

RELACIONES ENTRE LA SISTEMÁTICA Y LA MORFOMETRÍA DEL SUBGÉNERO *ABROTHRIX* (RODENTIA : CRICETIDAE) EN CHILE \*

JOSE YAÑEZ,\*\* WALTER SIELFELD,\*\*\* JOSE VALENCIA,\*\*\*\* y FABIAN JAKSIC\*\*\*\*\*

SUMARIO

Se realiza un análisis morfométrico de 5 dimensiones craneanas y 4 corporales en 6 subespecies de *Akodon (Abrothrix) - longipilis* y en 2 especies que no presentan subespeciación (*Abrothrix sanborni* y *Abrothrix lanosus*). Estos son todos los representantes del subgénero *Abrothrix* en Chile.

En *A. longipilis* hay una disminución de las dimensiones craneanas y corporales hacia el Sur, configurando una clina latitudinal. Sin embargo, esta clina desaparece al ponderar las dimensiones absolutas con la longitud corporal de los individuos. En todas las subespecies se detectan diferencias significativas en alguna dimensión absoluta que permiten distinguirlas entre sí, siendo de mayor tamaño las subespecies isleñas que sus contrapartidas continentales. Esto no ocurre al utilizar caracteres ponderados. Los pares simpátricos *A. I. apta* — *A. sanborni* y *A. I. francei* — *A. lanosus* (éstos últimos insulares) difieren en todas sus dimensiones absolutas y en algunas de las ponderadas, siendo más grande el primer miembro de ambos pares.

La clina latitudinal y el tamaño corporal de las especies y subespecies en islas son discutidos en términos de estrategias adaptativas y de desplazamiento del carácter. Sobre la base del estudio morfométrico se infiere que las categorizaciones específicas y subespecíficas de los *Abrothrix* chilenos están correctamente asignadas.

ABSTRACT

A statistical-morphometric analysis of 6 subspecies of *Akodon (Abrothrix) longipilis* and 1 species without subspciation (*Abrothrix sanborni* and *Abrothrix lanosus*) is made. 5 cranial and 4 body characters considered for study. In *A. longipilis* there is a clinal decrease in cranial and body measurements towards the south, but this cline disappears when dimensions are standardized by head and body length. Each subspecies can be distinguished amongst all others by at least one of its measurements, island subspecies being larger than mainland counterparts. This no longer holds true when dimensions are standardized. Sympatric pairs *A. I. apta* — *A. sanborni* and *A. I. francei* — *A. lanosus* (two last taxa being islanders) significantly differ in all of their actual measurements and in some of the standardized ones. The first member of each pair is consistently larger than the second. The latitudinal cline, and body size of island species and subspecies are discussed regarding them as adaptive strategies and character displacement. On the basis of the morphometric study it is inferred that specific and subspecific status of Chilean *Abrothrix* are rightly assigned.

\* Aceptado para su publicación en diciembre 1978.  
\*\* Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago.  
\*\*\* Sección Zoología, Departamento de Recursos Naturales Terrestres, Instituto de la Patagonia.

\*\*\*\* Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago.  
\*\*\*\*\* Laboratorio de Ecología, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago.

## INTRODUCCION

El género *Akodon* Meyen (1883) está representado en Chile por dos subgéneros (Reig, 1972) : *Akodon* Meyen (1833) y *Abrothrix* Waterhouse (1837). La sistemática y morfometría de las especies chilenas del primer subgénero fue estudiada por Yáñez *et al.* (1978), por lo que este examen del subgénero *Abrothrix* completa el estudio del género *Akodon* en Chile.

El subgénero *Abrothrix* está representado en nuestro país por 3 especies: *Akodon (Abrothrix) longipilis* (Waterhouse, 1937), que es la especie-tipo del subgénero; *Akodon (Abrothrix) lanosus* (Thomas 1897); y *Akodon (Abrothrix) sanborni* Osgood, 1943. La primera especie es politépica, con 6 subespecies distribuidas a lo largo de Chile (véase Osgood, 1943) : *A. 1. longipilis* (Waterhouse, 1837); *A. 1. casteneus* Osgood, 1943; *A. 1. apta* Osgood, 1943; *A. 1. suffusa* (Thomas, 1903); *A. 1. nubila* (Allen, 1905); y *A. 1. francei* (Thomas, 1908), de norte a sur. Las otras 2 especies son monotípicas.

*A. longipilis*, *A. lanosus* y *A. sanborni* pueden reconocerse principalmente por diferencias de coloración y proporciones corporales, y secundariamente por caracteres cualitativos del cráneo (Osgood, 1943). Los mismos criterios se aplican para determinar las subespecies de *A. longipilis* (Osgood, 1943).

Aunque el concepto tipológico de especie se ha abandonado hace mucho tiempo (Mayr, 1963, 1969), los mastozoológicos aún deben utilizar criterios cualitativos para identificar los *Abrothrix* chilenos (e.g. Greer, 1965; Pine, 1973, 1976; Reise y Venegas, 1974). Por esta razón, interesa en cuantificar los caracteres susceptibles de un análisis morfométrico en los *Abrothrix*, con el fin de obtener una base más sólida para la identificación de sus taxones componentes y así poder analizar cuantitativamente las tendencias morfométricas de las especies y subespecies en el rango geográficamente extenso y ecológicamente diverso que ocupan en Chile (véanse Osgood, 1943; Miller y Rottmann, 1976).

