

## "DIVERGENCIA ADAPTATIVA EN LA RADIACION FILOTINA"

Javier Simonetti Z.\* y Angel Sportorno O.\*\*

\*Departamento de Biología, Facultad de Matemáticas y Ciencias Naturales,  
Universidad de Chile. Casilla 130 - V, Valparaíso - Chile.

\*\*Departamento de Biología Celular y Genética. Facultad Medicina Norte.  
Universidad de Chile.

### RESUMEN

Considerando la invasión de la zona de recursos herbívoros, se analiza la adaptación de algunas especies filotinas a tal modo de vida. Estos roedores poseen dentadura plana y molares de crecimiento definido. Se postula que una de las formas de adaptación está relacionada con una compensación del desgaste excesivo de sus molares generado en la molienda de un volumen mayor de alimento, de menor valor nutritivo.

Se utiliza material de diez de las once especies de *Phyllotis*, las cuatro recientes de *Auliscomys* y la única de *Andinomys*.

Se analizan varios estimadores del parámetro molar y su correlación con un estimador de la masa corporal, en el marco de la hipótesis general de alometría y de los mecanismos necesarios en la adaptación a la dieta herbívora.

La hipótesis simple de alometría efectivamente describe la relación cuantitativa final entre tamaño corporal y cantidad de esmalte, estimada por el producto entre Longitud de esmalte e Hipsodontia. Sin embargo, se han detectado dos modos distintos de lograr dicho efecto funcional terminal, actuando estas variables molares en forma compensatoria, lo que contradice el modo con que operarían los factores incluidos en la hipótesis de alometría simple.

Finalmente, se discute la variación y distribución de los caracteres conocidos en algunos casos, especialmente aquel de las especies simpátridas, las que presentan divergencia en los valores de estos caracteres molares.

### INTRODUCCION

En la conformación de la actual fauna de Mamíferos Neotropicales, resalta la aparición y subsecuente radiación de los roedores sigmodontinos (Hershkovitz 1962, Reig 1972). Originalmente insectívoros con molares branquidontos y bunolofodontos, caracteres presentes en los sigmodontinos actuales menos especializados: los orizominos, este grupo parece haber evolucionado desde los Andes Norte y posteriormente desde los Centrales hacia las planicies del este, derivando directamente a los akodontinos, que son pequeños predadores insectívoros y pastores (Bianchi et al., 1971). Finalmente, los filotinos constituyen una invasión reciente de la zona adaptativa herbívora. En términos biológicos, esto último significa una disminución del contenido energético del alimento por unidad de volumen. Esto obliga a ingerir y triturar un volumen mayor de alimento, lo que plantea el problema de compensar un desgaste adicional de esmalte

en molares de crecimiento definido, que es el caso de los filotinos.

La diversificación de esta tribu y particularmente, la de las especies del género *Phyllotis*, permiten anticipar el posible valor explicativo del parámetro molar en el proceso de adaptación a la vida herbívora. Adicionalmente, en estos roedores de dentadura plana, la variación molar debería actuar como un posible mecanismo de diferenciación en uno de los ejes más importantes del nicho i.e. alimento, herbivoría (Whittaker 1975). En efecto, las especies filotinas presentan múltiples casos de simpatria (Pearson 1958, 1972) a lo largo de su distribución andina.

Puesto que los cambios en la diferenciación molar de los roedores serían de importancia adaptativa y por lo tanto influyentes en su divergencia, creemos relevante considerar tales cambios en un grupo particularmente adecuado para tales estudios, las especies de los géneros *Phyllotis*, *Auliscomys* y *Andinomys*. En estos roedores de denta-

dura plana, la variación molar, potencialmente adaptativa, podría actuar en la estructuración de las varias comunidades andinas y pampánicas con alta simpatria (Pearson 1958, 1972), al constituir un posible mecanismo de diferenciación en uno de los ejes del nicho más importante de estas comunidades i.e. alimento, herbivoría (cf. Whittaker 1975).

En los filotinos puede ser trazada gradualmente la transición silvano pastoral (Hershkovitz 1962) y las especies reconocidas de *Phyllotis* y las de su aliado cercano *Auliscomys*, representan un avanzado estado en la especialización hacia la herbivoría, máxima en *Andinomys* (Reig 1972).

Gould (1975: 358) ha propuesto una hipótesis general sobre "positive allometry for the scaling of postcanine tooth areas in interspecific plots for mammalian herbivores of fairly similar design": para funcionar del mismo modo que uno pequeño, un herbívoro de mayor talla debería incrementar su capacidad de molienda de alimento que aumenta en proporción a su volumen, y éste es función cúbica de la dimensión lineal del animal (Kurten 1967).

