentés aux taxons modernes de cavioides divergent basalement aux caviidés dans l'AG1 selon la séquence (*Branisamys*, (*Neoreomys*, (*Australoprocta*, (*Luantus*, (*Asteromys*, *Perimys* (caviidés modernes)))))).

Branisamys et *Australoprocta* ont été originellement attribués aux dasyproctidés (Lavocat 1976; Kramarz 1998). Comme précédemment évoqué (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), l'attribution de *Branisamys* aux dasyproctidés a été contestée par plusieurs auteurs (Hartenberger 1975; Patterson & Wood 1982; Kramarz *et al.* 2013; Vucetich *et al.* 2015b). Sans plus amples explications, Hartenberger (1975) rapprochait *Branisamys* des dinomyidés (Hartenberger 1975 : pl. 1, fig. 1). Ce rapprochement fut formalisé par Patterson & Wood (1982), qui plaçaient alors *Branisamys* au sein des dinomyidés, du fait de sa morphologie crânienne similaire à celle de *Dinomys* (Patterson & Wood 1982: 446, tableau 7). Selon ces auteurs, le passage du plan dentaire de *Branisamys* vers celui de *Dinomys*, bien qu'entraînant plusieurs modifications (e.g. élévation de la couronne, élongation des dents, etc.), aurait été possible en considérant une morphologie dentaire proche de celle de *Drytomomys aequatorialis*. Patterson & Wood (1982) ont noté toutefois des ressemblances entre *Branisamys* et les dasyproctidés, qui témoigneraient d'une parenté moins directe, et positionnaient ainsi les dinomyidés (*Branisamys* inclus) et les dasyproctidés au sein d'une même super-famille, celle des cavioides. L'apparentement des dasyproctidés aux cavioides est fortement soutenu par des études phylogénétiques fondées sur des données moléculaires, au contraire de celui des dinomyidés (aujourd'hui restreints au seul *Dinomys branickii*), qui présentent d'étroites relations avec les chinchillidés (e.g. Fabre *et al.* 2012; Upham & Patterson 2015). Suivant Patterson & Wood (1982) et prenant en compte ces données moléculaires, Kramarz *et al.* (2013) ont considéré *Branisamys* comme étant un dinomyidé chinchilloïde. Ces auteurs signalent que *Branisamys* montre une P4

entièrement molarisée comme chez les autres chinchilloïdes (excepté les deux néoépiblemidés présumés, *Scotamys* et *Perimys*), et présenterait des caractères moins dérivés que les autres représentants du groupe, tels qu'une couronne dentaire plus basse et une homogénéité de l'épaisseur de l'émail des bords d'attaque et de fuite des dents jugales. Néanmoins, l'analyse cladistique opérée par Kramarz *et al.* (2013), fondée sur 39 caractères dentaires, crâniens et mandibulaires, ne soutient pas une parenté de *Branisamys* avec les dinomyidés, ce genre divergeant à la base des chinchilloïdes. En outre, cette analyse n'a pris en compte aucun des membres avérés des trois autres super-familles, mis à part l'octodontoïde fossile *Prospaniomys*, utilisé comme seul groupe externe. Dans l'AG1, la position de *Branisamys* à la base des caviidés peut être expliquée par :

- la dissemblance de *Branisamys* pour la majorité des caractères non-ambigus soutenant le nœud O1 (*Dasyprocta*, *Cuniculus*) : car. 254², 437⁰, 472⁰ et 473⁰. *Branisamys* n'est pas codé pour deux d'entre eux (car. 455² et 503²) et montre un état polymorphe pour le dernier (car. 367⁰⁺¹) ;
- la dissemblance de *Branisamys* pour 10/25 des caractères non-ambigus de *Dasyprocta* : car. 22², 35¹, 213², 223¹, 227⁰, 229⁰, 231⁰, 410⁰, 414⁰ et 460⁰. *Branisamys* n'est pas codé pour onze d'entre eux (car. 20², 375², 376², 433², 444², 450², 451², 467², 470², 485² et 509²). Il ne montre que 2/25 caractères communs à *Dasyprocta* : une néocristide parfois présente dans l'antéroflexide sur les p4 (car. 268¹) et un bras postérieur du protoconide long sur les m1-2 (car. 372⁰) ;
- la divergence de *Branisamys* pour 2/6 des caractères non-ambigus des chinchilloïdes : présence d'un mésolophule sur les M1-2 (car. 177¹) et un mésolophe connecté au mésolophule sur les M1-2 (car. 183¹). *Branisamys* n'est pas codé pour deux d'entre eux (car. 153² et 255²) ;
- la dissemblance de *Branisamys* pour 1/3 des caractères non-ambigus soutenant le nœud R (Chinchilloidea, Octodontoidea) : un métacône distinct sur les M3 (car. 202¹) alors que cette cuspidé, lorsqu'elle est présente, est crestiforme chez les chinchilloïdes ;
- *Branisamys* montre les cinq caractères non-ambigus soutenant le nœud O2. Parmi ces cinq caractères, la présence d'un mésolophide sur les m3 (car. 389¹) est exclusivement rencontrée, au sein des caviomorphes, chez les représentants de ce groupe, *Dasyprocta* et *Coendou*. Cependant, certains chinchilloïdes partagent les quatre autres de façon convergente (car. 3², 222⁰, 374¹ et 461²).

Les trois caractères non-ambigus des dinomyidés sont tous partagés par *Branisamys*. Toutefois, chez les dinomyidés, deux de ces caractères (car. 211⁰ et 409⁰) sont des réversions. En effet, cette famille montre une morphologie pour ces deux caractères qui ressemble à la condition observée chez les caviomorphes basaux. De plus, d'après l'AG1, une courte excroissance du protocône sur les P4 (car. 31¹), qui traduit la molarisation des P4 évoquée par Kramarz *et al.* (2013), se développerait de manière convergente entre les Erethizontoidea-Cavioides, certains Chinchilloidea (représentants du nœud S5) et certains Octodontoidea (*Galileomys*, *Acaremys* et *Sciarmys*). Les cavioides développeraient secondairement une excroissance longue du protocône sur les P4 (car. 31⁰; réversion).

Kramarz (1998) assigne *Australoprocta* (Formation Sarmiento, Argentine; Colhuehuapien, Miocène inférieur) aux dasyproctidés sur la base : (1) d'une couronne dentaire haute à croissance limitée, (2) de dents quadrangulaires qui deviennent plus larges que longues avec l'usure, (3) de vallées étroites assez persistantes, (4) d'un plan pentalphodonte des molaires supérieures et (5) de la présence d'une crestule accessoire dans le paraflexus. Selon Kramarz (1998), bien qu'il possède certains caractères apparaissant plus dérivés que chez *Dasyprocta* (i.e., des molaires supérieures non complètement pentalphodontes et des loph[-id]es plus obliques), *Australoprocta* serait plutôt un représentant basal des dasyproctidés du fait d'une couronne moins haute que *Dasyprocta*, de P4 non molarisées et de M3 divergentes des M1-2. Les caractères (1), (3) et (4) ont été pris en compte dans l'AG1 :

- (1) avec le car. 9¹ ou 2 (*Australoprocta* est codé 9¹ tandis que *Dasyprocta* est codé 9²);
- (3) avec les car. 227⁰ ou 1 (paraflexus), 229⁰ ou 1 (mésolflexus mésial), 231¹ (postéroflexus), 410¹ (antéroflexide), 412¹ (mésolflexide) et 414¹ (métaflexide);
- (4) avec les car. 145⁰ (présence d'un protolophe labial), 175¹ (présence d'une troisième crête transverse) et 211⁰ (présence d'un métalophe).

Le caractère (1) est trouvé chez les dasyproctidés mais également chez certains caviidés fossiles tels que *Asteromys* (codé 9¹ dans l'AG1) ou *Luantus* (codé 9² dans l'AG1). Comme le signale Kramarz (1998), la pentalphodontie des molaires supérieures (3) est un caractère ancestral chez les caviomorphes (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), de même que chez les cavioidés et les caviidés. Ainsi, ces deux caractères (1) et (3) ne permettent pas de regrouper *Australoprocta* avec les dasyproctidés de manière certaine. Pour le caractère (2), *Dasyprocta* possède des flexi plus persistants que chez certains caviidés (e.g. *Luantus*), mais sur l'ensemble des taxons observés dans cette analyse et au niveau d'usure considéré pour les caractères 227, 229 et 231, les flexi de *Dasyprocta* se réduisent modérément (229²) ou fortement (227² et 231¹). Au même degré d'usure (notamment basé sur celui de la MACN CH 1776; Kramarz 1998 : figure 3E, p. 184), *Australoprocta* semble avoir un paraflexus et un mésolflexus mésial peu réduits (227² et 229²), tandis que son postéroflexus a disparu (230⁰), des caractères qui participent sans doute à la dissemblance d'*Australoprocta* avec *Dasyprocta*. De même, pour les molaires inférieures, *Dasyprocta* possède un métaflexide très réduit (414¹) alors qu'*Australoprocta* semble avoir un métaflexide encore bien développé (414⁰) à un stade d'usure comparable. Toutefois, *Australoprocta* n'étant connu que par des dents isolées, l'évolution ontogénétique du patron de ses molaires supérieures est difficilement appréciable et a pu être ici mal interprété. Dans l'AG1, *Australoprocta* diverge de *Dasyprocta* :

- pour 7/25 des caractères non-ambigus de *Dasyprocta* : car. 35¹, 213², 227⁰, 229⁰, 372¹⁺², 373² et 414⁰. *Australoprocta* n'est pas codé pour quinze d'entre eux (car. 20[?], 22[?], 231[?], 268[?], 375[?], 376[?], 433[?], 444[?], 450[?], 451[?], 460[?], 467[?], 470[?], 485[?] et 509[?]). Il ne montre que 2/25 caractères communs à *Dasyprocta* : un postérolophe peu ou pas connecté à l'hypocône sur

les M3 (car. 223⁰) et une forte réduction de l'antéroflexide sur les molaires inférieures (car. 410¹);

- notamment par une longue excroissance du protocône, qui se connecte à l'hypocône, sur les P4 (i.e., P4 non molarisée; 31⁰), tandis que cette structure est courte (non connectée à l'hypocône) chez *Dasyprocta*.

La position de *Perimys* au sein des cavioidés obtenue dans l'AG1 est à première vue très surprenante. En effet, ce genre, retrouvé dans diverses formations géologiques d'Argentine datées du Miocène inférieur (formations Sarmiento, Santa Cruz, Pinturas et Cerro Boleadoras; Colhuehuapien et Santacrucien SALMAS) et au Chili (Pampa Castillo; Santacrucien et Friasien), développe un patron dentaire très simplifié, rappelant fortement celui des chinchilloïdes actuels (et particulièrement *Lagostomus*) ou de représentants fossiles de cette super-famille (e.g. *Phoberomys*, *Neoepiblema* et *Eoviscaccia*). Du fait d'un patron dentaire très ressemblant à ces derniers, *Perimys* a été placé de façon récurrente dans les Chinchilloidea (Miller & Gidley 1918; Simpson 1945; Schaub 1953, 1958; Landry 1957; Woods 1984). Certains auteurs l'ont placé au sein d'une famille de chinchilloïdes éteints, les néoépiblemidés (e.g. Ameghino 1887; McKenna & Bell 1997; Flynn *et al.* 2002; Kramarz 2002), une relation récemment soutenue par deux analyses cladistiques (Rasia & Candela 2017; Kerber *et al.* 2018). Ces analyses, fondées sur le travail de Kramarz *et al.* (2013), se concentrent sur les relations phylogénétiques des chinchilloïdes et n'incluent que *Prospaniomys* en groupe externe. La position de *Perimys* au sein des cavioidés dans l'AG1 peut être expliquée par plusieurs facteurs :

- aucun caractère crânien ou mandibulaire n'a été contrôlé pour *Perimys*, ce dernier ayant été codé sur la base de *P. intermedius*, essentiellement connu par des restes dentaires;
- d'innombrables convergences entre les cavioidés et les chinchilloïdes qui peuvent brouiller le signal. Sur l'ensemble des caractères non-ambigus des différents nœuds qui soutiennent son affiliation aux cavioidés, *Perimys* montre des états convergents avec les taxons du groupe couronne des chinchilloïdes pour la majorité (18/32; *Perimys* non codé pour 11 d'entre eux);
- une grande variation du patron des prémolaires définitives de *Perimys*, notamment ses P4, par rapport à celui des taxons du groupe couronne des chinchilloïdes. *Perimys* diverge notamment de ces taxons par une longue excroissance du protocône sur les P4 (car. 31⁰), tandis que cette structure est courte chez le groupe couronne des chinchilloïdes;
- une interprétation particulière des homologues dentaires chez les chinchilloïdes. Chez les représentants de cette super-famille, les loph(-id)es sont généralement fortement obliques. Chez les dinomyidés, ils tendent à s'individualiser formant ainsi des lamines parallèles (car. 244¹-248¹; e.g. *Drytomomys*) et certains membres de cette famille peuvent développer des lamines surnuméraires, notamment sur les M3/m3 (e.g. *Potamarchus*, *Eumegamys*). Les dinomyidés montrent souvent avec l'usure une perte de loph(-id)es ou lamines (due à la fusion de deux loph(-id)es ou lamines, à l'avant pour les dents inférieures et à l'arrière pour les dents supérieures; e.g. *Scleromys*, *Drytomomys*, *Potamarchus*). Les patrons dentaires

des dents jugales de certains néoépiblémidés (*Neopiblema* et *Phoberomys*) et de certains genres actuels (*Dinomys*, *Chinchilla* et *Lagidium*), ressemblant fortement à ceux des dinomyidés, la formation de lamines est considérée chez ces genres. Un autre phénomène assez similaire est observé chez les caviomorphes : des loph(-id)es fusionnent avec l'usure et forment des structures, nommées ici lobes, souvent plus longs antéropostérieurement que les lamines, moins obliques, généralement peu parallèles et peu répétés (car. 235¹ et 418¹). La formation de lobes caractérise notamment les dents des cavioides (e.g. *Asteromys*, *Luantus*, *Eocardia* et les caviidés actuels) et elle est accompagnée d'une extension transverse de l'hypoflexus et de l'hypoflexide (car. 234¹ et 416¹). D'autres taxons tels que *Cephalomys*, *Banderomys*, *Scotamys*, *Litodontomys*, *Eoviviparomys*, les cténoomyidés ou les octodontidés montrent la formation de lobes. L'analyse du matériel attribué à *Perimys intermedius* et notamment des dents les plus fraîches, semble indiquer le développement de lobes chez ce taxon, associé à une extension transverse de l'hypoflexus et de l'hypoflexide. L'extension des ces flexi(-des) n'étant observée que chez les cavioides, ces caractères soutiennent le rapprochement de *Perimys* avec les cavioides, obtenu dans l'AG1.

Ces interprétations concernant la formation de lamines/lobes chez les chinchilloïdes et les caviomorphes en général demeurent toutefois du domaine de l'hypothèse. La limite entre ces deux conditions, lamines/lobes, peut être ambiguë chez certains taxons comme *Garridomys* ou *Eoviviparomys*, ce qui n'exclut pas d'autres assumptions (voir Kramarz *et al.* 2013). Comme le notent Kramarz *et al.* (2013), les homologies entre les structures occlusales des chinchilloïdes paléogènes-miocènes et celles des chinchilloïdes modernes (et des taxons fossiles qui leur sont directement apparentés) sont incertaines en raison de registres paléontologiques et des trajectoires ontogénétiques incomplets, et ne permettent pas de privilégier pour l'instant une hypothèse plutôt que d'autres.

Dans ses travaux de thèse, Pérez (2010b) a effectué une étude cladistique qui a permis une meilleure compréhension des relations phylogénétiques et de l'évolution des « éocardiidés », et plus généralement des caviidés (travaux formalisés par Pérez 2010a; Pérez & Vucetich 2011, 2012a, b; Pérez & Pol 2012; Pérez *et al.* 2012). Les trois taxons précédemment discutés (*Branisamys*, *Australoprocta* et *Perimys*) ne sont pas inclus dans ces travaux, au contraire de *Neoreomys* (formations Sarmiento et Pinturas, Argentine; Miocène inférieur), qui était auparavant souvent considéré comme un dasyproctidé (e.g. Miller & Gidley 1918; McKenna & Bell 1997), *Luantus* (formations Sarmiento et Pinturas, Argentine; Laguna del Laja, Chili; Miocène inférieur) et *Asteromys* (Cabeza Blanca, Laguna de los Machos, Argentine; fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur). La position de ces trois derniers genres comme caviidés basaux et la divergence basale de *Neoreomys* dans l'AG1 sont en accord avec les travaux correspondants (Pérez 2010a, b; Pérez & Vucetich 2011, 2012a, b; Pérez & Pol 2012; Pérez *et al.* 2012). Cependant, *Luantus* diverge avant *Asteromys* dans l'AG1, tandis qu'une relation inverse, plus en conformité avec les données stratigraphiques, est obtenue dans les travaux de Pérez (et cela pour les trois espèces incluses de *Luantus* qui

divergent après *Asteromys*). Dans l'AG1, le patron occlusal des p4 de *Luantus* apparaît plus primitif que celui d'*Asteromys* pour trois caractères : la présence d'un métalophulide I (car. 259⁰) et d'un bras antérieur du métaconide (car. 260⁰), deux structures absentes chez *Asteromys*, et l'absence de cristide/éperon du métaconide (car. 267⁰), qui est au contraire présent chez *Asteromys*. *Luantus* a été contrôlé à partir du matériel attribué à *L. propheticus* figuré par Kramarz (2006a: 772, 773, figs 2, 3). Chez les formes hypsodontes comme *Luantus*, la présence d'un métalophulide I (car. 259⁰), d'un bras antérieur du métaconide (car. 260⁰) et d'un bras antérieur du protoconide (car. 261⁰) est potentiellement liée à l'usure, ces structures pouvant être absentes sur des germes et apparaître à un stade d'usure plus avancé. Toutefois, l'analyse des p4 de *L. propheticus* à divers stades d'usure (Kramarz 2006a: 773, fig. 3) semble indiquer la présence d'un bras antérieur du métaconide et donc d'un métalophulide I, alors que la présence d'un bras antérieur du protoconide semble plus variable (*Luantus* est codé 0+1 pour ce caractère). Ces observations nécessitent d'être confirmées avec un nombre de spécimens plus conséquent qui permettrait une meilleure compréhension des stades ontogénétiques de *Luantus*.

Eosallamys et Mayomys

Deux taxons apparaissent en groupes basaux du clade (Chinchilloidea, Octodontoidea) dans l'AG1 : *Eosallamys* (Santa Rosa, Pérou, ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004) et *Mayomys* (TAR-01, Pérou, Oligocène inférieur; Boivin *et al.* 2018a).

Suivant le même raisonnement que pour *Eoespina* et *Eosachacui* (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), l'attribution d'*Eosallamys* aux échimyidés hétéropsomyinés par Frailey & Campbell (2004) est remise en cause. Dans leur étude visant à une meilleure compréhension des grandes radiations des rongeurs octodontoïdes au Paléogène et Miocène, Arnal & Vucetich (2015a) et Arnal *et al.* (2017) ont inclus *Eosallamys* dans leur analyse cladistique. Les résultats obtenus par ces auteurs soutiennent une position d'*Eosallamys* en octodontoïde basal. Pourtant, contrairement aux patrons dentaires d'*Eoespina* et d'*Eosachacui*, qui montrent une similarité apparente avec les octodontoïdes (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), celui d'*Eosallamys* apparaît clairement éloigné des membres de cette super-famille, et rappelle plus celui de taxons considérés comme primitifs au sein des caviomorphes (*Cachiyacuy* et *Canaanimys*) en raison de : sa brachyodontie, des molaires inférieures tétralophodontes avec une deuxième cristide bien développée, des molaires supérieures pentalophodontes avec une troisième crête transverse, et un métalophe bien développés, pouvant être connectés lingualement (Boivin *et al.* 2017a). Cependant, la plésiomorphie de ce dernier trait n'est pas confirmée dans l'AG1 à l'inverse des autres caractères (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), et *Eosallamys* présente deux caractères dérivés à l'échelle des caviomorphes, qui le rapprochent en fait du clade (Chinchilloidea, Octodontoidea) dans l'AG1 : un métacône absent sur les P4 (car. 64¹) et un métacône positionné plus lingualement au paracône sur les M2 (car. 203²).

Le genre *Mayomys*, récemment décrit à TAR-01, a initialement été assigné aux octodontoïdes (Boivin *et al.* 2018a). Cette attribution repose sur plusieurs ressemblances entre *Mayomys* et des octodontoïdes paléogènes (e.g. *Platypittamys*, *Paulacoutomys*) et miocènes (e.g. *Dudumys*) telles que la tétralophodontie des dP4 et M1-2, résultant de l'absence de métalophe, la forme allongée des dP4 et la réduction de la seconde cristide (i.e., bras postérieur du protoconide court et absence de néomésolophide) des molaires inférieures. D'après les résultats de l'AG1, les absences du métalophe sur les dP4 (car. 115⁰) et sur les M1-2 (car. 211¹) seraient des caractères dérivés partagés avec les chinchilloïdes, alors que la forme allongée des dP4 (73²) et un bras postérieur du protoconide court (372¹) seraient des états ancestraux observés chez d'autres caviomorphes. L'évolution de la longueur du bras postérieur du protoconide des m1-2 est néanmoins difficile à apprécier en raison d'une forte variation intertaxonomique et intrataxonomique (polymorphisme). L'absence de néomésolophide sur les molaires inférieures (car. 383⁰) est l'un des caractères non-ambigus soutenant le clade des octodontoïdes (nœud T). *Mayomys* montre, toutefois, un polymorphisme pour ce caractère (codé 383⁰⁺¹), ainsi que pour deux caractères non-ambigus du clade T : un bras postérieur du métaconide court (car. 360¹), et l'absence à la fois du mésostylide (car. 366⁰) et du bras antérieur de l'entoconide (car. 396⁰) sur les molaires inférieures. La non-inclusion de *Mayomys* au sein des octodontoïdes s'explique surtout par la morphologie de sa p4, qui apparaît primitive pour certains caractères : un bras antérieur du métaconide connecté à celui du protoconide (car. 262¹; libre chez les octodontoïdes) ; la présence d'un bras postérieur du métaconide (car. 263⁰; absent chez les octodontoïdes) et d'un mésostylide (car. 265¹). De plus, il n'y a pas de réduction importante de l'antéroflexide sur les molaires inférieures de *Mayomys* (car. 410⁰), contrairement aux octodontoïdes.

Les chinchilloïdes basaux

Plusieurs taxons sont situés à la base des chinchilloïdes dans l'AG1 :

- les espèces récemment décrites de l'Oligocène supérieur de Contamana (CTA-61 et CTA-32 : *Chambiramys shipiborum*, *Chambiramys sylvaticus* et *Scleromys praecursor*; Boivin *et al.* 2017b) et de l'Oligocène inférieur de la région de Tarapoto/Shapaja (*Eoincamys valverdei* et *Eoincamys parvus*; Boivin *et al.* 2018a) ;
- les deux espèces d'*Eoincamys* découvertes à Santa Rosa (Pérou, ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur) : *E. ameghinoi* et *E. pascuali* (Frailey & Campbell 2004) ;
- *Incamys bolivianus* de Salla (Bolivie, fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur; Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982) associée ici à *Microscleromys* de La Venta (Colombie, fin Miocène moyen; Walton 1997) ;
- *Garridomys* de la Formation Cerro Bandera (Argentine, Miocène inférieur; Kramarz *et al.* 2013) associé aux deux espèces d'*Eoviscaccia* : *E. frassinettii* (Termas del Flaco, Chili, Oligocène inférieur; Bertrand *et al.* 2012) et *E. australis* (formations Sarmiento, Cerro Bandera et Chinchinales, Miocène inférieur; Kramarz 2001b; Vucetich *et al.* 2010b).

– les espèces de *Scleromys* des formations Santa Cruz et Pinturas (Argentine) datées de la fin du Miocène inférieur : *S. osbornianus* (Ameghino 1894; Kramarz 2006b), *S. angustus* (Ameghino 1887) et *S. quadrangulatus* (Kramarz 2006b).

Comme *Branisamys* (voir section « Les cavioides basaux et le cas de *Perimys* »), *Incamys* a été originellement attribué aux cavioides et à la famille des dasyproctidés (Lavocat 1976). Dans leur révision de la faune de Salla, Patterson & Wood (1982) ont signalé une divergence importante entre la morphologie crânienne de *Branisamys* et celle d'*Incamys*, malgré le fait que ces deux taxons se ressemblent fortement d'un point de vue dentaire. Ces auteurs ont assigné *Branisamys* aux dinomyidés, tandis qu'*Incamys* est resté assigné aux dasyproctidés, comme initialement proposé par Lavocat (1976). Cependant, Vucetich *et al.* (2015b) ont récemment remis en question cette assignation et ont rapproché *Incamys* des chinchilloïdes du fait d'une morphologie différente du foramen incisif entre *Incamys* et les dasyproctidés modernes. De plus, *Incamys* montre des affinités avec les chinchilloïdes et particulièrement avec les chinchillidés au niveau de son patron dentaire, caractérisé par une réduction des loph(-id)es et une hétérogénéité de l'épaisseur de l'émail entre les bords d'attaque et de fuite (Vucetich *et al.* 2015b). Une relation récemment soutenue par l'analyse cladistique réalisée par Busker & Dozo (2018) dans laquelle l'espèce *Incamys bolivianus* est plus proche du chinchilloïde *Eoviscaccia* que des taxons cavioides inclus dans l'analyse. Le résultat obtenu dans l'AG1 est en adéquation avec Vucetich *et al.* (2015b) et Busker & Dozo (2018). L'appartenance d'*Incamys* aux chinchilloïdes dans l'AG1 repose notamment sur le fait qu'*Incamys* présente plusieurs caractères non-ambigus de la super-famille :

- une protohypsodontie (car. 92) ;
- une épaisseur hétérogène de l'émail de l'hypoflexus et hypoflexide sur les molaires (car. 131) ;
- une tendance à la taeniodontie sur les P4 (car. 36¹), les M1-3 (car. 147¹ et 151¹) et les molaires inférieures (car. 403¹) ;
- une tendance à une connexion linguale du mésolophe avec le postérolophe sur les M1-2 (car. 183⁴) ;
- une tendance à la perte du métacône sur les M1-2 (car. 199¹) ;
- un protoconide plus développé que le métaconide sur les p4 (car. 256²) ;
- une perte de la connexion linguale du métalophulide I avec le métaconide sur les p4 (car. 311⁰).

Le genre *Eoincamys* a été décrit à Santa Rosa avec *E. pascuali* comme espèce type et *E. ameghinoi* comme espèce assignée (Frailey & Campbell 2004). De par les ressemblances entre *Eoincamys* et *Incamys* (i.e., tendances à la taeniodontie sur les molaires supérieures et inférieures, à une connexion linguale du mésolophe réduit avec le postérolophe, à la perte du métacône sur les M1-2 et à une réduction du néomésolophide sur les molaires inférieures), Frailey & Campbell (2004) ont assigné *Eoincamys* aux dasyproctidés. À l'occasion de la description de deux nouvelles espèces attribuées à *Eoincamys* (*E. valverdei* et *E. parvus*), le statut suprafamilial de ce genre a été discuté et, comme pour *Incamys*, un rapprochement avec les chinchilloïdes a été envisagé (voir Boivin *et al.* 2018a). Une affinité *Eoincamys*-chinchilloïdes est soutenue par l'AG1, et cela pour les quatre espèces du genre.

Le genre *Chambiramys* a été récemment décrit (Boivin et al. 2017b) à CTA-32 (avec *C. shipiborum*) et à CTA-61 (avec *C. sylvaticus*), dans l'Oligocène supérieur de Contamana. *Chambiramys sylvaticus* présente les mêmes caractères qu'*Incamys* et *Eoincamys*, et se rapproche notamment d'*E. pascuali* par la forte obliquité des loph(-id)es sur les molaires. *Chambiramys shipiborum* montre les mêmes tendances que *C. sylvaticus* et *E. pascuali*, mais avec une tendance plus marquée; ses molaires supérieures sont caractérisées par l'absence du mésolophe et la seule molaire inférieure (MUSM 2846) qui lui est attribuée par l'absence du néomésolophide. Plusieurs de ces traits (i.e., taeniodontie des molaires supérieures et inférieures, connexion linguale du mésolophe réduit avec le postérolophe et une réduction du néomésolophide sur les molaires inférieures) se retrouvent également chez d'autres taxons comme les chinchilloïdes *Scleromys* et *Drytomomys*, le dasyproctidé présumé *Microscleromys* (voir Walton 1997) et chez l'octodontoïde *Protadelphomys*. Au vu de ces apparentes convergences et du précédent statut suprafamilial incertain d'*Incamys* et d'*Eoincamys*, *Chambiramys* n'a originellement été attribué à aucune super-famille (« super-famille *incertae sedis* »; Boivin et al. 2017b). Comme pour *Incamys* et *Eoincamys*, les deux espèces de *Chambiramys* et *Microscleromys* divergent au sein des chinchilloïdes dans l'AG1. Les affinités de *Protadelphomys* avec les octodontoïdes sont soutenues dans l'AG1 et les caractères similaires entre *Protadelphomys* et ces divers taxons sont interprétés comme des convergences.

Dans l'AG1, les quatre espèces d'*Eoincamys* ne forment pas un groupe monophylétique, pas plus que les deux de *Chambiramys*, ces six espèces divergeant successivement à la base des chinchilloïdes. La position de ces taxons dans l'AG1 reflète l'accentuation des tendances précédemment discutées, avec à la base *E. ameghinoi* qui montre des loph(-id)es peu obliques, un mésolophe réduit lingualement libre ou tourné vers le postérolophe mais sans connexion avec ce dernier, et un néomésolophide pouvant encore être connecté à l'ectolophide. *Eoincamys pascuali* diverge en dernier. Bien que présentant un patron dentaire plutôt intermédiaire entre *E. ameghinoi* et *E. pascuali*, *Incamys* diverge après *E. pascuali*. Cette position s'explique par le fait que trois traits plus dérivés sont présents chez *Incamys*: des dents protohypsoodontes avec des loph(-id)es très épais et une épaisseur hétérogène de l'émail de l'hypoflexus et de l'hypoflexide sur les molaires. Au contraire, les espèces d'*Eoincamys* et de *Chambiramys* sont caractérisées par des dents brachyodontes ou mésodontes avec des loph(-id)es moins épais, et une épaisseur homogène de l'émail de l'hypoflexus et de l'hypoflexide sur les molaires.

Après avoir été attribué successivement aux échimyidés (Ameghino 1889), aux myocastoridés (Scott 1905) et aux dasyproctidés (Patterson & Wood 1982), le genre *Scleromys* est à l'heure actuelle considéré comme un dinomyidé par de nombreux auteurs (e.g. Fields 1957; Walton 1997; Kramarz 2006b). L'appartenance de *Scleromys* aux dinomyidés est soutenue par des études cladistiques récentes (Kramarz et al. 2013; Kerber et al. 2017, 2018; Rasia & Candela 2017). Dans l'AG1, aucune des quatre espèces de *Scleromys* incluses dans

l'analyse (*S. osbornianus*, *S. angustus*, *S. quadrangulatus* et *S. praecursor*) ne se branchent au sein des dinomyidés, lesquels s'avèrent ici plus étroitement apparentés aux chinchillidés (*Chinchilla*, *Lagidium* et *Lagotomus*) et néoépiblemidés (*Neopiblema*). Les espèces de *Scleromys* ne partagent pas la majorité des caractères non-ambigus soutenant le groupe couronne des chinchilloïdes (nœud S8) et ceux soutenant les dinomyidés (nœud S9):

- une hétérogénéité de l'épaisseur de l'émail importante sur les molaires (car. 14¹), alors qu'elle est moins prononcée chez *Scleromys*;
- un métalophe présent sur les M1-2 (car. 211⁰), alors qu'il est absent chez *Scleromys*;
- des lamines présentes sur les M1-2 (car. 244¹), les M3 (car. 245¹) et sur les molaires inférieures (car. 426¹), tandis qu'elles sont absentes chez *Scleromys*;
- un antéroflexide présent sur les molaires inférieures (car. 409⁰), alors qu'il est absent chez *Scleromys*;
- un diastème inférieur court (car. 434¹), alors qu'il est encore plus court chez *Scleromys*;
- une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis*, située sous la m1 (car. 440¹), tandis qu'elle est positionnée sous la p4 ou entre la p4-m1 chez *Scleromys*;
- une origine de la crête massétérique sous la m2 (car. 442¹), tandis qu'elle est sous la m1 chez *Scleromys*;
- un diastème supérieur court (car. 461²), tandis qu'il est plus long chez *Scleromys*.

Dans l'AG1, *S. angustus* et *S. quadrangulatus* forment un clade alors que *S. osbornianus* diverge au nœud précédent. En effet, ce dernier développe: i) un mésolophe lingualement libre sur les P4 (car. 57⁰) alors que ce dernier est connecté au postérolophe chez *S. angustus* et *S. quadrangulatus*; et ii) un bras postérieur du protoconide sur les p4 (car. 269⁰) qui est absent chez *S. angustus* et *S. quadrangulatus*. *Scleromys praecursor* diverge quant à lui bien plus tôt, et loin des autres représentants du genre, notamment en raison de l'épaisseur homogène de l'émail de l'hypoflexus et hypoflexide sur ses molaires (car. 13⁰), alors qu'elle est hétérogène chez les trois autres espèces de *Scleromys*. Ces résultats suggèrent manifestement l'attribution de l'espèce *S. praecursor* à un nouveau genre. Nous révisons cette espèce dans la section Systématique et proposons de l'attribuer à *Maquiamys praecursor* n. comb.

D'après des analyses cladistiques récentes (Kramarz et al. 2013; Kerber et al. 2017, 2018; Rasia & Candela 2017), *Garridomys* et *Eoviscaccia* sont soit des taxons apparentés au clade (Chinchillidae, Neopiblemidae), soit plus étroitement apparentés à certains autres membres de ce clade. Cependant dans l'AG1, pas plus que pour *Scleromys*, ils ne sont inclus dans le groupe couronne des chinchilloïdes. En effet, ils ne partagent pas la majorité des caractères non-ambigus soutenant ce clade (nœud S8), ni celui des chinchillidés-néoépiblemidés (nœud S10):

- l'absence d'alignement entre le protolophe, la mure et le bras antérieur de l'hypocône sur les P4 (car. 63⁰) et les M1-2 (car. 198⁰);
- l'absence de connexion linguale du mésolophe sur les M3 (car. 185⁰);

- l'absence d'alignement prononcé entre la mure et le bras antérieur de l'hypocône sur les M1-2 (car. 196⁰);
- la présence d'un métalophe sur les M1-2 (car. 211⁰);
- la présence de lamines sur des M1-2 fraîches (car. 245¹) et sur les molaires inférieures (car. 426¹);
- l'absence systématique de la néocristide dans l'antéroflexide des p4 (car. 263⁰);
- une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis*, située sous la m1 (car. 440¹);
- une origine antérieure de la crête massétérique de la mandibule sous la m2 (car. 442¹).

Les relations phylogénétiques des néoépiblemidés avec les autres groupes de chinchilloïdes ne sont pas claires. La plupart des études suggèrent une affinité avec les dinomyidés (e.g. Horovitz *et al.* 2006; Kramarz *et al.* 2013; Kerber *et al.* 2016) ou les chinchillidés (e.g. Kerber *et al.* 2017, 2018; Rasia & Candela 2017). C'est cette dernière hypothèse de parenté entre les néoépiblemidés et les chinchillidés qui est ici soutenue dans l'AG1, sur la base de neuf caractères communs :

- l'absence d'alignement prononcé entre la mure et le bras antérieur de l'hypocône sur les P4 (car. 62⁰), les M1-2 (car. 196⁰) et les M3 (car. 197⁰);
- l'absence d'alignement entre le protolophe, la mure et le bras antérieur de l'hypocône sur les P4 (car. 63⁰) et les M1-2 (car. 198⁰);
- la présence de trois lamines sur des M1-2 fraîches ou peu usées (car. 248⁰);
- l'absence systématique de la néocristide dans l'antéroflexide des p4 (car. 263⁰);
- l'absence du néomésolophide sur les molaires inférieures (car. 383⁰);
- un foramen dans le canal lacrymal de taille moyenne (car. 481¹).

Octodontoïdes : nouvelle définition des Acaremyidae et Adelphomyidae, n. stat., et taxons fossiles au sein du groupe couronne

Contrairement à ceux de Verzi *et al.* (2014, 2016), les résultats d'Arnal & Vucetich (2015a) et Arnal *et al.* (2017) soutiennent la divergence de plusieurs taxons fossiles en dehors du groupe couronne des octodontoïdes. Arnal & Vucetich (2015a) reconnaissent ainsi cinq groupes basaux principaux :

- *Draconomyis* (Argentine, fin Oligocène inférieur; Vucetich *et al.* 2010b);
- un groupe rassemblant *Eosallamys* (Pérou, ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004) et des taxons provenant de niveaux d'âge fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur : *Paulacoutomys* (Brésil; Vucetich *et al.* 1993b), *Sallamys pascuali* et *Migraveramus* (Bolivie; Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982), *Llitun* et *Leucokephalos* (Argentine; Vucetich *et al.* 2015b);
- un groupe rassemblant *Eosachacui* et *Eospina* (Pérou, ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004), et *Sallamys? minutus* (Brésil, fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur; Vucetich & Ribeiro 2003);
- un groupe rassemblant divers taxons d'Argentine documentant une période temporelle étagée de la fin du Paléogène au Miocène moyen : *Protacaremys*, *Acarechimys*, *Plesiarechimys*,

Caviocricetus, *Dudumys*, *Platypittamys*, *Galileomys* et *Acaremys* (Wood 1949; Vucetich *et al.* 1993a, 2010a, 2015b; Vucetich & Verzi 1996; Walton 1997; Flynn *et al.* 2002, 2008; Vucetich & Kramarz 2003; Kramarz 2004; Vucetich & Vieytes 2006; Croft *et al.* 2011; Arnal *et al.* 2014; Tejada-Lara *et al.* 2015; Arnal & Vucetich 2015b; Antoine *et al.* 2016);

– *Prospaniomys* (Vucetich *et al.* 2010a; Arnal & Kramarz 2011). Dans l'AG1, certains taxons sont situés basalement au sein des octodontoïdes, comme dans l'analyse d'Arnal & Vucetich (2015a) : *Draconomyis*, *Leucokephalos*, *Sallamys*, *Platypittamys*, *Galileomys*, *Acaremys*, *Prospaniomys*, *Plesiarechimys*, *Caviocricetus*, *Dudumys* et *Prospaniomys*. Cependant, ces taxons ne montrent pas la même séquence de branchement que dans l'analyse d'Arnal & Vucetich (2015a), en raison :

– de la divergence plus précoce d'*Eospina-Eosachacui* (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes ») et d'*Eosallamys* (voir section « *Eosallamys* et *Mayomys* ») en dehors des octodontoïdes dans l'AG1 ;

– de la non-inclusion de certains taxons dans l'AG1 : *Migraveramus*, *Llitun*, *Paulacoutomys*, *Sallamys? minutus*, *Protacaremys* et *Acarechimys* ;

– de l'inclusion dans l'AG1 de taxons miocènes non pris en compte par Arnal & Vucetich (2015a) : *Willidewu*, *Sciamys*, *Prostichomys* et *Pampamys* (Vucetich & Verzi 1991; Verzi *et al.* 1995; Kramarz 2001c, 2004; Flynn *et al.* 2002; Kramarz *et al.* 2010; Arnal & Vucetich 2011; Olivares *et al.* 2012; Arnal & Pérez 2013);

– du soutien d'une relation étroite entre *Draconomyis* et *Leucokephalos* dans l'AG1. Ces deux taxons ont une largeur de la m1 supérieure à la celle de la p4 (car. 253⁰), tandis que les autres octodontoïdes montrent un état plus dérivé pour ce caractère (largeur de la m1 inférieure ou égale à celle de la p4; car. 253¹);

– de la non-inclusion dans l'AG1 de *Plesiarechimys*, *Caviocricetus* et *Dudumys* au sein du clade des acarémyidés (formés ici par *Acaremys*, *Sciamys*, *Galileomys*, *Platypittamys*, *Deseadomys* et *Willidewu*). Ces trois taxons présentent une rétention des prémolaires déciduales (car. 10¹), un caractère les rapprochant des adelphomyidés et du groupe couronne des octodontoïdes. De même, *Caviocricetus* et *Dudumys* sont caractérisés par une absence du bras postérieur du protoconide sur les m3 (car. 374¹), comme chez la plupart des octodontoïdes modernes.