Los objetivos de este trabajo son: 1) entregar una caracterización morfométrica-

co-estadística de las especies y subespecies chilenas del subgénero *Abrothrix*; 2) determinar tendencias clinales a través de la distribución latitudinal de las especies y subespecies de *Abrothrix* en Chile; 3) confrontar los resultados del análisis morfométrico con las categorías taxonómicas vigentes, estableciendo el grado de correspondencia con las poblaciones naturales analizadas.

*Procedencia de las muestras:* Revisamos un total de 196 ejemplares adultos de *Abrothrix* depositados en a) Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (MNHN); b) British Museum of Natural History, Londres (BMNH); c) Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral, Valdivia (IEEV); d) Instituto de la Patagonia, Punta Arenas (IPAT); e) Departamento de Biología Celular y Genética, Sede Norte Universidad de Chile, Santiago (DBCg); f) colección particular de Fabián Jaksic y José Yáñez, Santiago (FJJY); y g) datos morfométricos de la monografía de W. H. Osgood, 1943 (WHOS).

El número de registro de los especímenes en cada colección está en el Anexo I. Los nombres locales y coordenadas geográficas de los lugares de recolección aparecen en el Anexo 2. Con esta información determinamos la "latitud típica" de cada taxón, para facilitar la determinación de tendencias clinales.

*Dimensiones y caracteres estudiados:* Siguiendo la recomendación de Yáñez y Jaksic (1977b), sólo medimos ejemplares adultos, definidos por su madurez reproductiva. Medimos 5 dimensiones del cráneo con pie de metro (0.1 mm. precisión) y 4 corporales con regla milimetrada (1 mm precisión). Ellas son: 1) Longitud máxima del cráneo con nasales (LMCN): máxima longitud sagital del cráneo desde el basioccipital hasta el extremo distal de los nasales; 2) Longitud máxima del cráneo sin nasales (LMSN): *idem* LMCN, pero hasta la base de los incisivos superiores; 3) Ancho máximo del cráneo (AMC): máxima anchura del cráneo a nivel del arco zigomático; 4) Longitud de la arcada molar (LAM): longitud de la fi-

la de molares superior derecha, a nivel de la cara oclusal; 5) Longitud del rostro (LR): longitud del rostro craneal desde la base de los incisivos hasta la cara anterior del primer molar superior derecho. Esta dimensión se obtiene apoyando el pie de metro en la base de los incisivos y en la cara posterior del último molar superior derecho; luego se resta LAM; 6) Longitud corporal (LC): desde la inserción de la cola hasta el extremo distal del hocico; 7) Longitud de la cola (Lc): desde la inserción hasta el extremo distal de la cola; 8) Longitud de la pata (LP): desde la porción proximal del tarso derecho hasta el extremo distal de la uña del dedo más largo; 9) Longitud de la oreja (LO): desde la muesca de la oreja hasta la porción más distal del pabellón auricular.

Cada una de estas 9 dimensiones es un carácter de magnitud absoluta en mm. que permite caracterizar en términos estadísticos a cada taxón por sus medidas de tendencia central (*i.e.* media aritmética) y de dispersión (*i.e.* error estándar). Para obtener caracteres de magnitud relativa que posibiliten comparaciones conmensurables entre todos los taxa, ponderamos todas las dimensiones del cráneo y corporales de cada individuo con la longitud del cuerpo (LC). De esta manera las dimensiones absolutas quedan expresadas en porcentajes de LC, a las cuales pueden aplicarse conceptos estadísticos tales como promedio y varianza. Los caracteres ponderados totalizan 8, ya que LC se utiliza para ponderar los caracteres absolutos.

*Análisis estadísticos:* a) Para detectar la presencia de diferencias significativas entre las dimensiones absolutas de los individuos de las 6 subespecies de *A. longipilis*, realizamos un análisis de la varianza de 1-criterio (*Anova 1-Way*; véase Sokal y Rohlf, 1969). Para establecer qué tratamientos (subespecies) difieren significativamente de los restantes, realizamos contrastes ortogonales mediante la *prueba de Scheffé* (Snedecor y Cochran, 1967). Con las dimensiones ponderadas realizamos el *Anova*, previa transformación arcoseno o angular de los porcentajes (Sokal y Rohlf, 1969). A los paráme-

tros así transformados le aplicamos la *prueba de Scheffé*. b) Para establecer la presencia o ausencia de variación clinal en las dimensiones absolutas y ponderadas de las 6 subespecies de *A. longipilis*, hicimos análisis de correlación de las regresiones lineales entre caracteres y latitud, donde la variable independiente es la latitud típica de cada subespecie. c) Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los taxa simpátricos *A. l. apta* - *A. sanborni* y *A. l. francei* - *A. lanosus*, comparamos los promedios de cada carácter absoluto y ponderado mediante la *prueba "t" de Student* para varianzas heterogéneas (Sokal y Rohlf, 1969).

## RESULTADOS

La Tabla I muestra que las subespecies de *A. longipilis* disminuyen sus dimensiones craneanas y corporales a medida que aumenta la latitud. Sin embargo, no todos los clines son significativos, lo que puede ser consecuencia de las desviaciones que *suffusa* imprime a las regresiones (véase Tabla I). Es notorio que esta subespecie tiene dimensiones muy pequeñas en relación a la tendencia que siguen los clines; probablemente ello se debe al escaso número de *suffusa* medidos. Otro factor de distorsión es *francei*, que aunque es más sureño que *nubila* presenta dimensiones corporales mayores. Esto puede ser un fenómeno muy interesante, ya que todos los *francei* medidos provienen de Tierra del Fuego, y al igual que los *casteneus* (provenientes de La Mocha), son isleños. Lo notable es que ambas subespecies isleñas son más grandes que las subespecie continentales a latitud semejante (véase Tabla I).

