

Contrastación de la macrosistemática de roedores caviomorfos por análisis comparativo de la morfología reproductiva masculina

A contrastation of caviomorph rodents macrosystematics through comparative analysis of male reproductive morphology

ANGEL E. SPOTORNO O.

Laboratorio de Citogenética de Mamíferos, Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina, Santiago Norte, Universidad de Chile. Casilla 6556, Santiago 7 - Chile.

(Recibido para publicación el 3 de diciembre de 1977)

SPOTORNO, O., A.E. Contrastación de la macrosistemática de roedores Caviomorfos por análisis comparativo de la morfología reproductiva masculina. (A contrastation of Caviomorph rodents macrosystematics through comparative analysis of male reproductive morphology). Arch. Biol. Med. Exp. 12, 97-106, 1979.

The penian morphology of various Caviomorph rodents is described and its character state distribution is compared with the available taxonomy of the group. It was inferred a derived condition for big spikes in the three genera of Octodontidae examined; so, it is considered as a strong evidence of the holophyletism of this group.

The features and functional positions of big spikes and small spines are discussed, relating them with a possible mechanical induction of reflex female ovulation, which would be an efficient mechanism of assuring pregnancy in the emergent xeric conditions. Such picture can help to explain the reported Octodontidae radiation and the Echimididae extinction in Southern South America during post - Miocenic times.

CAVIOMORPH RODENTS SYSTEMATIC PENIAN MORPHOLOGY EVOLUTION

Las especies de mamíferos Neotropicales representan casi un quinto del total de mamíferos vivientes; casi la mitad son roedores endémicos clasificados principalmente en dos grandes grupos: los Cricétidos neotropicales, con unas 223 especies y los Caviomorfos, con unas 123 (estimaciones tomadas de Keast, 10). Sin embargo, constituyen uno de los grupos de mamíferos menos estudiados y su conocimiento es fragmentario y escaso. Así, su taxonomía es relativamente cambiante e inestable no sólo por un problema de confiabilidad, derivado de una base observacional estrecha, sino también por el proble-

ma de validez, que resulta de una insuficiente aplicación de los conceptos teóricos desarrollados a partir de la nueva sistemática. Desde el comienzo hemos aplicado a estas particulares clasificaciones, el tratamiento usual de contrastación de hipótesis científicas (8) porque todavía existe la opinión de que aquéllas se agotan con el mero proceso de ordenar para identificar. Como establece lúcidamente Mayr (14, p. 79), una clasificación es una teoría científica, con todas sus características: Primero, tiene un valor explicativo, intentando elucidar las razones por las cuales los taxa comparten ciertos

caracteres. Segundo, una buena clasificación tiene un alto valor predictivo para otro conjunto de caracteres aún desconocidos, y no sólo de las especies conocidas sino también de aquellas aún no descritas. Esto se produce porque toda agrupación natural debería reflejar la posesión común de una cierta porción de sus programas genéticos. Tercero, como cualquier teoría, una clasificación es provisional, ya que el descubrimiento de nuevas especies y el disponer de nuevos complejos de caracteres puede conducir a modificaciones de la teoría, es decir, a un mejoramiento de la clasificación.

Hemos analizado anteriormente la aplicación de estos criterios a la taxonomía de algunos cricétidos sudamericanos (24) y también al diseño de un procedimiento teóricamente válido para un conjunto de caracteres particulares como es el cariotipo bandeado de varias especies de primates superiores (25). Examinaremos ahora algunos caracteres de la anatomía reproductiva de los caviomorfos, con el objeto de ampliar la base factual de observaciones respecto de un carácter poco estudiado. Procederemos a describir, además de la estructura general, material nuevo que será comparado con el conocido, analizando su variación.

Casi toda la taxonomía de los caviomorfos está basada en caracteres craneanos y dentarios, y a pesar de las sugerencias de Pocock (18) y Dathe (5), todavía no hemos visto la aplicación explícita de tales elementos reproductivos a la controvertida sistemática de un grupo tan variado con 13 familias y 51 géneros, (7) y tan antiguo (el caviomorfo más primitivo es el octodontido *Platypittamys*, del Oligoceno). Importante excepción es el peso que se le otorga al "sacculus urethralis" (saco intromitente peniano): "To my mind this structure is the best single bit of evidence uniting the New and Old World branches of the suborder (Hystricomorpha)" (11). Intentaremos, por tanto, aplicar el nuevo conocimiento en la contrastación de la clasificación actual del grupo Neotropical.