Arnal *et al.* (2017) reconnaissent un grand nombre de taxons basaux (11). Dans leur analyse, *Caviocricetus* et *Dudumys* ne divergent pas au sein des acarémyidés comme dans l'AG1. Les différences de composition des taxons basaux entre les analyses d'Arnal & Vucetich (2015a) et d'Arnal *et al.* (2017) peuvent s'expliquer par un échantillonnage taxonomique différent, et l'ajout d'une vingtaine de nouveaux caractères dans Arnal *et al.* (2017) par rapport à Arnal & Vucetich (2015a).

De plus, certains taxons (*Adelphomyis* et *Stichomys*; Ameghino 1887; Kramarz 2004) qui appartiennent au groupe couronne des octodontoïdes dans les analyses d'Arnal & Vucetich (2015a) et d'Arnal *et al.* (2017), occupent ici une position basale au sein de cette super-famille. Ils forment avec *Prostichomys* un clade qui peut être reconnu comme la famille des Adelphomyidae, n. stat. Patterson & Pascual (1968)

avaient initialement décrit, au sein des Echimyidae, la sous-famille des Adelphomyinae, qui regroupait des taxons mésodontes avec une forte tendance à l'obliquité des loph(-id)es : *Adelphomys*, *Stichomys*, *Paradelphomys*, *Xylechimys* et *Deseadomys*. D'autres taxons ont été par la suite attribués à cette sous-famille comme *Prostichomys*, *Microscleromys* ou *Quebradadomys* (Walton 1997; Kramarz 2001c; Croft *et al.* 2011). Cependant, *Deseadomys* semble être plus proche des acarémyidés que des adelphomyidés dans l'AG1 en raison de plusieurs caractères : i) partagés entre *Deseadomys* et les acarémyidés ; et ii) non-partagés entre *Deseadomys* et les adelphomyidés :

- un remplacement des dp4/dP4 chez *Deseadomys* (car. 10⁰) au contraire d'une rétention chez les adelphomyidés ;
- une largeur des M1-2 supérieure à leur longueur (car. 122⁰ et 123⁰) chez *Deseadomys*, tandis que leur largeur est égale ou inférieure à leur longueur chez les adelphomyidés ;
- la formation d'une cristide postérieure formée par la fusion de l'hypolophide avec le postérolophide sur les p4 (car. 288¹) comme chez les autres acarémyidés ;
- la présence du bras postérieur du protoconide sur les m3 (car. 374⁰) chez *Deseadomys*, ce bras étant absent chez les adelphomyidés.

Concernant la position de *Deseadomys*, un résultat similaire est soutenu par l'analyse d'Arnal *et al.* (2017), dans laquelle ce taxon diverge au sein des octodontoïdes basaux, avant les acarémyidés, et apparaît très éloigné des adelphomyidés *Adelphomys* et *Xylechimys*.

Sciamys a été précédemment attribué aux acarémyidés (Arnal & Vucetich 2011; Arnal & Pérez 2013), ce qui est confirmé par l'AG1.

Willidewu et *Pampamys* ont historiquement été inclus au sein des échimyidés (Vucetich & Verzi 1991; Verzi *et al.* 1995; Olivares *et al.* 2012; Olivares & Verzi 2015), des relations non soutenues dans l'AG1 :

- *Willidewu* diverge des échimyidés et se branche au sein des acarémyidés du fait de sa brachyodontie (car. 9⁰), de la substitution de ses dp4/dP4 (car. 10⁰) et d'un éperon du métaconide présent sur ses molaires inférieures (car. 369¹) ;
- *Pampamys* constitue l'un des octodontoïdes basaux qui divergent entre les acarémyidés et les adelphomyidés. Il est notamment caractérisé par un hypolophide des molaires inférieures peu oblique (car. 401⁰), tandis que chez la majorité des échimyidés cette cristide est fortement oblique. Il présente également une troisième cristide fortement orientée mésiolingualement sur les dp4 (car. 328²), alors que cette cristide est moins oblique ou droite chez les échimyidés.

Loretomys, restreint à CTA-32 et peu documenté (seulement connu par deux molaires supérieures), a été décrit comme un représentant des octodontoïdes, notamment en raison de sa brachyodontie, des lophes peu obliques et de l'absence du métalophe et de métacône sur ses molaires (Boivin *et al.* 2017b). Cette attribution est corroborée par l'AG9 dans laquelle *Loretomys* se place au sein des acarémyidés. Ils partagent avec certains membres de cette famille un bras antérieur de l'hypocône non aligné avec la mure sur les M1-3 (car. 196⁰ et 197⁰).

La structuration du groupe couronne des octodontoïdes de l'AG1 varie assez fortement de celles obtenues précédemment et s'appuyant sur des caractères uniquement morphologiques (Carvalho & Salles 2004; Candela & Rasia 2012; Olivares *et al.* 2012; Arnal & Pérez 2013; Arnal *et al.* 2014, 2017; Arnal & Vucetich 2015a, b). Ces différences observées entre l'AG1 et les études précédentes peuvent en partie s'expliquer par l'utilisation d'une contrainte pour les taxons modernes, fondées sur des données génétiques robustes (Upham & Patterson 2015) dans l'AG1. Bien que Verzi *et al.* (2016) combinent à la fois caractères moléculaires et morphologiques pour leur analyse phylogénétique, les relations obtenues entre les échimyidés modernes diffèrent légèrement de celles de la contrainte utilisée dans l'AG1 (e.g. place de *Thrichomys*). Dans l'AG1, plusieurs taxons fossiles du Miocène-Pliocène se branchent au sein du groupe couronne des octodontoïdes : *Pithanotomys*, *Xenodontomys*, *Neophanomys*, *Protadelphomys*, *Maruchito* et *Spaniomys* (Vucetich & Bond 1984; Reguero & Candela 2001; Vucetich *et al.* 1992; Vucetich *et al.* 1993a; Vucetich & Verzi 1994; Verzi 1999; Verzi *et al.* 1999, 2003, 2011; Flynn *et al.* 2002, 2008; Kramarz 2004; Deschamps & Tomassini 2016).

Pithanotomys et *Xenodontomys* sont respectivement associés aux octodontidés et aux cténomyidés actuels dans l'AG1, un résultat en accord avec des études antérieures (Arnal & Vucetich 2015a; octodontinés et cténomyinés *sensu* Verzi *et al.* 2016).

Neophanomys est généralement rapproché de l'ensemble octodontidés-cténomyidés (e.g. Verzi *et al.* 1999, 2011), une parenté soutenue dans l'étude phylogénétique de Verzi *et al.* (2016), *Neophanomys* se branchant au sein des octodontidés. Cependant, dans l'analyse d'Arnal & Vucetich (2015a), *Neophanomys* est positionné en dehors de cette famille et des cténomyidés. Dans l'AG1, *Neophanomys* est associé aux cténomyidés, une relation soutenue par trois caractères non-ambigus relatifs à la persistance des flexides (car. 350¹, 413¹ et 423¹). *Neophanomys* diverge des octodontidés car il ne présente pas la majorité des caractères non-ambigus soutenant cette famille (car. 226¹, 392⁰, 420³, 421³, 424¹ et 425⁰).

Protadelphomys a été originellement décrit comme un échimyidé (Vucetich & Bond 1984; Vucetich *et al.* 1992; Vucetich & Verzi 1994). *Protadelphomys* a été ensuite placé en famille *incertae sedis* (Vucetich *et al.* 2010a; Antoine *et al.* 2016) et récemment rapproché des cténomyidés (Verzi *et al.* 2016). Dans l'AG1, *Protadelphomys* se branche au sein du clade formé par *Euryzygomatomys* et *Mesocapromys/Mysateles* car il partage avec ces taxons une obliquité des crêtes des molaires supérieures (car. 196¹, 197¹ et 198¹) et une fissure sphéno-palatine postéroventralement située par rapport au foramen lacrymal (car. 487¹). Toutefois, *Protadelphomys* montre un remplacement de ses prémolaires déciduales (car. 10⁰) à la différence des autres représentants du groupe couronne des octodontoïdes qui préservent les dents déciduales.

Maruchito est communément considéré comme un échimyidé (e.g. Vucetich *et al.* 1993a; Flynn *et al.* 2008), une relation de parenté retrouvée dans l'analyse de Verzi *et al.* (2016) où *Maruchito* se rapproche des Echimyini modernes *Echimyis* et *Makalata*. Néanmoins, ici, bien que divergeant au sein des

échimyiniés, *Maruchito* est plus étroitement apparenté aux Myocastorini, notamment du fait de ses dp4 ayant un trigonide large (car. 303¹) et un ectolophide distal (car. 337¹), au contraire des Echimyini qui ne présentent pas ces caractères.

Bien que récemment rapporté aux abrocomidés (Verzi *et al.* 2016), *Spaniomys* est généralement attribué aux échimyidés (e.g. Flynn *et al.* 2002; Kramarz 2004). Dans l'AG1, *Spaniomys* est directement associé à *Myocastor* (comme dans l'analyse d'Arnal *et al.* [2017]) au sein des Echimyidae, Echimyinae et Echimyini. Son rattachement à cette tribu peut s'expliquer par certains caractères partagés avec les autres membres du groupe :

- des crêtes légèrement obliques sur les molaires supérieures (car. 4¹);
- une M2 plus grande que la M1 (car. 120⁰);
- une échancrure où s'insère le tendon du *masseter medialis pars infraorbitalis*, située sous la m1 (car. 440¹) et connectée aux crêtes massétérique et latérale (car. 439⁴).

Cephalomyidae: cavioides ou chinchilloïdes ?

Cephalomys, *Cephalomyopsis*, *Soriamys* et *Banderomys* sont généralement regroupés au sein d'une même famille: les Cephalomyidae (Kramarz 2005). Ils documentent une fenêtre temporelle étagée de la fin de l'Oligocène inférieur au début du Miocène (Wood & Patterson 1959; Vucetich 1985, 1989; Bond *et al.* 1998; Kramarz 2001a, 2005; Vucetich *et al.* 2010b, 2015b; Busker *et al.* 2017; Busker & Dozo 2017), et sont caractérisés par des dents à couronne haute et avec des loph(-id)es qui fusionnent avec l'usure. Un autre taxon, *Litodontomys*, découvert à Cabeza Blanca en Argentine (fin de l'Oligocène inférieur-Oligocène supérieur; Loomis 1914; Wood & Patterson 1959) et qui semble développer ces mêmes caractères, a parfois été rapproché de cette famille (e.g. Simpson 1945; Kramarz 2001a, 2005). Les céphalomyidés possèdent une histoire systématique complexe. Ils ont été tout d'abord considérés comme un stock basal des hystricomorphes (Ameghino 1897), puis ont été tour à tour attribués à trois des quatre super-familles: aux octodontoïdes (Miller & Gidley 1918), aux cavioides (Simpson 1945; McKenna & Bell 1997) et aux chinchilloïdes (Loomis 1914; Wood 1955; Landry 1957). La validité des céphalomyidés a également été remise en question par Wood & Patterson (1959) et Patterson & Wood (1982). Par la suite, la découverte de restes crâniens et dentaires de céphalomyidés, datés de la fin du Paléogène et du Miocène ont permis d'accroître les connaissances sur la diversité et l'évolution du groupe (Kramarz 2005). Les études effectuées sur ce matériel ont appuyé l'hypothèse d'une affiliation de cette famille aux chinchilloïdes (Vucetich 1985, 1989; Dozo 1995; Vucetich *et al.* 1999; Kramarz 2001a). Cependant, Kramarz (2001a) a noté de fortes ressemblances ostéologiques et dentaires entre les céphalomyidés et certains cavioides (caviidés et «écardiidés»). À l'occasion de l'étude dans laquelle il décrit le genre *Banderomys*, Kramarz (2005) a réalisé une analyse cladistique incluant *Cephalomys*, *Soriamys*, *Banderomys* et des représentants de chacune des super-familles auxquelles ont été précédemment rapportés les céphalomyidés: les octodontoïdes *Platyptamys*, *Proechimys*, *Abrocoma* et *Octodontomys*; le caviotide *Luantus*; et

les chinchilloïdes *Perimys* et la combinaison (*Lagostomus* + *Eoviviscaccia*). Les résultats de cette analyse corroboraient la monophylie des trois céphalomyidés et une étroite parenté de cette famille avec le caviotide *Luantus* plutôt qu'avec les chinchilloïdes. Cette relation Cephalomyidae-Cavioidea a été récemment soutenue par l'analyse cladistique de Busker & Dozo (2018). Selon les résultats de ces auteurs, *Litodontomys* serait inclus au sein des céphalomyidés au contraire du genre *Cephalomyopsis* qui présenterait une plus étroite parenté avec les autres cavioides de l'analyse. Le genre *Cephalomys* réunissait traditionnellement trois espèces d'Argentine, *C. arcidens* (espèce type), *C. plexus* et *C. ceciae* (Cabeza Blanca et/ou La Flecha; Wood & Patterson 1959), et une de Bolivie, *C. bolivianus*. Cette dernière a originellement été décrite par Lavocat (1976) sur la base d'un seul fragment de crâne provenant de Salla (fin de l'Oligocène inférieur-Oligocène supérieur) et portant des P4-M2 très usées. Dans les années 1980 et 1990, plusieurs spécimens non publiés montrant différents stades d'usure dentaire ont été découverts et semblent documenter le même taxon décrit par Lavocat. Cependant, ce taxon se différencie des autres espèces de *Cephalomys* par plusieurs caractères dentaires et apparaîtrait plus proche de l'espèce *Asteromys punctus* (Pérez *et al.* 2018). Ce taxon a ici été inclus dans la matrice sous le nom «*Asteromys*» *bolivianus*.

Des membres des céphalomyidés (*Cephalomys arcidens* et *Soriamys*) ou des taxons rapprochés de cette famille («*Asteromys*» *bolivianus* et *Litodontomys*) ont été ici intégrés à plusieurs analyses (AG3-AG7; Tableau 2). Les résultats obtenus en AG3 et AG6, analyses pour lesquelles la position de ces taxons et celle d'*Asteromys punctus* n'ont pas été contraintes, soutiennent :

- l'inclusion de *Litodontomys* au sein des céphalomyidés (AG3 et AG6) qui est notamment soutenue par deux NA: la forme ovale des lobes antérieur (car. 420³) et postérieur (car. 421³) des m1-2;
- l'inclusion d'«*Asteromys*» *bolivianus* au sein des céphalomyidés (AG3 et AG6);
- une relation de parenté plus étroite entre «*Asteromys*» *bolivianus* et *C. arcidens* plutôt qu'avec *A. punctus* (AG3 et AG6). Cette association est soutenue par deux NA: la présence d'un sillon labial opposé à l'hypoflexus sur des dents supérieures à un stade d'usure avancé (car. 6¹) et une m2 plus longue que la m3 (car. 354²). Ces résultats laissent envisager une appartenance d'«*Asteromys*» *bolivianus* (voire de *Litodontomys*) au genre *Cephalomys*. *Asteromys punctus* est soit inclus au sein des céphalomyidés (AG3), soit correspond à un caviotide divergeant avant l'émergence de cette famille (AG6). Cependant, ce taxon n'étant documenté que par des dents inférieures, il ne présente qu'un état réellement différent sur les deux NA soutenant l'affiliation d'«*Asteromys*» *bolivianus* et de *C. arcidens*: 354¹ (le caractère 6 est codé «?» chez *A. punctus*);
- la non inclusion de *Soriamys* aux céphalomyidés (AG3).

Néanmoins, la position des taxons reconnus comme des céphalomyidés par ces analyses varient entre l'AG3 (avec *Soriamys*) et l'AG6 (sans *Soriamys*): ils divergent soit au sein des chinchilloïdes (AG3), soit au sein des cavioides (AG6). Au vu de ces résultats contradictoires, plusieurs analyses pour lesquelles la position de ces taxons est contrainte dans l'une

ou l'autre des deux super-familles ont été réalisées (AG4, AG5 et AG7 ; Tableau 2). Le nombre de pas entre l'AG3 versus les AG4/AG5 varie de manière plus importante (3,49 et 4,16 pas supplémentaires) que les différences respectives entre l'AG4 et l'AG5 (0,67 pas d'écart) et l'AG6 et l'AG7 (0,34 pas d'écart), révélant ainsi une forte instabilité du groupe (Tableau 2). Ainsi, il apparaît difficile de statuer quant à l'appartenance des céphalomyidés à une super-famille donnée. De plus, ces résultats sont également à prendre avec précaution du fait de la position incertaine de *Perimys* au sein des Caviidae (voir section « Les cavioides basaux et le cas de *Perimys* ») et nécessiteraient d'être confirmés pour les autres membres des Cephalomyidae (*C. plexus*, *C. ceciae*, *Cephalomyopsis* et *Banderomys*).

RÉSULTATS PHYLOGÉNÉTIQUES ET DONNÉES STRATIGRAPHIQUES
L'arbre de consensus strict de l'AG1 (Fig. 8) replacé dans un contexte stratigraphique est particulièrement éclairant, dans la mesure où il révèle et souligne la présence de plusieurs lignées-fantômes depuis la fin de l'Éocène moyen.

Les extensions fantômes se localisent essentiellement au niveau des représentants modernes de chacune des quatre super-familles de caviomorphes. Ces lignées-fantômes s'étendent généralement du Miocène (Miocène inférieur, moyen ou supérieur) jusqu'à nos jours. Elles correspondent sans doute pour la plupart à des extensions artificielles, inhérentes à l'échantillonnage taxonomique de l'analyse, qui n'inclut aucun taxon quaternaire, presque aucun taxon pliocène et une partie seulement des taxons miocènes connus (par opposition à l'échantillonnage quasi-exhaustif des caviomorphes paléogènes). Toutefois, certaines lignées-fantômes sont potentiellement révélatrices de lacunes du registre fossile (du moins en partie). Deux exemples, l'un chez les octodontoïdes et l'autre chez les éréthizontoïdes sont ci-dessous développés.

La lignée-fantôme de l'octodontoïde *Abrocoma* s'étend ici du début du Miocène inférieur à nos jours. *Abrocoma* et *Cuscomys* (un autre taxon actuel non considéré dans l'analyse) sont réunis au sein de la famille des abrocomidés, à laquelle est rattaché un seul genre fossile, non intégré dans l'AG1 : *Protabrocoma* (Miocène supérieur). Récemment, Verzi *et al.* (2016) ont inclus le genre *Spaniomys* (Miocène inférieur) au sein de cette famille mais ce dernier apparaît ici plus proche phylogénétiquement de *Myocastor*. En considérant *Protabrocoma* comme étroitement apparenté à *Abrocoma* et les résultats obtenus dans l'AG1, les abrocomidés comprendraient alors une lignée-fantôme couvrant la majeure partie du Miocène.

La majorité des éréthizontoïdes ont été inclus dans l'AG1 : les trois genres actuels (*Coendou*, *Erethizon* et *Chaetomys*) et tous les genres fossiles à l'exception d'*Eopululo* (?Éocène supérieur/Oligocène inférieur), *Parasteiomys* (Miocène inférieur), *Microsteiomys* (fin Miocène moyen) et *Paradoxomys* (fin Miocène supérieur). Ces quatre derniers taxons ne semblent pas avoir d'affinité directe avec *Chaetomys*, au patron dentaire très particulier, et ils se branchent probablement au sein des éréthizontinés (représentés par les deux autres genres actuels). Ainsi, l'extension fantôme de *Chaetomys* du Miocène inférieur à nos jours témoignerait bien d'une lacune manifeste du registre fossile.

Le cas de la très longue lignée-fantôme du clade (*Dasyprocta*, *Cuniculus*), qui s'étend de l'Oligocène inférieur à l'époque actuelle, est particulier. Plusieurs taxons éteints, précédemment attribués aux dasyproctidés, ont été inclus dans les analyses : *Eobranisamys*, *Eoincamys*, *Microscleromys*, *Branisamys*, *Australoprocta* et *Neoreomys*. Cependant, les résultats obtenus dans l'AG1 remettent clairement en question leur assignation à cette famille (voir section « Les cavioides basaux et le cas de *Perimys* »). Toutefois, plusieurs dasyproctidés présumés n'ont pas été inclus au sein des analyses : *Eopicure* (?Éocène supérieur/Oligocène inférieur ; Frailey & Campbell 2004), *Andemys* (Oligocène inférieur ; Bertrand *et al.* 2012), *Allloiomys* (Miocène moyen ; Vucetich 1984), *Megastus* (Miocène moyen ; Vucetich 1984), *Mesoprocta* (fin du Miocène moyen ; Croft *et al.* 2011) et *Plesiaguti* (Pléistocène ; Vucetich & Verzi 2002). Ainsi, en l'état actuel, il apparaît difficile de conclure si la lignée-fantôme du clade (*Dasyprocta*, *Cuniculus*) est seulement représentative d'un registre fossile lacunaire ou non.

Deux taxons, *Pampamys* et *Microscleromys*, présentent de très longues extensions fantômes (de plus de 14 et 15 Ma, respectivement) qui pourraient témoigner d'importants hiatus dans le registre fossile. Cependant, concernant *Pampamys*, sa position basale au sein des octodontoïdes, obtenue dans l'AG1, est en contradiction avec des analyses précédentes (Olivares *et al.* 2012 ; Verzi *et al.* 2014, 2016 ; Olivares & Verzi 2015), dans lesquelles ce taxon apparaît plus étroitement apparenté au genre actuel *Thrichomys* et au genre éteint *Eumysops* (Argentine ; Pléistocène-Pliocène) qu'aux octodontoïdes basaux. La position de *Pampamys* dans l'AG1 repose essentiellement sur deux caractères qu'il ne partage pas avec la majorité des taxons du groupe couronne des octodontoïdes (voir section « Octodontoïdes : nouvelle définition des Acaremyidae et Adelphomyidae, n. stat., et taxons fossiles au sein du groupe couronne ») ; elle nécessiterait d'être confirmée par de plus amples analyses incluant *Eumysops*.

Plusieurs lignées fantômes anciennes apparaissent à des périodes clés dans l'histoire évolutive des caviomorphes : au niveau de la divergence du groupe couronne des caviomorphes (Éocène moyen-Éocène supérieur), de la mise en place des super-familles (Éocène supérieur-Oligocène inférieur) et au sein de chacune des super-familles (notamment au niveau de leurs taxons basaux ; Oligocène, voire Miocène inférieur pour les chinchilloïdes et les éréthizontoïdes). Ces lignées-fantômes sont probablement révélatrices de lacunes dans les archives paléontologiques. En effet, bien que le registre fossile se soit considérablement enrichi dans la dernière décennie (Shockey *et al.* 2009 ; Vucetich *et al.* 2010b, 2014, 2015b ; Cerdeño 2011 ; Bertrand *et al.* 2012 ; Pérez *et al.* 2012 ; Antoine *et al.* 2012, 2016, 2017 ; Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a ; Kerber *et al.* 2017), le registre paléogène des caviomorphes demeure encore très sporadique et ce, plus particulièrement, de l'Éocène moyen à l'Oligocène inférieur.

Enfin, à l'inverse, certaines lignées-fantômes sont probablement sous-estimées à partir des résultats de l'AG1, en raison de la non-prise en compte de taxons paléogènes peu documentés comme *Eopululo* et *Eodelphomys* (Santa Rosa, Pérou, ?Éocène supérieur/Oligocène inférieur ; Frailey & Campbell

2004). *Eopululo* est le plus ancien éréthizontoïde présumé, et l'octodontoïde *Eodelphomys* pourrait être le plus ancien représentant des adelphomyidés. Ainsi, les âges d'apparition des éréthizontoïdes et des différents octodontoïdes basaux sont potentiellement plus anciens que ceux déduits des résultats de l'AG1, replacés dans leur contexte stratigraphique.

MORPHOLOGIE DENTAIRE DES CAVIOMORPHES

Évolution morphologique du patron dentaire des caviomorphes au Paléogène

Comme mentionné auparavant (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »), le plan dentaire ancestral des caviomorphes était selon toute vraisemblance proche de ceux de *Cachiyacuy* et de *Canaanimys*, c'est-à-dire caractérisé par :

- des dents brachyodontes, non-taeniodontes, avec des loph(-id)es fins et peu obliques ;
- des dents supérieures pentalophodontes avec un fort métalophe montrant lingualement des connexions avec la troisième crête ou à l'extrémité mésiale du bras antérieur de l'hypocône (et potentiellement avec le postérolophe) ;
- des molaires inférieures probablement tétralophodontes avec une deuxième cristide complète (Boivin 2017 ; Boivin & Marivaux 2018) ;
- des dp4 probablement pentalophodontes avec le développement d'un bras postérieur au protoconide, mésolophide et néomésolophide (Boivin 2017 ; Boivin & Marivaux 2018).

Comme en témoignent les taxons des localités de la fin de l'Éocène moyen de Contamana, ce patron s'est rapidement modifié avec l'apparition de certains caractères : la taeniodontie (e.g. *Canaanimys*, *Pozomys* et *Eobranisamys javierpradoi*), un métalophe fortement connecté lingualement au postérolophe et perdant sa connexion avec la troisième crête (e.g. *Eobranisamys*), et un métalophe réduit, tendant même à disparaître (e.g. *Cachiyacuy*, *Canaanimys*, *Pozomys* et cf. *Eoespina* sp. de CTA-27).

À l'Éocène supérieur-Oligocène inférieur, la mise en place et la diversification basale des quatre super-familles sont probablement allées de pair avec l'accentuation des divergences morphologiques et l'acquisition de traits de spécialisation à l'intérieur de chaque super-famille. Les loph(-id)es tendent à devenir obliques, la deuxième cristide transverse et le métalophe se réduisent (voire disparaissent) respectivement sur les molaires inférieures et supérieures et la hauteur de la couronne s'élève (i.e., mésodontie ou protohypodontie) chez plusieurs taxons dont *Tarapotomys*, les premiers chinchilloïdes (e.g. *Eoincamys*) et des adelphomyidés présumés (e.g. *Eodelphomys* et *Adelphomyinae* indet. de TAR-13 ; Frailey & Campbell 2004). Ainsi ces caractères apparaîtraient de façon convergente entre certains caviomorphes, chinchilloïdes et octodontoïdes basaux. Chez les chinchilloïdes, l'obliquité des loph(-id)es est maximale et s'accompagne d'une troisième crête transverse réduite à un court mésolophe qui se connecte lingualement au postérolophe (e.g. *Eoincamys pascuali* et *Eoincamys parvus* ; Frailey & Campbell 2004). Dès l'Oligocène inférieur, certains chinchilloïdes (*Eoviscaccia frassinettii*, *Chinchilloidea* indet. de TAR-01 et *Chinchilloidea?* gen. et sp. 2 de La Cantera ; Vucetich *et al.* 2010b ; Bertrand *et al.*

2012 ; Boivin *et al.* 2018a) présentent des patrons dentaires plus dérivés, caractérisés par une couronne plus haute, la formation de lobes/lamines et une hétérogénéité de l'épaisseur de l'émail importante entre les bords d'attaque et les bords de fuite des dents jugales (voir Kramarz *et al.* 2013). La réduction ou l'absence de métalophe sur les molaires supérieures est également observée chez les octodontoïdes (ou formes apparentées ; voir sections « *Eosallamys* et *Mayomys* », et « Octodontoïdes : nouvelle définition des *Acaremyidae* et *Adelphomyidae*, n. stat., et taxons fossiles au sein du groupe couronne », etc.) *Mayomys*, *Draconomys*, *Selvamys* (Boivin *et al.* 2018a) et *Vallehermosomys* (Vucetich *et al.* 2010b). Chez ces taxons, les loph(-id)es sont peu obliques, les néomésolophide et mésostylide tendent à disparaître et le bras postérieur du protoconide tend à se réduire sur les molaires inférieures. À l'Éocène supérieur-Oligocène inférieur, seraient enregistrés les plus anciens éréthizontoïdes présumés avec *Eopululo*, *Kishkasteiomys* et *Shapajamys* (Frailey & Campbell 2004 ; Boivin *et al.* 2018a ; voir section « Les groupes basaux des caviomorphes » pour le cas de *Shapajamys*). *Kishkasteiomys* et *Shapajamys* ont des molaires supérieures avec un métalophe connecté au postérolophe, à la différence d'*Eopululo* chez lequel aucun métalophe n'est développé. Les molaires d'*Eopululo* et *Shapajamys* présentent des flexi(-des) étendus. Enfin, un assez large panel de tailles semble présent à cette époque, allant de très petites formes (e.g. *Selvamys* ; ML = c. 1,20 et MI = c. 1,37) à des taxons de taille moyenne (e.g. *Caviomorpha* indet. 2. de TAR-22 ; ML = 3,73 et MI = 3,77 ; Boivin *et al.* 2018a).

Les caractères auparavant observés chez les éréthizontoïdes, chinchilloïdes et octodontoïdes pré-déséadiens se retrouvent respectivement chez des membres de chacune de ces super-familles au Déséadien (ainsi qu'au Miocène) : *Protosteiromys* pour les éréthizontoïdes ; *Chambiramys*, *Maquiamys* n. gen., *Incamys* et *Eoviscaccia boliviana* pour les chinchilloïdes (Lavocat 1976 ; Patterson & Wood 1982 ; Vucetich 1989 ; Boivin *et al.* 2017b ; voir section « Systématique ») ; et par exemple *Loretomys*, *Platypittamys*, *Sallamys* et *Galileomys* pour les octodontoïdes (Wood 1949 ; Lavocat 1976 ; Patterson & Wood 1982 ; Vucetich *et al.* 2015b ; Boivin *et al.* 2017b). Certaines de ces tendances s'accroissent même chez des représentants des chinchilloïdes (dont *Chambiramys*) et des octodontoïdes (e.g. *Platypittamys*, *Sallamys* et *Galileomys*). Chez *Chambiramys*, la deuxième cristide transverse des molaires inférieures et la troisième crête transverse des molaires supérieures peuvent être très réduites ou même absentes. Certains octodontoïdes déséadiens comme *Platypittamys*, *Deseadomys* et *Galileomys* montrent un patron dentaire proche de celui de *Mayomys*, *Draconomys*, *Selvamys* et *Vallehermosomys*, mais avec toutefois un mésostyle plus développé et généralement situé plus distalement sur les molaires supérieures. Outre l'absence de néomésolophide et de mésostylide, ces octodontoïdes déséadiens ont également un bras postérieur du métaconide réduit ou absent sur les molaires inférieures. Le Déséadien est caractérisé par l'apparition non-ambiguë dans le registre fossile des caviidés, avec les genres *Asteromys* et *Chubutomys*

(Wood & Patterson 1959; Pérez & Vucetich 2012b; Pérez *et al.* 2012). Ces taxons ont des dents à couronne haute (mésodontes ou hypsodontes) sur lesquelles les loph(-id)es fusionnent entre eux avec l'usure et forment deux lobes séparés par un hypoflexus/ide transversalement étendu. Les molaires inférieures d'*Asteromys* présentent un plan clairement tétralophodonte, développant quatre longues cristides transverses sur germes dentaires et dents fraîches. *Chubutomys* est caractérisé par des molaires inférieures où la fusion des lophides semble s'initier rapidement. Aucun germe dentaire n'étant attribué à ce taxon (Wood & Patterson 1959; Pérez *et al.* 2010, 2012), le nombre de cristides sur les molaires inférieures de *Chubutomys* ne peut toutefois être affirmé de façon certaine.

Caractéristiques dentaires et tendances évolutives chez les quatre super-familles

La définition de caractères dentaires propres à chacune des super-familles de caviomorphes pouvant être applicables à tous leurs représentants est quasiment impossible pour plusieurs raisons :

- de nombreux traits ont une évolution convergente et se retrouvent au sein de plusieurs super-familles et/ou caviomorphes basaux de manière indépendante. Par exemple, une augmentation de la hauteur de la couronne à partir d'une condition brachyodonte est typique des cavioides, des chinchilloïdes et du groupe couronne des octodontoides, mais se développe également chez certains octodontoides (e.g. *Sallamys*) et caviomorphes basaux (e.g. *Tarapotomys*) et tend à se développer chez l'érethizontoïde *Hypsoستيromys* (Candela & Vucetich 2002);
- en plus de 40 Ma d'évolution, la plupart des patrons dentaires ont été modifiés, parfois de façon considérable (e.g. le cas des Hydrochoerins chez les cavioides);
- les caractères dentaires se mettent généralement en place de façon progressive (transformations additives). C'est le cas par exemple de l'élévation de la couronne dentaire chez les caviidés (Pérez & Vucetich 2011, 2012a);
- les taxons montrent souvent une mosaïque de caractères témoignant : i) de différences marquées en matière de temps d'apparition et de tempo évolutif de ces traits; et ii) de probables évolutions parallèles entre taxons proches phylogénétiquement. Par exemple, les molaires supérieures d'*Eoincamys parvus* paraissent être plus dérivées que celles d'*Incams boliviensis*, du fait de l'absence totale de métalophe et d'une connexion toujours linguale entre mésolophe et postérolophe chez le premier. Chez *I. boliviensis*, ces caractères sont en effet plus variables : le métalophe est présent ou absent et le mésolophe est libre ou lié au bras antérieur de l'hypocône ou au postérolophe. En revanche, *I. boliviensis* paraît plus dérivé de par une épaisseur hétérogène de l'émail entre les bords d'attaque et de fuite sur ses dents (Vucetich *et al.* 2015b), au contraire d'*E. parvus*.

Quoi qu'il en soit, les super-familles peuvent tout de même être définies sur la base des synapomorphies présentes aux nœuds correspondants dans l'AG1 et distinguées en outre par certaines tendances ou associations de caractères, qui seront synthétisées ci-dessous.

Les Erethizontoidea. Les érethizontoïdes présentent des dents brachyodontes, généralement non-taeniodontes, et avec des loph(-id)es peu obliques. Les flexi(-des) labiaux sur les molaires supérieures et linguaux sur les molaires inférieures peuvent être étendus. Les dents supérieures montrent généralement une mure complète, un métacône et un métalophe fort ou réduit. Des P4 sont molarisées avec une courte extension postérieure de l'hypocône ne rejoignant pas l'hypocône. Certains taxons ont un mésostyle et métacône qui tendent à se fusionner en une large cuspidé sur les P4 et M1-3 (car. 48 et 210 en Annexe 2) : *Eosteiomys*, *Steiromys*, *Coendou* et *Erethizon*. Les dp4 et p4 possèdent un trigonide large. Les dp4 peuvent devenir hexalophodontes et les p4 et molaires inférieures pentalophodontes, suite au développement de loph(-id)es annexes (voir Boivin 2017; Boivin & Marivaux 2018). Les dp4 possèdent généralement des deuxième et troisième cristides bien développées. Les p4 et molaires inférieures ont une deuxième cristide le plus souvent complète et bien développée.

Les Cavioides. Les cavioides présentent des dents mésodontes ou hypsodontes (protohypsodontes et euhypsodontes), non-taeniodontes ou taeniodontes et avec des loph(-id)es peu obliques ou obliques. Les P4 sont molarisées ou non, avec généralement une forte réduction ou l'absence de la troisième crête et du métalophe. Les molaires supérieures sont le plus souvent pentalophodontes mais avec une troisième crête et un métalophe parfois réduits. Les p4 peuvent être caractérisées par l'absence de métalophulide I (e.g. *Asteromys*). Les molaires inférieures sont habituellement tétralophodontes mais avec une deuxième cristide parfois réduite. Certains cavioides sont caractérisés par la présence, voire l'abondance de ciment. Chez les caviidés, les loph(-id)es fusionnent entre eux avec l'usure et forment deux lobes séparés par un hypoflexus/ide transversalement étendu et la présence habituelle d'une projection postérieure du lobe distal sur les M3. Chez certains membres de cette famille, le patron dentaire peut se modifier suite à la formation de nouveaux flexi(-des) (e.g. *Cavia*, hydrochoerins) et l'ajout de lamines (chez les hydrochoerins).

Les Chinchilloidea. Chez les chinchilloïdes, les dents sont généralement mésodontes ou hypsodontes (protohypsodontes et euhypsodontes), taeniodontes et avec des loph(-id)es très obliques. Les dents supérieures, souvent dépourvues de métalophe, présentent une troisième crête réduite à un court mésolophe libre ou connecté au postérolophe. Les dp4 se caractérisent par la réduction de la troisième cristide à un néomésolophide connecté à la deuxième cristide ou par l'absence de la troisième cristide. Les p4 et les molaires inférieures ont une deuxième cristide très réduite, voire absente. Quand elle est présente, cette cristide apparaît être un court néomésolophide libre ou connecté au métalophulide I. Certains chinchilloïdes peuvent être caractérisés par la présence, voire l'abondance de ciment, une épaisseur hétérogène de l'émail entre les bords d'attaque et de fuite sur ses dents, la formation de lamines et/ou de lobes avec l'usure (par fusion des loph(-id)es, et l'ajout de lamines/loph(-id)es surnuméraires.