La variable analizada por Gould (1975) área molar no considera la Hipsodontia ni las variaciones en el diseño de los molares, traductible en variación de la longitud de la periferia del molar, o sea, en la cantidad de esmalte dentario expuesto, pese a que ambas se traducirían en un mismo efecto funcional que el Area molar (Van Valen 1960): cambios en la cantidad de esmalte, que no es sino el componente físico del instrumento de molienda: el molar (Rensberger 1973, 1975).

Gould (1975): 353) propone, sin embargo, que ambas variables reforzarían su hipótesis. Dado que esto ocurre en los filotinos estudiados y que ambos son mejores descriptores funcionales del molar (Simonetti 1979), usamos estas dos variables en vez de la originalmente explicitada por Gould (1975).

La Hipsodontia, aumento relativo de la alturas de los molares, fenómeno común en los mamíferos, es un proceso evolutivo usualmente convergente (Romer 1945) que otorga un mayor período de vida útil a una superficie molar determinada (Van Valen 1960).

La correlación positiva entre Hipsodontia y tamaño corporal se encuentra bastante difundida entre los mamíferos (Van Valen 1960).

La complicación en el diseño del borde de esmalte representa una mayor cantidad de esmalte, de modo que tendría similar efecto

funcional que un incremento en la altura del diente (Van Valen 1960).

Si la alometría ocurre prácticamente de manera universal en las curvas de comparaciones interespecíficas de mamíferos (Stahl 1962), la hipótesis de Gould (1975) debería tener validez general, y con ello las dos propiedades no consideradas cuantitativamente por él en los estimadores usados hasta hoy: Hipsodontia y cambio en la forma (variación en la longitud de esmalte dentario).

De esta manera, si comparamos el modo de variación de la Hipsodontia y Longitud de esmalte (como cambio en la forma de la superficie oclusal del molar) respecto el tamaño corporal entre los filotinos a estudiar, la hipótesis de Gould (1975) debiera cumplirse.

No obstante, siendo especies herbívoras filogenéticamente muy cercanas, con una elevada simpatria (Pearson 1958, 1972), la presión selectiva sobre este atributo del organismo debe haber sido mayor, por efecto de la competencia interespecífica que ocurre en la simpatria de especies fenotípica y adaptativamente similares (Pearson 1958), de modo que además de compensar su desgaste molar debieran hacerlo reduciendo la competencia, por diferenciación equilibrada que permita mantener la simpatria actual observada.

## MATERIAL Y METODOS

Se utiliza un total de 395 ejemplares que representan a diez de las once especies de *Phyllotis*... a las cuatro recientes de *Auliscomys* (Simonetti 1979), y a *Andinomys edax*. Cinco de las once subespecies reconocidas de *P. darwini* (Pearson 1958) se analizan separadamente por existir fundadas razones para asumir que este taxón podría estar constituido por más de una especie (Reig 1978, Walker et al., 1979). Se emplean 40 especímenes de *Phyllotis darwini darwini*, 67 de *P. chilensis*, 12 de *P. d. rupestris*, 22 de *P. d. vaccarum*, 16 de *P. d. xanthopygus*, 20 de *P. osgoodi*, 18 de *P. osilae*, 26 de *P. magister*, 23 de *P. definitus*, 9 de *P. wolffsohni*, 9 de *P. caprinus*, 19 de *P. andium*, 25 de *P. amicus* 11 de *P. gerbillus*, 26 de *Auliscomys sublimis*, 26 de *A. boliviensis*, 7 de *A. pictus*, 10 de *A. micropus* y 13 de *Andinomys edax*.

La altura observada (h) de la fila de molares de un individuo, medida por la altura del metaflexus del primer molar derecho superior promediada con la del hipoflexus del segundo, es un estimador de la edad de cada individuo (Pearson 1975). Dado que

la h máxima en que se encuentran presentes el flexo anteromediano del primer molar y el procíngulo del segundo son buenos indicadores de la altura máxima que alcanzan los molares en cada taxón (Simonetti 1979), utilizamos esta altura como estimador de la Hipsodontia (H).

El estimador de la longitud total de esmalte (L total) se calcula en cada taxón a partir de la ecuación de la curva de regresión del bivariado longitud total de esmalte por individuo (1 total) versus h, donde y representa la estimación de L total y x es el punto medio de h muestral. 1 total por individuo es la sumatoria de las longitudes de esmalte expuesto del primer, segundo y tercer molar superior derecho. Estas se obtienen midiendo con un curvímeter Sakurai, la periferia (i.e. borde de esmalte) de cada molar sobre una proyección de su figura oclusal.

