

# Morfometría y sistemática del subgénero *Akodon* (*Rodentia*) en Chile

Morphometry and systematics of subgenus *Akodon* (*Rodentia*) in Chile

JOSE YAÑEZ\*, JOSE VALENCIA\*\*, FABIAN JAKSIĆ\*\*\*

(Recibido para publicación el 3 de octubre de 1977)

YÁÑEZ, J., VALENCIA, J., JAKSIĆ, F. Morfometría y sistemática del subgénero *Akodon* (*Rodentia*) en Chile. (Morphometry and systematics of subgenus *Akodon* (*Rodentia*) in Chile). Arch. Biol. Med. Exper. 12:197-202, 1979.

The morphometric analysis of ten corporal, cranial, and dental characters is carried out in three out of four Chilean species of the rodent subgenus *Akodon*: *A. olivaceus*, *A. xanthorhinus*, and *A. andinus*. There is a marked latitudinal cline for all characters, which involves both *A. olivaceus* and *A. xanthorhinus*. As conclusion it is suggested this latter taxon to be a subspecies of *A. olivaceus*.

## AKODON SISTEMÁTICA BIOMETRIA CLINE

### INTRODUCCION

El subgénero *Akodon* (1, 2), género según Reig (3), tiene en Chile cuatro especies (4): *A. olivaceus*, *A. andinus*, *A. xanthorhinus* y *A. markhami*, todas alopátricas y con un número variable de subespecies reconocidas (4, 5). Estas son cinco para *A. olivaceus* (*olivaceus*, *pen-canus*, *mochae*, *brachiotis* y *beatus*); dos para *A. andinus* (*andinus* y *lutescens*); dos para *A. xanthorhinus* (*xanthorhinus* y *canescens*) y, finalmente, *A. markhami* que es monotípico.

Tales especies fueron definidas en base a diferencias de color del pelaje y a supuestas discontinuidades de caracteres como la longitud de la cola y largo del rostro (5, 6). Su sistemática permanece oscura (3), y la clasificación de

Osgood (5) no ha sufrido más cambios que la adición de la especie *A. markhami* y la sinonimia de *A. andinus dolichonyx* con *A. a. lutescens* (7).

Recientemente se han publicado antecedentes de los cariotipos y de la morfología dentaria en algunas especies de *Akodon*. Estos trabajos dan lugar a nuevas dudas sobre las relaciones filogenéticas de las especies, antes que resolver su sistemática. Por ejemplo, Bianchi *et al.* (8) y Spotorno y Fernández (9) mostraron que la morfología cromosómica de *A. olivaceus*, *A. andinus* y *A. xanthorhinus* es extremadamente semejante. Por otra parte, Yáñez y Jaksic (10) demuestran la existencia de un cline del largo y número de flexus de la arcada molar, en cuatro de las cinco subespecies de *A. olivaceus* y en *A. xanthorhinus*. Un cline similar se encuentra también en la longitud corporal (11).

\*Museo Nacional de Historia Natural. Casilla 787, Santiago.

\*\*Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago.

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

Las razones que nos indujeron a realizar el análisis cuantitativo de algunos caracteres de estas especies, son las siguientes:

- a) las cuatro especies de *Akodon* son completamente alopátricas, lo que sólo permite sospechar su calidad de semiespecies (12, 13),
- b) la similitud de la morfología cromosómica, que refuerza la razón anterior y,
- c) la ordenación clinal que puede darse a los caracteres dentarios y al largo del cuerpo de las subespecies de *A. olivaceus* y de *A. xanthorhinus*. Este sería un argumento que desviaría la calidad de sus subespecies (13, 14, 15).

