



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Relaciones filogenéticas de la Tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares

**Teta, Pablo Vicente**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Pardiñas, Ulyses F.J.

Co-dirección: Prevosti, Francisco J.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2013

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20131210001319>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA TRIBU ABROTRICHINI (RODENTIA, CRICETIDAE):  
ANÁLISIS SEPARADOS Y COMBINADOS DE EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS Y MOLECULARES

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata

TESISTA:

PABLO VICENTE TETA

Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional  
Patagónico, CC 128, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

DIRECTOR:

ULYSES F. J. PARDIÑAS

Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional  
Patagónico, CC 128, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina

CO-DIRECTOR:

FRANCISCO J. PREVOSTI

Cátedra de Introducción a la Taxonomía, Facultad de Ciencias Naturales y Museo,  
Univ. Nacional La Plata y Museo Argentino de Cs. Naturales “Bernardino Rivadavia”  
Buenos Aires, Av. A. Gallardo 470, (C1405DJR) Buenos Aires, Argentina.



## ÍNDICE

---

|  |           |
|--|-----------|
| AGRADECIMIENTOS  | iii       |
| RESUMEN  | vi        |
| ABSTRACT   | viii      |
| <b>CAPÍTULO 1. Introducción</b>  | <b>1</b>  |
| Historia taxonómica  | 2         |
| Contenido y problemática de la tribu Abrotrichini  | 4         |
| Hipótesis  | 6         |
| Objetivos  | 6         |
| Objetivo general   | 6         |
| Objetivos específicos  | 7         |
| Sumario de los capítulos   | 7         |
| Apéndice 1   | 9         |
| <b>CAPÍTULO 2. Filogenia de la tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares</b> | <b>10</b> |
| Introducción   | 10        |
| Materiales y métodos   | 12        |
| Especímenes  | 12        |
| Selección de taxones   | 12        |
| Selección de caracteres  | 23        |
| Análisis filogenético  | 24        |
| Resultados   | 24        |
| Descripción de caracteres  | 24        |
| Morfología externa   | 25        |
| Cráneo   | 28        |
| Dentición  | 37        |
| Esqueleto postcraneano   | 42        |

|  |     |
|--|-----|
| Pene y glándulas reproductivas accesorias masculinas   | 43  |
| Aparato digestivo  | 44  |
| Relaciones filogenéticas   | 60  |
| Discusión  | 63  |
| Sumario taxonómico   | 66  |
| Apéndice 1   | 80  |
| Apéndice 2   | 83  |
| Apéndice 3   | 84  |
| Apéndice 4   | 87  |
| <br>   |     |
| <b>CAPÍTULO 3. Variación morfológica cualitativa y cuantitativa en <i>Abrothrix longipilis</i> Waterhouse 1837 (Cricetidae, Sigmodontinae)</b> | 91  |
| Introducción   | 91  |
| Materiales y métodos   | 93  |
| Resultados   | 100 |
| Discusión  | 107 |
| Apéndice 1   | 115 |
| Apéndice 2   | 119 |
| Apéndice 3   | 122 |
| <br>   |     |
| <b>CAPÍTULO 4. Revisión del registro fósil Plio-Pleistoceno de la tribu <i>Abrotrichini</i> (Rodentia, Cricetidae)</b>                         | 134 |
| Introducción   | 134 |
| Materiales y métodos   | 137 |
| Paleontología descriptiva  | 137 |
| Discusión  | 150 |
| Posición tribal de <i>A. (Ab.) kermacki</i> y <i>A. (Ab.) magnus</i>   | 150 |
| Biocrón de la tribu <i>Abrotrichini</i> y biogeografía   | 152 |
| <br>   |     |
| <b>CAPÍTULO 5. Conclusiones</b>  | 155 |
| <br>   |     |
| <b>CAPÍTULO 6. Bibliografía</b>  | 160 |

---

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el resultado de un esfuerzo en el cual, directa o indirectamente, participaron numerosas personas, leyendo, opinando, corrigiendo, teniéndome paciencia, dándome ánimo y acompañándome.

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores. A Ulyses F. J. Pardiñas por haberme confiado este proyecto de tesis, por su amistad y por su generosidad para compartir conocimientos. A Francisco J. Prevosti, por haberme guiado con solvencia en la realización de los análisis cladísticos, por responder con rapidez cada consulta y por su valioso aporte en la discusión de los resultados. A ambos, además, por la lectura crítica y constructiva del texto.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por permitirme desarrollar la investigación que compone esta tesis (PICT 2008-0547 a U. Pardiñas). El Centro Nacional Patagónico me proporcionó el lugar y parte de las comodidades necesarias para el trabajo diario.

A Guillermo D'Elía, por haberme alojado varias veces en su casa de Valdivia, por su amistad y las secuencias gentilmente cedidas. Guillermo, además, me alentó a revisar la taxonomía de *Abrothrix longipilis*.

Distintos aspectos de estas tesis, tanto teóricos como metodológicos, fueron discutidos a lo largo de los años con colegas y amigos, que aportaron sus puntos de vista, experiencia y conocimientos y que además me facilitaron fotografías, anotaciones y bibliografía. Vaya mi gratitud a Mónica Buono, Daniela C. de Tommaso, Carola Cañón Valenzuela, Guillermo D'Elía, David Flores, Anahí Formoso, Fernando Fernández, Carlos Galliari, Jonathan Guzmán, Pablo J. Jayat, Pablo Ortiz, Ulyses F. J. Pardiñas, Bruce Patterson, Javier Pereira, Darío Podestá, Francisco J. Prevosti, Martín Ramírez, Valentina Segura, Mauro Tammone, Julio Torres y Daniel Udrizar Sauthier.

Este trabajo se vio beneficiado por las colectas realizadas en campañas recientes, que no pocas veces redundaron en la captura de ejemplares que ahora son parte de esta tesis. A riesgo de omitir alguno, extiendo mi gratitud a Germán Cheli, Erika Cuellar Soto, Guillermo D'Elía, Matías Feijoo, Fernando Fernández, Carlos Galliari, Marcela Lareschi, Enrique Lessa, Nicolás Martínez Román, Graciela Navone, Joaquín Pardiñas (el niño que captura los ratones con la mano), Ulyses F. J. Pardiñas, Rosario Robles, Juliana Sánchez, Mauro Tammone, Ivanna Tomasco, Daniela de Tommaso, Daniel Udrizar Sauthier, Lourdes Valdez y Damián Voglino.

A Guillermo D'Elía (UACH), Alejandro Dondas (MMP), David Flores (MACN), Alejandro Kramarz (MACN), Joao de Oliveira (MNRJ) y Diego Verzi (MLP) por facilitarme el ingreso a las colecciones biológicas a su cuidado y por el préstamo de materiales. También a Sergio Lucero (MACN), Stella Maris Álvarez (MACN), Itatí Olivares (MLP) y Fredy Mondaca (UACH), por haber atendido numerosas consultas y por haberme hecho siempre un lugar para poder revisar esas mismas colecciones. A Laura Cruz, J. Pablo Jayat y Pablo Ortiz por facilitarme muestras para su estudio.

La lectura crítica de Anahí Formoso y Daniela C. de Tommaso permitió clarificar numerosos aspectos de la redacción, detectando errores y omisiones. Daniela, además, me ayudó con la medición de especímenes y la confección de los apéndices para el capítulo 2.

A Gerardo Cueto, por su paciencia para enseñarme algunas técnicas estadísticas de análisis multivariado y por haber leído críticamente el capítulo 3 de esta tesis.

Varias personas me ayudaron a gestionar mi ingreso en la carrera del doctorado, cumplimentando con trámites y presentaciones. Agradezco especialmente a Graciela Navone, por haber sido artífice de que mis papeles llegasen siempre en tiempo y forma a la Secretaría de Postgrado. También a Micaela Martínez, que realizó varios pedidos a mi nombre en la Facultad de Ciencias Veterinarias (UBA). La Secretaría de Postgrado respondió con rapidez cada consulta que hice a lo largo de estos dos años.

A mis padres, porque me apoyaron en la carrera que elegí y me alentaron a seguir adelante. A mi hermana Natalia, por haberme enseñado a trabajar con imágenes.

A los amigos de toda la vida, por demostrarme que los vínculos, cuando son sólidos, no se mellan con el paso del tiempo: Daniel L. Fuschetto, Leonardo M. Fuschetto, Alberto L. Luna, J. Uriel Zalazar y Silvina De Santo.

A Diego Campos Carlés, Fernando Miñarro, Carolina Panti y Fernandito Silveira, porque aunque nos veamos unas pocas veces al año, su presencia es virtualmente permanente, por los sanos debates y por haber estado cuando fue necesario.

En la Facultad de Ciencias Veterinarias, ya en la recta final, fue fundamental el apoyo y amistad de Sabrina Galdonovo, Fernando Lagares, Marcela Mascolo, Javier Mazziotti, Mauro Pascuzzo, Diego Tanzi, Paula Vázquez y Federico González Videla.

En Puerto Madryn, Ulyses y Anahí me escucharon más de una vez en los momentos difíciles y me dieron buenos consejos, los que por supuesto no seguí.

A Elio Massoia, quien lamentablemente ya no está entre nosotros, por haberme introducido, allá lejos y hace tiempo, en el estudio de ratas y ratones. Su gabinete en el Museo Argentino de Ciencias Naturales era un lugar de paso obligado una o mas veces por semana. Como veterinario, nunca tuve una educación formal en zoología, que fue en buena medida reemplazada por mi vinculación con Julio Contreras. Julio no sólo me facilitó bibliografía (recomendándome que leer y en que orden), sino que además me enseñó a pensar como científico. Yolanda Davies, por entonces, me entrenó en la preparación de materiales y compartió su conocimiento en esas temáticas. También a María Teresa Boschín, que desde el Museo Etnográfico “Juan Bautista Ambrosetti”, me ofreció la posibilidad de revisar materiales arqueológicos por primera vez y por brindarme la experiencia de trabajar en equipo. De aquellas épocas, me queda también la amistad de Analía Andrade y Agustín J. Cordero, con quien compartimos campo y gabinete, cuando todavía estábamos lejos de pensarnos seriamente como investigadores.

A todos, mi más sincero agradecimiento.

## RESUMEN

La tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae) es uno de los clados de Sigmodontinae más recientemente diagnosticados. Su distribución es fundamentalmente andino-patagónica, con mayor diversidad de especies en el sur de Argentina y Chile. En esta tesis se evaluaron las relaciones filogenéticas entre sus integrantes, utilizando 21 taxones terminales (20 vivientes y uno fósil) y un grupo externo (*Wiedomys*). Se realizó un análisis cladístico a través de búsquedas exactas y heurísticas de 99 caracteres morfológicos (16 del tegumento, 42 craneanos, 29 dentarios, 4 postcraneanos, 7 sexuales masculinos y 1 del aparato digestivo) y dos marcadores moleculares (uno mitocondrial [citocromo b; 746 pares de bases] y otro nuclear [IRBP, proteína intersticial de unión al retinol; 1137 pb]). Los datos fueron considerados por separado y en conjunto, bajo pesos iguales e implicados. En todos los casos se recuperó una división mayor entre un clado de formas cursoriales-escansoriales (*Abrothrix*) y otro de formas semifosoriales a fosoriales (*Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys*, *Pearsonomys*). El análisis cladístico corroboró la monofilia de *Abrothrix*, aunque a juzgar por el grado de diferenciación morfológica entre grupos de especies queda abierta la posibilidad de que este taxón pueda escindir-se en al menos cuatro entidades de nivel genérico. Dentro del clado de formas fosoriales, las dos especies reconocidas para *Chelemys* no formaron un grupo monofilético y se confirmó la parafilia de *Geoxus* con respecto a *Pearsonomys*. Para ajustar el esquema clasificatorio con la hipótesis filogenética presentada en esta tesis se describe un género nuevo para contener a “*Chelemys*” *macronyx* y se incluye a *Pearsonomys* en la sinonimia de *Geoxus*. Se ofrecen diagnósis enmendadas para todos los géneros de Abrotrichini, aclarando los límites y contenidos de cada uno. En una segunda instancia, se estudió la taxonomía alfa de *Abrothrix longipilis*, uno de los abrotriquinos más ampliamente distribuidos en Argentina y Chile. Se realizó un análisis morfológico cualitativo (seis caracteres discretos) y cuantitativo (18 medidas cráneo-dentarias) de 471 especímenes, agrupados primero según un criterio geográfico y luego según su pertenencia a los clados definidos por un estudio filogeográfico previo. Los análisis multivariados (análisis de componentes principales, análisis discriminantes “libres de tamaño”) indican que en su actual concepción, *A. longipilis* es un complejo que incluye por lo menos dos especies, *A. longipilis* s.s. (restringida al centro de Chile) y *A. hirta* (sur de Chile y sudoeste de Argentina). Las poblaciones de *A. hirta* mostraron una correspondencia moderada entre los patrones filogeográficos y de variación

fenotípica. Preliminarmente, puede considerarse que el tamaño en *A. hirta* se vincula más estrechamente con las características del ambiente (con los individuos más grandes en áreas boscosas, de mayor productividad primaria y los más pequeños en ambientes áridos, de menor productividad) antes que con su pertenencia a los distintos clados. En este escenario, la divergencia morfológica podría estar mayormente determinada por la selección diferencial a lo largo de un gradiente ambiental extremo y sería independiente de la cantidad de flujo génico (modelo de divergencia con flujo génico). Finalmente, se revisaron las formas fósiles Plio-Pleistocénicas de *Abrothrix*, incluyendo *Akodon* (*Abrothrix*) *kermacki*, *A. (Ab.) magnus* y aff. *Abrothrix*. El estudio de la morfología dentaria permitió referir los dos primeros taxones, recuperados de sedimentos pliocénicos del sudeste de la provincia de Buenos Aires, a la tribu Akodontini. El análisis cladístico sugiere que el fósil identificado como aff. *Abrothrix* del Plioceno-Pleistoceno de la provincia de Jujuy corresponde a una nueva especie que se vincula con *A. jelski*, que habita actualmente en la misma región. Bajo esta hipótesis taxonómica no habría registros extra-limitales para el género *Abrothrix*, tal como se infería de esquemas previos. Como corolario, se remarca la importancia de combinar evidencias morfológicas y genéticas, tanto para resolver interrogantes a nivel taxonómico como así también para lograr un esquema clasificatorio refinado a nivel de las especies fósiles por sus profundas implicaciones en la biogeografía histórica y evolución de estos roedores.

## ABSTRACT

The tribe Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae) is one of the most recently diagnosed Sigmodontinae clades. Its distribution is mostly Andean and Patagonian, reaching its higher number of species at southern Argentina and Chile. In this dissertation we evaluate the phylogenetic relationships within the tribe Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae), using 21 terminal taxa (20 living and one fossil) plus an outgroup (*Wiedomys*). This tribe is mostly distributed along the Andes and Southern Argentina and Chile. We made a cladistic approach based on 99 morphological characters (including 16 integumental characters, 42 skull characters, 29 dentition characters, 4 postcranial characters, 7 from the phallus and 1 from the digestive system) and two molecular markers (one mitochondrial [cytochrome b; 746 pb] and one nuclear [IRBP, interphotoreceptor retinoid-binding protein; 1137 pb]). We considered the data in combined and separate analyses and under equal and implied weights. In all cases we recovered a major division between a clade including cursorial-scansorial forms (*Abrothrix*) and another including semifossorial to fossorial ones (*Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys*, *Pearsonomys*). Although the cladistic analyses showed that *Abrothrix* is monophyletic, additional studies are needed to divide this genus in at least four, reflecting the large morphological variation observed in this group. Within fossorial forms, the two known species of *Chelemys* do not form a monophyletic group and the paraphyly of *Geoxus* with respect to *Pearsonomys* was confirmed. In order to adjust the classificatory scheme with the phylogenetic hypothesis proposed here, we described a new genus to contain "*Chelemys*" *macronyx* and included *Pearsonomys* into the synonymy of *Geoxus*. In addition, we present emended diagnosis for all the recognized Abrotrichini genera, clarifying the limits and contents of each one. In a second instance, we studied the alpha taxonomy of *Abrothrix longipilis*, one of the most widely distributed Abrotrichini along Argentina and Chile. We conducted a qualitative (six discrete characters) and quantitative (18 skull and dental measurements) morphological analysis of 471 specimens, grouped first by a geographical criteria and later by its membership to the clades previously defined in a phylogeographical study. Multivariate analyses (principal component analysis, discriminant analyses) suggested that in its current conception *A. longipilis* is a species-complex that includes at least two nominal taxa, *A. longipilis* s.s. (restricted to the Central Chile) and *A. hirta* (southern Chile and southwestern Argentina). Populations of *A. hirta* showed a

moderate correspondence between phylogeographic and phenotypic patterns. Preliminary, we considered that general size in *A. hirta* is mostly linked to environmental conditions (with larger individuals in forested areas, under high primary productivity conditions and the smaller ones in arid environments of low productivity) rather than to their inclusion in different clades. Under this scenario, morphological differentiation was probably driven by differential selection across a sharp ecological gradient (divergence-with-gene-flow model). Finally, we reviewed the fossil forms traditionally referred to *Abrothrix*, including *Akodon (Abrothrix) kermacki*, *A. (Ab.) magnus* and aff. *Abrothrix*. A detailed study of the dental morphology allowed us to refer the first two taxa, recovered on Pleistocene beds of southeastern Buenos Aires Province, to the tribe Akodontini. Cladistic analyses suggested that the fossil identified as aff. *Abrothrix* from the Pliocene-Pleistocene of Jujuy Province was described as a new species sister to *A. jelski*, a high-altitude form that inhabits today this region. Under this taxonomic hypothesis no extra-limital records of *Abrothrix* are available, as inferred by previous schemes. As a corollary, we highlighted the importance of combining morphological and genetic evidence to resolve taxonomic questions, both at generic and specific level, as well as to achieve a refined classification scheme for fossil species with profound implications for the historical biogeography and evolution of these rodents.

### FILOGENIA DE LA TRIBU ABROTRICHINI (RODENTIA, CRICETIDAE): ANÁLISIS SEPARADOS Y COMBINADOS DE EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS Y MOLECULARES

#### INTRODUCCIÓN

Los roedores Sigmodontinae (Mammalia, Cricetidae) constituyen una de las radiaciones adaptativas más especiosas de mamíferos del Nuevo Mundo (e.g., Parada et al., 2013). Con ~385 especies repartidas en 85 géneros, son elementos fundamentales de las faunas de mamíferos del Neotrópico (Reig, 1986; Patterson, 1999). Su diversidad abarca desde formas anfibas o cursoriales hasta otras típicamente arborícolas, con hábitos tróficos que van desde la herbivoría estricta hasta la omnivoría y animalivoría (e. g., Voss, 1988). Según las clasificaciones más recientes, esta subfamilia incluiría al menos nueve tribus (i.e., Abrotrichini, Akodontini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini, Wideomyini) y algunos clados innominados y linajes únicos que han sido referidos en la literatura como Sigmodontinae “incertae sedis” (e.g., D’Elía et al., 2007). El agrupamiento supragenérico más recientemente diagnosticado fue la tribu Abrotrichini (D’Elía et al., 2007), que incluye al menos cinco géneros de sigmodontinos de tamaño pequeño a mediano y de distribución fundamentalmente andino-patagónica (e.g., Musser y Carleton, 2005; Teta et al., 2006). La historia taxonómica de esta tribu está íntimamente ligada a la de la tribu Akodontini; tanto es así, que los Abrotrichini fueron durante mucho tiempo considerados como parte de esta última, e incluso el género *Abrothrix* llegó a ser incluido como subgénero y hasta sinónimo pleno de *Akodon* (e.g., Ellerman, 1941; Cabrera, 1961; De Santis y Justo, 1980; Contreras y Rosi, 1981a, 1981b; Justo et al., 1987; Reig, 1987; Lozada et al., 1996). El reconocimiento de Abrotrichini como un clado distintivo dentro de la radiación de los Sigmodontinae ocurrió a principios de la década de 1990 y se fue fortaleciendo con análisis subsiguientes, centrados mayormente en el estudio de secuencias de ADN mitocondrial (e.g., Spotorno et al., 1990; Dickerman, 1992; Barrantes et al., 1993; Smith y Patton, 1993, 1999; D’Elía, 2003). Análisis filogenéticos basados en marcadores moleculares (e.g., Smith y Patton, 1999; D’Elía et al., 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Cañón Valenzuela, 2012) han permitido reconocer al menos dos agrupamientos mayores dentro de esta tribu: uno que

incluye a las formas cursoriales-escansoriales del género *Abrothrix* Waterhouse 1837 y otro compuesto por taxones fosoriales a semifosoriales que abarca a *Chelemys* Thomas 1916, *Geoxus* Thomas 1919, *Notiomys* Thomas 1890 y *Pearsonomys* Patterson 1992.

La tribu Abrotrichini posee varias características singulares dentro de la subfamilia Sigmodontinae: i) su distribución geográfica está mayormente restringida a la Patagonia y Cordillera de los Andes, alcanzando por el norte el altiplano en el centro de Perú y por el sur las islas del Cabo de Hornos, con mayor diversidad de especies en el sector austral de América del Sur (Reig, 1987; Musser y Carleton, 2005); ii) 4 de 5 géneros son considerados fosoriales (un modo de vida que es poco frecuente entre los Sigmodontinae; Pearson, 1984; Rodríguez-Serrano et al., 2008a) y iii) su historia fósil se extiende por lo menos hasta al Plioceno en Argentina, encontrándose entre los primeros sigmodontinos registrados para América del Sur (Pardiñas, 1995; Prevosti y Pardiñas, en prensa).

#### HISTORIA TAXONÓMICA<sup>1</sup>

Los primeros ejemplares de Abrotrichini fueron coleccionados por Charles Darwin en su viaje alrededor del mundo a bordo del navío “Beagle”. Estos individuos, obtenidos en las costas patagónicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego y en el centro de Chile, fueron posteriormente descritos por Waterhouse (1837) dentro del género *Mus* Linneo, 1758, subgénero *Mus (Abrothrix)* Waterhouse, 1837. En el lote de especímenes coleccionados por Darwin se encontraban los tipos de *Mus brachiotis* (actualmente en la sinonimia de *A. olivacea*), *M. canescens* (= *A. olivacea*), *M. longipilis* (= *A. longipilis*), *M. olivaceus* (= *A. olivacea*) y *M. xanthorhinus* (= *A. olivacea*). Entre la segunda mitad del siglo XIX y principios del siglo XX se describieron los géneros *Notiomys* Thomas 1890, *Chelemys* Thomas 1916 y *Geoxus* Thomas 1919, para dar cuenta de la diversidad de roedores fosoriales y de uñas largas que habitan el extremo austral de América del Sur (muchos de estos, originalmente descritos en los géneros *Akodon* u *Oxymyxterus*). En contraste con esta postura, defendida por Oldfield Thomas (e.g., 1916, 1919), Osgood (1923) incluyó a *Chelemys* y *Geoxus* en la sinonimia de *Notiomys*, una

---

<sup>1</sup>Esta síntesis se presenta a nivel genérico; para un detalle de la historia taxonómica de las especies actualmente incluidas en Abrotrichini, sus distintas ubicaciones genéricas y ordenamientos subespecíficos véase Tate (1932), Osgood (1943), Cabrera (1961), Patterson et al. (en prensa) y Teta et al. (en prensa a, b, c).

hipótesis que fue aceptada como válida durante la mayor parte del siglo XX y reflejada en la clasificación propuesta por Cabrera (1961) en su catálogo de los mamíferos de América del Sur. En la opinión de Osgood (1925), las distintas especies de *Notiomys* representaban una continuidad de formas morfológicas para las que sólo se hacía necesario un nombre genérico. Para este autor, este grupo estaba relacionado con *Oxymycterus*, una relación previamente sugerida por Philippi (1858, pero véase también Philippi, 1900). Entretanto, *Abrothrix* fue alternativamente considerado un género válido o incluido en la sinonimia de *Akodon*, ya fuese plenamente o como subgénero (e.g., Ellerman, 1941; Bianchi et al., 1971; Reig, 1987; Musser y Carleton, 1993, 2005). Recién hacia mediados de la década de 1980 fueron revalidados, sobre la base de sus marcadas diferencias morfológicas, *Chelemys* y *Geoxus* (Pearson, 1983, 1984; Reig, 1987). Posteriormente, Patterson (1992), erigió el género *Pearsonomys* y lo vinculó con las formas fosoriales que habitan el extremo austral de América del Sur, en particular con *Geoxus*.

Un aspecto central de esta historia es que para la mayoría de los investigadores no existía duda de la vinculación entre los representantes de esta tribu y aquellos de Akodontini, que se refleja en la mayoría de las clasificaciones esbozadas a lo largo del Siglo XX (e.g., Tate, 1932; Ellerman, 1941; Cabrera, 1961; Musser y Carleton, 2005; Tabla 1). Esta relación se aprecia incluso en algunas clasificaciones alternativas, en las que fueron considerados parte de un grupo informal denominado “Oxymycterini” (e.g., Massoia [1983] para *Abrothrix*), ahora incluido en Akodontini<sup>2</sup>. Sin embargo, ya hacia mediados de la década de 1980 se había reconocido cierta vinculación entre estas entidades (e.g., Reig, 1987; Smith y Patton, 1991; Barrantes et al., 1993) que finalmente fueron reunidas bajo el concepto informal de “Andean Clade” por Smith y Patton (1999). No obstante, mucha de la evidencia disponible por entonces demostró ser circunstancial y hasta parcialmente incorrecta (e. g., la suposición que los miembros de este clado compartían un  $2n = 52$ ; véase una discusión más extensa en el Capítulo 2). La distinción de este clado como una unidad principal de la radiación de los Sigmodontinae fue posteriormente corroborada por análisis filogenéticos basados en marcadores moleculares (D’Elía, 2003; Smith y Patton, 1993, 1999; Rodríguez-Serrano et al.,

---

<sup>2</sup>Hershkovitz (1997), en un reporte que realizó para el Museo Nacional de Rio de Janeiro [Final report on rodents and marsupials collected in southeastern Brasil with an exposition on Sigmodontinae (Rodentia) biogeography, 145 ppp + 28 figs.], consideró a *Geoxus* como el único representante de la tribu Geoxini (p. 113). El nombre fue incluido en una tabla, sin ninguna otra referencia a lo largo del texto.

2008a; Cañón Valenzuela, 2012). Finalmente, un creciente conjunto de datos, impulsó a D'Elía et al. (2007) a erigir la tribu Abrotrichini para incluir a los géneros *Abrothrix*, *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys*. Si bien en la diagnosis presentada por estos autores se listaron una serie de características morfológicas que caracterizarían a la tribu, las mismas nunca fueron evaluadas en un contexto filogenético ni en la totalidad de las especies de abrotrichinos (fósiles y vivientes).

#### CONTENIDO Y PROBLEMÁTICA DE LA TRIBU ABROTRICHINI

En la actualidad se reconocen 13 especies dentro de la tribu Abrotrichini (Apéndice 1), nueve de las cuales tienen poblaciones en la Argentina, incluyendo dos que son endémicas y otras siete compartidas con Chile (Musser y Carleton, 2005; Patterson et al., en prensa). En la Argentina, además, se concentra todo el registro fósil conocido para el grupo, que incluye tres taxones, *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus*, recuperados en sedimentos del Plioceno del sudeste de la provincia de Buenos Aires (Reig, 1978, 1987) y aff *Abrothrix* del Plioceno de Jujuy. Si bien la posición taxonómica de estos taxones es fundamental para comprender la biogeografía histórica de la tribu -ya que actualmente no hay representantes de la tribu Abrotrichini en la región pampeana- al menos la ubicación genérica de *A. (Ab.) kermacki* fue sumariamente cuestionada por Pardiñas (1995).

