

POSICION TAXONOMICA DE *PHYLLOTIS MICROPUS*  
(RODENTIA: CRICETIDAE)

JAVIER SIMONETTI Z. \* y ANGEL SPOTORNO O. \*\*

ABSTRACT: Morphometric characters of eleven species of *Phyllotis*, three of *Auliscomys* and characters determines three discrete groups whose taxonomic meaning is discussed; the available cytogenetic and morphological evidence is also considered. Various characters are shared by *P. micropus* and the three species of *Auliscomys*. This allows a reassignment of *P. micropus* to the genus *Auliscomys*. Vicariant relationships between *Auliscomys* species are proposed and briefly discussed.

Dentro de la diversificada tribu Phyllotino (Cricetidae), con 11 géneros y 37 especies reconocidas actualmente (Reig, 1972), el género *Phyllotis* Waterhouse (1837) cuenta con dos revisiones taxonómicas sucesivas: Pearson (1958) y Hershkovitz (1962). Sin embargo, en la taxonomía del grupo persiste cierta inestabilidad, debido a la estrecha base factual considerada y a la escasa aplicación de conceptos teóricos en ella (véase Løvtrup, 1977). Particularmente, la taxonomía de *Phyllotis* se encuentra aclarada (Pearson, 1958), pero no completamente resuelta (véase Crespo, 1964; Pearson, 1972; Spotorno, 1976; Venegas y Reise, 1977; Reig, 1978 y Walker *et al.*, 1979). En especial la posición taxonómica de *Phyllotis micropus* Waterhouse (1837) es muy discutida; la interpretación de los caracteres morfológicos hasta ahora analizados en esta especie no han permitido ubicarle establemente; así, es incluido en *Auliscomys* (Gyldenstolpe, 1932; Osgood, 1943), en *Phyllotis* (Hershkovitz, 1962) y hasta en un subgénero de éste, *Loxodontomys* (Osgood, 1947). Pearson (1958) sugiere que como especie, ella es cercana a las de *Auliscomys* por su cola corta, arcos zigomáticos anchos y región interorbital estrecha.

Las revisiones taxonómicas de *Phyllotis* (Pearson, 1958; Hershkovitz, 1962) han considerado caracteres dentarios, pero en términos cualitativos sin haber analizado cuantitativamente las variaciones de la morfología molar.

Parte de la divergencia de los filotinos *Andinomys*, *Phyllotis* y *Auliscomys* ha sido explicada previamente sobre la base de variaciones cuantitativas en sus molares, a las que se le ha asignado un valor adaptativo importante (Simonetti y Spotorno, 1980).

Una clasificación biológica (Mayr, 1969: 79) debería incluir caracteres adaptativos y también debería explicar al menos parte de la historia evolutiva del grupo en cuestión (Slobodkin, 1968). Parece importante, entonces,

\* Instituto de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago, Chile.

\*\* Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina Sede Santiago-Norte, Universidad de Chile. Casilla 6556, Santiago.

contrastar la posición taxonómica de *P. micropus* sobre la base de descriptores cuantitativos de caracteres adaptativos a través de una aproximación multivariada, donde sea posible obtener agrupaciones explicables por la asociación entre taxa y caracteres morfométricos (véase Benzecri, 1973), y considerando simultáneamente la reciente información citogenética de esta especie (Spotorno y Walker, 1979; Walker *et al.*, 1980) y del grupo filotino (Pearson y Patton, 1976).

### MATERIALES Y METODO

i. Nomenclatura taxonómica: la nomenclatura empleada a nivel específico sigue la revisión de Pearson (1958, 1972) con excepción de *P. osgoodi* (Spotorno, 1976).

ii. Ejemplares: el total de 395 ejemplares utilizados representan a once de las doce especies de *Phyllotis*, a las tres recientes de *Auliscomys* y a *Andinomys edax*. Cinco de las once subespecies de *P. darwini* se incluyen por separado, ya que existen fundadas razones para suponer que *P. darwini* estaría compuesto por más de una especie (Walker *et al.*, 1979).

Estos ejemplares son: 40 *P. darwini darwini* (que aparece simbolizada por las iniciales dd en las figuras siguientes, 67 *P. d. chilensis* (ch), 12 *P. d. rupestris* (ru), 22 *P. d. vaccarum* (va), 16 *P. d. xanthophygus* (xa), 16 *P. osgoodi* (po), 18 *P. osilae* (os), 26 *P. magister* (ma), 23 *P. definitus* (de), 9 *P. wolffsohni* (wo), 9 *P. caprinus* (ca), 19 *P. andium* (an), 25 *F. amicus* (am), 11 *P. gerbillus* (ge), 10 *P. micropus* (mi), 26 *Auliscomys sublimis* (su), 7 *A. pictus* (pi), 26 *A. boliviensis* (bo) y 13 *Andinomys edax* (ex). Sin embargo, para el análisis multivariado se utiliza una muestra más homogénea de ejemplares adultos para no incluir la variación con la edad (Simonetti, 1979).