La Tabla II muestra que casi todas las diferencias entre las subespecies del sur y *longipilis* (nuestra referencia) desaparecen al ponderar sus dimensiones craneanas y corporales con LC. Esto significa que las diferencias que aparecen en la Tabla I están causalmente relacionadas con la divergencia de tamaño de las subespecies y que ellas tienden a mantener proporciones corporales relativamente constantes, a pesar de las distintas loca-

T A B L A I  
 "DIMENSIONES CRANEANAS Y CORPORALES ABSOLUTAS (EN MM) DE LAS 6 SUBESPECIES  
 CHILENAS DE *ABROTHRIX LONGIPILIS*"

Bajo cada subespecie la latitud típica de procedencia; (1) señala que es insular. El significado de las siglas para los caracteres estudiados está en la sección Material y Métodos. Cada carácter está expresado en mm. la media aritmética (1ª cantidad) ± 2 errores estándar (2ª cantidad) y el número muestral (entre paréntesis). Los asteriscos indican que distribuciones estadísticas difieren significativamente de la de *longipilis* (referencia). r = coeficiente de correlación de la regresión lineal entre cada carácter y latitud. P = nivel de significatividad.

CARACTER (mm)	<i>longipilis</i> 32°LS	<i>castaneus</i> 38°LS(1)	<i>apta</i> 40°LS	<i>suffusa</i> 46°LS	<i>nubila</i> 50°LS	<i>francei</i> 53°LS(1)	r	P
1) LMCN	32.06 ± .460 ( 9)	32.29 ± .346(11)	31.03 ± .536(15)	—	27.84* ± .398 ( 9)	29.00* ± .776 ( 7)	-.904	<.04
2) LMSN	30.08 ± .170 ( 4)	30.57 ± .174 ( 9)	29.27 ± .568(15)	—	26.23* ± .386(11)	27.17* ± .768 ( 7)	-.899	<.04
3) AMC	15.28 ± .372(12)	14.58 ± .206(14)	14.24* ± .292(17)	12.43* ± .330 ( 4)	13.57* ± .210(13)	13.42* ± .418(11)	-.789	>.06
4) LAM	4.66 ± .104(18)	4.58 ± .056(16)	4.27* ± .070(27)	3.88* ± .298 ( 4)	4.07* ± .104(14)	4.18* ± .060(11)	-.786	>.06
5) LR	10.21 ± .160(18)	10.23 ± .220(15)	9.95 ± .238(26)	8.53* ± .378 ( 4)	8.51* ± .232(13)	8.72* ± .358(13)	-.897	<.02
6) LC	129.2 ± 2.46 (39)	128.3 ± 2.78 (21)	126.2 ± 1.74 (49)	106.1* ± 2.32 (11)	109.2* ± 4.24 (21)	114.1* ± 3.52 (21)	-.827	<.05
7) LC	88.1 ± 2.16 (39)	93.9 ± 2.62 (21)	91.6 ± 2.60 (49)	70.9* ± 2.92 (11)	74.6* ± 1.48 (21)	83.1 ± 1.52 (21)	-.628	>.18
8) LP	27.7 ± .54 (39)	27.9 ± .78 (19)	26.4* ± .44 (49)	23.9* ± .56 (11)	24.9* ± .56 (21)	26.5 ± .48 (21)	-.624	>.19
9) LO	20.0 ± .70(39)	16.8* ± .50 (18)	16.8* ± .40 (47)	15.2* ± .30 ( 9)	15.6* ± .58 (18)	16.8* ± .34 (21)	-.727	>.10

T A B L A I I

"DIMENSIONES CRANEANAS Y CORPORALES PONDERADAS (EN % DE LC) DE LAS 6 SUBESPECIES CHILENAS DE *ABROTIRIX LONGIPILIS*"

Bajo cada subespecie su latitud típica; (1) es insular. Siglas de los caracteres igual que en la Tabla 1, excepto que "p" hace mención a "ponderado". Cada carácter está expresado porcentualmente por su media aritmética  $\pm$  2 errores estándar y el número muestral. Los asteriscos indican diferencias significativas respecto a *longipilis*. *r* y *p* significan lo mismo que en la Tabla 1.