**Tabla 1.** Principales hipótesis taxonómicas para los géneros actualmente referidos a la tribu Abrotrichini.

| Thomas (1916, 1927) | Osgood (1943)             | Ellerman (1941)           | Cabrera (1961)            |
|---------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| <i>Akodon</i>       | <i>Akodon (Abrothrix)</i> | <i>Akodon (Abrothrix)</i> | <i>Akodon (Abrothrix)</i> |
| <i>Abrothrix</i>    | <i>Akodon (Akodon)</i>    | <i>Akodon (Akodon)</i>    | <i>Akodon (Akodon)</i>    |
| <i>Chroeomys</i>    | <i>Chroeomys</i>          | <i>Akodon (Chroeomys)</i> | <i>Akodon (Chroeomys)</i> |
| <i>Chelemys</i>     | <i>Notiomys</i>           | <i>Notiomys</i>           | <i>Notiomys</i>           |
| <i>Geoxus</i>       |                           |                           |                           |
| <i>Notiomys</i>     |                           |                           |                           |

| Voss y Linzey (1981) | Reig (1987)               | Smith y Patton (1999) | D'Elía et al. (2007) |
|----------------------|---------------------------|-----------------------|----------------------|
| <b>Akodonts</b>      | <b>Akodontini</b>         | <b>Andean Clade</b>   | <b>Abrotrichini</b>  |
| <i>Akodon</i>        | <i>Akodon (Abrothrix)</i> | <i>Abrothrix</i>      | <i>Abrothrix</i>     |
| <i>Notiomys</i>      | <i>Akodon (Akodon)</i>    | <i>Chelemys</i>       | <i>Chelemys</i>      |
|                      | <i>Chroeomys</i>          | <i>Chroeomys</i>      | <i>Geoxus</i>        |
| <b>Oxymycterines</b> | <i>Chelemys</i>           | <i>Geoxus</i>         | <i>Notiomys</i>      |
| <i>Abrothrix</i>     | <i>Geoxus</i>             | <i>Notiomys</i>       | <i>Pearsonomys</i>   |
|                      | <i>Notiomys</i>           | <i>Pearsonomys</i>    |                      |

<sup>1</sup>Ellerman (1941) reconoció tres grupos de especies para este género: “*edwardsii* Group”, “*valdivianus* Group” y “*megalonyx* Group”, que coinciden con la concepción actual de *Notiomys*, *Geoxus* y *Chelemys*, respectivamente.

Aunque la monofilia de los abrotriquinos está bien corroborada por las evidencias moleculares (e.g., D'Elía et al., 2007 y las referencias allí citadas), son numerosas las problemáticas que aún subsisten, tanto a nivel genérico como específico. Los análisis filogenéticos disponibles están basados exclusivamente en citocromo b e IRBP (e.g., D'Elía, 2003; Smith y Patton, 1993, 1999; Feijo et al., 2010) y han dejado abiertos no pocos interrogantes. A nivel genérico, se ha puesto en duda la monofilia de *Chelemys* (Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Lessa et al., 2010) y se ha planteado la parafilia de *Geoxus* con respecto a *Pearsonomys* (D'Elía et al., 2006; Lessa et al., 2010). Asimismo, para algunos autores, el género *Abrothrix* se podría dividir en tres o más entidades de rango genérico distinto, para dar cuenta de su amplia variación morfológica (e.g., Patterson et al., 1984; Patterson et al., en prensa). Un problema distinto se suscita a nivel específico, donde todavía es incierto el número de subespecies que incluyen taxones de amplia distribución, como *A. longipilis* (e. g., Gallardo et al., 1988; Palma et al., 2010), o el número de formas específicas que están contenidas en el actual concepto de *A. jelskii* o de *A. olivacea* (Smith y Patton, 1999; Smith et al., 2001; Lessa et al., 2010).

Los problemas taxonómicos detectados en la tribu Abrotrichini son un claro reflejo de la carencia de revisiones integrales. Además, destacan el parcial desacople entre el estudio de marcadores moleculares y evidencias morfológicas que ha regido esta última década. Esta situación -generada por diversos factores, pero en forma recurrente por la mayor dificultad en abordar estudios anatómicos, a diferencia de aquellos genéticos- también se verifica en el caso de otras tribus de roedores Sigmodontinae (e.g., Akodontini, Phyllotini). Contra esto, la ganancia de un enfoque combinado ha sido claramente demostrada en la revisión de los Oryzomyini de Weksler (2006); trabajo que no sólo proporcionó una hipótesis filogenética sólida para esta tribu, sino que sirvió para detectar y diagnosticar una diversidad genérica mayor que la sospechada.

## HIPÓTESIS

Considerando los resultados de análisis filogenéticos basados en marcadores moleculares (e.g., D'Elía, 2003; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Lessa et al., 2010; Sierra-Cisternas 2010; Cañón Valenzuela, 2012), la inexistencia de estudios morfológicos realizados en un contexto filogenético y las escasas aproximaciones cualitativas y cuantitativas realizadas sobre series extensas de ejemplares, se proponen tres hipótesis principales a ser contrastadas, que abordan la problemática a dos niveles distintos:

- 1.- La clasificación genérica actual de la tribu Abrotrichini no refleja la filogenia.
- 2.- *Abrothrix longipilis*, que en su concepción actual es considerado como una especie de gran variabilidad morfológica y amplia distribución, constituye un complejo de especies.
- 3.- Las formas fósiles *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* no pertenecen a la tribu Abrotrichini.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Proporcionar una hipótesis filogenética para la tribu Abrotrichini y revisar la actual clasificación a nivel genérico.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.- Definir y diagnosticar los géneros que componen la tribu Abrotrichini.
- 2.- Determinar y cuantificar la variación morfológica entre estos géneros.
- 3.- Poner a prueba a través de técnicas morfométricas y del análisis de caracteres morfológicos discretos si *Abrothrix longipilis* constituye un complejo de especies.
- 4.- Reevaluar el status taxonómico de las formas fósiles *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* del Plioceno de la región pampeana de Argentina y aff. *Abrothrix* del Plioceno de Jujuy.

## SUMARIO DE LOS CAPÍTULOS

En el Capítulo 2 se presenta una hipótesis filogenética, basada en datos morfológicos (99 caracteres) y dos marcadores moleculares (uno mitocondrial [citocromo b] y otro nuclear [IRBP, proteína intersticial de unión al retinol]), para la tribu Abrotrichini. El objetivo de este estudio es poner a prueba la hipótesis número 1, proponiendo una clasificación genérica alternativa, que sea acorde con las evidencias revisadas y los resultados obtenidos. Para cada uno de los géneros de Abrotrichini reconocidos en el análisis se presenta una diagnosis enmendada y una redefinición de sus contenidos. En el Capítulo 3 se pone a prueba la hipótesis número 2, en torno de la sistemática de *Abrothrix longipilis*. La aproximación a esta problemática se realizó a través de técnicas estadísticas multivariadas a partir de medidas lineales tomadas sobre cráneos y mandíbulas. Además, se estudiaron un conjunto de caracteres morfológicos discretos y su variación entre poblaciones. El análisis se realizó en dos etapas, primero agrupando los especímenes por proximidad geográfica y luego según los clados definidos en un estudio filogeográfico previo basado en marcadores moleculares. A la luz de los resultados, se proponen algunas modificaciones taxonómicas hacia el interior de *A. longipilis*. En el Capítulo 4 se revisó el estatus taxonómico de las formas fósiles *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* del Plioceno de la región pampeana de Argentina (según lo indicado en la hipótesis número 3) y aff. *Abrothrix* del Plioceno-Pleistoceno de Jujuy. Sobre esta base, se realizan una serie de consideraciones biogeográficas y taxonómicas y se describe una nueva especie fósil del género *Abrothrix*. Finalmente, se presentan unas conclusiones generales, donde se evalúa el

papel de la evidencia morfológica en el contexto de las hipótesis filogenéticas previas basadas en marcadores moleculares, la congruencia entre diferentes conjuntos de datos en la delimitación de taxones (e.g., morfología cualitativa y cuantitativa, filogeografía basada en marcadores mitocondriales) y el impacto sobre las interpretaciones de la biogeografía y evolución de este grupo de una taxonomía refinada a nivel de las especies fósiles.

APÉNDICE 1. Taxonomía actual de la tribu Abrotrichini, tomada de Musser y Carleton, 2005; *Abrothrix markhami* se incluye en la sinonimia de *A. olivacea*, siguiendo a Rodríguez-Serrano et al. (2008b).

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Superfamilia Muroidea Illiger, 1811

Familia Cricetidae Fischer, 1817

Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843

Tribu Abrotrichini D'Elía, Pardiñas, Teta et Patton, 2008

*Abrothrix* Waterhouse, 1837

*Abrothrix andina* (Philippi, 1858)

*Abrothrix hershkovitzi* (Patterson, Gallardo et Freas, 1984)

*Abrothrix illutea* Thomas, 1925

*Abrothrix jelskii* (Thomas, 1894)

*Abrothrix lanosa* (Thomas, 1897)

*Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837)

*Abrothrix olivacea* (Waterhouse, 1837)

*Abrothrix sanborni* Osgood, 1943

*Chelemys* Thomas, 1903

*Chelemys macronyx* (Thomas, 1894)

*Chelemys megalonyx* (Waterhouse, 1845)

*Geoxus* Thomas, 1919

*Geoxus valdivianus* (Philippi, 1858)

*Notiomys* Thomas, 1890

*Notiomys edwardsii* (Thomas, 1890)

*Pearsonomys* Patterson, 1992

*Pearsonomys annectens* Patterson, 1992

### FILOGENIA DE LA TRIBU ABROTRICHINI (CRICETIDAE, SIGMODONTINAE): ANÁLISIS SEPARADOS Y COMBINADOS DE EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS Y MOLECULARES

#### INTRODUCCIÓN

La tribu Abrotrichini, incluyendo los géneros *Abrothrix*, *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* fue recientemente reconocida como un clado distintivo dentro de la radiación de los Sigmodontinae (Smith y Patton, 1999; D'Elía et al., 2007). Aunque distintos autores habían advertido la vinculación entre los ratones topo de los géneros *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* (e.g., Pearson, 1984; Reig, 1987; Patterson, 1992), las relaciones entre éstos y el género *Abrothrix* nunca fueron completamente evidentes, excepto por su inclusión general en la tribu Akodontini. Para Reig (1987), cuatro de estos cinco géneros (*Pearsonomys* fue descrito posteriormente [Patterson, 1992]) eran representativos de una radiación austral de la tribu Akodontini, pero en un esquema que consideraba a *Abrothrix* como un subgénero de *Akodon*. Incluso, formas que hoy día son incluidas en *Abrothrix* (e.g., *andina*, *olivacea*) fueron tratadas por Reig (1987) como representantes típicos de *Akodon* (*Akodon*). Análisis posteriores, basados en el estudio de alozimas, aportaron información sobre la vinculación entre estos géneros (e.g., Patton et al., 1989; Spotorno et al., 1990; Dickerman, 1992; Barrantes et al., 1993), pero no fue sino hasta finales de la década de 1990 que este clado se reconoció como una tribu distinta (Smith y Patton, 1999; véase también Engel et al., 1998). Referida informalmente como “Andean Clade” por Smith y Patton (1993, 1999), todavía pasarían ocho años más antes de ser formalmente diagnosticada y definida por D'Elía et al. (2007).

Smith y Patton (1993, 1999) listaron algunos caracteres, incluyendo evidencias anatómicas, cromosómicas, alozímicas, distribucionales y ecológicas, que circunstancialmente apoyaban la distinción de Abrotrichini. Estos autores, incluso, sugirieron el reconocimiento tribal de este clado, indicando que un nombre adecuado podría ser Abrotrichini, pero sin ofrecer una definición o diagnosis formal (Smith y Patton, 1999:106-107). Sin embargo, algunos de los argumentos esgrimidos por Smith y Patton (1999) probarían ser contingentes, como el hecho de que todos los representantes de la tribu compartieran un  $2n = 52$ . Actualmente se sabe que el complemento diploide

de las formas fosoriales varía entre 52 y 56<sup>3</sup> y algunas poblaciones de *A. olivacea* presentan un  $2n = 44$  (Rodríguez y Theiler, 2007). Del mismo modo, Smith y Patton (1999:105) interpretaron erróneamente a Reig (1987) al indicar la presencia de un parásito externo compartido por *A. olivaceus*, *A. sanborni*, *Chroeomys jelskii* y *Chelemys macronyx*, por cuanto Reig (1987:394) sólo informó que *Hoplopleura andina* (el parásito en cuestión) es un piojo común a las formas *andina*, *longipilis*, *olivacea* y *xanthorhina* (posteriormente también fue hallado en *Geoxus valdivianus*; González Acuña et al., 2005).

En la última década, un cúmulo creciente de evidencias contribuyó a resolver las relaciones internas entre los integrantes de esta tribu (e.g., D'Elía et al., 2003, 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a). Una de las principales conclusiones obtenidas por los autores de estos trabajos fue que Abrotrichini incluye dos clados principales, uno que abarca a las formas semifosoriales a fosoriales de los géneros *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* y otro que se restringe a las formas cursoriales-escansoriales del género *Abrothrix*. Sin embargo, las relaciones entre especies e incluso entre algunos géneros no están todavía resueltas; de hecho, los árboles obtenidos a partir del análisis de distintos genes no son necesariamente coincidentes (e.g., Teta et al., 2011; Cañón Valenzuela, 2012). El caso de *Abrothrix* es paradigmático, ya que la topología inferida a partir de dos loci no ligados (citocromo b e IRBP) no muestran las mismas relaciones filogenéticas. Si bien *Abrothrix* resulta monofilético, para algunos autores su división en dos o más entidades con rango genérico se ajustaría mejor con los patrones de variación morfológica registrados para ese clado (Patterson et al., en prensa). Para las formas fosoriales se plantea una situación parcialmente distinta, ya que los resultados del análisis de marcadores moleculares rechazan la monofilia de los géneros *Chelemys* y

---

<sup>3</sup>Pearson (1984) indicó para *Geoxus valdivianus* y *Chelemys macronyx*, a partir de individuos coleccionados en las cercanías de Bariloche, un  $2n = 52$ . Posteriormente, D'Elía et al. (2006), anotaron para *Pearsonomys annectens* y *Geoxus valdivianus*, un  $2n = 56$ , que en el caso de *Geoxus* se basaba en el estudio de ejemplares procedentes de Temuco, Valdivia y Osorno (Gallardo, in litt.). Datos no publicados para *Chelemys macronyx* de Cerro Otto, en las cercanías de Bariloche, Argentina, indican un  $2n = 54$  (Gallardo, in litt.), que coincide con el número reportado por Ojeda et al. (2005) para especímenes del sur de Mendoza y las localidades chilenas de Coyhaique y Paso de Pino Hachado, aunque con diferencias para el número de microcromosomas. Estos resultados, aparentemente contradictorios con aquellos primeramente publicados por Pearson (1984), destacan la necesidad de un estudio detallado de variación cromosómica dentro de este grupo. En cuanto a *Notiomys*, se desconoce su cariotipo.

*Geoxus*, al menos tal y como son entendidos actualmente (D'Elía et al., 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Teta et al., 2011; Cañón Valenzuela, 2012).

En este capítulo se presenta una hipótesis filogenética para la tribu Abrotrichini, con énfasis en las relaciones entre géneros, basada en el análisis cladístico de caracteres morfológicos y moleculares. Estas fuentes de evidencia fueron consideradas primero por separado y luego en un análisis combinado. Sobre esta base, se propone un nuevo esquema clasificatorio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ESPECÍMENES

Se revisaron 243 especímenes, depositados en las siguientes colecciones: ARGENTINA: Buenos Aires, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), La Plata, Museo de La Plata (MLP); Mar del Plata, Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional “Lorenzo Scaglia” (MLP); Chubut, Puerto Madryn, Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP); Mendoza, Colección de Mamíferos del IADIZA (CM); BRASIL: Rio de Janeiro, Museu Nacional (MNRJ); CHILE: Valdivia, Colección de Mamíferos de la Universidad Austral (UACH); ESTADOS UNIDOS, California, Museum of Vertebrate Zoology (MVZ). El acrónimo GD corresponde al número de campo de Guillermo D'Elía. En el Apéndice 1 se brinda un listado de los especímenes estudiados.

### SELECCIÓN DE TAXONES

Se estudiaron todas las especies de Abrotrichini reconocidas en las compilaciones más recientes (e.g., Musser y Carleton, 2005; Teta et al., 2006). Siempre que fue posible, se estudiaron al menos diez individuos adultos (edad 3-6, sensu Patterson, 1992) para cada taxón. En muchos casos, el análisis de marcadores moleculares sugiere que algunas especies de abrotrichinos, tal como son consideradas actualmente, son en realidad complejos que incluyen más de una entidad específica (e. g., *Abrothrix jelskii*, *A. olivacea*). Para estos taxones se incluyeron representantes de distintos grupos haplotípicos, ya fuese que tuviesen un reconocimiento formal (e.g., en la forma de subespecies, tal el caso de *Chelemys*; Alarcón et al., 2011) o no (e.g., los distintos

clados de *A. hirta* sensu Sierra-Cisternas 2010). Todos los análisis fueron realizados sobre 22 taxones terminales (Figs. 1-9), incluyendo las siguientes formas (entre paréntesis se indica la procedencia de las principales poblaciones estudiadas; para mayor detalle véase el Apéndice 1): *A. andina dolichonyx* (norte de Chile; Fig. 1), *A. andina andina* (Mendoza, Argentina; Fig. 1), *A. hirta* (Osorno, Chile, referidos por Sierra-Cisternas [2010] al clado Araucanía-Los Lagos; Fig. 2); *A. hirta* (Santa Cruz, Argentina, referidos por Sierra-Cisternas [2010] al clado austral), *A. illutea* (Tucumán y Catamarca, Argentina; Fig. 3), *A. jelskii cruceri* (Puno, Perú; Fig. 4), *A. jelskii sodalis* (Jujuy, Argentina; Fig. 4), *A. lanosa* (Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur, Argentina; Fig. 5), *A. longipilis* (Coquimbo, Chile; Fig. 2), *A. olivacea* (Santa Cruz, Argentina; Fig. 6), *A. xanthorhina*<sup>4</sup> (Tierra del Fuego, Argentina; Fig. 6), *A. sanborni* (Chiloé, Chile; Fig. 5), *A. sp.* (centro-sur de Chile; Fig. 5), *C. macronyx macronyx* (Mendoza y norte de Neuquén, Argentina; Fig. 7), *C. macronyx vestitus* (sur de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, Argentina; Fig. 7), *C. megalonyx* (centro-norte de Chile; Fig. 7), *Notiomys edwardsii* (Río Negro, Chubut y Santa Cruz, Argentina; Fig. 8), *Geoxus valdivianus* (Neuquén, Argentina, y centro de Chile; Fig. 9), *G. michaelsoni*<sup>5</sup> (Santa Cruz, Argentina, y Aysen, Chile; Fig. 9), *Pearsonomys annectens* (Valdivia, Chile; Fig. 9). Adicionalmente se incluyó una forma fósil, aff. *Abrothrix*, recientemente reportada por Ortiz et al. (2012a) para la formación Uquiá, Jujuy, Argentina (véase capítulo 4).

La monofilia de la tribu no fue puesta a prueba, ya que las evidencias moleculares son muy robustas en ese sentido (e. g., D'Elía et al., 2007; Cañón Valenzuela, 2012; Parada et al., 2013). Además, para poner a prueba la monofilia de la tribu desde un punto de vista morfológico hubiese sido necesario un muestreo

---

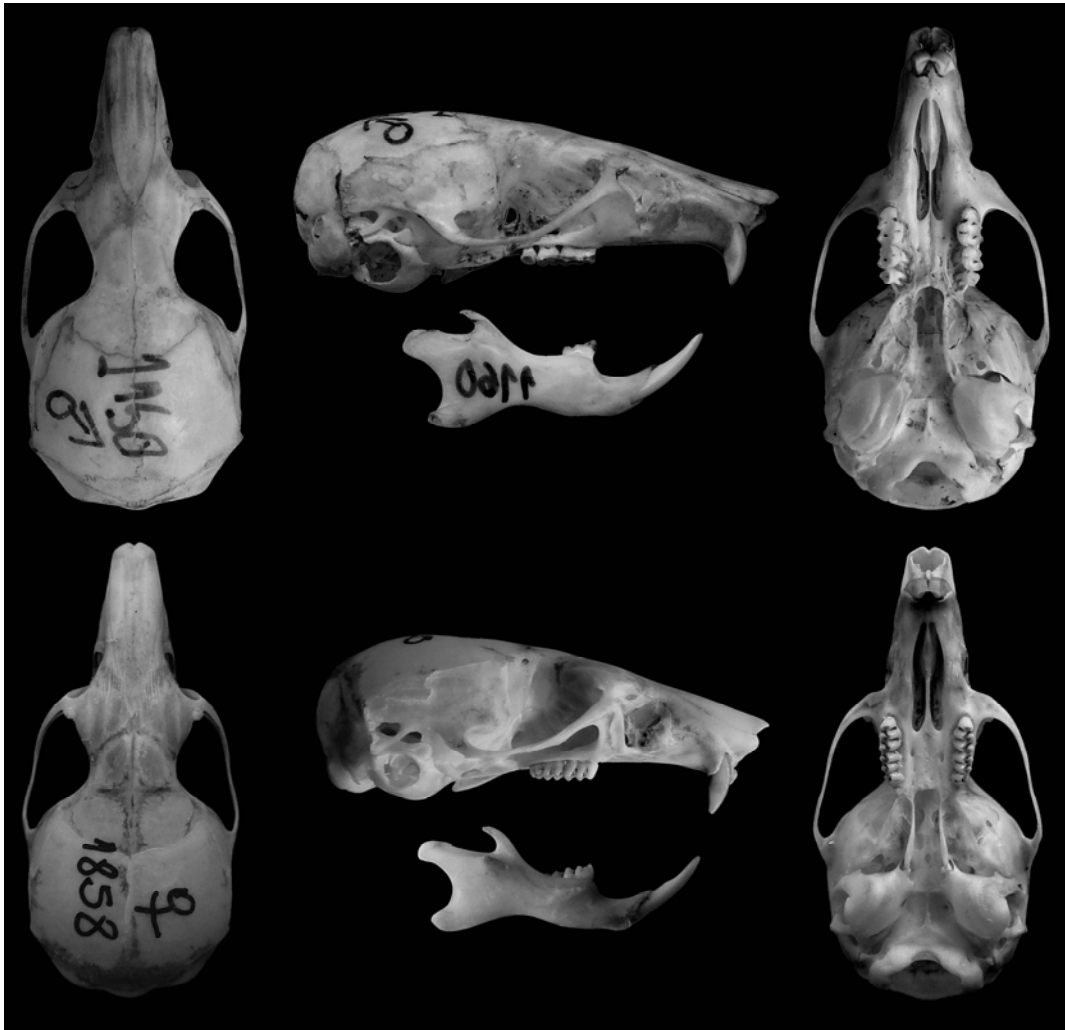
<sup>4</sup>Abud (2009), en un análisis filogeográfico para *A. olivacea* ha planteado que este taxón incluiría por lo menos cuatro clados principales, que podrían merecer reconocimiento específico. Para las poblaciones del archipiélago fueguino, el nombre disponible es *A. xanthorhina*.

<sup>5</sup>Los resultados del análisis de marcadores moleculares documentados por Lessa et al. (2010) indican que las poblaciones de *Geoxus* del sur de Chile y Argentina representan una forma válida, distinta de *valdivianus* Philippi 1858. Para este taxón está disponible el nombre *michaelsoni* Matschie 1898, con localidad tipo en "Punta Arenas", Chile. *Oxymycterus microtis* Allen 1903 es, a juzgar por su distribución y características morfológicas, un sinónimo de este taxón (cf. Allen, 1903, 1905). Tanto el animal figurado por Matschie (1898), como aquel de Allen (1903) poseen arcos cigomáticos bien expandidos, paladar largo y un M3 diminuto. Otro sinónimo de esta especie sería *Oxymycterus delfini* Cabrera, 1905 (véase el sumario taxonómico en este mismo capítulo).

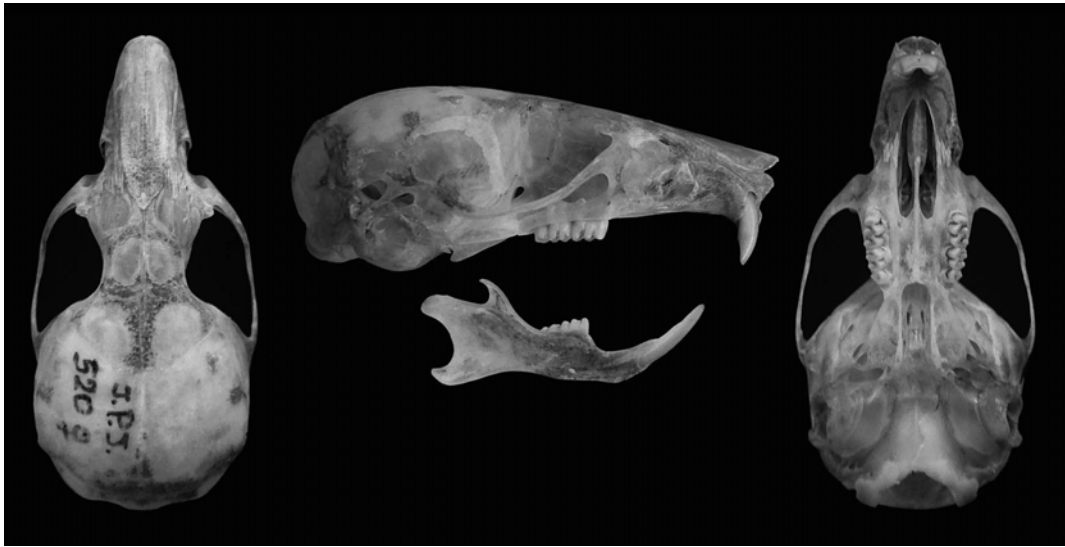
taxonómico más denso, con representantes de distintas tribus, que excede los objetivos de esta tesis. Como grupo externo se utilizó al sigmodontino *Wiedomys pyrrhorhynus* (Wied, 1821) que ha sido consistentemente recobrada como hermana de los Abrotrichini (e. g., Parada et al., 2013, Cañón Valenzuela, 2012, Salazar-Bravo et al., 2013).



**Figura 1.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix andina* (C 3500, arriba) y *A. a. dolichonyx* (UACH 3587, abajo).



**Figura 2.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix longipilis* (UACH 1160, arriba; mandíbula rotada) y *A. hirta* (UACH 1858, abajo).

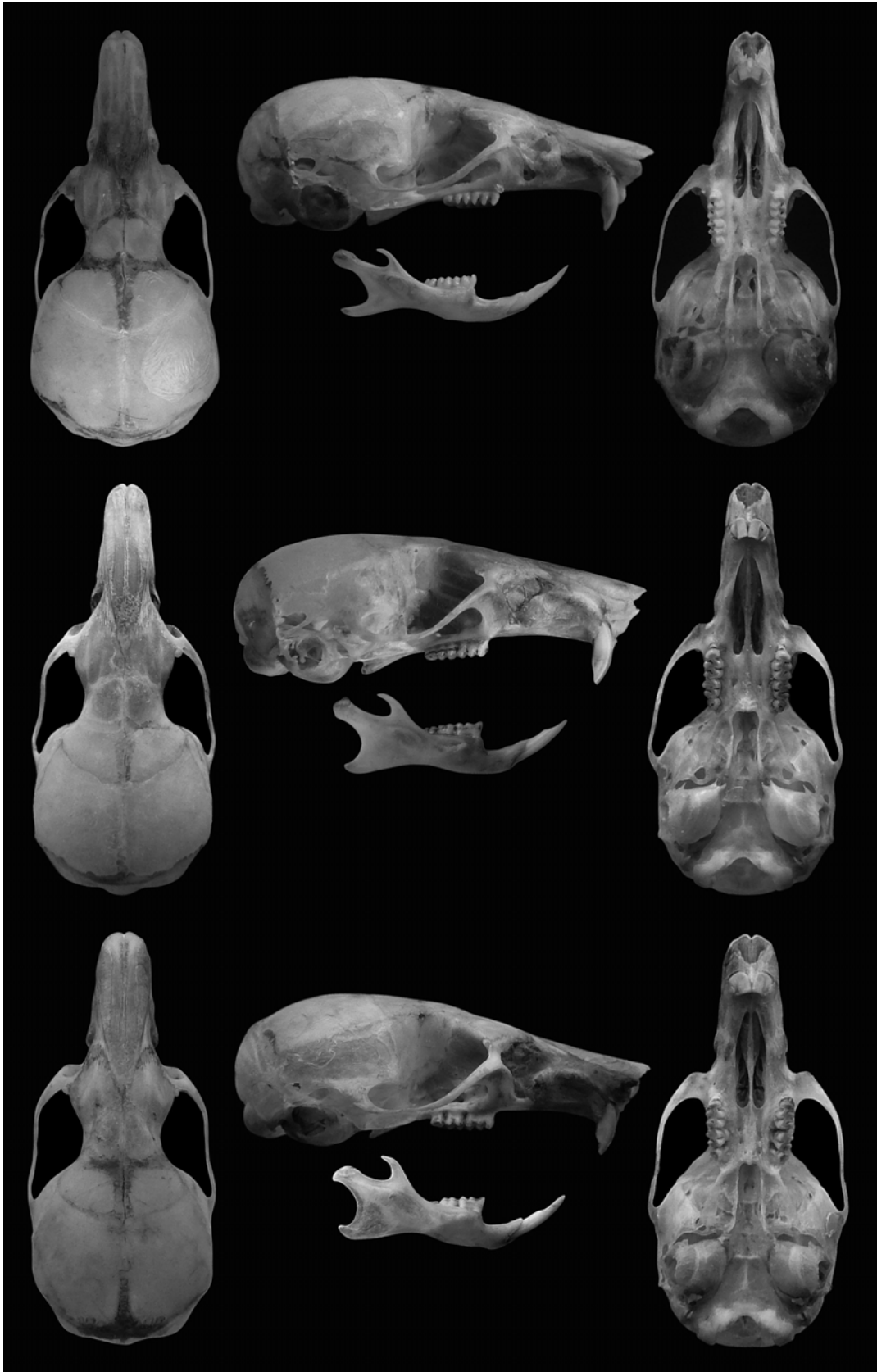


**Figura 3.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix illutea* (CNP 1489).



**Figura 4.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix jelskii sodalis* (MACN 27.76) y *A. j. crucei* (MVZ 173063).