iii. Caracteres morfométricos: los caracteres considerados en este estudio son: longitud cabeza-cuerpo (Lcac), longitud de la cola (Lcol), longitud de la pata trasera derecha (Ptra), longitud de la oreja derecha (Orej), longitud de la arcada molar superior derecha (Lam), sexo (Sex), longitud promedio de la profundidad del metaflexus del primer molar e hipoflexus del segundo molar superior derecho (Hmed ; como indicador de la edad del animal: Pearson 1975, y grado de hipsodontia: Simonetti y Spotorno 1980), ancho y largo máximo a nivel de la corona del primer (Amaa, Lmaa), segundo (Ambb, Lmbb) y tercer (Amcc, Lmcc) molar superior derecho, y la longitud de esmalte dentario expuesto, en vista oclusal, del primer (Esm1), segundo (Esm2), y tercer (Esm3) molar superior derecho y la sumatoria de éstos (Esmt).

iv. Análisis multivariado: se utiliza el Análisis Factorial de Correspondencias (AFC) como método estadístico multivariado. Esta tiene por objetivo, dado dos conjuntos de variables: C = caracteres morfométricos y T = taxa, representarlos sobre una carta espacial única de forma que cada carácter se encuentra asociado a los taxa que le portan y cada taxa rodeado por los caracteres que le son propios.

Basados en las variables arriba indicadas pueden obtenerse agrupacio-

nes explicables por la asociación taxa-caracteres morfométricos. Tales agrupaciones se reconocen según la ubicación de los ejemplares estudiados sobre los ejes generados por el AFC, independientemente de su identificación taxonómica previa. Los ejes están determinados por los caracteres de mayor frecuencia como variable, cuyo rango depende de los valores absolutos que adquiere tal o tales caracteres en los diferentes ejemplares (Benzecri, 1973).

## RESULTADOS

El Análisis Factorial de Correspondencias (AFC) agrupará a ejemplares y caracteres si existe dependencia entre ambos (Benzecri, 1973).

El resultado del AFC, correspondiente a 19 taxa y 17 caracteres se ilustra en la Fig. 1. El eje 1 está determinado fundamentalmente por Lcol y Lcac (contribución relativa el eje = CTR: 628/1000 y 236/1000, respectivamente) y acumula un 58.9% de la variación analizada, expresando una tendencia decreciente (de arriba hacia abajo en Fig. 1) para la proporción Lcac/Lcol, esto es, animales de cuerpo chico y cola larga (p. ej. *P. andium*) hacia animales de cuerpo grande y cola corta (p. ej. *A. sublimis*), siendo neutros en esta tendencia (proporción Lcac/Lcol cercana a 1) *P. gerbillus* y *P. darwini*.

El eje 2 se estructura por las longitudes de esmalte dentario expuesto: Esmt (CTR 303), Esm2 (CTR 112), Esm1 (CTR 100), Esm3 (CTR 97) y por Orej (CTR 184) y Ptr (CTR 74), mostrando una tendencia inversa entre la cantidad de esmalte dentario expuesto y el tamaño de la oreja y pata trasera, de forma que aquellos individuos ubicados en la parte derecha del eje se caracterizan por poseer poco esmalte, orejas altas y patas grandes; lo inverso ocurre en aquéllos del sector izquierdo, posición ocupada claramente por *Andinomys edax*.

En conjunto, estos dos ejes acumulan un 73.3% de la variación analizada.

En relación a los taxa, el examen de la Fig. 1 revela la presencia de tres agrupaciones no superpuestas, discernibles fácilmente tanto por la agrupación de los individuos de la muestra como por los espacios que separan tales agrupaciones.

Las agrupaciones reconocidas pueden ser caracterizadas por sus integrantes. El más pequeño (1) está compuesto exclusivamente por ejemplares de *Andinomys edax*. Un segundo grupo (2) lo componen los individuos de todas las especies de *Phyllotis* menos *P. micropus*. Finalmente, la tercera agrupación (3) incluye todos los individuos de las especies de *Auliscomys* y *P. micropus*.

Ni el sexo (*i. e.* dimorfismo sexual) ni la edad influyen en la variación morfológica observada, dado que no contribuyen a la formación de estos ejes.