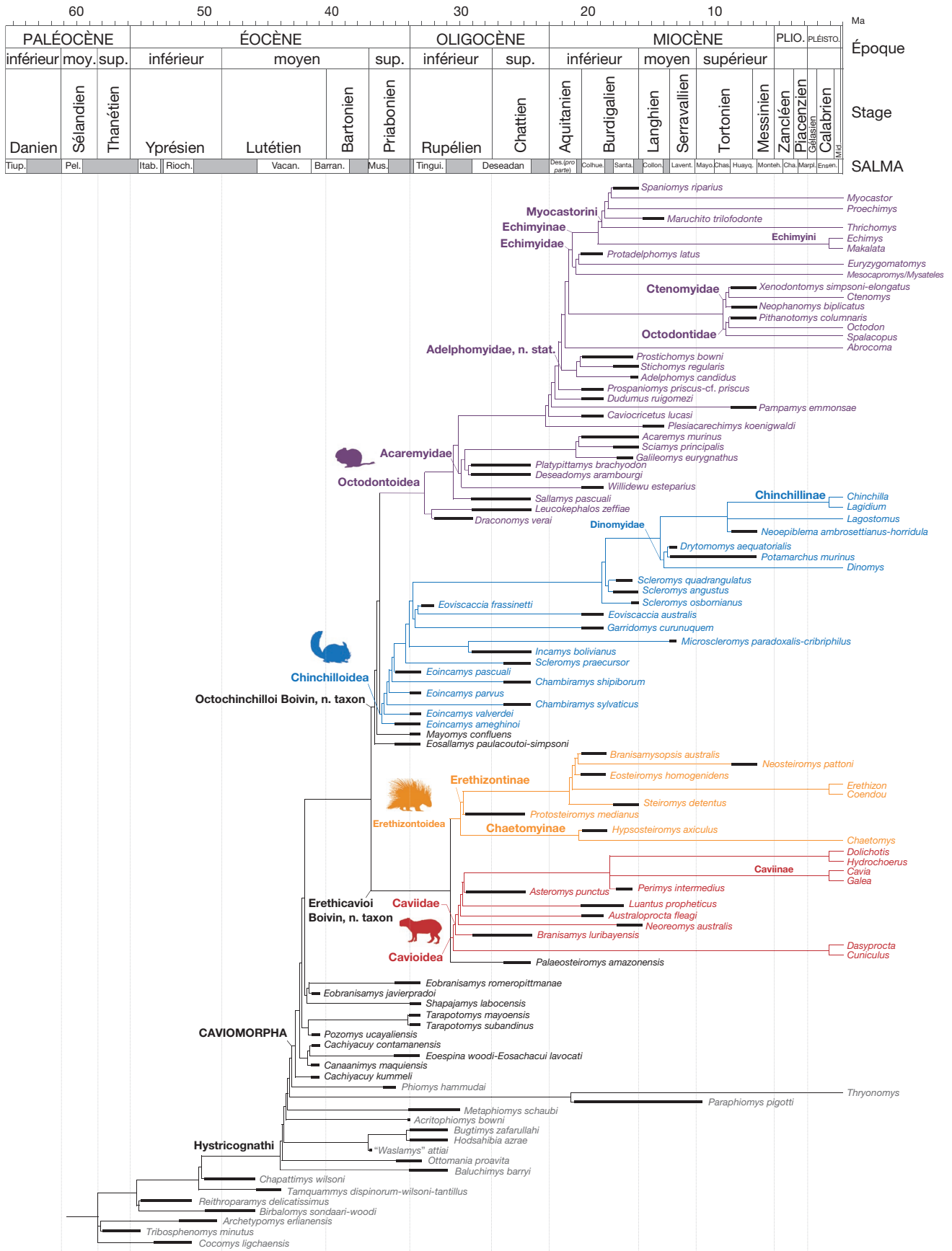


Fig. 8. — Résultats phylogénétiques de l'AG1 (Fig. 5), replacés dans un contexte stratigraphique. Le code couleur est le même que celui de la Figure 3.

Les Octodontoidea. Chez les octodontoïdes, les dents sont brachyodontes, mésodontes ou hypsodontes (protohypsodontes et euhypsodontes), généralement non-taeniodontes et avec des loph(-id)es peu obliques ou obliques. Les dents supérieures n'ont généralement plus de métalophe et ont tendance à perdre le métacone (ces deux structures pouvant être indistinctes, noyés dans le postérolophe). Les dents supérieures possèdent une large cuspidé labiodistale qui correspondrait à un mésostyle distalement déplacé et développé en surface et hauteur (ou à une structure résultant de la fusion du mésostyle et du métacone; voir Boivin 2017; Boivin *et al.* 2018a; Boivin & Marivaux 2018). Les dp4 sont caractérisées par des deuxième et troisième cristides complètes, réduites ou absentes. Chez de nombreux octodontoïdes, il est à noter la rétention des dp4/dp4. Chez certains taxons (*Platypittamys*, *Deseadomys*, *Galileomys*, *Acaremys* et *Sciамys*), l'hypolopside, l'entoconide et le postérolopside fusionnent en une seule cristide épaisse sur les p4. Dans ce groupe, on peut noter également l'absence fréquente du néomésolopside et du mésostylide sur les p4 et les molaires inférieures, la réduction des bras postérieurs du métaconide et du protoconide, et la présence de crêtes annexes (dont la cristide du métaconide; voir Boivin 2017; Boivin & Marivaux 2018) participant à la formation de la deuxième cristide. Chez les abrocomidés, octodontidés, cténomyidés et certains acarémyidés, on peut noter le développement d'un ou de plusieurs lobes avec l'usure. Dans de rares cas, on observe la formation de lamines et un développement important de cément.

APPARITION DES GRANDS GROUPES
ET RADIATIONS AU PALÉOÈNE ET AU MIOCÈNE
Âges de divergence des principaux clades

Les résultats de l'AG1, une fois replacés dans un contexte stratigraphique, fournissent des hypothèses quant aux âges de divergence des clades (Fig. 8; Tableau 4). Les caviomorphes et le groupe couronne des caviomorphes divergeraient pendant le Vacién (i.e., Éocène moyen), peu avant l'enregistrement des plus anciens représentants du groupe dans les localités éocènes de Contamana (Barrancien, fin Éocène moyen). Les quatre super-familles se mettraient en place de façon asynchrone : au Mustersien (i.e., fin Éocène moyen-début Éocène supérieur) pour les chinchilloïdes et octodontoïdes, et au Tinguiriricién (i.e., Oligocène inférieur) pour les éréthizontoïdes et cavioides. Cependant, les âges d'apparition des chinchilloïdes et des octodontoïdes sont ambigus en raison de l'âge incertain de la faune de Santa Rosa (?Éocène supérieur/Oligocène inférieur; Frailey & Campbell 2004). Si un âge Oligocène inférieur est considéré pour cette faune d'après certains auteurs (Shockey *et al.* 2004; Croft *et al.* 2008; Vucetich *et al.* 2010b, 2015b; Antoine *et al.* 2012, 2017; Kay 2015; mais voir Goin & Candela 2004; Bond *et al.* 2015), l'apparition de ces deux super-familles, potentiellement plus récente, remonterait à la toute fin de l'Éocène supérieur. De plus, comme précédemment évoqué (voir section « Résultats phylogénétiques et données stratigraphiques »), les âges de divergence des éréthizontoïdes et des cavioides sont potentiellement antérieurs, car des représentants anciens présumés de ces super-familles, *Eopululo* pour

les éréthizontoïdes et *Eopululo* pour les cavioides (tous deux découverts à Santa Rosa) n'ont pas été inclus dans l'AG1. Si *Eopululo* se branche au sein des éréthizontoïdes et/ou *Eopululo* parmi les cavioides, la divergence entre les éréthizontoïdes et les cavioides serait alors fin Mustersien (début de l'Éocène supérieur, c. 36 Ma), un âge équivalant à la divergence chinchilloïdes-octodontoïdes. En outre, l'absence de taxons basaux reconnus pour les éréthizontoïdes et les cavioides, suggère soit une origine plus ancienne des deux super-familles (et de fait une incomplétude du registre fossile), soit une mise en place très rapide des (super-)familles actuelles. Selon les résultats de l'AG1 et en considérant un registre fossile non-biaisé, les Erethizontinae, les Chaetomyiinae, les Caviidae, le clade regroupant les Dasyproctidae et Cuniculidae, et les Acaremyidae divergeraient tous à l'Oligocène inférieur, autour de 30 Ma. La majorité des grands groupes restants se mettraient en place au Miocène inférieur : Caviinae, Hydrochoerinae, Dolichotinae, Abrocomidae, Echimyidae, Capromyinae, Euryzygomatomyiinae, Echimyinae, Echimyini, Myocastorini et Adelphomyidae, n. stat. Toutefois, l'âge d'apparition de cette dernière famille est potentiellement antérieur car des taxons, qui pourraient être ses plus anciens représentants, *Eodelphomys* (Santa Rosa) et Adelphomyiinae, gen. et sp. indet. de TAR-13 (Tarapoto/Shapaja, Oligocène inférieur; Boivin *et al.* 2018a), n'ont pas été pris en compte dans les analyses (voir section « Choix des taxons »). D'après l'AG1, le groupe couronne des Chinchilloidea et les Dinomyidae apparaîtraient au Miocène moyen, et les Octodontidae, les Ctenomyidae, les Neoeplemidae et les Chinchillidae au Miocène supérieur. Certains représentants néogènes et quaternaires de ces groupes n'ont toutefois pas été inclus dans les présentes analyses, et il semble évident que ces âges de divergence sont particulièrement sous-estimés (par exemple, les chinchillidés lagostominés sont sans le moindre doute connus dès le Miocène inférieur avec *Prolagostomus* et *Pliolagostomus*; Vucetich 1984; Flynn *et al.* 2002, 2008).

Les âges de divergence des groupes couronnes des super-familles, des familles et sous-familles de l'AG1 diffèrent généralement de ceux obtenus lors de précédentes études fondées (au moins en partie) sur des caractères morphologiques et focalisées sur une partie seulement des caviomorphes (Pérez & Pol 2012; Arnal & Vucetich 2015a; Verzi *et al.* 2016; Kerber *et al.* 2018; Tableau 4) pour trois raisons principales :

– un échantillonnage taxonomique différent entre les analyses : ces études incluent des taxons non pris en compte dans l'AG1. Ils peuvent documenter et ainsi réduire les lignées-fantômes obtenues dans l'AG1 (e.g. *Phanomys*, *Guiomys* ou *Prodolichotis* pour les trois sous-familles des caviidés dans Pérez & Pol [2012]) ou au contraire, augmenter et/ou créer des extensions fantômes (e.g. *Prolagostomus* pour les deux sous-familles des chinchillidés dans Kerber *et al.* [2018]);

– des taxons communs aux analyses mais qui y occupent des positions différentes. Par exemple dans Kerber *et al.* (2018), *Garridomys* et *Eoviscaccia* sont plus étroitement apparentés aux néoeplemidés+chinchillidés et *Scleromys osbornianus* aux dinomyidés, tandis que ces taxons sont des chinchilloïdes basaux dans l'AG1. C'est également le cas majoritaire entre l'AG1 et le résultat de Verzi *et al.* (2016), où les taxons consi-

TABLEAU 4. — Comparaison des âges de divergence impliqués par la topologie de l'AG1 avec ceux d'études précédentes : Arnal & Vucetich (2015a), Kerber *et al.* (2018) et ce travail se basent uniquement sur des données morphologiques ; Upham & Patterson (2015), Sallam *et al.* (2009) et Huchon *et al.* (2007) uniquement sur des données moléculaires ; Pérez & Pol (2012) et Verzi *et al.* (2016) sur une combinaison des deux types de données. Les âges en gras sont contraints par des données fossiles. Remarque : certains âges proposés par Kerber *et al.* (2018: 6, fig. 4) apparaissent imprécis (i.e., surestimés) et ont été ajustés (valeurs entre crochets). Les âges sont donnés en million d'années (Ma).

Clades	Cette étude (AG1)	Kerber <i>et al.</i> 2017	Arnal & Vucetich 2015a	Verzi <i>et al.</i> 2016	Pérez & Pol 2012	Upham & Patterson 2015	Sallam <i>et al.</i> 2009	Huchon <i>et al.</i> 2007
Hystricognathi	c. 44 (Vacien)	–	–	–	–	44,9 (42,5-47,4)	39,0 (36,1-41,9)	45,4 (39,7-50,5)
Caviomorpha	c. 43 (Vacien)	–	–	–	–	42,0 (41,1-43,3)	36,1 (33,4-39,0)	42,7 (37,3-47,2)
groupe couronne Caviomorpha	c. 42 (Vacien)	–	–	41	–	–	–	–
Erethicavioi Boivin, n. taxon	c. 37 (Mustersien)	–	–	41	–	–	–	–
Erethizontoidea-Erethizontidae	c. 31 (fin Tinguiriricien)	–	–	31,5	–	32,4 (31,4-33,8)	28,6 (25,9-31,4)	31,7 (27,4-35,1)
Erethizontinae	c. 30	–	–	–	–	17,5 (11,3-24,0)	–	–
Chaetomyinae	c. 30	–	–	–	–	17,5 (11,3-24,0)	–	–
Cavioidea	c. 31 (fin Tinguiriricien)	–	–	31,5	c. 31	32,4 (31,4-33,8)	28,6 (25,9-31,4)	31,7 (27,4-35,1)
Dasyproctidae + Cuniculidae	c. 30	–	–	–	–	25,2 (24,3-26,7)	23,1 (20,6-26,0)	24,1 (20,1-28,0)
Caviidae	c. 30	–	–	–	c. 29	25,2 (24,3-26,7)	23,1 (20,6-26,0)	24,1 (20,1-28,0)
Caviinae	c. 18	–	–	–	c. 15	17,6 (14,9-20,6)	14,6 (12,4-17,2)	–
Hydrochoerinae + Dolichotinae	c. 18	–	–	–	c. 15	17,6 (14,9-20,6)	14,6 (12,4-17,2)	–
Octochinchilloi Boivin, n. taxon	c. 37 (Mustersien)	–	–	41	–	–	–	–
Chinchilloidea	c. 36 (Mustersien)	c. 40 [33,5]	–	31,5	–	32,8 (31,4-34,5)	29,0 (26,2-31,7)	33,3 (28,9-36,3)
groupe couronne Chinchilloidea	c. 14	–	–	–	–	–	–	–
Dinomyidae	c. 14	c. 36 [33]	–	–	–	19,7 (14,8-24,7)	19,9 (16,5-23,2)	21,4 (17,9-25,6)
Neopiblemidae	c. 9 (Chasicoién)	c. 25	–	–	–	–	–	–
Chinchillinae	c. 9 (Chasicoién)	c. 24	–	–	–	12,3 (9,3-15,9)	–	–
Lagostominae	c. 9 (Chasicoién)	c. 24	–	–	–	12,3 (9,3-15,9)	–	–
Octodontoidea	c. 36 (Mustersien)	–	c. 37	31,5	–	32,8 (31,4-34,5)	29,0 (26,2-31,7)	33,3 (28,9-36,3)
Acaremyidae	c. 30	–	–	–	–	–	–	–
Adelphomyidae, n. stat.	c. 22	–	–	–	–	–	–	–
groupe couronne Octodontoidea	c. 22	–	c. 35,5	c. 31	–	–	–	–
Abrocomidae	c. 22	–	–	–	–	25,6 (23,1-27,9)	–	–
Ctenomyidae	c. 9,5 (Chasicoién)	–	–	c. 28	–	18,9 (15,7-22,1)	–	–
Octodontidae	c. 9,5 (Chasicoién)	–	–	c. 28	–	18,9 (15,7-22,1)	–	–
Echimyidae	c. 21,5	–	–	c. 31	–	23,6 (21,4-25,8)	18,1 (15,7-20,6)	18,6 (15,3-21,8)
Capromyinae	c. 21	–	–	–	–	17,4	–	–
Euryzomatomyinae	c. 21	–	–	–	–	16,7 (15,1-18,1)	–	–
Echimyinae	c. 21	–	–	c. 31	–	18,2 (17,1-19,3)	12,3 (9,9-14,7)	12,4 (9,7-15,3)
Echimyini	c. 19 (Colhuehuapien)	–	–	c. 30	–	17,1 (16,4-18,1)	–	–
Myocastorini	c. 19 (Colhuehuapien)	–	–	c. 30	–	17,1 (16,4-18,1)	–	–

dérés comme des octodontoïdes basaux dans l'AG1 sont situés à la base des différentes familles et sous-familles actuelles ; – la présence de taxons dans l'AG1 provenant des gisements paléogènes de Contamana et de Tarapoto, qui n'avaient pas été intégrés aux analyses précédentes, notamment pour l'excellente raison qu'ils n'ont été décrits qu'entre-temps (Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a). Au même titre que celle d'un groupe de branchement élargi, leur inclusion modifie profondément :

i) la topologie des nœuds basaux au sein des caviomorphes et de chacune des super-familles qui y sont reconnues ; et ii) la polarité des changements morpho-anatomiques considérés.

Les âges de divergence observés dans l'AG1 sont majoritairement similaires à ceux d'études exclusivement fondées sur des données moléculaires et qui ont permis d'établir le squelette de la présente analyse (e.g. Huchon *et al.* 2007 ; Sallam *et al.* 2009 ; Upham & Patterson 2015 ; Tableau 4). Dans ces analyses, ils correspondent

souvent à des nœuds contraints par des données fossiles, mais pas uniquement (e.g. Sallam *et al.* 2009; Tableau 4). Néanmoins, certains âges d'apparition obtenus ici sont largement supérieurs (divergence Erethizontinae-Chaetomyinae) ou inférieurs (divergence Ctenomyidae-Octodontidae) en comparaison avec ces analyses (Tableau 4). Ces différences observées pourraient s'expliquer par le fait qu'ils correspondent à des nœuds non-contraints dans les études fondées sur des données moléculaires. En outre, une incomplétude du registre fossile ne peut être exclue dans le cas de la divergence Ctenomyidae-Octodontidae. Même s'il est généralement considéré que les cténo-myidés et les octodontidés apparaissent au Miocène supérieur, en raison de l'enregistrement des premiers genres typiques de ces familles (*Chasicomys*, *Xenodontomys* et *Pseudoplateomys*; e.g. Simpson 1945; Vucetich *et al.* 1999; Arnal & Pérez 2013), une origine plus ancienne des cténo-myidés et des octodontidés pourrait être envisagée.

Radiations et contexte paléoenvironnemental

Les résultats de l'AG1 soutiennent une apparition rapide du groupe couronne des caviomorphes autour de 42 Ma, faisant suite à l'apparition des Caviomorpha (autour de 43 Ma) et à la divergence de plusieurs taxons basaux incluant notamment *Canaanimys* et *Cachiyacuy*. Le statut basal de ces deux caviomorphes, déjà évoqué et soutenu phylogénétiquement, au moins pour *Canaanimys* (Antoine *et al.* 2012), nécessitait d'être confirmé par de plus amples analyses (voir Vucetich *et al.* 2015a). Pour la première fois les AG1 et AG7 ont révélé l'existence de nombreux caviomorphes basaux : *Pozomys*, *Eobranisamys*, *Eoespina*, *Tarapotomys*, *Shapajamys* et *Plesiosteiromys*, tous situés aux basses latitudes (voir sections « Les groupes basaux des caviomorphes » et « Paléobiogéographie des caviomorphes au paléogène » ci-après). La plupart de ces taxons (*Eobranisamys*, *Eoespina*, *Shapajamys* et *Plesiosteiromys*) avaient préalablement été attribués à différentes super-familles sur la base de ressemblances dentaires avec certains de leurs représentants (Frailey & Campbell 2004; Boivin *et al.* 2017b, 2018a). D'après les résultats des AG1 et AG7, ces ressemblances correspondraient soit à des simplésiomorphies (e.g. patron pentalophodonte des molaires supérieures d'*Eobranisamys*) ou à des convergences (e.g. patron tétralophodonte des molaires supérieures d'*Eoespina*) (voir section « Les groupes basaux des caviomorphes »). D'après les résultats des AG1 et AG7, ces taxons basaux se diversifieraient rapidement et persisteraient jusqu'au début de l'Oligocène inférieur (sur un intervalle d'environ *c.* 9 Ma), avec les genres *Eoespina*, *Tarapotomys*, *Shapajamys* et *Eobranisamys*, voire jusqu'à l'Oligocène supérieur avec *Plesiosteiromys*.

Les chinchilloïdes et les octodontoïdes sont présents dès la fin de l'Éocène. Une diversification basale très rapide transparait pour les chinchilloïdes, correspondant à l'émergence des taxons *Chambiramys* et *Eoincamys* ou de formes apparentées (il est à noter qu'*Eoincamys* était jusqu'à présent attribué aux cavioidés dasyproctidés; voir section « Les chinchilloïdes basaux »). Les octodontoïdes se seraient diversifiés plus tardivement, à l'Oligocène inférieur, conduisant notamment à la différenciation des taxons octodontoïdes déséadiens (*Deseadomys*, *Platypittamys* et *Sallamys*). À l'Oligocène inférieur, voire dès l'Éocène supérieur

(voir section « Âges de divergence des principaux clades »), les éréthizontoïdes et cavioidés seraient apparus, suivis de la mise en place des certaines familles (cavioidés et éréthizontidés) et sous-familles (éréthizontinés et chaetomyinés) actuelles. De la toute fin de l'Oligocène supérieur jusqu'au Miocène inférieur, les octodontoïdes et très probablement les chinchilloïdes (voir section « Âges de divergence des principaux clades ») auraient connu une grande phase de diversification, s'accompagnant de la différenciation de leurs groupes couronne respectifs. D'après l'AG1, l'origine du groupe couronne des cavioidés serait d'âge Miocène inférieur. Comme pour les octodontoïdes et les chinchilloïdes, cette période serait également marquée par une diversification de certains cavioidés basaux (non inclus dans l'AG1; e.g. *Phanomys* ou *Eocardia*), légèrement plus récente toutefois (Santacrucien, fin Miocène inférieur) selon les résultats de Pérez & Pol (2012). Les éréthizontoïdes, et notamment les éréthizontinés, semblent également se diversifier à cette époque. Enfin, les octodontidés et les cténo-myidés seraient au plus tard apparus au Miocène supérieur (voir section « Âges de divergence des principaux clades ») et se diversifieraient à cette époque.

Trois périodes de radiation peuvent être reconnues (Fig. 9) : – la première, à la fin de l'Éocène moyen, qui correspond à l'origine du groupe des caviomorphes, à la différenciation des premiers taxons basaux et à la mise en place du groupe couronne;

– la deuxième, de l'Éocène supérieur à l'Oligocène inférieur qui correspond à l'émergence des quatre super-familles actuelles; – la troisième, de la fin de l'Oligocène supérieur au Miocène inférieur, qui correspond à des diversifications plus récentes au sein des chinchilloïdes, des octodontoïdes et des éréthizontinés basaux, et à l'émergence du groupe couronne des cavioidés, des octodontoïdes et très probablement des chinchilloïdes (voir section « Âges de divergence des principaux clades »).

Ces trois phases de diversification ne sont pas en adéquation avec celles reconnues par des auteurs précédents (Pérez & Pol 2012; Arnal & Vucetich 2015a; Verzi *et al.* 2016), et ce pour des raisons évoquées en section Âges de divergence des principaux *clades*. Bien que les différentes diversifications observées dans l'AG1 dépendent de l'échantillonnage taxonomique choisi ainsi que de la complétude du registre fossile, les présents résultats ont permis la mise en évidence de deux phases de diversification jusqu'ici non évoquées : la diversification basale des caviomorphes à l'Éocène moyen, et la diversification basale des chinchilloïdes autour de la transition Éocène-Oligocène.

D'autre part, ces radiations sont remarquablement concomitantes avec des événements climatiques enregistrés à l'échelle du globe : l'optimum climatique de la fin de l'Éocène moyen (*Middle Eocene Climatic Optimum*, MECO), le refroidissement de la transition Éocène-Oligocène (abrégié ici EOTc) et le refroidissement de la transition Oligocène-Miocène (abrégié ici OMBc; Zachos *et al.* 2001; Bohaty & Zachos 2003; Cramer *et al.* 2009; Fig. 9). Au contraire du MECO, les deux derniers événements correspondent à des variations positives du $\delta^{18}\text{O}$ des carbonates marins, qui ont été, respectivement, nommées Oi-1G et Mi-1G par Miller *et al.* (1991).

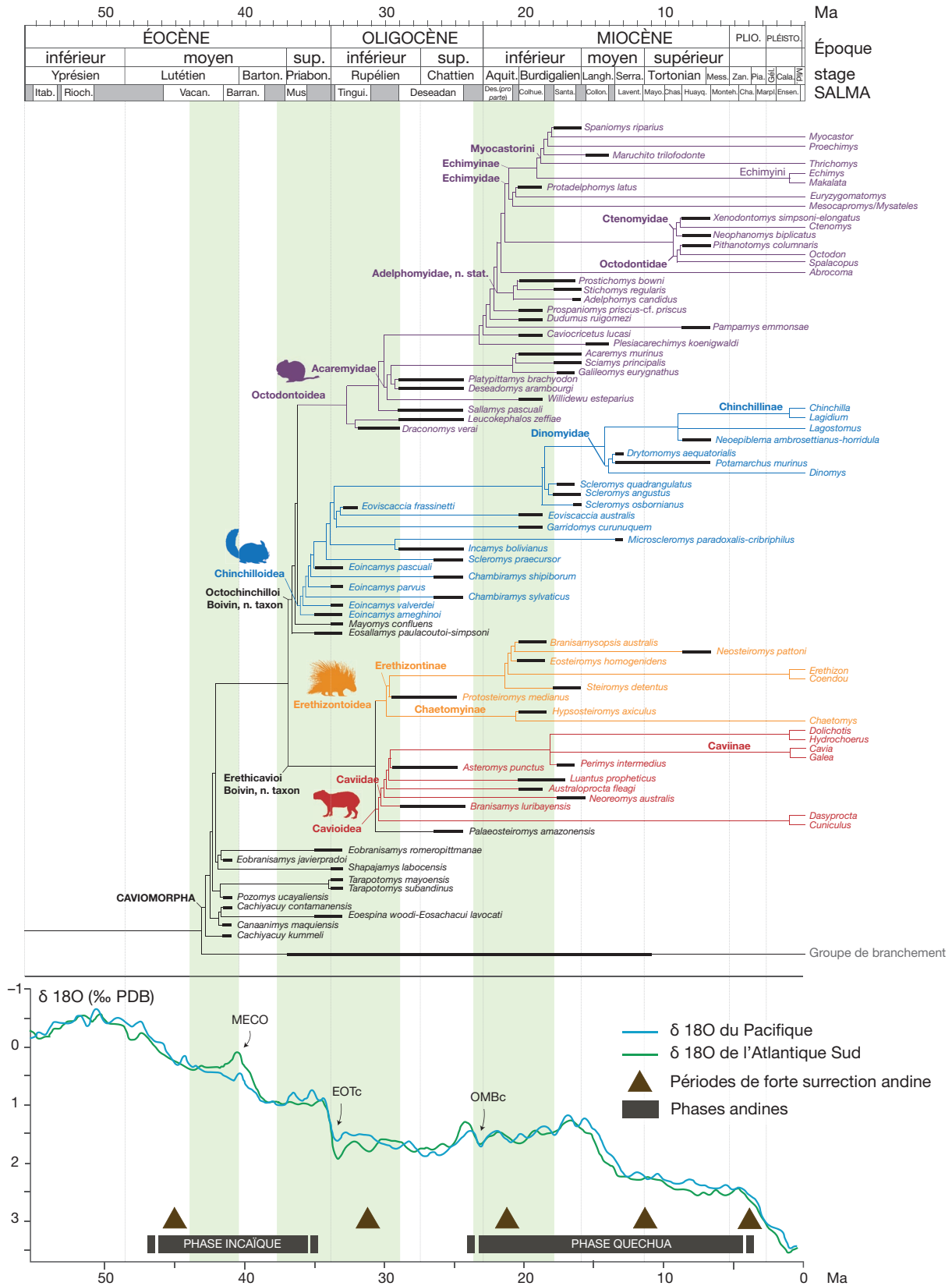


Fig. 9. — Mise en contexte géologique (Amérique du Sud; Hoorn *et al.* 2010a) et climatique (variations globales du δ 18O; Zachos *et al.* 2001, 2008) des trois phases de diversifications des caviomorphes (en vert) au Paléogène et Miocène. La topologie de l'arbre est celle obtenue dans l'AG1 (Fig. 5). Le code couleur est le même que celui de la Figure 3. Abréviations : **MECO**, optimum climatique de l'Éocène moyen; **EOTc**, refroidissement de la transition Éocène-Oligocène; **OMBc**, refroidissement de la transition Oligocène-Miocène.

Le MECO est un optimum climatique bref (*c.* 500 Ka) autour de 40–42 Ma, qui représente une réversion abrupte des températures par rapport à la tendance générale vers un refroidissement, faisant suite à l'optimum climatique de l'Éocène inférieur (*Early Eocene Climatic Optimum*, EECO; Bohaty & Zachos 2003; Bohaty *et al.* 2009). Cet optimum correspondrait à un réchauffement de *c.* 4 à 6° des eaux de surface et de profondeur moyenne (Bohaty *et al.* 2009). Il serait induit par une augmentation rapide du taux global de CO₂ atmosphérique, pouvant être liée à des phénomènes tectoniques (e.g. Bohaty & Zachos 2003; Bohaty *et al.* 2009). Une concordance de l'arrivée de ces rongeurs sur le continent sud-américain et de leur radiation initiale avec le Oi-1G avait été proposée par Flynn & Wyss (1998) ou Flynn *et al.* (2002). Cependant, la découverte récente de taxons de caviomorphes dans l'Éocène moyen terminal de Contamana en Amazonie péruvienne, et leur inclusion dans des analyses phylogénétiques (Antoine *et al.* 2012; Barbière & Marivaux 2015; ce travail) révèlent que les premières phases de l'histoire évolutive des caviomorphes ont eu lieu beaucoup plus tôt, et à une période bien plus chaude et humide à l'échelle globale. Ces résultats sont en adéquation avec les biotopes des localités éocènes à rongeurs de Contamana, inférés à l'aide de données biologiques (e.g. palynomorphes, vertébrés associés) et abiotiques (e.g. faciès sédimentaire; Antoine *et al.* 2012, 2016). D'après l'AG1, l'arrivée des rongeurs hystricognathes en Amérique du Sud précéderait le MECO, et correspondrait à une période de stabilité thermique Atlantique-Pacifique. Cependant la différenciation originelle des premiers taxons basaux et la mise en place du groupe couronne coïncideraient bien avec le MECO.

L'EOTc correspond à un refroidissement rapide (*c.* 400 ka) et de grande ampleur (4°C environ; Zachos *et al.* 2001, 2008), même si l'existence d'un fort gradient est à soupçonner entre les régions de basses, moyennes et hautes latitudes. L'une des causes possibles généralement évoquée au EOTc est l'ouverture du passage de Drake entre l'Antarctique et l'Amérique du Sud, vers 34 Ma (e.g. Livermore *et al.* 2005). Cette ouverture aurait permis la mise en place du courant circumpolaire antarctique, induisant un refroidissement global du climat, ainsi que la formation d'une calotte polaire pérenne sur l'Antarctique (Kennett 1977; Baker 2001; Sijp & England 2004). Cette forte diminution des températures aurait été la principale cause des renouvellements taxonomiques observés à l'échelle mondiale dans les écosystèmes marins et terrestres de l'époque (la « Grande Coupure » de Stehlin 1909; Prothero & Berggren 1992; Meng & McKenna 1998). En Amérique du Sud, plusieurs changements floristiques et fauniques ont été mis en corrélation avec l'EOTc, particulièrement dans la partie sud de cette masse continentale (e.g. Olivero *et al.* 1998; Flynn *et al.* 2003; Barreda & Palazzesi 2010; Goin *et al.* 2010) mais pas uniquement (Jaramillo *et al.* 2006, 2010). Aux hautes latitudes, alors que les paléoflores de l'Éocène supérieur sont encore marquées par la dominance de certains mégathermes, celles du Tinguiriricien (faunes de Tinguiririca et La Cantera) sont caractérisées par la prépondérance du microtherme *Nothofagus* et des gymnospermes (Olivero *et al.* 1998; Barreda & Palazz-

esi 2010). Les faunes de marsupiaux ont connu un important renouvellement à cette époque précise (Goin *et al.* 2010). À l'image de la « Grande Coupure » décrite en Europe (Stehlin 1909) et du « *Mongolian Remodeling* » en Asie Centrale (Meng & McKenna 1998), Goin *et al.* (2010) ont proposé de nommer ces changements taxonomiques et écologiques majeurs, observés chez les faunes mammaliennes terrestres de Patagonie: « *Bisagra Patagónica* » (« la charnière patagonienne »). Dans les régions tropicales de basses latitudes, une forte diminution de la diversité des plantes est enregistrée à la fin de l'Éocène et au début de l'Oligocène (Jaramillo *et al.* 2006, 2010). D'après l'AG1, la mise en place du groupe couronne des caviomorphes, des chinchilloïdes et des octodontoïdes seraient antérieures à l'EOTc, tandis que celle des cavioides et des éréthizontoïdes et la diversification basale des super-familles sont potentiellement concomitantes à cet événement (voir sections « Résultats phylogénétiques et données stratigraphiques » et « Âges de divergence des principaux clades »). Ainsi, l'EOTc pourrait avoir constitué un facteur favorable à la diversification du groupe couronne des caviomorphes, observée à cette époque. Toutefois, cette hypothèse nécessiterait d'être confirmée par un registre fossile éocène plus étoffé (et des contextes environnementaux local et régional mieux contraints). Comme chez les ongulés natifs sud-américains, le développement de l'hypsodontie chez plusieurs caviomorphes de l'Oligocène (e.g. *Cephalomys*, *Eoviscaccia*, *Litodontomys* ou *Scotamys*) est généralement considéré comme une innovation évolutive clef du groupe, en lien avec l'ouverture et l'aridification des milieux suite à l'EOTc (e.g. Huchon & Douzery 2001; Flynn *et al.* 2003; Antonelli *et al.* 2010) ou à une importante activité volcanique en Patagonie (Kay *et al.* 1999; Strömberg *et al.* 2013). Cependant, les données polliniques révèlent que l'expansion des milieux ouverts se serait produite beaucoup plus tardivement en Patagonie, au Miocène inférieur (*c.* 45°S; Barreda & Palazzesi 2010; Palazzesi & Barreda 2012; voir ci-dessous). Les plus anciens caviomorphes à couronnes hautes sont *Eoviscaccia frassinettii* et, dans une moindre mesure, les taxons amazoniens *Eoincasmus*, *Tarapotomys* et Chinchilloïde indet., découverts dans les localités de Shapaja (Boivin *et al.* 2018a). Tous ces taxons sont subcontemporains et d'âge Oligocène inférieur. Comme précédemment signalé (Vucetich *et al.* 2010b), la première super-famille à développer l'hypsodontie serait celle des chinchilloïdes. Néanmoins, d'après l'AG1, une augmentation de la hauteur des couronnes pourrait intervenir en même temps chez les représentants amazoniens du groupe et chez certains caviomorphes basaux, comme *Tarapotomys*.

Le OMBc enregistré à la limite Oligocène-Miocène (*c.* 23 Ma) représente un refroidissement très court (*c.* 200 ka) mais abrupt, sans doute lié à des facteurs orbitaux (i.e., paramètres de Milanković; Miller *et al.* 1991; Zachos *et al.* 2001). Il fait directement suite à l'optimum climatique de l'Oligocène supérieur et est suivi par une série de refroidissements intermittents de plus faible magnitude. D'après l'AG1, cet événement coïnciderait avec la diversification des quatre super-familles et l'apparition de nombreux taxons (documentés en Argentine et/ou au Chili). Des changements sont observés au niveau des communautés végétales du Miocène inférieur des hautes latitudes par rapport

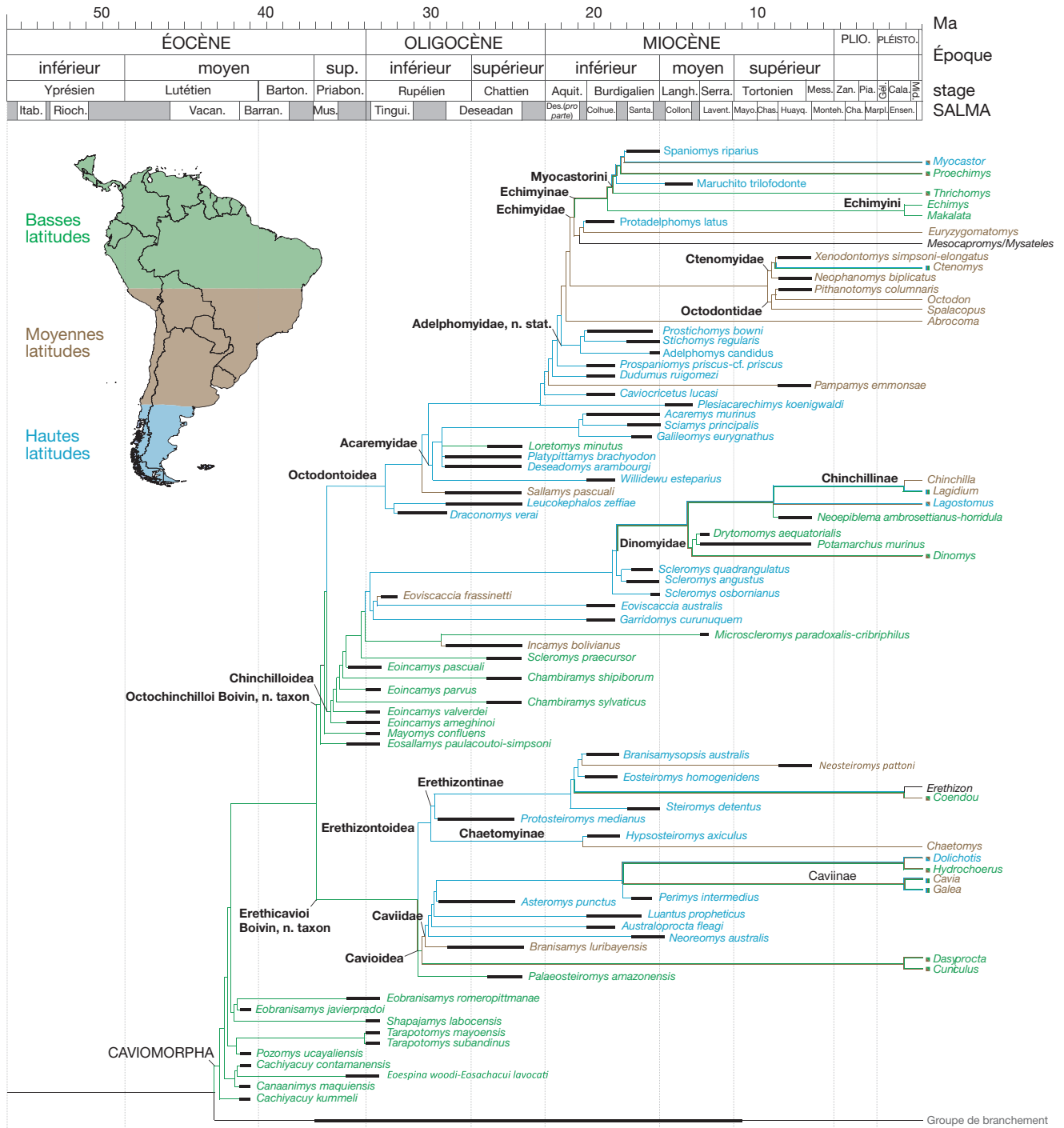


Fig. 10. — Mise en contexte paléogéographique de la topologie obtenue en AG9 (AG1 + *Loretomys*; voir Annexe 4).