Para evaluar la significación de los cambios en las variables dentarias entre las especies estudiadas, tales cambios deben establecerse entre los estimadores dentarios y una variable que describa adecuadamente el tamaño del animal. Usamos la longitud cabeza-cuerpo (LCAC) como dicha variable descriptiva. Por taxón se calcula como el promedio de LCAC de los adultos (sensu Pearson 1975).

Para establecer las comparaciones con propiedad, utilizamos el índice de Eficiencia Relativa a la Atrición (ER) propuesto por Van Valen (1960).

## RESULTADOS

Los valores estimados para cada variable en las distintas especies aparecen resumidas en la Tabla 1. Los filotinos estudiados

T A B L A 1

	LCAC	± DS	H	L total	pL	pH	L total x H	ER
<i>P. d. darwini</i> (DD)	117.75	24.80	1.14	17.98	—	—	20.50	1.5
<i>P. d. chilensis</i> (CH)	111.75	7.15	1.32	17.65	n	+	23.30	1.9
<i>P. d. rupestris</i> (RU)	117.20	4.87	1.41	17.60	—	+	24.82	1.8
<i>P. d. vaccarum</i> (VA)	117.25	12.45	1.43	17.05	—	+	24.38	1.8
<i>P. d. xanthopygus</i> (XA)	134.18	10.55	1.50	18.79	—	+	28.19	1.6
<i>P. osgoodi</i> (PO)	111.60	8.75	1.21	15.69	—	+	18.98	1.5
<i>P. osilae</i> (OS)	101.00	6.55	1.32	16.51	+	+	21.79	2.1
<i>P. magister</i> (MA)	122.00	10.00	1.14	20.67	+	—	23.56	1.6
<i>P. definitus</i> (DE)	125.30	10.08	1.22	19.47	—	n	23.75	1.5
<i>P. wolffsohni</i> (WO)	123.66	17.08	1.07	22.08	n	—	23.63	1.6
<i>P. caprinus</i> (CA)	124.00	6.89	0.86	19.29	n	—	16.68	1.1
<i>P. andium</i> (AN)	95.90	13.99	0.96	15.85	n	—	15.22	1.7
<i>P. amicus</i> (AM)	87.30	4.51	0.67	14.35	+	—	9.61	1.3
<i>P. gerbillus</i> (GE)	81.60	4.04	0.69	12.52	n	—	8.64	1.3
<i>A. sublimis</i> (SU)	107.10	7.00	1.32	17.59	+	+	23.22	2.0
<i>A. boliviensis</i> (BO)	125.67	18.10	1.29	19.63	—	+	24.99	1.6
<i>A. pictus</i> (PI)	118.50	3.00	1.00	19.05	n	—	19.05	1.4
<i>A. microspus</i> (MI)	134.18	10.55	1.33	22.25	n	n	29.59	1.6
<i>A. edax</i> (EX)	152.00	6.48	1.27	29.98	+	—	38.07	1.7

### Leyenda Tabla 1.

Dimensiones corporales y molares de los 19 taxa filotinos estudiados. LCAC: longitud cabeza cuerpo (mm) ± una desviación estandard (DS). H: grado de Hipsodontia y L total: longitud total de esmalte, ambas en mm. pL y pH: posición de los taxa sobre (+), bajo (—) o ajustada (n) a la curva de regresión respectiva en L y v/s LCAC. L total x H (mm<sup>2</sup>); ER: índice de eficiencia a la atrición.

presentan un estrecho rango de tamaños corporales, desde *P. gerbillus* con 81.6 mm a *A. edax* que alcanza 152. mm. La relación que existe entre la longitud total de esmalte y el tamaño corporal puede describirse adecuadamente a través de una correlación positiva ( $r = .90$   $P < .05$ ; Fig. 1). La pen-

diente obtenida empíricamente para tal relación: 1.106, no difiere significativamente de una pendiente de valor 1 ( $t = 5.99 \times 10^{-3}$   $P > .01$ ). La que expresa isometría (crecimiento geométrico) en un bivariado entre estimadores lineales.