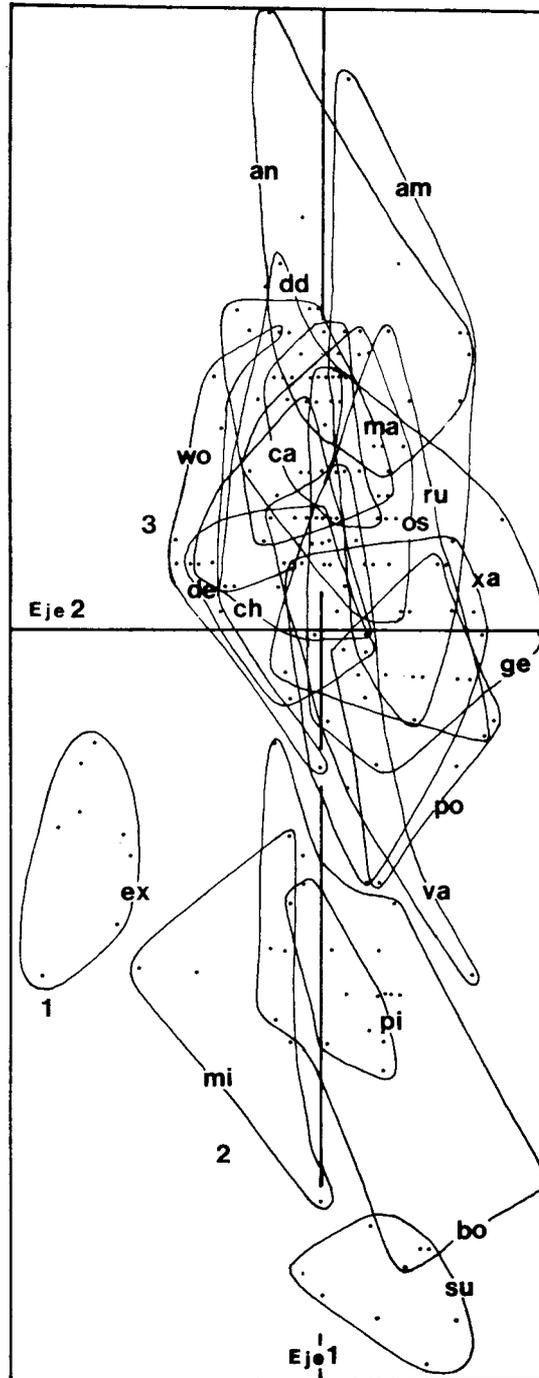


Figura 1. Distribución de los individuos y su agrupación sobre los ejes 1 y 2 del AFC.  
Para siglas, véase Materiales y Métodos. Detalles en texto.

## DISCUSION

La correlación entre taxa y caracteres determina el rechazo de la hipótesis nula del AFC ( $H_0$  = independencia entre los conjuntos de variables), con lo que subsiguientemente han de elaborarse proposiciones que den cuenta de las agrupaciones encontradas (Benzecri, 1973), e indagar sobre su significado.

Las tendencias morfométricas observadas pueden interpretarse tanto en un contexto sistemático como taxonómico.

La correlación entre el tamaño corporal y la cantidad de esmalte dentario expuesto (ejes 1 y 2), y el alto porcentaje de la variación morfológica explicado por estas variables (73.7%) confirmarían que las diferencias molares cuantitativas son un factor importante en las divergencias de los filotinos (Simonetti y Spotorno, 1980, datos no publicados). Esto se confirma por la correlación que existe entre la morfología y los hábitos alimenticios de estas especies (Pizzimenti y De Salle, 1980). Como Simonetti y Spotorno (1980) han propuesto los taxa más grandes pueden, y de hecho es lo que hacen, incorporar más materia vegetal en su dieta. De este modo, la variación morfológica puede correlacionarse con cambios en el aparato trófico (morfología molar: Simonetti, 1979 y morfología estomacal: Spotorno, 1976) la cual se corresponde con distintos hábitos alimenticios de las especies en cuestión. Esta asociación entre variación morfológica y hábitos sería uno de los mecanismos que permitirían la coexistencia de estas especies (Simonetti, 1979; Pijzineti y De Salle, 1980; Simonetti y Spotorno, 1980).

Analizaremos ahora la variación observada con propósitos taxonómicos.

Si agrupaciones propuestas previamente reúnen determinados elementos de una cierta manera (*i. e.* Pearson, 1958; Pearson y Patton, 1976) y las nuevas (este análisis multivariado), elaboradas con un conjunto de información distinta, determinan las mismas agrupaciones, entonces la proposición original se hace más plausible, aunque no se ha demostrado el monofiletismo de cada grupo.

En caso contrario, la posición de los taxa en agrupaciones diferentes podría corresponder a semejanzas producto de paralelismo si hay ancestro común cercano, o convergencia si hay ancestro común lejano (véase Hennig, 1968).

Nuestros resultados son consistentes con la primera proposición, de modo que examinaremos con más detalles la posición de *Andinomys* y, en segundo lugar, la composición de las agrupaciones 2 y 3.

Concordante con la taxonomía previa, el primer grupo reconocido, *Andinomys*, constituye un taxón de rango genérico (Anderson y Jones, 1967) claramente diferenciable morfológica (Thomas, 1902; Hershkovitz, 1962) y cromosómicamente (Pearson y Patton, 1976) de sus parientes *Auliscomys* y *Phyllotis*, tanto por las dimensiones de sus variables como por el comportamiento de éstas (Simonetti y Spotorno, 1980).

El segundo grupo, las especies de *Phyllotis* menos *P. micropus* es comparativamente el más heterogéneo para las variables estudiadas. Sin embargo, al menos preliminarmente es sustentable la proposición de Pearson y Patton

(1976) de no separar a *P. gerbillus* como entidad aparte en el género *Paralomys* (Gyldenstolpe, 1932) o subgénero de *Phyllotis* (Osgood, 1947), ya que aparece morfométricamente cercana a *P. darwini*, como Hershkovitz (1962) lo ha planteado. Asimismo, cromosómicamente se trata de un conjunto muy cohesivo, dada la constancia del número fundamental (Pearson y Patton, 1976).