à celles de la fin de l'Oligocène supérieur, et sont probablement directement en lien avec les événements climatiques de ces périodes. En effet, les assemblages du Miocène inférieur sont caractérisés par l'expansion des plantes herbacées et arbustives, et le développement de végétaux adaptés à des conditions plus arides, suggérant un climat moins humide et une ouverture importante des milieux (Barreda & Palazzesi 2010). Plusieurs caviomorphes du Miocène inférieur, découverts dans le sud du continent sud-américain, montrent des adaptations potentielles

à de tels milieux. Par exemple, les octodontoïdes *Protadelphomys* et *Willidewu* ont une morphologie crânienne comparable à celle de formes modernes semi-fouisseuses vivant dans des milieux de savanes (*Carterodon*, *Chiomys* et *Euryzygomatomys*; Vucetich & Verzi 1991). De plus, la tendance au développement d'une couronne dentaire haute dans les quatre superfamilles (e.g. *Acaremys*, *Protadelphomys*, *Sciomyx*, *Hypsosteiromys*, *Scleromys*, *Cephalomyopsis* et les caviidés euhypsodontes) aurait pu faciliter la colonisation par ces groupes de ces nouvelles

prairies ouvertes (Candela & Vucetich 2002; Vucetich *et al.* 2015a). Cependant, la forte activité volcanique des Andes à cette époque a également pu favoriser l'augmentation de la hauteur des couronnes dentaires de ces taxons en réponse à l'ajout de poussières abrasives à leur alimentation, lié au dépôt de cendres volcaniques sur la végétation (Vizcaíno *et al.* 2012; Candela & Vucetich 2002; Vucetich *et al.* 2015a). L'apparition concomitante de milieux plus arides dans cette région aurait permis le développement de nouvelles niches, créant ainsi des opportunités de diversification.

Un autre facteur qui peut être mis en relation avec ces trois périodes de radiation des caviomorphes est l'orogénèse andine, et les perturbations environnementales associées (Fig. 9). Bien que les phases de surrection andine les plus spectaculaires soient bien plus tardives (Miocène supérieur-Pliocène inférieur; fin de la phase quechua), des phases plus anciennes de surrection marquées par un raccourcissement tectonique important sont également enregistrées (Jaillard & Soler 1996). Certaines de ces phases sont concomitantes avec les première et troisième périodes de diversification des caviomorphes: la phase incaïque de l'Éocène moyen à l'Éocène supérieur et le début de la phase quechua pendant tout le Miocène inférieur (Steinmann 1929; Jaillard & Soler 1996). Ces deux phases tectoniques concernent l'ensemble de la Cordillère, de la Colombie à la Patagonie (e.g., Cobbold & Rossello 2003; Mora *et al.* 2010).

La phase incaïque serait la principale période d'orogénèse andine du Pérou (Noble *et al.* 1974, 1979; Mégard 1984). Or, il est intéressant de noter que les caviomorphes basaux reconnus dans l'AG1 et AG7, et qui se diversifieraient pendant cette phase, sont exclusivement constitués de taxons d'Amazonie péruvienne. La deuxième période de radiation empirerait sur la fin de la phase incaïque et une phase oligocène globale de quiescence andine. Cette phase de quiescence est marquée par la décroissance du raccourcissement de la Cordillère Ouest des Andes Centrales et potentiellement de celle des Andes du Sud (Cobbold & Rossello 2003; voir Martinod *et al.* 2010). Cependant, le début d'un raccourcissement important de la Cordillère Est des Andes Centrales est observé à cette période (e.g. Lamb & Hoke 1997; Roperch *et al.* 2006; Oncken *et al.* 2006). La formation de la Cordillère des Andes, qui est l'une des chaînes de montagnes les plus grandes et élevées du monde, a probablement eu un impact considérable sur les écosystèmes cénozoïques d'Amérique du Sud par le biais de variations climatiques, pluviométriques, chimiques [cycle du carbone notamment] et hydrographiques; Hoorn *et al.* 2010a). Elle aurait eu un rôle majeur dans l'origine et la diversification de la biodiversité sud-américaine et notamment amazonienne (e.g. Gentry 1982; Antonelli *et al.* 2009; Hoorn *et al.* 2010a, 2013).

La surrection d'une telle chaîne de montagne pourrait favoriser la diversification soit: i) directement par l'augmentation de l'hétérogénéité physiographique, en facilitant les dispersions d'espèces pré-adaptées, en créant de nombreuses opportunités de spéciations allopatriques des taxons des basses et des hautes altitudes, et par dispersion secondaire et radiation dans d'autres biomes des espèces nouvellement apparues (*diversity pump*); soit ii) indirectement en affectant les taux d'érosion, l'hydrologie et le climat à des échelles variées (locale, régionale et continentale;

voir Antonelli *et al.* 2010; Hoorn *et al.* 2010a, 2013 et références associées). Ces modifications des taux d'érosion, hydrologiques et climatiques (e.g. Hoorn *et al.* 2010b; Roddaz *et al.* 2010; Vonhof & Kaandorp 2010; Wesselingh *et al.* 2010) pourraient à leur tour avoir entraîné une hétérogénéité plus marquée des habitats et la constitution de barrières géographiques ayant à leur tour favorisé un isolement reproductif. Le rôle éventuel de plusieurs de ces mécanismes dans la mise en place des lignées modernes d'échimyidés au Miocène supérieur a été récemment discuté (Fabre *et al.* 2017). Des événements de diversification observés chez d'autres groupes paraissent également avoir pu être concomitants avec des épisodes de surrection andine (e.g. Elias *et al.* 2009; McGuire *et al.* 2014).

En conclusion, les changements climatiques globaux et la surrection andine sont des facteurs susceptibles d'avoir favorisé les diversifications anciennes chez les rongeurs caviomorphes. De précédents auteurs avaient déjà évoqué leur rôle potentiel dans les variations de diversité cénozoïques observées chez ces rongeurs, ces deux facteurs pouvant agir de manière indépendante ou conjointe (e.g. Vucetich & Verzi 1999; Vucetich *et al.* 1999; Pérez 2010b; Verzi *et al.* 2016; Vucetich *et al.* 2015a; Fabre *et al.* 2017). L'histoire évolutive du groupe a très probablement été complexe et influencée par une combinaison de facteurs biologiques et abiotiques, agissant à plus ou moins longs termes et à différentes échelles.

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES CAVIOMORPHES AU PALÉOGÈNE

Les caviomorphes basaux reconnus dans l'AG1 et AG7 proviennent tous d'Amazonie péruvienne (Fig. 10). Ces résultats soutiennent une diversification initiale du groupe restreinte aux basses latitudes du continent sud-américain. À partir du registre fossile disponible, ce constat pourrait être élargi aux chinchilloïdes, au contraire des octodontoïdes et des éréthizontoïdes, dont les premiers représentants connus sont au contraire connus sous de hautes latitudes (Fig. 10). L'origine des cavioides est plus ambiguë (i.e., basses ou moyennes latitudes selon l'AG1; Fig. 10). Comme évoqué à plusieurs reprises, *Eopululo* et *Eopicure*, découverts à Santa Rosa au Pérou et qui seraient, respectivement, les plus anciens représentants présumés des éréthizontoïdes et des cavioides, n'ont pas été inclus dans les analyses. Ainsi, une origine des éréthizontoïdes et des cavioides aux basses latitudes n'est pas exclue si ces taxons sont pris en considération (et leur appartenance aux super-familles correspondantes soutenue). Du fait de la position basale des taxons amazoniens *Mayomys*, *Eosallamys* et *Palaeosteioromys* au clade (Chinchilloidea, Octodontoidea) ou proche de la dichotomie Cavioides-Erethizontoidea, une origine du groupe couronne des caviomorphes aux basses latitudes apparaît plus parcimonieuse (Fig. 10), même si la rareté du registre éocène des caviomorphes ne permet pas de conclure de manière certaine.

Les basses latitudes du continent sud-américain constitueraient le berceau des caviomorphes à partir duquel ils se seraient ensuite dispersés vers les moyennes et hautes latitudes. Le tempo et les acteurs de cette (ou ces) dispersion(s) restent difficiles à apprécier, mais nos résultats seraient plutôt en faveur de l'hypothèse d'expansions de leur aire géographique pour chacune des super-familles, indépendamment, et ce autour

de la transition Éocène-Oligocène. En raison (du moins en partie) d'un registre fossile bien plus étoffé que dans les autres régions d'Amérique du Sud, les hautes latitudes apparaissent clairement comme étant un autre centre de diversification pour les quatre super-familles. Comme proposé par Arnal & Vucetich (2015a), ces événements de diversification pourraient être directement liés à cette (ou ces) dispersion(s), et à la colonisation subséquente de nouvelles niches écologiques par ces rongeurs. Les origines différentes des super-familles soutenues par l'AG1, notamment entre les érethizontoïdes et les cavioides, et entre les chinchilloïdes et les octodontoïdes, laissent supposer un registre éocène-oligocène incomplet du groupe, concernant probablement à la fois les basses et les hautes latitudes. Le rôle mineur joué par les régions des moyennes latitudes en dépit de leur position centrale suggère également un enregistrement fossile lacunaire dans cette zone géographique. Plusieurs dispersions tardives entre ces trois régions sont mises en évidence à l'Oligocène avec les genres *Sallamys* (Salla, Bolivie; fin Oligocène inférieur-Oligocène supérieur) et *Loretomys* (CTA-32, Pérou; Oligocène supérieur), et au Miocène avec par exemple *Neosteiomys* (Chiquimil, Argentine; Miocène supérieur). En outre, plusieurs genres déséadiens sont communs entre les hautes et les moyennes latitudes (*Asteromys/Cephalomys* [voir section «Cephalomyidae: cavioides ou chinchilloïdes? »], *Cephalomyopsis*, *Eoviscaccia*, *Incamys* et *Protosteiomys*; Vucetich 1989; Bond *et al.* 1998; Bertrand *et al.* 2012; Vucetich *et al.* 2014, 2015a, b; Pérez *et al.* 2018), ainsi qu'entre les hautes et les basses latitudes (*Deseadomys*; Wood & Patterson 1959; Boivin *et al.* 2017b) (Fig. 10). Ainsi, plusieurs dispersions auraient eu lieu à l'Oligocène entre ces régions et concerneraient différentes super-familles (au moins les octodontoïdes, les érethizontoïdes et les chinchilloïdes), avec une nette expansion des aires de répartition correspondantes.

Il faut également noter la grande similitude entre les assemblages déséadiens de hautes (Cabeza Blanca, La Flecha, Laguna de los Machos et Pico Truncado) et moyennes latitudes (Arroyo Ávalos, Arroyo Maria Grande, Cerro Pan de Azúcar, Lacayani, Quebrada Fiera et Salla), par opposition aux faunes des basses latitudes (CTA-32, CTA-61 et Lircay; Pérez *et al.* 2018). Traditionnellement, ces similitudes/différences fauniques étaient interprétées comme représentant des différences écologiques et/ou temporelles entre les localités (Hoffstetter 1976; Patterson & Wood 1982; Billet *et al.* 2008; Reguero & Cerdeño 2005; Pujos & De Iuliis 2007; Vucetich *et al.* 2015b). Les progrès en matière de datations des gisements déséadiens (MacFadden *et al.* 1985; Marshall & Sempéré 1993; Flynn & Swisher 1995; Kay *et al.* 1998; Shockey *et al.* 2009; Vucetich *et al.* 2014; Antoine *et al.* 2016; Pérez *et al.* 2018) ont permis de mettre en évidence que des différences temporelles existaient entre les localités déséadiennes, mais que ces dernières étaient assez réduites, notamment entre CTA-32, CTA-61, Cerro Pan de Azúcar, Salla et Scarritt Pocket (Pérez *et al.* 2018). Une combinaison de plusieurs facteurs historiques, paléobiogéographiques et environnementaux pourrait donc être à l'origine de ces similitudes et différences observées entre faunes déséadiennes de rongeurs caviomorphes (Pérez *et al.* 2018).

SYSTÉMATIQUE

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821
 Infraordre HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899
 Parordre CAVIOMORPHA Wood, 1955

Clade ERETHICAVIOI Boivin, n. taxon

ÉTYMOLOGIE. — Coalescence entre «Erethizontoidea» et «Cavioidea», les deux super-familles actuelles qui sont rapportées au clade.

TAXONS INCLUS. — Clade regroupant les Erethizontoidea, les Cavioidea et taxons fossiles qui leur sont directement apparentés.

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Caviomorpha caractérisé par une courte excroissance du protocône sur la P4; un métacône non fusionné au postérolophe sur la P4; un métalophe présent sur la P4; une longueur de la M2 similaire à sa largeur ou plus longue; l'absence du bras postérieur du paracône sur les molaires supérieures; une longueur de la p4 supérieure à celle de la m1; les dp4 possédant un trigonide large; une entoconide et un hypoconide alignés sur les dp4; un long néomésolophide sur les molaires inférieures; et un entoconide aligné ou postérieur à l'hypocône sur les m2; une longueur courte du foramen incisif par rapport à celle des rangées dentaires.

DISTRIBUTION. — De l'Éocène supérieur-Oligocène inférieur à nos jours, originaires d'Amérique du Sud et distribution naturelle étendue aux Amériques.

Clade OCTOCHINCHILLOI Boivin, n. taxon

ÉTYMOLOGIE. — Coalescence entre «Chinchilloidea» et «Octodontoidea», les deux super-familles actuelles qui sont rapportées au clade.

TAXONS INCLUS. — Clade regroupant les Chinchilloidea, les Octodontoidea et taxons fossiles qui leur sont directement apparentés.

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Caviomorpha caractérisé par l'absence de métacône sur les P4; et un métacône, lorsqu'il est présent, positionné plus lingualement au paracône sur les M2.

DISTRIBUTION. — De l'Éocène supérieur-Oligocène inférieur à nos jours, originaires d'Amérique du Sud et distribution naturelle étendue aux Amériques.

Super-famille OCTODONTOIDEA Waterhouse, 1839

Famille †ADELPHOMYIDAE Patterson & Pascual, 1968, n. stat.

GENRE TYPE. — *Adelphomys candidus* Ameghino, 1887.

ÉTYMOLOGIE. — En référence à son genre type.

AUTRES TAXONS INCLUS. — *Stichomys regularis* Ameghino, 1887; *Prostichomys bowmi* Kramarz, 2001.

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Octodontoidea caractérisé par une extension moyenne de l'hypoflexus sur des M1-2 modérément usées; une connexion du bras postérieur du protoconide avec le néomésolophide sur les dp4; un alignement de l'hypolophide avec l'ectolophide sur les molaires inférieures; et une crête massétérique modérément développée sur le dentaire.

DISTRIBUTION. — Sarmiento Formation, Pinturas Formation et Santa Cruz Formation, Argentine; Miocène inférieur.

Super-famille CHINCHILLOIDEA Bennett, 1833

Genre *Maquiamys* Boivin, n. gen.

urn:lsid:zoobank.org:act:FB5181F5-2057-4C80-8C82-57C57D01C196

ESPÈCE TYPE. — *Maquiamys praecursor* (Boivin, 2017) n. comb. (Boivin *et al.* 2017b).

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — Uniquement l'espèce type.

ÉTYMOLOGIE. — En référence à l'anticlinal de Maquia sur le flanc sud-ouest duquel affleure CTA-61, la localité type du taxon.

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE. — Identique à celle de l'espèce type.

Maquiamys praecursor (Boivin, 2017) n. comb.

Scleromys praecursor Boivin *in* Boivin, Marivaux, Candela, Orliac, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara & Antoine, 2017b: 91.

Chinchilloidea indet. – Antoine *et al.* 2016: données supplémentaires, 11.

?Chinchilloidea – Antoine *et al.* 2016: données supplémentaires, 11.

Caviomorpha indet. – Antoine *et al.* 2016: données supplémentaires, 11.

Chinchilloidea indet. – Antoine *et al.* 2017: données supplémentaires, 9.

?Chinchilloidea – Antoine *et al.* 2017: données supplémentaires, 9.

Caviomorpha indet. – Antoine *et al.* 2017: données supplémentaires, 9.

HOLOTYPE. — MUSM 2888, M1 ou M2 droite; Boivin *et al.* 2017b: fig. 5Q.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MUSM 2887 (fragment de molaire supérieure gauche; Boivin *et al.* 2017b: fig. 5U); MUSM 2895 (M1 ou M2 gauche; Boivin *et al.* 2017b: fig. 5V); MUSM 2889 (M1 ou M2 droite; Boivin *et al.* 2017b: fig. 5R).

LOCALITÉ TYPE ET ÂGE. — CTA-61, Oligocène supérieur, située dans la région de Contamana, département du Loreto, Pérou.

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Chinchilloïde de taille moyenne, caractérisé par des molaires supérieures avec une couronne protohypodonte, des lophes très épais et fortement obliques et une épaisseur homogène de l'émail des bords de l'hypoflexus. Le protolophe lingual et le métacône sont absents sur les molaires supérieures. La longueur des M1 et M2 est supérieure ou égale à leur largeur.

CLASSIFICATION DES CAVIOMORPHES FOSSILES

La classification proposée ci-dessous n'est pas exhaustive et elle est fondée sur les résultats cladistiques des différentes analyses (AG0-AG9) obtenus dans ce présent article.

Parvordre CAVIOMORPHA Wood, 1955

Cachiyacuy kummeli Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rousse & Salas-Gismondi, 2012;

Cachiyacuy contamanensis Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rousse & Salas-Gismondi, 2012;

Canaanymys maquiensis Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rousse & Salas-Gismondi, 2012;

Eoespina woodi Frailey & Campbell, 2004

Eosachacui lavocati Frailey & Campbell, 2004

Pozomys ucayaliensis Boivin, 2017

Tarapotomys subandinus Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018

Tarapotomys mayoensis Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018

Eobranisamys javierpradoi Boivin, 2017

Eobranisamys romeropittmanae Frailey & Campbell, 2004

Shapajamys labocensis Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018

Plesiosteiomys newelli Boivin, 2017

Asteromys punctus Wood & Patterson, 1959

Famille CEPHALOMYIDAE Ameghino, 1897

Litodontomys chubutomys Wood & Patterson, 1959

Cephalomys arcidens Wood & Patterson, 1959

«*Asteromys*» *bolivianus* (Lavocat, 1976)

? *Soriamys gaimanensis* Kramarz, 2001

Clade ERETHICAVIOI Boivin, n. taxon

Palaeosteiomys amazonensis Boivin, 2017

Super-famille ERETHIZONTOIDEA Bonaparte, 1845

Famille ERETHIZONTIDEA Bonaparte, 1845

Sous-famille ERETHIZONTINEA Thomas, 1897

Protosteiomys medianus Wood & Patterson, 1959

Steiromys detentus Ameghino, 1887

Eosteiomys homogenidens Ameghino, 1902

Branisamyopsis australis Candela, 2003

Branisamyopsis praesigmoides Candela, 2003

Neosteiomys pattoni Candela, 2004

Sous-famille CHAETOMYINAE Thomas, 1897

Hypsosteiomys axiculus Ameghino, 1902

Super-famille CAVIOIDEA Fischer de Waldheim, 1817

Famille CAVIIDAE Waterhouse, 1839

Branisamys luribayensis Hoffstetter & Lavocat, 1970

Neoreomys australis Ameghino, 1887

Australoprocta fleaglei Kramarz, 1998

Luantus propheticus Kramarz, 2006

Clade OCTOCHINCHILLOI Boivin, n. taxon

Eosallamys paulacoutoi Frailey & Campbell, 2004

Eosallamys simpsoni Frailey & Campbell, 2004

Mayomys confluens Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018

Super-famille CHINCHILLOIDEA Bennett, 1833

Eoincamys ameghinoi Frailey & Campbell, 2004

Eoincamys valverdei Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Eoincamys parvus Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Eoincamys pascuali Frailey & Campbell, 2004
Chambiramys sylvaticus Boivin, 2017
Chambiramys shipiborum Boivin, 2017
Maquiamys praecursor (Boivin, 2017) n. comb.
Incamys bolivianus Hoffstetter & Lavocat, 1970
Microscleromys paradoxalis Walton, 1997
Microscleromys cribriphilus Walton, 1997
Garridomys curunuquem Kramarz, Vucetich & Arnal, 2013
Eoviscaccia frassinettii Bertrand, Flynn, Croft & Wyss, 2012
Eoviscaccia australis Vucetich, 1989
Scleromys quadrangulatus Kramarz, 2006
Scleromys angustus Ameghino, 1887
Scleromys osbornianus Ameghino, 1894
Neoeppiblemma ambrosettianus (Ameghino, 1889)
Neoeppiblemma horridula (Ameghino, 1886)

Famille DINOMYIDAE Alston, 1876

Drytomomys aequatorialis Anthony, 1922
Potamarchus murinus Burmeister, 1885

Super-famille OCTODONTOIDEA Waterhouse, 1839

Leucocephalos zeffiae Vucetich, Dozo, Arnal & Pérez, 2015
Draconomys verai Vucetich, Vieytes, Pérez & Carlini, 2010
Sallamys pascuali Hoffstetter & Lavocat, 1970
Plesiacaerechimys koenigswaldi Vucetich & Vieytes, 2006
Caviocricetus lucasi Vucetich & Verzi, 1996
Dudumys ruigomezi Arnal, Kramarz, Vucetich & Vieytes, 2014
Prosperomys priscus Ameghino, 1902
Pampamys emmonsae Verzi, Vucetich & Montalvo, 1995

Famille †ACAREMYIDAE Wood, 1949

Acaremys murinus Ameghino, 1887
Sciamys principalis Ameghino, 1887
Galileomys eurygnathus Kramarz, 2004
Platypittamys brachyodon Wood, 1949
Deseadomys arambourgi Wood & Patterson, 1959
Willidewu esteparius Vucetich & Verzi, 1991
Loretomys minutus Boivin, 2017

Famille †ADELPHOMYIDAE Patterson & Pascual, 1968, n. stat.

Adelphomys candidus Ameghino, 1887
Stichomys regularis Ameghino, 1887
Prostichomys bowni Kramarz, 2001

Famille OCTODONTIDAE Waterhouse, 1839

Pithanotomys columnaris Ameghino, 1887

Famille CTENOMYIDAE Lesson, 1842

Xenodontomys simpsoni Kraglievich, 1961
Xenodontomys elongatus Verzi, Montalvo & Tiranti, 2003
Neophanomys biplicatus Rovereto, 1914

Famille ECHIMYIDAE Gray, 1825

Protadelphomys latus Ameghino, 1902

Sous-famille ECHIMYINAE Gray, 1825

Tribu MYOCASTORINI Fabre, Upham, Emmons, Justy, Leite, Loss, Orlando, Tilak, Patterson & Douzery, 2017
Maruchito trilofodonte Vucetich, Mazzoni & Pardiñas, 1993
Spaniomys riparius Ameghino, 1887

CONCLUSIONS

Dans le cadre de ce travail, une analyse cladistique de grande ampleur, incluant un grand nombre de familles représentant les quatre super-familles, a été réalisée. Les résultats montrent que les taxons paléogènes de Contamana et de Tarapoto/Shapaja en Amazonie péruvienne appartiennent à des taxons basaux du clade Caviomorpha ou des super-familles. Les taxons enregistrés dans les localités de la fin de l'Éocène moyen de Contamana sont probablement tous des représentants basaux des caviomorphes. D'autres formes basales seraient également rencontrées à Santa Rosa (*Eobranisamys romeropittmanae*, *Eospina woodi-Eosachacui lavocati*) et Tarapoto/Shapaja (*Tarapotomys*). L'attribution suprafamiliale de certains taxons amazoniens récemment décrits (*Plesiosteiomys*, *Mayomys* et potentiellement *Palaeosteiomys*) demeure ambiguë car leur position phylogénétique respective est en partiel désaccord avec les conclusions systématiques initiales – établies sans évaluation cladistique des caractères dentaires – et concernant leur rang suprafamilial, telles que proposées par Boivin *et al.* (2017b, 2018a). De plus, les résultats phylogénétiques obtenus ici permettent une première révision des cavioides dasyproctidés. L'ensemble des taxons fossiles originellement décrits comme étant des membres de cette famille et inclus dans cette analyse, se placent au sein des groupes basaux des caviomorphes (*Eobranisamys romeropittmanae* et *Eobranisamys javierpradoi*), des chinchilloïdes (*Incamys bolivianus* et *Microscleromys*) ou des cavioides non dasyproctidés (*Branisamys luribayensis* et *Australoprocta fleaglei*).

Les régions de basses latitudes du continent sud-américain paraissent être le centre d'origine des caviomorphes et le lieu d'une première diversification basale du groupe à la fin de l'Éocène moyen. Les quatre super-familles émergeraient ensuite à l'Éocène supérieur-Oligocène inférieur, témoignant ainsi d'une deuxième radiation du groupe. C'est à cette période que les caviomorphes se sont de toute évidence dispersés aux moyennes et hautes latitudes. L'origine géographique des super-familles est ambiguë, excepté pour les chinchilloïdes qui auraient émergé et se seraient initialement différenciés dans les régions de basses latitudes. Les régions de hautes latitudes constitueraient ainsi un deuxième centre de diversification. Une troisième radiation aurait eu lieu autour de

la transition Oligocène-Miocène et correspondrait à des diversifications plus récentes des groupes basaux des chinchilloïdes, des octodontoïdes, des éréthizontinés et à l'émergence du groupe couronne des caviidés, de celui des octodontoïdes, et très probablement de celui des chinchilloïdes. Il est intéressant de souligner ici que ces trois événements majeurs de diversification apparaissent concomitants avec des événements climatiques globaux et des périodes intenses de surrection andine. Enfin, plusieurs dispersions tardives entre les régions de basses, moyennes et hautes latitudes ont été également mises en évidence à l'Oligocène et au Miocène, se traduisant le plus souvent par une expansion des aires de distribution des clades concernés plutôt que par leur translation.

Ce travail a également permis d'éclairer plusieurs points de l'histoire évolutive des rongeurs caviomorphes. Cependant, des parts d'incertitude demeurent notamment vis-à-vis des âges d'apparition du groupe couronne des caviomorphes et des quatre super-familles, ainsi que de l'origine géographique de ces groupes. Les résultats phylogénétiques obtenus, replacés dans leur contexte stratigraphique indiquent que le registre éocène et oligocène inférieur est clairement incomplet pour le groupe, et ce à toutes les latitudes (et altitudes). Des efforts sur le terrain devront donc être poursuivis pour parfaire le registre fossile de ce groupe, notamment durant l'intervalle clef Éocène moyen terminal-Oligocène inférieur, afin d'apporter de nouvelles données critiques, essentielles à la compréhension des débuts de l'histoire évolutive des caviomorphes.

Enfin, grâce à ce corpus élargi de données, il sera possible d'envisager d'autres méthodes de reconstruction phylogénétique telles que les méthodes probabilistes (méthode du maximum de vraisemblance et approche bayésienne), par le biais desquelles des caractères moléculaires pourraient être ajoutés à la matrice. L'alliance de taxons modernes et fossiles permettrait l'utilisation d'une approche *tip dating* (ou *total evidence dating*) afin de mieux estimer les âges de divergence des nœuds. En outre, des méta-analyses probabilistes de diversité (e.g. *birth-death models*) pourront aussi permettre de tester statistiquement si une corrélation existe entre les périodes de diversification connues par le groupes et des facteurs abiotiques potentiels tels que les événements climatiques globaux et les périodes intenses de surrection andine. Ces modèles couplés à des analyses biogéographiques permettront de tester l'impact de ces facteurs et d'autres facteurs potentiels (e.g. facteurs biologiques) sur ces radiations et les événements de dispersion et vicariance passées chez les caviomorphes.

Remerciements

Nous remercions tous les membres de l'équipe internationale qui ont contribué à la découverte et à l'exploitation des localités d'Amazonie péruvienne depuis plus d'une décennie, ainsi que toutes les personnes qui nous ont

aidés sur le terrain. Merci à Suzanne Jiquel, Bernard Marandat (ISE-M), Christine Argot, Guillaume Billet, Violaine Nicolas, Aurélie Verguin (MNHN), César Chacaltana, Luz Marina Tejada-Medina (INGEMMET, Pérou), Alejandro Kramarz (MACN, Argentine), Marcelo Reguero, Itatí Olivares (MLP, Argentine) et Bernardino Mamani Quispe (MNHN-Bol, Bolivie) de nous avoir permis d'accéder aux collections dont ils ont la charge. Nous adressons également nos sincères remerciements à François Pujos (IANIGLA, Argentine) pour son aide et son investissement à long-terme dans la collaboration avec le MNHN-Bol ; à Rubén Andrade Flores (MNHN-Bol) et Céline Robinet (MLP) pour leur aide précieuse pendant notre séjour au MLP et au MNHN-Bol ; et à Lenna Defend (ISE-M) pour l'inventaire et le conditionnement de la collection UM des rongeurs de Salla. Un grand merci à François Catzeflis (ISE-M) pour le prêt de son matériel, et à Lionel Hautier, Pierre-Henri Fabre (ISE-M), Adriana Candela et C. Robinet (MLP) pour les photos de plusieurs spécimens de collections. Nous sommes reconnaissants envers Anne-Lise Charrault, S. Jiquel et Sandra Unal (ISE-M), ainsi qu'envers Jacques Michaux (ISE-M), Pauline Coster (UK, USA), Hesham Sallam (Mansura University, Egypte) et Guiomar Vucetich (MLP) d'avoir enrichi notre matériel de comparaison grâce à la confection et/ou l'accès à de nombreux moulages. Un grand merci à Maeva Leitwein (IBIS, Québec), Clémentine François (LEHNA, France), P.-H. Fabre et la Plate-forme MBB/ISE-M Calcul & Bioinformatique et le SR2I pour leur aide concernant l'utilisation du cluster. Merci à F. Catzeflis, P.-H. Fabre, L. Hautier, Maeva Orliac et Helder Gomes Rodrigues (ISE-M), G. Billet (MNHN), Michelle Arnal, Cecilia Deschamps, Luciano Rasia, et María G. Vucetich (MLP), María Encarnación Pérez (MEF, Argentine) et F. Pujos pour nos discussions passionnantes à propos des hystricognathes et des rongeurs en général, et de la phylogénie. Enfin, nous remercions très chaleureusement Véronique Barriel (MNHN), A. Candela, A. Kramarz, E. J.P. Douzery (ISE-M), Erik Seiffert (USC, USA) pour leur relecture appréciée d'une version étendue de ce travail, et leurs remarques et conseils avisés dans le cadre de la thèse de doctorat de MB. Nous remercions également le Rédacteur en chef, Didier Merle (MNHN), et le secrétaire d'édition, Emmanuel Côté (MNHN), de la revue *Geodiversitas* ainsi que V. Barriel et le second rapporteur anonyme pour leur relecture de ce long travail et leurs commentaires qui ont permis son amélioration. Ce travail a été financé par la Leakey Foundation, par la National Geographic Society, par l'École Doctorale SIBAGHE/Gaïa de l'Université de Montpellier, par la subvention 'Investissements d'Avenir' gérée par l'Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ANR-10-LABX-0025-01), par le projet SOURCE (CEBA, appel 2016) et par les programmes de collaboration internationale CoopIntEER CNRS/CONICET et ECOS-SUD/FONCyT. Publication ISEM 2018-249.

RÉFÉRENCES

- ALSTON E. R. 1876. — On the classification of the order Glires. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 61-98. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1876.tb02543.x>
- AMEGHINO F. 1886. — Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* 9: 1-228. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/26274027>
- AMEGHINO F. 1887. — Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- AMEGHINO F. 1889. — Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.121288>
- AMEGHINO F. 1894. — Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 13: 259-455. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.77348>
- AMEGHINO F. 1897. — Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos de *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 18: 406-429, 431-521.
- AMEGHINO F. 1902. — Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 17: 71-138. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/26370391>
- AMEGHINO F. 1903. — Los diprotodontes del orden de los plagiulacoideos y el origen de los roedores y de los polimastodontes. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, série III*, 2: 81-192. <https://biodiversitylibrary.org/page/4497426>
- ANTHONY H. E. 1922. — A new fossil rodent from Ecuador. *American Museum Novitates* 35: 1-4. <http://hdl.handle.net/2246/3250>
- ANTOINE P.-O. 2002. — *Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 369 p. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 188).
- ANTOINE P.-O. 2003. — Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: taxonomic revision and phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 32: 95-118. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00106.x>
- ANTOINE P.-O., MARIVAUX L., CROFT D. A., BILLET G., GANERØD M., JARAMILLO C., MARTIN T., ORLIAC M. J., TEJADA-LARA 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 of London B* 279 (1732): 1319-1326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1732>
- ANTOINE P.-O., ABELLO M., ADNET S., ALTAMIRANO SIERRA A. J., BABY P., BILLET G., BOIVIN M., CALDERÓN Y., CANDELA A., CHABAIN J., CORFU F., CROFT D. A., GANERØD M., JARAMILLO C., KLAUS S., MARIVAUX L., NAVARRETE R. E., ORLIAC M. J., PARRA F., PÉREZ M. E., PUJOS F., RAGE J.-C., RAVEL A., ROBINET C., RODDAS M., TEJADA-LARA J. V., VÉLEZ-JUARBE J., WESSELINGH F. P. & SALAS-GISMONDI R. 2016. — A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research* 31: 30-59. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.11.001>
- ANTOINE P.-O., SALAS-GISMONDI R., PUJOS F., GANERØD M. & MARIVAUX L. 2017. — Western Amazonia as a hotspot of mammalian biodiversity throughout the Cenozoic. *Journal of Mammalian Evolution* 24 (1): 5-17. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9333-1>
- ANTONELLI A., NYLANDER J. A., PERSSON C. & SANMARTÍN I. 2009. — Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106 (24): 9749-9754. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- ANTONELLI A., QUIJADA-MASCAREÑAS A., CRAWFORD A. J., BATES J. M., VELAZCO P. M. & WÜSTER W. 2010. — Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models, in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 386-404.
- ARNAL M. & KRAMARZ A. G. 2011. — First complete skull of an octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) from the Early Miocene of South America and its bearing in the early evolution of Octodontoidea. *Geobios* 44: 435-444. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.12.003>
- ARNAL M. & PÉREZ M. E. 2013. — A new acaremyid rodent (Hystricognathi: Octodontoidea) from the Middle Miocene of Patagonia (South America) and considerations on the early evolution of Octodontoidea. *Zootaxa* 3616 (2): 119-34. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3616.2.2>
- ARNAL M. & VUCETICH M. G. 2011. — First record of supernumerary teeth in South American fossil rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (4): 925-927. <https://doi.org/10.1080/02724634.2011.576732>
- ARNAL M. & VUCETICH M. G. 2015a. — Main radiation events in Pan-Octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 175 (3): 587-606. <https://doi.org/10.1111/zoj.12288>
- ARNAL M. & VUCETICH M. G. 2015b. — Revision of the fossil rodent *Acaremys* Ameghino, 1887 (Hystricognathi, Octodontoidea, Acaremyidae) from the Miocene of Patagonia (Argentina) and the description of a new acaremyid. *Historical Biology* 27: 42-59. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.863881>
- ARNAL M., KRAMARZ A. G., VUCETICH M. G. & VIEYTES E. C. 2014. — A new early Miocene octodontoid rodent (Hystricognathi, Caviomorpha) from Patagonia (Argentina) and a reassessment of the early evolution of Octodontoidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 397-406. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.808203>
- ARNAL M., VUCETICH M. G., CROFT D. A., BARGO M. S., FERNICOLA J. C. & VIZCAÍNO S. F. 2017. — Systematic revision and evolutionary history of *Acarechimys* Patterson in Kraglievich, 1965 (Rodentia, Caviomorpha, Octodontoidea). *Ameghiniana* 54 (3): 307-330. <https://doi.org/10.5710/AMGH.17.02.2017.3048>
- BAKER P. F. 2001. — Scotia Sea regional tectonic evolution: implications for mantle flow and palaeocirculation. *Earth Science Reviews* 55 (1): 1-39. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(01\)00055-1](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00055-1)
- BARBIÈRE F. & MARIVAUX L. 2015. — Phylogeny and evolutionary history of hystricognathous rodents from the Old World during the Tertiary: new insights into the emergence of modern “phiomorph” families, in COX P. & HAUTIER L. (eds), *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press, Cambridge: 87-138. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107360150.005>
- BARREDA V. & PALAZZESI L. 2010. — Vegetation during the Eocene-Miocene interval in central Patagonia: a context of mammal evolution, in MADDEN R. H., CARLINI A. A., VUCETICH M. G. & KAY R. F. (eds), *The Paleontology of Gran Barranca, Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge: 375-382.
- BENNETT E. T. 1833. — On the Chinchillidae, a family of herbivorous Rodentia, and on a new genus referrible to it. *Transactions of the Zoological Society of London* 1: 35-64. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1835.tb00602.x>
- BERTRAND O. C., FLYNN J. J., CROFT D. A. & WYSS A. R. 2012. — Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the Early Oligocene Tinguiririca fauna (Chile). *American Museum Novitates* 3750: 1-36. <https://doi.org/10.1206/3750.2>
- BILLET G., MUIZON C. DE & MAMANI QUISPE B. 2008. — Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 153-200. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00388.x>