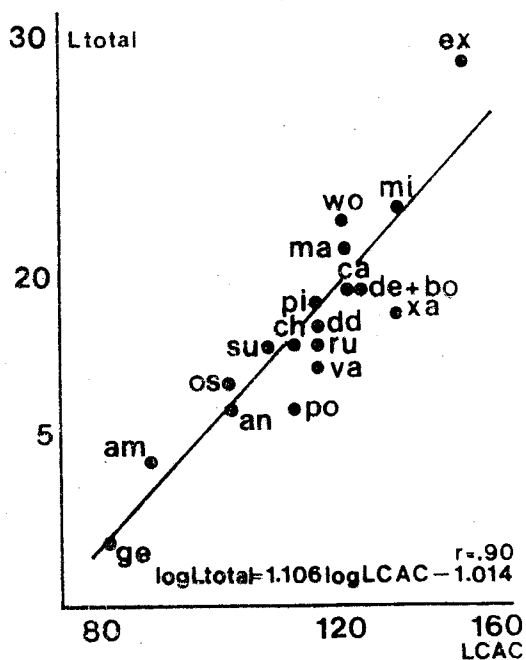


Fig. 1.—Variación de la cantidad lineal de esmalte (L total) en relación al tamaño corporal (LCAC), ambas en mm. Para el significado de las siglas, véase Tabla 1.

Por su parte, el grado de Hipsodontia se correlaciona de una manera similar con el aumento de la longitud corporal ( $r = .65$   $P \leq .05$ ; Fig. 2). La pendiente estima: 0.997 tampoco difiere significativamente de aquella que refleja crecimiento isométrico ( $t = 3.67 \times 10^{-3}$   $P > .01$ ).

Hemos observado una alternancia de posiciones de los taxa respecto de las distintas curvas: valores superiores (+), inferiores (—) o ajustado (n) podría reflejar un efecto compensatorio entre ambas variables. Si constituyen vías alternativas de compensación, entonces ambas variables debieran ser independientes entre sí, y su producto debería estar correlacionado a la variación de la longitud corporal. Ambas proposiciones se cumplen. La correlación entre L total y H no es estadísticamente significativa ( $r = .46$   $P > .01$ ). Sin embargo, su producto L total  $\times$  H está correlacionado positivamente con el aumento de la magnitud del cuerpo ( $r = .89$   $P \leq .05$ ; Fig. 3).

Así, la pendiente calculada: 2.104, no difiere de la de valor 2 ( $t = -5.62 \times 10^{-3}$   $> .01$ ), que expresa isometría en un bivariado entre una variable cuadrática versus una lineal.

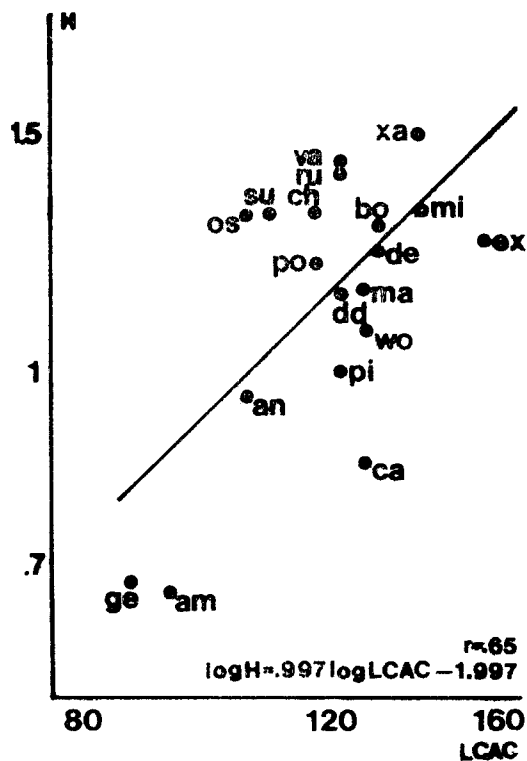


Fig. 2.—Variación del grado de Hipsodontia (M) en relación al tamaño corporal (LCAC), ambas en mm. Para el significado de las siglas, véase Tabla 1.

#### Cantidad de esmalte y tamaño corporal

La correlación positiva entre las variables dentarias y la magnitud absoluta del animal (taxón) concuerda con la predicción cuantitativa de Gould (1975), ya que la relación encontrada representa crecimiento isométrico de las variables (Gould 1966, 1971, 1975).

Isometría representa la mantención de una similitud geométrica para las variables molares con el aumento del tamaño (Gould 1966). Este hecho indicaría que la mantención de tal proporcionalidad sería suficiente para satisfacer el aumento de los requerimientos tróficos que acompañan al cambio en tamaño (McMahon 1973).