Existen varias otras características reproductivas notables en el grupo Hystricomorpha (*sensu lato*); Weir (27) señala entre otros un largo período de gestación, un ciclo estral también largo y la presencia de varias especies con ovulación inducida. Intentaremos finalmente señalar algunas de las posibles relacio-

nes en los caracteres aquí estudiados con la historia evolutiva del grupo, la que es bien conocida a través del abundante registro fósil (17). Específicamente trataremos de cumplir con un requisito señalado por Slobodkin (23): "Any theory with pretensions to predictive power which is built on a measurement which is assumed correlated with fitness, but which does not take into account the specific environmental problems faced by the organisms, is no stronger than its initial measurement, regardless of its mathematical elegance or complexity".

MATERIAL Y METODOS

El material examinado se consigna en la Tabla 1, con los números de la colección del Laboratorio de Citogenética de Mamíferos (LCM) y del Instituto de Ecología y Evolución de la Universidad Austral (IEUA), donde están depositados. También aparecen la localidad, la Región de Chile y la fecha de colecta, así como la longitud del cuerpo más la longitud de la cola. El peso de los animales, el tamaño testicular y la longitud del báculo óseo peniano desde el ápice distal a su parte más ancha (LDA) se incluyen para apreciar estado reproductivo y edad (4).

Todas las mediciones corporales se hicieron en material fresco sin fijar. La anatomía peniana se observó en material fijado (formalina 10%) que mantiene mejor las espinas externas, o más usualmente en material seco conservado en las pieles, rehidratado, examinado y posteriormente clarificado y teñido con alizarina, según la técnica de Lidicker (12). Los esquemas se realizaron en una lupa Wild M-5 con cámara lúcida.

RESULTADOS

Morfología general del glande

El diseño general del glande peniano en los animales aquí estudiados corresponde al esquema para los caviomorfos revisado por Hooper (9). Típicamente, en reposo presenta dos aberturas externas distales, una dorsal, el *meato urinario*, y otra más grande y ventral, que corresponde al *saco intromitente* (Fig. 1a). El glande está recubierto de espinas pequeñas dirigidas hacia el cuerpo, pero su dirección cambia al sentido contrario en el interior del saco. En algunos géneros, encontramos espículas cornificadas grandes (Fig. 1c) que siempre ocupan la misma posición en su fondo. El saco es una porción invaginada del glande, que se everta durante la actividad sexual (5); por tanto, las espículas quedan en posición distal. Los problemas copulato-

TABLE I
Especímenes examinados, sus características y número de espículas encontradas

	<i>Longitud</i> (mm)	<i>Peso</i> (gr)	<i>Test.</i> (mm)	<i>LDA</i> (mm)	<i>Nº Espículas</i> (der.-izq.)
<i>Octodon degus</i>					
LCM-023, Algarrobo, V(II-71)	159 + 114	123	8 ×	3,8	2 - 2
LCM-108, Lab. Dr. R. Iglesias	145 + 100	209	—	8,3	3 - 3
LCM-291, La Dehesa, RM(XII-75)	180 + 130	—	—	7,1	2 - 2
LCM-362, La Dehesa, RM(IV-76)	—	—	—	7,6	2 - 2
LCM-364, La Dehesa, RM(V-76)	—	239	20 × 9	7,8	2 - 2
LCM-366, Dominicos, RM(IX-76)	—	204	—	8,2	2 - 2
LCM-372, Dominicos, RM(XI-76)	200 + 100	218	—	7,4	2 - 3
<i>Aconaemys fuscus</i>					
LCM-390, Nahuelbuta, VIII(I-77)	148 + 66	—	7 × 5	5,8	2 - 2
LCM-393, Nahuelbuta, VIII(I-77)	156 + 71	143	9 × 6	6,5	3 - 2
LCM-392, Nahuelbuta, VIII(I-77)	133 + 71	—	9 × 6	6,9	3 - 2
IEUA-558, Tolhuaca, IX(XI-76)	171 + 77	124	—	6,3	2 - 2
IEUA-557, Tolhuaca, IX(XI-76)	170 + 82	135	—	7,0	3 - 3
<i>Spalacopus cyanus</i>					
LCM-045, El Quisco, V(III-71)	— + 52	—	—	4,1	1 - 2
LCM-051, Lagunillas, RM(IV-71)	153 + 51	105	8 × 5	5,4	2 - 2
LCM-271, Catapilco, V(IX-75)	— —	82	8 × 5	6,0	2 - 2
LCM-272, Catapilco, V(IX-75)	136 + 47	91	8 × 4	4,3	3 - 3
LCM-340, Farellones, RM(III-76)	156 + 55	139	9 × 5	6,4	2 - 2
<i>Abrocoma bennetti</i>					
LCM-300, La Dehesa, RM(XII-75)	160 + 116	103	—	5,2	1 - 1
LCM-303, La Dehesa, RM(XII-75)	175 + 136	155	—	—	1 - 1
LCM-305, La Dehesa, RM(XII-75)	170 + 126	118	—	5,8	1 - 1
<i>Ctenomys robustus</i>					
IEUA-592, La Huyca, I(XI-76)	222 + 97	385	—	—	1 - 1
IEUA-589, La Huyca, I(XI-76)	— —	530	—	—	1 - 1
<i>Ctenomys fulvus</i>					
IEUA-574, San Pedro At., II(XI-76)	215 + 105	380	—	—	1 - 1
IEUA-565, San Pedro At., II(XI-76)	200 + 98	430	—	—	1 - 1
<i>Ctenomys maulinus</i>					
IEUA-084, Lag. Maule, VII(III-75)	225 + 89	343	—	—	1 - 1
IEUA-095, Lag. Maule, VII(III-75)	212 + 91	375	—	—	1 - 1
IEUA-635, Lonquimay, IX(III-77)	226 + 99	330	—	—	1 - 1
IEUA-633, Lonquimay, IX(III-77)	225 + 99	320	—	—	1 - 1
IEUA-634, Lonquimay, IX(III-77)	227 + 91	300	—	—	1 - 1
<i>Ctenomys magellanicus</i>					
IEUA-618, Pto. Natales, XII(I-77)	200 + 86	270	—	—	1 - 1
IEUA-619, Pto. Natales, XII(I-77)	214 + 84	280	—	—	1 - 1
IEUA-521, T. del Fuego, XII(II-76)	216 + 104	420	—	—	1 - 1
IEUA-520, T. del Fuego, XII(II-76)	211 + 91	360	—	—	1 - 1
IEUA-519, T. del Fuego, XII(II-76)	209 + 104	445	—	—	1 - 1
<i>Chinchilla lanigera</i>					
LCM-400, Coquimbo, IV(—75)	230 + 130	312	—	21 × 14	0 - 0
<i>Myocastor coypus</i>					
IEUA-696, Pupunanue, XI(VI-77)	— —	—	—	—	0 - 0