Aun cuando son pocas las subespecies de *P. darwini* incluidas en nuestro AFC, éstas presentan una variación morfométrica tan grande como la existente entre especies (Simonetti, 1979; Pizzimenti y De Salle, 1980).

La asociación de las tres especies recientes de *Auliscomys* con *P. micropus* en una agrupación es particularmente interesante. La validez genérica de *Auliscomys* ha sido muy discutida; es considerado como género por sus caracteres craneanos y dentarios, unidos a lo corto de su cola (Osgood, 1915; Gyldenstolpe, 1932 y Ellerman, 1941), pero a juicio de Mann (1944a, b, 1945) ellos son insuficientes para tal reconocimiento, por ser compartidos, principalmente los caracteres dentarios, con *P. darwini*. Por su parte, Osgood (1947) le asigna rango subgenérico dentro de *Phyllotis*, categoría que Hershkovitz (1962) considera carente de valor.

Sin embargo, la morfología peneana (Hooper y Musser, 1964) y los cariotipos (Pearson, 1972; Couve, 1975; Pearson y Patton, 1976), tanto por su elevada semejanza intra *Auliscomys* como por su profunda diferencia con *Phyllotis* y otros filotinos, sugieren fuertemente un reconocimiento genérico.

La posición de *P. micropus* como parte de este grupo es llamativa. Spotorno y Walker (1979) mediante el análisis de bandas G han propuesto que *P. darwini*, *P. magister* y *P. osgoodi* están más emparentados entre sí que cualesquiera de ellos con *P. micropus*, por compartir los primeros un mayor número de elementos cromosómicos entre sí, aunque una menor afinidad relativa de *micropus* con otras especies de *Phyllotis* no implica necesariamente una relación con *Auliscomys*.

Sin embargo, un análisis de la información citogenética disponible, la que no ha sido evaluada en un contexto taxonómico, revela que las características del cariotipo de *micropus* también se separan de las de todo el grupo *Phyllotis* y que, tanto por su número diploide como por su número fundamental, se acerca notablemente a las especies de *Auliscomys* (Walker *et al.*, 1980; Fig. 2). Este último hecho es importante, ya que tales números fundamentales son bajos y claramente derivados dentro de todo el grupo filotino e incidentalmente dentro de todos los cricétidos neotropicales (Gardner y Patton, 1976; Pearson y Patton, 1976).

Recientemente, varias características de las mandíbulas inferiores de las especies en cuestión han sido estudiadas a propósito de la descripción de cricétidos fósiles del Plioceno superior de Buenos Aires, Argentina (Reig, 1978). Entre ellas destaca una nueva especie respecto de la cual el autor declara: "En un primer análisis, me sentí inclinado a pensar que la especie hermosa *Auliscomys formosus* estaba más cercanamente relacionada con *Phyllotis micropus*..." (Reig, 1978: 179). Pero al estudiar largas series de especímenes y la mayoría de los holotipos concluye que las afinidades de aquélla con las tres especies de *Auliscomys* son mayores. Persisten, sin embargo, los

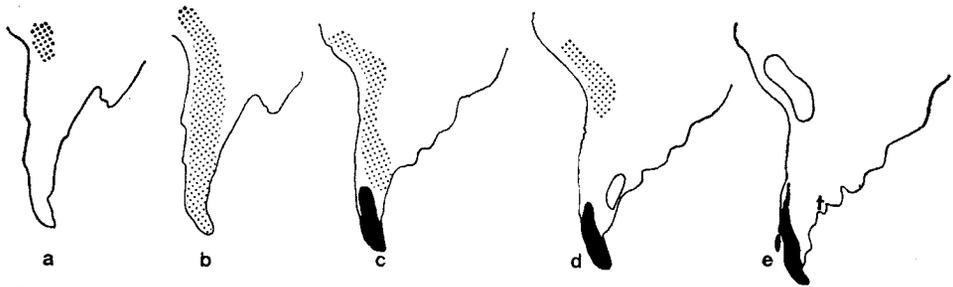
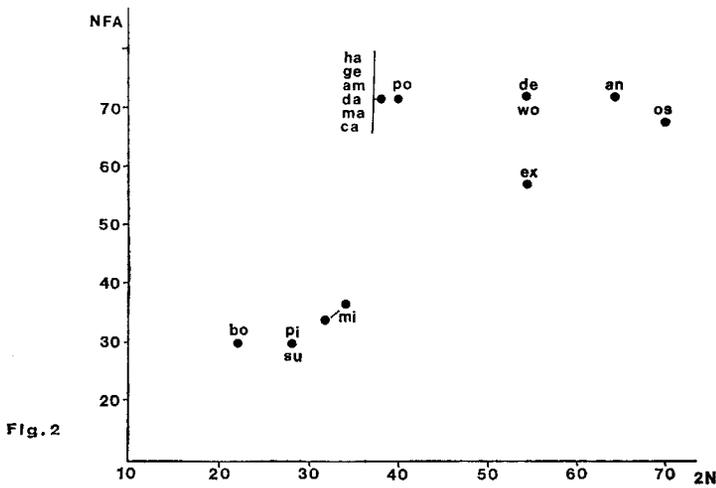


Figura 2. Agrupación de especies según su número cromosómico (2N) y número fundamental de brazos autosómicos visibles (NFA). Siglas como en Fig. 1, con excepción de da: *P. darwini* (modificado de Spotorno, 1976).