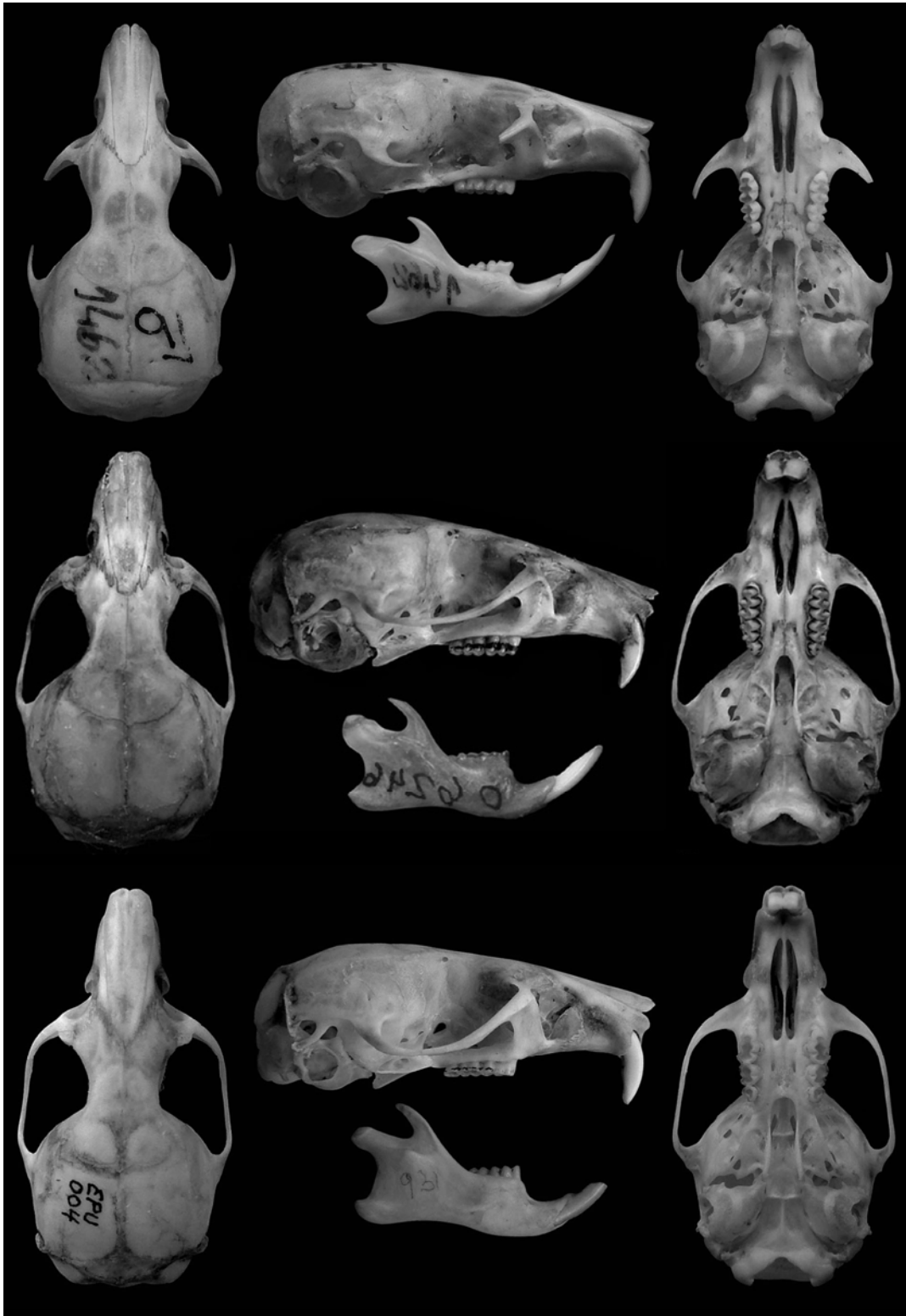
(Pág. 18 →) **Figura 5.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix lanosa* (CNP 1395, arriba), *A. sanborni* (GD 1165, medio) y *A. sp.* (GD 1190, abajo).





**Figura 6.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Abrothrix olivacea* (CNP 2156, arriba) y *A. xanthorhina* (CNP 2563, abajo).

(Pág. 20 →) **Figura 7.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Chelemys megalonyx* (UACH 1462, arriba; mandíbula rotada), *C. macronyx macronyx* (CM 6246, medio; mandíbula rotada) y *C. m. vestitus* (CNP 3630, abajo).





**Figura 8.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula (rotada) de *Notiomys edwardsii* (MVZ 163067).

(Pág. 22 →) **Figura 8.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y labial de la mandíbula de *Pearsonomys annectens* (UACH 1064, arriba), *G. michaelsoni* (CNP 437, medio) y *G. valdivianus* (UACH 2170).



## SELECCIÓN DE CARACTERES

La selección de los caracteres incluidos en los análisis filogenéticos fue realizada en dos etapas. En primera instancia, se consideraron los caracteres morfológicos (e. g., craneanos, dentarios, postcraneanos, tegumentarios) descritos en la bibliografía (e. g., Carleton, 1980; Carleton y Musser, 1989; Braun, 1993; Stepan, 1995; Weksler, 2006 y la literatura allí citada), priorizando los discretos por sobre los continuos. Seguidamente, se incluyeron otros que fueron detectados a partir de nuestra revisión de materiales. Para cada carácter se indicaron los estados alternativos y se agregó una breve descripción anatómica. Dado que los caracteres seleccionados fueron elegidos para resolver las relaciones dentro de Abrotrichini, no se incluyeron caracteres autapomórficos de los grupos externos. Por el contrario, sí se aceptaron caracteres autapomórficos para los grupos internos, que pudieran servir como sinapomorfías para aquellos clados representados por una única especie. Los caracteres multiestado fueron tratados como ordenados sólo cuando se registraron situaciones anatómicas intermedias entre las condiciones alternativas (Weksler, 2006). En total, se consideraron 99 caracteres morfológicos, incluyendo 16 del tegumento, 42 craneanos, 29 dentarios, 4 postcraneanos, 7 sexuales masculinos y 1 del aparato digestivo. En su mayoría, los caracteres fueron definidos siguiendo una codificación reductiva, donde cada variable se consideró por separado y como una potencial sinapomorfía para ser puesta a prueba (Wilkinson, 1995). Por el contrario, unos pocos caracteres fueron considerados como compuestos (Wilkinson, 1995). Distintos autores han documentado que la señal filogenética contenida en caracteres polimórficos es útil para resolver filogenias (Wiens y Severdio, 1997; Prevosti, 2010); bajo esta hipótesis, los caracteres polimórficos fueron tratados como tales (codificados como 0-1 si los dos estados estaban presentes en diferentes especímenes de un mismo taxón; Campbell y Frost, 1993).

El análisis filogenético también incluyó información de dos marcadores moleculares, uno mitocondrial (citocromo b, 1137 pares de bases) y otro nuclear (IRBP; proteína intersticial de unión al retinol, 746 pb). La información molecular fue obtenida de Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) o generada en el contexto de otros trabajos de tesis (e.g., Cañón Valenzuela, 2012). Siempre que fue posible, los ejemplares secuenciados fueron incluidos en el análisis morfológico y se trató de utilizar individuos para los que estuvieran disponibles ambas secuencias de genes. Un detalle de los especímenes estudiados y números de acceso en Genbank se brinda en el Apéndice 2.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Los análisis filogenéticos se realizaron bajo el criterio de optimalidad de máxima parsimonia mediante el programa TNT 1.1 (Goloboff et al., 2008). Para la matriz de datos morfológicos, dado el número relativamente bajo de taxones y caracteres considerados, se procedió a realizar una búsqueda exacta (numeración implícita), que permitió la evaluación de todas las topologías posibles. En cambio, para la matriz de datos morfológicos y moleculares se realizaron búsquedas heurísticas. La matriz de datos morfológicos fue analizada bajo la opción de pesos iguales y pesos implicados; en este segundo caso, probando con distintos valores (entre 1 y 100, con el objetivo de evaluar la sensibilidad de los clados obtenidos a los diferentes valores de peso) para la constante de concavidad  $k$ . Las búsquedas heurísticas fueron realizadas con 1000 series de secuencias adicionadas al azar (RAS), sometiendo los árboles a una permutación de ramas mediante el método “tree bisection and reconnection” (TBR). La información contenida en los árboles más parsimoniosos se sintetizó mediante consensos estrictos (Bremer, 1990). Para cada árbol, además, se calculó la longitud (definida como el número total de pasos para una topología determinada) y los índices de consistencia (IC) y retención (IR).

Los valores de apoyo para la matriz de datos morfológicos fueron calculados con remuestreos mediante el método de “Symmetrical Resampling” ( $P = 33$ ), que no está distorsionado por el peso de los caracteres (Goloboff, 1993; Goloboff et al., 2003; Goloboff et al., 2008) y se expresaron como frecuencias de grupos (SR) y diferencias de grupos (GC). Estos valores fueron obtenidos realizando 1000 pseudoréplicas, cada una consistente en 10 RAS.

## RESULTADOS

### DESCRIPCIÓN DE CARACTERES

La literatura sobre la anatomía comparada de los roedores Abrotrichini es escasa y está dispersa; además, no hay revisiones que integren adecuadamente la información disponible. Aquí se presenta una síntesis de los caracteres morfológicos considerados en el análisis cladístico, incluyendo aspectos de la morfología externa, cráneo-dentaria,

postcraniana y visceral que han demostrado ser taxonómicamente relevantes. Muchos de estos caracteres pueden ser examinados sobre los materiales sin necesidad de disecciones u otras preparaciones especiales, aunque unos pocos requieren de un procesamiento previo.

#### TEGUMENTO

**Carácter 1:** *sin marcas brillantes (rojizas o anaranjadas) en hocico, periocular, patas y/o cola (0); o con marcas brillantes (rojizas o anaranjadas) en hocico, periocular, patas y/o cola (1)* (Figs 10 y 11). La coloración del hocico en los sigmodontinos es típicamente similar a la del resto de la cabeza. En forma contrastante, en la tribu Abrotrichini, hay varios ejemplos en donde la nariz es distintivamente anaranjada o rojiza. Por lo general, esta coloración se extiende al dorso de patas y cola, siendo más contrastada con el resto de la coloración corporal en algunas formas (e.g., algunas poblaciones de *Abrothrix jelskii*) que en otras (e.g., *Notiomys edwardsi*). Este patrón de coloración se verifica también en el grupo externo, *Wiedomys pyrrhorhynchus* (véase Pacheco [2003:21] para una discusión de este carácter, pero limitado a la coloración de la nariz).

**Carácter 2:** *coloración dorsal y ventral apenas diferenciadas (0); o conspicuamente contrastadas, con o sin demarcación evidente sobre los flancos (1)* (Figs. 10 y 11). Weksler (2006:26) consideró tres estados para este carácter, que aquí son reordenados en dos. La mayoría de los Abrotrichini tienen coloraciones dorsales y ventrales diferenciales, aunque la delimitación entre ambas zonas puede variar entre neta o difusa, aún dentro de una misma especie. En otras formas, especialmente aquellas de coloración general más oscura, el contraste entre dorso y vientre es prácticamente inexistente.

**Carácter 3:** *orejas muy pequeñas e inconspicuas, mayormente ocultas entre el pelo de la cabeza (0); u orejas pequeñas a medianas, pero externamente conspicuas (1) u orejas grandes y ovaladas (2)* (Figs. 10 y 11). Las orejas en los Abrotrichini son por lo general pequeñas a medianas y están cubiertas de pelo, con *Notiomys edwardsi* en el extremo de la reducción. En esta especie, las orejas están completamente ocultas por el pelaje y sólo resultan indicadas por un pequeño penacho distintivo de pelos blancos que en los ejemplares en vida resalta como un “cuernito” (Pardiñas et al., 2008a).

**Carácter 4:** *con parches postauriculares (0); o sin parches (1)* (Fig. 10). La presencia de parches evidentes de pelos blancos ubicados por detrás de las orejas es al

menos evidente en algunas poblaciones de *Abrothrix andina* y *A. jelskii*. En el caso de *A. j. pulcherrimus* estos parches están muy desarrollados y se continúan como manchas blancas hacia las mejillas.

**Carácter 5:** *cola moderadamente recubierta por pelos, con escamación visible a ojo desnudo (0); o cola recubierta por abundantes pelos, escamación difícil de distinguir, incluso bajo aumento (1)*. Los Abrotrichini poseen colas recubiertas en mayor o menor medida de pelos. Al igual que la mayoría de los muroideos, los pelos de la cola se disponen de a tres por escama (Pardiñas et al., 2008b), emergiendo del borde posterior de las mismas y cubriendo en su extensión 2-3 escamas. En el género *Abrothrix* la pilosidad caudal es más dispersa, permitiendo ver el escamado subyacente, mientras que en las formas fosoriales los pelos son más abundantes y ocultan las escamas de la cola.

**Carácter 6:** *cola uniformemente coloreada (0); o bicolor, más oscura por arriba y clara por debajo (1)*. La cola de los Abrotrichini es, por lo general, más oscura por arriba que por debajo, excepto en algunas formas en donde la coloración es uniforme en toda la superficie (Figs. 11 y 12). Esta última condición es frecuente en aquellas especies de tonalidades corporales uniformemente oscuras (e.g., *Abrothrix sanborni*), pero también se verifica en *Chelemys megalonyx*, *Geoxus* y *Pearsonomys*.

**Carácter 7:** *longitud de la cola <55% de la longitud cabeza-cuerpo (0); o >60% (1); o más de 100% (2)*. Aunque este es un carácter continuo, en el material revisado se distinguieron por lo menos dos discontinuidades evidentes que permitieron su codificación sin ambigüedades. Otros autores (e.g., Steppan, 1995:48) han preferido utilizar el número de vértebras caudales en lugar del largo de la cola, asumiendo que ambos caracteres se hallan estrechamente vinculados. En el caso de los Abrotrichini el número de vértebras caudales fue variable, solapándose los conteos para distintas especies. Además, el registro del número de vértebras caudales no es siempre posible, ya que los elementos más distales suelen perderse durante la preparación de los especímenes.

**Carácter 8:** *flecos (“peines”) de pelos en borde medial y lateral del pie ausentes (0); o presentes (1)*. Las formas fosoriales de la tribu Abrotrichini, excepto *Geoxus* y *Pearsonomys*, suelen poseer, con mayor (*Notiomys*) o menor desarrollo (*Chelemys*), flecos de pelos a modo de “peine” a uno o ambos lados de las patas traseras (Pearson, 1984; Pardiñas et al., 2008a:Fig. 3). Por lo general, el fleco se extiende, aunque menos notoriamente, sobre los bordes externo e interno de los dedos.

**Carácter 9:** *pollex terminado en una uña redondeada (0); o pollex terminado en garra (1)*. En el material estudiado se observaron dos condiciones distintas, que podrían vincularse con el modo de vida de las especies consideradas. Así, las formas fosoriales poseen el pollex rematado en una garra corta, pero distintiva, mientras que en *Abrothrix* esta uña es redondeada.

**Carácter 10:** *extremo de la uña del hallux no sobrepasa el extremo del dedo V (0); o lo sobrepasa (1)*. Este carácter se vincula con la mayor extensión de las uñas en las formas fosoriales antes que con diferencias en la longitud de los dedos. En general, el extremo del dedo I en los Abrotrichini apenas alcanza la base del dedo II, mientras que el extremo del V se ubica hacia la segunda falange del IV; las uñas, en cambio, varían en longitud, siendo más largas en las formas fosoriales.

**Carácter 11:** *dedos de las patas traseras con pelos ungueales que no sobrepasan el ápice de las uñas (0); o pelos ungueales largos, que sobrepasan el ápice de las uñas (1)*. Weksler (2006:23) codificó cuatro estados para este carácter, basándose en la presencia/ausencia y diferencias en la extensión de los pelos en los distintos dedos. En el caso de los Abrotrichini, los pelos ungueales están bien desarrollados sólo en el género *Abrothrix*, en donde se extienden más allá del extremo anterior de las uñas. En las formas fosoriales los pelos son inconspicuos, excepto en *Notiomys*, que muestra una condición “intermedia”, con pelos extendiéndose sobre  $\frac{3}{4}$  del largo de la uña.

**Carácter 12:** *almohadillas interdigitales pequeñas y redondeadas (0); o grandes y carnosas (1)*. En el material estudiado se registraron dos condiciones para la forma, tamaño y posición de las almohadillas palmares. Las formas fosoriales tienen almohadillas más grandes y carnosas, que cubren la mayor parte de la superficie palmar. Por el contrario, en el género *Abrothrix* las almohadillas son más pequeñas y están más distanciadas entre sí.

**Carácter 13:** *almohadilla tenar e hipotenar redondeadas y subiguales (0); o tenar alargada e hipotenar redondeada (1)*. Casi todos los abrotriquinos poseen la almohadilla tenar alargada y la hipotenar redondeada; *Geoxus valdivianus* posee dos almohadillas redondeadas y subiguales en tamaño. Lamentablemente, la condición para las poblaciones australes de *Geoxus* no pudo ser registrada, aunque por lo que se observa sobre un ejemplar preparado como piel [UACH 2168] parece no ser distinta de la de otros miembros de la tribu. Para corroborar este carácter se utilizaron ejemplares en fluido o pieles secas rehidratadas.

**Carácter 14:** *el ancho de la base de la uña es aproximadamente igual a la mitad del ancho del dedo correspondiente (0); o la base de la uña cubre todo o la mayor parte del extremo del dedo (1).* En las formas fosoriales, la base de la uña es ancha, cubriendo de 3/4 (*Chelemys*, *Notiomys*) a todo el extremo del dedo (e.g., *Geoxus* y *Pearsonomys*). En el género *Abrothrix*, por el contrario, las uñas son más finas todo a lo largo, cubriendo apenas los 2/4 centrales del extremo del dedo.

**Carácter 15:** *uñas de la mano cortas a medianas, sin quilla o con quilla limitada a la base (0); o largas a muy largas, subiguales al dedo o más largas y con quilla en la mitad o más de su extensión (1).* La mayoría de los muroideos poseen uñas cortas a medianas, no mayores que la mitad de la longitud del dedo correspondiente y que pueden estar cerradas o abiertas en la base (Pacheco, 2003). Esta es la condición típica de *Abrothrix*, donde las uñas pueden tener (e.g., *A. jelskii*) o no (e.g., *A. olivacea*) una quilla corta, limitada a la base del dedo. Por el contrario, en las formas fosoriales, las uñas son largas a muy largas, con una quilla que se extiende entre la mitad y hasta casi 3/4 del dedo correspondiente. Este carácter puede tener cierta variabilidad, aparentemente vinculada con diferencias de desgaste.

**Carácter 16:** *tres pares de mamas en posición inguinal, abdominal y postaxial (0); o cuatro pares de mamas en posición inguinal, abdominal, postaxial y pectoral (1).* La mayoría de los Abrotrichini y el grupo externo poseen cuatro pares de mamas, excepto por algunas especies del género *Abrothrix* que tienen tres. Para la codificación de este carácter se siguió a Weksler (2006:17; pero véase Pacheco [2003:20]).

## CRÁNEO

**Carácter 17:** *nasales y premaxilares terminan sobre el plano que define la cara anterior de los incisivos (0); o se extienden apenas por delante de los incisivos pero sin formar un tubo (1); o se extienden bien por delante de los incisivos formando un tubo notorio (2)* (Fig. 12). La presencia de un tubo o “trompeta” conformado por la proyección anterior de nasales y premaxilares, aunque con distinto grado de desarrollo, es típica de algunas especies de *Abrothrix* (e.g., *A. lanosa*, *A. sanborni*) y de los géneros fosoriales *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys*. En el caso de *Abrothrix*, el perfil de los nasales en norma lateral puede ser recto en toda su extensión o es anteriormente recto y dirigido hacia abajo, para luego doblarse hacia arriba. En otras especies de *Abrothrix* (e.g., *A. olivacea*, *A. jelski* ssp.) y en *Chelemys macronyx* ssp., los nasales y premaxilares se extienden moderadamente por delante de los incisivos, sin formar un

tubo notorio. En *Chelemys megalonyx* se presenta una condición única para la tribu, donde los nasales y premaxilares no se extienden por delante del plano definido por la cara anterior de los incisivos.

**Carácter 18:** *bordes externos de los nasales en norma dorsal mayormente rectos (0); o moderadamente expandidos hacia la mitad anterior (1)* (Fig. 12). La condición generalizada para el material estudiado es aquella en donde los nasales tienen bordes rectos, divergentes a subparalelos y se ensanchan moderadamente hacia su mitad anterior. Por el contrario, en algunas especies del género *Abrothrix* y en los géneros fosoriales *Notiomys* y *Pearsonomys* los bordes de los nasales son fuertemente divergentes y mayormente rectos, sin ensanchamientos destacables.

**Carácter 19:** *el margen posterior de los nasales no sobrepasa la sutura premaxilo-frontal (0); o se cierra más o menos abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal (1); o sigue recto y acuminado por detrás de la sutura premaxilo-frontal (2)* (Fig. 12). En los Abrotrichini, el ángulo que forman los bordes externos de los nasales, con vértice en el extremo más posterior de los mismos, varía en forma continua entre  $\sim 40^\circ$  y  $110^\circ$ , con una discontinuidad mayor entre aquellas especies que presentan nasales cuyo borde posterior se cierra abruptamente por detrás del contacto entre el premaxilar y el frontal y otras en las que este borde no se inflexiona y forma una sutura de ángulo más agudo. En el grupo externo, el margen posterior de los nasales no sobrepasa la sutura premaxilo-frontal.

**Carácter 20:** *extremo posterior de los nasales por delante del plano definido por el punto más posterior de los lacrimales (0); o por detrás (1)*. La extensión posterior de los nasales varía en forma continua. Para evitar ambigüedades, en este trabajo se tomó como punto de referencia el plano que pasa sobre el borde más posterior de los lacrimales. Algunos taxones no pudieron ser incluidos inequívocamente en uno u otro estado y fueron considerados polimórficos (véase Weksler, 2006:27 para un procedimiento similar con este carácter).

**Carácter 21:** *lacrimales contactando igualmente el maxilar y el frontal (0); o contactando mayormente el maxilar (1)*. En la mayoría de las formas revisadas, el lacrimal se ubica entre el maxilar y el frontal, contactando en igual proporción con ambos huesos. En *Abrothrix andinus*, *A. olivacea*, *Chelemys macronyx* y *Notiomys edwardsii* el lacrimal está mayormente rodeado por el maxilar, reduciéndose su área de contacto con el frontal.

**Carácter 22:** *constricción interorbitaria ubicada anteriormente, con bordes supraorbitarios posteriormente divergentes y filosos (0); o constricción interorbitaria desplazada posteriormente, con bordes redondeados y en forma de ánfora (1)*. Excepto en el grupo externo, todos los taxones revisados en este análisis poseen constricciones interorbitarias posteriormente desplazadas, de bordes redondeados y en forma de ánfora.

**Carácter 23:** *muecas cigomáticas ausentes (0); o presentes (1)*. Casi todos los Abrotrichini tienen muescas cigomáticas ligeramente a bien desarrolladas, en relación con la menor o mayor expresión del borde libre de la placa cigomática o de la inclinación de esta última. La excepción a esta condición está dada por *Notiomys*, donde la placa cigomática carece por completo de borde libre y su borde anterior puede mostrar una ligera concavidad.

**Carácter 24:** *senos frontales marcados, pero no globosos (0); o marcados y globosos (1)* (Fig. 12). Casi todos los Abrotrichini tienen los senos frontales globosos, con el borde interorbitario anterior convexo en norma dorsal. La única excepción es *Chelemys macronyx* ssp., donde los bordes de la región interorbitaria anterior tienden a ser rectos o apenas convexos.

**Carácter 25:** *interparietal largo, mayor que un tercio de la longitud de los parietales (0); o corto, menor que un tercio de la longitud de los parietales (1)*. La longitud del interparietal fue evaluada, siguiendo a Pacheco (2003:28), en relación a los parietales a lo largo de la línea media sagital.

**Carácter 26:** *fisuras nasolacrimales a media altura sobre el rostro (0) o por debajo de la mitad del rostro (1)*. En la mayoría de los Abrotrichini las fisuras nasolacrimales tienen una orientación oblicua a vertical, con tendencia a ubicarse a media altura sobre el rostro y superponiéndose parcialmente con las cápsulas de los incisivos. Por el contrario, en *Geoxus* y *Pearsonomys* las fisuras se emplazan por debajo de la mitad del rostro y prácticamente no se superponen con la cápsula de los incisivos.

**Carácter 27:** *raíz cigomática superior estrecha, igual o menor que un tercio del ancho de la placa cigomática (0); o raíz superior ancha, igual o mayor que la mitad del ancho de la placa (1)*. El grosor de la raíz superior del cigomático es un carácter continuo; sin embargo, en el material revisado se observaron dos condiciones principales, una incluyendo a aquellas formas que poseen una raíz ancha en proporción a la longitud antero-posterior de la placa cigomática medida sobre su parte media y otras cuya raíz es más estrecha.

**Carácter 28:** *borde anterior de la placa cigomática inclinado posteriormente (0); o recto a casi recto (1)* (Fig. 13). Todos los Abrotrichini poseen placas cigomáticas con el borde anterior recto a moderadamente inclinado, con ángulos entre 90° y 105°, medidos en norma lateral, con respecto al plano basal del cráneo. A los fines de establecer una distinción clara entre ambos estados, se optó por considerar como inclinadas a las placas cigomáticas cuyo borde anterior formase un ángulo mayor a 115°.

**Carácter 29:** *borde libre de la placa cigomática ausente (0); o moderadamente desarrollado (1)* (Fig. 12). En la mayoría de los Abrotrichini la placa cigomática presenta un borde libre superior moderadamente desarrollado, excepto en algunas formas fosoriales que prácticamente carecen del mismo. Por lo general, las especies con borde libre desarrollado tienen además muescas cigomáticas profundas (carácter 23). Sin embargo, en el caso de los Abrotrichini se presentan situaciones en donde especies que carecen de borde libre tienen muescas evidentes, que se deben en ese caso a la inclinación respecto al plano basal del cráneo (carácter 28) de la placa cigomática.

**Carácter 30:** *borde anterior de la placa cigomática, en vista frontal, formando un ángulo <30° con respecto al plano sagital del cráneo (0); o >32° (1)*. La condición generalizada en el material estudiado es aquella en donde el borde anterior de la placa cigomática, en vista frontal, forma un ángulo amplio, generalmente menor de 30° con respecto al plano sagital del cráneo. Por lo general, esta condición se asocia con un foramen infraorbitario piriforme, más amplio en su parte dorsal y que se estrecha hacia la base de la placa cigomática. Por el contrario, en algunas formas fosoriales el foramen tiende a tener un contorno ovalado y más espacioso, con la placa cigomática formando un ángulo >32°.

**Carácter 31:** *escara de origen del músculo masetero superficial indicada como un área rugosa de hueso (0); o como una eminencia moderadamente elevada (1)* (Fig. 13). Esta estructura corresponde a uno de los puntos de inserción del músculo masetero y se ubica sobre la base de placa cigomática, cercana al borde anterior. Está especialmente desarrollada en *Geoxus*, *Pearsonomys* y *Chelemys megalonyx*, donde se destaca como una eminencia ósea redondeada y elevada. En otras especies aparece como un área rugosa de hueso, de contorno circular a ovalado y con poco o nulo relieve. En *Abrothrix lanosa*, *A. sanborni* y *A. sp.* se presenta una condición intermedia, con una escara pequeña pero elevada, que se acerca más a la situación en (1) y que así fue codificada.