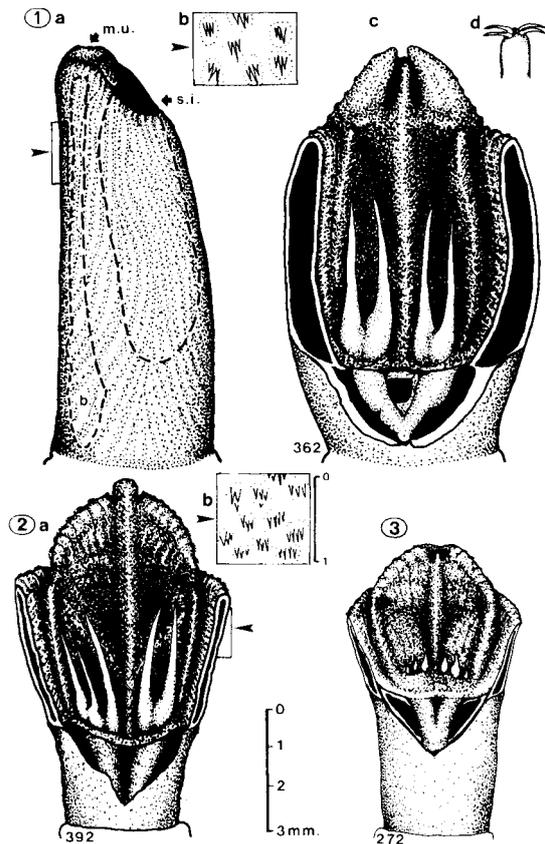


Fig. 1. Morfología peniana de *Octodon degus*.

- a) Vista lateral (m.u. = meato urinario, s.i. = saco intromitente esquematizado, b. = báculo óseo esquematizado).
 b) Detalle de espinas a mayor aumento.
 c) Vista ventral con incisión media para exponer s.i., grandes espículas y cordones basales.
 d) Esquema peniano en posición funcional (véase texto).

Fig. 2. Vista ventral en *Aconaemys fuscus*, como en Fig. 1.