Figura 3. Modelo paleo-biogeográfico de la posible divergencia de *Auliscomys*. En el contorno del continente y la secuencia de cambios vegetacionales se sigue a Duellman y Veloso (1977). a: ubicación del ancestro; b: avance hacia el sur durante el Mioceno; c: vicariancia de *A. micropus* (o su ancestro, en negro) y de *A. formosus* (en blanco) durante el Plioceno (d); e: probable posición del ancestro de las especies altioplánicas actuales (en blanco), *A. micropus* y *A. formosus*. Este último estaría extinto o en vías de serlo (cruz).

caracteres que relacionan a este fósil, *A. formosus*, con *P. micropus*, particularmente los incisivos anchos y notablemente los que comparten estas cinco especies: mandíbula alta y robusta, y varios detalles de la morfología dentaria (Reig, 1978; Simonetti, 1979).

En perspectiva, las tendencias morfométricas analizadas por nosotros, los rasgos cariotípicos derivados (Walker *et al.*, 1980), las características craneanas (Pearson, 1958) y las afinidades con el fósil conocido (Reig, 1978) claramente señalan, por su parte, la separación de *micropus* con las especies de *Phyllotis* en sí, y por otra, la cercanía de *micropus* con las cuatro especies reconocidas de *Auliscomys*. Es difícil imaginar que este espectro de carac-

terísticas notoriamente no correlacionadas entre sí, puedan haberse originado por convergencia o paralelismo, que es la explicación implícita asumida por los distintos autores al seguir colocando a *micropus* dentro de *Phyllotis*. Cuando estas convergencias o paralelismos para caracteres aparentemente independientes se acumulan, la hipótesis de ancestro común es la más plausible y recoge con mayor propiedad la masa de datos conocidos.

En síntesis, redefiniremos la extensión de los tres géneros analizados aquí, tal como aparecen en la Tabla I.

### T a b l a I.

Composición específica de los géneros *Andinomys*, *Auliscomys* y *Phyllotis*.

- Andinomys* Thomas 1902.  
*Andinomys edax* Thomas, Proc. Zool. Soc. London 1902: 116.  
*Auliscomys* Osgood 1915.  
*Auliscomys boliviensis* (Waterhouse), Proc. Zool. Soc. London, 1846: 9.  
*Auliscomys formosus* Reig, Publ. Mus. Mun. Ciencias Nat. Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina, 1978; 2: 176 (especie extinta, no analizada en este trabajo).  
*Auliscomys micropus* (Waterhouse), Proc. Zool. Soc. London, 1837: 17.  
*Auliscomys pictus* (Thomas), Proc. Zool. Soc. London, 1884: 457.  
*Auliscomys sublimis* (Thomas), Ann. and Mag. Nat. Hist., 1900; 7: 467.  
*Phyllotis* Waterhouse 1837.  
*Phyllotis amicus* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist., 1900; 7 (v): 355.  
*Phyllotis andium* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist., 1912; 8 (x): 409.  
*Phyllotis (darwini) bonaerensis* Crespo, Neotropica, 1964; 20: 91 (no analizado en este trabajo; véase Reig 1978).  
*Phyllotis caprinus* Pearson, Univ. Calif. Publ. Zool., 1958; 56: 435.  
*Phyllotis darwini* Waterhouse, Proc. Zool. Soc. London, 1837: 28.  
*Phyllotis definitus* Osgood, Field. Mus. Nat. Hist., Zool., 1915; 10: 189.  
*Phyllotis haggardi* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist., 1898; 7: 270 (no analizada en este trabajo).  
*Phyllotis gerbillus* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist. 1900; 7 (v): 151.  
*Phyllotis magister* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist., 1912; x(x): 406.  
*Phyllotis osgoodi* Mann, Biológica, 1945; 2: 81.  
*Phyllotis osilae* Allen, Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 1901; 14: 44.  
*Phyllotis wolffsohni* Thomas, Ann. and Mag. Nat. Hist., 1902; 7 (ix): 131.