- BOHATY S. M. & ZACHOS J. C. 2003. — Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology* 31 (11): 1017-1020. <https://doi.org/10.1130/G19800.1>
- BOHATY S. M., ZACHOS J. C., FLORINDO F. & DELANEY M. L. 2009. — Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography* 24 (2): 1-16. <https://doi.org/10.1029/2008PA001676>
- BOIVIN M. 2017. — *Rongeurs paléogènes d'Amazonie péruvienne: anatomie, systématique, phylogénie et paléobiogéographie. Volume de Thèse, Université de Montpellier, France.*
- BOIVIN M. & MARIVAUX L. 2018. — Dental homologies and evolutionary transformations in Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia): new data from the Paleogene of Peruvian Amazonia. *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1506778>
- 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. *Palaeontology Electronica* 20.1.19A: 1-50. <https://doi.org/10.26879/742>
- 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. <https://doi.org/10.1002/spp2.1068>
- BOIVIN M., MARIVAUX L., PUJOS F., SALAS-GISMONDI R., TEJADA-LARA J. V., VARAS-MALCA R. M. & ANTOINE P.-O. 2018a. — Early Oligocene caviomorph rodents from Shapaja, Peruvian Amazonia. *Palaeontographica Abteilung A* 311 (1-6): 87-156. <https://doi.org/10.1127/pala/2018/0075>
- BOIVIN M., MARIVAUX L., SALAS-GISMONDI R., VIEYTES E. C. & ANTOINE P.-O. 2018b. — Incisor enamel microstructure of Paleogene caviomorph rodents from Contamana and Shapaja (Peruvian Amazonia). *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9430-4>
- BONAPARTE C. L. J. L. 1845. — *Cata logo methodico dei mammiferi Europei*. Luigi di Giacomo Pirola, Milano, 36 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.77311>
- BOND M., LÓPEZ G., REGUERO M. A., SCILIANO-YANÉ G. J. & VUCETICH M. G. 1998. — Los mamíferos de la formación Fray Bentos (edad mamífero Deseadense, Oligoceno superior) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina*. Publicación Especial 5: 41-50.
- BOND M., TEJEDOR M. F., MACFADDEN JR K. E., CHORNOGUBSKY L., NOVO N. & GOIN F. 2015. — Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature* 520 (7548): 538-541. <https://doi.org/10.1038/nature14120>
- BREMER K. 1994. — Branch support and tree stability. *Cladistics* 10 (3): 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x>
- BRUIJN H. DE, ÜNAY E., SARAÇ G. & YILMAZ A. 2003. — A rodent assemblage from the Eo/Oligocene boundary interval near Süngülü, Lesser Caucasus, Turkey, in LÓPEZ-MARTÍNEZ N., PELÁEZ-CAMPOMANES P. & HENÁNDEZ FERNÁNDEZ M. (eds), *Coloquios de Paleontología en Honor al Dr Remmert Daams Surrounding Fossil Mammals: Dating, Evolution and Palaeoenvironment*. Madrid: Facultad de Ciencias Geológicas Departamento de Paleontología: 47-76.
- BURMEISTER G. 1885. — Exámen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Annales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 93-174. <https://biodiversitylibrary.org/page/45614456>
- BUSKER F. & DOZO M. T. 2017. — First confirmed record of *Incamys bolivianus* (Caviomorpha, Chinchilloidea) in the Deseadan of Patagonia (Argentina). *Ameghiniana* 54 (6): 706-712. <https://doi.org/10.5710/AMGH.24.05.2017.3098>
- BUSKER F. & DOZO M. T. 2018. — Rediscovering a forgotten rodent of Patagonia and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*. <https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1457727>
- BUSKER F., PÉREZ M. E., KRAUSE J. M. & VUCETICH M. G. 2017. — First record of *Banderomys leanzai* Kramarz, 2005 (Rodentia, Caviomorpha) in Chubut Province, Patagonia (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 19 (2): 121-129. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.19.533>
- CANDELA A. M. 1999. — The evolution of the molar pattern of the Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and the validity of *Parasteiomys* Ameghino, 1904. *Palaeovertebrata* 28 (1): 53-73.
- CANDELA A. M. 2000. — *Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. Sistemática e historia evolutiva y biogeográfica. Volume de Thèse non publié, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.*
- CANDELA A. M. 2001. — First cladistic analysis of the extinct and living porcupines (Rodentia, Erethizontidae). Abstracts Sixth International Congress of Vertebrate Morphology (Jena, Germany). *Journal of Morphology* 248: 213. <https://doi.org/10.1002/jmor.1031>
- CANDELA A. M. 2003. — A new porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the early-middle Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 40: 483-494.
- CANDELA A. M. 2004. — A new giant Porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the Late Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3): 732-741. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024\[0732:ANGPRE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0732:ANGPRE]2.0.CO;2)
- CANDELA A. M. 2016. — Analyzing the impact of conflictive dental characters on the phylogeny of octodontoid rodents. *Acta Palaeontologica Polonica* 61 (2): 455-468. <https://doi.org/10.4202/app.00113.2014>
- CANDELA A. M. & NASIF N. L. 2006. — Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Scalabrini in Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 3: 165-181.
- CANDELA A. M. & PICASSO M. B. 2008. — Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269 (5): 552-593. <https://doi.org/10.1002/jmor.10606>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00762.x>
- CANDELA A. M. & VUCETICH M. G. 2002. — *Hypsosteiromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the early Miocene of Patagonia (Argentina), the only Erethizontidae with a tendency to hypsodonty. *Geobios* 35 (1): 153-161. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(02\)00017-7](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(02)00017-7)
- CANDELA A. M., RASIA L. L. & PÉREZ M. E. 2012. — Early Miocene Paleobiology in Patagonia: Paleobiology of Santacrucian caviomorph rodents: a morphofunctional approach, in VIZCAÍNO S. F., KAY R. F. & BARGO M. S. (eds), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, New York: 287-305. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511667381.016>
- CARVALHO G. A. & SALLES L. O. 2004. — Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society* 142 (4): 445-477. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00150.x>
- CERDEÑO E. 2011. — Quebrada Fiera (Mendoza), an important paleobiogeographic center in the South American late Oligocene. *Estudios Geológicos* 67 (2): 375-384. <https://doi.org/10.3989/egool.40519.194>
- COBBOLD P. R. & ROSSELLO E. A. 2003. — Aptian to recent compressional deformation, foothills of the Neuquen Basin, Argentina. *Marine and Petroleum Geology* 20: 429-443. [https://doi.org/10.1016/S0264-8172\(03\)00077-1](https://doi.org/10.1016/S0264-8172(03)00077-1)
- COSTER P., BENAMMI M., LAZZARI V., BILLET G., MARTIN T., SALEM M., BILAL A. A., CHAIMANEY Y., SCHUSTER M., VALENTIN X., BRUNET M. & JAEGER J.-J. 2010. — *Gaudeamus lavocati* sp. nov. (Rodentia, Hystricognathi) from the early Oligocene of Zallah, Libya: first African caviomorph? *Naturwissenschaften* 97 (8): 697-706. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0683-x>

- COSTER P., BENAMMI M., SALEM M., BILAL A. A., CHAIMANEY Y., VALENTIN X., BRUNET M. & JAEGER J.-J. 2012. — New hystricognathous rodents from the early Oligocene of central Libya (Zallah Oasis, Sahara Desert): systematic, phylogenetic, and biochronologic implications. *Annals of Carnegie Museum* 80 (3): 239-259.
- CRAMER B. S., TOGGWEILER J. R., WRIGHT J. D., KATZ M. E. & MILLER K. G. 2009. — Ocean overturning since the Late Cretaceous: inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography* 24 (4): 1-14. <https://doi.org/10.1029/2008PA001683>
- CROFT D. A., FLYNN J. J. & WYSS A. R. 2008. — The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 66: 191-211. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/57388661>
- CROFT D. A., CHICK J. M. & ANAYA F. 2011. — New Middle Miocene caviomorph rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 245-268. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9164-z>
- DARLU P. & TASSY P. 1993. — *La reconstruction phylogénétique*. Concepts et méthodes. Masson, Paris, 245 p.
- DAWSON M. D., LI C. K. & QI T. 1984. — Eocene ctenodactyloid rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia, in MENGEL R. M. (ed.), *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh: 138-150. <https://biodiversitylibrary.org/page/52301996>
- DESCHAMPS C. M. & TOMASSINI R. L. 2016. — Late Cenozoic vertebrates from the southern Pampean Region: systematic and bio-chronostratigraphic update, in MARTÍNEZ M. & OLIVERA D. (eds), *Palinología del Meso-Cenozoico de Argentina – Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 16 (2): 202-225. <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.06.05.2016.113>
- DOZO M. T. 1995. — El encéfalo de un Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Edad Colhuehuapense: primer análisis paleoneurológico de un roedor caviomorfo y sus implicancias filogenéticas. *Resúmenes XI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Tucumán*: 30.
- ELIAS M., JORON M., WILLMOTT K., SILVA-BRANDAO K. L., KAISER V., ARIAS C. F., GOMEZ PIÑERAZ L. M., URIBE S., BROWER A. V. Z., FREITAS A. V. L. & JIGGINS C. D. 2009. — Out of the Andes: patterns of diversification in clearwing butterflies. *Molecular Ecology* 18 (8): 1716-1729. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04149.x>
- EMMONS L. H. 2005. — A revision of the genera of arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with descriptions of two new genera, in LACEY E. A. & MYERS P. (eds), *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton)*. *Publications in Zoology* 133: 247-310. <http://hdl.handle.net/10088/12847>
- FABRE P.-H., HAUTIER L., DIMITROV D. & DOUZERY E. J. 2012. — A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* 12 (1): 88. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-88>
- FABRE P.-H., UPHAM N. S., EMMONS L. H., JUSTY F., LEITE Y. L. R., LOSS A. C., ORLANDO L., TILAK M.-K., PATTERSON B. D. & DOUZERY E. J. P. 2017. — Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution* 34 (3): 613-633. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw261>
- FIELDS R. W. 1957. — Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 32: 273-404.
- FISCHER DE WALDHEIM G. 1817. — *Adversaria Zoologica. Mémoires de la Société impériale des Naturalistes de Moscou* 5: 357-428. <https://biodiversitylibrary.org/page/10128982>
- FLYNN J. & SWISHER C. 1995. — Cenozoic South American land-mammals ages: correlation to global geochronologies, in BERGREEN W. A., KENT D. V. & HANDEBOLD J. (eds), *Geochronology, Time Scale, and Correlation: Framework for a Historical Geology. SEPM Special Publication* 54: 317-333. <https://doi.org/10.2110/pec.95.04.0317>
- FLYNN J. J. & WYSS A. R. 1998. — Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology & Evolution* 13 (11): 449-454. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01457-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01457-8)
- FLYNN J. J., JACOBS L. L. & CHEEMA I. U. 1986. — Baluchimyinae, a new ctenodactyloid rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* 2841: 1-58. <http://hdl.handle.net/2246/3576>
- FLYNN J. J., NOVACEK M. J., DODSON H. E., FRASSINETTI D., MCKENNA M. C., NORELL M. A., SEARS K. E., SWISHER C. C. III & WYSS A. R. 2002. — A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology, and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 285-302. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(02\)00043-3](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(02)00043-3)
- FLYNN J. J., WYSS R., CROFT D. A. & CHARRIER R. 2003. — The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal ‘Age’. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229-259. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00360-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00360-2)
- FLYNN J. J., CHARRIER R., CROFT D. A., GANS P. B., HERRIOTT T. M., WERTHEIM J. A. & WYSS A. R. 2008. — Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 412-423. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2008.05.006>
- FRAILEY C. D. & CAMPBELL K. E. 2004. — Paleogene rodents from Amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna, in CAMPBELL K. E. (ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 40: 71-130.
- GENTRY A. H. 1982. — Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 (3): 557-593. <https://doi.org/10.2307/2399084>
- GOIN F. J. & CANDELA A. M. 2004. — New Paleogene marsupials from the Amazon Basin of eastern Peru, in Campbell K.E. (ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 40: 15-60.
- GOIN F. J., ABELLO M. A. & CHORNOGUBSKY L. 2010. — Middle Tertiary marsupials from Central Patagonia (Early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America’s Grande Coupure, in MADDEN R. H., CARLINI A. A., VUCETICH M. G. & KAY R. F. (eds), *The Paleontology of Gran Barranca, Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge: 69-107.
- GRAY J. E. 1825. — An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribes and families, with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Annals of Philosophy*, n.s., ser. 2, 10: 337-344. <https://biodiversitylibrary.org/page/2531525>
- HARTENBERGER J.-L. 1975. — Nouvelles découvertes de rongeurs dans le Déseadien (Oligocène inférieur) de Salla Luribay (Bolivie). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l’Académie des Sciences, série D*, 280: 427-430. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5814218t/f463.item>
- HILL J. E. 1935. — The cranial foramina in rodents. *Journal of Mammalogy* 16 (2): 121-129. <https://doi.org/10.2307/1374358>
- HOFFSTETTER R. 1976. — Rongeurs caviomorphes de l’Oligocène de Bolivie. *Palaeovertebrata* 7: 1-14.
- HOFFSTETTER R. & LAVOCAT R. 1970. — Découverte dans le Déseadien africain des genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des rongeurs caviomorphes. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris* 271: 172-175. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6398040d/f218.item>

- HOORN C., WESSELINGH F. P., TER STEEGE H., BERMUDEZ M. A., MORA A., SEVINK J., SANMARTÍN I., SANCHEZ-MESEGUER A., ANDERSON C. L., FIGUEIREDO J. P., JARAMILLO C., RIFF D., NEGRI F. R., HOOGHIEMSTRA H., LUNDBERG J., STADLER T., SÄRKINEN T. & ANTONELLI A. 2010a. — Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330 (6006): 927-931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- HOORN C., WESSELINGH F. P., HOVIKOSKI J. & GUERRERO J. 2010b. — The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia), in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 123-142.
- HOORN C., MOSBRUGGER V., MULCH A. & ANTONELLI A. 2013. — Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience* 6 (3): 154. <https://doi.org/10.1038/ngeo1742>
- HOROVITZ I., SÁNCHEZ-VILLAGRA M., MARTIN T. & AGUILERA O. 2006. — The fossil record of *Phoberomys pattersoni* Mones 1980 (Mammalia, Rodentia) from Urumaco (Late Miocene, Venezuela), with an analysis of its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (3): 293-306. <https://doi.org/10.1017/S1477201906001908>
- HOULE A. 1998. — Floating islands: a mode of long-distance dispersal for small and medium-sized terrestrial vertebrates. *Diversity and Distributions* 4 (4/5): 201-216. <https://www.jstor.org/stable/2999827>
- HOULE A. 1999. — The Origin of Platyrrhines: An Evaluation of the Antarctic Scenario and the Floating Island Model. *American Journal of Physical Anthropology* 109: 541-559. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199908\)109:4<541::AID-AJPA9>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199908)109:4<541::AID-AJPA9>3.0.CO;2-N)
- HUCHON D. & DOUZERY E. J. 2001. — From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20 (2): 238-251. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0961>
- HUCHON D., CHEVRET P., JORDAN U., KILPATRICK C. W., RANWEZ V., JENKINS P. D., BROSIUS J. & SCHMITZ J. 2007. — Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (18): 7495-7499. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701289104>
- HUSSAIN S. T., BRUIJN H. DE & LEINDERS J. M. 1978. — Middle Eocene rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). *Palaeontology* 81: 101-112. <https://www.jstor.org/stable/1304193>
- JAEGER J.-J., MARIVAUX L., SALEM M., BILAL A. A., CHAIMANEE Y., MARANDI B., VALENTIN X., DURINGER P., SCHUSTER M., BENAMMI M., MÉTAIS E. & BRUNET M. 2010. — New rodent assemblages from the Eocene Dur at-Talah escarpment (Sahara of Central Libya): systematic, biochronologic and paleobiogeographic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 195-213. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00600.x>
- JAILLARD E. & SOLER P. 1996. — Cretaceous to early Paleogene tectonic evolution of the northern Central Andes (0-18 degrees S) and its relations to geodynamic. *Tectonophysics* 259: 41-53. [https://doi.org/10.1016/0040-1951\(95\)00107-7](https://doi.org/10.1016/0040-1951(95)00107-7)
- JARAMILLO C., RUEDA M. J. & MORA G. 2006. — Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311 (5769): 1893-1896. <https://doi.org/10.1126/science.1121380>
- JARAMILLO C., HOORN C., SILVA S. A., LEITE F., HERRERA F., QUIROZ L., DINO R. & ANTONIOLI L. 2010. — The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record, in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 317-334.
- KAY B. R. F. 2015. — New World monkey origins. *Science* 347 (6226): 1068-1069. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9217>
- KAY R. F., MACFADDEN B. J., MADDEN R. H., SANDEMAN H. & ANAYA F. 1998. — Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (1): 189-199. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011043>
- KAY R. F., MADDEN R. H., VUCETICH M. G., CARLINI A. A., MAZZONI M. M., RE G. H., HEIZLER M. & SANDEMAN H. 1999. — Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (23): 13235-13240. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.23.13235>
- KAY B. R. F., VIZCAÍNO S. F. & BARGO M. S. 2012. — A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation, in VIZCAÍNO S. F., KAY R. F. & BARGO M. S. (eds), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia*. Cambridge, Cambridge University Press: 331-365. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511667381.018>
- KENNETT J. P. 1977. — Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* 82 (27): 3843-3860. <https://doi.org/10.1029/JC082i027p03843>
- KERBER L., MAYER E. L., RIBEIRO A. M. & VUCETICH M. G. 2016. — Late Quaternary caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi) from the Serra da Capivara, northeastern Brazil, with description of a new taxon. *Historical Biology* 28 (4): 439-458. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.967766>
- KERBER L., NEGRI F. R., RIBEIRO A. M., NASIF N., SOUZA-FILHO J. P. & FERIGOLO J. 2017. — Tropical fossil caviomorph rodents from the southwestern Brazilian Amazonia in the context of the South American faunas: systematics, biochronology, and paleobiogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 24 (1): 57-70. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9340-2>
- KERBER L., BISSARO JÚNIOR M. C., NEGRI F. R., SOUZA-FILHO J. P. DE, GUILHERME E. & HSIU A. S. 2018. — A new rodent (Caviomorpha: Dinomyidae) from the upper Miocene of southwestern Brazilian Amazonia. *Historical Biology* 30 (7): 985-993. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1327529>
- KRAGLIEVICH J. L. 1961. — Un nuevo roedor octodóntido del Eocuartario de Salinas Chicas (Provincia de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 15 (1-2): 15-41.
- KRAMARZ A. G. 1998. — Un nuevo dasyproctidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 35 (2): 181-192.
- KRAMARZ A. G. 2001a. — Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* 30: 51-88.
- KRAMARZ A. G. 2001b. — Registro de *Eoviscaccia* (Rodentia, Chinchillidae) en estratos colhuehuapenses de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38 (3): 237-242.
- KRAMARZ A. G. 2001c. — Un nuevo roedor Adelphomyinae (Hystricognathi, Echimyidae) del Mioceno Medio-Inferior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38 (2): 163-168.
- KRAMARZ A. G. 2002. — Roedores chinchilloideos (Hystricognathi) de la Formación Pinturas, Mioceno temprano-medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 4 (2): 167-180. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.4.9>
- KRAMARZ A. G. 2004. — Octodontoids and erethizontoids (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41: 199-216.
- KRAMARZ A. G. 2005. — A primitive cephalomyid hystricognath rodent from the early Miocene of northern Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (2): 249-258.
- KRAMARZ A. G. 2006a. — Eocardiids (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late early Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3): 770-778. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[770:ERHFT-P\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[770:ERHFT-P]2.0.CO;2)

- KRAMARZ A. G. 2006b. — *Neoreomys* and *Scleromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8 (1): 53-62. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.8.356>
- KRAMARZ A. G., VUCETICH M. G., CARLINI A. A., CIANCIO M. R., ABELLO M. A., DESCHAMPS C. M. & GELFO J. N. 2010. — A new fauna at the top of the Gran Barranca sequence and its biochronological significance, in MADDEN R. H., CARLINI A. A., VUCETICH M. G. & KAY R. F. (eds), *The Paleontology of Gran Barranca, Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge: 264-277.
- KRAMARZ A. G., VUCETICH M. G. & ARNAL M. 2013. — A new early Miocene chinchilloid hystricognath rodent; an approach to the understanding of the early chinchillid dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 20: 249-261. <https://doi.org/10.1007/s10914-012-9215-0>
- LAMB S. & HOKE L. 1997. — Origin of the high plateau in the Central Andes, Bolivia, South America. *Tectonics* 16: 623-649. <https://doi.org/10.1029/97TC00495>
- LANDRY S. O. 1957. — The interrelationship of the New and Old World hystricomorph rodents. *University of California Publications in Geological Sciences* 32 (5): 273-404.
- LAVOCAT R. 1969. — La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, série D*, 269: 1496-1497. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k63251842/f740.item>
- LAVOCAT R. 1973. — Les rongeurs du Miocène d'Afrique orientale. 1. Miocène inférieur. *Mémoires et Travaux E.P.H.E. de l'Institut de Montpellier*, 284 p.
- LAVOCAT R. 1976. — Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. Rongeurs du bassin désadien de Salla. *Palaeovertebrata* 7 (3): 15-90.
- LEIDY J. 1871. — Notice of some extinct rodents. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 23: 230-232. <https://biodiversitylibrary.org/page/5512067>
- LESSON R.-P. 1842. — *Nouveau tableau du Règne animal. Mammifères*. Arthus-Bertrand, Paris, 204 p.
- LI C. K., ZHENG J. J. & TING S. Y. 1989. — The skull of *Cocomys lingchaensis*, an early Eocene ctenodactyloid rodent of Asia, in BLACK C. C. & DAWSON M. R. (eds), *Papers on Fossil Rodents, in Honor of Albert Elmer Wood*. Natural History Museum, Los Angeles: 179-192.
- LIVERMORE R., NANKIVELL A., EAGLES G. & MORRIS P. 2005. — Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters* 236 (1): 459-470. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.03.027>
- LOOMIS F. B. 1914. — *The Desado Formation of Patagonia*. Rumford Press, Concord, New Hampshire, 232 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.28110>
- MACFADDEN B. J., MACFADDEN JR. K. E., CIFELLI R. L., SILES O. & JOHNSON N. M. 1985. — Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Desadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla beds of Northern Bolivia. *The Journal of Geology* 93: 223-250. <https://doi.org/10.1086/628950>
- MADDISON W. P. & MADDISON D. R. 2009. — *Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis*. Version 2.72. University of British Columbia and Oregon State University.
- MARIVAUX L. & WELCOMME J.-L. 2003. — New diatomid and baluchimyine rodents from the Oligocene of Pakistan (Bugti Hills, Balochistan): systematic and paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 420-434. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2003\)023\[0420:NDABRF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)023[0420:NDABRF]2.0.CO;2)
- 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. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2002.00074.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00131.x>
- MARSHALL L. G. & SEMPÉRÉ T. 1993. — Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context, in GOLDBLATT P. (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven: 329-392. <https://doi.org/10.2307/j.ctt22726mc.16>
- MARTIN T. 1994. — On the systematic position of *Chaetomys subspinus* (Rodentia: Caviomorpha) based on evidence from the incisor enamel microstructure. *Journal of Mammalian Evolution* 2 (2): 117-131. <https://doi.org/10.1007/BF01464364>
- MARTINOD J., HUSSON L., ROPERCH P., GUILLAUME B. & ESPURT N. 2010. — Horizontal subduction zones, convergence velocity and the building of the Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 299 (3-4): 299-309. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.09.010>
- MCGUIRE J. A., WITT C. C., REMSEN J. V., CORL A., RABOSKY D. L., ALTSHULER D. L. & DUDLEY R. 2014. — Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology* 24 (8): 910-916. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.016>
- MCKENNA M. C. & BELL S. K. 1997. — *Classification of Mammals: Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 p.
- MÉGARD F. 1984. — The Andean orogenic period and its major structures in central and northern Peru. *Journal of the Geological Society* 141: 893-900. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.141.5.0893>
- MENG J. & MCKENNA M. C. 1998. — Faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature* 394 (6691): 364-367. <https://doi.org/10.1038/28603>
- MENG J. & WYSS A. R. 2001. — The morphology of *Tribosphenomys* (Rodentiaformes, Mammalia): phylogenetic implications for basal Glires. *Journal of Mammalian Evolution* 8: 1-70. <https://doi.org/10.1023/A:1011328616715>
- MENG J., LI C., NI X., WANG Y. & BEARD K. C. 2007a. — A new Eocene rodent from the Lower Arshanto Formation in the Nuhetingboerhe (Camp Margetts) area, Inner Mongolia. *American Museum Novitates* 3569: 1-18. <http://hdl.handle.net/2246/5860>
- MENG J., LI C., BEARD K. C., GEBO D. L., WANG Y. & WANG H. 2007b. — New material of Alagomyidae (Mammalia, Glires) from the late Paleocene Subeng Locality, Inner Mongolia. *American Museum Novitates* 3597: 1-29. <http://hdl.handle.net/2246/5893>
- MILLER G. S. & GIDLEY J. W. 1918. — Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 8 (13): 431-448. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.6490>
- MILLER K. G., WRIGHT J. D. & FAIRBANKS R. G. 1991. — Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* 96 (B4): 6829-6848. <https://doi.org/10.1029/90JB02015>
- MORA A., BABY P., RODDAZ M., PARRA M., BRUSSET S., HERMOZA W. & ESPURT N. 2010. — Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin, in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 38-60.
- NOBLE D., MCKEE E., FARRAR E. & PETERSEN U. 1974. — Episodic Cenozoic volcanism and tectonism in the Andes of Peru. *Earth and Planetary Science Letters* 21: 213-220. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(74\)90057-0](https://doi.org/10.1016/0012-821X(74)90057-0)
- NOBLE D., MÉGARD F. & MCKEE E. 1979. — Early tertiary "incaic" tectonism, uplift and volcanic activity, Andes of Central Peru. *Bulletin of the Geological Society of America* 90: 903-907. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1979\)90<903:ETITUA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1979)90<903:ETITUA>2.0.CO;2)
- NOVACEK M. J. 1993. — Patterns of diversity in the mammalian skull, in HANKEN J. & HALL B. K. (eds), *The Skull*. Volume 2. The University of Chicago Press, Chicago and London: 438-545.

- OLIVARES A. I. & VERZI D. H. 2015. — Systematics, phylogeny and evolutionary pattern of the hystricognath rodent *Eumysops* (Echimyidae) from the Plio-Pleistocene of southern South America. *Historical Biology* 27 (8): 1042-1061. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.929672>
- OLIVARES A. I., VERZI D. H., VUCETICH M. G. & MONTALVO C. I. 2012. — Phylogenetic affinities of the late Miocene echimyid †*Pampamys* and the age of *Thrichomys* (Rodentia, Hystricognathi). *Journal of Mammalogy* 93 (1): 76-86. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-176.1>
- OLIVERO E. B., BARREDA V., MARENSSI S., SANTILLANA S., MARTINONI D. 1998. — Estratigrafía, sedimentología y palinología de la Formación Sloggett (Paleogeno continental), Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53: 504-516.
- OLIVEIRA F. B. DE, MOLINA E. C. & MARROIG G. 2009. — Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World?, in GARBER P. A., ESTRADA A., BICCA-MARQUES J. C., HEYMAN E. W. & STRIER K. B. (eds), *South American Primates, Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer-Verlag, New York: 55-68. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_3
- ONCKEN O., HINDLE D., KLEY J., ELGER P., VICTOR P. & SCHEMANN K. 2006. — Deformation of the central Andean upper plate system, facts, fiction, and constraints for plateau models, in ONCKEN O., CHONG G., FRANZ G., GIESE P., GÖTZE H.-J., RAMOS V. A., STRECKER M. R. & WIGGER P. (eds), *The Andes, Active Subduction Orogeny*. Springer-Verlag, Berlin: 3-28. https://doi.org/10.1007/978-3-540-48684-8_1
- ORLIAC M. J., ANTOINE P.-O. & DUCROCQ S. 2010. — Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relations within Suoidea. *Zoologica Scripta* 39: 315-330. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00431.x>
- PAGE R. D. M. 2001. — *NDE (Nexus Data Editor for Windows)*. Version 0.5.0 NDE. (University of Glasgow).
- PALLAS P. S. 1766. — *Miscellanea Zoologica quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur*. Peter van Cleef, The Hague, 224 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.69851>
- PALAZZESI L. & BARREDA V. — 2012. Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature Communications* 3: 1294. <https://doi.org/10.1038/ncomms2299>
- PATTERSON B. & PASCUAL R. 1968. — New echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Breviora* 301: 1-14. <https://biodiversitylibrary.org/page/4294618>
- PATTERSON B. & WOOD A. E. 1982. — Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Cavioomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149 (7): 371-543. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/4776973>
- PATTON J. L., PARDIÑAS U. F. & ELÍA G. D' (eds). 2015. — *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. University of Chicago Press, 384 p. <http://ref.scielo.org/pyk23s>
- PÉREZ M. E. 2010a. — A new rodent (Cavioidea, Hystricognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavioidea *sensu stricto*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (6): 1848-1859. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.522432>
- PÉREZ M. E. 2010b. — Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystricognathi, Cavioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia. **Volume de Thèse non publié, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 351 p.**
- PÉREZ M. E. & POL D. 2012. — Major radiations in the evolution of caviid rodents: reconciling fossils, ghost lineages, and relaxed molecular clocks. *PLoS One* 7 (10): e48380. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048380>
- PÉREZ M. E. & VUCETICH M. G. 2011. — A new extinct genus of Cavioidea (Rodentia, Hystricognathi) from the Miocene of Patagonia (Argentina), and the evolution of cavioid mandibular morphology. *Journal of Mammalian Evolution* 18 (3): 163-183. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9154-1>
- PÉREZ M. E. & VUCETICH M. G. 2012a. — A revision of the fossil genus *Phanomys* Ameghino, 1887 (Rodentia, Hystricognathi, Cavioidea) from the early Miocene of Patagonia (Argentina) and the acquisition of euhippodonty in Cavioidea *sensu stricto*. *Paläontologische Zeitschrift* 86 (2): 187-204. <https://doi.org/10.1007/s12542-011-0120-2>
- PÉREZ M. E. & VUCETICH M. G. 2012b. — *Asteromys punctus* Ameghino (Rodentia, Hystricognathi, Cavioidea) from the Late Oligocene of Patagonia (Argentina) and the early evolution of Cavioidea *sensu stricto*. *Ameghiniana* 49 (1): 118-125. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v49i1\(449\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v49i1(449))
- PÉREZ M. E., VUCETICH M. G. & KRAMARZ A. G. 2010. — The first Eocardiidae (Rodentia) in the Colhuehuapian (early Miocene) of Bryn Gwyn (northern Chubut, Argentina) and the early evolution of the peculiar cavioid rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (2): 528-534. <https://doi.org/10.1080/02724631003618223>
- PÉREZ M. E., KRAUSE M. & VUCETICH M. G. 2012. — A new species of *Chubutomys* (Rodentia, Hystricognathi) from the late Oligocene of Patagonia and its implications on the early evolutionary history of Cavioidea *sensu stricto*. *Geobios* 45: 573-580. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2012.06.001>
- PÉREZ M. E., ARNAL M., BOIVIN M., VUCETICH M. G., CANDELA A., BUSKER F. & MAMANI QUISPE B. 2018. — New caviomorph rodents from the late Oligocene of Salla, Bolivia: taxonomic, chronological, and biogeographic implications in the Deseadan faunas of South America. *Journal of Systematic Palaeontology*. <https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1471622>
- PLEIJEL F. 1995. — On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* 11 (3): 309-315. [https://doi.org/10.1016/0748-3007\(95\)90018-7](https://doi.org/10.1016/0748-3007(95)90018-7)
- PUJOS F. & DE IULIIS G. 2007. — Late Oligocene Megatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): New data on basal sloth radiation and Cingulata-Tardigrada Split. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 132-144. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[132:LOMFMX\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[132:LOMFMX]2.0.CO;2)
- PROTHERO D. R. & BERGGREN W. A. (eds) 1992. — *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, Princeton, 568 p. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt7zvp65>
- RAMBAUT A. 2014. — *FigTree*. Version 1.4.2. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- RASIA L. L. & CANDELA A. M. 2017. — Reappraisal of the giant caviomorph rodent *Phoberomys burmeisteri* (Ameghino, 1886) from the late Miocene of northeastern Argentina, and the phylogeny and diversity of Neoeplemidae. *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1294168>
- REGUERO M. A. & CANDELA A. M. 2001. — Late Cenozoic mammals from the northwest of Argentina, in SALFITY J. A. & MARQUILLAS R. A. (eds), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher, Salta: 411-426.
- REGUERO M. A. & CERDEÑO E. 2005. — New late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (3): 674-684. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0674:NLOHMN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0674:NLOHMN]2.0.CO;2)
- RODDAZ M., HERMOZA W., MORA A., BABY P., PARRA M., CHRISTOPHOUL F., BRUSSET S. & WESSELINGH F. P. 2010. — Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system, in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 61-88.
- ROPERCH P., SEMPÉRÉ T., MACEDO O., ARRIAGADA C., FORNARI M., TAPIA C., GARCIA M. & LAJ C. 2006. — Counterclockwise rotation of late Eocene-Oligocene fore-arc deposits in southern Peru and its significance for oroclinal bending in the central Andes. *Tectonics* 25 (3): TC3010. <https://doi.org/10.1029/2005TC001882>
- ROVERETO E. 1914. — Los estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/14606247>

- SALLAM H. M. & SEIFFERT E. R. 2016. — New phiomorph rodents from the latest Eocene of Egypt, and the impact of Bayesian “clock”-based phylogenetic methods on estimates of basal hystricognath relationships and biochronology. *PeerJ* 4: e1717. <https://doi.org/10.7717/peerj.1717>
- SALLAM H. M., SEIFFERT E. R., STEIPER M. E. & SIMONS E. L. 2009. — Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (39): 16722-16727. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908702106>
- SALLAM H. M., SEIFFERT E. R. & SIMONS E. L. 2011. — Craniodental morphology and systematics of a new family of hystricognathous rodents (Gaudeamuridae) from the Late Eocene and Early Oligocene of Egypt. *PLoS One* 6 (2): e16525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016525>
- SALLAM H. M., SEIFFERT E. R. & SIMONS E. L. 2012. — A basal phiomorph (Rodentia, Hystricognathi) from the late Eocene of the Fayum Depression, Egypt. *Swiss Journal of Palaeontology* 131 (2): 283-301. <https://doi.org/10.1007/s13358-012-0039-6>
- SÁNCHEZ-VILLAGRA M. R., AGUILERA O. A. & HOROVIRZ J. 2003. — The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* 301: 1708-1710. <https://doi.org/10.1126/science.1089332>
- SCHAUB S. 1953. — Remarks on the distribution and classification of the Hystricomorpha. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft, Basel* 64 (2): 389-400.
- SCHAUB S. 1958. — Simplicidentata (Rodentia), in PIVETEAU J. (ed), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris, 6 (2): 659-818.
- SCOTT W. B. 1905. — Mammalia of the Santa Cruz beds. Volume V, Paleontology. Part III, Glires, in SCOTT W. B. (ed), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*. Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlaghandlung (E. Nägeli), Stuttgart: 384-491. <https://biodiversitylibrary.org/page/23542343>
- SHOCKEY B. J., HITZ R. & BOND M. 2004. — Paleogene notoungulates from the Amazon Basin of Peru, in CAMPBELL K. E. (ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 40: 61-70.
- SHOCKEY B. J., SALAS-GISMONDI R., GANS P. B., JEONG A. & FLYNN J. J. 2009. — Paleontology and geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Peru. *American Museum Novitates* 3668: 1-24. <https://doi.org/10.1206/662.1>
- SIJF W. P. & ENGLAND M. H. 2004. — Effect of the Drake Passage through flow on global climate. *Journal of Physical Oceanography* 34 (5): 1254-1266. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2004\)034<1254:EOTDPT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2004)034<1254:EOTDPT>2.0.CO;2)
- SIMPSON G. G. 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350. <http://hdl.handle.net/2246/1104>
- SPRINGER M. S., TEELING E., MADSEN O., STANHOPE M. J. & JONG W. W. DE 2001. — Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 6241-6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.111551998>
- STEHLIN H. G. 1909. — Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 9: 488-520.
- STEINMANN G. 1929. — *Geologie von Peru*. Karl Winter, Heidelberg, 448 p.
- STRÖMBERG C. A., DUNN R. E., MADDEN R. H., KOHN M. J. & CARLINI A. A. 2013. — Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nature Communications* 4 (1478): 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms2508>
- SWOFFORD D. L. 2002. — *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TEJADA-LARA J., SALAS-GISMONDI R., PUJOS F., BABY P., BENAMMI M., BRUSSET S., FRANCESCHI D. DE, ESPURT N., URBINA M. & ANTOINE P.-O. 2015. — Life in protoamazonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia). *Palaeontology* 58 (2): 341-378. <https://doi.org/10.1111/pala.12147>
- THOMAS O. 1897. — On the genera of rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the Order. *Proceedings of the Zoological Society of London* (part IV): 1012-1028. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1896.tb03097.x>
- TULLBERG T. 1899. — Über das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, serie 3, 18: 1-514. <https://biodiversitylibrary.org/page/14565643>
- UPHAM N. S. & PATTERSON B. D. 2015. — Phylogeny and evolution of caviomorph rodents: a complete timetree for living genera, in VASSALLO A. I. & ANTENUCCI D. (eds), *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Buenos Aires, Argentina: 63-120.
- VERZI D. H. 1999. — The dental evidence on the differentiation of the ctenomyine rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyiinae). *Acta Theriologica* 44 (3): 263-282. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.99-25>
- VERZI D. H., MONTALVO C. I. & VUCETICH M. G. 1991. — Nuevos restos de *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich y la sistemática de los más antiguos Ctenomyiinae (Rodentia, Octodontidae). *Ameghiniana* 28: 325-331.
- VERZI D. H., VUCETICH M. G. & MONTALVO C. I. 1995. — Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana* 32 (2): 191-195.
- VERZI D. H., MONTALVO C. I. & VUCETICH M. G. 1999. — Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 83-90.
- VERZI D. H., MONTALVO C. I. & TIRANTI S. I. 2003. — Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y biocronología. *Ameghiniana* 40 (2): 229-238.
- VERZI D. H., VIEYTES E. C. & MONTALVO C. I. 2011. — Dental evolution in *Neophanomys* (Rodentia, Octodontidae) from the late Miocene of central Argentina. *Geobios* 44 (6): 621-633. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.02.008>
- VERZI D. H., OLIVARES A. I. & MORGAN C. C. 2014. — Phylogeny and evolutionary patterns of South American octodontoid rodents. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 757-769. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0135>
- VERZI D. H., OLIVARES A. I., MORGAN C. C. & ÁLVAREZ A. 2016. — Contrasting phylogenetic and diversity patterns in octodontoid rodents and a new definition of the family Abrocomidae. *Journal of Mammalian Evolution* 23 (1): 93-115. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9301-1>
- VIZCAÍNO S. F., KAY R. F. & BARGO M. S. (eds) 2012. — *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, 378 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511667381>
- VONHOF H. B. & KAANDORP R. J. 2010. — Climate variation in Amazonia during the Neogene and the Quaternary, in Hoorn C. & Wesselingh F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 199-210.
- VOSS R. S., HUBBARD C. & JANSÁ S. A. 2013. — Phylogenetic relationships of New World porcupines (Rodentia, Erethizontidae): implications for taxonomy, morphological evolution, and biogeography. *American Museum Novitates* 3769: 1-36. <https://doi.org/10.1206/3769.2>
- VUCETICH M. G. 1984. — Los roedores de la Edad Friasense (Mioceno Medio) de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 8 *Paleontología* 50: 47-126.