Fig. 3. Vista ventral en *Spalacopus cyanus*, como en Fig. 1.

rios de tal arquitectura han sido explicados por una eversión total muy tardía, y su posterior retracción aparentemente está asegurada por la presencia de los dos cordones basales que se aprecian de inmediato en vista ventral. Estos han sido denominados "tendones" (3) o "bandas elásticas" (5) y se encuentran aun en los géneros que no poseen tales espículas, como *Chinchilla* (Fig. 7a), *Geocapromys* y *Proechimys* (9). Es importante mencionar la posible posición final de tales espículas durante la erección. Los distintos autores sugieren una posición distal con las puntas dirigidas hacia adelante

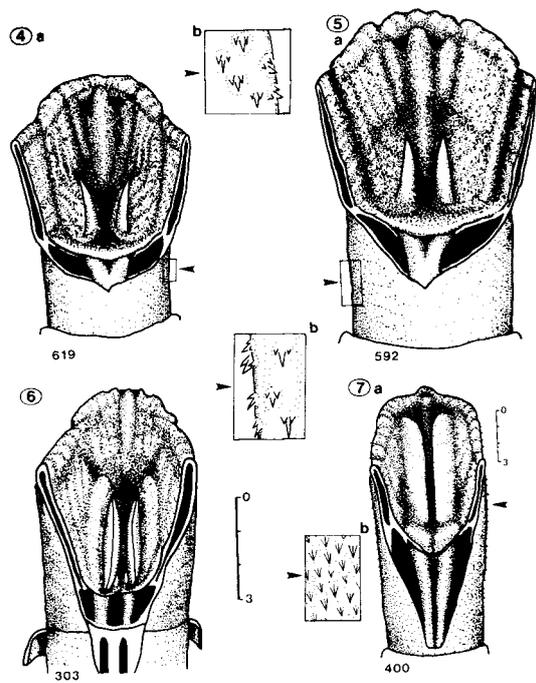


Fig. 4. Vista ventral en *Ctenomys magellanicus*, como en Fig. 1.

Fig. 5. *Ctenomys robustus*.

Fig. 6. *Abrocoma bennetti*.

Fig. 7. *Chinchilla lanigera*.

(9, p. 7 y fig. 3f). Hemos examinado material fresco de *Octodon*, encontrando que las espículas se ubican distalmente, pero con las puntas dirigidas hacia atrás (Fig. 1d). Esto sugiere una función de sujeción más fuerte y similar al resto de las múltiples espinas pequeñas.

Número y tamaño de espículas

Las espículas del fondo del saco intromitente varían en número y forma, según se aprecia en la tabla 1 y en las figuras. En la variación individual de algunas especies, como en *Octodon*, al menos su tamaño parece depender de la edad, estimada por la LDA, que en *Octodon* se ha señalado como índice confiable (4). Así, el espécimen 023, de una LDA igual a 3,8 presenta espículas de longitud inferiores a la mitad del ancho peniano. El siguiente espécimen de espículas cortas es el 291, que también tiene la siguiente

LDA más inferior. Cabe comentar las características del animal de laboratorio 108, que a pesar de ser el de menor longitud corporal, es el de más peso y con la LDA más grande del conjunto. Sin embargo, en la mayoría de los *Octodon* de mayor edad, la longitud de las espículas es casi igual al ancho peniano. Las muestras de los otros géneros parecen ser más homogéneas en edad y aunque se mantiene cierta variación en el número de espículas, como en *Aconaemys* (Fig. 2a) y *Spalacopus* (Fig. 3a), predominan los especímenes con dos espículas derechas y dos izquierdas (2-2). En *Spalacopus* hay reducción en el tamaño de ellas, comparando con los otros dos géneros.

Abrocoma y los distintos individuos de varias especies de *Ctenomys* muestran una notable constancia en el número (1-1) y la morfología de las espículas, siendo aquéllas más largas y anchas, y éstas muy similares a las descritas para *Cavia tschudii*, *Erethizon dorsatum* (9) y *C. porcellus* (3).

DISCUSION

A pesar de las pocas especies analizadas respecto de las características del glande peniano, el amplio espectro taxonómico de las muestras y la relativa estabilidad del rasgo permite mejorar su análisis y aplicación taxonómica. En efecto, disponemos ahora de datos de 19 géneros en 12 de las 13 familias y en el total de las cuatro super-familias de Caviomorfos.

Homologías del saco intromitente, espinas y espículas

La sorprendente similitud en el diseño y arquitectura del saco y anexos en todos los Caviomorfos hasta aquí estudiados sugiere de que se trata de órganos realmente homólogos, definidos como aquellos heredados intactos de un ancestro común. Obviamente, no podemos observar la ocurrencia real de lo especificado en tal definición teórica (2), pero podemos analizar el rasgo y tratar de inferir una respuesta. En efecto, el saco aparece como una estructura morfológicamente compleja, en especial por la presencia de los cordones basales unidos al fondo de saco. Es también particularmente estable y ha sido encontrada en todos los géneros estudiados

excepto *Lagostomus* y *Dactylomys*, que requieren estudios más cuidadosos (9). En segundo lugar, parece tratarse de una estructura fisiológicamente activa, aunque desconocemos su papel exacto. Los comentarios que haremos a propósito de la función de las espículas asociadas a ella refuerzan el posible rol que desempeñan en la reproducción.