CARACTER (%LC)	<i>longipilis</i> 32°LS	<i>castaneus</i> 38°LS(1)	<i>apta</i> 40°LS	<i>suffusa</i> 46°LS	<i>nubila</i> 50°LS	<i>francei</i> 53°LS(1)	r	P
1) LMCNp	24.2 $\pm$ .84 ( 8)	25.3 $\pm$ .60 (11)	24.0 $\pm$ .68 (15)	—	26.4* $\pm$ .80 ( 9)	26.2 $\pm$ .96 ( 7)	.845	>.07
2) LMSNp	24.2 $\pm$ 1.04 ( 4)	23.4 $\pm$ .66 ( 9)	22.6 $\pm$ .62 (15)	—	24.2 $\pm$ 1.00 (11)	24.5 $\pm$ .92 ( 7)	.406	>.49
3) AMCp	11.7 $\pm$ .46 (11)	11.3 $\pm$ .28 (14)	11.2 $\pm$ .34 (16)	11.9 $\pm$ .58 ( 4)	12.7 $\pm$ .56 (13)	12.1 $\pm$ .44 (11)	.685	>.13
4) LAMP	3.5 $\pm$ .13 (17)	3.5 $\pm$ .08 (16)	3.3 $\pm$ .08 (26)	3.7 $\pm$ .17 ( 4)	3.8 $\pm$ .22 (14)	3.7 $\pm$ .22 (11)	.719	>.10
5) LRp	7.8 $\pm$ .28 (17)	7.9 $\pm$ .16 (15)	7.7 $\pm$ .20 (25)	8.1 $\pm$ .36 ( 4)	7.8 $\pm$ .32 (13)	7.7 $\pm$ .18 (13)	.056	>.91
6) Lcp	68.3 $\pm$ 2.16 (39)	73.3 $\pm$ 2.18 (21)	72.0 $\pm$ 1.70 (49)	66.9 $\pm$ 2.74 (11)	68.7 $\pm$ 1.96 (21)	72.7 $\pm$ 1.98 (21)	.042	>.93
7) LPP	24.6 $\pm$ .70 (39)	21.6 $\pm$ .52 (19)	20.9 $\pm$ .38 (49)	22.5 $\pm$ .50 (11)	22.9 $\pm$ .76 (21)	23.3* $\pm$ .68 (21)	.840	<.04
8) LOP	15.6 $\pm$ .70 (39)	13.0* $\pm$ .38 (18)	13.3* $\pm$ .34 (47)	14.5 $\pm$ .50 ( 4)	14.5 $\pm$ .78 (18)	14.9 $\pm$ .46 (18)	.082	>.87

lidades de origen. Por otra parte, las correlaciones latitudinales que para las dimensiones absolutas eran significativas, dejan de serlo (véase Tabla II). Curiosamente, la correlación entre LPP y latitud que en términos absolutos no es significativa (Tabla I), pasa a correlacionarse positivamente en términos ponderados. También es notable que se produce un cambio de signo en todas las correlaciones, ya que siendo negativas en la Tabla I, son positivas en la Tabla II. Esto indica que, en relación a la longitud corporal, todos los apéndices tienden a alargarse hacia el Sur.

La Tabla III muestra que el número de diferencias absolutas y ponderadas es porcentualmente mínimo entre subespecies vecinas, y que aumentan a medida que las subespecies se alejan geográficamente entre sí. (Lo mismo se refleja en la Tabla I, con respecto a *longipilis*). Esto es de esperar cuando las diferencias morfológicas entre subespecies siguen tendencias clinales.

En la Tabla IV se comparan las dimensiones craneanas y corporales absolutas entre pares simpátricos. Es obvio que *A. I. apta* es bastante más grande que *A. sanborni* en todas sus dimensiones, lo cual produce una separación morfométrica neta entre ambos taxa. Lo mismo ocurre con el par *A. I. francei* - *A. lanosus*, en que este último es de menor tamaño que el primero.

En la Tabla V se muestra que la mayor parte de las diferencias entre los pares *A. I. apta* - *A. sanborni* y *A. I. francei* - *A. lanosus* desaparecen al ponderar sus dimensiones por la longitud corporal de los individuos. Sin embargo, más importante que esto son las diferencias que persisten, puesto que podrían estar relacionadas con adaptaciones a la utilización de recursos diferentes en una misma región.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Tal como Yáñez *et. al.* (1978) demuestran para las especies y subespecies chilenas del subgénero *Akodon*, en los *Abrothrix* también se produce una disminución latitudinal de las dimensiones craneanas y corporales. Es notorio que las

especies *A. sanborni* y *A. lanosus* se ajustan perfectamente a la tendencia clinal que demarcan las subespecies de *A. longipilis* (*cf.* Tablas I y IV). Aparentemente, el fenómeno tiene como causa probable la reducción en la longitud corporal de los *Abrothrix* hacia el sur. Este hecho es sumamente curioso, ya que no es congruente con la *regla de Bergmann*, que señala que "las razas de especies de vertebrados endotermos que viven en climas fríos tienden a ser más grandes que las razas de la misma especie que viven en climas cálidos" (Mayr, 1963: 319). La explicación más usual de esta regla es que en climas fríos resulta ventajoso minimizar la relación superficie/volumen para reducir el gasto energético de termorregulación.

Es posible que la reducción gradual de tamaño en los *Abrothrix* sea consecuencia de la baja productividad primaria hacia las regiones australes (Huber, 1975) o de sus fluctuaciones (MacArthur, 1972); es decir, que la disminución del tamaño sea un mecanismo adaptativo para sobrevivir en regiones productivamente pobres o climáticamente impredecibles (Levins, 1968). En este tipo de situaciones se ha mostrado que los organismos alteran algunos de sus parámetros demográficos, canalizando más recursos a la reproducción que al crecimiento, ya que las expectativas de vida son muy bajas (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970).

Aplicando estos conceptos, los *Abrothrix* del sur de Chile actuarían como "estrategas r" (Pianka, 1970), logrando madurez reproductiva a un tamaño muy pequeño, para alcanzar a reproducirse dentro de la misma estación en que nacen. Se lograría una confirmación parcial a esta hipótesis si se comprobara que el número de crías por camada fuese mayor en los *Abrothrix* del sur que en los del norte.

Es interesante notar que las tres subespecies más nortinas de *A. longipilis* mantienen un tamaño relativamente constante entre los 32° y 40° LS, y que a partir de los 46° LS aparecen las primeras diferencias significativas de longitud corporal con respecto a la subespecie típica (véase Tabla I). También merece men-

T A B L A I I I

“CANTIDAD DE DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS EN DIMENSIONES ABSOLUTAS Y PONDERADAS (PORCENTUALMENTE) ENTRE LAS 6 SUBESPECIES CHILENAS DE *ABROTHRIX LONGIPILIS*”

El número máximo de diferencias posibles en dimensiones absolutas es 9, excepto para *suffusa*, en que es 7. El número máximo de diferencias posibles en dimensiones ponderadas es 8, excepto para *suffusa*, en que es 6. Con asterisco están marcadas las subespecies geográficamente vecinas.