- VUCETICH M. G. 1985. — *Cephalomyopsis hipselodontus* gen. et sp. nov. (Rodentia, Caviomorpha, Cephalomyidae) de la Edad Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 22: 243-245.
- VUCETICH M. G. 1989. — Rodents (Mammalia) of the Lacayani fauna revisited (Deseadan, Bolivia). Comparison with new Chinchillidae and Cephalomyidae from Argentina. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, série 4, 11, section C, 4: 233-247. <https://biodiversitylibrary.org/page/55756950>
- VUCETICH M. G. & BOND M. 1984. — Un nuevo Octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha) del Oligoceno tardío de la provincia de Chubut (Argentina). *Ameghiniana* 21 (1): 105-114.
- VUCETICH M. G. & KRAMARZ A. G. 2003. — New Miocene rodents from Patagonia (Argentina) and their bearing on the early radiation of the octodontoids (Hystricognathi). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 435-444. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2003\)023\[0435:NMRFPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)023[0435:NMRFPA]2.0.CO;2)
- VUCETICH M. G. & RIBEIRO A. M. 2003. — A new and primitive rodent from the Tremembé Formation (Late Oligocene) of Brazil, with comments on the morphology of the lower premolars of caviomorph rodents. *Revisa Brasileira de Paleontologia* 5: 73-82.
- VUCETICH M. G. & VERZI D. H. 1991. — Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystricognathi) de la edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* 28 (1-2): 67-74.
- VUCETICH M. G. & VERZI D. H. 1994. — The presence of *Protadelphomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Colhuehuapian of the South Barrancas of Lake Colhue Huapi (Chubut). *Ameghiniana* 31 (1): 93-94.
- VUCETICH M. G. & VERZI D. H. 1996. — A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from the Lower Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (2): 297-302. <https://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011317>
- VUCETICH M. G. & VERZI D. H. 1999. — Changes in diversity and distribution of the caviomorph rodents during the Late Cenozoic in Southern South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 207-223.
- VUCETICH M. G. & VERZI D. H. 2002. — First record of Dasyproctidae (Rodentia) in the Pleistocene of Argentina: paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 178: 67-73. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00402-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00402-3)
- VUCETICH M. G. & VIEYTES E. C. 2006. — A middle Miocene primitive octodontoid rodent and its bearing on the early evolutionary history of the Octodontoidea. *Palaeontographica Abteilung A* 277 (1-6): 81-91.
- VUCETICH M. G., VERZI D. H. & DOZO M. T. 1992. — El 'status' sistemático de *Gaimanomys albinea* (Rodentia, Caviomorpha, Echimyidae). *Ameghiniana* 29 (1): 85-86.
- VUCETICH M. G., MAZZONI M. M. & PARDIÑAS U. F. J. 1993a. — Los roedores de la Formación Collón Cura (Mioceno Medio), y la ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo, Neuquen. *Ameghiniana* 30 (4): 361-381.
- VUCETICH M. G., SOUZA CUNHA F. L. DE & ALVARENGA H. M. F. DE 1993b. — Un Roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubaté), Estado de Sao Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 65 (3): 247-251.
- VUCETICH M. G., VERZI D. H. & HARTENBERGER J.-L. 1999. — Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series IIA – Earth and Planetary Science* 329: 763-769. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)88497-9](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)88497-9)
- VUCETICH M. G., DESCHAMPS C. M., OLIVARES A. I. & DOZO M. T. 2005. — Capybaras, size, shape, and time: a model kit. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (2): 259-272.
- VUCETICH M. G., KRAMARZ A. G. & CANDELA A. M. 2010a. — Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art, in MADDEN R. H., CARLINI A. A., VUCETICH M. G. & KAY R. F. (eds), *The Paleontology of Gran Barranca, Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge: 206-219.
- VUCETICH M. G., VIEYTES E. C., PÉREZ M. E. & CARLINI A. A. 2010b. — The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America, in MADDEN R. H., CARLINI A. A., VUCETICH M. G. & KAY R. F. (eds), *The Paleontology of Gran Barranca, Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge: 189-201.
- VUCETICH M. G., DESCHAMPS C. M. & PÉREZ M. E. 2013. — Paleontology, evolution and systematics of capybara, in MOREIRA J., FERRAZ K., HERRERA E. & MACDONALD D. (eds), *Capybara. Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species*. Springer New York: 39-59. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4000-0_2
- VUCETICH M. G., PÉREZ M. E., CIANCIO M. R., CARLINI A. A., MADDEN R. H. & KOHN M. J. 2014. — A new acaremyid rodent (Caviomorpha, Octodontoidea) from Scarritt Pocket, Deseadan (late Oligocene) of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (3): 689-698. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.804414>
- VUCETICH M. G., ARNAL M., DESCHAMPS C. M., PÉREZ M. E. & VIEYTES E. C. 2015a. — A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record, in VASSALLO A. I. & ANTENUCCI D. (eds), *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Buenos Aires, Argentina: 11-62.
- VUCETICH M. G., DOZO M. T., ARNAL M. & PÉREZ M. E. 2015b. — New rodents (Mammalia) from the Late Oligocene of Cabeza Blanca (Chubut) and the first rodent radiation in Patagonia. *Historical Biology* 27: 236-257. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.883506>
- WAHLERT J. H. 1985. — Cranial foramina of rodents, in LUCKETT W. P. & HARTENBERGER J.-L. (eds), *Evolutionary Relationships among Rodents, a Multidisciplinary Analysis*. Springer US, New York: 311-332. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0539-0_11
- WALTON A. H. 1990. — *Rodents of the La Venta Fauna, Miocene, Colombia: biostratigraphy and paleoenvironmental implications*. Unpublished Ph. D. Thesis, Southern Methodist University, Dallas, United States.
- WALTON A. H. 1997. — Rodents, in KAY R. F., MADDEN R. H., CIFELLI R. L. & FLYNN J. J. (eds), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington and London: 392-409.
- WATERHOUSE G. R. 1839. — Observations on the Rodentia, with a view to point out groups as indicated by the structure of the crania in this order of mammals. *Magazine of Natural History* 3: 90-96. <https://biodiversitylibrary.org/page/2269965>
- WATROUS L. E. & WHEELER Q. D. 1981. — The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Biology* 30 (1): 1-11. <https://doi.org/10.1093/sysbio/30.1.1>
- WESSELINGH F. P., HOORN C., KROONENBERG S. B., ANTONELLI A., LUNDBERG J. G., VONHOF H. B. & HOOGHIEMSTRA H. 2010. — On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis, in HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell-Wiley, Hoboken: 419-431.
- WIBLE J. R., WANG Y., LI C. & DAWSON M. R. 2005. — Cranial anatomy and relationships of a new ctenodactyloid (Mammalia, Rodentia) from the early Eocene of Hubei Province, China. *Annals of Carnegie Museum* 74 (2): 91-150. [https://doi.org/10.2992/0097-4463\(2005\)74\[91:CAAROA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2992/0097-4463(2005)74[91:CAAROA]2.0.CO;2)
- WIENS J. J. 1995. — Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44 (4): 482-500. <https://doi.org/10.1093/sysbio/44.4.482>
- WIENS J. J. & SERVEDIO M. R. — 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46 (2): 332-345. <https://doi.org/10.1093/sysbio/46.2.332>

- WOOD A. E. 1949. — A new Oligocene rodent genus from Patagonia. *American Museum Novitates* 1435: 1-54. <http://hdl.handle.net/2246/2350>
- WOOD A. E. 1955. — A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy* 36 (2): 165-187. <https://doi.org/10.2307/1375874>
- WOOD A. E. 1962. — The early Tertiary rodents of the family Paromyidae. *Transactions of the American Philosophical Society* 52: 1-261.
- WOOD A. E. 1968 (ed.). — The African Oligocene Rodentia, in *Early Cenozoic Mammalian Faunas, Fayum Province, Egypt*. Part II. *Peabody Museum Bulletin* 28: 23-105. <https://biodiversitylibrary.org/page/10587957>
- WOOD A. E. & PATTERSON B. 1959. — The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 281-428. <http://www.biodiversitylibrary.org/page/4780786>
- WOODS C. A. 1984. — Hystricognath rodents, in ANDERSON S. & JONES J. K. Jr (eds), *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. John Wiley and sons: 389-446.
- WOODS C. A. & KILPATRICK C. W. 2005. — Infraorder Hystricognathi, in WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, 3^e edition: 1538-1600.
- WYSS A. R., FLYNN J. J., NORELL M. A., SWISHER C. C. III, CHARRIER R., NOVACEK M. J. & MCKENNA M. C. 1993. — South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365 434-437. <https://doi.org/10.1038/365434a0>
- ZACHOS J., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E. & BILLUPS K. 2001. — Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292 (5517): 686-693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>
- ZACHOS J. C., DICKENS G. R. & ZEEBE R. E. 2008. — An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics? *Nature* 451: 279-283. <https://doi.org/10.1038/nature06588>

Soumis le 13 avril 2018;
 accepté le 8 novembre 2018;
 publié le 28 février 2019.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Liste des 513 caractères dentaires et crâno-mandibulaires utilisés pour les analyses cladistiques réalisées lors du présent travail. Nombreux de ces caractères sont issus de ceux proposés par L. Marivaux à l'occasion de l'analyse phylogénétique publiée par Antoine *et al.* (2012). Toutefois, des observations nouvelles et la prise en compte d'autres analyses cladistiques (Carvalho & Salles 2004; Candela & Rasia 2012; Pérez *et al.* 2012; Kramarz *et al.* 2013; Arnal & Vucetich 2015a; Verzi *et al.* 2016), ont permis de modifier, d'agréments substantiellement, et ainsi d'élargir considérablement le corpus de données morphologiques de la matrice initiale, publiée en données supplémentaires par Antoine *et al.* (2012). Les astérisques * signalent les caractères ordonnés.

GENERAL DENTAL CHARACTERS

1. **Cusp(-id)s and loph(-id)s*: (0) bunodont; (1) loph(-id) s present but low; (2) lophodont (highly crested).
2. *Cusp(-id)s*: (0) bulbous; (1) sharpened.
3. **Loph(-id)s (at a moderate degree of wear)*: (0) thin; (1) thick; (2) very thick; (3) massive (inflated).
4. **Orientation of the transverse crests or lamines on upper molars*: (0) labiolingually straight; (1) slightly oblique; (2) strongly oblique.
5. **Orientation of the transverse cristids or lamines on lower molars*: (0) labiolingually straight; (1) slightly oblique; (2) strongly oblique.
6. *Furrow opposite to hypoflexus on upper teeth at an advanced degree of wear*: (0) absent; (1) present.
It is neither mesoflexus nor paraflexus.
7. *Transverse dentine crest located at the middle of each molar lobe*: (0) absent; (1) present.
8. **Cement (in young-adult and at late ontogenetic stages)*: (0) absent or slightly present; (1) moderately present; (2) strongly present.
9. **Degree of hypsodonty (of upper teeth)*: (0) brachydont (HI below to 1 and presence of roots); (1) mesodont (HI approximately equal to 1 and presence of roots); (2) protohypsodont (HI above to 1 and presence of roots); (3) euhypsodont (HI above to 1 and absence of roots).
10. *Substitution of the deciduous premolars*: (0) substitution occurs; (1) the deciduous premolars are retained in adults.
11. *Upper tooth rows*: (0) parallel (or very slightly converging anteriorly); (1) converging anteriorly.
12. *Degree of the anterior convergence of the upper rows*: (0) weak; (1) strong.
13. *Distribution of enamel of hypoflexus/id on molars* (Kramarz *et al.* 2013): (0) homogenous (equal thickness between the leading edges and the trailing ones); (1) heterogeneous (the leading edges are thicker than the trailing edges).
14. *Importance of the enamel heterogeneity in molars*: (0) weak; (1) strong.
15. *Number of roots in upper molars*: (0) three (a lingual one and two labial); (1) four.
16. *Type of HSB of incisors*: (0) pauciserial; (1) multiserial.
It is assumed that taxa from the same genus present the same condition regarding enamel microstructure.
17. **IPM arrangement for multiserial enamel*: (0) parallel IPM; (1) acute IPM; (2) rectangular IPM.
It is assumed that taxa from the same genus present the same condition regarding enamel microstructure.
18. *Enamel of upper and lower incisors*: (0) colourless; (1) with colour.
19. **Lower incisor*: (0) long, bottom alveolar sheath at level of posterior portion of m3; (1) short, bottom alveolar sheath at level of m2 or m3 but not reaching posterior portion of m3; (2) extremely short, bottom alveolar sheath at level of m1.
It is assumed that taxa from the same genus present the same condition.
20. **Incisors procumbency*: (0) opisthodont; (1) orthodont; (2) proodont.
It is assumed that taxa from the same genus present the same condition.

CHARACTER ON DP3

21. *Third upper deciduous premolar*: (0) present; (1) absent.
Characters on P4:
22. **Size of P4 (at a moderate degree of wear)*: (0) P4 > M1; (1) P4 = M1; (2) P4 < M1.
23. *Anterocingulum (or anteroloph) on P4*: (0) absent; (1) present.
24. *Length of the anterocingulum on P4*: (0) short; (1) long.
25. *Height of the anterocingulum on P4*: (0) low; (1) high.
26. *Anterocingulum - protocone connection on P4*: (0) absent; (1) present (via an anterostyle/anterior arm of paracone or not).
27. *Anterocingulum - paracone connection on P4*: (0) absent; (1) present (via a parastyle/anterior arm of paracone or not).
28. *Posterior arm of the paracone on P4*: (0) absent; (1) present.
29. *Protoconule on P4*: (0) present; (1) absent.
30. *Outgrowth of the protocone on P4*: (0) absent; (1) present.
31. *Length of the outgrowth of the protocone on P4*: (0) long (connection with the hypocone, = neo-endoloph); (1) short (no connection with the hypocone).
32. *Height of the neo-endoloph on P4*: (0) low; (1) high.
33. *Labial protoloph on P4*: (0) absent; (1) present.
34. *Length of the labial protoloph on P4*: (0) long (connection with the protoconule/mure/lingual protoloph); (1) short (no connection with the protoconule/mure/lingual protoloph).
35. *Orientation of the labial protoloph on P4*: (0) transverse; (1) oblique (mesiolabially directed); (2) labially transverse and lingually oblique (mesiolabially directed).
36. *Lingual protoloph on P4*: (0) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont); (1) absent (taeniodont).
37. *Height of the lingual protoloph on P4*: (0) low; (1) high.

ANNEXE 1. — Suite.

38. *Orientation of the lingual protoloph on P4: (0) labio-omesially oriented; (1) transverse; (2) labiodistally oriented.
39. Mure on P4: (0) absent; (1) present.
40. Height of the mure on P4: (0) low; (1) high.
41. Metaconule on P4: (0) present; (1) absent.
42. *Development of the metaconule on P4: (0) small; (1) moderate; (2) inflated.
43. Mesostyle on P4: (0) absent; (1) present.
44. *Development of the mesostyle on P4: (0) small; (1) moderate; (2) strong.
45. Height of the mesostyle on P4: (0) low; (1) high.
46. *Anterior isolation of the mesostyle on P4: (0) isolated; (1) faintly connected to the paracone or its posterior arm; (2) strongly connected to the paracone or its posterior arm.
47. *Posterior isolation of the mesostyle on P4: (0) isolated; (1) faintly connected to the metacone or its anterior arm or posteroloph; (2) strongly connected to the metacone or its anterior arm or posteroloph.
48. Mesostyle and metacone twinning on P4: (0) absent; (1) present.
49. Anterior arm of the mesostyle on P4: (0) absent; (1) present.
50. Posterior arm of the mesostyle on P4: (0) absent; (1) present.
51. Third crest (mesolophule and/or mesoloph) on P4: (0) absent; (1) present.
52. Mesolophule on P4: (0) absent; (1) present.
53. Length of the mesolophule on P4: (0) short; (1) long (reaches the buccal side of the tooth).
54. Height of the mesolophule on P4: (0) low; (1) high.
55. Lingual connection of the mesolophule on P4: (0) connected to the metaconule; (1) connected to the AAH; (2) connected to the metaloph.
56. Metaloph on P4: (0) absent; (1) present.
57. Lingual connection of the metaloph on P4: (0) free (unconnected); (1) connected to the mesolophule; (2) connected to the posteroloph (via a spur or not).
58. Hypocone on P4: (0) absent; (1) present.
59. Anterior arm of the hypocone (AAH) on P4: (0) absent; (1) present.
60. Length of the AAH on P4: (0) short; (1) long.
61. Orientation of the AAH on P4: (0) oblique (mesiolabially oriented); (1) transverse; (2) longitudinal.
62. Pronounced AAH-mure alignment on P4: (0) absent; (1) present.
63. Tendency to protoloph-AAH-mure alignment on P4: (0) absent; (1) present.
64. Metacone on P4: (0) present; (1) absent.
65. Metacone-posteroloph connection on P4: (0) absent; (1) present.
66. Fusion of the metacone with the posteroloph on P4: (0) absent; (1) present.
67. Anterior arm of the metacone on P4: (0) absent; (1) present.
68. Metaloph on P4: (0) present; (1) absent.
69. Lingual connection of the metaloph on P4: (0) free (unconnected); (1) connected to the metaconule or to the PAMul; (2) connected to the hypocone or AAH; (3) connected to the posteroloph (via a spur or not); (4) connected to the mesolophule.
70. Lingual connection of the metaloph with the AAH (via the mesolophule or not) and with the posteroloph on P4: (0) always absent; (1) sometimes present.
71. Direct metaloph (or metaconule)-protocone connection on P4: (0) present; (1) absent.
72. Height of the posteroloph on P4: (0) low; (1) high.

CHARACTERS ON DP4

73. *DP4 length/width proportions: (0) length < width; (1) length = width; (2) length > width.
74. Labial pericingulum on DP4: (0) present; (1) absent.
75. Length of the anterocingulum (or anteroloph) on DP4: (0) short; (1) long.
76. *Height of the anterocingulum (or anteroloph) on DP4: (0) low; (1) moderate; (2) high.
77. Anterocingulum (or anteroloph)-protocone connection on DP4: (0) absent; (1) present (via an anterostyle or the anterior arm of the protocone or not).
78. Anterocingulum (or anteroloph)-paracone connection on DP4: (0) absent; (1) present (via a parastyle or the anterior arm of the paracone or not).
79. Neocrestule on the paraflexus from the parastyle on DP4: (0) absent; (1) present.
80. Outgrowth of the protocone on DP4: (0) absent; (1) present.
81. Length of the outgrowth of the protocone on DP4: (0) short; (1) long (reaches the hypocone).
82. Posterior arm of the paracone on DP4: (0) absent; (1) present.
83. Protoconule on DP4: (0) present; (1) absent.
84. Orientation of the labial protoloph on DP4: (0) transverse or slightly mesiolingually oriented; (1) oblique (mesiolabially directed); (2) labially transverse and lingually oblique (mesiolabially directed).
85. Lingual protoloph on DP4: (0) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont); (1) absent (taeniodont).
86. Height of the lingual protoloph: (0) low; (1) high.
87. *Orientation of the lingual protoloph on DP4: (0) labio-omesially oriented; (1) transverse; (2) labiodistally oriented.
88. Mure on DP4: (0) absent; (1) present.
89. Length of the mure on DP4: (0) short; (1) long (complete).
90. Metaconule on DP4: (0) present; (1) absent.

91. *Development of the metaconule on DP4*: (0) strong; (1) small.
92. *Metaconule position on DP4*: (0) distal; (1) displaced mesially (central).
93. *Mesostyle on DP4*: (0) absent (indistinct) or faintly distinct; (1) present.
94. *Surface of the mesostyle on DP4*: (0) small; (1) strong.
95. **Anterior isolation of the mesostyle on DP4*: (0) isolated; (1) faintly connected to the paracone or its posterior arm; (2) strongly connected to the paracone or its posterior arm.
96. **Posterior isolation of the mesostyle on DP4*: (0) isolated; (1) slightly connected to the metacone or its anterior arm or the posteroloph; (2) strongly connected to the metacone or its anterior arm or the posteroloph.
97. *Anterior arm of the mesostyle on DP4*: (0) absent; (1) present.
98. *Posterior arm of the mesostyle on DP4*: (0) absent; (1) present.
99. *Third crest (mesolophule and/or mesoloph) on DP4*: (0) absent; (1) present.
100. *Mesoloph on DP4*: (0) absent; (1) present.
101. *Length of the mesoloph on DP4*: (0) short; (1) long (reaches the AAH).
102. *Lingual connection of the mesoloph on DP4*: (0) free (unconnected); (1) connected to the mesolophule or to the AAH; (2) connected to the posteroloph (via a spur or not).
103. *Mesolophule on DP4*: (0) absent; (1) present.
104. *Length of the mesolophule on DP4*: (0) short; (1) long (reaches the labial side of the tooth).
105. *Hypocone on DP4*: (0) absent; (1) present.
106. *Development of the hypocone on DP4*: (0) small; (1) strong.
107. *Anterior arm of the hypocone (AAH) on DP4*: (0) absent; (1) present.
108. *Connection of the AAH on DP4*: (0) with the metaconule/mure; (1) double: with the metaconule and the posterior outgrowth of the protocone.
109. *Pronounced AAH-mure alignment on DP4*: (0) absent; (1) present.
110. *Tendency protoloph-AAH-mure alignment on DP4*: (0) absent; (1) present.
111. *Metacone on DP4*: (0) present; (1) absent or indistinct.
112. *Development of the metacone on DP4*: (0) strong (as the paracone); (1) small.
113. *Anterior arm of the metacone on DP4*: (0) absent; (1) present.
114. **Metacone-posteroloph connection on DP4*: (0) unconnected; (1) faintly connected; (2) strongly connected.
115. *Metaloph on DP4*: (0) absent; (1) present.
116. *Posterior arm of the metaconule (PAMul) on DP4*: (0) absent; (1) present.
117. *Lingual spur from the posteroloph on DP4*: (0) absent; (1) present.
118. *Lingual connection of the metaloph on DP4*: (0) free (unconnected); (1) connected to the metaconule or to the PAMul; (2) connected to the third crest; (3) connected to the posteroloph (via the spur or not).
119. *Direct metaloph(-metaconule)-protocone connection on DP4*: (0) present; (1) absent.

CHARACTERS ON UPPER MOLARS

120. **Size of M1/M2*: (0) $M1 < M2$; (1) $M1 = M2$; (2) $M1 > M2$.
121. **Size of M3/M2*: (0) $M3 < M2$; (1) $M2 = M3$; (2) $M3 > M2$.
122. *M1 length/width proportions*: (0) length < width; (1) length = width or width < length.
123. *M2 length/width proportions*: (0) length < width; (1) length = width or width < length.
124. *Labial pericingulum on upper molars (M1-3)*: (0) absent; (1) present.
125. *Parastyle on upper molars*: (0) absent; (1) present.
126. *Height the parastyle on upper molars*: (0) low; (1) high.
127. *Anterostyle on upper molars*: (0) always absent; (1) sometimes present.
128. **Anterocingulum (or anteroloph) on upper molars*: (0) low; (1) moderately high; (2) high.
129. *Length of the anterocingulum (or anteroloph) on upper molars*: (0) short; (1) long.
130. *Anterocingulum (or anteroloph)-paracone (or parastyle) connection on M1-2*: (0) absent (paraflexus labially open); (1) present (paraflexus labially close, = parafossette).
131. *Anterocingulum (or anteroloph)-protocone connection on M1*: (0) absent; (1) present.
132. *Anterocingulum (or anteroloph)-protocone connection on M2*: (0) absent; (1) present.
133. *Lingual anterocingulum (or anteroloph) on M1-2*: (0) absent; (1) present.
134. *Anterior arm of the protocone (AAPr) on M1-2*: (0) always absent; (1) sometimes present or always present.
135. **Protocone configuration on upper molars*: (0) rounded, bulbous (cusate); (1) oblique, slightly mesiolabially-distolingually pinched; (2) oblique, strongly mesiolabially-distolingually pinched.
136. *Outgrowth of the protocone on M1*: (0) absent; (1) present.
137. *Length of the outgrowth of the protocone on M1*: (0) long (reaches the hypocone); (1) short.
138. *Outgrowth of the protocone on M2*: (0) absent; (1) present.
139. *Length of the outgrowth of the protocone on M2*: (0) long (reaches the hypocone); (1) short.

ANNEXE 1. — Suite.

140. *Outgrowth of the protocone on M3*: (0) absent; (1) present.
141. *Length of the outgrowth of the protocone on M3*: (0) long (reaches the hypocone); (1) short.
142. *Posterior arm of the paracone on upper molars*: (0) present; (1) absent.
143. *Thickness of the posterior arm of the paracone on upper molars*: (0) thin; (1) thick.
144. *Protoconule on upper molars*: (0) present; (1) absent.
145. *Labial protoloph on upper molars*: (0) present; (1) absent.
146. *Orientation of the labial protoloph on M1-2*: (0) transverse; (1) oblique (mesiolabially directed); (2) lingually oblique and labially transverse.
147. *Lingual protoloph on M1-2*: (0) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont); (1) absent (taeniodont).
148. **Height of the lingual protoloph on M1-2*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
149. *Length of the lingual protoloph on M1-2*: (0) long (complete); (1) short.
150. **Orientation of the lingual protoloph on M1-2*: (0) labiomésially oriented; (1) transverse; (2) labiodistally oriented.
151. *Lingual protoloph on M3*: (0) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont); (1) absent (taeniodont).
152. **Height of the lingual protoloph on M3*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
153. *Length of the lingual protoloph on M3*: (0) long (complete); (1) short.
154. **Orientation of the lingual protoloph on M3*: (0) labiomésially oriented; (1) transverse; (2) labiodistally oriented.
155. *Mure on M1-2*: (0) absent; (1) present.
156. *Length of the mure on M1-2*: (0) short; (1) long (complete).
157. *Mure on M3*: (0) absent; (1) present.
158. *Length of the mure on M3*: (0) short; (1) long (complete).
159. **Height of the mure on upper molars*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
160. *Mure-protoloph connection on upper molars*: (0) central; (1) more lingual.
161. *Metaconule on upper molars*: (0) present; (1) absent.
162. *Development of the metaconule on upper molars*: (0) strong; (1) small.
163. *Metaconule position on upper molars*: (0) distal or in line between the metacone and the protocone; (1) mesially displaced (central cusps).
164. *Mesostyle on M1-2*: (0) absent; (1) present.
165. *Mesostyle on M3*: (0) absent; (1) present.
166. **Development of the mesostyle on M1-2*: (0) small; (1) moderate; (2) strong.
167. **Height of the mesostyle on M1-2*: (0) low; (1) high; (2) very high (circa the height of the paracone).
168. **Position of the mesostyle on M1-2*: (0) median; (1) distally displaced; (2) strongly distally displaced.
169. *Anterior isolation of the mesostyle on M1-2*: (0) isolated; (1) connected to the paracone or its posterior arm.
170. *Anterior connection of the mesostyle on M1-2*: (0) faintly connected to the paracone or its posterior arm; (1) strongly connected to the paracone or its posterior arm.
171. *Posterior isolation of the mesostyle on M1-2*: (0) isolated; (1) connected to the metacone or its anterior arm or posteroloph.
172. *Posterior connection of the mesostyle on M1-2*: (0) faintly connected to the metacone or its anterior arm or posteroloph; (1) strongly connected to the metacone or its anterior arm or posteroloph.
173. *Anterior arm of the mesostyle on upper molars*: (0) absent; (1) present.
174. *Posterior arm of the mesostyle on upper molars*: (0) absent; (1) present.
175. *Third crest (mesolophule and/or mesoloph) on M1-2*: (0) absent; (1) present.
176. *Third crest (mesolophule and/or mesoloph) on M3*: (0) absent; (1) present.
177. *Mesolophule on M1-2*: (0) absent; (1) present.
178. *Mesolophule on M3*: (0) absent; (1) present.
179. **Length of the mesolophule on upper molars*: (0) very short (spur); (1) short; (2) long (reaches the labial side).
180. *Mesoloph on M1-2*: (0) absent; (1) present.
181. *Mesoloph on M3*: (0) absent; (1) present.
182. **Length of the mesoloph on upper molars*: (0) very short (spur); (1) short; (2) long (reaches the AAH).
183. *Lingual connection of the mesoloph on M1-2*: (0) free (unconnected); (1) connected to the mesolophule; (2) connected to the AAH-mure; (3) connected to the metaloph; (4) connected to the posteroloph (via a spur or not); (5) connected to the hypocone. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
184. *Double lingual connection of the mesoloph on M1-2*: (0) absent; (1) present: with the mesolophule and the metaloph. The double connection is scored (state 1) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
185. *Lingual connection of the mesoloph on M3*: (0) free (unconnected); (1) connected to the mesolophule; (2) connected to the AAH-mure; (3) connected to the metaloph; (4) connected to the posteroloph (via a spur or not). The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.

186. *Double lingual connection of the mesoloph on M3*: (0) absent; (1) present: with the mesolophule and the metaloph; (2) present: with the mesolophule and the posteroloph (via a spur or not); (3) present: with the metaloph and the posteroloph.
The double connection is scored (states 1, 2 or 3) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
187. *Hypocone on M1-2*: (0) absent; (1) present.
188. *Hypocone on M3*: (0) absent; (1) present.
189. *Development of the hypocone on M1-2*: (0) small; (1) strong.
190. *Development of the hypocone on M3*: (0) small; (1) strong.
191. *Position of the hypocone with respect to the protocone on M1*: (0) same level or more lingual; (1) more labial.
192. *Position of the hypocone with respect to the protocone on M2*: (0) same level or more lingual; (1) more labial.
193. *Position of the hypocone with respect to the protocone on M3*: (0) more labial (or same level); (1) strongly more labial.
194. *Anterior arm of the hypocone (AAH) on M1-2*: (0) absent; (1) present.
195. *Connection of the AAH on M1*: (0) with the metaconule/mure; (1) double: with the metaconule/mure and the posterior outgrowth of the protocone.
196. *Pronounced AAH-mure alignment on M1-2*: (0) absent; (1) present.
197. *Pronounced AAH-mure alignment on M3*: (0) absent; (1) present.
198. *Tendency protoloph-AAH-mure alignment on M1-2*: (0) absent; (1) present.
199. *Metacone on M1-2*: (0) present; (1) absent.
200. *Metacone on M3*: (0) present; (1) absent.
201. **Development of the metacone on M2*: (0) as large as the paracone; (1) reduced with respect to the paracone but distinct; (2) reduced with respect to the paracone and crestiform (not well-defined).
202. *Development of the metacone on M3*: (0) reduced with respect to the protocone but distinct; (1) reduced with respect to the protocone and crestiform (not well-defined).
203. **Position of the metacone with respect to the paracone on M2*: (0) more labial; (1) mesiodistally aligned; (2) more lingual.
204. *Anterior arm of the metacone on upper molars*: (0) absent; (1) present.
205. *Thickness of the anterior arm of the metacone on upper molars*: (0) thin; (1) thick.
206. *Posterior isolation of the metacone on M1-2*: (0) isolated; (1) connected to the posteroloph (via its posterior arm or not).
207. *Posteroloph-metacone connection on M1-2*: (0) faintly connected; (1) strongly connected.
208. *Posterior isolation of the metacone on M3*: (0) isolated; (1) connected to the posteroloph (via its posterior arm or not).
209. *Posteroloph-metacone connection on M3*: (0) faintly connected; (1) strongly connected.
210. *Mesostyle and metacone twinning on upper molars*: (0) always absent; (1) sometimes present.
211. *Metaloph on M1-2*: (0) present; (1) absent.
212. *Metaloph on M3*: (0) present; (1) absent.
213. *Height of the metaloph on upper molars*: (0) very low (appears with the wear); (1) low; (2) high.
214. *Posteroloph spur on M1-2*: (0) absent; (1) present.
215. *Lingual connection of the metaloph on M1-2*: (0) free (unconnected); (1) connected to the metaconule; (2) connected to the third crest; (3) connected to the posteroloph (via the spur or not).
The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
216. *Double lingual connection of the metaloph on M1-2*: (0) absent; (1) with the metaconule and the posteroloph (via the spur or not); (2) with the third crest and the posteroloph (via the spur or not); (3) with the AAH-mure and the posteroloph (via the spur or not).
The double connection is scored (states 1, 2 or 3) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
217. *Lingual connection of the metaloph on M3*: (0) free (unconnected); (1) connected to the metaconule; (2) connected to the third crest; (3) connected to the AAH-mure; (4) connected to the posteroloph (via the spur or not).
The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
218. *Double lingual connection of the metaloph on M3*: (0) absent; (1) with the metaconule and the posteroloph (via the spur or not); (2) with the third crest and the posteroloph (via the spur or not); (3) with the AAH-mure and the posteroloph (via the spur or not).
The double connection is scored (states 1, 2 or 3) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
219. *Direct metaloph(-metaconule)-protocone connection on M1*: (0) present; (1) absent.
220. *Direct metaloph(-metaconule)-protocone connection on M2*: (0) present; (1) absent.

ANNEXE 1. — Suite.

221. *Labial part of the posteroloph on upper molars*: (0) low; (1) high.
222. *Lingual connection of the posteroloph on M1-2*: (0) isolated or faintly connected to the hypocone; (1) strongly connected to the hypocone.
223. *Lingual connection of the posteroloph on M3*: (0) isolated or faintly connected to the hypocone; (1) strongly connected to the hypocone.
224. *Size of the notch between the posteroloph and the hypocone on M1-2*: (0) large; (1) small.
225. *Size of the notch between the posteroloph and the hypocone on M3*: (0) large; (1) small.
226. *Paraflexus (+hypoflexus) on moderately worn M2*: (0) present; (1) absent (with wear).
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
227. **Reduction of the paraflexus (+hypoflexus) on moderately worn M2*: (0) weak; (1) moderate; (2) strong.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
228. *Mesial mesoflexus (+distal meso/posteroflexus) on moderately worn M2*: (0) absent (with wear); (1) present.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
229. **Reduction of the mesial mesoflexus (+distal meso posteroflexus) on moderately worn M2*: (0) weak; (1) moderate; (2) strong.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
230. *Posteroflexus (labial part at least) on moderately worn M2*: (0) present; (1) absent (with wear).
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
231. *Reduction of the posteroflexus (labial part at least) on moderately worn M2*: (0) weak; (1) strong.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
232. *Hypoflexus on moderately worn M2*: (0) absent (with wear); (1) present.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
233. *Reduction of the hypoflexus on moderately worn M2*: (0) weak; (1) strong.
Degree of wear: P4 (when associated with M2) rather worn.
234. **Transversal extension of the hypoflexus on moderately worn M1-2*: (0) weak; (1) moderate; (2) strong.
235. *Formation of lobe(s) on upper molars with wear*: (0) absent; (1) present.
236. *Number of lobes on M1-2*: (0) one; (1) two.
237. **Number of lobes on M3*: (0) one; (1) two; (2) three.
238. *Complete fusion of lophs on upper molars*: (0) absent; (1) present.
239. *Fusion of the third crest with the posteroloph in a posterior lobe on upper molars with moderate wear*: (0) absent; (1) present.
240. *Fusion of the protoloph (a part or entire), the third crest and the posteroloph in a posterior lobe on upper molars with moderate wear*: (0) absent; (1) present.
241. *Shape of the anterior lobe of the M1-2*: (0) heart-shaped; (1) laminar; (2) triangular; (3) suboval.
242. *Shape of the posterior lobe of the M1-2*: (0) heart-shaped; (1) laminar; (2) triangular; (3) suboval.
243. *Posterior projection of the posterior lobe of M3*: (0) absent; (1) present.
244. *Laminae on pristine M1-2*: (0) absent; (1) present.
245. *Laminae on pristine M3*: (0) absent; (1) present.
246. *Laminae on worn M1-2*: (0) absent; (1) present.
247. *Laminae on worn M3*: (0) absent; (1) present.
248. **Number of laminae on pristine or little worn M1-2*: (0) three; (1) four; (2) five.
249. **Number of laminae on pristine or little worn M3*: (0) three; (1) four; (2) five; (3) six; (4) more than ten.
250. *Primary external flexus (H.P.E.) on M1-2*: (0) absent; (1) present.
251. *Secondary external flexus (H.S.E.) on M1-2*: (0) absent; (1) present.

REMARK

The orientation of the labial protoloph on upper teeth (characters 35, 84 and 146) does not appear to evolve with respect to a morphocline. Based on our observations, this feature could be ontogenetic and linked to the wear in some taxa. This hypothesis needs to be validated. For the time being, we prefer to not ordinate these characters.

CHARACTERS ON P4

252. **Length of p4/m1*: (0) p4 > m1; (1) p4 = m1; (2) p4 < m1; (3) p4 << m1.
At a medium degree of wear (in case of hypsodont teeth).
253. *Width of p4/m1*: (0) p4 > or = m1; (1) p4 < m1.
At a medium degree of wear (in case of hypsodont teeth).
254. **Talonid of p4 with respect to the trigonid*: (0) narrower; (1) equal; (2) wider.
255. *Anterior cingulid on p4*: (0) absent; (1) present.
256. **Development of the metaconid with respect to the protoconid on p4*: (0) metaconid > protoconid; (1) metaconid = protoconid; (2) metaconid < protoconid.
257. *Metaconid-protoconid proximity on p4*: (0) widely spaced; (1) closely spaced.
258. **Position of the metaconid with respect to the protoconid on p4*: (0) posterior; (1) aligned; (2) anterior.
259. *Metalophulid I (AAP and/or AAM) on p4*: (0) present; (1) absent.
260. *Anterior arm of the metaconid (AAM) on p4*: (0) present; (1) absent.