El alineamiento final de espinas y espículas en estado funcional, su similar aspecto y consistencia y la presencia adicional de placas polidentadas dorsales en *Cuniculus* y *Cavia* sugieren un posible origen ectodémico común para todas estas diferenciaciones, además de una determinación genética.

Sin embargo, la morfología relativamente constante de sus distintas variantes permite caracterizar tres estados básicos: a) ausencia de espículas grandes en el fondo del saco, y b) presencia de dos espículas (1-1), c) presencia de más de dos espículas (2-2). Las modificaciones adicionales en la forma de tales espículas como su aumento o disminución de tamaño y leves cambios de diseño, pueden ser interpretadas como producto de la divergencia genética posterior.

La distribución del carácter número de espículas

El abundante registro fósil de caviomorfos y el análisis craneométrico y dentario ha permitido postular una clasificación y una filogenia para el grupo (17) que aparece en la figura 8. Se ha agregado el conjunto de datos respecto del carácter número de espículas con el objeto de apreciar la distribución de variantes y observar su concordancia con tal filogenia.

El hecho que más resalta es la presencia de estados (2-2) o más en tres géneros preagrupados en *Octodontidae*, y separables netamente de *Ctenomys* (1-1) y *Abrocoma* (1-1). Se observa, además, la amplia distribución de este último estado en las cuatro superfamilias y la presencia del estado (0-0) en dos de ellas. El hecho de que la regresión de una estructura es una regla bien documentada en muchos casos sugeriría que la ausencia de espículas (0-0) es un estado derivado.