**Carácter 32:** *foramen etmoide por encima del M2 o del contacto entre M2/M3 (0); o del M3 (1); o por detrás del M3 (2)* (Fig. 14). Este foramen se emplaza en el hueso frontal, cerca de la sutura con el orbitoesfenoides. Pacheco (2003:29) fue el primero en advertir cierta variabilidad en la ubicación de esta estructura, que en la mayoría de los muroideos se ubica por encima del M2.

**Carácter 33:** *maxilar con un abultamiento en relación al M2 (0); o sin abultamiento (1)*. El borde del maxilar, por encima de la hilera de molares, en el piso de la órbita, presenta usualmente un abultamiento óseo redondeado a cónico, que se ubica por encima del M2. La excepción a esta condición se presenta en el grupo externo y en los géneros *Geoxus* y *Pearsonomys*.

**Carácter 34:** *borde anterior del alisfenoides no proyectado hacia delante (0); o borde anterior del alisfenoides proyectado hacia delante en forma de escama, ocultando la fisura alar anterior en vista lateral (1)* (Fig. 15). En *Geoxus* y *Pearsonomys*, el alisfenoides tiene una conformación que no hemos registrado para otros Sigmodontinae, incluyendo varios géneros no incluidos en el análisis (e.g., *Akodon*, *Blarinomys*, *Necromys*, *Oxymycterus*, *Scapteromys*); así, el borde anterior de este hueso se proyecta hacia adelante como una escama delgada, de borde libre y moderadamente cóncavo, que en norma lateral oculta la fisura alar anterior y al foramene esfenofrontal.

**Carácter 35:** *foramen esfenofrontal completo y visible en norma lateral (0); o completo o incompleto y ubicado por detrás de la escama del alisfenoides y no visible lateralmente (1)* (Fig. 15). El foramen esfenofrontal se encuentra hacia el extremo del canal escamoso-alisfenoides. Patterson (1992:136) refirió para este carácter que “a sphenofrontal foramen, obsolete or entirely lacking in the remaining long-clawed genera [*Geoxus*, *Notiomys*, *Pearsonomys*], is present in *Chelemys*; as in those groups, however, the main course of the supraorbital branch of the stapedial artery passes through a ventral sphenoid foramen, and the squamosal-alisphenoid groove is fenestrated”. Sin embargo, nuestra revisión de materiales indica que el foramen esfenofrontal está presente en todos los Abrotrichini, aunque en *Geoxus* y *Pearsonomys* puede presentarse usualmente incompleto o abierto hacia el foramen lacerado anterior, pero siempre oculto por el borde libre anterior del alisfenoides.

**Carácter 36:** *foramen postglenoideo y subescamoso alineados horizontalmente (0); o subescamoso por encima del postglenoideo (1)* (Fig. 16). Los forámenes subescamoso y postglenoideo se ubican por delante y detrás del proceso hamular del

escamoso. En los Abrotrichini y el grupo externo, los bordes superior e inferior de ambos forámenes se encuentran esencialmente en la misma línea o apenas desplazados unos de otros. En *Notiomys*, por el contrario, el foramen subescamoso se encuentra bien corrido hacia arriba, ubicándose su borde inferior en línea con el borde superior del postglenoideo.

**Carácter 37:** *barra del alisfenoides ausente (0); o presente (1)*. Casi todos los Abrotrichini carecen de la barra ósea que divide lateralmente al foramen oval. La única excepción a esta situación está constituida por *Abrothrix andinus dolichonyx*, que posee consistentemente esta estructura en todos los materiales revisados.

**Carácter 38:** *bullas timpánicas no infladas (0); o moderadamente infladas, con un tubo de Eustaquio pequeño (1)* (Fig. 16); *o infladas, con el tubo de Eustaquio indiferenciado (2)*. Seguimos parcialmente a Pacheco (2003:122) en la definición de este carácter. Se considera que una bulla timpánica está inflada cuando, en norma ventral, el borde anterior tiende a la convexidad y los bordes internos son cercanos y bien redondeados. Por lo general, en aquellas especies con bullas más globosas el tubo de Eustaquio es poco evidente o está ausente y el basioccipital es más estrecho.

**Carácter 39:** *porción externa anterodorsal del ectotimpánico redondeado a subcuadrangular y bien separada del mastoideo (0); o estrecha y acuminada y cercana al mastoideo (1)* (Fig. 16). En todas las especies examinadas, la porción externa anterodorsal del ectotimpánico tiene forma de lengüeta estrecha y se acerca, aunque no contacta, con el mastoideo. Esta condición es sólo distinta en *Geoxus* y *Pearsonomys*, donde esta estructura es más ancha, de forma redondeada a subcuadrangular y se ubica bien por delante del mastoideo.

**Carácter 40:** *proceso estapedial de la bulla corto y robusto (0); o alargado y aguzado (1)*. La espina estapedial en la mayoría de los Abrotrichini tiene una base amplia, alargándose y estrechándose hacia la punta, que contacta en casi todos los casos con el parapterigoides. La condición alternativa se presenta en *Chelemys*, *Notiomys* y *A. jelskii cruceri*, taxones que muestran la espina corta, robusta y terminada en una punta redondeada. Patterson (1992:136) indicó que una diferencia entre *Geoxus* y *Pearsonomys* era que en este último el proceso estapedial de la bulla terminaba sobre el foramen lacerado, mientras que en el primero se extendía hasta el parapterigoides. Nuestra revisión de materiales sugiere que esta condición, aunque presente en el holotipo, es infrecuente para *Pearsonomys*, registrándose en sólo dos de 13 especímenes; en el resto, la espina alcanza por adelante al parapterigoides.

**Carácter 41:** *apófisis orbicular del martillo de base proporcionalmente ancha y distalmente terminada en un botón redondeado (0); o de base fina y alargada y bulbosa hacia el extremo (1)* (Fig. 16). En la mayoría de los Abrotrichini, la apófisis orbicular del martillo tiene una base o pedúnculo grueso, rematada distalmente por un botón redondeado, cuya circunferencia es apenas a moderadamente más ancha que la de la base. En cambio, tanto en *Geoxus* como *Pearsonomys*, el pedúnculo es estrecho y alargado y está rematado por un botón de aspecto bulboso, que se inflexiona suavemente en el extremo.

**Carácter 42:** *periótico sin fisuras o con una fisura pequeña, alargada o redondeada (0); o con una fisura redonda y grande (1)* (Fig. 16). El periódico carece de fisuras, o posee una fisura pequeña, usualmente alargada o más comúnmente redondeada, mientras que en *Abrothrix* suele presentar una fenestra redondeada y amplia, a veces tan grande como el foramen subescamoso. En ambos casos, la ubicación de esta fisura se restringe al cuadrante postero-anterior del periódico, visto en norma lateral.

**Carácter 43:** *forámenes incisivos cortos, que no penetran entre las series molares (0); o largos y que penetran entre las series molares (1)* (Fig. 12). Los forámenes incisivos de la mayoría de los Abrotrichini son largos, penetrando en su extremo posterior entre las series molares, usualmente hasta el procíngulo o menos frecuentemente hasta el protocono. Una condición distinta se presenta en *Notiomys*, en donde los forámenes son cortos, sin alcanzar las series molares o terminando justo en el plano definido por la pared anterior de los M1.

**Carácter 44:** *bordes externos de los forámenes incisivos subparalelos, ensanchándose hacia el tercio anterior (0); o en forma de paréntesis, con una constricción entre la mitad y el tercio posterior (1); o de forma lanceolada y sin constricciones (2)* (Fig. 12). El contorno externo de los forámenes incisivos tiende por lo general a tener forma de paréntesis, con un estrechamiento que se ubica entre el tercio posterior y la mitad; en el extremo anterior la figura de cada foramen suele ser acuminada, mientras que posteriormente es redondeada. Esta situación cambia en *Chelemys* y *Notiomys*, donde los bordes de los forámenes son paralelos desde el extremo posterior hasta el segmento medio, donde se ensanchan y muestran una forma ovalada. La forma lanceolada se presenta solamente en el grupo externo.

**Carácter 45:** *forámenes palatinos posterolaterales ausentes u obsoletos (0); o simples y bien definidos (1); o grandes y con divisiones internas (2)* (Fig. 16). Los

*forámenes palatinos* posterolaterales están ausentes o son muy pequeños en los Abrotrichini; cuando aparecen suelen ubicarse sobre el margen posterior del paladar o por detrás. Por el contrario, en algunas poblaciones de *Notiomys edwardsii* son grandes, incluyendo divisiones internas (Pardiñas et al., 2008a:Fig. 7).

**Carácter 46:** *septo del premaxilar ocupando hasta la mitad de los forámenes incisivos (0); o más de la mitad (1)* (Fig. 12). El premaxilar se extiende entre los forámenes incisivos formando una estructura de contorno elíptico en norma ventral y moderadamente inflada que ocupa la mitad o más de la mitad de la longitud total de los mismos. Por detrás, este septum se continúa con aquel del maxilar, que es estrecho, de bordes rectos y paralelos.

**Carácter 47:** *paladar corto (0); o largo (1)* (Fig. 16). Se sigue a Hershkovitz (1962:54) en la definición de este carácter, considerando corto a un paladar cuyo borde posterior se ubica por delante o sobre el plano que pasa por la cara posterior de los M3 y largo a un paladar cuyo borde posterior se ubica por detrás de ese plano.

**Carácter 48:** *vacuidades esfenopalatinas ausentes o reducidas a fisuras estrechas (0); o amplias y de bordes irregulares (1)* (Fig. 16). El techo de la fosa mesopterigoidea raramente está osificado en los Abrotrichini. Por lo general, las vacuidades esfenopalatinas en los representantes de esta tribu son amplias y usualmente alargadas, extendiéndose variablemente entre el preesfenoides y el basiesfenoides. Por el contrario, en unas pocas especies de *Abrothrix* y algunas formas fosoriales estas fenestras están ausentes o son fisuras estrechas, posicionándose mayormente a los lados del preesfenoides.

**Carácter 49:** *fosas parapterigoideas planas (0); o ligeramente excavadas (1)*. El plano de las fosas parapterigoideas se ubica por debajo del plano determinado por el paladar en todos los Abrotrichini, excepto en *Geoxus* y *Pearsonomys* donde las fosas son más planas y se ubican a la misma altura que el paladar.

**Carácter 50:** *fosas parapterigoideas subiguales o apenas menores que la fosa mesopterigoidea (0); o mayores (1)*. Para evaluar este carácter se siguió a Steppan (1995:36-37), tomando como punto de referencia a la sutura preesfenoides-basiesfenoides. Como criterio adicional, se consideró que la fosa mesopterigoidea era menor que la parapterigoidea cuando el ancho de la primera cabía al menos 1 vez y media en el de la segunda.

**Carácter 51:** *bordes laterales de la fosa mesopteroidea convergentes hacia atrás, en forma de “herradura” (0); o paralelos (1); o ligeramente divergentes (2).* En la codificación de este carácter se siguió a Stepan (1995:37).

**Carácter 52:** *sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides ubicada por delante de la mitad de la fosa mesopteroidea (0); o hacia la mitad (1); o por detrás de la mitad (2)* (Fig. 1). Aunque la posición de la sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides varíe en forma continua, las discontinuidades entre un estado y otros son lo suficientemente evidentes como para que su codificación no presente ambigüedades. Se tomó como longitud total de la fosa mesopteroidea a la distancia entre el borde anterior de la misma y el extremo distal del pterigoides.

**Carácter 53:** *mandíbula con diastema profunda (0); o superficial (1)* (Fig. 17). El aspecto de la mandíbula en los Abrotrichini es por regla general bajo, grácil y alargado en sentido antero-posterior. La diastema es, para la mayoría de las especies, moderadamente profunda, cayendo abruptamente por debajo del m1 y torciéndose hacia arriba en dirección al incisivo. Esta condición cambia en algunas especies de *Abrothrix*, *Chelemys megalonyx* y en los géneros *Geoxus*, *Notiomys*, *Pearsonomys*. En estas formas, la diastema es poco profunda a casi recta, suavemente cóncava en toda su extensión y sin recortarse en una subida abrupta por debajo del m1.

**Carácter 54:** *diastema corta, aproximadamente igual a la longitud conjunta de m1-m2 (0); o larga, igual a la longitud de la serie molar inferior (1)* (Fig. 17). Independientemente de la condición expresada en el carácter anterior (53), la diastema puede ser corta o larga, en tanto se acerque en su longitud a la longitud combinada del primero y segundo molares inferiores o la hilera dentaria completa. En el material revisado, una diastema corta fue característica del grupo externo y de *Chelemys macronyx*; en todas las otras formas se registró una diastema larga.

**Carácter 55:** *proyección capsular del incisivo ubicada debajo del proceso coronoides (0); o hacia el cóndilo (1)* (Fig. 17). La proyección capsular de los Abrotrichini tiene forma de repisa suave, con un abultamiento moderado hacia la mitad de su recorrido. Por lo general, esta estructura se ubica por debajo del proceso coronoides o apenas desplazada posteriormente por debajo de la escotadura sigmoidea. Solamente *Chelemys megalonyx* se aparta de esta condición, con una proyección capsular saliente y bulbosa, que se extiende posteriormente y se recuesta sobre el proceso condilar.

**Carácter 56:** *proceso coronoides de base estrecha (0); o ancha (1)* (Fig. 17). Para evitar ambigüedades en la codificación de este carácter, se consideró el ancho en la base del proceso coronoides en relación a la altura del procesos condilar en su segmento medio. La base fue tomada como estrecha si era igual o menor que la altura del proceso condilar y, por oposición, como ancha, cuando lo superaba en longitud.

**Carácter 57:** *extremo superior del proceso coronoides por debajo del proceso condilar (0); o aproximadamente a la misma altura (1); o coronoides muy por arriba del proceso condilar (2)* (Fig. 17). Entre los Abrotrichini, la condición generalizada es que el proceso coronoides se ubique a la misma altura que el condilar o apenas por encima. La excepción está dada por el género *Chelemys*, donde el proceso coronoides se ubica claramente por encima del condilar.

**Carácter 58:** *repisa ósea por detrás del m3 corta (0); o larga (1)*. La línea mylohyoidea se suele continuar por detrás del tercer molar en forma de una repisa ósea, que con frecuencia es tan larga como la mitad o 3/4 de este último diente. Dentro del material estudiado, solamente *Chelemys megalonyx* y *Abrothrix jelskii cruceri* carecieron de esta estructura.

#### DENTICIÓN

**Carácter 59:** *incisivos opistodontes (0); u ortodontes (1); o proodontes (2)*. La procumbencia de los incisivos fue dividida en tres categorías siguiendo a Hershkovitz (1962:101-103). Cada uno de los estados fue precisado en función de la posición del borde cortante del incisivo en relación con el plano vertical de este mismo diente (definido como aquel que pasa a través del borde alveolar anterior y es perpendicular al plano basal-incisivo). En los incisivos proodontes, el borde cortante se ubica por delante del plano incisivo-vertical; en los ortodontes, el borde se posiciona sobre este plano y en los opistodontes queda por detrás.

**Carácter 60:** *esmalte de los incisivos amarillo o anaranjado pálido (0); o naranja brillante (1)*. La coloración del esmalte de los incisivos fue variable entre especies, pero presentó una discontinuidad mayor entre formas que presentan una fuerte tonalidad naranja y otras de aspecto más pálido, a veces casi blanco, teñidas de amarillo o anaranjado.

**Carácter 61:** *molares braquiodontes (0); mesodontes (1) o hipsodontes (2)* (Figs. 18, 19, 20). Seguimos a Hershkovitz (1962) y Reig (1987) en la definición de estas categorías, ubicando en un extremo de la progresión a *Chelemys macronyx*, de

dientes hipsodontes y a *Chelemys megalonyx*, *Geoxus* y *Pearsonomys* en el otro, caracterizados por poseer molares pequeños y con tendencia a la braquiodoncia. Para el género *Abrothrix*, la mayoría de las especies se caracterizan por tener molares con una hipsodoncia tubercular moderadamente desarrollada y una hipsodoncia coronal ligera (Reig, 1987:367).

**Carácter 62:** coronas con tendencia al crestado (0); o aterrazado (1) (Figs. 18, 19, 20). La terminología para la topografía de la superficie oclusal de los molares sigue a Hershkovitz (1962). Por lo general, la tendencia al aterrazamiento y aplanamiento es mayor en las formas hipsodontes, mientras las superficies crestadas se vinculan con la braquiodoncia.

**Carácter 63:** flexos labiales del M1 relativamente profundos, estrechos y orientados primero transversalmente y luego posteriormente (0); o amplios, poco profundos y transversalmente dispuestos (1) (Figs. 18, 19, 20). Los flexos labiales de los molares superiores en *Abrothrix* y *Chelemys macronyx* se orientan primero transversalmente, para luego torcerse casi sobre la línea media del diente y dirigirse posteriormente. Por el contrario, en *Chelemys megalonyx*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* estos flexos se orientan transversalmente y son amplios y con el fondo redondeado.

**Carácter 64:** flexo anteromediano en M1 ausente (0); o presente, pero poco profundo (1); o bien expresado (2) (Figs. 18, 19, 20). La expresión del flexo anteromediano en el primer molar superior de los Abrotrichini es un rasgo que varía con la edad. Por línea general, esta estructura está ausente en los ejemplares adultos viejos. En los juveniles, especialmente en algunas especies del género *Abrothrix*, suele ser evidente, aunque mayormente superficial y sin alcanzar el desarrollo que muestran algunos Akodontini. En otros taxones está ausente, incluso en ejemplares con poco desgaste dentario (e.g., *A. illutea*, *A. jelskii* ssp., *Chelemys megalonyx*). Para la codificación de este carácter, se consideraron individuos de edad 3-4.

**Carácter 65:** procíngulo en M1 reducido y comprimido anteroposteriormente (0); o en forma de abanico (1) (Figs. 18, 19, 20). La forma del procíngulo en los Abrotrichini varía considerablemente entre géneros. Sin embargo, se pueden reconocer dos tendencias principales, una correspondiente al género *Abrothrix*, donde la mayoría de las especies tienen procíngulos lateralmente expandidos y con forma de abanico y otra condición en la que el procíngulo se encuentra comprimido anteroposteriormente y

toma la forma aproximada de un triángulo invertido (*Chelemys macronyx* ssp., *Geoxus*, *Pearsonomys*) o es subcircular (*Chelemys megalonyx*).

**Carácter 66:** *anteroflexo en M1 ausente (0); o presente pero poco marcado (1); o presente y bien desarrollado (2)* (Figs. 18, 19, 20). El grado de desarrollo del anteroflexo, que se ubica como un pliegue entre el protocono y el anterolofoparastilo, se vincula con la expresión de esta última estructura y el grado de fusión que alcanza con el protocono. En *Chelemys macronyx* y *Abrothrix jelskii* suele persistir un anterolofoparastilo evidentes, pero con un anteroflexo superficial. El anteroflexo se pierde por completo en los ejemplares adultos de *C. megalonyx*, *Notiomys*, *Geoxus* y *Pearsonomys*.

**Carácter 67:** *anterolofoparastilo en M1 ausente o pequeño (0); o bien expresado (1)* (Figs. 18, 19, 20). Un anterolofoparastilo, distalmente fusionado a un parastilo, se presenta con mayor desarrollo en algunas especies del género *Abrothrix*, mientras que en otros taxones ambas estructuras quedan rápidamente fusionadas al protocono.

**Carácter 68:** *paracono y metacono en M1 orientados anteriormente (0); o transversalmente (1)* (Figs. 18, 19, 20). Las cúspides labiales principales, por detrás del protocono, se orientan transversalmente en varias formas fosoriales y anteriormente en *Abrothrix* y *Chelemys macronyx*. Este patrón se repite en el segundo molar y guarda relación con la orientación de los flexos.

**Carácter 69:** *mesolofoparalófulo en M1 pequeño y apenas indicado sobre el borde labial del diente (0) o bien expresado, incluso en ejemplares con desgaste moderado (1)* (Figs. 18, 19, 20). El mesolofoparalófulo de los Abrotrichini, cuando está presente, suele fusionarse con un paralófulo y un mesostilo. El estudio de ejemplares juveniles permite suponer que esta secuencia de fusiones comienza generalmente por el paralófulo+mesostilo y termina con el mesolofoparalófulo. El resultado final es una estructura que se extiende labialmente desde el muro mediano y que junto con el paracono suele encerrar una isla de esmalte que se correspondería con la posición del mesoflexo.

**Carácter 70:** *mesostilo en M1 ausente (0); o presente (1)* (Figs. 18, 19, 20). Una cúspide pequeña, interpretada como un mesostilo, ubicada hacia el extremo del mesolofoparalófulo, que usualmente se fusiona primero con el paralófulo y luego al mesolofoparalófulo, es evidente en todas las especies de *Abrothrix*, excepto *A. jelskii*.

**Carácter 71:** *anterolofoparastilo en M2 corto, alcanzando la mitad de la longitud del paracono (0); o largo, alcanzando 3/4 o más de la longitud del paracono (1)* (Figs. 18, 19, 20). Todos los Abrotrichini tienen un anterolofoparastilo en el M2 más o menos

desarrollado, que en algunas especies es largo y casi alcanza el plano definido por el punto más labial del paracono y en otras es corto y apenas llega a la mitad del paracono. En este segundo grupo, la fusión de esta estructura con el paracono es variable, determinando la mayor o menor expresión del paraflexo.

**Carácter 72:** *paraflexo en M2 indiferenciado (0); o persistente (1)* (Figs. 18, 19, 20). El paraflexo es una estructura evidente en las formas con anterolofos desarrollados, pero también persiste en algunas especies con anterolofos indistintos o cortos (e.g., *A. jelski* ssp.). En algunas formas fosoriales, el paraflexo se limita a una indentación sobre la pared labial del diente, quedando mayormente obliterado por la fusión del anterolofos con el metacono.

**Carácter 73:** *mesofoseta en M1-M2 de ejemplares juveniles ausente (0); o persistente como una isla de esmalte (1)* (Figs. 18, 19, 20). En muchas especies del género *Abrothrix*, el mesoflexo, que suele cerrarse tempranamente a expensas de la fusión entre el mesolofos y el parolofos, persiste como una isla de esmalte en el M2.

**Carácter 74:** *mesolofos en M2 bien expresado (0); o indistinto y apenas indicado sobre el borde labial del diente (1)* (Figs. 18, 19, 20). Véase el comentario para el carácter 69.

**Carácter 75:** *M2 con metacono e hipocono menores que el paracono y protocono (0); o subiguales (1)* (Figs. 18, 19, 20). En vista oclusal, la superficie del metacono e hipocono es subigual a aquella del paracono y protocono en *Abrothrix*, confiriéndole al diente un contorno subcuadrangular. Por el contrario, en las formas fosoriales, las dos cúspides posteriores son notablemente más pequeñas que las dos anteriores, lo que determina un diente que se estrecha hacia su porción posterior.

**Carácter 76:** *hipocono en M3 ausente a muy pequeño (0) o presente y bien desarrollado (1)* (Figs. 18, 19, 20). El tercer molar superior de los Abrotrichini es pequeño y de contorno subcircular. El paracono y protocono están bien desarrollados, igual que el metacono, que ocupa la mayor parte de la mitad posterior del diente. El hipocono, al contrario, apenas si se distingue, al igual que el hipoflexo. La única excepción a este patrón es *Chelemys macronyx*, que tiene tanto un hipoflexo moderadamente profundo, como un hipocono apenas más chico que el protocono.

**Carácter 77:** *mesofoseta en M3 ausente (0); o presente (1)* (Figs. 18, 19, 20). El tercer molar inferior de algunos Abrotrichini se caracteriza por la presencia de una isla circular, de posición subcentral, que se produce a partir del cierre del mesoflexo y que persiste incluso en ejemplares adultos viejos. En *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* esta

estructura está ausente, en consonancia con la mayor simplificación de este diente en esos géneros.

**Carácter 78:** *M3 pequeño, menor que la mitad del M2 (0); o claramente mayor que la mitad del M2 (1)* (Figs. 18, 19, 20). Para la evaluación de este carácter se tuvo en cuenta el diámetro anteroposterior del diente, medido en la superficie coronal.

**Carácter 79:** *M3 con una raíz (0); o dos (1); o tres (2)* (Figs. 18, 19, 20). La información para la codificación de este carácter fue tomada de Pearson (1995) y completada y corregida mediante el estudio de especímenes recuperados en egagrópilas de aves rapaces.

**Carácter 80:** *fléxido anteromediando en m1 ausente (0); o moderadamente expresado (1); o bien expresado (2)* (Figs. 18, 19, 20). Véase el comentario en el carácter 64.

**Carácter 81:** *procíngulo del m1 más ancho que largo (0); o más largo que ancho (1)* (Figs. 18, 19, 20). En *Abrothrix* y en *Chelemys macronyx*, el procíngulo del primer molar inferior tiene forma de abanico y es proporcionalmente más ancho que largo. Excepto en unas pocas formas (e.g., *A. jelskii cruceri*), el borde anterior está dividido por un fléxido anteromediano superficial, que tiende a desaparecer con la edad. En *Geoxus*, *Notiomys* y *Personomys*, el procíngulo es más largo que ancho y tiene la base estrecha, recordando la figura de un triángulo invertido. En estos géneros, el borde anterior del procíngulo tiende a ser recto, apenas disectado por un fléxido poco profundo en *Notiomys* y *Personomys*. En *C. megalonyx* el procíngulo es más largo que ancho, pero la forma de esta estructura es subrectangular, con el borde anterior recto y apenas marcado por un fléxido superficial.

**Carácter 82:** *protostílido en m1 indistinto (0); o bien desarrollado (1)* (Figs. 18, 19, 20). Un protostílido bien desarrollado, que puede o no continuarse a través de un cíngulo breve, está presente en *Abrothrix*, *Chelemys* y ocasionalmente *Geoxus valdivianus*.

**Carácter 83:** *mesolófido en m1 ausente (0); o bien expresado (1)* (Figs. 18, 19, 20). El primer molar inferior en *Abrothrix*, excepto *A. jelskii*, posee un mesolófido corto, pero bien diferenciado; por lo general, esta estructura tiene una orientación oblicua y se fusiona parcialmente con el entocónido a través de un entolofúlido.

**Carácter 84:** *m2 con entocónido e hipoconido menores que el metacónido y protoconido (0); o subiguales (1)* (Figs. 18, 19, 20). En la mayoría de las especies, las cúspides principales son de contornos redondeados y se disponen en pares opuestos a

ligeramente alternados. El área que comprende a las dos cúspides anteriores es mayor que aquella de las dos posteriores en casi todos los Abrotrichini, excepto en los géneros *Geoxus* y *Pearsonomys*.

**Carácter 85:** *mesolófido en m2 indistinto (0); o bien expresado (1)* (Figs. 18, 19, 20). Véase la discusión en el Carácter 83.

**Carácter 86:** *posterolófido en m2 orientado transversalmente (0); o posteriormente (1)* (Figs. 18, 19, 20). En *Abrothrix*, el posterolófido del m2 tiene una orientación oblicua, con tendencia a ubicarse transversalmente con respecto al eje central del diente. Por delante y detrás está enmarcado por un posterofléxido profundo y estrecho y un distofléxido apenas definido. En las formas fosoriales, el posterolófido se dispone posteriormente, determinado un posterofléxido amplio y un distofléxido bien marcado.

**Carácter 87:** *m3 en forma de letra "T", con hipocónido y entocónido muy reducidos (0); o m3 con forma de letra "S" o "Z" (1)* (Figs. 18, 19, 20). El m3 de *Abrothrix* y *Chelemys macronyx* tiene la típica forma de "S" o "Z" que caracteriza a la mayoría de los Sigmodontinae, con el hipo y entocónido bien desarrollados pero menores que el proto- y metacónido. En *Chelemys megalonyx*, *Notiomys*, *Geoxus* y *Pearsonomys*, la porción posterior del diente -i.e., aquella que corresponde al hipocónido y entocónido- están muy reducidas, determinando que la figura de dentina adquiera la forma de una letra "T".

#### ESQUELETO POSTCRANEANO

**Carácter 88:** *cresta supracondilar lateral del húmero poco desarrollada (0); o moderadamente desarrollada (1); o amplia y bien extendida lateralmente (2)* (Fig. 21). En las formas fosoriales de los géneros *Geoxus* y *Pearsonomys* el epicóndilo lateral se continúa hacia la diáfisis en forma de una lámina amplia, cuyo borde más externo forma la cresta supracondilar. En el género *Abrothrix* esta cresta está limitada a un reborde óseo, sin expansiones evidentes del epicóndilo. La situación de *Chelemys* y *Notiomys* es intermedia, con una cresta de recorrido relativamente corto y poco expandida. La superficie de esta estructura actúa como punto de origen para músculos extensores y supinadores (e.g., ancóneo, supinador; Stein, 2000).