La asignación de *micropus* a *Auliscomys* plantea el problema de explicar su distribución disjunta. Tres especies actuales de *Auliscomys* son altiplánicas, en tanto que *A. micropus* ocupa el sur de Chile hasta el río Tinguiririca (34º 55' S) por el lado chileno y la Patagonia argentina (Simonetti y Yáñez, 1979). La existencia de una especie fósil atribuida a este género, *A. formosus*, del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina), se explica por una retracción areal y ambiental posterior a una dispersión geográfica amplia de los filotinos (Reig, 1978). Esta hipótesis se convalidaría con la existencia, en el grupo akodontino, de otra especie en condiciones similares: *Akodon (Abrothrick) kermacki* del Plioceno inferior de la misma localidad de *A. formosus*; los parientes vivientes de *A. kermacki* se distribuyen en los Andes de Chile y Argentina y Patagonia (Bianchi *et al.*,

1971). Además, otro akodontino, *Bolomys*, también presenta actualmente especies pamperas y altiplánicas, con lo cual la retracción geográfica de algunos mamíferos sudamericanos a partir de una amplia distribución pliocénica parecería ser un fenómeno general (Reig, 1978), en el que la repartición geográfica de *A. micropus* sería explicable por los cambios vegetacionales (ambientales) ocurridos.

Para finalizar, propondremos a modo de hipótesis un modelo biogeográfico de la posible filogenia de *Auliscomys* (un esquema de la posible filogenia de *Phyllotis* ha sido propuesto por Simonetti, 1979).

Si bien estos modelos han de ser deductivos (Ball, 1975), desarrollamos aquí uno narrativo, al modo de Duellman y Veloso (1977) para *Pleurodema* (Leptodactylidae). La secuencia de cambios vegetacionales esbozada por ellos se sigue aquí. El modelo biogeográfico representa la divergencia plausible en base a eventos vicariantes (véase Croizat *et al.*, 1974).

Aunque el origen geográfico del ancestro de Sigmodontinae es desconocido (puede ser tanto norteamericano como africano; Reig, 1972) éste habría arribado a Sudamérica durante el Oligoceno tardío (25 m.a., *cf.* Marshall *et al.*, 1977) y el centro inicial de diferenciación habría sido el sector norte de los Andes sudamericanos (Reig, 1972). Del grupo orizomino-thomasomino inicial deriva el ancestro de los filotinos; el mayor número de especies de *Phyllotis* y *Auliscomys* se encuentra en el altiplano boliviano-chileno-peruano; además, esta zona reúne la mayor diversidad de géneros monotípicos (*Andinomys*, *Chinchillula*, *Punomys*) de modo que, al igual que para los akodontinos (Bianchi *et al.*, 1971), los Andes centrales parecen ser el genocentro de los filotinos (Reig, 1972, 1973). La primera radiación habría ocurrido durante el Mioceno temprano (20 m.a.), probablemente asociada a la orogénesis andina (Simonetti, 1979).

Suponemos que el ancestro ocupaba una posición andina. Durante el Mioceno las pampas argentinas con bosques de *Nothofagus* asociados a la periferia, se expanden hacia el norte. Esto permitiría al ancestro hipotético expandir su distribución geográfica y ocupar el extremo sur del continente. El desarrollo pliocénico de asociaciones semidesérticas separaría las pampas del bosque de *Nothofagus* segregándose *micropus* o su ancestro (Fig. 3). Asimismo, el desarrollo de la vegetación puneña en el Plioceno y el avance hacia el norte del desierto de Monte separarían *formosus* o su ancestro del ancestro hipotético inicial. Pese a que existen sigmodontinos que pueden vivir independientes de agua libre (Koford, 1968; Mares, 1977 a, b), el hecho que ningún filotino esté completamente adaptado a la vida desértica (Mares, 1975, 1976) apoya la correlación areal propuesta. Para esta época, Plioceno tardío, *Auliscomys* habría alcanzado un nivel evolutivo comparable al actual (Reig, 1978).

Las glaciaciones pleistocénicas afectaron particularmente el sector puneño (Simpson, 1971), donde estaría ubicado el ancestro de las actuales especies altiplánicas de *Auliscomys*. Estas glaciaciones producen un descenso de los pastos puneños permitiendo la migración norte-sur de los organismos a lo largo de las montañas; también las glaciaciones producen interrupciones en

esta vegetación (punaña), creando bolsones libres de hielo, los que actuarían como refugios. Las áreas asociadas al altiplano, rodeado por altas cumbres, son condiciones favorables para que durante el período glacial se generen las barreras (geográficas al menos) para determinar aislamiento y divergencia (véase Fuentes y Jaksic, 1979; véase también Wilson *et al.*, 1975; Levin y Wilson, 1976).

De este grupo, los primeros vicariantes serían *pictus* y *sublimis* o sus ancestros y luego se fraccionaría *boliviensis*. La evidencia citogenética (Pearson y Patton; Walker *et al.*, 1980) y los índices de Hipsodontia (Simonetti y Spotorno, 1980) apoyan esta proposición. Debe notarse que *A. boliviensis* reúne tres caracteres derivados: cariotipo de bajo número diploide, alta Hipsodontia y hábitos diurnos.