### MATERIAL Y METODOS

En este estudio utilizamos un total de 176 ejemplares adultos de *Akodon* de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural, del British Museum (Natural History), y del Prof. Angel Spotorno. Para cada espécimen registramos las siguientes medidas de longitud (en mm): cuerpo LC, cola Lc, oreja LO, y pata LP. Además, las siguientes medidas del cráneo: longitud máxima sin nasales LMSN, ancho a nivel del arco zigomático AAZ, largo de la arcada molar LAM, y longitud del rostro prearcada molar LR; todas con una precisión de 0,1 mm. El número de flexus externos de la fila de molares NFLX, y el índice de resistencia dentaria IRD, descritos por Yáñez y Jaksic (16) los utilizamos como estimadores dentarios.

*Tabla I. Caracterización estadística de las subespecies estudiadas.* Los números sin paréntesis son los promedios (mm) obtenidos para cada carácter en cada una de las subespecies; entre paréntesis sigue el tamaño de la muestra. Con asterisco aparecen todos los caracteres que difieren significativamente entre cada subespecie y la referencia (*olivaceus*). *r* es el índice de correlación obtenido

Examinamos 52 especímenes de *A. olivaceus olivaceus*: 16 de Coquimbo, 20 de Aconcagua, 5 de Santiago, 2 de Colchagua y 9 de Talca; 68 de *A. olivaceus brachiotis*: 5 de Malleco, 7 de Osorno y 56 de Chiloé; 9 de *A. olivaceus beatus* de Coihaique; 30 de *A. xanthorhinus canescens*: 5 de Puerto Ibáñez y 25 de Tierra del Fuego; 17 de *A. xanthorhinus xanthorhinus* de Punta Arenas. Estos eran todos los adultos que existían en las colecciones mencionadas; los juveniles no fueron utilizados en este trabajo.

El estudio de las diferencias entre estas subespecies, para cada uno de los caracteres enumerados, lo realizamos mediante un análisis de la varianza (un criterio), y comparamos los promedios aplicando el test de Scheffé (17).

### RESULTADOS

La tabla I muestra que las subespecies comparadas difieren en todos los caracteres craneométricos y dentarios con respecto a *olivaceus*. Sin embargo, en los caracteres corporales sólo hay diferencias significativas persistentes en LO. Tal situación probablemente se debe a la menor exactitud de las medidas corporales, por su compresibilidad y la variedad de autores que las hicieron. La craneometría, en cambio, la realizaron exclusivamente J. Yáñez y J. Valencia.

En la tabla I también aparecen los coeficientes de correlación obtenidos para la regresión lineal entre cada carácter y la latitud de proce-

para la regresión lineal de cada carácter a través de la latitud (correspondiente a la localidad de procedencia del grueso de la muestra; entre paréntesis bajo cada subespecie). *P* es el nivel de significatividad de la regresión. El significado de las siglas se puede leer en la sección Material y Métodos.

TABLA I

Carácter (mm)	<i>olivaceus</i> (33° 00' LS)	<i>brachiotis</i> (42° 00' LS)	<i>beatus</i> (34° 30' LS)	<i>canescens</i> (51° 30' LS)	<i>xanthorhinus</i> (53° 00' LS)	<i>r</i>	<i>P</i>
1) LMSN	24.98 (7)	23.98* (20)	—	—	23.44* (3)	-.97	> .10
2) AAZ	13.25 (14)	12.09* (18)	—	—	12.07* (3)	-.84	> .20
3) LAM	4.00 (32)	3.54* (37)	3.34* (5)	3.49* (19)	3.40* (3)	-.88	< .05
4) LR	8.09 (20)	7.54* (27)	7.53* (5)	6.93* (19)	7.17* (3)	-.96	< .02
5) NFLX	5.00 (16)	7.60* (14)	8.60* (5)	10.20* (6)	9.90* (3)	.99	< .01
6) IRD	1.28 (13)	2.16* (14)	2.58* (5)	2.98* (6)	2.91* (3)	.98	< .01
7) LC	102.61 (45)	97.82 (68)	100.10 (9)	95.03* (29)	96.23 (17)	-.89	< .05
8) Lc	67.84 (44)	76.13* (68)	70.89 (9)	55.40* (30)	55.71* (17)	-.67	> .20
9) LP	22.11 (45)	21.51 (68)	22.11 (9)	21.43 (30)	20.65* (17)	-.74	> .10
10) LO	17.64 (45)	15.54* (68)	15.78* (9)	14.41* (29)	13.78* (17)	-.97	< .01