**Carácter 89:** *epicóndilo medial del húmero corto (0); o largo (1)* (Fig. 21). El epicóndilo medial actúa como punto de origen para los músculos pronadores y flexores del carpo (Stein, 2000). En las formas fosoriales, el epicóndilo medial es igual o más

largo que la longitud conjunta del capitulum y la tróclea, mientras que en *Abrothrix* y *Notiomys* el epicóndilo lateral está apenas extendido, siendo menor que la longitud conjunta del capítulo y la tróclea.

**Carácter 90:** *relación entre la longitud del húmero y el ancho entre epicóndilos*  $< 2,8$  (0);  $> 3,1$  (1) (Fig. 21). La relación entre el ancho de los epicóndilos y la longitud total del húmero es un estimador del desarrollo de los músculos flexores carpales y digitales (Morgan y Verzi, 2006). A pesar de que se trata de un carácter continuo, en el material estudiado se detectó una discontinuidad evidente entre las formas fosoriales, que presentan un ancho entre epicóndilos relativamente mayor, y las formas cursoriales-escansoriales del género *Abrothrix*, que presentan un ancho proporcionalmente menor.

**Carácter 91:** *ulna con tuberosidad del olécranon recta y sin expansiones* (0); *o con una expansión medial que se ensancha proximalmente* (1). El olécranon sirve como punto de inserción de las cabezas lateral, medial y larga del músculo tríceps braquial (Stein, 2000). En las formas fosoriales, la superficie medial de esta estructura es marcadamente cóncava, expandiéndose proximalmente a expensas de una prolongación posteromedial del olécranon.

#### PENE Y GLÁNDULAS REPRODUCTIVAS ACCESORIAS MASCULINAS

**Carácter 92:** *glándulas ampulares presentes y de tamaño “normal”* (0); *o mayores que en la condición típica* (1) (Fig. 22). Se entiende por “normal” a la condición descrita por Voss y Linzey (1981), en donde las glándulas ampulares están formadas por un conjunto compacto y ramificado de túbulos cortos con aspecto de masa sólida y finamente lobulada que se ubica alrededor de cada conducto deferente. Por el contrario, en algunas especies de *Abrothrix*, *Geoxus* y *Pearsonomys* estas glándulas son hasta dos veces más grandes que en la condición descrita como típica.

**Carácter 93:** *glándulas bulbouretrales presentes y de tamaño “normal”* (0); *o mayores que en la condición típica* (1) (Fig. 22). Las glándulas bulbouretrales se presentan como un par simple de glándulas tubulo-alveolares situadas en craneal y dorsal del bulbo del pene. Su tamaño es por regla general pequeño, excepto en *Geoxus* y *Pearsonomys*, donde alcanzan un tamaño similar al de las glándulas vesiculares.

**Carácter 94:** *baculum distal central ausente* (0); *o reducido* (1); *o bien desarrollado* (2) (Fig. 23). La condición generalizada en los Sigmodontinae incluye la presencia de tres dígitos cartilagosos bien desarrollados en el extremo distal del

baculum, uno medial y dos laterales (Hooper y Musser, 1964). El género *Abrothrix* se aparta de esta situación, con especies en las que los tres dígitos están reducidos o faltan del todo (Sopotorno 1990; Sopotorno et al., 1992; Pearson, 1992). Una condición exclusiva se presenta en *A. illutea*, donde el dígito medial está ausente, pero se presentan dos laterales de tamaño reducido (Teta et al., 2011).

**Carácter 95:** *baculum distal lateral ausente (0); o reducido (1); o bien desarrollado (2)* (Fig. 23). Véase el comentario anterior.

**Carácter 96:** *promontorio bacular central ausente (0); o reducido (1); o bien desarrollado (2)*. La presencia de promontorios (“bacular mounds”; sensu Hooper y Musser, 1964) en el extremo distal del pene se halla en relación con el desarrollo de los dígitos cartilagosos del baculum distal. Esta estructura falta por completo en aquellas especies que carecen de porción cartilaginosa.

**Carácter 97:** *promontorio bacular lateral ausente (0); o reducido (1); o bien desarrollado (2)*. Véase el comentario anterior.

**Carácter 98:** *capuchón dorsal ausente (0); o presente (1)*. La presencia de un capuchón dorsal (“dorsal hood”) prominente en el pene de *Geoxus* fue indicada por Hooper y Musser (1964:27) para ejemplares del centro de Chile y registrada por nosotros en individuos de la provincia de Neuquén, Argentina. Sopotorno (1986:116) reportó la ausencia de esta estructura en ejemplares procedentes de Neuquén y Río Negro, Argentina. A pesar de esta diferencia, D’Elia et al. (2005:48), consideraron a esta característica como una sinapomorfia del clado *Geoxus-Pearsonomys*, luego de registrar un capuchón similar en el pene de *Pearsonomys*.

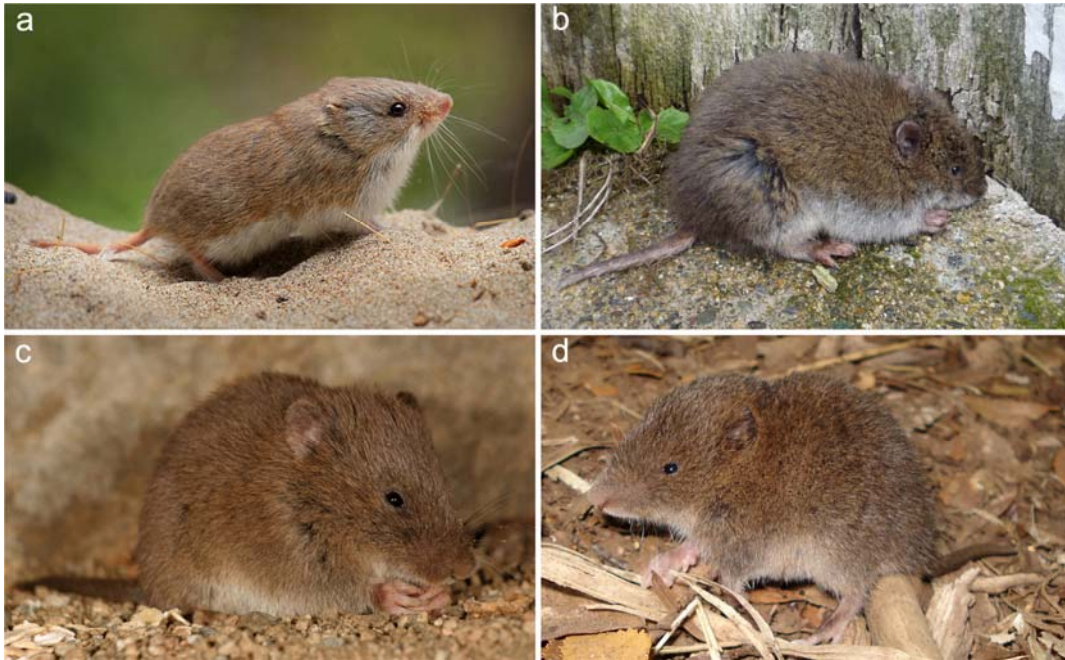
#### APARATIO DIGESTIVO

**Carácter 99:** *estómago unilocular hemiglandular, con el epitelio glandular que no cruza la curvatura menor (0); o el epitelio glandular cruza la curvatura menor hacia el ápice de la incisura angular, donde se recurva y sobrepasa el orificio esofágico (1)* (Fig. 24). Todas las formas revisadas poseen un estómago unilocular-hemiglandular, aunque difieren en la extensión del área de epitelio glandular. En la condición más extendida entre los Sigmodontinae (cf. Carleton, 1973:12), las áreas de epitelio cornificado y glandular coinciden gruesamente con el cuerpo y el antro estomacales, respectivamente. En otras especies, incluyendo varios Abrotrichini, el borde de unión entre ambos epitelios comienza en la incisura angular, para luego recurvarse fuertemente y cruzar al otro lado del orificio esofágico. De este modo, el epitelio

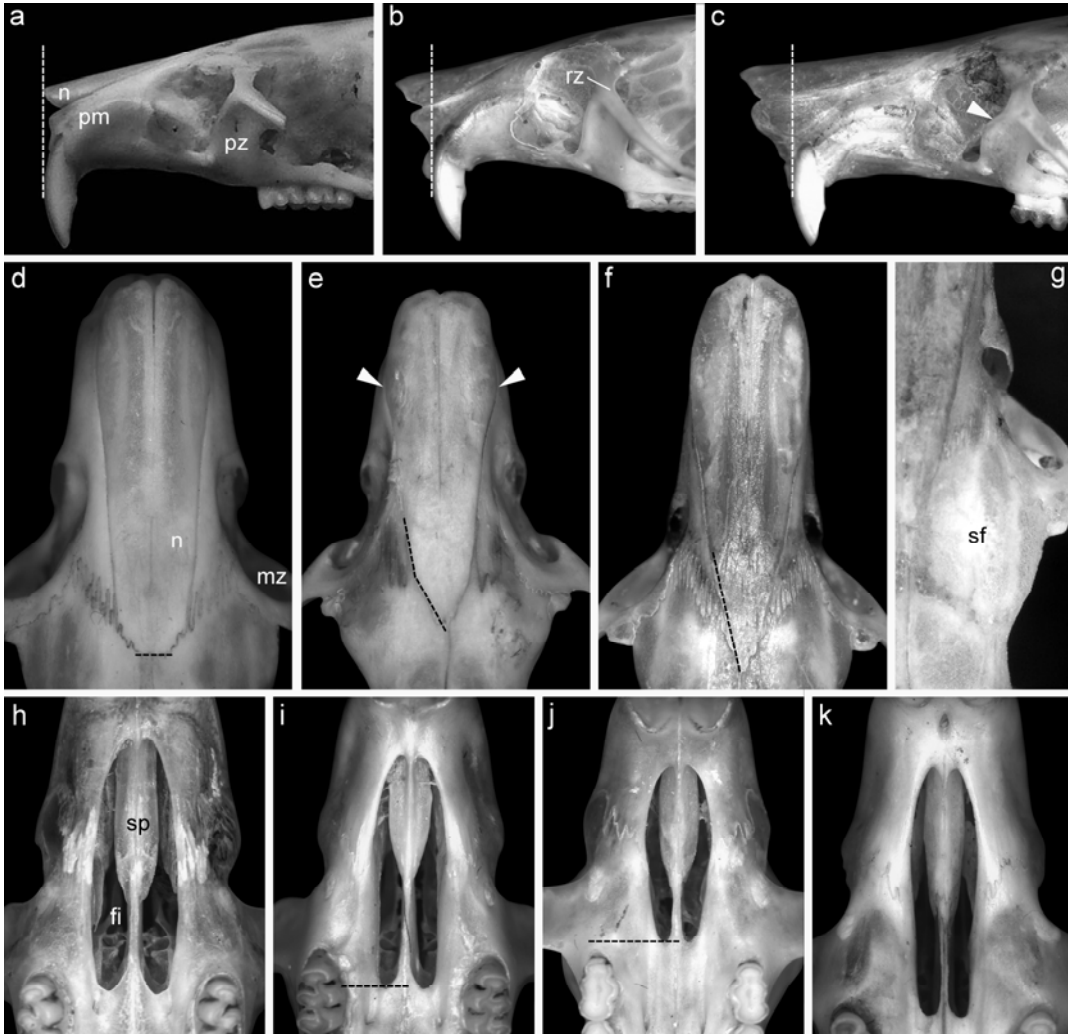
glandular cruza parcialmente sobre el cuerpo. Carleton (1973:13-14) indicó que *Abrothrix jelskii*, *A. longipilis* (= *A. hirta*) y *A. olivacea* poseían la condición más generalizada, pero nuestro análisis de materiales de Argentina y Chile indica que al menos en *A. longipilis* y *A. olivacea* el epitelio glandular se extiende claramente sobre un área mayor, ocupando parte del cuerpo del estómago.



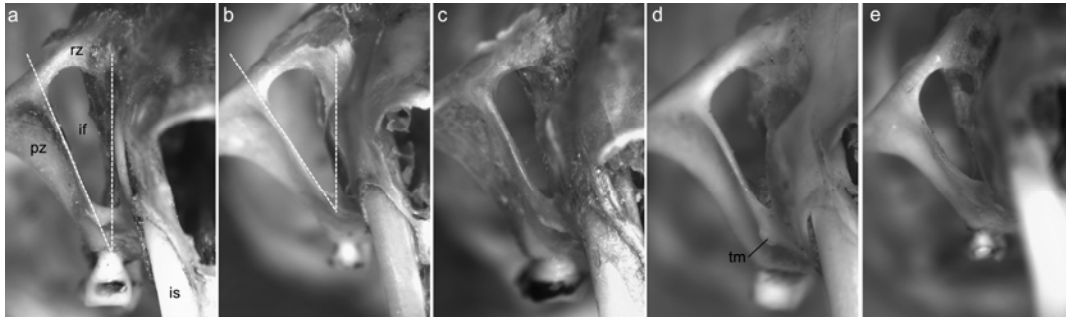
**Figura 10.** Vistas externas de *Abrothrix olivacea* (a, b), *A. jelski sodalis* (c), *A. andina andina* (d), *A. sp.* (e) y *A. hirta* (f).



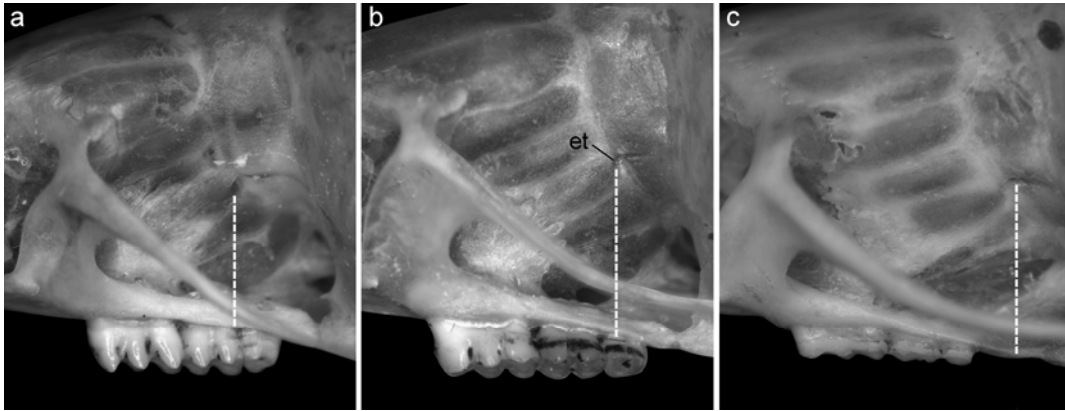
**Figura 11.** Vistas externas de *Notiomys edwardsii* (a), *Chelemys macronyx* (b), *C. megalonyx* (c) y *Geoxus valdivianus* (d).



(← Pág. 47) **Figura 12.** Vistas de distintas características morfológicas de Abrotrichini. a-c) proyección anterior de los nasales y premaxilares: a) terminando sobre el plano definido por la cara anterior de los incisivos (*Chelemys megalonyx*, UACH 1462); b) terminando por delante del plano definido por la cara anterior de los incisivos, pero sin formar un tubo (*Notiomys edwardsii*, MVZ 163067) o c) por delante y formando un tubo notorio; la flecha blanca indica el borde libre antero-superior de la placa cigomática (*Abrothrix* sp., GD 1190); d-f) morfología de los nasales: d-e) cerrándose abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal; las flechas blancas destacan el ensanchamiento de los mismos en su tercio anterior (d, *C. megalonyx*; e, *A. jelskii cruceri*, MVZ 173063); f) acuminados y sin ensanchamientos (*A. sp.*); g) senos frontales globosos (*A. sp.*); h-k) morfología de los forámenes incisivos y del septo del premaxilar: h) forámenes incisivos largos y en forma de paréntesis, con el septo ocupando más de la mitad de la longitud (*A. illutea*, CNP 1489); i) largos y en forma de paréntesis, con el septo ocupando la mitad de la longitud (*A. jelskii cruceri*); j) cortos y con los bordes subparalelos, con el septo ocupando más de la mitad de la longitud (*N. edwardsii*); k) largos y con los bordes suparalelos, con el septo ocupando la mitad de la longitud (*C. megalonyx*).  
Abreviaturas: fi = forámenes incisivos; mz = muesca cigomática; n = nasal; pm = premaxilar; pz = placa cigomática; rz = raíz cigomática superior; sf = seno frontal; sp = septo del premaxilar.



**Figura 13.** Borde anterior de la placa cigomática, en vista frontal, de algunos Abrotrichini. a, c, d) formando un ángulo  $< 30^\circ$  con respecto al plano sagital del cráneo (a, *Abrothrix sanborni* [GD 1165]; c, *Chelemys macronyx* [CNP 1896]; d, *Chelemys megalonyx* [UACH 1462]); b-e) formando un ángulo  $> 32^\circ$  con respecto al plano sagital del cráneo (b, *Notiomys edwardsii* [MVZ 163067], e, *Geoxus valdivianus* [UACH 2170]). Abreviaturas: is = incisivos superiores; if = forámen infraorbital; pz = placa cigomática; rz = raíz cigomática superior.

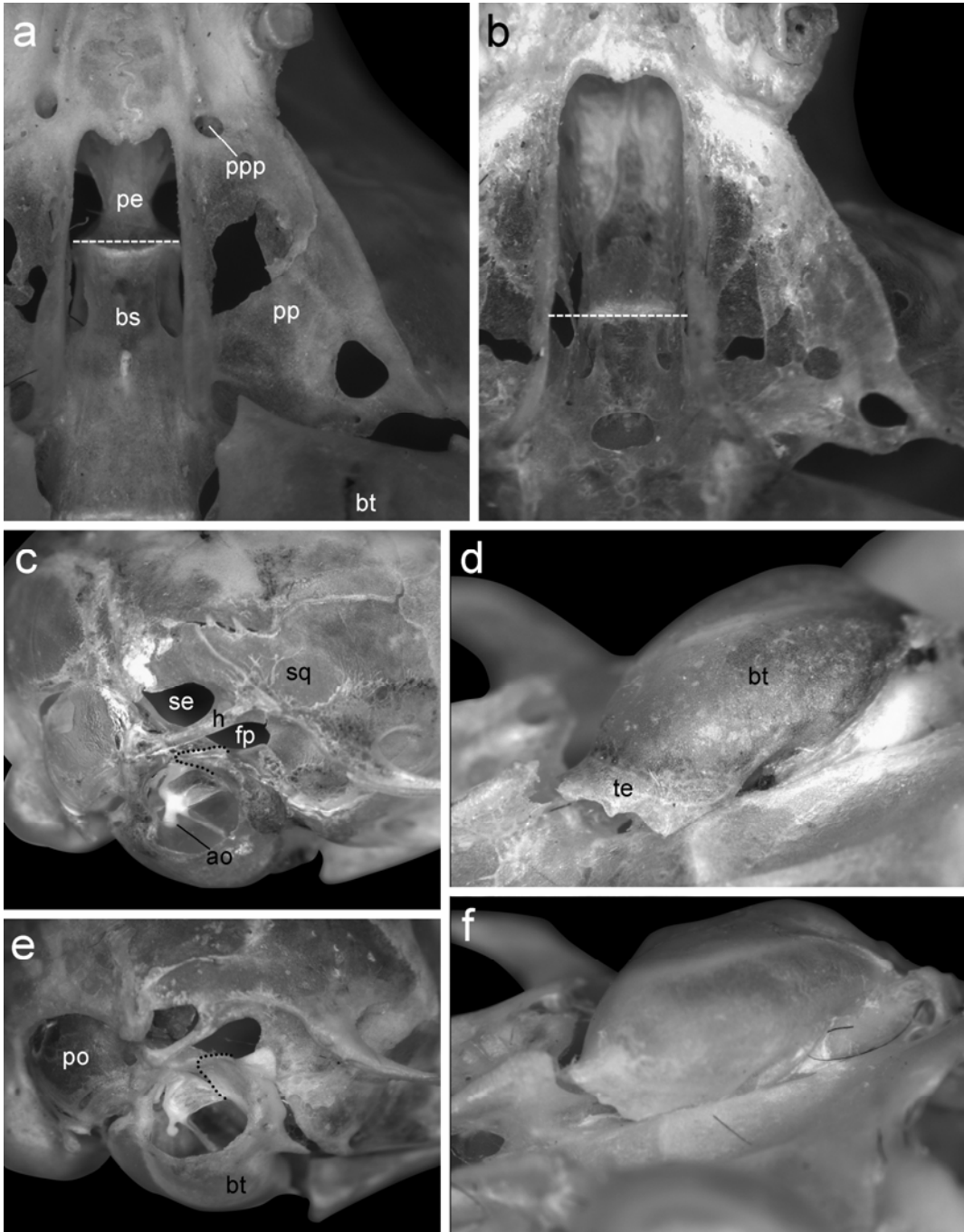


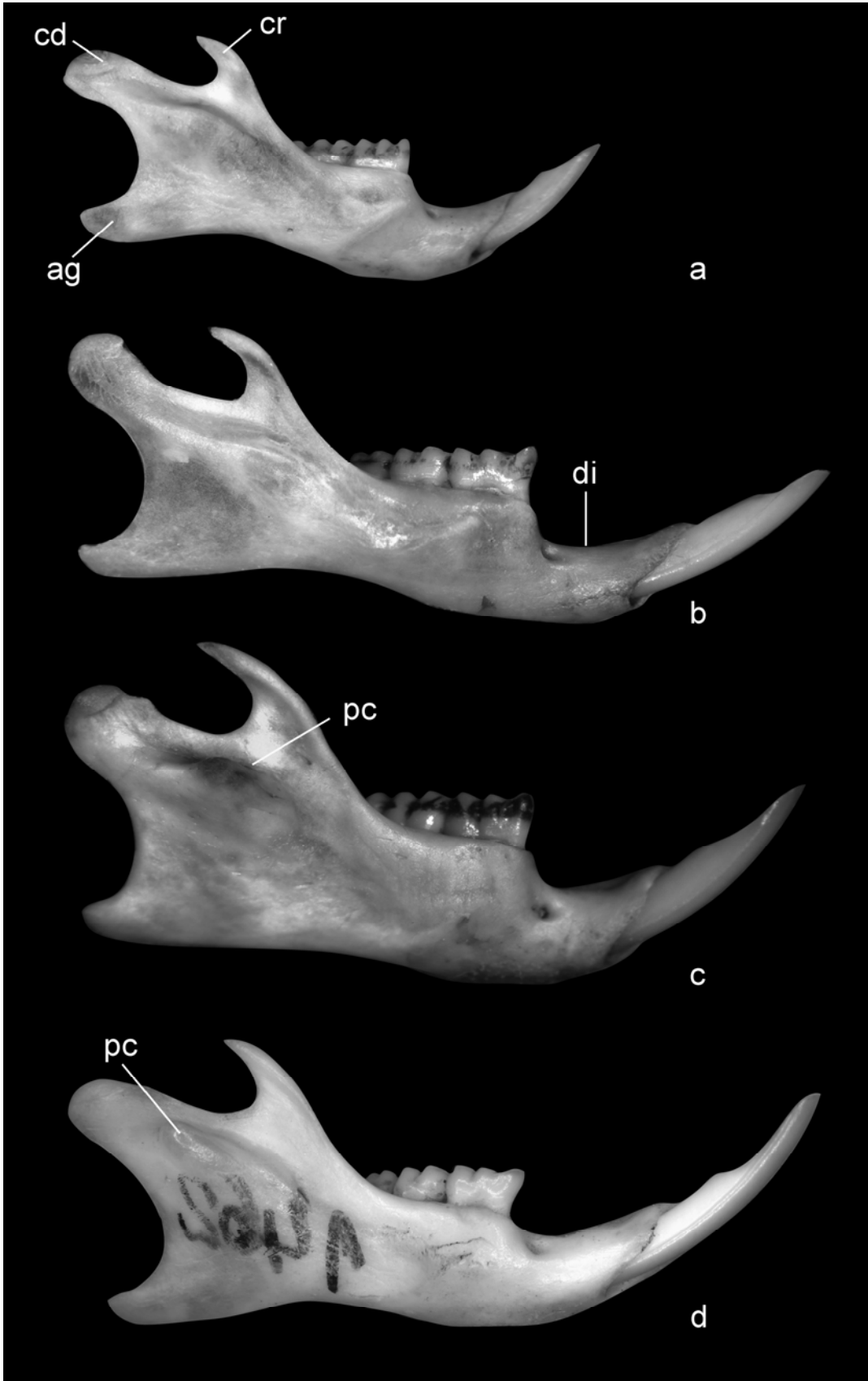
**Figura 14.** Posición relativa del foramen etmoide [et] de algunos Abrotrichini: a) por encima del contacto entre M2/M3 (*Abrothrix hirta*, UACH 1867); b) por encima del M3 (*A. sanborni*, GD 1165); c) por detrás del M3 (*Pearsonomys annectes*, UACH 1064).

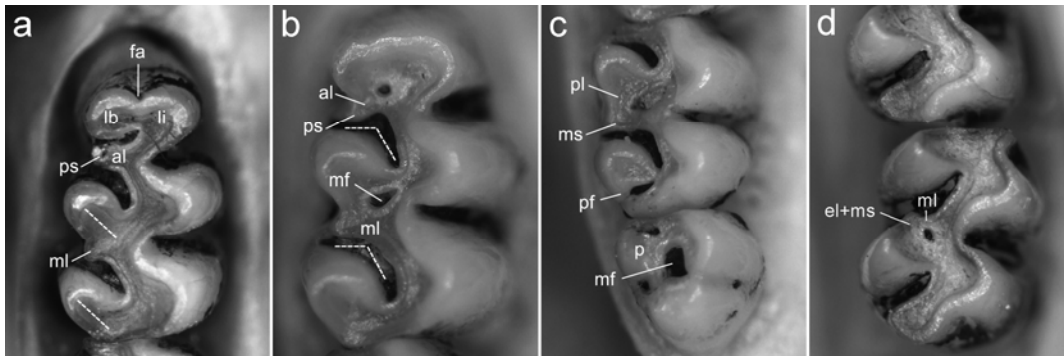


**Figura 15.** Detalle de la región alisfenoidea en algunos Abrotrichini. a) *Chelemys macronyx* (GD 931); b) *Abrothrix hirta* (CNP 2339); c) *Geoxus valdivianus* (CNP 812). En a) se destaca el sag con grandes menestras; en c) el ef parcialmente oculto en vista lateral por el borde libre anterior del al. Abreviaturas: al = alisfenoides; bmt = canal del buccinador-masticador; ef = foramen esfenofrontal; et = foramen etmoide; fo = foramen oval; pz = placa cigomática; sag = surco del escamosal-alisfenoides.

(Pág. 52 →) **Figura 16.** Vistas de distintas características morfológicas de Abrotrichini. a, b) borde posterior del paladar y fosa mesopterigoidea: a) paladar largo, con forámenes palatinos posterolaterales grandes y con divisiones internas, sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides [línea blanca] ubicada por delante de la mitad de la fosa mesopterigoidea, vacuidades esfenopalatinas amplias (*Notiomys edwardsii*, MVZ 163067); b) paladar corto, con forámenes palatinos posterolaterales obsoletos, sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides ubicada por detrás de la mitad de la fosa mesopterigoidea, vacuidades esfenopalatinas reducidas (*Abrothrix* sp., GD 1190); c, e) vista lateral de la región auditiva: c) porción externa anterodorsal del ectotimpánico [remarcada con línea de puntos] estrecha y acuminada y cercana al mastoideo, apófisis orbicular del martillo de base proporcionalmente ancha y distalmente terminada en un botón redondeado (*A. illutea*, CNP 1489); e) porción externa anterodorsal del ectotimpánico redondeada a subcuadrangular y bien separada del mastoideo, ao de base fina y alargada y bulbosa hacia el extremo (*Geoxus valdivianus*, UACH 2170); d, f) bullas timpánicas: d) no infladas (*A. sp.*, GD 1190); f) infladas, con el tubo de Eustaquio indistinto (*A. jelski cruceri*, MVZ 173063). Abreviaturas: ao = apófisis orbicular del martillo; bs = basiesfenoides; bt = bulla timpánica; fp = foramen postglenoideo; h = proceso hamular del escamosal; pe = presfenoides; po = periótico; pp = fosa pterigoidea; ppp = forámenes palatinos posterolaterales; se = foramen subescamosal; sq = escamosal; te = tubo de Eustaquio.