La más simple interpretación de tal distribu-

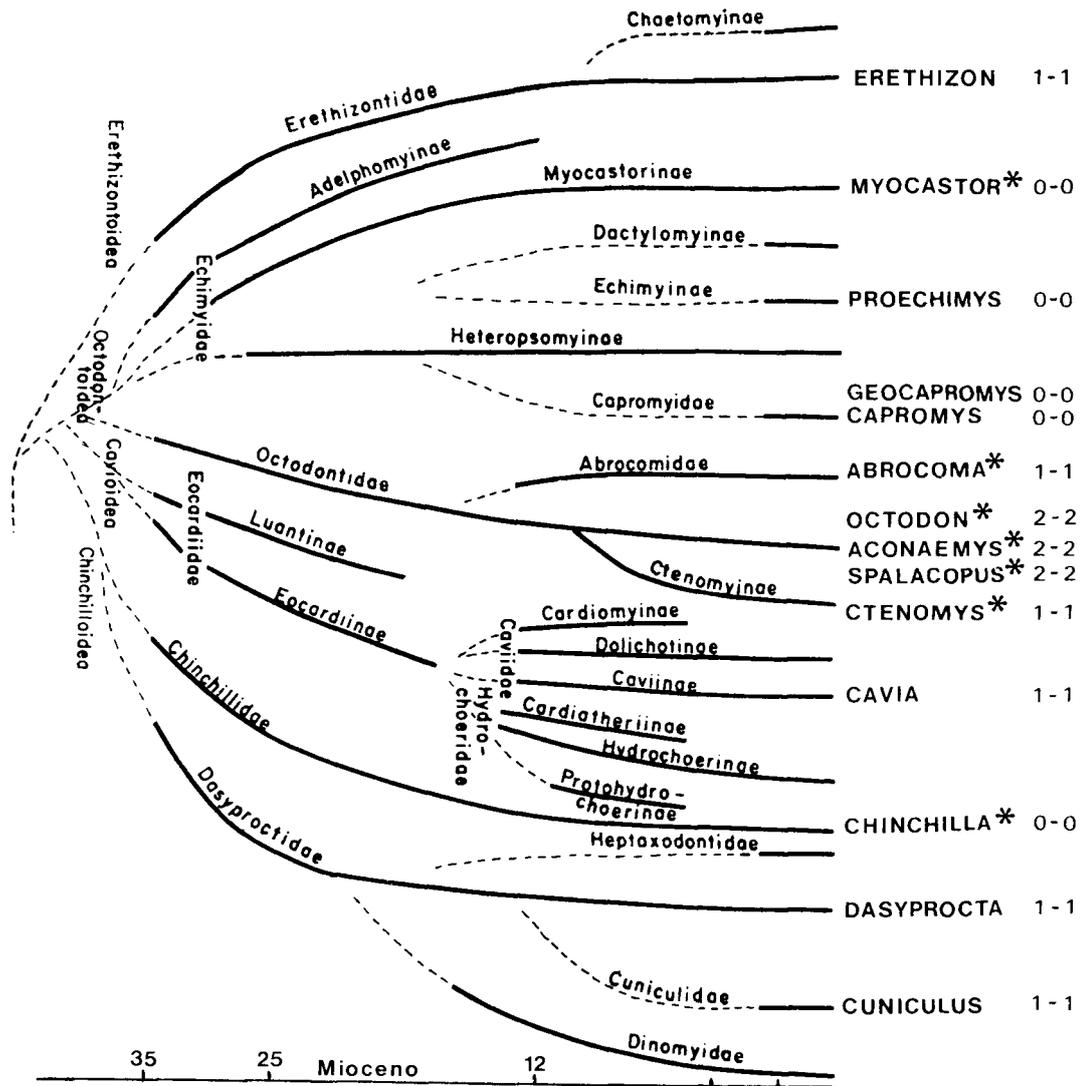


Fig. 8. Filogenia de Caviomorfos, tomada de Patterson y Pascal (1968), a la que se agregan los datos de cantidad de espículas penianas en la columna derecha. Los géneros descritos en este trabajo están marcados con asterisco.

ción es que el estado (1-1) sea el más primitivo de los tres, i.e. algún ancestro común para todos los caviomorfos vivos poseía efectivamente tal rasgo y éstos lo poseen porque lo heredaron fundamentalmente intacto. El estado (2-2) aparece como netamente derivado o apomorfo en la terminología cladista (13, 14). Si su presencia es confirmada en *Octomys* y *Octodontomys*, se transformaría en un buen carácter diagnóstico que ayudaría a definir el concepto de *Octodontidae* u *Octodontinae*, segregando *Ctenomyiinae* (16) o *Ctenomyidae* y también *Abrocomidae*. Tal inferencia sistemática es un avance hacia el problema de agrupación natural

de estos taxa laxamente definidos por extensión y aporta un buen carácter más para la definición intensional completa de estos taxones. El problema de su jerarquización dependerá de la evaluación de un espectro más amplio de caracteres que constituyan los mejores estimadores del grado de divergencia genética. En todo caso, nuestro análisis corrobora fuertemente la agrupación de los *Octodontidae* (sensu stricto) como grupo sobre la base de un carácter apomorfo compartido por varios taxa, i.e. sinapomorfo (13). Finalmente, la distribución de caracteres plesiomorfos es compatible con la clasificación del resto de los taxa en cuestión.

El posible rol funcional del carácter y la evolución de los Octodontoídeos

La presencia de espinas o espículas penianas en los mamíferos es conocida desde 1866, en que fueron descritas en rata (22). Sin embargo, tanto su presencia como sus posibles roles fisiológicos no han sido considerados adecuadamente, como lo señalan Zarrow y Clark (30) al discutir los mecanismos que regulan la descarga de cantidades ovulatorias de LH en especies ovuladoras espontáneas. Además del papel de ritmos foto-regulados y de los esteroides ováricos, estos autores demuestran la validez de un tercer estímulo de tipo mecánico actuando a nivel de vagina y cervix uterino en rata, descrita como especie ovuladora espontánea. Además, sostienen que la presencia de espinas penianas en varios órdenes de mamíferos está correlacionada con la presencia de especies ovuladoras reflejas en esos mismos órdenes; simultáneamente, ellos contienen muchas especies no-gregarias, mientras que la ovulación espontánea ocurre asociada a animales que viven en grupos. "The advantage of reflex ovulation in animals which are not gregarious obvious" (op. cit. p. 350).

Además de las espinas pequeñas en casi todos los caviomorfos, es particularmente notoria la presencia de grandes espículas en algunos taxa que ya hemos sugerido como elementos funcionalmente similares a aquéllas, pero que por su tamaño ejercerían un efecto mayor y por su posición un efecto crítico. En efecto, en rata Zarrow y Clark (30) explican fallas anteriores en la inducción de ovulación en rata por estimulación mecánica sólo de vagina. En conjunto, esto sugiere un papel activo de tales estructuras en los procesos reguladores de ovulación de la hembra, posiblemente a nivel de LH. Incidentalmente, también se ha sugerido para el macho de *Octodon* una espermiación de apareamiento debido a una descarga aguda de LH post-coital (4).

En los Caviomorfos se presentan efectivamente ovuladores inducidos como *Galea*, *Ctenomys*, *Myocastor* (28) y posiblemente *Octodon* (26) pero los datos son escasos y tal vez nuevas investigaciones respecto del concepto de un continuum entre inducidos y espontáneos permitan contrastar su aplicabilidad en este

grupo. En todo caso, estos mecanismos parecen haber sido utilizados ampliamente y de manera relativamente fácil y/o rápida ya que aparecen en los extremos del continuum dos géneros muy emparentados como *Galea* y *Cavia* (28).