E S P E C I E S	N° DE DIFERENCIAS EN MEDIDAS ABSOLUTAS					
	<i>longipilis</i>	<i>castaneus</i>	<i>apta</i>	<i>suffusa</i>	<i>nubila</i>	<i>francei</i>
<i>longipilis</i>		11.1*	44.4	100.0	100.0	77.8
<i>castaneus</i>	12.5*		44.4*	85.7	88.9	77.8
<i>apta</i>	12.5	0.0*		85.7*	66.7	66.7
<i>suffusa</i>	0.0	0.0	0.0*		14.3*	28.6
<i>nubila</i>	12.5	12.5	50.0	0.0*		22.2*
<i>francei</i>	12.5	12.5	62.5	0.0	0.0*	

N° DE DIFERENCIAS EN MEDIDAS PONDERADA

T A B L A I V

“COMPARACION DE LAS DIMENSIONES CRANEANAS Y CORPORALES ABSOLUTAS (EN MM) ENTRE LOS TAXA SIMPATRICOS A. I. APTA — A. SANBORNI y A. I. FRANCEI — A. LANOSUS”

Bajo cada taxon su latitud típica; (I) es insular. Las siglas significan lo mismo que en la Tabla I. Cada carácter está expresado en mm por su media aritmética  $\pm$  2 errores estándar y el número muestral entre paréntesis.  $p$  = nivel de significatividad de la diferencia entre las distribuciones estadísticas de los taxa simpátricos.

	<i>A. I. apta</i> 40°LS	<i>A. sanborni</i> 41°LS	<i>P</i>	<i>A. I. francei</i> 53°LS(I)	<i>A. lanosus</i> 54°LS(I)	<i>P</i>
1) LMCN	31.03 $\pm$ .536(15)	27.91 $\pm$ .250(15)	<<<.001	29.00 $\pm$ .776( 7)	—	—
2) LMSN	29.27 $\pm$ .568(15)	26.26 $\pm$ .280(16)	<<<.001	27.17 $\pm$ .768( 7)	—	—
3) AMC	14.24 $\pm$ .292(17)	13.09 $\pm$ .148(15)	<<<.001	13.42 $\pm$ .418(11)	—	—
4) LAM	4.27 $\pm$ .070(27)	4.03 $\pm$ .048(18)	<<<.001	4.18 $\pm$ .060(11)	3.63 $\pm$ .126(4)	<<<.001
5) LR	9.95 $\pm$ .238(26)	8.79 $\pm$ .058(17)	<.01	8.72 $\pm$ .358(13)	7.73 $\pm$ .266(3)	<.03
6) LC	126.2 $\pm$ 1.74 (49)	114.0 $\pm$ 1.64 (25)	<<<.001	114.1 $\pm$ 3.52 (21)	100.9 $\pm$ 2.14 (9)	<<<.001
7) Lc	91.6 $\pm$ 2.60 (49)	76.0 $\pm$ 2.44 (25)	<<<.001	83.1 $\pm$ 1.52 (21)	60.1 $\pm$ 3.20 (9)	<<<.001
8) LP	26.4 $\pm$ .44 (49)	23.7 $\pm$ .32 (25)	<<<.001	26.5 $\pm$ .48 (21)	22.6 $\pm$ .68 (9)	<<<.001
9) LO	16.8 $\pm$ .40 (47)	14.7 $\pm$ .44 (23)	<<<.001	16.8 $\pm$ .34 (21)	13.4 $\pm$ 2.04 (7)	<<<.001

ción que *A. sanborni* es bastante más pequeño que *A. I. apta*, a quien reemplaza geográficamente desde los 41° - 42° LS (véase Tabla IV). Esto sugiere que el factor selectivo de tamaño pequeño empezaría a actuar en alguna parte entre los 41° - 46° LS. Sorprendentemente, en este rango latitudinal es donde la productividad primaria comienza a disminuir (Huber, 1975).

Con la excepción de *A. lanosus*, los *Abrothrix* tampoco se ajustan a las predicciones de la regla de Allen, que señala que la posesión de apéndices relativamente cortos es una ventaja para vivir en climas fríos, puesto que la disipación de calor se reduce (Mayr, 1963: 323). Contrariamente a lo esperado, hay una tendencia al alargamiento relativo de los apéndices (Tabla II). Es posible que ésto se relacione con el fenómeno reducción del tamaño — reducción del período pre-reproductivo, ya discutido. Es un hecho bien documentado que los juveniles de vertebrados terrestres tienen sus apéndices relativamente más largos que los adultos, en proporción a su cuerpo (Simpson et al., 1960; Mayor, 1969). Por esta razón, el "alargamiento" de los apéndices está entre las predicciones de nuestra hipótesis, dado que —hablando en tiempo absoluto— los *Abrothrix* sureños alcanzarían madurez reproductiva antes que los norteños, teniendo características morfométricas de juveniles. Recuérdese que en este trabajo medimos sólo adultos, pero la determinación de esta condición la hicimos a base de su estado de madurez sexual.