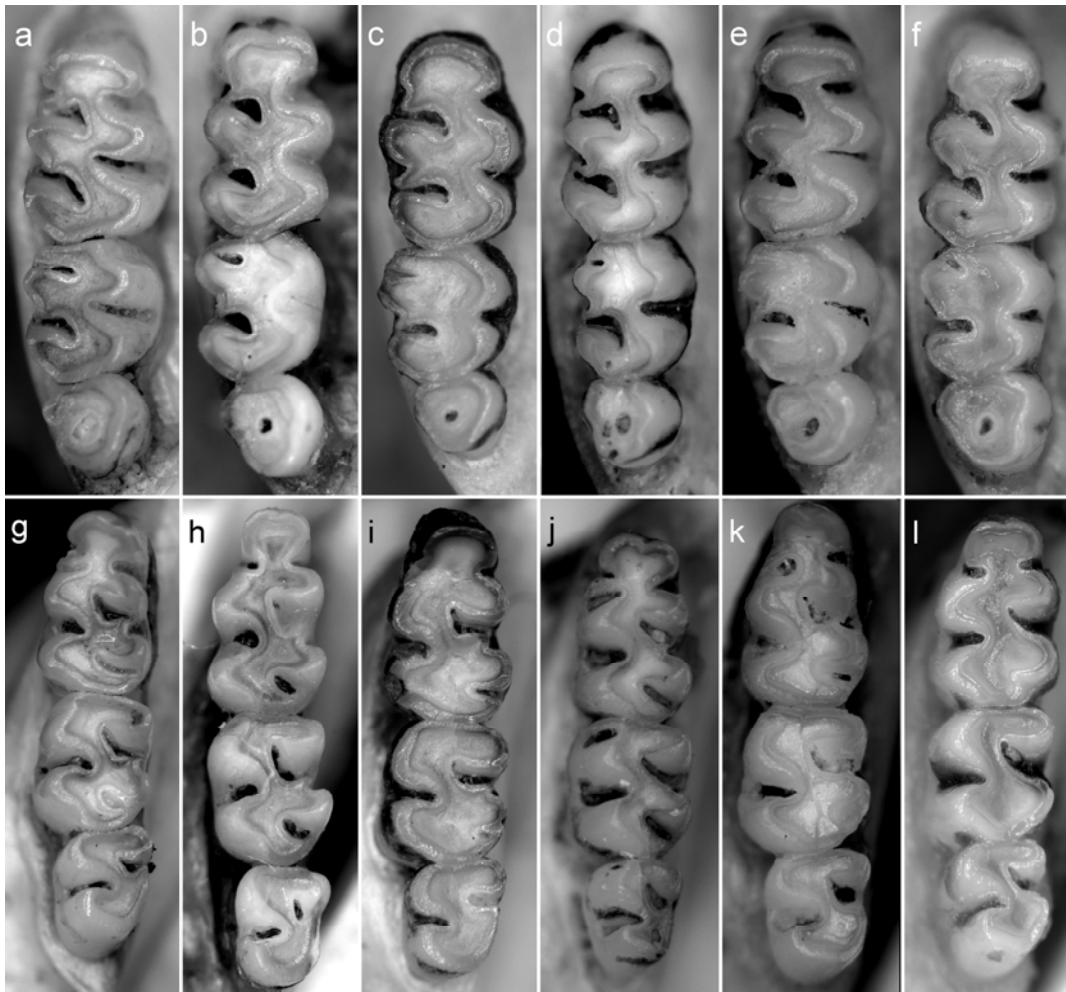




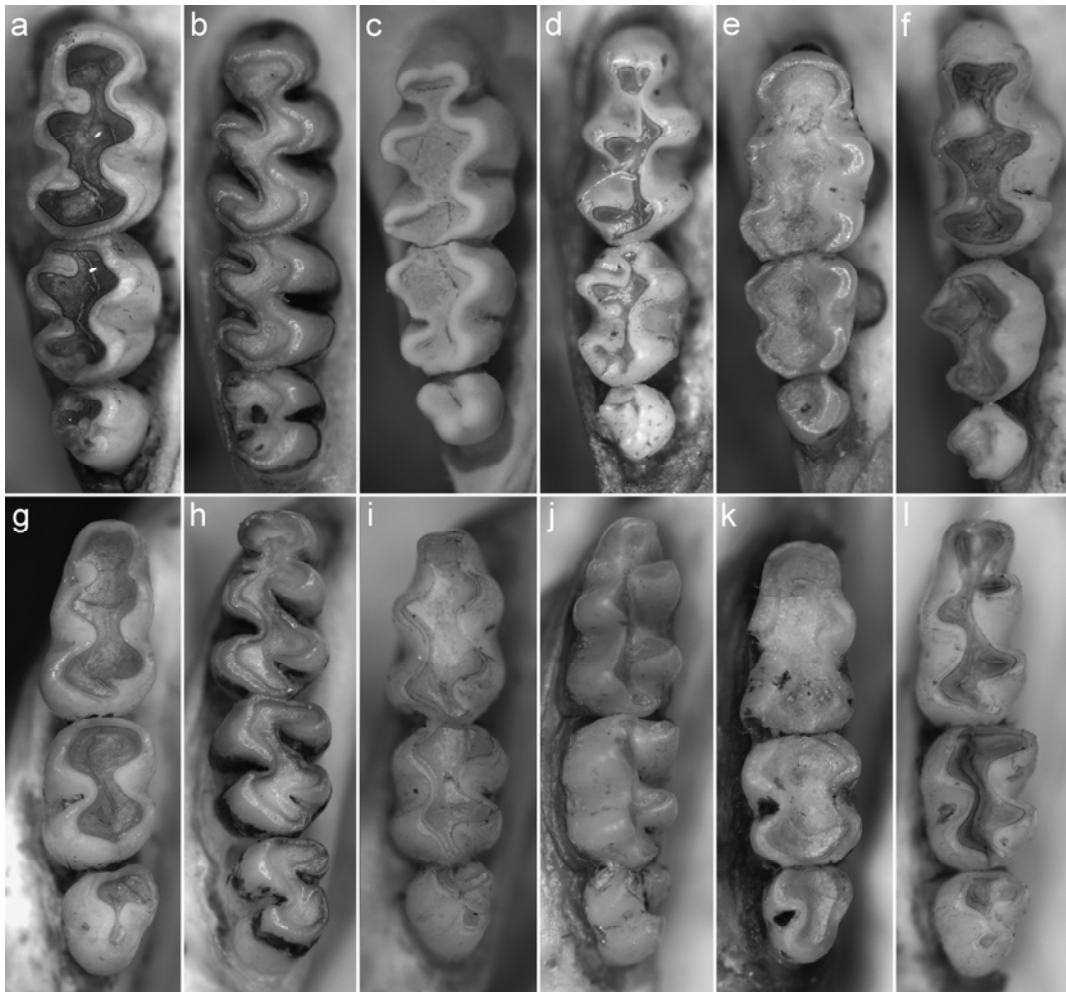


**Figura 17.** Detalles del primer molar superior derecho (a, b), segundo y tercer molares superiores derechos (c) y segundo molar inferior derecho de *Chelemys macronyx* (a) y *Abrothrix hirta* (b-d). Abreviaturas: el = entolofúlido; fa = flexo anteromediano; lb = cónulo labial; li = cónulo lingual; al = anterolofio; mf = mesofoseta; ml = mesolofio/lófido; ms = mesostilo/estílido; pf = posterolófulo; pl = paralófulo; p = paracono; ps = parastilo. La línea discontinua indica la orientación anterior del paracono y metacono (a) y de los flexos labiales del M1, que primero se orientan transversalmente y luego posteriormente (b).

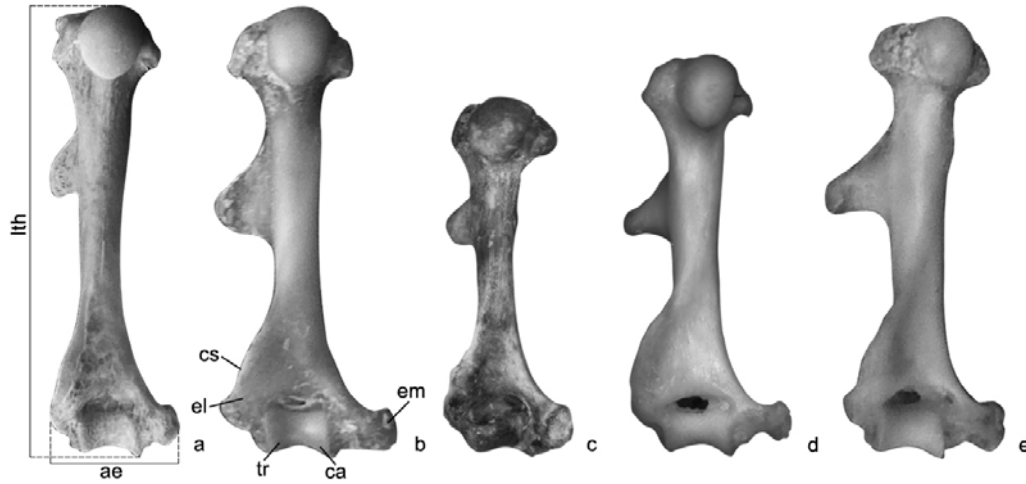
(← **Pág. 53**) **Figura 18.** Ramas mandibulares derechas (excepto d, que está rotada) de algunos Abrotrichini. a) *Abrothrix olivacea* (CNP 2154); b) *A. sanborni* (GD 1165); c) *Chelemys macronyx* (CNP 1896); d) *Chelemys megalonyx* (CNP 1896). Abreviaturas: ag = proceso angular; cd = proceso condilar; cr = proceso coronoides; di = diastema; pc = proyección capsular del incisivo.



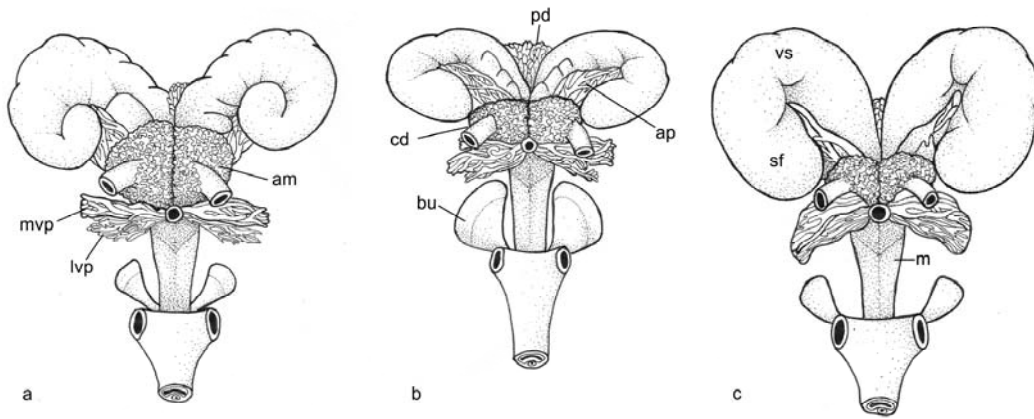
**Figura 19.** Series molares superiores derechas (arriba) e inferiores izquierdas en *Abrotrix*. a-g) *A. longipilis* (UACH 1159); b-h) *A. lanosa* (CNP 1377); c-i) *A. illutea* (CNP 1483); d-j) *A. olivacea* (CNP 2560); e-k) *A. a. dolichonyx* (UACH 3587); f-l) *A. jelski sodalis* (MACN 2775).



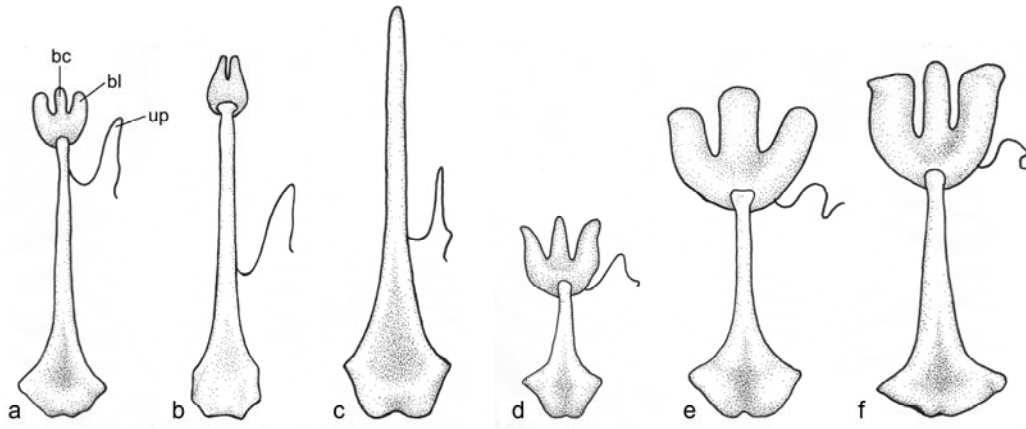
**Figura 20.** Series molares superiores derechas (arriba) e inferiores izquierdas en Abrotrichini fosoriales. a-g) *Chelemys megalonyx* (UACH 1462); b-h) *C. macronyx* (CNP 2373); c-i) *Notiomys edwardsii*; d-j) *Geoxus valdivianus* (UACH 2173); e-k) *G. michaelsoni* (CNP 437); f-l) *Pearsonomys annectens* (UACH 4478).



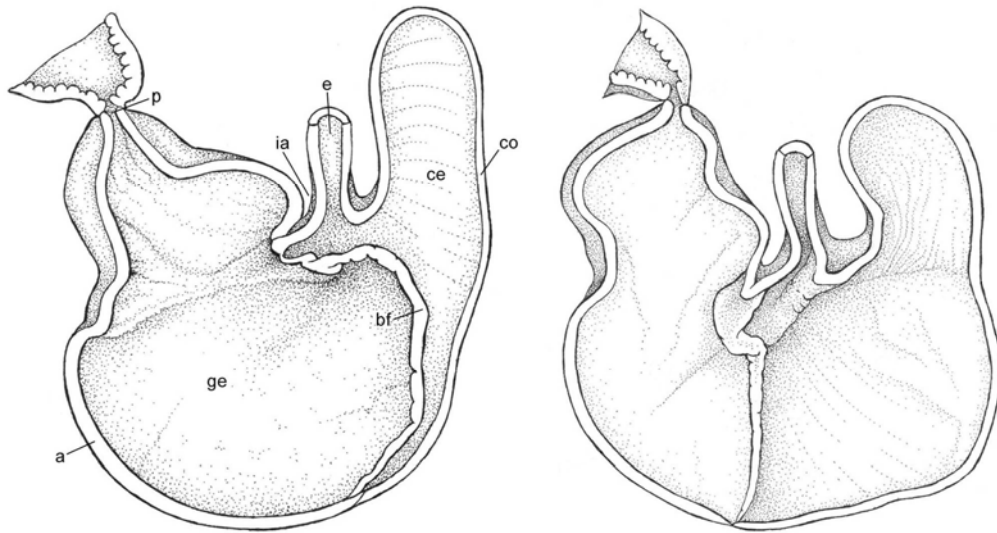
**Figura 21.** Vista posterior del húmero izquierdo en algunos Abrotrichini. a) *Abrothrix illutea* (CNP 1484); b) *Chelemys megalonyx* (UACH 1462); c) *Notiomys edwardsii* (CNP 3241); d) *Geoxus valdivianus* (UACH 2170); e) *Pearsonomys annectens* (UACH 1064). Abreviaturas: ae = ancho entre epicóndilos; ca = capítulo; cs = cresta supracondilar lateral; el = epicóndilo lateral; em = epicóndilo medial; lth = longitud total del húmero; tr = tróclea.



**Figura 22.** Vista ventral del tracto reproductivo masculino en algunos Abrotrichini. a) *Abrothrix hirta*; b) *Geoxus valdivianus*; c) *Chelemys macronyx*. Abreviaturas: am = glándulas ampulares; ap = próstata anterior; bu = glándulas bulbouretrales; cd = conducto deferente; lvp = próstata lateral ventral; M = músculo compresor uretral;.mvp = próstata medial ventral; pd = próstata dorsal; sf = flexura subterminal de la glándula vesicular; vs = glándula vesicular (redibujados de Voss y Linzey, 1981 y CNP 2373).



**Figura 23.** Morfología del baculum y de los dígitos cartilagosos (bc, dígito central; bl, dígito lateral) en vista ventral, con los procesos uretrales (up) a la derecha, de algunos Abrotrichini. a) *Abrothrix olivacea*; b) *A. illutea*; c) *A. hirta*; d) *Notiomys edwardsii*; e) *Geoxus valdivianus*; f) *Chelemys macronyx* (redibujados a partir de Spotorno, 1986 y Teta et al., 2011).



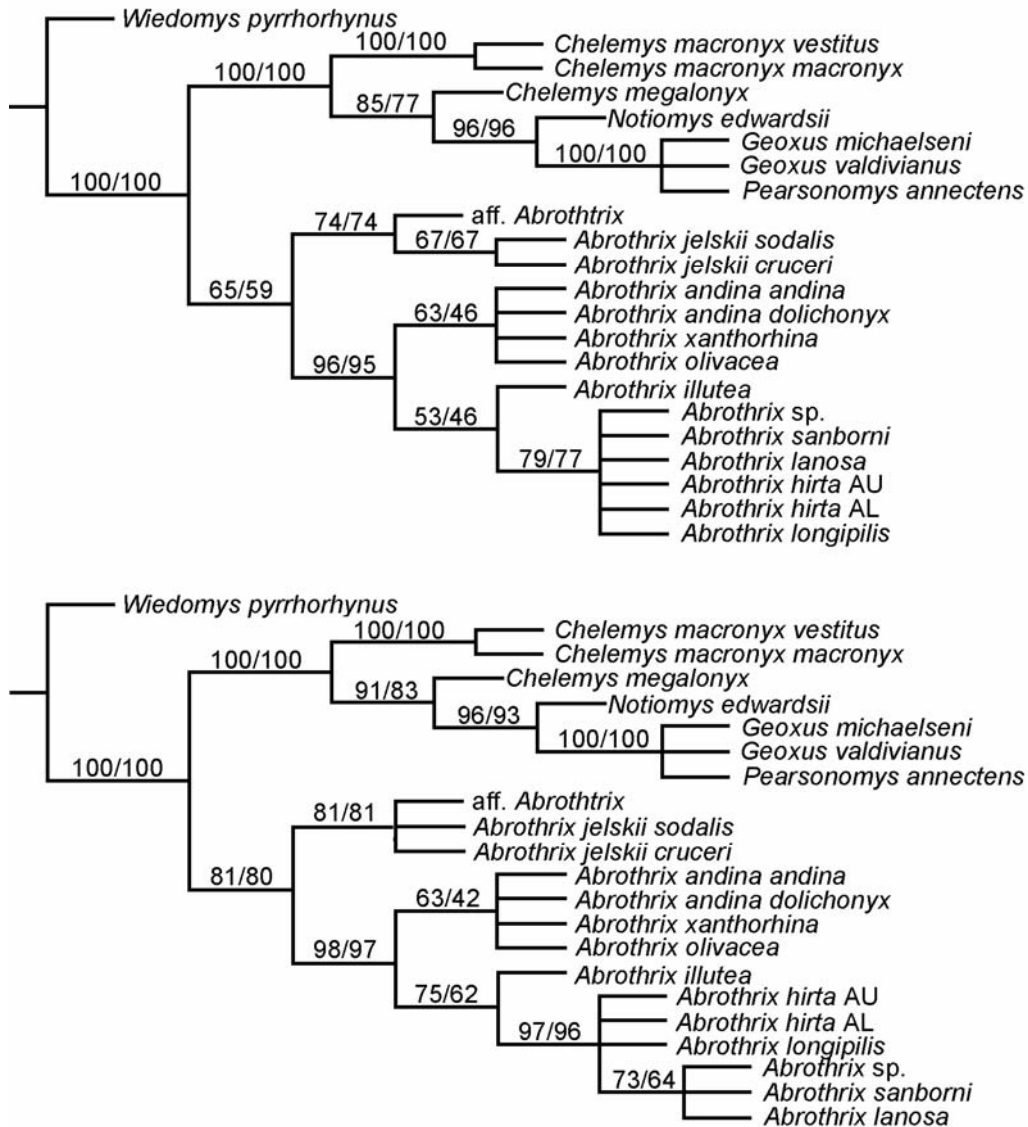
**Figura 24.** Morfología del estómago en Abrotrichini. a) estómago unilocular hemiglandular, con el epitelio glandular cruzando la curvatura menor hacia el ápice de la incisura angular (*Notiomys edwardsii*, CNP 1); b) estómago unilocular hemiglandular, con el epitelio glandular que no cruza la curvatura menor (*Abrothrix illutea*, tomado de Teta et al., 2011). Abreviaturas: a = antro estomacal; bf = plica (= "bordering fold", sensu Carleton, 1973); ce = epitelio cornificado; co = cuerpo estomacal; e = esófago; ge = epitelio glandular; ia = incisura angular; p = píloro;

#### RELACIONES FILOGENÉTICAS

La matriz de datos morfológicos quedó compuesta por  $99 \times 22 = 2278$  celdas; de las cuales 147 (6,7%) fueron entradas faltantes. Si se elimina a la única especie fósil incluida en el análisis, que es la que más entradas faltantes genera, el número de casilleros sin información se reduce a 67 (3,1 %).

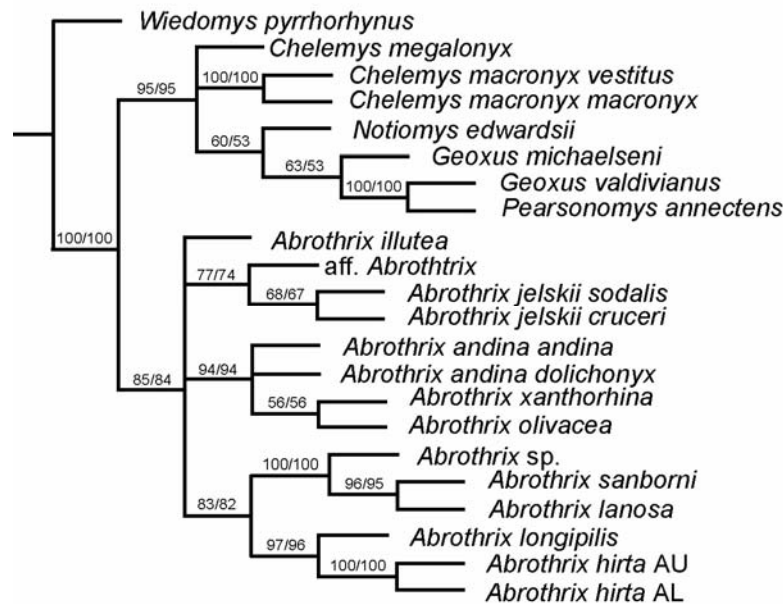
Una búsqueda exacta de la matriz de datos morfológicos produjo seis árboles más parsimoniosos, cada uno con 197 pasos. Los índices de consistencia (CI) y retención (RI) fueron de 0,599 y 0,820, respectivamente. El consenso estricto de los seis árboles se muestra en la Fig. 25. La topología del árbol indica una dicotomía mayor entre un clado formado por las especies cursoriales-escansoriales del género *Abrothrix* y otro que incluye a los géneros de hábitos fosoriales a semifosoriales *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys*. En general, los valores de apoyo fueron más altos dentro del clado de formas semifosoriales a fosoriales que para *Abrothrix*. Se registraron al menos tres politomias, incluyendo una para las especies de *Geoxus+Pearsonomys*, otra para *A. andina-A. olivacea* y una tercera para *Abrothrix* s.s. El análisis del mismo conjunto de

datos bajo la opción de pesos implicados ( $k = 1-100$ ) retornó seis árboles más parsimoniosos (largo [= fit] = 67,47 para  $k = 1$  a 93,23 para  $k = 100$ ), con una topología muy similar a la recuperada bajo pesos iguales. Sin embargo, en este segundo árbol se resolvió parcialmente la politomía que involucraba a las especies de *Abrothrix* s.s. y apareció una nueva para *A. jelskii* ssp.+aff. *Abrothrix*. Además, mejoraron sensiblemente los valores de apoyo.



**Figura 25.** Consenso estricto de seis árboles más parsimoniosos obtenidos a partir del análisis de las evidencias morfológicas bajo pesos iguales (arriba) y pesos implicados (abajo;  $k = 6$ ); los valores de apoyo se indican sobre cada rama y están expresados como frecuencias de grupos (SR) / diferencias de grupos (GC).

El análisis de las evidencias morfológicas más dos marcadores moleculares produjo dos árboles igualmente parsimoniosos, con 1455 pasos (CI = 0,505; RI = 0,576; para pesos iguales). El consenso estricto de los dos árboles se muestra en la Fig. 26. Nuevamente, se destaca una división mayor entre las formas fosoriales y las cursoriales-escansoriales. Las relaciones dentro de cada uno de estos clados no se resolvieron completamente. *Chelemys megalonyx* se ubicó en una politomía que incluyó, además, a otros dos clados, uno formado por *Chelemys macronyx* ssp. y el otro por (*Notiomys* (*Geoxus* (*Geoxus-Pearsonomys*))). Se confirmó la parafilia de *Geoxus* con respecto a *Pearsonomys*. Las relaciones entre las especies de *Abrothrix* tampoco se resolvieron del todo, recuperándose cuatro clados mayores cuya topología -excepto por la posición de *A. illutea* y la mayor resolución en las relaciones entre las especies de *Abrothrix* s.s.- fue muy similar a la recuperada a través del análisis por separado de las evidencias morfológicas.



**Figura 26.** Consenso estricto de dos árboles más parsimoniosos obtenidos a partir del análisis de las evidencias morfológicas y dos marcadores moleculares (IRBP y citocromo b) bajo pesos iguales; los valores de apoyo se indican sobre cada rama y están expresados como frecuencias de grupos (SR) / diferencias de grupos (GC).

## DISCUSIÓN

Desde su reconocimiento como un clado distinto dentro de la radiación de los Sigmodontinae, las relaciones filogenéticas de la tribu Abrotrichini han sido evaluadas casi exclusivamente sobre la base de marcadores moleculares (e.g., D'Elía, 2003; D'Elía et al., 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Teta et al., 2011). Estos estudios han corroborado la monofilia tribal y destacado una división mayor entre las formas cursoriales-escansoriales del género *Abrothrix* y aquellas predominantemente fosoriales a semifosoriales, incluyendo a *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys* (e.g., D'Elía, 2003; D'Elía et al., 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Teta et al., 2011). Las relaciones documentadas en el interior de cada uno de estos clados han sido variables, especialmente en función de las diferencias en los muestreos taxonómicos considerados por los distintos autores. A la fecha, el estudio más completo disponible corresponde a Cañón Valenzuela (2012), que evaluó cinco marcadores nucleares y uno mitocondrial.

El género *Abrothrix*, en su actual concepción, incluye por lo menos ocho especies de distribución fundamentalmente andino-patagónica (Musser y Carleton, 2005). Estudios recientes, basados en uno o dos marcadores moleculares (uno mitocondrial y otro nuclear), han permitido distinguir con mayor resolución las relaciones entre taxones (e.g., Feijoo et al., 2010; Palma et al., 2010; Teta et al., 2011). Al mismo tiempo, se ha destacado que la topología recobrada a partir del análisis de distintos genes no siempre es congruente, sugiriéndose que el gen nuclear IRBP reflejaría mejor el patrón de variación morfológica que el mitocondrial (Feijoo et al., 2010; Teta et al., 2011).