Con la información disponible, es sugerente explorar otras posibilidades de contrastación de la hipótesis anterior a través del examen de la historia evolutiva de aquella superfamilia que presenta las variaciones más drásticas del carácter, los Octodontoídeos. Si nuestro análisis filogenético del carácter es correcto ¿es posible encontrar alguna correlación entre la pérdida o el aumento de espículas con algunas características particulares de las distintas líneas filéticas?

Uno de los sucesos geológicos más importantes en la formación del actual Neotrópico es el elevamiento de los Andes a fines del Mioceno, lo que modificó el clima y la flora austral del continente desde condiciones húmedas hacia condiciones más xéricas (17, 6). Pascual et al. (16) sugieren que "tanto los echímidos como los octodóntidos habían encontrado acomodaciones ecológicas semejantes en el ámbito patagónico durante los tiempos santacruceses" (Mioceno) y que las modificaciones climáticas separaron drásticamente en su distribución hacia la actual, los echímidos a regiones húmedas y arbóreas, dejando atrás myocastóridos acuáticos, y los octodóntidos a regiones esteparias y de matorral seco. En esta última situación, el clima templado produce marcadas diferencias invierno-verano seco con un corto período primaveral de crecimiento vegetacional rápido y además se suceden años secos donde las disponibilidades alimentarias probablemente críticas deben reducir el tamaño poblacional. Como consecuencia, el período de reproducción más favorable en cuanto a disponibilidad alimentaria sería bastante más corto que en ambientes tropicales, donde el alimento de animales fundamentalmente herbívoros como los caviomorfos debería estar más permanentemente disponible. En este contexto, la sobrevivencia y expansión de los octodóntidos debería ser explicada también por algún mecanismo reproductivo que asegure la fecundación en el breve momento adecuado, en especial si consideramos la preñez prolongada, las camadas pequeñas y el tamaño corporal grande que caracterizan a los caviomorfos en comparación con

cricétidos. Los antecedentes anteriores sugieren que el aumento del número de espículas podría jugar algún papel importante en los mecanismos de ovulación tal que asegure la fecundación, preñez y lactancia cuando existen los recursos adicionales que los sustentan; ello se refuerza al considerar su parcial regresión en *Spalacopus*, cavador subterráneo que presenta una alimentación basada en bulbos subterráneos permanentes a lo largo del año (19, 20). *Octodon* y *Aconaemys*, en cambio, presentan dietas con vegetales verdes (29), más dependientes de condiciones ambientales. Similarmente, tales espículas se mantienen en Abrocómidos y Ctenómidos, que igual que los anteriores presentan distribución intermedia, así como los cávidos, también intermedios y Erethizóntidos (ver mapas de distribución en 1). A la inversa, los echímidos netamente tropicales y los caprómidos de las Antillas presentan regresión y desaparición de tales espículas, incluyendo también myocastóridos acuáticos australes, respecto de los cuales sospechamos ambientes más estables y disponibilidades alimentarias más permanentes.

A pesar de las excepciones encontradas, específicamente Dasipróctidos y Chinchillidos, hemos detallado un esquema general lógicamente coherente basado en ciertas correlaciones sugerentes, solamente con el objeto de estimular nuevos estudios biológicos que la sometan a prueba crítica. En este trabajo se presenta un intento de mostrar cómo la sistemática evolutiva moderna no sólo describe, nomina, agrupa y jerarquiza organismos sino también puede eventualmente explicar las razones biológicas de tales procesos y predecir consistentemente la distribución ordenada de todo un conjunto de propiedades biológicas significativas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con apoyos parciales del Proyecto Específico N° 3096, Programa de Historia Natural, Servicio de Desarrollo Científico y Creación Artística de la Universidad de Chile, Programa Especial de Citogenética y Programa Multinacional de Genética. OEA.-CHILE. El material IEUA fue facilitado generosamente por el licenciado Milton Gallardo y el de *Chinchilla* por el Prof. Claudio Palma. El manuscrito fue criticado y mejorado por el Prof. Raúl Godoy y los miembros del Laboratorio de Citogenética, y su transcripción estuvo a cargo de la Srta. Gra-

ciela Soler. Finalmente, agradezco la eficaz colaboración del Sr. Juan Oyarce O. en las capturas de terreno, la mantención del bioterio y en el cuidado de la colección.

SUMMARY

The reproductive characteristics of Caviomorph species had not been systematically applied to the design and contrastation of the various classifications of these Neotropical rodents. Their unique penian intromittent sac (Fig. 1a) is described in new material and compared with those published, verifying its general features as a homologous structure all over nineteen genera from twelve families. The numbers and distributions of its big spikes (Fig. 1c) are considered a good taxonomic character with three character states: present with 1-1 spikes in *Ctenomys* (Fig. 4a and 5a) or *Abrocoma* (Fig. 6) and 2-2 spikes in *Octodon* (Fig. 1c), *Aconaemys* (Fig. 2a) or *Spalacopus* (Fig. 3); absent with 0-0 spikes in *Chinchilla* (Fig. 7a) or *Myocastor*. This last state could be convergent regressions from a 1-1 state, being the 2-2 state a derived condition.