*A. lanosus* es el único *Abrothrix* que presenta apéndices relativamente cortos en relación a todos sus congéneres (tiene apéndices incluso más cortos que *A. I. longipilis*; véanse Tablas II y V). Sería muy poco probable que la regla de Allen no se cumpliera en todo el rango de distribución de los *Abrothrix* y sí en la latitud 54° de Tierra del Fuego. Parece más razonable que este fenómeno pueda estar relacionado con desplazamiento del carácter (Brown y Wilson, 1956), así como ha sugerido PINE (1976) para la longitud del hocico de algunos *Akodon* magallánicos. En el caso que nos interesa, el des-

plazamiento en tamaño del hocico sería entre *A. I. francei* y *A. lanosus* (Tabla V), ambos simpátricos en Tierra del Fuego.

Según Pine (1976) el hocico relativamente alargado de *A. lanosus* "puede ser indicativo de una dieta más insectívora que la de *A. xanthorhinus*". Aunque este autor no cuantificó "el hocico largo"... de *A. lanosus* comparado al de *A. xanthorhinus*, Yáñez et al. (1978) lo hicieron: esta última especie tiene un LR = 7.3 - 7.4% LC, en tanto que *A. lanosus* lo tiene de 7.5% LC. Por otra parte, *A. I. francei* tiene el hocico relativamente más largo que el de *A. lanosus* (7.7% vs. 7.5% LC), de manera que el primero podría ser aún más insectívoro que el segundo. Es posible entonces que la reducción de los apéndices (y particularmente del hocico) en *A. lanosus* no esté relacionado con problemas de disipación de calor, sino con un desplazamiento del carácter producido por su interacción con *A. I. francei*. Más antecedentes sobre la ecología de ambos taxa son necesarios para determinar la validez de esta hipótesis. La relación que la longitud relativa de la cola tenga con el desplazamiento del carácter (Tabla V) es una incógnita.

Un mecanismo de desplazamiento del carácter también podría estar operando en el caso *A. I. apta* - *A. sanborni*, pero no relacionado con la longitud del hocico sino con la longitud de la arcada molar, que es relativamente mayor en *A. sanborni* (Tabla V), aunque menor en dimensión absoluta (Tabla IV).

Yáñez y Jaksić (1977a) y Yáñez et al. (1978) han mostrado que hay una relación inversa entre LAM absoluto y el número de flexus en la corona molar. Esto significa que la densidad absoluta y relativa de flexus en los molares de *A. sanborni* debería ser mayor que en *A. I. apta*. Yáñez y Jaksić (1977a) han sugerido que una mayor cantidad de flexus podría estar asociada con un menor consumo relativo de insectos. Si esto es válido, entonces *A. I. apta* debería ser más insectívoro que *A. sanborni*, puesto que el primero tiene un LAM más largo que el segundo (Tabla IV). Esta predicción de los hábitos alimenticios es congruente con lo que ocurre en el par *A. I. francei* - *A. la-*

*nosus*: el primero tiene el hocico más alargado y debería ser más insectívoro (Pine, 1976) y además tiene el LAM más largo (Tabla IV). Al igual que en el par recién aludido, *A. I. apta* y *A. sanborni* divergen significativamente en la longitud relativa de su cola (Tabla V). No tenemos una explicación satisfactoria para esto.

Las tendencias morfométricas de los *Abrothrix* de islas son muy interesantes. En *A. longipilis* se observa que las subespecies en islas son más grande que las continentales en latitudes semejantes (Tabla I). El que los roedores isleños sean más grandes que los continentales es un fenómeno generalizado (Foster, 1964) y también evidente en las subespecies *castaneus* y *francei* de *A. longipilis*. Sin embargo, no ocurre lo mismo con *A. lanosus*, que siendo isleño no sólo es de menor tamaño que su congénere continental (*A. I. nubila*), sino que es el más pequeño de todos los *Abrothrix* chilenos. Esto podría atribuirse al desplazamiento del carácter con respecto a *A. I. francei*.

Las tendencias clinales que hemos descrito para las 6 subespecies de *A. longipilis* reafirman su status meramente subespecífico (Mayr, 1963, 1969). Por otra parte, la Tabla III muestra que siempre hay diferencias absolutas significativas entre cualquier par de subespecies que se comparen, de manera que su carácter de unidades taxonómicas distinguibles se ve apoyado por nuestro análisis cuantitativo. Por esta razón, se aceptan las categorías subespecíficas de Osgood (1943). Sin embargo, debe notarse que aún cuando no se hubiesen encontrado diferencias morfométricas significativas entre las subespecies, no se podría haber rechazado su categorización taxonómica, ya que un componente importante de las distinciones subespecíficas en *A. longipilis* es su coloración (véase Osgood, 1943), carácter que no se analizó en este trabajo.

El status específico de *A. sanborni* y *A. lanosus*, considerando la limitada evidencia morfométrica discutida, nos parece que está correctamente asignado. En la Tabla III se muestra que el número de diferencias significativas en dimensiones absolutas entre subespecies geográfica-

mente vecinas nunca excede el 85,7% del total considerado. En cambio, los pares *A. I. apta* - *A. sanborni* y *A. I. francei* - *A. lanosus* difieren en el 100% de sus dimensiones absolutas. Por otra parte, en la misma Tabla III se muestra que el número de diferencias significativas en dimensiones relativas de subespecies vecinas no excede el 12,5% del total y usualmente es nula, no hay divergencias. En cambio, *A. I. apta* difiere de *A. sanborni* en 2 de 8 dimensiones relativas (25% del total) y *A. I. francei* difiere de *A. lanosus* en 2 de 5 (40%). Nos da la impresión que si dos taxa simpátricos son capaces de mantener esta magnitud de divergencias morfométricas, ello se debe a la ausencia de flujo génico y por lo tanto deben ser considerados como especies diferentes.