El molar es una estructura tridimensional. La longitud total de esmalte  $\times$  el grado de Hipsodontia es una representación bidimensional de una fila de molares y puede considerarse como un estimador funcional del parámetro molar puesto que es el componente mecánico de éste. El incremento en altura de un molar permite el uso de una cantidad extra de esmalte al igual que una

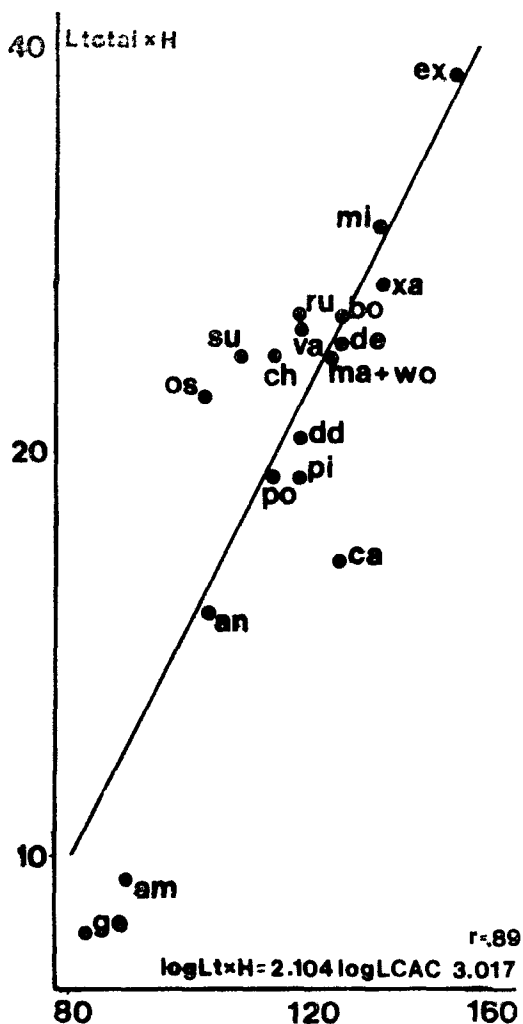


Fig. 3.— Variación de  $L$  total  $\times$   $H$  ( $\text{mm}^2$ ) respecto al tamaño corporal (LCAC, en  $\text{mm}$ ). Para el significado de las siglas, véase Tabla 1.

complicación en el diseño i.e. aumento en la cantidad de esmalte expuesto; por su parte, el esmalte dentario expuesto es el elemento físico que materializa la molienda del alimento ingerido (Rensberger 1973). De estas dos consideraciones básicas se desprende la importancia funcional del estimador  $L$  total  $\times$   $H$ , el cual expresa la cantidad de esmalte disponible por un taxón.

Considerando que las ecuaciones de regresión estimadas representan de algún modo el valor que debieran alcanzar las variables del molar funcional respecto del tamaño corporal del animal, el modo en que tal ajuste se logra no es simple, puesto que involucra dos vías alternativas y compensa-

torias, de modo que el postulado cuantitativo de la hipótesis de Gould (1975) debe rechazarse.

Hasta aquí hemos asumido que las variables dentarias simplemente se correlacionan con el tamaño corporal. En efecto, la hipótesis de Gould (1971, 1975) establece que para un aumento del tamaño corporal corresponde un simple aumento del tamaño del molar; sin embargo, la variabilidad cualitativa del grado de Hipsodontia, unido al logro de un ajuste molar, permite plantear que un aumento del tamaño corporal está determinado o presupone un incremento previo en alguna variable dentaria independientemente; de este modo, sería posible considerar las variables dentarias analizadas como independientes y el tamaño corporal como variable dependiente. En tal caso, el coeficiente de correlación  $r$  calculado para  $L$  total  $\times$   $H$  versus LCAC asumiría un significado sustantivo importante:  $r^2$  sería la proporción de variabilidad del tamaño corporal explicada por la cantidad de esmalte disponible. Para nuestro caso  $r^2 = .79$  ( $r = 0.89$ ) indicaría que un 79% de la variabilidad de LCAC es explicada por la variación que presenta el molar (Sokal y Rohlf 1969). No obstante, existen algunos taxa que alcanzan tamaños corporales mayores que el esperado según su molar, esto es: sin poseer un molar funcional óptimo llegan a tamaños corporales similares a aquellos taxa que sí tienen tal molar. Aparentemente esto rompe la relación de dependencia antes expresada, pero si consideramos que la información contenida en la variable tamaño corporal es mayor pero menos precisa que aquella entregada por el molar, entonces no es ilógico asumir que alguna variable no controlada por nosotros genera una respuesta similar al molar funcional sobre el tamaño del cuerpo.