261. *Anterior arm of the protoconid (AAP) on p4*: (0) present; (1) absent.
262. *Labial connection of the anterior arm of the metaconid on p4*: (0) free; (1) with the anterior arm of the protoconid; (2) with the protoconid; (3) with the anteroconid.
263. *Posterior arm of the metaconid (PAM) on p4*: (0) present; (1) absent.
264. *Thickness of the PAM on p4*: (0) thin; (1) thick.
265. *Mesostylid on p4*: (0) absent; (1) present.
266. **Anterior isolation of the mesostylid on p4*: (0) isolated; (1) faintly connected to the metaconid or its posterior arm; (2) strongly connected to the metaconid or its posterior arm.
267. *Buccal metaconid cristid/spur on p4*: (0) absent; (1) present.
268. *Neocristid on the anteroflexid (between the med. I and the second transverse cristid, stemming from the metaconid or its posterior arm) on p4*: (0) always absent; (1) sometimes present.
269. *Posterior arm of the protoconid (PAP) on p4*: (0) present; (1) absent.
270. *Lingual connection of the PAP on p4*: (0) free; (1) connected to the metaconid or its vicinity (med II); (2) connected to the neomesolophid; (3) connected to the buccal metaconid spur; (4) connected to the mesolophid. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
271. *Double lingual connection of the PAP on p4*: (0) absent; (1) with the buccal metaconid spur and the mesolophid; (2) with the neomesolophid and the mesolophid. The double connection is scored (states 1 or 2) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
272. *Neomesolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
273. *Mesiolabial obliquity of the neomesolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
274. *Intensity of the mesiolabial obliquity of the neomesolophid on p4*: (0) weak; (1) strong.
275. *Labial connection of the neomesolophid with the med. I or its vicinity on p4*: (0) absent; (1) present.
276. *Mesoconid on p4*: (0) absent; (1) present.
277. *Mesolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
278. *Length of the mesolophid on p4*: (0) short; (1) long (reaches the lingual margin of the tooth).
279. *Ectolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
280. **Height of the ectolophid on p4*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
281. *Interruption of the ectolophid (in its middle) on p4*: (0) absent; (1) present.
282. *Notch between the ectolophid and the protoconid on p4*: (0) absent; (1) present.
283. *Development of the notch between the ectolophid and the protoconid on p4*: (0) shallow; (1) deep.
284. **Posterior isolation of the entoconid (or its posterior arm) on p4*: (0) isolated; (1) faintly connected to the posterolophid; (2) strongly connected to the posterolophid.
285. *Hypolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
286. *Length of the hypolophid on p4*: (0) long; (1) short (labial part absent).
287. *Labial connection of the hypolophid on p4*: (0) free; (1) with the posterolophid (/hypoconulid); (2) with the ectolophid/AAH; (3) double connection: with the AAH/ectolophid and the PAH/posterolophid.
288. *Posterior cristid formed by the fusion of the hypolophid with the posterolophid on p4 (at middle degree of wear)*: (0) absent; (1) present.
289. *Alignment of the hypolophid and ectolophid on p4*: (0) absent; (1) present.
290. *Anterior arm of the hypoconid (AAH) on p4*: (0) absent (taeniodont); (1) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont).
291. *Height of the AAH on p4*: (0) low; (1) high.
292. *Length of the AAH on p4*: (0) long (reaches the ectolophid/hypolophid); (1) short.
293. *Anterior outgrowth of the hypoconid on p4*: (0) absent; (1) present.
294. *Hypoconulid on p4*: (0) absent; (1) present.
295. *Development of the hypoconulid on p4*: (0) small; (1) strong.
296. **Distance between the hypolophid and the posterior arm of the hypoconid (PAH)/posterolophid on p4*: (0) well-distant; (1) close; (2) very close.
297. *Anterior projection on p4*: (0) absent; (1) present.
298. *Development of the anterior projection on p4*: (0) weak; (1) strong.
299. *Primary internal flexid (h.p.i.) on p4*: (0) absent; (1) present.
300. *Fundamental external flexid (h.f.e.) on p4*: (0) absent; (1) present.
301. *Secondary external flexid (h.s.e.) on p4*: (0) absent; (1) present.
- Characters on dp4:**
302. *Proportions of dp4*: (0) length < or = width; (1) length clearly > width.
303. *Trigonid width on dp4*: (0) narrow; (1) wide.
304. *Paraconid (or paraconide-like) on dp4*: (0) present; (1) absent.
305. *Anteroconid on dp4*: (0) absent; (1) present.
306. *Development of the anteroconid on dp4*: (0) small; (1) large.
307. *Anterior cingulid on dp4*: (0) present; (1) absent.
308. **Position of the metaconid with respect of the protoconid on dp4*: (0) posterior; (1) aligned; (2) anterior.

ANNEXE 1. — Suite.

309. *Metaconid-protoconid proximity on dp4*: (0) widely spaced or slightly close; (1) very close.
310. *Metalophulid I (med. I) on dp4*: (0) absent or incomplete; (1) complete.
In some African hystricognaths (e.g. *Acritophiomys*, *Phiomys andrewsi* and *P. hammudai*), the anteroconid (and often its anterior and posterior arms too) and/or the anterior cingulid can be connected to the med I (i.e., anterior arms of the protoconid and/or the metaconid). So, the anterior cristid in caviomorph dp4, coded here as a med. I, could be a more complex structure composed of a med. I, anteroconid and anterior cingulid.
311. *Lingual connection of the med. I with the metaconid on dp4*: (0) absent; (1) present.
312. *Labial connection of the med. I with the protoconid on dp4*: (0) absent; (1) present.
313. *Mesostylid on dp4*: (0) absent; (1) present.
314. *Anterior isolation of the mesostylid on dp4*: (0) isolated; (1) connected to the metaconid or its posterior arm.
315. *Anterior connection of the mesostylid on dp4*: (0) faintly connected to the metaconid or its posterior arm; (1) strongly connected to the metaconid or its posterior arm.
316. *Posterior isolation of the mesostylid on dp4*: (0) isolated; (1) connected to the entoconid or its anterior arm.
317. *Metaconid cristid/spur on dp4*: (0) absent; (1) present.
318. *Neocristid 1 (between the med. I and the second transverse cristid, stemming from the lingual margin, distal to the metaconid) on dp4*: (0) absent; (1) present.
319. *Labial connection of the neocristid 1 on dp4*: (0) free; (1) with the PAP.
320. *Neocristid 2 (between the med. I and the second transverse cristid, mesial to the metaconid) on dp4*: (0) absent; (1) present.
321. *Labial connection of the neocristid 2 on dp4*: (0) free; (1) with the med I.
322. *Posterior arm of the protoconid (PAP) on dp4*: (0) absent; (1) present.
323. *Lingual connection of the PAP on dp4*: (0) free; (1) connected to the metaconid or in its vicinity (= med. II); (2) connected to the mesolophid/neomesolophid; (3) connected to the metaconid cristid/spur; (4) connected to the mesostylid or in its vicinity.
The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
324. *Double lingual connection of the PAP on dp4*: (0) absent; (1) connected to the mesolophid/neomesolophid and to the metaconid cristid/spur (via secondary cristids or not); (2) connected to the mesolophid/neomesolophid and to the mesostylid or in its vicinity (via secondary cristids or not).
The double connection is scored (states 1 or 2) when a double connection is observed on one given specimen. The polymorphism corresponds here to the observation of different states on distinct specimens (for each of them) for a same taxon.
325. *Protoconid cristid on dp4*: (0) absent; (1) present.
326. *Connection of the protoconid cristid with the mesoconid/ectolophid on dp4*: (0) present; (1) absent.
327. *Third cristid (mesolophid and/or neomesolophid) on dp4*: (0) absent; (1) present.
328. **Orientation of the third cristid on dp4*: (0) transverse or distolingual; (1) mesiolingual; (2) very mesiolingual.
329. *Neomesolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
330. *Length of the neomesolophid on dp4*: (0) short (less or equal than the half of the width of the mesoflexus); (1) long (more than the half of the width of the mesoflexus).
331. *Strong forward orientation of the labial extremity of the neomesolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
332. *Mesoconid on dp4*: (0) present; (1) absent.
333. *Mesolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
334. *Lingual connection of the mesolophid on dp4*: (0) free; (1) connected to the mesostylid; (2) connected to the neomesolophid.
335. *Mesial ectolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
336. *Orientation of the mesial ectolophid on dp4*: (0) longitudinal; (1) mesiolabial and/or transverse.
337. *Distal ectolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
338. *Alignment of the mesial and distal ectolophids on dp4*: (0) absent; (1) present.
339. *Mesoconid-like cuspid on the mesial ectolophid (labial) on dp4*: (0) absent; (1) present.
340. **Position of the entoconid with respect of the hypoconid on dp4*: (0) distal; (1) aligned; (2) mesial.
341. *Posterior isolation of the entoconid on dp4*: (0) isolated; (1) connected to the posterolophid.
342. *Hypolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
343. *Alignment of the hypolophid with the ectolophid on dp4*: (0) absent; (1) present.
344. *Hypoconulid on dp4*: (0) present; (1) absent.
345. *Development of the hypoconulid on dp4*: (0) small; (1) well-developed.
346. *Anterior arm of the hypoconid (AAH) on dp4*: (0) absent (taeniodont); (1) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont).
347. **Height of the AAH on dp4*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
348. *Length of the AAH on dp4*: (0) long (complete); (1) short.
349. *Anteroflexid on moderately worn dp4*: (0) present; (1) absent (with wear).
350. *(Distal) mesoflexid on moderately worn dp4*: (0) present; (1) absent (with wear).
351. *Metaflexid on moderately worn dp4*: (0) present; (1) absent (with wear).

CHARACTERS ON LOWER MOLARS

352. **Trigonid height on lower molars*: (0) clearly much higher than the talonid; (1) slightly higher than the talonid; (2) as low as the talonid.
353. *Trigonid width of m2*: (0) narrower than the talonid; (1) as wide as the talonid or slightly wider.
354. **Length of m3/m2*: (0) $m3 > m2$; (1) $m3 = m2$; (2) $m3 < m2$.
355. **Distance between the distal extremity of the hypolophid (or mesial extremity of the AAH) and the PAP (= length of the ectolophid when it is present) on m2*: (0) long; (1) short; (2) very short.
356. *Anterocingulid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
357. *Position of the protoconid with respect to the metaconid on m2*: (0) opposed or protoconid anterior; (1) protoconid posterior.
358. **Protoconid/metaconid height on lower molars*: (0) metaconid clearly higher than the protoconid; (1) metaconid slightly higher than the protoconid; (2) metaconid as high as the protoconid or lower.
359. *Posterior arm of the metaconid (PAM) on lower molars*: (0) present; (1) absent.
360. *Length of the PAM on lower molars*: (0) long; (1) short.
361. *Thickness of the PAM on lower molars*: (0) thin; (1) thick.
362. *Lingual connection of the metalophid I (med. I) with the metaconid on lower molars*: (0) present; (1) absent.
363. *Labial connection of the med. I with the protoconid on lower molars*: (0) present; (1) absent.
364. *Height of the med. I on lower molars*: (0) low; (1) high.
365. *Interruption of the med. I on lower molars*: (0) absent; (1) present.
366. *Mesostylid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
367. *Anterior isolation of the mesostylid on lower molars*: (0) isolated; (1) connected to the metaconid or PAM.
368. *Posterior isolation of the mesostylid on lower molars*: (0) isolated; (1) connected to the entoconid or its anterior arm.
369. *Metaconid cristid/spur on lower molars*: (0) absent; (1) present.
370. *Neocristid (between the med. I and the second transverse cristid, stemming from the lingual margin, distal to the metaconid) on lower molars*: (0) absent; (1) present.
371. *Posterior arm of the protoconid (PAP) on m1-2*: (0) present; (1) absent.
372. **Length of the PAP on m1-2*: (0) long (more than the half of the width of the first flexid); (1) short (less or equal than the half of the width of the first flexid); (2) very short (spur).
373. *Lingual connection of the PAP on m1-2*: (0) free; (1) connected to the metaconid or its vicinity; (2) connected to the neomesolophid/mesolophid; (3) connected to the mesostylid or its vicinity; (4) connected to the metaconid cristid/spur; (5) connected to the med. I (via secondary cristulids or not).
374. *Posterior arm of the protoconid (PAP) on m3*: (0) present; (1) absent.
375. **Length of the PAP on m3*: (0) long (more than the half of the width of the first flexid); (1) short (less or equal than the half of the width of the first flexid); (2) very short (spur).
376. *Lingual connection of the PAP on m3*: (0) free; (1) connected to the metaconid or its vicinity; (2) connected to the neomesolophid/mesolophid; (3) connected to the mesostylid or its vicinity; (4) connected to the metaconid cristid/spur.
377. *Height of the PAP on lower molars*: (0) low; (1) high.
378. *Direction of the PAP on lower molars*: (0) directed toward the metaconid; (1) clearly oblique, extending backwardly.
379. *Labial connection of the PAP on lower molars*: (0) direct; (1) via the protoconid cristid.
380. *Double lingual connection of the PAP on lower molars*: (0) absent; (1) connected to the neomesolophid/mesolophid and to the metaconid cristid/spur (via secondary cristulids or not).
381. *Metalophular spur on lower molars*: (0) absent; (1) present.
382. *Protoconid cristid on lower molars*: (0) present; (1) absent.
383. *Neomesolophid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
384. *Length of the neomesolophid on lower molars*: (0) short (less or equal than the half of the width of the first flexid); (1) long (more than the half of the width of the first flexid).
385. *Labial connection of the neomesolophid with the met. I on lower molars*: (0) absent; (1) present.
386. *Mesoconid on lower molars*: (0) present; (1) absent.
387. *Mesolophid on m1-2*: (0) absent; (1) present.
388. *Lingual connection of the mesolophid on m1-2*: (0) free; (1) connected to the mesostylid; (2) connected to the neomesolophid; (3) connected to the PAP or to the metalophular spur.
389. *Mesolophid on m3*: (0) absent; (1) present.
390. *Lingual connection of the mesolophid on m3*: (0) free; (1) connected to the mesostylid; (2) connected to the neomesolophid.
391. *Ectolophid on m1-2*: (0) absent; (1) present.
392. *Mesiolabial obliquity of the ectolophid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
393. *Alignment of the ectolophid (at least the mesial one) with the protoconid cristid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
394. *Mesiodistal pinch of the hypoconid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
395. *Position of the entoconid with respect to the hypoconid on m2*: (0) aligned or entoconid posterior; (1) entoconid anterior.
396. *Anterior arm of the entoconid on lower molars*: (0) absent; (1) present.

ANNEXE 1. — Suite.

397. *Posterior isolation of the entoconid (or its posterior arm) on m1-2*: (0) isolated; (1) connected to the posteroloph.
398. *Hypolophid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
399. *Height of the hypolophid on lower molars*: (0) low; (1) high.
400. *Length of the hypolophid on lower molars*: (0) short; (1) long (complete, reaches the ectolophid/AAH).
401. *Obliquity of the hypolophid on lower molars*: (0) absent or slightly present; (1) strongly present.
402. *Alignment of the hypolophid with the ectolophid on lower molars*: (0) absent; (1) present.
403. *Anterior arm of the hypoconid (AAH) on lower molars*: (0) present (non-taeniodont or pseudo-taeniodont); (1) absent (taeniodont).
404. **Height of the AAH on lower molars*: (0) very low (appears with wear); (1) low; (2) high.
405. *Length of the AAH on lower molars*: (0) long (complete, reaches the ectolophid/mesoconid); (1) short.
406. *Hypoconulid on m1-2*: (0) present; (1) absent.
407. *Development of the hypoconulid on m1-2*: (0) strong; (1) small.
408. *Hypoconulid on m3*: (0) present; (1) absent.
409. *Anteroflexid (or a part) on moderately worn lower molars*: (0) present; (1) absent (with wear).
410. *Strong reduction of the anteroflexid on moderately worn lower molars*: (0) absent; (1) present.
411. *Mesoflexid (+anteroflexid) on moderately worn lower molars*: (0) present; (1) absent (with wear).
412. *Strong reduction of the mesoflexid (+anteroflexid) on moderately worn lower molars*: (0) absent; (1) present.
413. *Metaflexid on moderately worn lower molars*: (0) present; (1) absent (with wear).
414. *Strong reduction of the metaflexid on moderately worn lower molars*: (0) absent; (1) present.
415. *Hypoflexid on moderately worn lower molars*: (0) present; (1) absent (with wear).
416. *Transversal extension of the hypoflexid on moderately worn m1-2*: (0) absent; (1) present (extending at the transverse midpoint of the crown or beyond).
417. *Importance of the transversal extension of the hypoflexid on moderately worn m1-2*: (0) weak (extending at the transverse midpoint of the crown); (1) strong (extending beyond the transverse midpoint of the crown).
418. *Formation of lobe(s) with wear on lower molars*: (0) absent; (1) present.
419. *Number of lobes on lower molars*: (0) one; (1) two.
420. *Shape of the anterior lobe of m1-2*: (0) triangular; (1) heart-shaped; (2) laminar; (3) oval.
421. *Shape of the posterior lobe of m1-2*: (0) triangular; (1) heart-shaped; (2) laminar; (3) oval; (4) complex heart-shaped.
422. *Complete fusion of cristids on little worn lower molars*: (0) absent; (1) present.
423. *Complete fusion of cristids on moderately worn lower molars*: (0) absent; (1) present.
424. *Fusion of the med. I and the second cristid in an anterior lobe with wear on m1-2 (at an advanced degree of wear)*: (0) absent; (1) present.
425. *Fusion of the med. I, the second cristid and the hypolophid (a part or entire) in an anterior lobe with wear on m1-2 (at an advanced degree of wear)*: (0) absent; (1) present.
426. *Laminae on lower molars*: (0) absent; (1) present.
427. *Number of laminae on lower molars (at an advanced degree of wear)*: (0) three; (1) four.
428. *Secondary internal flexid (h.s.i.) on m1-2*: (0) absent; (1) present.
429. *Tertiary internal flexid (h.t.i.) on m1-2*: (0) absent; (1) present.
430. *Primary internal flexid (h.p.i.) on m1-2*: (0) absent; (1) present.
431. *Fundamental external flexid (h.f.e.) on m1-2*: (0) absent; (1) present.
432. *Secondary external flexid (h.s.e.) on m1-2*: (0) absent; (1) present.

CRANIO-MANDIBULAR CHARACTERS

433. **Mandible*: (0) sciurognathous; (1) hystricognathous; (2) pseudo-sciurognathous.
It is assumed that taxa from the same genus present the same condition regarding the mandible structure.
434. **Length of the lower diastema with respect of the length of the tooththrow*: (0) very short (equal or shorter than the premolar-m1 distance); (1) short (between the premolar-m1 and premolar-m3 distances); (2) long (equal than the premolar-m3 distance).
435. *Mandible at the level of the lower diastema*: (0) low; (1) high.
436. *Mental foramen*: (0) present; (1) absent.
437. **Location of the mental foramen on the anterior region of the body of the mandible*: (0) at the dorsal midpoint or below of the body of the mandible height; (1) above the dorsal midpoint of the body of the mandible height; (2) very close to the dorsal margin of the body of the mandible.
438. *Position of the mandibular foramen*: (0) behind the retromolar fossa; (1) at the level or close to the retromolar fossa (including below); (2) below the m3.
439. *Notch for the insertion of the tendon of the m. masseter medialis pars infraorbitalis with respect to the tooththrow*: (0) isolated, located between the masseteric crest and the horizontal crest; (1) connected to the masseter crest; (2) connected to the horizontal crest; (3) connected to the lateral crest; (4) double connection: to the masseteric crest and the lateral crest.

440. *Location of the notch for the insertion of the tendon of the *m. masseter medialis pars infraorbitalis* with respect to the toothrow: (0) below p4 or between p4 and m1; (1) below m1; (2) between m1 and m2; (3) below m2 or posterior to m2.
441. *Development of the masseter crest: (0) well-developed; (1) moderately developed; (2) absent or poorly developed as a thin and low ridge.
442. *Anterior origin of the masseteric crest with respect to the toothrow: (0) below m1; (1) below m2; (2) below m3 or posterior to the m3.
443. *Development (thickness) of the anterior part of the lateral crest: (0) well-developed; (1) moderately developed; (2) absent or poorly developed.
444. *Development of the posterior part of the horizontal crest: (0) absent or extremely reduced; (1) present as a low and broad ridge; (2) present as a conspicuous crest, forming a laterally projected shelf but lacking a dorsal fossa (or a shallow fossa); (3) well-developed, forming a laterally projected shelf and bearing a deep fossa on its dorsal surface.
445. Development of the anterior part (below p4-m2) of the horizontal crest: (0) absent or extremely reduced; (1) well-developed, forming a laterally projected shelf and bearing a fossa on its dorsal surface.
446. *Depth of the fossa located dorsally to the horizontal crest (fossa for the insertion of the zygomaticomandibular): (0) shallow; (1) moderately deep; (2) deep.
447. Coronoid process: (0) well-defined; (1) not distinguishable.
448. Height of the coronoid process compared to the position of the condyle: (0) located at the same dorsoventral level than the condyle or higher; (1) located more ventrally than the condyle.
449. Condylloid apophysis: (0) high; (1) low.
450. Length of the post-condylar process: (0) shorter than the anteroposterior length of the condyle; (1) equal or longer than the anteroposterior length of the condyle.
451. *Posterior extension of the angular process: (0) at the level of the post-condylar process; (1) ending posteriorly to the post-condylar process.
452. *Dorsoventral development of the angular process with respect to the ascendant ramus (H): (0) weak ($H < 0.3$); (1) moderate ($0.3 < H < 0.4$); (2) strong ($H > 0.4$).
453. Alveolar protuberances: (0) absent; (1) present.
454. Anterior projection of the premaxillary bone (in ventral view): (0) absent; (1) present.
455. *Development of the anterior projection of the premaxillary bone (in ventral view): (0) poorly developed; (1) well-developed; (2) strongly developed.
456. Length of the rostrum with respect to the skull length (L): (0) short ($L < 0.25$); (1) long ($L > 0.25$).
457. *Length of the incisive foramina with respect of length of the toothrow: (0) long (equal to the premolar-M2 distance); (1) medium (inferior to the premolar-M2 distance and superior or equal to the premolar-M1 distance); (2) short (inferior to the premolar-M1 distance).
458. *Shape of the incisive foramina: (0) anterior width superior to the posterior one; (1) anterior and posterior widths equal or roughly equal; (2) posterior width superior to the one anterior.
459. *Palatal ridges formed by the maxillary, posteriorly to the incisive foramen: (0) absent or poorly developed; (1) well-developed; (2) strongly developed.
460. Margins of the maxillary posteriorly to the incisive foramina: (0) separated; (1) not separated and forming a crest; (2) not separated and not forming a crest, but roughly plate surface.
461. *Length of the upper diastema with respect to the length of the toothrow: (0) longer than the premolar-M3 distance; (1) equal than the premolar-M3 distance; (2) shorter than the premolar-M3 distance.
462. *Posterior extremity of the fusion of both maxillaries in ventral view: (0) at the level of the premolar; (1) at the level of the M1; (2) at the level of the M2-3.
463. Articulation of the nasals with respect to the premaxillary: (0) nasals articulate with the premaxillary almost throughout their length; (1) anterior part of the nasals does not articulate with the premaxillary.
464. Interorbital width: (0) irregular/with constriction (minimum width/maximum width < 0.8); (1) regular/without constriction (minimum width/maximum width ≥ 0.8).
465. Posterior suture of frontals with parietals: (0) neither convex nor concave nor perpendicular to the suture between both frontals; (1) roughly perpendicular to the suture between both frontals or concave; (2) convex.
466. Development of the infraorbital foramen: (0) small; (1) large.
467. Maxillary on the anterior branch of the orbit (ascendant ramus): (0) continuous; (1) discontinuous.
468. Contact between the jugal and the lacrimal on the anterior branch of the orbits (anteorbital zygomatic bar; ascendant ramus): (0) absent; (1) present.
469. *Development of the lacrimal on the anterior branch of the orbit: (0) large; (1) medium; (2) small.
470. Development of the lacrimal: (0) small (contact between the maxilla and the frontal); (1) strong (no contact between the maxilla and the frontal).
471. Postorbital process (zygomatic process of the frontal): (0) absent; (1) present.
472. Development of the postorbital process: (0) small; (1) large.
473. Conformation of the postorbital process: (0) only frontal; (1) frontal and squamosal; (2) only squamosal.
474. Frontal process of the zygomatic (superior jugal process of Emmons 2005; paraorbital process of Verzi et al. 2016): (0) absent; (1) present.

ANNEXE 1. — Suite.

475. *Position of the frontal process of the zygomatic*: (0) on only jugal; (1) at the limit of the jugal and squamosal.
476. *Inferior jugal process (Emmons 2005)*: (0) absent; (1) present.
477. **Position of the inferior jugal process with respect of the frontal process of the zygomatic*: (0) anterior; (1) same level; (2) posterior.
478. *Depth of the masseteric fossa of the zygomatic arch (suborbital fossa; jugal fossa)*: (0) shallow or absent; (1) deep.
479. *Length of the masseteric fossa of the zygomatic arch*: (0) short; (1) long (reaches the anteroventral fossa of the zygomatic arch).
480. *Development of the zygomatic arch*: (0) moderate; (1) strong.
481. **Development of the foramen into the lacrimal canal*: (0) absent or small; (1) moderate; (2) well-developed.
482. *Association between the foramen into the lacrimal canal and the lacrimallacrimal foramen*: (0) absent; (1) present.
483. *Position of the lacrimal foramen (nasolacrimal foramen)*: (0) opens into the orbital portion of the lacrimal; (1) opens into the maxilla.
484. *Exposure of the lacrimal foramen*: (0) not laterally exposed; (1) laterally exposed.
485. **Position of the ethmoidal foramen*: (0) at the level of M1-2; (1) at the level of M2; (2) at the level of M2-3; (3) at the level of M3.
486. **Development of the sphenopalatine foramen/fissure*: (0) well-developed; (1) moderate; (2) small.
487. *Position of the sphenopalatine foramen with respect to the lacrimal foramen*: (0) ventral; (1) posteroventral.
488. *Palatine foramen (for the palatine artery and palatine nerve)*: (0) well-developed; (1) small or absent.
489. *Sphenopalatine (pterygopalatine) vacuities*: (0) absent; (1) present.
490. *Development of the pterygoids*: (0) long (reaches the auditory bullae); (1) short.
491. **Apex of the mesopterygoid fossa (choanae, internal nares) with respect of M2*: (0) apex in front of M2; (1) at the level of M2-3; (2) at the level of the posterior end of the toothrow or behind the toothrow.
492. *Anterior margins of the mesopterygoid fossa (choanae, internal nares)*: (0) triangular/convex; (1) subperpendicular of the anteroposterior axis of the skull; (2) not triangular/convex neither subperpendicular of the anteroposterior axis of the skull.
493. *Lateral development of the mesopterygoid fossa (choanae, internal nares)*: (0) strong; (1) weak.
494. *Development of the oval foramen*: (0) small; (1) well-developed.
495. *Masticory and/or buccinator foramina*: (0) present; (1) absent.
496. *Fusion of the masticory foramen with the buccinator foramen*: (0) absent; (1) present.
497. *Fusion of the jugular foramen with the carotid foramen*: (0) absent; (1) present.
498. *Contact between the maxillary and the alisphenoid in the basisphenoid region*: (0) present; (1) absent.
499. *Development of the temporal fossae*: (0) shallow; (1) deep.
500. *Development of the interparietal on the skull roof*: (0) well-developed (parietals well-separated from the occiput); (1) small (parietal close to the occiput).
501. *Sagittal crest*: (0) absent; (1) present (always or sometimes).
502. *Orientation of the paroccipital process (on the supraoccipital)*: (0) ventral or ventrolaterally oriented; (1) laterally oriented.
503. *Paroccipital process and bullae*: (0) separated or partially joined; (1) completely joined.
504. *Length of the paroccipital process*: (0) short; (1) long.
505. *Development of the paroccipital process*: (0) small; (1) large.
506. *Mastoid process*: (0) absent; (1) present.
507. *Lateral process formed by the supraoccipital (and interparietal, which can be also associated with the mastoid process)*: (0) absent; (1) present.
508. *Development of the lateral process*: (0) weak; (1) strong.
509. *Epitympanic sinus (postglenoid fossa)*: (0) partially or not covered by the posterior apophysis of the squamosal; (1) completely covered by the posterior apophysis of the squamosal.
510. *Thickness of the ventral margin of the posterior process of the squamosal*: (0) thin; (1) thick.
511. *Development of the external auditory meatus*: (0) small; (1) large.
512. *Accessory foramen below the external auditory meatus*: (0) present; (1) absent.
513. *Development of the accessory foramen below the external auditory meatus*: (0) small; (1) large.

ANNEXE 2. – Suite.

Table with 36 columns (Taxons, 281-316) and numerous rows of taxonomic data. Each row corresponds to a taxon and contains a series of numerical values (0, 1, 2, 0+1, 0+2, etc.) representing data points for each column.

ANNEXE 2. — Suite.

Table with 39 columns (Taxons 351-385) and 181 rows listing various species and their corresponding data values.

ANNEXE 3. — Liste des taxons inclus dans les analyses cladistique réalisées lors du présent travail. Abréviations : **Fm**, Formation; **INGEMMET**, Instituto Geológico Minero y Metalúrgico, Lima; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires; **MLP**, Museo de Ciencias Naturales de La Plata; **MUSM**, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor San Marcos, Lima; **MNHN-Boi**, Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia; **MNHN**, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; **UFAC**, Laboratorio de Pesquisa Paleontologica, Universidad Federal do Acre; **UM**, Université de Montpellier. Références utilisées : Ameghino 1887, 1894, 1897, 1902, 1903; Anthony 1922; Antoine *et al.* 2012; Arnal & Kramarz 2011; Arnal & Pérez 2013; Arnal & Vucetich 2011; Arnal & Vucetich 2015b; Arnal *et al.* 2014; Bertrand *et al.* 2012; Boivin *et al.* 2017a, b, 2018a; De Bruijn *et al.* 2003; Busker & Dozo 2017; Candela 2000, 2003, 2004; Candela & Nasif 2006; Candela & Vucetich 2002; Candela *et al.* 2012. Dawson *et al.* 1984; Fields 1957; Flynn *et al.* 1986, 2002; Frailey & Campbell 2004; Hoffstetter & Lavocat 1970; Hussein *et al.* 1978; Jaeger *et al.* 2010; Kay *et al.* 2012; Kerber *et al.* 2017; Kramarz 1998, 2001a, b, c, 2004, 2006b; Kramarz *et al.* 2010, 2013; Lavocat 1973, 1976; Leidy 1871; Li *et al.* 1989; Loomis 1914; Martin 1994; Marivaux & Welcomme 2003; Marivaux *et al.* 2002; Meng & Wyss 2001; Meng *et al.* 2007a, b; Olivares *et al.* 2012; Patterson & Wood 1982; Pérez & Vucetich 2012b; Pérez *et al.* 2018; Sallam *et al.* 2009, 2011, 2012; Verzi 1999; Verzi *et al.* 1991, 1995, 1999, 2003, 2011; Vucetich & Bond 1984; Vucetich & Verzi 1991, 1994, 1996; Vucetich & Vieytes 2006; Vucetich *et al.* 1992, 1993a, 2010a, b, 2015b; Walton 1990, 1997; Wood 1949, 1962, 1968; Wood & Patterson 1959.

Genus	Species	Locality and/or Formation	Age	Observed material (original or cast)	Primary references
<i>Archetypomys</i>	<i>A. erlianensis</i>	Nuhetingboerhe, Lower Arshanto Formation, Inner Mongolia	late early Eocene		Meng <i>et al.</i> 2007a
<i>Tribosphenomys</i>	<i>T. minutus</i>	Subeng, Inner Mongolia	late Palaeocene – earliest Eocene		Meng & Wyss 2001; Meng <i>et al.</i> 2007b
<i>Cocomys</i>	<i>C. lingchaensis</i>	Hengdong County, China	early Eocene	UM (cast)	Li <i>et al.</i> 1989
<i>Reithroparamys</i>	<i>R. delicatissimus</i>	Wasatch Formation, Wyoming, USA	early Eocene	UM (cast)	Leidy 1871; Wood 1962
<i>Tamquammys</i>	<i>T. dispinorum-wilsoni-tantillus</i>	Andarak 2, Kyrgyzstan; Khaychin, Arshanto, Mongolia	late early – early middle Eocene		Dawson <i>et al.</i> 1984
<i>Chapattimys</i>	<i>C. wilsoni</i>	H-GSP 144, Kala Chitta Range (Kuldana Fm), Pakistan	middle Eocene		Hussain <i>et al.</i> 1978
<i>Birbalomys</i>	<i>B. sondaari-woodi</i>	H-GSP 144, Kala Chitta Range (Kuldana Fm), Pakistan	middle Eocene	UM (cast)	Hussain <i>et al.</i> 1978
<i>Ottomania</i>	<i>O. proavita</i>	Süngülü, Lesser Caucasus, Turkey	Eocene/Oligocene boundary interval		De Bruijn <i>et al.</i> 2003
<i>Baluchimys</i>	<i>B. barryi</i>	Y-GSP 417, Baluchistan, Pakistan	early Oligocene		Flynn <i>et al.</i> 1986
<i>Bugtimys</i>	<i>B. zafarullahi</i>	Paali DBC2, Bugti Hills, Pakistan	early Oligocene	UM (original)	Marivaux <i>et al.</i> 2002
<i>Hodsahibia</i>	<i>H. azrae</i>	Paali DBC2, Bugti Hills, Pakistan	early Oligocene	UM (original)	Flynn <i>et al.</i> 1986; Marivaux & Welcomme 2003
« <i>Waslamys</i> »	« <i>W.</i> » <i>attiai</i>	BQ-2, Birket Qarun Loc. 2, Fayum, Egypt	early late Eocene	UM (cast)	Sallam <i>et al.</i> 2009
<i>Acritophiomys</i>	<i>A. boweni</i>	L-41 (Jebel el Qatrani Fm), Fayum, Egypt	latest Eocene		Sallam <i>et al.</i> 2012
<i>Phiomys</i>	<i>P. hammudai</i>	DT-1&2, Dur At-Talah, Libya	late ?middle – late Eocene	UM (cast)	Jaeger <i>et al.</i> 2010
<i>Metaphiomys</i>	<i>M. schaubi</i>	Y Quarry B, E, G (Jebel el Qatrani Fm), Fayum, Egypt; Zallah, Libya	early Oligocene	UM (cast)	Wood 1968
<i>Gaudeamus</i>	<i>G. aegyptius</i>	Jebel el Qatrani Fm, Fayum, Egypt	latest Eocene		Wood 1968
	<i>G. aslius</i>	L-41 (Jebel el Qatrani Fm), Fayum, Egypt	latest Eocene		Sallam <i>et al.</i> 2011
	<i>G. hylaeus</i>	L-41 (Jebel el Qatrani Fm), Fayum, Egypt	latest Eocene		Sallam <i>et al.</i> 2011
<i>Paraphiomys</i>	<i>P. pigotti</i>	Rusinga, Kenya	early Miocene	UM (original)	Lavocat 1973
<i>Thyonomys</i>	<i>T. swinderianus</i>		Recent	UM (original)	
CAVIOMOPHA					
<i>Cachiyacuy</i>	<i>C. contamanensis</i>	Contamana CTA-27 (Pozo Fm), Peru	late middle Eocene	MUSM (original)	Antoine <i>et al.</i> 2012; Boivin <i>et al.</i> 2017a
	<i>C. kummeli</i>	Contamana CTA-27 (Pozo Fm), Peru	late middle Eocene	MUSM (original)	Antoine <i>et al.</i> 2012; Boivin <i>et al.</i> 2017a
<i>Canaanimys</i>	<i>C. maquiensis</i>	Contamana CTA-27 (Pozo Fm), Peru	late middle Eocene	MUSM (original)	Antoine <i>et al.</i> 2012; Boivin <i>et al.</i> 2017a
<i>Pozomys</i>	<i>P. ucayaliensis</i>	Contamana CTA-29 (Pozo Fm), Peru	late middle Eocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017a

ANNEXE 3. — Suite.

Genus	Species	Locality and/or Formation	Age	Observed material (original or cast)	Primary references
<i>Leucokephalos</i>	<i>L. zeffiae</i>	Cabeza Blanca (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	UM (cast)	Vucetich <i>et al.</i> 2015b
<i>Chambiramys</i>	<i>C. shipiborum</i>	Contamana CTA-32 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b
	<i>C. sylvaticus</i>	Contamana CTA-61 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b
<i>Tarapotomys</i>	<i>T. mayoensis</i>	TAR-01, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
	<i>T. subandinus</i>	TAR-21, TAR-22, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
<i>Octodontoidea</i>					
<i>Eosallamys</i>	<i>E. paulacoutoi-simpsoni</i>	Santa Rosa (Yahuarango Fm), Peru	?late Eocene / early Oligocene	INGEMMET (holotype)	Frailey & Campbell 2004
<i>Eoespina-Eosachacui</i>	<i>E. woodi-E. lavocati</i>	Santa Rosa (Yahuarango Fm), Peru	?late Eocene / early Oligocene	INGEMMET (holotype)	Frailey & Campbell 2004
<i>Mayomys</i>	<i>M. confluens</i>	TAR-01, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
<i>Draconomys</i>	<i>D. verai</i>	La Cantera (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene	UM (cast)	Vucetich <i>et al.</i> 2010a
<i>Sallamys</i>	<i>S. pascuali</i>	Salla (Salla Beds), Bolivia	late early Oligocene – late Oligocene	MNHN-Bol, MNHN & UM (original)	Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982
<i>Platypittamys</i>	<i>P. brachyodon</i>	Scaritt Pocket (Sarmiento Fm), Argentina	late Oligocene	UM (cast)	Wood 1949; Wood & Patterson 1959
<i>Deseadomys</i>	<i>D. arambourgi</i>	Cabeza Blanca (Sarmiento Fm) and La Flecha, Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	MHNN (original)	Wood & Patterson 1959
<i>Loretomys</i>	<i>L. minutus</i>	Contamana CTA-32 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b
<i>Galileomys</i>	<i>G. eurygnathus</i>	Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2004), Argentina	late early Miocene	MACN (original)	Kramarz 2004
<i>Dudumus</i>	<i>D. ruigomezi</i>	Bryn Gwyn (Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MACN (original)	Arnal <i>et al.</i> 2014
<i>Caviocricetus</i>	<i>C. lucasi</i>	Bryn Gwyn and Gran Barranca (Sarmiento Fm), Paso Córdoba (Chinchinales Fm) and Cerro Bandera (Cerro Bandera Fm), Argentina	early Miocene	MACN (original)	Vucetich & Verzi 1996; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Acaremys</i>	<i>A. murinus</i>	Sarmiento Fm, Pinturas Fm and Santa Cruz Fm (for the list of localities, see Arnal and Vucetich, 2015), Argentina	early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887; Arnal & Vucetich 2015b
<i>Willidewu</i>	<i>W. esteparius</i>	Paso Córdoba (Chinchinales Fm) and Bryn Gwyn (Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MLP (original & cast)	Vucetich & Verzi 1991; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Prospaniomys</i>	<i>P. priscus-P. cf. priscus</i>	Gran Barranca, Bryn Gwyn?, Sacanana, Pampa de Gran Gan (also collected by Ameghino; Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MACN (original)	Ameghino 1902; Vucetich <i>et al.</i> 2010b; Arnal & Kramarz 2011
<i>Prostichomys</i>	<i>P. boweni</i>	Gran Barranca (Sarmiento Fm) and Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2001, 2004), Argentina	early Miocene	MACN (original)	Kramarz 2001a, 2004; Kramarz <i>et al.</i> 2010

ANNEXE 3. — Suite.