Cañón Valenzuela (2012), a partir del estudio de seis marcadores moleculares, recuperó un género *Abrothrix* dividido en dos clados principales, indicando similitudes y diferencias con estudios previos y discutiéndolas en el contexto de un muestreo taxonómico más denso. Para esta autora, cada uno de estos clados se correspondería con un género distinto, apoyándose además en la existencia de diferencias morfológicas significativas entre ambos linajes. Así, un primer clado, referible como *Abrothrix* s.s., incluiría a las formas *lanosa*, *sanborni* y *longipilis* y un segundo, para el que está disponible el nombre *Chroecomys* Thomas 1916, se restringiría a las formas nominales *andina*, *jelskii*, *illutea* y *olivacea*. Cañón Valenzuela (2012) indicó que las especies del primer grupo se distinguían por su mayor tamaño corporal (100-120 mm), pelaje largo y

de tonalidades oscuras, nasales y premaxilares bien extendidos por delante de los incisivos y baculum “simple”, mientras que las del segundo compartían pelajes cortos y de tonalidades claras, cráneos gráciles (longitud cóndilo occipital <27 mm), rostro delgado y corto, nasales y premaxilares moderadamente extendidos y un baculum complejo con tres digitaciones cartilaginosas. Si bien la caracterización que Cañón Valenzuela (2012) hizo de *Abrothrix* s.s. es en líneas generales coincidente con las evidencias presentadas en este capítulo, no sucede lo mismo con la diagnosis para *Chroeomys*. En efecto, si se consideran solamente las evidencias morfológicas (Fig. 25), el género *Chroeomys* -en la definición de Cañón Valenzuela (2012)- resulta parafilético. Esta situación es consistente con la elevada variabilidad que encierra este taxón, si se aceptan los límites y contenidos propuestos por esta autora. Por ejemplo, contra lo anotado por Cañón Valenzuela (2012), el pene de *illutea* es único dentro del clado, con dos dígitos cartilaginosos de tamaño reducido; del mismo modo, *A. jelskii* presenta un patrón de coloración que incluye tonalidades fuertemente contrastantes y una simplificación dentaria e hipsodoncia que no se verifica en otras especies.

Si se sigue la opinión de Patterson et al. (en prensa), quienes destacan la necesidad de concebir una clasificación que refleje mejor la variación morfológica existente dentro de *Abrothrix*, un esquema más ajustado con las evidencias presentadas en este capítulo debería considerar la partición de este taxón en al menos cuatro entidades genéricas distintas: *Abrothrix* s.s. (incluyendo *lanosa*, *longipilis* y *sanborni*), *Chroeomys* (*jelskii* más una especie fósil) y otros dos géneros para incluir a *andina*, *olivacea* y *xanthorhina* e *illutea*, respectivamente. Sin embargo, existen una serie de argumentos para no formalizar, por el momento, estos cambios. En primer lugar, si bien la evidencia morfológica es parcialmente coincidente con la de algunos de los marcadores moleculares estudiados por Cañón Valenzuela (2012), las relaciones entre los taxones varían significativamente en las hipótesis basadas en distintos genes. Por ejemplo, para el gen codificante de la matriz de la dentina (DMP1) se recupera un clado ((*illutea*, *jelskii*) (*olivacea*)), mientras que en el caso del segundo intrón para la alcohol deshidrogenada todos estos taxones forman parte de una politomía. Otro caso lo representa *Abrothrix* s.s., que en algunos análisis forma un grupo monofilético (morfología, DMP1), mientras que con otras es polifilético (e.g., IRBP). Basta comparar los árboles individuales obtenidos por Cañón Valenzuela (2012) contra aquellos figurados en este capítulo para detectar otras discrepancias, no menos importantes, que ponen de manifiesto con elocuencia las diferencias entre distintas líneas de evidencias.

Contra lo anotado en el párrafo previo, la topología del árbol obtenido por Cañón Valenzuela (2012) a partir del análisis combinado de seis marcadores moleculares es parcialmente coincidente con la que obtuvimos a partir de la evidencia morfológica más la de dos genes, uno mitocondrial y el otro nuclear. Sin embargo, las relaciones entre los distintos clados dentro de *Abrothrix* quedan mejor resueltas en el esquema de Cañón Valenzuela (2012), que en nuestro caso. Si bien coincidimos con Patterson et al. (en prensa) en la necesidad de un esquema que refleje mejor la variación morfológica contenida en *Abrothrix*, la opción más prudente, antes de nominar nuevos taxones, sería incluir -ni bien estén disponibles- el conjunto completo de genes estudiados por Cañón Valenzuela (2012) en un análisis combinado con la información morfológica producto de esta tesis. Asimismo, y desde el punto de vista de la evidencia genética, debería avanzarse sobre las causas de las discrepancias entre topologías de distintos genes, sea que estas se deban a hemiplasia, convergencia en un locus entre linajes no relacionados, hibridización introgresiva, etc.

Al menos cuatro géneros de Abrotrichini (*Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys*) tienen hábitos fosoriales a semifosoriales, que se manifiestan en distintas adaptaciones morfológicas y fisiológicas (Hershkovitz, 1966; Pearson, 1984; Reig, 1987; Patterson, 1992). Osgood (1925, 1943) defendió la inclusión de todas las especies de este clado dentro del género *Notiomys*, postura que seguirían Ellerman (1941) y Cabrera (1961). El estudio detallado de los patrones de variación morfológica permitió a autores posteriores reconocer la validez genérica de *Chelemys*, *Geoxus* y *Notiomys*, una postura que tempranamente había planteado Thomas (1927). Patterson (1992) aportó evidencias a favor de la distinción genérica entre estos taxones y describió un cuarto género, *Pearsonomys*, al que vinculó especialmente con *Geoxus*. Más recientemente, el análisis de varios marcadores moleculares ha destacado algunas incongruencias con el esquema taxonómico tradicionalmente aceptado. Por un lado, Rodríguez-Serrano et al. (2008a) han documentado la polifilia del género *Chelemys*, posteriormente confirmada por Cañón Valenzuela (2012). Por el otro, la monofilia de *Geoxus* también ha sido puesta en duda, desde que las poblaciones del norte (*valdivianus*) y sur (*michaelseni*) de su área de distribución no son recuperadas como grupos hermanos. En efecto, el análisis de marcadores moleculares indica una topología ((*Geoxus valdivianus*, *Pearsonomys*) (*Geoxus michaelseni*)) (Lessa et al., 2010; Cañón Valenzuela, 2012).

El análisis morfológico corroboró algunas de las situaciones planteadas en el párrafo precedente, destacando numerosas diferencias entre *Chelemys megalonyx* y

*Chelemys macronyx* y mostrando una politomía entre las dos especies reconocidas para *Geoxus* y *Pearsonomys annectens*. En este contexto, para que la clasificación se ajuste con las hipótesis filogenéticas disponibles, distintos escenarios son posibles: a) nominar un nuevo género para acomodar a *Chelemys macronyx* y otro para las poblaciones australes de *Geoxus valdivianus*; b) nominar un nuevo género para incluir a *Chelemys macronyx* y sinonimizar *Pearsonomys* con *Geoxus*; o c) retornar al esquema clasificatorio de Osgood (1925), que consideraba a todas estas formas en la sinonimia de *Notiomys* (hay algunas otras opciones posibles, dependiendo de la topología de los diferentes conjuntos de datos analizados). La tercera hipótesis es la primera que se puede descartar, ya que un esquema que considere a un único género, que incluya taxones tan divergentes morfológicamente como *Geoxus* y *Chelemys* es difícil de conciliar con el paradigma sistemático dominante (e.g., Weksler et al., 2009). De las otras dos hipótesis, la anotada en b) parece la más parsimoniosa, en tanto las diferencias entre *Pearsonomys* y *Geoxus* no justifican su distinción como dos entidades genéricas y la vinculación entre *annectens* y *valdivianus* está fuertemente apoyada.

En suma, el análisis conjunto de las evidencias morfológicas y moleculares permitió resolver algunos de los interrogantes previamente planteados a partir del estudio de marcadores moleculares. El aporte de la morfología fue fundamental, por cuanto permitió formalizar algunos planteos en un contexto más sólido. Por ejemplo, la repetida necesidad de acomodar el esquema sistemático vigente a la filogenia se ve reflejada en la sinonimia de *Pearsonomys* bajo *Geoxus* y en la descripción de un nuevo taxón, para incluir a *Chelemys macronyx* (véase el sumario taxonómico abajo). Queda pendiente un análisis más detallado de la situación taxonómica de *Abrothrix*, que por todo lo expuesto está lejos de ser conclusiva. Es de esperar que la inclusión de otros marcadores moleculares a las evidencias ya disponibles permita finalmente formalizar su división en más de un género.

#### SUMARIO TAXONÓMICO

TRIBU ABROTRICHINI D'Elía, Pardiñas, Teta et Patton, 2007

GÉNERO TIPO: *Abrothrix* Waterhouse, 1837.

CONTENIDO: ***Abrothrix*** Waterhouse, 1837 (incluyendo *Chroeomys* Thomas, 1916); ***Geoxus*** Thomas, 1919 (incluyendo *Pearsonomys* Patterson, 1992); ***Chelemys*** Thomas, 1903; ***Notiomys*** Thomas, 1890.

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una tribu de la subfamilia Sigmodontinae (sensu Reig 1980) que agrupa especies de tamaño pequeño a mediano (desde ~20 g en *Notiomys edwardsii* hasta ~70 g en *Chelemys macronyx*) y que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y suave; cola típicamente corta y moderadamente a bien cubierta de pelo; pies anchos y robustos con plantas desnudas; garras igualmente robustas en manos y patas; cráneo con rostro usualmente largo y caja craneana redondeada, sin bordes supraorbitarios marcados ni crestas lambdoideas; región interorbital en forma de ánfora; nasales y premaxilares apenas proyectados por delante de la cara frontal de los incisivos o formando un tubo marcado; nasales más largos que los frontales; placa cigomática angosta, con el borde libre superior reducido o ausente; foramen infraorbital ancho; senos frontales moderadamente desarrollados; borde anterior de la fosa mesopterigoidea redondeado a cuadrado; rama horizontal de la mandíbula grácil y elongada, excepto en *Chelemys*; incisivos superiores anchos y sin surcos; dientes braquiodontes a mesodontes, con cúspides labiales y linguales opuestas o apenas alternadas; primer molar superior/inferior con procíngulo reducido y en forma de abanico; flexo-éxido anteromediano escasamente indicado; anteroflexo poco marcado o ausente; para- y metaflexo transversos a fuertemente orientados hacia atrás; paracono globoso y orientado posteriormente; mesolofo (lófido) pobremente a moderadamente desarrollado, usualmente fusionado al paracono; tercer molar superior reducido y de contorno subcilíndrico, excepto en *Chelemys*, con una mesofoseta interna de esmalte (Gyldenstolpe 1932; Osgood 1943; Reig 1987; D'Elía et al. 2006). El esqueleto axial incluye 13 costillas, 13 vértebras torácicas, 6 vértebras lumbares, 4 vértebras sacras y 18 a 29 vértebras caudales (Steppan 1995). El estómago es unilocular-hemiglandular, con variaciones en la extensión del epitelio glandular entre especies (Carleton 1973; D'Elía et al. 2006; D'Elía et al., en prensa).

DISTRIBUCIÓN: desde el centro de Perú, por las tierras altas del oeste de América del Sur hasta la isla de Tierra del Fuego e islas del Cabo de Hornos. En Chile y la Patagonia argentina el rango distribucional de varias especies alcanza el nivel del mar, extendiéndose a varios archipiélagos del Pacífico y, en menor medida, del Atlántico Sur (Osgood, 1943; Patterson et al., 1984; Teta et al., 2006).

*ABROTHRIX* WATERHOUSE, 1837

ESPECIE TIPO: *Mus longipilis* Waterhouse, 1837.

CONTENIDO [con letra negrita se destacan aquellas especies que según este trabajo se consideran válidas]: **andina** Philippi, 1858 (incluyendo *dolichonyx* Philippi, 1896; *cinnamomea* Philippi, 1896; *jucundus* Thomas, 1913; *gossei* Thomas, 1920; *polius* Osgood, 1944); **hirta** Thomas, 1895 (incluyendo *suffusus* Thomas, 1903; *francei* Thomas, 1908; *modestior* Thomas, 1919; *moerens* Thomas, 1919; *angustus* Thomas, 1927; *nubila* Thomas, 1929; *apta* Osgood, 1943; *castaneus* Osgood, 1943); **illutea** Thomas, 1925; **jelskii** (incluyendo *pyrrhotis* Thomas, 1894; *pulcherrimus* Thomas 1897; *cayllomae* Thomas, 1901; *inambarii* Thomas, 1901; *cruceri* Thomas, 1901; *bacchante* Thomas, 1902; *sodalis* Thomas, 1913; *inornatus* Thomas, 1917; *ochrotis* Sanborn, 1947); **lanosa** Thomas, 1897; **longipilis** Waterhouse, 1837 (incluyendo *porcinus* Philippi, 1858; *brachytarsus* Philippi, 1900; *fusco-ater* Philippi, 1900; *melampus* Philippi, 1900); **olivacea** Waterhouse, 1837 (incluyendo *brachiotis* Waterhouse, 1837; *canescens* Waterhouse, 1837; *Renggeri* Waterhouse, 1839; *brevicaudatus* Philippi, 1872; *lepturus* Philippi, 1900; *psilurus* Philippi, 1900; *trichotis* Philippi, 1900; *Foncki* Philippi, 1900; *chonoticus* Philippi, 1900; *vinealis* Philippi, 1900; *Landbecki* Philippi, 1900; *senilis* Philippi, 1900; *Germaini* Philippi, 1900; *nasica* Philippi, 1900; *ruficaudus* Philippi, 1900; *macronychos* Philippi, 1900; *infans* Philippi, 1900; *xanthopus* Philippi, 1900; *Mochae* Philippi, 1900; *pencanus* Philippi, 1900; *nemoralis* Philippi, 1900; *longibarbus* Philippi, 1900; *atratus* Philippi, 1900; *beatus* Thomas, 1919; *markhami* Pine, 1973; *mansoensis* De Santis and Justo, 1980; **sanborni** Osgood, 1943; **xanthorhina** Waterhouse, 1837 (incluyendo *herskovitzi* Patterson, Gallardo y Freas, 1984 y probablemente *llanoi* Pine, 1976).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, de tamaño pequeño a mediano (longitud cabeza-cuerpo <12 mm; longitud de la cola <9 mm), que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: coloración dorsal variable, desde muy oscura a marrón grisáceo pálida, usualmente bien diferenciada del vientre, que es más claro; a veces con marcas brillantes rojizas o anaranjadas en hocico, periorcular, patas y cola; orejas medianas, con o sin parches postauriculares conspicuos; garras de la mano cortas a moderadamente desarrolladas y sin quilla ventral; pollex terminado en una uña redondeada; dedos de las patas traseras con pelos ungueales largos, que sobrepasan el extremo anterior de las uñas; cráneo grácil, con caja globosa; rostro corto o alargado; arcos cigomáticos delicados y poco expandidos, senos frontales inflados; constricción interorbitaria en forma de ánfora; nasales con bordes anteriormente divergentes, rectos o moderadamente ensanchados en

su tercio distal; placa cigomática estrecha, con el borde anterior recto y vertical; foramen infraorbitario comprimido basalmente; forámenes incisivos extendidos hasta el protocono del M1; borde anterior de la fosa mesopteriogoidea redondeado a subcuadrado, ubicándose sobre o por detrás de la cara posterior del M3; mandíbula proporcionalmente alargada y baja, con diastema moderadamente profunda; incisivos superiores opistodontes a levemente proodontes; molares mesodontes a hipsodontes y con tendencia al aterrazado; procíngulo del M1/m1 en forma de abanico; anterolofos y parastilos desarrollados; paracono y metacono del M1-2 orientados anteriormente; mesoflexo reabsorbido por la fusión del para- y mesolofos, que permanece a veces como una isla de esmalte; M3 subcircular, con una foseta central de esmalte; m1 con protostilido conspicuo (excepto en *A. jelskii*); metacónido y entocónido del m1-2 posteriormente orientados; mesolofido en m1-2 bien desarrollado (excepto en *A. jelskii*); m3 con aspecto sigmoide.

DISTRIBUCIÓN: igual a la de la tribu, véase arriba.

COMENTARIOS: en su actual concepción, el género *Abrothrix* incluye al menos cuatro grupos de especies con evidentes diferencias morfológicas, a veces contrastantes, que se reflejan en la diagnosis previamente anotada (véase Tabla 1). El análisis cladístico de la evidencia anatómica y molecular es consistente con el reconocimiento genérico de estas cuatro entidades, una hipótesis que deberá ser puesta a prueba a partir del análisis de un conjunto mayor de datos (i.e., incluyendo aquellos datos de Cañón Valenzuela, 2012).

#### *CHELEMYS* THOMAS, 1903

ESPECIE TIPO: *Hesperomys megalonyx* Waterhouse, 1837.

CONTENIDO: ***megalonyx*** Waterhouse, 1844 (incluyendo *scalops* Gay, 1847; *microtis* Philippi, 1900).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, de tamaño mediano (longitud cabeza-cuerpo ~12 mm; longitud de la cola ~5,5 mm), que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: pelaje corto y denso; coloración dorsal marrón, bien separada del gris del vientre; orejas pequeñas, pero con la pinna visible; garras de la mano bien desarrolladas y con una quilla ventral que recorre casi  $\frac{3}{4}$  de su extensión; patas con un fleco o “peine” de pelos en el borde medial y lateral; cráneo alargado y robusto, con caja globosa; rostro moderadamente alargado; arcos cigomáticos expandidos, senos frontales inflados; constricción

interorbitaria ancha y en forma de ánfora, pero sin un punto de constricción bien definido; lacrimales grandes; nasales estrechos y de bordes paralelos, no extendidos posteriormente por detrás del plano posterior de los lacrimales; placa cigomática moderadamente alta y estrecha; foramen infraorbitario comprimido basalmente; forámenes incisivos angostos y extendidos hasta el protocono del M1; borde anterior de la fosa mesopteriogoidea redondeado a subcuadrangular, ubicándose por detrás de la cara posterior del M3; techo de la fosa mesopteriogoidea completamente osificado o con vacuidades esfenopalatinas angostas; bullas timpánicas moderadamente infladas; canal carotideo y estapedial reducidos; mandíbula proporcionalmente alargada y baja, con diastema poco profunda; foramen mentoniano lateralizado; proyección capsular recostada hacia el proceso condilar; coronoides robusto e inflexionado hacia atrás; incisivos superiores ortodontes a levemente proodontes; molares proporcionalmente pequeños, braquiodontes y con tendencia al aterrazado; procíngulo del M1 redondeado; anterolofos y parastilos indistintos; paracono y metacono del M1-M2 orientados transversalmente; mesoflexo reabsorbido por la fusión del para- y mesolofos; M3 mediano, con flexos linguales y labiales bien expresados y una isla central subcircular de esmalte; procíngulo del m1 subcuadrado, con protostilido conspicuo; metacónido, y entocónido transversalmente orientados; mesolófidio en m1-m2 ausentes; m3 con hipocónido y entocónido muy reducidos.

DISTRIBUCIÓN: *C. megalonyx* es un roedor endémico de Chile central, conocido para unas pocas localidades en áreas arbustivas, matorrales y bosques costeros desde Coquimbo (ca. 30°S) y los alrededores de Valparaíso y Concepción, hasta las cercanías de Valdivia (39°S) (Osgood, 1943).

*GEOXUS* THOMAS, 1919

ESPECIE TIPO: *Oxymycterus valdivianus* Philippi, 1858.

CONTENIDO: *annectens* Patterson, 1992; *valdivianus* Philippi, 1858 (incluyendo *fossor* Thomas, 1919; *araucanus* Osgood, 1925; *chiloensis* Osgood, 1925; *bullocki* Osgood, 1943; *bicolor* Osgood, 1943); *michaelseni* Matschie, 1898 (incluyendo *microtis* J. A. Allen, 1903 y posiblemente *delfini* Cabrera, 1905).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, de tamaño pequeño a mediano (longitud cabeza-cuerpo <11 mm; longitud de la cola <7,7 mm), que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y grueso (*annectens*) a corto y denso (*michaelseni*, *valdivianus*); coloración

oscura, más clara en el vientre; orejas pequeñas a medianas; garras de la mano bien desarrolladas y con una quilla ventral que recorre casi la mitad de su extensión; patas sin fleco o “peine” de pelos en el borde medial y lateral; cráneo delicado, con caja craneana circular; rostro alargado y estrecho; arcos cigomáticos finos y poco a moderadamente expandidos; constricción interorbitaria en forma de ánfora, con los senos frontales bien inflados; lacrimales pequeños; nasales con el borde externo recto y anteriormente divergente o expandidos hacia su mitad anterior y posteriormente extendidos hasta el plano posterior de los lacrimales; placa cigomática baja, estrecha y moderadamente inclinada hacia atrás; foramen infraorbitario ovalado y amplio; forámenes incisivos extendidos hasta el protocono del M1; borde anterior de la fosa mesopteriogoidea redondeado a subcuadrangular, ubicándose entre la cara posterior del M3 a bien por detrás; techo de la fosa mesopteriogoidea con vacuidades esfenopalatinas grandes; bullas timpánicas pequeñas o medianas, pero infladas; canal carotideo y estapedial pequeños, éste último parcialmente oculto por el borde anterior del alisfenoides, que se proyecta anteriormente en forma de escama ósea; mandíbula alargada y baja, con diastema superficial; foramen mentoniano lateralizado; incisivos superiores ortodontes; molares pequeños y alargados, simples, braquiodontes y con tendencia al crestado; anterolofos y parastilos indistintos; paracono y metacono del M1-M2 orientados transversalmente; mesoflexo reabsorbido por la fusión del para- y mesolofos; M3 pequeño ( $<2/3$  M2) y subcircular; procíngulo del m1 en forma de triángulo invertido, con o sin flexido anteromediano superficial; metacónido y entocónido transversalmente orientados; mesolófido en m1-2 indistinto; m3 con hipocónido y entocónido muy reducidos; ciego pequeño; estómago unilocular-hemiglandular, con el epitelio glandular extendido por delante de la incisura angular, donde se recurva y sobrepasa el orificio esofágico; pene con una capucha dorsal usualmente presente; baculum con tres dígitos cartilagosos bien desarrollados; glándulas ampulares y bulbouretrales presentes y mayores que en la condición típica.

DISTRIBUCIÓN: *G. annectens* es endémico de Chile, con poblaciones restringidas al bosque valdiviano de la cordillera de la costa, en los alrededores de Valdivia; su hábitat es el bosque perennifolio siempreverde, que se caracteriza por un crecimiento bajo condiciones de alta pluviosidad (3.000 mm anuales) e inviernos libres de nieve (D’Elía et al., 2006; D’Elía, en prensa). Las otras dos especies incluidas en el género se distribuyen desde las cercanías de Concepción, Chile, y el centro del Neuquén, Argentina, incluyendo varias de las islas del litoral pacífico, hasta las inmediaciones de

Punta Arenas; una población aislada y relictual ha sido registrada en remanentes de bosque cercanos a Santiago de Chile. *Geoxus valdivianus* y *G. michaelsoni* se encuentran mayormente restringidos a una estrecha franja de bosques andino-patagónicos y selva valdiviana, aunque su presencia en áreas ecotonales no es infrecuente, especialmente en sectores de matorrales densos o humedales o por encima de la línea de árboles, entre ejemplares achaparrados de *Nothofagus* o parches de araucaria (Pearson, 1983; 1995; Kelt, 1994).

COMENTARIOS: *Oxymycterus delfini* ha sido repetidamente referido como una especie del género *Chelemys* (Osgood, 1925, 1943; Musser y Carleton, 2005). Sin embargo, un análisis de la descripción original sugiere que más probablemente se vincule con *G. michaelsoni*, con la que comparte la localidad tipo en Punta Arenas, Chile (véase Teta et al., en prensa). Tanto *delfini* como *michaelsoni* poseen coloraciones predominantemente oscuras, orejas muy cortas, hocico alargado y un tercer molar inferior diminuto (cf. Cabrera, 1905).

#### *NOTIOMYS* THOMAS, 1890

ESPECIE TIPO: *Hesperomys (Notiomys) edwardsii* Thomas, 1890.

CONTENIDO: *edwardsii* Thomas, 1890.

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, de tamaño pequeño (longitud cabeza-cuerpo ~86 mm; longitud de la cola ~40 mm), que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: pelaje denso y suave; coloración contrastada, con dorso marrón amarillento, vientre blanco y lados de la nariz anaranjados; orejas diminutas, con un mechón de pelos largos y blancos sobre el borde externo; garras de la mano bien desarrolladas y con una quilla ventral que recorre casi la mitad de su extensión; patas con fleco o “peine” de pelos en el borde medial y lateral; cráneo delicado, con caja craneana circular; rostro proporcionalmente corto; arcos cigomáticos finos, pero bien expandidos; constricción interorbitaria ancha y en forma de ánfora, con los senos frontales inflados; lacrimales pequeños; nasales con el borde externo recto y anteriormente divergentes; placa cigomática estrecha y con el borde anterior recto y vertical; foramen infraorbitario amplio; forámenes incisivos cortos; borde anterior de la fosa mesopteriogoidea subcuadrangular, ubicándose por detrás del plano posterior del M3; techo de la fosa mesopteriogoidea con vacuidades esfenopalatinas grandes; bullas globosas; canal carotideo y estapedial pequeños; mandíbula alargada y baja, con la diastema superficial; foramen mentoniano

lateralizado; incisivos superiores ortodontes; molares pequeños y alargados, simples, braquiodontes y con tendencia al aterrazado; anterolofos y parastilos ausentes; paracono y metacono del M1-M2 orientados transversalmente; mesoflexo reabsorbido por la fusión del para- y mesolofos; M3 pequeño (~1/2 M2) y subcircular; procingulo del m1 comprimido transversalmente, apenas dividido por un esbozo de fléxido anteromediano; metacónido y entocónido transversalmente orientados; mesolófido en m1-2 ausente; m3 con hipocónido y entocónido muy reducidos; ciego moderadamente desarrollado; estómago unilocular-hemiglandular, con el epitelio glandular extendido por delante de la incisión angular, donde se curva y sobrepasa el orificio esofágico; baculum con tres dígitos cartilagosos bien desarrollados.

DISTRIBUCIÓN: *N. edwardsii* es un roedor endémico de Argentina, cuya distribución se extiende desde el sur de Santa Cruz, hasta el sector noroccidental de Río Negro; típicamente, esta especie ocupa estepas arbustivas y herbáceas en los distritos Occidental, Central y Subandino de la provincia fitogeográfica Patagónica (Pardiñas et al., 2008a).

#### GÉNERO NUEVO

ESPECIE TIPO: *Acodon macronyx* Thomas, 1894.

CONTENIDO: ***macronyx*** Thomas, 1894 (incluyendo *vestitus* Thomas, 1903; *connectens* Osgood, 1925; *alleni* Osgood, 1925; *fumosus* Thomas, 1927)

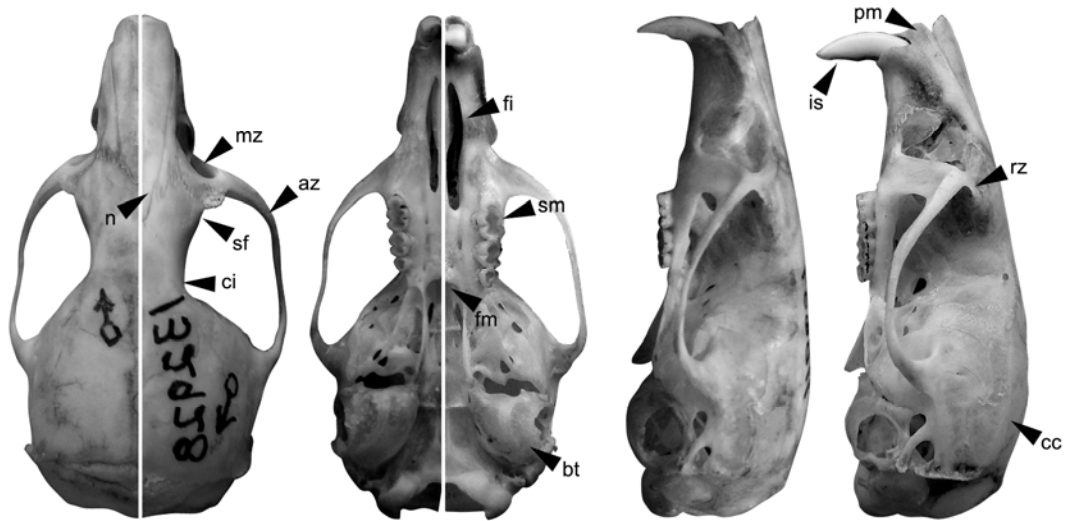
DIAGNOSIS MORFOLÓGICA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, de tamaño mediano (longitud cabeza-cuerpo ~12,6 mm; longitud de la cola ~5,2 mm), que se distingue por la siguiente combinación de caracteres: pelaje corto y denso; coloración marrón a marrón oscuro, con el vientre más claro; orejas pequeñas, pero con la pinna visible; garras de la mano bien desarrolladas y con una quilla ventral que recorre casi la mitad de su extensión; patas con un fleco o “peine” de pelos en el borde medial y lateral; cráneo robusto, con caja subcuadrangular; rostro proporcionalmente corto y ancho; arcos cigomáticos robustos y bien expandidos, especialmente en la porción maxilar; senos frontales chatos; constricción interorbitaria en forma de ánfora; lacrimales grandes; nasales expandidos hacia su mitad anterior y posteriormente extendidos hasta el plano posterior de los lacrimales; placa cigomática alta y proporcionalmente estrecha; foramen infraorbitario comprimido basalmente; forámenes incisivos anchos y extendidos hasta el protocono del M1; borde anterior de la fosa mesopteriogoidea redondeado a subcuadrangular, ubicándose a nivel de la cara posterior

del M3; techo de la fosa mesopterigoidea con vacuidades esfenopalatinas grandes; bullas timpánicas no infladas; canal carotideo y estapedial grandes; mandíbula robusta y acortada; diastema profunda; foramen mentoniano lateralizado; proyección capsular recostada hacia el proceso coronoides; coronoides alto e inflexionado hacia atrás; incisivos superiores ortodontes a levemente opistodontes; molares proporcionalmente grandes, hipsodontes y con tendencia al aterrazado; anterolofos y parastilos moderadamente desarrollados; paracono y metacono del M1-M2 orientados anteriormente; mesoflexo reabsorbido por la fusión del para- y mesolofos; M3 grande (~2/3 M2), de figura oclusal compleja, con metacono e hipocono bien desarrollados; procíngulo del m1 en forma de abanico; m1 con protostílido evidente; metacónido, entocónido y posterolófido posteriormente orientados; mesolófido en m1-2 indistinto; m3 con aspecto sigmoide; ciego grande; estómago unilocular-hemiglandular, con el epitelio glandular que no cruza la curvatura menor; baculum con tres dígitos cartilagosos bien desarrollados; glándulas ampulares y bulbouretrales presentes y de tamaño “normal”.