dencia de cada muestra. Los coeficientes de correlación son altos para casi todos los caracteres, exceptuando Lc y LP. La falta de significación de LMSN y de AAZ es consecuencia del tamaño pequeño de la muestra. Puede notarse, además, que LP no varía significativamente con la latitud de procedencia de las muestras, y que el carácter más variable de las cinco subespecies es Lc: *brachiotis* es la subespecie de cola más larga, mientras que *xanthorhinus* y *canescens* la tienen muy corta. Estas diferencias también las percibió Osgood (5). Los caracteres dentarios NFLX e IRD son los únicos que aumentan cuantitativamente con la latitud (véase también 10). Las dimensiones corporales y craneanas

restantes decrecen con alta correlación latitudinal, lo cual es congruente con la disminución efectiva del tamaño corporal de las subespecies.

En la tabla II aparecen cuantificadas las diferencias absolutas (significativas) entre cada subespecie, y su importancia porcentual. La menor cantidad de diferencias aparece entre los pares geográficamente vecinos: *brachiotis-beatus*, *beatus-canescens* y *canescens-xanthorhinus*. Las diferencias entre subespecies se acumulan a medida que sus rangos geográficos se alejan de la referencia (*olivaceus*). Esto es esperable cuando los caracteres varían en forma clinal.

Tabla II. Número de diferencias significativas entre las subespecies. En la porción superior derecha de la tabla, aparece la cantidad de diferencias significativas entre cada subespecie (numerador) con respecto a la cantidad de ca-

racteres considerados (denominador). En la porción inferior izquierda de la tabla, la cantidad de diferencias significativas se muestra como porcentaje del total de caracteres considerados en cada comparación.

TABLA II

	<i>olivaceus</i>	<i>brachiotis</i>	<i>beatus</i>	<i>canescens</i>	<i>xanthorhinus</i>
<i>olivaceus</i>	—	8/10	5/8	7/8	9/10
<i>brachiotis</i>	0.80	—	0/8	5/8	5/8
<i>beatus</i>	0.63	0.00	—	1/8	1/8
<i>canescens</i>	0.88	0.63	0.13	—	0/8
<i>xanthorhinus</i>	0.90	0.63	0.13	0.00	—

La tabla III presenta siete caracteres ponderados con respecto a la longitud corporal, para cada espécimen examinado. Las correlaciones con la latitud no son significativas, excepto para

LRp y para LOp. Los cinco índices de correlación que no son significativos, demuestran que las subespecies estudiadas mantienen constantes sus proporciones corporales, a pesar de la di-

Tabla III. Dimensiones ponderadas de las subespecies estudiadas. Los números corresponden al promedio obtenido para el cociente entre la dimensión de cada carácter de la tabla I, y la longitud corporal de los ejemplares de cada subespecie estudiada. *r* es el índice de correlación obtenido para la regresión lineal entre los caracteres ponde-

rados (el sufijo "p" de las siglas hace mención a este hecho), y la latitud de procedencia de las muestras (véase tabla I). *P* es el nivel de significatividad de la regresión. El significado de las siglas se puede leer en la sección Material y Métodos. Los números muestrales en que están basados los promedios, son los mismos que aparecen en la tabla I.

TABLA III

Carácter	<i>olivaceus</i>	<i>brachiotis</i>	<i>beatus</i>	<i>canescens</i>	<i>xanthorhinus</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
1) LMSNp	.243	.245	—	—	.243	-.06	> .20
2) AAZp	.129	.124	—	—	.125	-.72	> .20
3) LAMp	.039	.036	.033	.036	.035	-.65	> .20
4) LRp	.079	.077	.075	.073	.074	-.97	< .01
5) Lcp	.661	.783	.708	.583	.579	-.54	> .20
6) LPp	.215	.220	.221	.226	.215	-.40	> .20
7) LOp	.172	.159	.158	.152	.143	-.96	< .01

ferente latitud de origen. Por otra parte, LRp muestra que las subespecies de más al sur tienen el rostro más corto, y LOp indica que también existe una reducción relativa del tamaño de la oreja en el gradiente latitudinal.