## AGRADECIMIENTOS

Nuestro mayor reconocimiento es para Carlos Saunier, quien midió una gran parte de los especímenes estudiado y tabuló la información resultante. Agradecemos a Angel Spotorno por habernos facilitado material de la colección bajo su cargo. Fabián Jaksic también agradece al personal académico del Instituto de Ecología y Evolución (Universidad Austral), donde tuvo una corta estada para revisar el material de *Abrothrix*, y particularmente a Milton Gallardo, Roberto Murúa y Luz González, quienes facilitaron el acceso a la colección de mamíferos de ese instituto.

## ANEXO 1

Número de registro de los especímenes examinados en cada colección. El significado de las siglas está en la sección Material y Métodos.

*Akodon (Abrothrix) longipilis longipilis*  
(n = 40)

MNHN: 197, 198, 199, 215, 215a, 286,  
GWF 11, GWF 15, GWF 18, GWF 19,  
GWF 21, GWF 23, GWF 25, GWF 60,  
GWF 66, GWF 84, GWF 97, GWF 114,  
GWF 138, MLS 1, MLS 2, MLS 1020.  
BMNH: 0.9.1.3, 1.2.6.4, 8.4.7.14, 90.11.

T A B L A V

"COMPARACION DE LAS DIMENSIONES CRANEANAS Y CORPORALES PONDERADAS (EN % DE LC) ENTRE LOS PARES SIMPATRICOS  
A. I. APTA — A. SANBORNI y A. I. FRANCEI — A. LANOSUS"

Bajo cada taxon su latitud típica; (I) es insular. Siglas igual que en la Tabla 1, excepto que "p" menciona "ponderado". Cada carácter está expresado porcentualmente por su media aritmética  $\pm$  2 errores estándar y el número muestral. P significa lo mismo que en la Tabla 4.

	A. I. apta 40°LS	A. sanborni 41°LS	P	A. I. francei 53°LS(I)	A. Lanosus 54°LS(I)	P
1) LMCNp	24.0 $\pm$ .68(15)	24.3 $\pm$ .34(15)	>.43	26.2 $\pm$ .96(7)	—	—
2) LMSNp	22.6 $\pm$ .62(15)	22.9 $\pm$ .34(16)	>.39	24.5 $\pm$ .92(7)	—	—
3) AMCp	11.2 $\pm$ .34(16)	11.4 $\pm$ .18(15)	>.31	12.1 $\pm$ .44(11)	—	—
4) LAMp	3.3 $\pm$ .08(26)	3.5 $\pm$ .06(18)	<.001	3.7 $\pm$ .22(11)	3.5 $\pm$ .15(4)	>.31
5) LRp	7.7 $\pm$ .20(25)	7.7 $\pm$ .10(17)	>.99	7.7 $\pm$ .18(13)	7.5 $\pm$ .36(3)	>.34
6) Lep	72.0 $\pm$ 1.70(49)	66.3 $\pm$ 1.92(25)	<<.001	72.7 $\pm$ 1.98(21)	60.5 $\pm$ 2.44(9)	<<.001
7) LPp	20.9 $\pm$ .38(49)	20.7 $\pm$ .34(25)	>.49	23.3 $\pm$ .68(21)	22.4 $\pm$ .74(9)	>.12
8) LOp	13.3 $\pm$ .34(47)	12.8 $\pm$ .40(23)	>.07	14.9 $\pm$ .46(18)	13.8 $\pm$ 1.24(7)	<.05

2.6, 97.5.1.5, 98.6.1.4, 98.8.2.3, 98.8.2.5,  
98.11.2.5, 98.11.2.7, 98.11.2.8, 98.11.2.8,  
98.11.2.10, 98.12.2.3.

DBCG: 329, 376, 377.

FJJY: 335.

*Akodon (Abrothrix) longipilis castaneus*  
(n = 21)

BMNH: 35.11.10.37, 35.11.10.38.

FJJY: 32, 35, 38, 46, 47, 48, 70, 71, 72,  
73, 78, 79, 81, 82, 84.

WHOS: tres no-numerados.

*Akodon (Abrothrix) longipilis apta* (n = 50)

MNHN: 83, 87, 93, 97, 98, 100, 116,  
200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 208,  
209, 210, 212, 213, 214, 393, 394, 395,  
396, 397.

IEEV: 025, 027, 029, 046, 061, 160,  
171, 219, 251, 252, 298, 299, 307, 309,  
340, 384, 385, 386, 387, 388, 663.

DBCG: 384, 389.

WHOS: dos no-numerados.

*Akodon (Abrothrix) longipilis suffusa*  
(n = 11)

MNHN: 139, 140, 142, 144, 145, 192,  
193, 195, 196.

WHOS: dos no-numerados.

*Akodon (Abrothrix) longipilis nubila*  
(n = 20)

IPAT: 16, 21, 25, 27, 28, 29, 379, 11,51,  
1152, 1159, 1160, 1162, 1165, 1294, 1500,  
1501, 1519, 1520, 1521.

WHOS: uno no-numerado.

*Akodon (Abrothrix) longipilis francei*  
(n = 21)

MNHN: 62, 181, 182, 183, 184, 185,  
186, 187, 188, 190, 191, 231, 232.

IPAT: 74, 84, 88, 98, 102, 104, 123,  
125.

*Akodon (Abrothrix) sanborni* (n = 25)

MNHN: 454, 460.

IEEV: 038, 045, 047, 053, 054, 058,  
177, 268, 269, 270, 281, 282, 284, 285,  
286, 293, 294, 300, 301, 302.