#### Variación en simpatria y alopatría

*P. gerbillus*, *P. caprimus* y *P. amicus* podrían ser una situación análoga a aquella de *P. osgoodi* y *P. d. chilensis*. Esta pareja de taxa es simpátrida en Parinacota, Chile (Spotorno, 1976), poseen tamaños corporales similares (cf. Tabla 1) pero *P. osgoodi* es menos hipsodonto. Sin embargo su estómago posee el esbozo de una tercera cámara a diferencia de un estómago bicameral de *P. d. chilensis* (Fig. 5; Spotorno 1976). Esta diferencia puede traducirse en una utilización más eficiente del alimento por parte de *P. osgoodi* (cf. Vorontsov 1960, Rensberger 1975), compensando su molar desajustado y permitiendo el incremento del tamaño

corporal. Igual cosa podría estar ocurriendo en *Andinomys edax*; posee menor ER que los taxa de los cuales es simpátrido pero su

tamaño corporal es mayor. Su estómago notoriamente derivado (Fig. 4) actuaría de igual forma que el anterior.

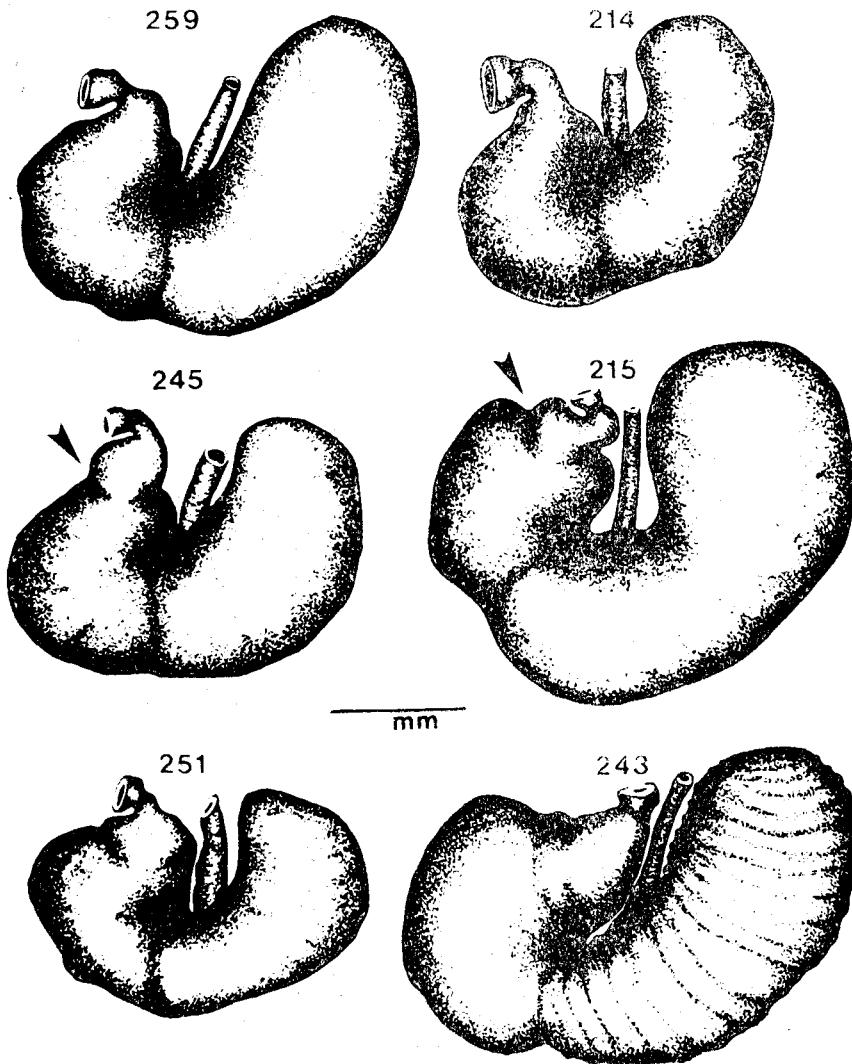


Fig. 4.—Morfología estomacal externa, en vista lateral, 259: *P.d. darvini*, 214: *P.d. chilensis*, 245 y 215: *P. osgoodi*, 251: *P. magister*, 243: *A. edax*, Las flechas indican la constricción pre-pilórica (de Spotorno 1976: 149).

Las variables molares serían, entonces, de valor adaptativo. Más aún si se considera que la selección natural actuaría sobre un carácter como tamaño corporal con el cual las variables molares estarían relacionadas pleiotrópicamente (Leamy y Bader 1970, Leamy 1978); entonces, ellas permitirían explicar algunos de los factores causales que influyen en la divergencia del grupo de especies estudiadas. A raíz de lo anterior puede

mos utilizar el estimador del molar funcional ( $L \text{ total} \times H$ ) como carácter sistemático, esto es, que nos permita describir y explicar parte de la divergencia encontrada, particularmente en aquellas especies simpátridas, condición que presupone algún grado de divergencia entre esos taxa.