Con fines comparativos, presentamos los datos obtenidos de nueve ejemplares de *A. andinus lutescens* de Tarapacá (18°10'LS): LC 91.72; Lc 58.11; LP 19.78; LO 13.67; Lcp 0.634; LPp 0.216; y LOp 0.149. Como sólo obtuvimos las pieles, sólo figuran medidas corporales. Tales resultados muestran que *A. andinus lutescens* es la más pequeña de las subespecies estudiadas; además, difiere significativamente (Test "t" de Student) de *olivaceus* en los cinco caracteres corporales analizados, contrariamente a las demás subespecies estudiadas. Lcp y LPp son muy similares a los de *olivaceus*. Sin embargo, su oreja es relativamente más pequeña que la de *olivaceus*, y comparable a la de *xanthorhinus*.

#### DISCUSION

Al analizar cuantitativamente diez caracteres de uso corriente en mastozoología, para cinco de las subespecies del género *Akodon*, hemos constatado que ocho de éstos disminuyen sus dimensiones hacia el sur, con la excepción de los caracteres dentarios NFLX e IRD, que aumentan en un cline de norte a sur. Este par de tendencias dentarias han sido interpretados como adaptación a regímenes alimenticios de abrasividad creciente, o bien a una dieta con menor cantidad de insectos (10). Se ha demostrado que la dieta de *olivaceus* en la zona de Coquimbo a Santiago incluye muchos insectos (18), aunque no se ha probado que coma menos insectos en localidades de más al sur (19, 20). Por otra parte, tampoco es conocida la abrasividad relativa de la dieta de los *Akodon*, de manera que la explicación del fenómeno descrito continúa siendo hipotética.

El carácter longitud de la oreja (LO), y éste mismo ponderado con la longitud corporal (LOp) decrece a medida que aumenta la latitud de la muestra. Lo mismo ocurre con LR y LRp. Ambas situaciones podrían haberse predicho a partir de la regla de Allen (véase 12), la cual supone que el tener apéndices relativamente más cortos es una ventaja para vivir en climas

fríos, ya que ellos disminuyen la disipación de calor. Aunque esta reducción relativa de los apéndices se da en los caracteres citados, no ocurre lo mismo con el largo de la pata (LP ni LPp) que no disminuye con la latitud, sino que se mantiene constante. Además, las subespecies del sur (*brachiotis* y *beatus*), que viven a temperaturas promedio mucho más bajas que *olivaceus* (21), tienen colas bastante largas, violando la predicción de la regla. Por otra parte, *xanthorhinus* y *canescens*, que provienen de latitudes aún más altas, sí que muestran una reducción efectiva de la cola. Es posible que estas diferencias tengan relación con los distintos hábitos de las subespecies. Por ejemplo, siendo *brachiotis* y *beatus* típicos habitantes del bosque (5), podrían tener adaptaciones para trepar o saltar, que son favorecidas cuando las colas son alargadas (22, 23, 24, 25). Sin embargo, también podría ocurrir que la cola no sea un órgano importante en la disipación del calor (26), por lo que no estaría sujeta a selección en una dirección determinada. En el mejor de los casos, nuestras evidencias sugieren que las predicciones de la regla de Allen sobre tamaño de los apéndices podrían desvirtuarse en presencia de presiones selectivas más fuertes que aquéllas concernientes a la termorregulación.

En resumen, hemos encontrado diferencias significativas entre varios de los caracteres de las cinco subespecies analizadas (tabla I). Sin embargo, estas diferencias tienden a desaparecer cuando se las pondera con los tamaños corporales de los especímenes de cada muestra (tabla III), lo cual puede significar que la variación latitudinal absoluta de los caracteres estudiados es sólo un correlato de la disminución efectiva en tamaño corporal de las subespecies.