La elevada simpatria entre las especies altiplánicas (Pearson, 1958, 1972) debe entenderse como un contacto secundario, explicable por separación de hábitat y hábitos (Simonetti, 1979; Pizzimenti y De Salle, 1980). *A. boliviensis* prefiere "boulder-trewn slopes among yaretas and open pampas" (Pearson, 1958: 451) mientras que *A. pictus* se encuentra preferentemente asociado a ichu y *A. sublimis* al tolar (Pearson y Ralph, 1978).

Respecto de *A. micropus* debe notarse que en su rango de distribución incluye a dos formas cromosómicas diferentes (Venegas, 1974), cuya separación coincide con zonas de contacto secundario tanto para vegetación (Simpson, 1971) como para una zona de intergradación de mamíferos (véase Greer, 1965), a la altura del río Biobío (37° 38' S), donde cordones de hielo cortaron el contacto Norte-Sur durante las glaciaciones del Pleistoceno. Ambas formas cromosómicas corresponderían a dos subespecies de *A. micropus* (Venegas y Reise, 1977; véase también Pine *et al.*, 1979). La posición taxonómica de éstas debe ser analizado en futuras investigaciones.

La presencia de *A. micropus* en la Isla de Chiloé y la ausencia en ella de *P. d. xanthopygus*, es explicable en base al mismo argumento. Chiloé estuvo probablemente unido al continente durante el Pleistoceno (Simpson, 1971: Fig. 2), lo que permitiría la entrada de *A. micropus*, presente en el continente. Por su parte, *P. d. xanthopygus* o su ancestro no ingresa a la Isla de Chiloé porque estaría ausente de ese sector continental (Simonetti, 1979).

La presencia de *Dusicyon fulvipes*, cánido endémico de Chiloé es explicable del mismo modo (Texera, 1973), lo que reafirma nuestro último argumento.

AGRADECIMIENTOS: El Dr. I. Serey hizo valiosos comentarios a versiones preliminares, del manuscrito. M. X. Sandoval transcribió la versión final. Trabajo financiado parcialmente por Proyecto "Investigaciones ecológicas en zonas áridas y semiáridas de Chile" a I. Serey, y UNESCO-MAB (6) Nº 1105-77-001 a A. Spotorno.

#### REFERENCIAS

- ANDERSON, S. y J. JONES (Eds.), 1967. Recent Mammals of the World. A Synopsis of Families. Ronald Press Co., New York. 453 pp.
- BALL, I. 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. Syst. Zool. 24: 407-430.
- BENZECRI, J. 1973. L'analyse de donnés. Vol. 2. Dunod, París.

- BIANCHI, N.; O. REIG; O. MOLINA y F. DULOUT. 1971. Cytogenetics of the South American akodonts rodents (Cricetidae). I. A. progress report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution* 25: 724-736.
- COUVE, E. 1975. Citogenética de *Phyllotis (Auliscomys) boliv.ensis* Watehouse. Con especial referencia al subgénero *Auliscomys* (Rodentia, Cricetidae). *An. Mus Hist. Nat. Valparaíso* 8: 114-123.
- CRESPO, J. 1964. Descripción de una nueva subespecie de roedor filotino (Mammalia). *Neotropica* 19: 99-101.
- CROIZAT, L.; G. NELSON y D. ROSEN. 1974. Center of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 22: 265-287.
- DUELLMAN, W. y A. VELOSO. 1977. Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographic model. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. U. Kansas* 64: 1-46.
- ELLERMAN, J. 1941. The Families and genera of living Rodents. *British Museum of Natural History* 2: 690 pp.
- FUENTES, E. y F. JAKSIC. 1979. Lizards and rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile. *Arch. Biol. Med. Exper.* 12: 179-190.
- GREER, J. 1965. Mammals of Malleco Province, Chile. *Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser.* 3: 337-353.
- GARDNER, A. y J. PATTON. 1976. Karyotypic variation in oryzomic rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetine complex. *Coccol. Papers Mus. Zool. Louisiana State Univ.*, 49: 1-48.
- GYDENSTOLPE, N. 1952. A manual of neotropical sigmodont rodents. *Kungl. Svenska Vetén., Handlingar* 3: 1-164.
- HENNIG, W. 1968. Elementos de una Sistemática Filogenética. Eudeba, Buenos Aires, 353 pp.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zool.* 45: 1-524.
- HOOPER, E. y G. MUSSER. 1964. The glans penis in neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 123: 1-57.
- KOFORD, C. 1968. Peruvian desert mice: water independence, competition and breeding cycle near the equator. *Science* 160: 552-553.
- LEVIN, D. y A. WILSON. 1976. Rates of evolution in seed plant: net increase in diversity chromosome number and species number through time. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 73: 2086-2090
- LØVTRUP, S. 1977. *The Phylogeny of Vertebrata*. Wiley & Sons Ltd., London, 330 pp.
- MANN, G. 1944a. Contribución al conocimiento de los mamíferos chilenos. Tesis, U. de Chile, Santiago. 565 pp.
- MANN, G. 1944b. Dos nuevas especies de roedores. *Biológica* 1: 95-113.
- MANN, G. 1945. Mamíferos de Tarapacá. *Biológica* 2: 23-134.
- MARES, M. 1975. South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 72: 1702-1706.