Analizaremos ahora el comportamiento de las variables dentarias en algunos casos de especies simpátridas (véase Pearson, 1958).

Si bien *P. osilae* presenta el cariotipo ancestral de los filotinos (Pearson y Patton, 1976) opone el índice ER más elevado de los filotinos estudiados. Probablemente esto represente una divergencia posterior de *P. osilae* como respuesta a una elevada competencia inicial con *Auliscomys* (*P. osilae* es simétrido con las tres especies altiplánicas de *Auliscomys*). Si excluimos a *P. darwini*, que parece ser un complejo de especies mal caracterizadas (Reig, 1978; Walker et al., 1979), *P. osilae* es la especie con mayor rango de distribución de manera que ella recibiría un mayor impacto en términos de competencia. Esta situación favorecería la selección de un molar más alto, de modo que la notoria divergencia entre las cuatro especies permitiría su simpatria.

Las restantes parejas de taxa simpátridos: *P. andium* — *P. definitus*, *P. magister* — *P. d. rupestris*, difieren en sus tamaños corporales y ER, de forma que esta divergencia permitiría su simpatria (Brown y Wilson 1956).

Por su parte, *P. d. xanthophygus* — *A. micropus*, simpátridos en el Sur de Chile, poseen valores ER y longitudes corporales similares. Esto sería explicable por un arribo reciente de *P. d. xanthophygus* a ese sector, de modo que no habría ocurrido suficiente tiempo en contacto con *A. micropus* para que se seleccionasen valores diferentes para las variables molares (cf. Simonetti 1979).

En formas alopátridas, p. ej. *P. wolffsohni* — *P. magister* o *P. d. rupestris* — *P. d. vacarum*, las variables pueden adquirir valores similares. Este hecho permite asumir que los mecanismos de selección (Leamy 1978) han favorecido la divergencia de los caracteres en taxa simpátridos, pese a que estarían respondiendo a presiones selectivas similares. Este fenómeno es interpretable, en simpatria, como la selección de variantes morfológicas discretas que serían traducibles en diferencias ecológicas, lo que favorecería la radiación adaptativa de este grupo de especies. Además, Wilson et al., (1975) y Bush et al., (1977) han propuesto que la tasa de cambio evolutivo está relacionada con la estructura de la población y lo predecible del ambiente. Las glaciaciones pleistocénicas afectaron particularmente la región altoandina (puna), formándose bolsones vegetacionales (Vuilleumier 1971). En poblaciones aisladas en estos refugios, la fijación de novedades cromosómicas y morfológicas se encuentra favorecida, tanto para plantas como animales (Wilson et al., 1975. Levin y Wilson 1976).

De este modo, la asociación preferencial entre cada taxa filotino y una formación ve-

getacional determinada (véase Pearson 1958, Pearson y Pearson 1978), podría deberse a evolución simultánea de ambos dentro de estos bolsones de especiación. Esto explicaría, en parte, la simpatria filotina en términos de diferenciación del habitat (Whittaker 1975). Las extensas áreas asociadas al altiplano, rodeado por altas cumbres, son condiciones favorables para que durante el período glacial pleistocénico se generen las barreras (geográficas, al menos) que permiten la divergencia de las poblaciones (cf. Fuentes y Jaksic 1979).

En síntesis, la invasión de la zona de recursos herbívoros por roedores con dentadura plana y crecimiento definido nos ha permitido plantear el problema de compensar un desgaste molar excesivo generado en la molienda de un volumen mayor de alimento, que comparativamente tendría un menor valor nutritivo.

Hemos asumido aquí un incremento en la cantidad total de esmalte dentario (como elemento físico de la atrición) sería una manera de resolver este problema, condición necesaria para estar adaptado a esta zona de recursos, dentro de la cual la mantención de un molar funcional óptimo ( $L_{total} \times H$ ) parece constituir una generalización empírica aplicable al conjunto de filotinos.

A través de un criterio de funcionalidad, ha sido plausible el proponer que las variables dentarias, estimadoras del parámetro molar, determinan el tamaño corporal del taxón. Cuando la correlación postulada no se cumple, modificaciones en el tracto digestivo pueden compensar la ausencia de un molar óptimo.

Pese a ser una generalización empírica, el modo en que se logra el molar funcional es singular, independiente de la asignación taxonómica del taxón. La proporcionalidad se obtiene alternativamente por un incremento en la altura del diente (H) o complicación del diseño del molar (L total).