Such results are contrasted with the last published classification and phylogeny of the group (Fig. 8) where such 2-2 state is shared by the three studied Octodontidae (sensu stricto) genera. As a sinapomorph character, it is considered as a strong evidence of a holophyletic group, using the cladistic terminology.

The features and functional positions (Fig. 1d) of big spikes are compared with the small spines which cover the glans penis, concluding certain relations by origin and function. It is suggested that both are connected with a possible mechanical induction of reflex female ovulation. Looking for further substantiation of such hypothesis, the evolutionary history of the group is examined, trying to find some correlations between the increase or decrease of spikes with some particular characteristics of its possessors. A logical picture of relations is presented where such induced ovulation would be an efficient mechanism of assuring pregnancy when there is enough green food available in xeric environments. Such situation would help to explain the octodontid post-Miocene radiation together with the extinction of some echimyids on one hand, and their past and present distribution on the other. The de-

creased size of spikes in the burrowing *Spalacopus* (Fig. 3) with permanent food all around the year is taken as partial supportive evidence of such tentative picture.

REFERENCIAS

1. ANDERSON, S. KNOX-JONES, J. "Recent Mammal of the World", Ronald Press Co., N.Y., 1967.
2. BOCK, W.J., *Syst. Zool.* 22:375, 1974.
3. COLE, F.J., *J. Anat. and Physiol.* 32:141, 1897.
4. CONTRERAS, L.C., Informe Semestre Inv., Fac. Ci. U. de Chile, 1977.
5. DATHE, H., *Jahr. F. Morph. u. Mikrosk. Anat.*, b80: 1, 1937.
6. DUELLMAN, W.E., VELOSO, A.M. *Occ. Pap. Mus. Nat. U. of K.* 64:1, 1977.
7. HERSHKOVITZ, P., *Quart. Rev. Biol.* 44:1, 1969.
8. HIMMEL, E., E. LAGOS, R., "Introducción al Método Científico", Serv. Des. Doc. U. de Chile, 1977.
9. HOOPER, E.T., *Occ. Pap. Mus. Zool. U. de Mich.* 623: 1, 1961.
10. KEAST, A., en "Evolution, Mammals and Southern Continents", eds. A. Keast, F. Erk y B. Glass, Suny Press, N.Y., 433 pp., 1972.
11. LANDRY, S.O., *U. Cal. Publ. Zool.* 56:1, 1957.
12. LIDICKER, W.Z., *J. Mamm.* 49:609, 1968.
13. MAYR, E., *Z. Zool. Syst. Evolut.forsch.* 12:94, 1974.
14. MAYR, E., "Principles of Systematic Zoology", Mc Graw Hill, 428 pp., 1969.
15. PASCUAL, R., *Rev. Mus. de la Plata, Paleont.* 35:V: 259, 1967.
16. PASCUAL, R., PISANO, J., ORTEGA, E., *Ameghiniana*, 4:19, 1965.
17. PATTERSON, B., PASCUAL, R. *Quart. Rev. Biol.*, 43:409, 1968.
18. POCOCK, R.I., *Proc. Zool. Soc. London* 1922: 365, 1922.
19. REIG, O.A., *J. Mamm.* 51:592, 1970.
20. REIG, O.A., SPOTORNO, A., FERNÁNDEZ, R., *Biol. J. Linn. Soc.* 4:29, 1972.
21. RINGUELET, R.A., *Physis*, 22:151, 1961.
22. SCHWEIGGER-SEIDEL, F., *Virchows Arch. Path. Anat. Physiol.* 37:219, 1866.
23. SLOBODKIN, L.B. en "Population Biology and Evolution", ed. R. C. Lewontin, Syracuse University Press, 1968.
24. SPOTORNO, A.E., *An. Mus. Hist. Nat. (Valp.)* 9:141, 1976.
25. SPOTORNO, A.E., en *Actas III Cong. Lat. Gen., Montevideo, Uruguay, publ. UNESCO*, pp. 179-187, 1977.
26. WEIR, B.J., *Lab. An* 4:83, 1970.
27. WEIR, B.J., *Symp. Zool. Soc. Lond.* 34:265, 1974.
28. WEIR, B.J., ROWLANDS, I.W., *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 4:139, 1973.
29. WOODS, CH. A., BORAKER, D.K., *Mamm. Spec.* 67: 1, 1975.
30. ZARROW, M.X., CLARK, J.H., *J. Endocr.* 40:343, 1968.