- MARES, M. 1976. Convergent evolution of desert rodents: multivariate analysis and zoogeographic implications. *Paleobiology* 2: 39-63.
- MARES, M. 1977a. Water balance and other ecological observations on three species of *Phyllotis* in Northwestern Argentina. *J. Mamm.* 58: 514-520.
- MARES, M. 1977b. Water independence in a South-American non-desert rodent. *J. Mamm.* 58: 653-656.
- MARSHALL, L.; R. PASCUAL; G. CURTIS y R. DRAKE. 1977. South American Geochronology: radiometric time scale for middle to late Tertiary Mammal-bearing horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325-1328.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc. Graw-Hill, New York. 428 pp.
- OSGOOD, W. 1915. New mammals from Brazil and Peru. *Field Mus. Nat. Hist., Zool.* 10: 187-198.
- OSGOOD, W. 1943. The Mammals of Chile. *Field Mus. Nat. Hist., Zool.* 30: 1-208.
- OSGOOD, W. 1947. Cricetine rodents allied to *Phyllotis*. *J. Mamm.* 28: 165-174.
- PEARSON, O. 1958. A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. *Univ. California Publ. Zool.* 56: 391-496.
- PEARSON, O. 1972. New information on ranges and relationships within the rodent genus *Phyllotis* in Peru and Ecuador. *J. Mamm.* 53: 667-686.
- PEARSON, O. 1975. An outbreak of mice in the coastal desert in Peru. *Mammalia* 39: 375-386.
- PEARSON, O. y J. PATTON. 1976. Relationships among the South American phyllotine rodents based on chromosome analysis. *J. Mamm.* 57: 339-350.
- PEARSON, O. y C. RALPH. 1978. The diversity and abundance of vertebrate along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*. 18: 1-97.
- PINE, R., S. MILLER y M. SCHAMBERGER. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43: 339-376.
- PIZZIMENTI, J. y R. DE SALLE. 1980. Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. *Biol. J. Linnean Soc.* 13: 263-285.
- REIG, O. 1972. The evolutionary history of the South American cricetidae rodents. Ph. D. Thesis, University College, London.
- REIG, O. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publ. Mus. Mun. Cien. Nat. "Lorenzo Scaglia", Argentina* 2: 164-190.
- SIMONETTI, J. 1979. Divergencia y adaptación en filotinos (Rodentia: Cricetidae). Tesis, Universidad de Chile, Valparaíso. 60 pp.
- SIMONETTI, J. y A. SPOTORNO. 1980. Divergencia adaptativa en la radiación filotina. *Medio Ambiente* 4: en prensa.
- SIMONETTI, J. y J. YAÑEZ. 1979. Distribución en Chile de *Auliscomys micropus* Waterhouse 1837 (Rodentia: Cricetidae). *Not. Men. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 276: 6-7.
- SIMPSON, B. 1971. Pleistocene changes in the flora and fauna of South America. *Science*: 173: 771-780.
- SLOBODKIN, L. 1968. Toward a predictive theory of evolution, pp. 187-205, en R. Lewontin (Ed.), *Population Biology and Evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse.

- SPOTORNO, A. 1976. Análisis taxonómico de tres especies altioplánicas del género *Phyllotis* (Rodentia: Cricetidae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 9: 141-161.
- SPOTORNO, A. y L. WALKER. 1979. Análisis de similitud cromosómica según patrones de bandas G en cuatro especies chilenas de *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). Arch. Biol. Fedt. Exper. 12: 83-90.
- TEXERA, W. 1973. Distribución y diversidad de Mamíferos y Aves en la Provincia de Magallanes: historia geológica de los géneros de mamíferos nativos terrestres. Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas) 4: 307-320.
- THOMAS, O. 1902. New Bolivian rodents. Proc. Zool. Soc., London 1: 116-117.
- VENEGAS, W. 1974. Variación cariotípica en *Phyllotis micropus* Waterhouse (Rodentia, Cricetidae). Bol. Soc. Biol. Concepción 48: 69-76.
- VENEGAS, W. y D. Reise. 1977. Una nueva subespecie de *Phyllotis micropus* Waterhouse. Estudio citogenético y taxonómico. III Congreso Latinoamericano de Genética, Uruguay. I: 84: (resumen).
- WALKER, L.; J. SIMONETTI y A. SPOTORNO. 1980. Citogenética comparada del género *Auliscomys* (Rodentia: Cricetidae). Arch. Biol. Med. Exper. 13: 144 (resumen).
- WALKER, L.; S. BERRIOS; J. PINCHEIRA; A. SPOTORNO y R. FERNÁNDEZ. 1979. Análisis cromosómico y molecular de híbridos experimentales de *Phyllotis darwini darwini* y *Phyllotis darwini vaccaum*. IV Congreso Latinoamericano de Genética, Argentina. I: 25 (resumen).
- WILSON, A.; G. BUSH; S. CASE y M. KING. 1975. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 72: 5061-5065.