Estas variaciones aparecen particularmente evidentes en las especies simpátridas, donde los caracteres molares divergen, producto de la selección de variantes discretas que reducirían la competencia maximizando las diferencias molares. En alopatria estos caracteres pueden alcanzar y de hecho alcanzan valores similares.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos al Dr. Brncic por la crítica lectura del manuscrito. Este trabajo fue financiado parcialmente por Proyectos UNESCO - MAB (6), N° 1105 - 7701 y N° N517 - 791 SDCCA, U. de Chile.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- 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.
- BROWN, W. y E. WILSON. 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- BUSH, G., S. CASE, A. WILSON y J. PATTON. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 74: 3942-3946.
- FUENTES, E. y F. JAKSIC. 1979. Lizards and rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile. *Arch. Med. Biol. Exper.*, 12: 179-190.
- GOULD, S. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 51-110.
- GOULD, S. 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Amer. Nat.*, 105: 113-135.
- GOULD, S. 1975. On the scaling of tooth size in mammals. *Amer. Zool.*, 15: 351-362.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Feldiana, zool.* 45: 1-524.
- KURTEN, B. 1967. Some quantitative approaches to dental microevolution. *J. dent. Res. (Suppl.)*, 5: 817-828.
- LEAMY, L. 1978. Intensity of natural selection for odontometric traits generated by differential fertility in *Peromyscus leucopus*. *Heredity*, 41: 25-34. 587-640.
- LEAMY, L. y R. BADER, 1970. Establishing selection for odontometric traits in *Peromyscus leucopus*. *Amer. Midl. Nat.*, 84: 521-536.
- LEVIN, D. y A. WILSON. 1976. Rates of evolution in seed plant: net increase in diversity of chromosome numbers and species number through time. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 73 (6): 2086-2090.
- MCMAHON, T. 1973. Size and shape in biology. *Science*, 179: 1201-1204.
- PEARSON, O. 1958. A taxonomic of the rodent genus *Phyllotis*. *Univ. California Publ. Zool.*, 56 (4): 391-496.
- PEARSON, O. 1972. New information on ranges and relationships within the rodent genus *Phyllotis* in Peru and Ecuador. *J. Mamm.*, 53 (4): 677-686.
- PEARSON, O. 1975. An outbreak of mice in the coastal desert in Peru. *Mammalia, lowland forests. Malayan Nat. J.* 22:174-178.
- PEARSON, O. y J. PATTON. 1976. Relationships among the South American Phyllotine rodents based on chromosome analysis. *J. Mamm.*, 57 (2): 339-350.
- PEARSON, O. y C. PEARSON. 1978. The diversity and abundance of vertebrate along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, N° 18, 97 p.
- REIG, O. 1972. The evolutionary history of the South American cricetid rodents. Ph.D. Thesis, University College, London.
- REIG, O. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Manuscrito, 43 p.
- RENSBERGER, J. 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *J. Paleontology*, 47(3): 515-528.
- RENSBERGER, J. 1975. Function in the cheek tooth evolution of some hypsodont geomysoid rodents. *J. Paleontology*, 49(1): 10-22.
- ROMER, A. 1945. *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press. Chicago. 687 p.
- SIMONETTI, J. 1979. Divergencia y adaptación en *Filotinos (Rodentia: Cricetidae)*. Tesis, U. de Chile, Valparaíso. iv 69 p.
- SOKAL, R. y W. ROHLF. 1969. *Biometry*. W. Freeman, San Francisco. 776 p.
- SPOTORNO, A. 1976. Análisis taxonómico de tres especies altiplánicas del género *Phyllotis (Rodentia: Cricetidae)*. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 9: 141-161.
- STAHL, W. 1962. Similarity and dimensional methods in biology. *Science*, 137:204-212.
- VAN VALEN, L. 1960. A functional index of hypsodonty. *Evolution*, 14: 531-532.
- VORONTSOV, N. 1960. The ways of food specialization and evolution of alimentary System in Muridae. En *Kratochuil, J. and J. Pelikan (Eds.)*, Symposium theriologicum: 360-377. Brno.
- VUILLEMIEUR, B. 1971. Pleistocene changes in the Flora and Fauna South America. *Science*, 173: 771-780.
- WALKER, L.; S. BERRIOS; J. PINCHEIRA; S. SPOTORNO y R. FERNANDEZ. 1979. Análisis cromosómico y molecular de híbridos experimentales de *Phyllotis darwini darwini* y *Phyllotis darwini vaccarum*. IV Congreso Latinoamericano de Genética, Argentina. I: 25 (resumen).
- WHITTAKER, R. 1975. *Communities and Ecosystem*. Second Ed., McMillan Publ. New York. 358 p.
- WILSON, A.; G. BUSH; S. CASE y M-C. KING. 1975. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 72(12): 5061-5065.