Por otra parte, aun cuando hubiéramos encontrado una mayor cantidad de diferencias relativas entre los taxa estudiados, nos queda el problema que la demostración de diferencias fenotípicas no significa necesariamente divergencia evolutiva (véase 27), ni justifica por sí sola categorizaciones específicas o subespecíficas (12, 13, 14, 28). Sin embargo, en el caso de la fauna chilena, ha sido práctica habitual el erigir taxa de roedores utilizando detalles descriptivos insignificantes (29, 30) o imprecisos (20, 31). La discusión sobre algunos "tipos" de Philippi en Osgood (5) ilustra con

claridad los problemas que genera este proceder. En el trabajo de Spotorno (32) puede reconocerse lo que queremos significar como descripciones precisas y no subjetivas.

En el caso de las subespecies analizadas en este estudio, hemos mostrado que seis de los diez caracteres considerados varían en forma claramente clinal con la latitud (tabla 1), y que otros dos probablemente presentan la misma tendencia (LBSN y AAZ). En todos los casos, las subespecies de *A. xanthorhinus* se presentan como partes no discontinuas de las tendencias descritas. Esta clinalidad de los caracteres hace difícil de defender incluso la categoría subespecífica de los taxa implicados (12, 13, 15, 28). Si además consideramos la evidencia proporcionada por otros autores en cuanto a los cariotipos (8, 9), encontramos que los taxa supuestamente diferenciados a nivel específico, no son distinguibles por su morfología cromosómica.

En esta situación, en que hemos encontrado que las diferencias entre dos supuestas especies no son mayores que las que existen entre sus propias subespecies, creemos justificado proponer la eliminación de la categoría específica de *A. xanthorhinus*, incorporando sus dos subespecies a la especie *A. olivaceus*, de nominación más antigua (véase 5).

#### SUMMARY

A morphometric analysis of ten characteristics referring to corporal, cranial, and dental features, was carried out for three of the four Chilean species belonging to the subgenus *Akodon*: *A. olivaceus*, *A. andinus*, *A. xanthorhinus*; *A. markhami* not seen. Our results show that dimensions of corporal and cranial characters of *A. olivaceus* decrease with latitude. *A. xanthorhinus*, which replaces geographically the former species in the southernmost latitudes, follows the same cline. On the other hand, number and density of molar crests of *A. olivaceus* increase with latitude, and *A. xanthorhinus* again appears at the extreme of the cline. Regarding corporal traits, *A. andinus* differs more from typical *A. olivaceus* than the latter differs from *A. xanthorhinus*. The ecogeographic Allen's rule is discussed in relation to these trends.

Finally, on basis of caryotypic and morphometric evidences, we propose that *A. xanthorhinus* is a subspecies of *A. olivaceus*.

#### AGRADECIMIENTOS

Estamos muy agradecidos a Angel Spotorno, quien nos facilitó material de su colección, nos proporcionó literatura referente al tema, y con quien discutimos algunos aspectos del trabajo que presentamos. También reconocemos la amplia cooperación prestada por Jurgem Rottmann y Sterling Miller en la fase de recolección de datos. Juan Carlos Torres y Eduardo Fuentes hicieron valiosas sugerencias sobre el manuscrito. Las personas nombradas no necesariamente concuerdan con el enfoque del trabajo, o con las opiniones aquí vertidas.