WHOS: dos no-numerados.

*Akodon (Abrothrix) lanosus* (n = 9)

IPAT: 68, 97, 544, 552, 555, 577, 578.

WHOS: dos no-numerados.

## ANEXO 2

Procedencia geográfica de las muestras:

*Akodon (Abrothrix) longipilis longipilis*  
(n = 40) : Latitud típica 32° LS

Coquimbo (n = 17) : 29° 57' S, 71°  
21' W

Valparaíso (n = 19) : 33° 1' S, 71°  
38' W

Santiago (n = 4) : 33° 27' S, 70° 40'  
W

*Akodon (Abrothrix) longipilis castaneus*  
(n = 21) : Latitud típica 38° LS

Isla Mocha (n = 21) : 38° 22' S, 73°  
56' W

*Akodon (Abrothrix) longipilis apta* (n = 50) : Latitud típica 40° LS

Parque Nacional Nahuelbuta (n = 14) : 37° 47' S, 73° 00' W

Valdivia (n = 20) : 39° 49' S, 73° 15'  
W

Puyehue (n = 16) : 40° 39' S, 73° 30'  
W

*Akodon (Abrothrix) longipilis suffusa* (n = 11) : Latitud típica 46° LS

Puerto Ibáñez (n = 11) : 46° 18' S,  
71° 56' W

*Akodon (Abrothrix) longipilis nubila* (n = 20) : Latitud típica 5° LS

Parque Nacional Torres del Paine  
(n = 12) : 50° 14' S, 73° 30' W

Puerto Natales (n = 4) : 51° 44' S,  
73° 31' W

Punta Arenas (n = 4) : 53° 10' S, 70°  
55' W

*Akodon (Abrothrix) longipilis francei* (n = 21) : Latitud típica 53° LS

Río Torcido, Tierra del Fuego (n = 21) : 53° 36' S, 69° 32' W

*Akodon (Abrothrix) sanborni* (n = 25) :  
Latitud típica 41° LS

Volcán Osorno (n = 21) : 41° 6' S,  
72° 30' W

Pumalín (n = 2) : 42° 56' S, 72° 41' W

Puerto Quellón (n = 2) : 43° 17' S,  
73° 27' W

*Akodon (Abrothrix) lanosus* (n = 9) :  
Latitud típica 54° LS

Bahía Parry, Tierra del Fuego (n = 9) : 54° 37' S, 69° 22' W

- LEVINS, R., 1968. *Evolution in changing environments*. Monographs in population biology. Princeton Univ. Press, Princeton. 120 pp.
- MACARTHUR, R. H., 1972. *Geographical ecology*. McGraw-Hill Book Co., New York. 269 pp.
- MACARTHUR, R. H. y E. O. WILSON, 1967. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology. Princeton Univ. Press, Princeton. 203 pp.
- MAYR, E., 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge. 797 pp.
- MAYR, E., 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Co., New York. 428 pp.
- MILLER, S. D. y J. ROTTMANN, 1976. *Guía para el reconocimiento de mamíferos chilenos*. Ed. Gabriela Mistral, Santiago. 200 pp.
- OSGOOD, W. H., 1943. The mammals of Chile. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 30: 1-268.
- PIANKA, E. R., 1970. On *r* and *k* selection. *Amer. Natur.*, 104: 592-597.
- PINE, R. H., 1973. Una nueva especie de *Akodon* (Mammalia: Rodentia: Muridae) de la Isla Wellington, Magallanes, Chile. *Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile)*, IV: 423-426.
- PINE, R. H., 1976. A new species of *Akodon* (Mammalia: Rodentia: Muridae: Cricetinae) from Isla de los Estados, Argentina. *Mammalia*, 40: 63-68.
- REIG, O. A., 1972. *The evolutionary history of the South American cricetid rodents*. Ph. D. Thesis, University College London.
- REISE, D. y W. VENEGAS, 1974. Observaciones sobre el comportamiento de la fauna de micromamíferos en la región de Puerto Ibáñez (Lago General Carrera), Aisén, Chile. *Bol. Soc. Biol. (Concepción)*, 47: 71-85.
- SIMPSON, G. G., A. ROE y R. C. LEWONTIN, 1960. *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace y World, Inc., New York. 440 pp.
- SNEDECOR, G. W. y W. G. COCHRAN, 1967. *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press, Iowa. 6ª Ed., 593 pp.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF, 1969. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco. 776 pp.
- YAÑEZ, J. y F. JAKSIC, 1977a. Variación geográfica de la morfología dentaria en subespecies del género *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 35: 105-112.
- YAÑEZ, J. y F. JAKSIC, 1977b. Variación con la edad en algunos caracteres morfológicos de tres poblaciones de *Akodon olivaceus* (Rodentia, Cricetidae). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 35: 113-120.
- YAÑEZ, J., J. VALENCIA y F. JAKSIC. Morfometría y sistemática del sub-género *Akodon* (Rodentia) en Chile. *Arch. Biol. Med. Exp.*, 11: en prensa.

## LITERATURA CITADA

- BROWN, W. L. y E. O. WILSON, 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- FOSTER, J. B., 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202: 234-235.
- GREER, J. K., 1965. Mammals of Malleco province, Chile. *Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser.*, 3: 51-151.
- HUBER, A., 1975. *Beitrag zur Klimatologie und Klimaökologie von Chile*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde des Fachbereichs Forstwirtschaft der Ludwig Maximilians-Universität zu München, D.A.A. D., München, 87 pp.