Genus	Species	Locality and/or Formation	Age	Observed material (original or cast)	Primary references
<i>Adelphomys</i>	<i>A. candidus</i>	Lago Cardiel and Gobernador Gregores (Pinturas Fm) and Santa Cruz Fm, Argentina	early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887; Kramarz 2004
<i>Protadelphomys</i>	<i>P. latus</i>	Gran Brranca, Bryn Gwyn, Sacanana (Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MLP (original)	Ameghino 1902; Vucetich & Bond 1984; Vucetich <i>et al.</i> 1992, 2010b; Vucetich & Verzi 1994
<i>Spaniomys</i>	<i>S. riparius</i>	Santa Cruz Fm, Argentina; Pampa Castillo (unnamed Fm), Chile	late early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887, 1894; Flynn <i>et al.</i> 2002
<i>Stichomys</i>	<i>S. regularis</i>	Santa Cruz Fm, Argentina	late early Miocene	MACN (original)	Ameghino 1887
<i>Sciamys</i>	<i>S. principalis</i>	Santa Cruz Fm, Argentina; Pampa Castillo (unnamed Fm), Chile	late early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887; Arnal & Vucetich 2011; Arnal & Pérez 2013; Flynn <i>et al.</i> 2002
<i>Plesiacaechimys</i>	<i>P. koenigswaldi</i>	Estancia Cerro San Antonio (Collón Cura Fm), Argentina	middle Miocene	MLP (original)	Vucetich & Vieytes 2006
<i>Maruchito</i>	<i>M. trilofodonte</i>	Canadon del Tordillo, localities 1, 4 and 5 (Collón Cura Fm), Argentina	middle Miocene	MLP (original)	Vucetich <i>et al.</i> 1993a
<i>Pampamys</i>	<i>P. emmonsae</i>	Cerro Azul Fm (for the list of localities, see Olivares <i>et al.</i> , 2012), Argentina	late Miocene		Verzi <i>et al.</i> 1995; Olivares <i>et al.</i> 2012
<i>Xenodontomys</i>	<i>X. simpsoni-elongatus</i>	Barrancas Coloradas, El Guanaco, Estancia, El Rocado (Cerro Azul Fm) and Salinas Chicas basin (Los Salitrales Fm), Argentina	late Miocene		Verzi 1999; Verzi <i>et al.</i> 1991, 2003
<i>Neophanomys</i>	<i>N. biplicatus</i>	Chiquimil, Valle of Santa María area and Huayquerías de San Carlos (unnamed Fm), Argentina	late Miocene		Verzi <i>et al.</i> 2011
<i>Pithanotomys</i>	<i>P. columnaris</i>	Monte Hermoso Fm, Argentina	early ?Pliocene	MACN (original)	
<i>Abrocoma</i>	<i>A. bennettii</i>		Recent	MNHN (original)	
<i>Spalacopus</i>	<i>S. cyanus</i>		Recent	MNHN (original)	
<i>Octodon</i>	<i>O. degus</i>		Recent	UM (original)	
<i>Ctenomys</i>	<i>C. boliviensis</i>		Recent	MLP & UM (original)	
<i>Mesocapromys/ Mysasteles</i>	<i>Mesocapromys/ Mysasteles</i> sp.		Recent	UM (original)	
<i>Euryzygomatomys</i>	<i>E. spinosus</i>		Recent	MLP & MNHN (original)	
<i>Makalata</i>	<i>M. didelphoides</i>		Recent	UM (original)	
<i>Echimys</i>	<i>E. chrysurus</i>		Recent	UM (original)	
<i>Thrichomys</i>	<i>T. apereoides</i>		Recent	MNHN (original)	
<i>Proechimys</i>	<i>P. cuvieri</i>		Recent	UM (original)	
<i>Myocastor</i>	<i>M. coypus</i>		Recent	UM (original)	
<i>Erethizontoidea</i>					
<i>Shapajamys</i>	<i>S. labocensis</i>	TAR-01, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
<i>Protosteiromys</i>	<i>P. medianus</i>	Cabeza Blanca and La Flecha (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	MACN & MHNH (original)	Ameghino 1903; Wood & Patterson 1959
<i>Palaeosteiromys</i>	<i>P. amazonensis</i>	Contamana CTA-32 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b
<i>Plesiosteiromys</i>	<i>P. newelli</i>	Contamana CTA-61 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b

ANNEXE 3. — Suite.

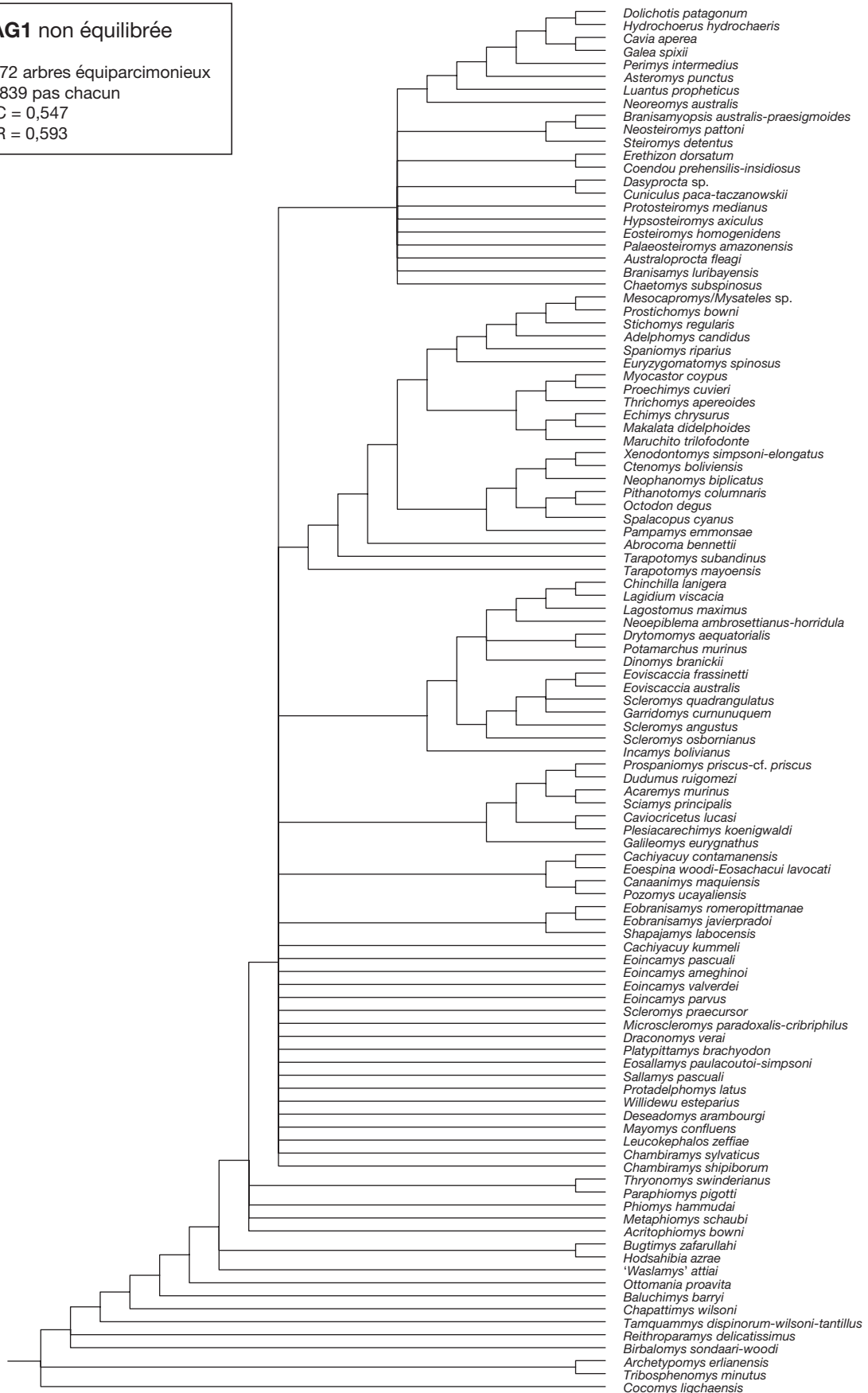
Genus	Species	Locality and/or Formation	Age	Observed material (original or cast)	Primary references
<i>Hypsosteiromys</i>	<i>H. axiculus</i>	Bryn Gwyn and Grand Barranca (also collected by Ameghino, Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MACN (original)	Ameghino, 1902; Candela 2000; Candela & Vucetich 2002; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Steiromys</i>	<i>S. detentus</i>	Santa Cruz Fm, Argentina	early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887; Candela 2000; Candela <i>et al.</i> 2012; Kay <i>et al.</i> 2012
<i>Eosteiromys</i>	<i>E. homogenidens</i>	Bryn Gwyn and Grand Barranca (also collected by Ameghino, Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1902; Candela 2000; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Branisamyopsis</i>	<i>B. australis-praesigmoidea</i>	Southern Cliff of Lake Colhué Huapi (Gran Barranca; Sarmiento Fm), Argentina; Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2004), Argentina	early Miocene	MACN, MLP & MNHN (original)	Candela 2000, 2003; Kramarz 2004; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Neosteiromys</i>	<i>N. pattoni</i>	Chiquimil (Andalhuala Fm), Argentina	late Miocene		Candela 2000, 2004
<i>Coendou</i>	<i>C. prehensilis-insidiosus</i>		Recent	MLP & MNHN (original)	Candela 1999
<i>Erethizon</i>	<i>E. dorsatum</i>		Recent	MNHN (original)	
<i>Chaetomys</i>	<i>C. subspinosus</i>		Recent	MHNG (pictures)	Martin 1994
<i>Chinchilloidea or Cavioida</i>					
<i>Branisamys</i>	<i>B. luribayensis</i>	Salla (Salla Beds), Bolivia	late early Oligocene – late Oligocene	MNHN-Bol, MNHN & UM (original)	Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982
<i>Chinchilloidea</i>					
<i>Incamys</i>	<i>I. bolivianus</i>	Salla (Salla Beds), Bolivia; Cabeza Blanca (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	MNHN-Bol, MNHN & UM (original)	Hoffstetter & Lavocat 1970; Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982; Busker & Dozo 2017
<i>Eoviscaccia</i>	<i>E. frassinettii</i>	Tinguiririca Termas del Flaco (Abanico Fm), Chile	late early Oligocene – late Oligocene		Wyss <i>et al.</i> 1993; Bertrand <i>et al.</i> 2012
	<i>E. australis</i>	Sarmiento Fm, Chichinales Fm and Cerro Bandera Fm, Argentina (for the list of localities, see Vucetich <i>et al.</i> , 2010b)	early Miocene	MACN (original)	Vucetich 1989; Kramarz 2001b; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Garridomys</i>	<i>G. curunuquem</i>	near Barda Negra (Cerro Bandera Formation), Argentina	early Miocene		Kramarz <i>et al.</i> 2013
<i>Scleromys</i>	<i>S. praecursor</i>	Contamana CTA-61 (Chambira Fm), Peru	late Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2017b
	<i>S. quadrangulatus</i>	Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2006), Argentina	late early Miocene	MACN & MLP (original)	Kramarz 2006b
	<i>S. angustus</i>	Santa Cruz Fm, Argentina	late early Miocene	MACN (original)	Ameghino 1887
	<i>S. osbornianus</i>	Santa Cruz Fm and Pinturas Fm, Argentina	late early Miocene	MACN (original)	Ameghino 1894; Kramarz 2006b
<i>Perimys</i>	<i>P. intermedius</i>	Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2002), Argentina	late early Miocene		Kramarz 2002
<i>Drytomomys</i>	<i>D. aequatorialis</i>	near the hacienda of Señor Carrasco (near Nabon), Ecuador; La Venta (Villavieja Fm), Colombia	late middle Miocene		Anthony 1922; Fields 1957; Walton 1997; Candela & Nasif 2006

ANNEXE 3. — Suite.

Genus	Species	Locality and/or Formation	Age	Observed material (original or cast)	Primary references
<i>Potamarchus</i>	<i>P. murinus</i>	Solimoes Fm (for the list of localities, see Kerber <i>et al.</i> , 2016), Brazil	late Miocene		Kerber <i>et al.</i> 2016
<i>Neoeplema</i>	<i>N. ambrosettianus-horridula</i>	Niteroi and Cachoeira do Bandeiro localities (Solimoes Fm), Brazil	late Miocene	UFAC (original)	Kerber <i>et al.</i> 2017
<i>Chinchilla</i>	<i>C. lanigera</i>		Recent	MLP (original)	
<i>Lagidium</i>	<i>L. viscacia</i>		Recent	MLP & MNHN (original)	
<i>Lagostomus</i>	<i>L. maximus</i>		Recent	MLP & MNHN (original)	
<i>Dinomys</i>	<i>D. branickii</i>		Recent	MNHN (original)	
?Chinchilloidea					
<i>Eoincamys</i>	<i>E. ameghinoi</i>	Santa Rosa (Yahuarango Fm), Peru	?late Eocene/ early Oligocene	INGEMMET (holotype)	Frailey & Campbell 2004
	<i>E. Pascuali</i>	Santa Rosa (Yahuarango Fm), Peru	?late Eocene/ early Oligocene	INGEMMET (holotype)	Frailey & Campbell 2004
	<i>E. valverdei</i>	TAR-13, TAR-20-22, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
	<i>E. parvus</i>	TAR-20-22, Shapaja (Pozo Fm), Peru	early Oligocene	MUSM (original)	Boivin <i>et al.</i> 2018a
<i>Cavioidea</i>					
<i>Eobranisamys</i>	<i>E. javierpradoi</i>	Contamana CTA-27 (Pozo Fm), Peru	late middle Eocene	MUSM (original)	Antoine <i>et al.</i> 2012; Boivin <i>et al.</i> 2017a
	<i>E. romeropittmanae</i>	Santa Rosa (Yahuarango Fm), Peru	?late Eocene / early Oligocene	INGEMMET (holotype)	Frailey & Campbell 2004
<i>Asteromys</i>	<i>A. punctus</i>	Cabeza Blanca (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	MACN (original)	Ameghino 1887; Wood & Patterson 1959; Pérez & Vucetich 2012b
<i>Australoprocta</i>	<i>A. fleaglei</i>	Bryn Gwyn, Sacanana (Sarmineto Fm) and Paso Córdoba (Chinchinales Fm), Argentina	early Miocene		Kramarz 1998; Vucetich <i>et al.</i> 2010b
<i>Neoreomys</i>	<i>N. australis</i>	Santa Cruz Fm and Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz 2006b), Argentina; Pampa Castillo (unnamed Fm), Chile	late early Miocene	MACN & MLP (original)	Ameghino 1887; Kramarz 2006b; Flynn <i>et al.</i> 2002; Candela <i>et al.</i> 2012; Kay <i>et al.</i> 2012
<i>Luantus</i>	<i>L. propheticus</i>	Pinturas Fm (for the list of localities, see Kramarz, 2006), Argentina	late early Miocene		Kramarz 2006a
<i>Microscleromys</i>	<i>M. paradoxalis-cribriphilus</i>	La Venta (Villavieja Fm), Colombia	late middle Miocene		Walton 1990, 1997
<i>Dasyprocta</i>	<i>D. sp.</i>		Recent	MLP & UM (original)	
<i>Cuniculus</i>	<i>C. paca-taczanowskii</i>		Recent	UM (original)	
<i>Cavia</i>	<i>C. aperea</i>		Recent	MLP (original)	
<i>Galea</i>	<i>G. spixii</i>		Recent	MNHN (original)	
<i>Dolichotis</i>	<i>D. patagonum</i>		Recent	UM (original)	
<i>Hydrochoerus</i>	<i>H. hydrochaeris</i>		Recent	MLP & MNHN (original)	
<i>Incertae sedis extinct superfamily</i>					
<i>Litodontomys</i>	<i>L. chubutomys</i>	Cabeza Blanca (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene		Loomis 1914; Wood & Patterson 1959
<i>Cephalomys</i>	<i>C. arcidens</i>	Cabeza Blanca and La Flecha (Sarmiento Fm), Argentina	late early Oligocene – late Oligocene	MNHN (original)	Ameghino 1897; Wood & Patterson 1959
« <i>Asteromys</i> »	« <i>A.</i> » <i>bolivianus</i>	Salla (Salla Beds), Bolivia	late early Oligocene – late Oligocene	MNHN-Bol, MNHN & UM (original)	Lavocat 1976; Patterson & Wood 1982; Pérez <i>et al.</i> 2018
<i>Soriamys</i>	<i>S. gaimanensis</i>	Bryn Gwyn (Sarmiento Fm), Argentina	early Miocene		Kramarz 2001c; Vucetich <i>et al.</i> 2010b

ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9.

AG1 non équilibrée
 872 arbres équiparcimonieux
 3839 pas chacun
 IC = 0,547
 IR = 0,593



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG2 : inclusion de *Gaudeamus aslius*,
G. hylaeus et *G. aegyptius*

42 arbres équiparcimonieux
3493,48 pas
IC = 0,582
IR = 0,597



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG3 : inclusion d'« *Asteromys* » *bolivianus*,
de *Cephalomys arcidens*, *Litodontomys*
et *Soriamys* non contraints

2 arbres équiparcimonieux
3393,98 pas
IC = 0,562
IR = 0,592



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG4 : inclusion d'« *Asteromys* » *bolivianus*, *A. punctus*, de *C. arcidens*, *Litodontomys* et *Soriamys* contraints en un clade divergeant dans les chinchilloïdes

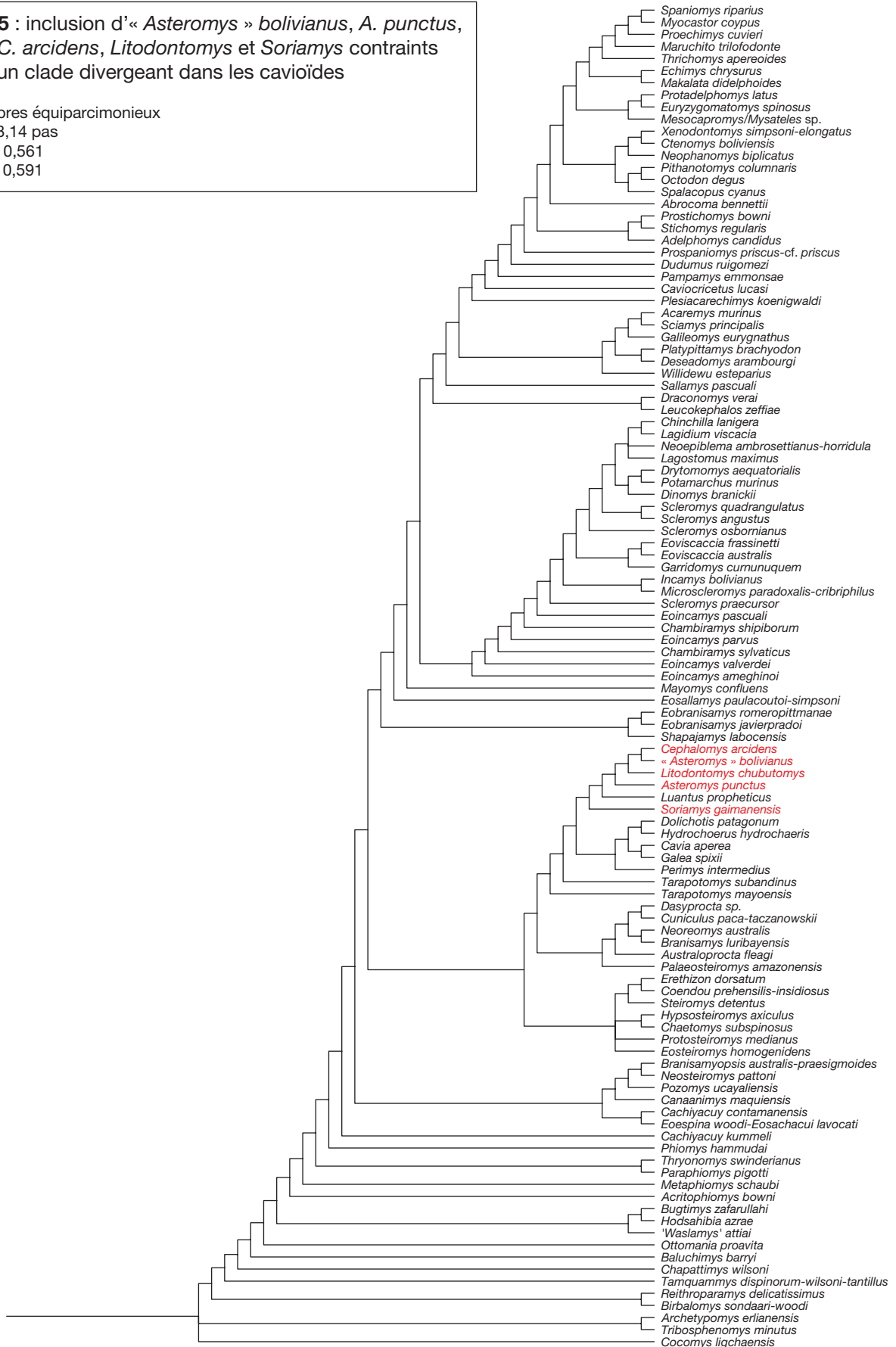
291 arbres équiparcimonieux
3397,47 pas
IC = 0,511
IR = 0,591



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG5 : inclusion d'« *Asteromys* » *bolivianus*, *A. punctus*, de *C. arcidens*, *Litodontomys* et *Soriamys* contraints en un clade divergeant dans les cavioides

6 arbres équiparcimonieux
 3398,14 pas
 IC = 0,561
 IR = 0,591



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG6 : inclusion d'« *Asteromys* » *bolivianus*,
de *C. arcidens* et *Litodontomys*
non contraints

4 arbres équiparcimonieux
3372,97 pas
IC = 0,565
IR = 0,594



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG7 : inclusion d'« *Asteromys* » *bolivianus*,
A. punctus, de *C. arcidens* et *Litodontomys*
 contraints en un clade divergeant dans
 les chinchilloïdes

52 arbres équiparcimonieux
 3373,31 pas
 IC = 0,565
 IR = 0,594



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG8 : inclusion de *Plesiosteiromys*
 16 arbres équiparcimonieux
 3304,98 pas
 IC = 0,573
 IR = 0,599



ANNEXE 4. — Consensus stricts obtenus pour les AG1 non équilibré et AG2-AG9 (suite).

AG9 : inclusion de *Loretomys*

54 arbres équiparcimonieux
 3308,15 pas chacun
 IC = 0,573
 IR = 0,599



ANNEXE 5. — Donnée électronique supplémentaire 1 : Liste des apomorphies aux nœuds et liste des changements pour chaque caractère du consensus strict de l'AG1. Permalien vers la ressource : http://sciencepress.mnhn.fr/sites/default/files/documents/fr/g2019v41a4_1.pdf
Digital Object Identifier (DOI) de ce document : https://doi.org/10.5252/geodiversitas2019v41a4_1

ANNEXE 6. — Liste des taxons cités dans l'article, avec leur(s) auteur(s) correspondant(s).

- Abrocoma* Waterhouse, 1837
Abrocoma bennettii Waterhouse, 1837
 ACAREMYIDAE Wood, 1949
Acaremys murinus Ameghino, 1887
Acritophiomys bowni Sallam, Seiffert & Simons, 2012
 ADELPHOMYIDAE Patterson & Pascual, 1968, n. stat.
Adelphomys candidus Ameghino, 1887
Archetypomys erlianensis Meng, Li, Ni, Wang & Beard, 2007
Asteromys punctus Wood & Patterson, 1959
Asteromys bolivianus (Lavocat, 1976)
Australoprocta fleagi Kramarz, 1998
Baluchimys barryi Flynn, Jacobs & Cheema, 1986
Birbalomys sondaari Hussain, de Bruijn & Leinders, 1978
Birbalomys woodi Sahni & Khare, 1973
Branisamyopsis australis Candela, 2003
Branisamyopsis praesigmoides Candela, 2003
Branisamys luribayensis Hoffstetter & Lavocat, 1970
Bugtimys zafarullahi Marivaux, Vianey-Liaud, Welcomme & Jaeger, 2002
Cachiyacuy contamanensis Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rouse & Salas-Gismondii, 2012
Cachiyacuy kummeli Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rouse & Salas-Gismondii, 2012
Canaanimys maquiensis Antoine, Marivaux, Croft, Billet, Ganerød, Jaramillo, Martin, Orliac, Tejada-Lara, Altamirano, Duranthon, Fanjat, Rouse & Salas-Gismondii, 2012
Cavia Pallas, 1766
Cavia aperea Erxleben, 1777
 CAVIIDAE Waterhouse, 1839
 CAVIINAE G. Fischer, 1817
Caviocricetus lucasi Vucetich & Verzi, 1996
 CAVIOIDEA Fischer de Waldheim, 1817
Cephalomyopsis hipselodontus Vucetich, 1985
Cephalomys arcidens Wood & Patterson, 1959
 CHAETOMYINAE Thomas, 1897
Chaetomys Gray, 1843
Chaetomys subspinosus Olfers, 1818
Chambiramys shipiborum Boivin, 2017
Chambiramys sylvaticus Boivin, 2017
Chapattimys wilsoni Hussain, de Bruijn & Leinders, 1978
Chinchilla Bennett, 1829
Chinchilla lanigera Bennett, 1829
 CHINCHILLINAE Bennett, 1833
 CHINCHILLOIDEA Bennett, 1833
Cocomys lingchaensis Li, Zheng & Ting, 1979
Coendou Lacépède, 1799
Coendou insidiosus (Olfers, 1818)
Coendou prehensilis (Linnaeus, 1758)
 CTENOMYIDAE Lesson, 1842
Ctenomys Blainville, 1826
Ctenomys boliviensis Waterhouse, 1848
Cuniculus Brisson, 1762
Cuniculus paca (Linnaeus, 1766)
Cuniculus taczanowskii (Stolzmann, 1885)
Dasyprocta Illiger, 1811
Deseadomys arambourgi Wood & Patterson, 1959
 DINOMYIDAE Alston, 1876
Dinomys Peters, 1873
Dinomys branickii Peters, 1873
Dolichotis Desmarest, 1819
Dolichotis patagonum (Zimmermann, 1780)
Draconomys verai Vucetich, Vieytes, Pérez & Carlini, 2010
Drytomomys aequatorialis Anthony, 1922
Drytomomys typicus (Scalabrini in Ameghino, 1889)
Dudumys ruigomezi Arnal, Kramarz, Vucetich & Vieytes, 2014
 ECHIMYIDAE Gray, 1825
 ECHIMYINAE Gray, 1825
 ECHIMYINI Fabre, Upham, Emmons, Justy, Leite, Loss, Orlando, Tilak, Patterson & Douzery, 2017
Echimy Cuvier, 1809
Echimy *chrysurus* (Zimmermann, 1780)
Eobranisamys javierpradoi Boivin, 2017
Eobranisamys romeropittmanae Frailey & Campbell, 2004
Eospina woodi Frailey & Campbell, 2004
Eoincamys ameghinoi Frailey & Campbell, 2004
Eoincamys parvus Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondii, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Eoincamys pascuali Frailey & Campbell, 2004
Eoincamys valverdei Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondii, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Eosachacui lavocati Frailey & Campbell, 2004
Eosallamys paulacoutoi Frailey & Campbell, 2004
Eosallamys simpsoni Frailey & Campbell, 2004
Eosteiromys homogenidens Ameghino, 1902
Eoviscaccia australis Vucetich, 1989
Eoviscaccia boliviana Vucetich, 1989
Eoviscaccia frassinettii Bertrand, Flynn, Croft & Wyss, 2012
 ERETHICAVIOI Boivin, n. taxon
Erethizon Cuvier, 1823
Erethizon dorsatum (Linnaeus, 1758)
Erethizon insidiosus (Olfers, 1818)
Erethizon prehensilis (Linnaeus, 1758)
 ERETHIZONTINAE Bonaparte, 1845
 ERETHIZONTOIDEA Bonaparte, 1845
Euryzygomatomys Goeldi, 1901
Euryzygomatomys spinosus (Fischer, 1814)
Galea Meyen, 1833
Galea spixii (Wagler, 1831)

ANNEXE 6. — Liste des taxons cités dans l'article, avec leur auteur correspondant (suite).

- Galileomys eurygnathus* Kramarz, 2004
Garridomys curunuquem Kramarz, Vucetich & Arnal, 2013
Gaudeamus aegyptius Wood, 1968
Gaudeamus aslius Sallam, Seiffert & Simons, 2011
Gaudeamus hylaeus Sallam, Seiffert & Simons, 2011
Gaudeamus lavocati Coster, Benammi, Lazzari, Billet, Martin, Salem, Bilal, Chaimanee, Schuster, Valentin, Brunet & Jaeger, 2010
Hodsaibia azrae Flynn, Jacobs & Cheema, 1986
Hydrochoerus Brisson, 1762
Hydrochoerus hydrochaeris (Linnaeus, 1766)
Hypsosteiromys axiculus Ameghino, 1902
HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899
Incamys bolivianus Hoffstetter & Lavocat, 1970
Lagidium Meyen, 1833
Lagidium viscacia (Molina, 1782)
Lagostomus Brookes, 1829
Lagostomus maximus (Desmarest, 1817)
Leucocephalos zeffiae Vucetich, Dozo, Arnal & Pérez, 2015
Litodontomys chubutomys Wood & Patterson, 1959
Loretomys minutus Boivin, 2017
Luantus propheticus Kramarz, 2006
Makalata Husson, 1978
Makalata armata (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830)
Makalata didelphoides (Desmarest, 1817)
Maquiamys praecursor (Boivin, 2017), n. comb.
Maruchito trilofodonte Vucetich, Mazzoni & Pardiñas, 1993
Mayomys confluens Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Mesocapromys Varona, 1970
Metaphiomys schaubi Wood, 1968
Microscleromys cribriphilus Walton, 1997
Microscleromys paradoxalis Walton, 1997
Myocastor Kerr, 1792
Myocastor coypus (Molina, 1782)
MYOCASTORINI Fabre, Upham, Emmons, Justy, Leite, Loss, Orlando, Tilak, Patterson & Douzery, 2017
Mysateles Lesson, 1842
Neopiblema ambrosettianus (Ameghino, 1889)
Neopiblema horridula (Ameghino, 1886)
Neophanomys biplicatus Rovereto, 1914
Neoreomys australis Ameghino, 1887
Neosteiromys pattoni Candela, 2004
OCTOCHINCHILLOI Boivin, n. taxon
Octodon Bennett, 1832
Octodon degus (Molina, 1782)
OCTODONTIDAE Waterhouse, 1839
OCTODONTOIDEA Waterhouse, 1839
Ottomania proavita de Bruijn, Ünay, Saraç & Yılmaz, 2003
Palaeosteiromys amazonensis Boivin, 2017
Pampamys emmonsae Verzi, Vucetich & Montalvo, 1995
Paraphiomys pigotti Andrews, 1914
Perimys intermedius Kramarz, 2002
Phiomys andrewsi Osborn, 1908
Phiomys hammudai Jaeger & Marivaux, 2010
Phoberomys burmeisteri (Ameghino, 1886)
Phoberomys pattersoni Mones, 1980
Pithanotomys columnaris Ameghino, 1887
Platypittamys brachyodon Wood, 1949
Plesiacarechimyis koenigswaldi Vucetich & Vieytes, 2006
Plesiosteiromys newelli Boivin, 2017
Potamarchus murinus Burmeister, 1885
Pozomys ucayaliensis Boivin, 2017
Proechimys Allen, 1899
Proechimys cuvieri Petter, 1978
Prospaniomys priscus Ameghino, 1902
Prospaniomys cf. *priscus* Arnal & Kramarz, 2011
Prostichomys bowni Kramarz, 2001
Protadelphomys latus Ameghino, 1902
Protosteiromys medianus Wood & Patterson, 1959
Reithroparamys delicatissimus Leidy, 1871
Sallamys pascuali Hoffstetter & Lavocat, 1970
Sciamys principalis Ameghino, 1887
Scleromys angustus Ameghino, 1887
Scleromys osbornianus Ameghino, 1894
Scleromys praecursor Boivin, 2017
Scleromys quadrangulatus Kramarz, 2006
Shapajamys labocensis Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Soriamys gaimanensis Kramarz, 2001
Spalacopus Wagler, 1832
Spalacopus cyanus (Molina, 1782)
Spaniomys riparius Ameghino, 1887
Steiromys detentus Ameghino, 1887
Stichomys regularis Ameghino, 1887
Tamquammys dispinorum Tong, 1997
Tamquammys wilsoni Dawson, Li & Qi, 1984
Tamquammys tantillus Shevyreva, 1971
Tarapotomys mayoensis Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Tarapotomys subandinus Boivin, Marivaux, Pujos, Salas-Gismondi, Tejada-Lara, Varas-Malca & Antoine, 2018
Thrichomys Trouessart, 1880
Thrichomys apereoides (Lund, 1839)
Thryonomys Fitzinger, 1867
Thryonomys swinderianus (Temminck, 1827)
Tribosphenomys minutus Meng, Wyss, Dawson & Zhai, 1994
Willidewu esteparius Vucetich & Verzi, 1991
Xenodontomys elongatus Verzi, Montalvo & Tiranti, 2003
Xenodontomys simpsoni Kraglievich, 1961

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	146
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	147
CARACTÈRES.....	147
<i>Choix des caractères</i>	147
<i>Nomenclatures utilisées</i>	149
<i>Traitement des caractères</i>	149
CHOIX DES TAXONS.....	152
TRAITEMENT DES DONNÉES.....	152
ANALYSES PHYLOGÉNÉTIQUES.....	152
ABRÉVIATIONS INSTITUTIONNELLES.....	154
RÉSULTATS.....	154
ANALYSE PRINCIPALE NON CONTRAINTE (AG0).....	154
ANALYSE PRINCIPALE CONTRAINTE (AG1 ET AG1 NON ÉQUILIBRÉE).....	154
AG1.....	156
AG1 non équilibrée.....	164
AUTRES ANALYSES CONTRAINTES (DE L'AG2 À L'AG9).....	164
AG2: inclusion de <i>Gaudeamus aslius</i> , <i>G. hylaeus</i> et <i>G. aegyptius</i>	164
AG3: inclusion d'« <i>Asteromys</i> » bolivianus, de <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et de <i>Soriamys non constraints</i>	164
AG4: inclusion d'« <i>Asteromys</i> » bolivianus, <i>Asteromys punctus</i> , de <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et de <i>Soriamys</i> , tous contraints en un clade divergeant au sein des chinchilloïdes.....	165
AG5: inclusion d'« <i>Asteromys</i> » bolivianus, <i>Asteromys punctus</i> , de <i>Cephalomys arcidens</i> , <i>Litodontomys</i> et de <i>Soriamys</i> , tous contraints en un clade divergeant au sein des cavioïdes.....	165
AG6: inclusion d'« <i>Asteromys</i> » bolivianus, de <i>Cephalomys arcidens</i> et de <i>Litodontomys</i> , non constraints.....	165
AG7: inclusion d'« <i>Asteromys</i> » bolivianus, <i>Asteromys punctus</i> , de <i>Cephalomys arcidens</i> et de <i>Litodontomys</i> , tous contraints en un clade divergeant dans les chinchilloïdes.....	165
AG8: inclusion de <i>Plesiosteiomys</i>	166
AG9: inclusion de <i>Loretomys</i>	166
DISCUSSION.....	166
PHYLOGÉNIE ET IMPLICATIONS SYSTÉMATIQUES DES CAVIOMORPHA.....	166
<i>Les groupes basaux des caviomorphes</i>	166
<i>Le statut de Palaeosteiomys: éréthizontoïde? cavioïde? ou autre?</i>	169
<i>Deux familles ou deux sous-familles d'éréthizontoïdes?</i>	169
<i>Les cavioïdes basaux et le cas de Perimys</i>	170
<i>Eosallamys et Mayomys</i>	172
<i>Les chinchilloïdes basaux</i>	173
<i>Octodontoides: nouvelle définition des Acaremyidae et Adelphomyidae, n. stat., et taxons fossiles au sein du groupe couronne</i>	175
<i>Cephalomyidae: cavioïdes ou chinchilloïdes?</i>	177
RÉSULTATS PHYLOGÉNÉTIQUES ET DONNÉES STRATIGRAPHIQUES.....	178
MORPHOLOGIE DENTAIRE DES CAVIOMORPHES.....	179
<i>Évolution morphologique du patron dentaire des caviomorphes au Paléogène</i>	179
<i>Caractéristiques dentaires et tendances évolutives chez les quatre super-familles</i>	180
APPARITION DES GRANDS GROUPES ET RADIATIONS AU PALÉOGÈNE ET AU MIOCÈNE.....	182
<i>Âges de divergence des principaux clades</i>	182
<i>Radiations et contexte paléoenvironnemental</i>	184
PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES CAVIOMORPHES AU PALÉOGÈNE.....	188
SYSTÉMATIQUE.....	189
CLASSIFICATION DES CAVIOMORPHES FOSSILES.....	190
CONCLUSIONS.....	191
RÉFÉRENCES.....	193
ANNEXES.....	202