#### REFERENCIAS

1. ELLERMAN, J.R., "The Families and Genera of Living Rodents". London, British Museum (Nat. Hist.), 1940.
2. SIMPSON, G.G., Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85:1, 1945.
3. REIG, O.A., Ph. D. Thesis, London, University College, 1972.
4. MILLER, S.D., ROTTMANN, J., "Guía para el Reconocimiento de Mamíferos Chilenos". Santiago, Ed. Gabriela Mistral, 1976.
5. OSGOOD, W.H., Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. 30: 1, 1943.
6. GREER, J.K., Publ. Mus. Mich. State Univ., Biol. Ser. 3:51, 1965.
7. MILLER, S.D., ROTTMANN, J., Informe Interno CONAF (mim.), Santiago, 1976.
8. BIANCHI, N.O., REIG, O.A., MOLINA, O.J., DULOUT, F.N., Evolution 25:724, 1971.
9. SPOTORNO, A., FERNÁNDEZ, R., Mamm. Chrom. Newsl. 17:13, 1976.
10. YÁÑEZ, J.L., JAKSIĆ, F., Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 35:105, 1977.
11. JAKSIĆ, F., Tesis Lic. Depositada Bibl. Fac. Ciencias, U. Chile, Santiago, 1977.
12. MAYR, E., "Animal Species and Evolution". Cambridge, Belknap Press, 1963.
13. MAYR, E., "Principles of Systematic Zoology". New York, Mc Graw-Hill, 1969.
14. LIDICKER, W.Z., Syst. Zool. 11:160, 1962.
15. DE BLASE, A.F., MARTIN, R.E., "A Manual of Mammalogy". Iowa, W.M. C. Brown, 1974.
16. YÁÑEZ, J.L., JAKSIĆ, F., Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 35:113, 1977.
17. SNEDECOR, G.W., COCHRAN, W.G., "Statistical Methods". Iowa, The Iowa State University Press (6<sup>th</sup> Ed.), 1969.
18. FULK, G.N., Occas. Papers Mus., Texas Tech. Univ. 33:1, 1975.
19. REISE, D., VENEGAS, W., Bol. Soc. Biol. (Concepción) 47:71, 1974.
20. PINE, R.H., Mammalia 40:63, 1976.
21. HAJEK, E.R., DI CASTRI, F., "Bioclimatografía de Chile". Santiago, Dir. Inv. V.R.A. Universidad Católica, 1975.

22. HORNER, B.E., *Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Michigan* 67:1, 1954.
23. SIEGEL, M.I., *Amer. J. Phys. Anthrop.* 33:101, 1970.
24. SIEGEL, M.I., VAN METER, R., *J. Mamm.* 54:275, 1973.
25. BLAIR, W.F., *Evolution* 4:253, 1950.
26. SCHOLANDER, P.F., *Evolution* 9:15, 1955.
27. HELLMICH, W.C., *Evolution* 5:359, 1951.
28. WILSON, E.O., BROWN, W.L., *Syst. Zool.* 2:97, 1953.
29. PHILIPPI, R.A., *Anal. Mus. Nac. Chile, Ent.* 14a, Zool., 1900.
30. TEXERA, W.A., *Ans. Inst. Pat. (Chile)* 6:163, 1975.
31. PINE, R.H., *Ans. Inst. Pat. (Chile)* 4:423, 1973.
32. SPOTORNO, A.E., *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso,* 9:141, 1976.

Recientemente ha aparecido una obra póstuma del Dr. Guillermo Mann Fischer ("Los pequeños mamíferos de Chile", *Gayana: Zoología* 49, 1-342, 1978), en que este autor plantea "...la necesidad de expresar tan cercano parentesco (de *A. olivaceus* con *A. xanthorhinus*) reuniendo ambas formas como razas geográficas de una misma especie...". En vista de la reconocida experiencia sistemática y taxonómica del Dr. Mann y de nuestra coincidencia de juicio, formalmente proponemos las siguientes nuevas combinaciones: *Akodon olivaceus xanthorhinus* (Waterhouse, 1837) Yáñez, Valencia *et* Jaksic; *nov. comb.* y *Akodon olivaceus canescens* (Waterhouse, 1837) Yáñez, Valencia *et* Jaksic; *nov. comb.* con esto, *Akodon (Akodon) olivaceus* en Chile quedaría representado por 7 subespecies: *beatus*, *brachiotis*, *canescens*, *mochae*, *pencanus*, *olivaceus* y *xanthorhinus*.