DISTRIBUCIÓN: “*C.*” *macronyx* se distribuye desde el centro de Chile (33° S) y el centro-oeste de Argentina (34° S) hasta los 51° S. Si bien su distribución ocupa una franja de ancho variable, que comprende fundamentalmente áreas boscosas cordilleranas y ecotonales asociadas, su presencia en ambientes de estepa ha sido bien documentada al este de los andes (Teta et al., en prensa).

COMENTARIOS: análisis filogeográficos, basados en el estudio de secuencias de ADN mitocondrial, indican que este roedor tiene una genealogía geográficamente estructurada en dos clados mayores y moderadamente divergentes. Uno de estos clados se distribuye en la porción norte del rango geográfico de la especie, en localidades de altura de las provincias de Mendoza y norte del Neuquén, Argentina; el otro ocurre a elevaciones moderadas y bajas desde el noroeste del Neuquén hasta el sur de Argentina y Chile (Alarcón et al., 2011). Diferencias morfológicas, cualitativas y cuantitativas, de la anatomía craneana son consistentes con el reconocimiento de dos morfotipos principales dentro de “*C.*” *macronyx*. Así, las poblaciones de Mendoza y norte y centro de Neuquén, Argentina, se caracterizan por tener el borde anterior de la fosa mesopterigoidea redondeado y el foramen oval grande y circular, mientras que aquellas de Chile, y las argentinas del sur de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz tienen el borde anterior de la fosa mesopterigoidea cuadrado, con o sin proceso medio del palatino evidente, y el foramen oval ovalado a piriforme (Teta et al., enviado). La

congruencia entre estos dos morfotipos y el corte filogeográfico identificado por los marcadores moleculares permite considerar a los clados norte y sur identificados por Alarcón et al. (2011) con rango subespecífico, utilizando para ellos los nombres “*C.*” *m. macronyx* (Thomas, 1894) y “*C.*” *m. vestitus* (Thomas, 1903), respectivamente.



**Figura 27.** Diferencias seleccionadas en la anatomía cualitativa del cráneo de *Chelemys megalonyx* (especie tipo del género, a la izquierda) y *C. macronyx* (derecha); las figuras están escaladas a la misma longitud total. Se indican características contrastantes entre ambas especies, incluyendo, para *C. macronyx*, muescas cigomáticas (mz) mejor definidas; nasales (n) posteriormente extendidos por detrás del plano posterior de los lagrimales; arcos cigomáticos (az) más expandidos, especialmente en la porción maxilar; senos frontales (sf) menos globosos y más planos; constricción interorbitaria (ci) definida en un punto; forámenes incisivos (fi) posteriormente extendidos entre las hileras molares; series molares (sm) más robustas e hipsodontes; borde anterior de la fosa mesopterigoidea ubicado sobre el plano definido por el borde posterior de los terceros molares superiores; bulas timpánicas (bt) menos globosas; premaxilares (pm) extendidos por delante de la cara anterior de los incisivos; incisivos superiores (is) ortodontes a opistodontes; raíz cigomática superior (rz) más estrecha y caja craneana (cc) más cuadrada y robusta.

**Tabla 1.** Principales diferencias morfológicas entre los cuatro grupos de especies registrados al interior de *Abrothrix*.

|   | <i>Abrothrix</i> s.s.  | <i>A. jelskii</i>  | <i>Abrothrix andina</i> - <i>A. olivacea</i>   | <i>Abrothrix illutea</i>  |
|---|--|--|--|---|
| Coloración                              | dorsalmente oscura, a veces con una banda de pelos rojizos sobre la línea media; más clara en el vientre | fuertemente contrastada, incluyendo manchas rojizas en hocico, periocular y cola y parches postauriculares blancos | dorsalmente olivácea a marrón claro, más pálido en el vientre; a veces con manchas anaranjadas en hocico, patas y cola | dorsalmente marrón oscuro, gris en el vientre                             |
| Forma de los nasales                    | bordes rectos y anteriormente divergentes  | ensanchados en el tercio anterior  | ensanchados en el tercio anterior  | ensanchados en el tercio anterior   |
| Extensión de los nasales y premaxilares | bien extendidos por delante de la cara anterior de los incisivos   | moderadamente extendidos por delante de la cara anterior de los incisivos  | moderadamente extendidos por delante de la cara anterior de los incisivos  | moderadamente extendidos por delante de la cara anterior de los incisivos |
| Lacrimales                              | contactando igualmente el maxilar y frontal  | contactando igualmente el maxilar y frontal  | contactando mayormente el maxilar  | contactando igualmente el maxilar y frontal                               |
| Paladar                                 | largo  | corto a largo  | largo  | corto   |
| Bullas timpánicas                       | no infladas  | infladas   | infladas o no  | no infladas   |
| Septo del premaxilar                    | ocupando ~1/2 forámenes incisivos  | ocupando ~1/2 forámenes incisivos  | ocupando ~1/2 forámenes incisivos  | ocupando ~2/3 forámenes incisivos   |

|  |   |   |   |   |
|--|---|---|---|---|
| Sutura entre el preesfenoides y basiesfenoides | por detrás de la mitad de la fosa mesopterigoidea | por detrás de la mitad de la fosa mesopterigoidea | hacia la mitad de la fosa mesopterigoidea | por detrás de la mitad de la fosa mesopterigoidea |
| Proceso coronoides                             | base estrecha                                     | base estrecha                                     | base ancha                                | base estrecha                                     |
| Molares  | moderadamente hipsodontes                         | hipsodontes                                       | moderadamente hipsodontes                 | moderadamente hipsodontes                         |
| Anteroflexo en M1                              | marcado   | ausente   | marcado                                   | marcado   |
| Mesolofa en M1-2                               | evidente  | ausente   | evidente                                  | evidente  |
| Mesostilo en M1                                | presente  | ausente   | presente                                  | presente  |
| Anteroflexo en M2                              | largo   | corto   | largo                                     | largo   |
| Fléxido anteromediano en m1                    | presente  | ausente   | presente                                  | ausente   |
| Protostílido en m1                             | presente  | ausente   | presente                                  | presente  |
| Ectostílido en m1                              | presente  | ausente   | presente                                  | presente  |
| Mesolófido en m1-2                             | presente  | ausente   | presente                                  | presente  |

|                                  |                        |                                       |                                       |                          |
|----------------------------------|------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------|
| Dígitos cartilagosos del baculum | ausentes o indistintos | uno medial y dos laterales, reducidos | uno medial y dos laterales, reducidos | dos laterales, reducidos |
|----------------------------------|------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------|

---

APÉNDICE 1. Listado de los especímenes estudiados; se incluyen pieles, esqueletos y material preservado en fluido. Los acrónimos corresponden a las siguientes colecciones: ARGENTINA: Buenos Aires, Colección Elio Massoia (CEM), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), La Plata, Museo de La Plata (MLP); Mar del Plata, Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional “Lorenzo Scaglia” (MMP); Chubut, Puerto Madryn, Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP); Mendoza, Colección de Mamíferos del IADIZA (CM); BRASIL: Rio de Janeiro, Museu Nacional (MNRJ); CHILE: Valdivia, Colección de Mamíferos de la Universidad Austral (UACH); ESTADOS UNIDOS, California, Museum of Vertebrate Zoology (MVZ). El acrónimo GD corresponde al número de campo de Guillermo D’Elia; la letra C a la Colección de J. R. Contreras, actualmente depositada en parte en el MACN:

*Abrothrix andina andina* (n = 6): ARGENTINA: Mendoza, Plaza de Mula, ladera del Aconcagua (C 3500, 3501, 3502, 3503, 3504, 3505);

*Abrothrix andina dolichonyx* (n = 10): CHILE: Parinacota, Parinacota (UACH 006, 007, 009, 010), Putre (UACH 3588, 4207, 4209), Tarapacá, Chungará, Lago Chungará (UACH 2275, 2277, 2876).

*Abrothrix hirta*, clado Austral (n = 24): ARGENTINA: Chubut, 1 km E Lago Blanco (CNP 1286, 1365), Sierra de Tepuel, Cañadón de La Madera (CNP 2690, 2802, 2835, 2860, 2862), Extremo W-SW Lago Blanco (CNP 374, 378, 502, 1208, 1257); Santa Cruz, Estancia Cerro Ventana (CNP 2789), Estancia La Ensenada (1769, 2698, 2712, 2720, 2728, 2736, 2822, 2823, 2825), extremo E Lago Burmeister (CNP 2762), Río Ecker, 500 m aguas abajo casco Estancia Casa de Piedra, Santa Cruz (CNP 2691);

*Abrothrix hirta*, clado Araucanía-Los Lagos (n = 21): CHILE: Los Lagos, Osorno, Puyehue, Pampa Frutilla (UACH 3731, 3732, 3734), Valle La Picada (UACH 1858, 1876, 1877, 1878, 1879, 1880, 1881, 1882, 4078, 4079, 4081, 4082, 4084, 4085, 4086, 4089, 4092, 4093).

*Abrothrix illutea* (n = 13): ARGENTINA: Catamarca: Andalgalá (MACN 50.434); Las Chacritas, aprox. 28 km NNW of Singuil, sobre Ruta Provincial N° 1, 1888 m (CNP 1484, 1488); Tucumán: aprox. 10 km S of Hualinchay, sobre el camino a Lara, 2300 m (CNP 1483, 1489), Cerro Tañi Viejo, 1000 m (MACN 33.239, 3270), El

Naranjal (MACN 17539); Quebrada de Los Sosa (MACN 17458); Cerro de Vipos, 1000 m (MACN 3240, 3241, 12355, 12511).

*Abrothrix jelskii sodalis* (n = 5): ARGENTINA: Jujuy, Sierra de Zenta (MACN 27.75, 27.76, 27.77, 27.130, 31.116).

*Abrothrix jelskii cruceri* (n = 2): PERÚ: Puno, 4,5 km NE (MVZ 173062, 173063).

*Abrothrix lanosa* (n = 9): ARGENTINA: Tierra del Fuego, Bahía Zaratiegui (CNP 1374, 1376, 1384), Laguna Verde (CNP 1377, 1380, 1383), Ushuaia, CADIC (CNP 1394, 1396, 1398).

*Abrothrix longipilis* (n = 20): CHILE: Coquimbo, La Serena, Comuna de Elqui, Fundo El Salitre (UACH 2667, 2669), Parque Nacional Fray Jorge (UACH 1159, 1161, 1163, 1166, 1168, 1170, 1172, 1174, 1176, 2474, 2676, 2678, 2680, 1163, 1168, 1171, 1172, 1175, 1176), Quebrada de Las Vacas (UACH 2671, 2670, 2672); Valparaíso, Parque Nacional La Campana (UACH 5618, 5619, 5620).

*Abrothrix olivacea* (n = 14): ARGENTINA: Chubut, Estancia Talagapa (CNP 1017, 1216), Pico Salamanca (CNP 2154, 2156, 2157, 2163); Santa Cruz, 4 km W Punta Quilla, s/RP 288 (CNP 2556, 2557), Estancia Cerro del Paso (CNP 2543, 2553), Estancia Cerro Ventana (CNP 2541, 2552), Estancia Don Braulio (CNP 2560), Río Gallegos (CNP 3458).

*Abrothrix xanthorhina* (n = 14): ARGENTINA: Tierra del Fuego, Estancia Harberton (CNP 2632, 2671), Glaciar Le Martial (CNP 2551, 2563), Laguna Kosovo (CNP 2535), Puesto río Milna (CNP 2565), Río Grande, Estancia María Luisa (CNP 2531), Estancia San Martín (CNP 2545, 2546, 2550), Ushuaia, CADIC (CNP 1394, 2530, 2538, 2580).

*Abrothrix sanborni* (n = 11): CHILE: Los Lagos, Chiloé, Cocauque (UACH 2106, 2107, 2108, 2109, 2111), Parque Tantauco, sector Lago Chaiguata (GD 1147, 1141, 1154, 1164, 1165, 1166).

*Abrothrix* sp. (n = 14): CHILE: Los Lagos, Osorno, Valle La Picada (UACH 1432, 1435, 2080, 2081, 2082, 2083, 2087, 2089, 2091, 2094, 2096), Pichiquillaiepe, Parque Katalapi (GD 1137, 1138, 1144).

*Chelemys macronyx macronyx* (n = 8): ARGENTINA: Mendoza, 6 km NW Las Leñas (MVZ 183286), 45 km ENE Volcán Peteroa (MVZ 165839), La Valenciana,

Cerro Colorado (CNP 1896, 3624), Las Leñas (CM 06246); Neuquén, Laguna Varvarco (CNP 442), Volcán Domuyo (CNP 1480), Volcán Tromen (CNP 823).

*Chelemys macronyx vestitus* (n = 23): ARGENTINA: Chubut, Estancia Talagapa (CNP 1249), Sierra de Tepuel, Cañadón de la Madera (CNP 2373, 2374); Neuquén, Lago Lolog (MLP 8-X-96-5), Mirador del Arroyo Pil Pil (CNP 440); Río Negro, Río Castaño Overo, cerro Tronador (MACN 23595), Cerro Microondas (UACH 1458, 1459); Santa Cruz, Estancia La Ensenada (CNP 445, 446, 3629); CHILE: Aysen, Coyhaique (UACH 3631, 3632, 3633, 3634, 3636), Sector El Manzano (GD 931); Araucanía, Petronquines (UACH 2411), Pino Hachado (UACH 3782, 3784, 3785, 3787, 3788), Magallanes, Última Esperanza, Puerto Natales, Estancia La Cumbra (UACH 303).

*Chelemys megalonyx* (n = 5): CHILE: Coquimbo, Parque Nacional Fray Jorge (MVZ 1730, UACH 1462, 2732); Santiago, Región Metropolitana, Rinconada de Maipú (MNHN 1545, 1546).

*Geoxus valdivianus* (n = 16): ARGENTINA: Neuquén, Caviahue (CNP 812), Hua Hum (MLP 8-X-96-2), km 2, sendero península Quetrihué (CNP 438), Lago Lolog (MLP 8-X-96-6); CHILE: Araucanía, Malleco, Lonquimay, Paso de Pino Hachado (UACH 3859, 3860, 3862, 3864), Los Lagos, Chiloé, Yaldad (UACH 2174), Osorno, Valle La Picada (UACH 2169, 2170, 2171, 2173), Los Ríos, Valdivia, San José, Fundo San Martín (UACH 699, 3134, 4481).

*Geoxus michaelsoni* (n = 4): ARGENTINA: Santa Cruz, Estancia La Ensenada (CNP 437), Parque Nacional Perito Moreno (MACN 24675); CHILE: Aysen, El Manzano (GD 925); Magallanes, Punta Arenas, Río Las Minas (UACH 2168).

*Notiomys edwardsii* (n = 4) : ARGENTINA: Río Negro, 10 km WSW Comallo (MVZ 163067), 17 km NE Pilcaniyeu, Campo Anexo Pilcaniyeu (MVZ 163065), Somuncurá, Laguna Blanca (CNP 1), Santa Cruz, Juan José Albornoz (CNP 3241).

*Pearsonomys annectens* (n = 12): CHILE: Los Ríos, Valdivia, San José, Fundo San Martín (UACH 686, 1063, 1064, 1744, 1745, 3851, 4478, 4479, 5443, 5464, 5465, 5737).

*Wiedomys pyrhorhinos* (n = 8): BRASIL: Alagoas, Fazenda Santa Cruz (MACN 17768), Santana do Ipanema (MACN 17767); Bahia, Vitória da Conquista, Fazenda Batalha (MN 60783) Serrinha, Fazenda Cruceiro (MN 18445), Seabra, Sítio Lapão 2° (MN 18707), Sítio Mariano (MN 18516), localidad desconocida (CEM 3718, 575).

APÉNDICE 2. Números de acceso en Genbank, para citocromo b e IRBP, de los especímenes incluidos en los análisis filogenéticos; los indicados con el acrónimo GD corresponden a secuencias provistas por Guillermo D'Elía.

|  | Cit. b     | IRBP       |
|--|------------|------------|
| <i>Wiedomys pyrrhorhynchus</i>                     | AY275134   | AY277485   |
| <i>Abrothrix longipilis</i>                        | GU564012.1 | GD         |
| <i>Abrothrix hirta</i> (clado Araucanía-Los Lagos) | GU564081.1 | GD         |
| <i>Abrothrix hirta</i> (clado austral)             | HM167787.1 | -          |
| <i>Abrothrix lanosa</i>                            | EU683432   | EU683430   |
| <i>Abrothrix sanborni</i>                          | GD         | GD         |
| <i>Abrothrix</i> sp.                               | GU564050.1 | GD         |
| <i>Abrothrix illutea</i>                           | HQ189528.1 | HQ189529.1 |
| <i>Abrothrix olivacea</i>                          | AF297879   | AY277421   |
| <i>Abrothrix xanthorhina</i>                       | EU683435   | GD         |
| <i>Abrothrix andina dolichonyx</i>                 | AF108671   | AY277418   |
| <i>Abrothrix jelskii cruceri</i>                   | M35714     | AY277442   |
| <i>Chelemys macronyx macronyx</i>                  | HM167839.1 | -          |
| <i>Chelemys macronyx vestitus</i>                  | U03533     | DQ069311   |
| <i>Chelemys megalonyx</i>                          | DQ309559   | EU091259   |
| <i>Notiomys edwardsii</i>                          | U03537     | AY163602   |
| <i>Pearsonomys annectens</i>                       | AF108672   | AY851749   |
| <i>Geoxus valdivianus</i>                          | U03531     | AY277448   |
| <i>Geoxus michaelsoni</i>                          | HM167876.1 | GD         |

APÉNDICE 3. Listado de sinapomorfias y apomorfias morfológicas comunes a seis árboles obtenidos a partir análisis simultáneo bajo pesos iguales e implicados. Números para los estados de carácter se indican en la sección de resultados. Los números para los nodos corresponden al árbol consenso.

*Wiedomys pyrrhorhynus*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Abrothrix longipilis*: Todos los árboles: Carácter 45: 0 → 1.

*Abrothrix hirta* (clado Araucanía-Los Lagos): Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Abrothrix hirta* (clado austral): Todos los árboles: Carácter 58: 0 → 1.

*Abrothrix lanosa*: Todos los árboles: Carácter 59: 1 → 0.

*Abrothrix sanborni*: Todos los árboles: Carácter 50: 1 → 0.

*Abrothrix* sp.: Todos los árboles: Carácter 47: 1 → 0; Carácter 58: 0 → 1.

*Abrothrix illutea*: Todos los árboles: Carácter 26: 1 → 0; Carácter 45: 0 → 1; Carácter 46: 1 → 0; Carácter 47: 1 → 0; Carácter 63: 1 → 0; Algunos árboles: Carácter 37: 0 → 1.

*Abrothrix olivacea*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Abrothrix xanthorhina*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Abrothrix andina dolychonyx*: Todos los árboles: Carácter 36: 0 → 1; 49: 1 → 0.

*Abrothrix andina andina*: Algunos árboles: Carácter 3: 1 → 0

*Abrothrix jelskii crucei*: Todos los árboles: Carácter 46: 1 → 0; Carácter 57: 1 → 0; Carácter 79: 1 → 0

*Abrothrix jelskii sodalis*: Todos los árboles: Carácter 26: 1 → 0; Carácter 50: 1 → 0  
aff. *Abrothrix*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Chelemys macronyx macronyx*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Chelemys macronyx vestitus*: Todos los árboles: Sin autapomorfias.

*Chelemys megalonyx*: Todos los árboles: Carácter 51: 2 → 1; Carácter 54: 0 → 1; Carácter 57: 1 → 0; Carácter 63: 1 → 0; Algunos árboles: Carácter 47: 1 → 0.

*Notiomys edwardsii*: Todos los árboles: Carácter 0: 0 → 1; Carácter 20: 0 → 1; 22: 1 → 0; Carácter 24: 0 → 1; Carácter 35: 0 → 1; Carácter 42: 1 → 0; Carácter 51: 2 → 0; Carácter 78: 1 → 0; Algunos árboles: Carácter 19: 1 → 0.

*Pearsonomys annectens*: Todos los árboles: Carácter 37: 1 → 2; Algunos árboles: Carácter 2: 0 → 1; Carácter 19: 1 → 0.

*Geoxus valdivianus*: Todos los árboles: Carácter 81: 0 →1; Algunos árboles: Carácter 12: 1 → 0.

*Geoxus michaelseni*: Algunos árboles: Carácter 59: 1 → 0.

Nodo 23: Todos los árboles: Carácter 50: 1 → 0.

Nodo 24: Todos los árboles: Carácter 16: 1 → 2; Carácter 17: 1 → 0; Carácter 94: 1 → 0.

Nodo 25: Todos los árboles: Carácter 49: 1 → 0; Carácter 93: 1 → 0; Carácter 95: 1 → 0.

Nodo 26: Todos los árboles: Carácter 65: 1 → 2; Carácter 66: 0 → 1; Carácter 67: 1 → 0; Carácter 72: 0 → 1; Carácter 82: 0 → 1; Carácter 84: 0 → 1

Nodo 27: Todos los árboles: Carácter 24: 0 → 1; Carácter 41: 0 → 1; Carácter 45: 1 → 0; Carácter 93: 2 → 1; Carácter 94: 2 → 1; Carácter 95: 2 → 1; Carácter 96: 2 → 1.

Nodo 28: Todos los árboles: Sin sinapomorfias

Nodo 29: Todos los árboles: Carácter 30: 0 → 1; Carácter 31: 0 → 1.

Nodo 30: Todos los árboles: Carácter 26: 1 → 0.

Nodo 31: Todos los árboles: Carácter 20: 0 → 1; Carácter 51: 2 → 1; Carácter 55: 0 → 1.

Nodo 32: Todos los árboles: Carácter 63: 1 → 0; Carácter 70: 1 → 0.

Nodo 33: Todos los árboles: Carácter 20: 0 → 1; Carácter 23: 1 → 0; Carácter 50: 1 → 0; Carácter 66: 0 → 1; Carácter 67: 1 → 0; Carácter 75: 0 → 1.

Nodo 34: Todos los árboles: Carácter 4: 0 → 1; Carácter 7: 0 → 1; 8: 0 → 1; Carácter 9: 0 → 1; Carácter 10: 1 → 0; Carácter 11: 1 → 0; Carácter 13: 0 → 1; Carácter 14: 0 → 1; Carácter 39: 1 → 0; Carácter 64: 1 → 0; Carácter 68: 1 → 0; Carácter 74: 1 → 0; Carácter 85: 0 → 1.

Nodo 35: Todos los árboles: Carácter 28: 1 → 0; Carácter 52: 0 → 1; Carácter 62: 0 → 1; Carácter 65: 1 → 0; Carácter 73: 0 → 1; Carácter 86: 1 → 0.

Nodo 36: Todos los árboles: Carácter 17: 1 → 0; Carácter 29: 0 → 1; Carácter 70: 1 → 0; Carácter 71: 1 → 0; Carácter 76: 1 → 0; Carácter 77: 1 → 0; Carácter 80: 1 → 0; Carácter 81: 1 → 0; Algunos árboles: Carácter 2: 1 → 0.

Nodo 37: Todos los árboles: Carácter 7: 1 → 0; Carácter 25: 0 → 1; Carácter 27: 1 → 0; Carácter 31: 0 → 2; Carácter 32: 0 → 1; Carácter 33: 1 → 0; Carácter 34: 0 → 1; Carácter 38: 0 → 1; Carácter 39: 0 → 1; Carácter 40: 0 → 1; Carácter 43:

0 → 1; Carácter 45: 1 → 0; Carácter 48: 1 → 0; Carácter 61: 1 → 0; Carácter 83: 1 → 0; Carácter 87: 1 → 2; Algunos árboles: Carácter 79: 1 → 0.

APÉNDICE 4. Matriz de datos morfológicos. Se reproduce la matriz de datos morfológicos analizada en este trabajo (para los estados de cada carácter, véase la sección de resultados). Los datos faltantes se indican con un signo de interrogación (“?”); con corchetes se destacan los polimorfismos.

*Wiedomys pyrrhorhynchus:*

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | ? | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 |
| 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 1 | ? | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | ? |
| ? | ? | ? | ? | ? | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 |

*Abrothrix longipilis:*

|   |   |      |   |   |   |   |   |      |   |   |
|---|---|------|---|---|---|---|---|------|---|---|
| 0 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0    | 0 | ? | 2 | 0 | 2 | [01] | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0    | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1    | 1 | 1 |
| 0 | 1 | [01] | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1    | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1    | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 0 | 1 |
| 1 | 2 | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0    | ? | ? | 0 | 0 | 0 | 0    | 0 | ? |

*Abrothrix hirta* (clado Araucanía-Los Lagos):

|   |   |      |      |   |   |   |   |      |   |   |
|---|---|------|------|---|---|---|---|------|---|---|
| 0 | 1 | 1    | 1    | 0 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0    | 0    | 0 | 2 | 0 | 2 | [01] | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 1    | 0    | 1 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0    | 0    | 0 | 0 | 1 | 0 | 1    | 1 | 1 |
| 0 | 0 | [01] | 1    | 1 | 0 | 0 | 2 | [01] | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1    | [01] | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1    | 1    | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 0 | 1 |
| 1 | 2 | 1    | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0    | 1    | 0 | 0 | 0 | 0 | 0    | 0 | 1 |

*Abrothrix hirta* (clado austral):

|   |   |   |   |   |   |   |   |      |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|------|---|---|
| 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | [01] | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1    | 1 | 1 |
| 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | [01] | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1    | 0 | 1 |
| 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0    | 0 | 1 |

*Abrothrix lanosa:*

|   |   |   |      |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|------|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0 | 0    | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0    | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1 | [01] | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1 | 1    | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 1 | ? | 1 | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 1    | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

*Abrothrix sanborni*:

|   |   |      |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 0 | 1    | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0    | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 1    | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 1 | 0 | 0    | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0 | [01] | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1    | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 1 | ? | 1    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0    | ? | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

*Abrothrix* sp.:

|   |      |   |   |   |      |   |   |   |   |   |
|---|------|---|---|---|------|---|---|---|---|---|
| 0 | [01] | 1 | 1 | 0 | [01] | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1    | 0 | 0 | 0 | 2    | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 |
| 1 | 1    | 1 | 0 | 0 | 1    | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 1 | 0    | 0 | 0 | 0 | 0    | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0    | 1 | 0 | 1 | 0    | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1    | 1 | 1 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 1 | 0    | 1 | 1 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 1 | ?    | 1 | 1 | 1 | 1    | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0    | 0 | 0 | 0 | 0    | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

*Abrothrix illutea*:

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |      |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|------|
| 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1    |
| 1 | 1 | 0 | 0 | ? | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1    |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0    |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | [12] |
| 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0    |
| 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2    |
| 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1    |
| 1 | ? | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0    |
| 0 | 0 | 0 | ? | ? | 0 | 1 | 0 | ? | 0 | 0    |

*Abrothrix olivacea*:

|      |      |   |   |   |   |   |      |   |   |   |
|------|------|---|---|---|---|---|------|---|---|---|
| [01] | 1    | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0    | 0 | 0 | 1 |
| 1    | 1    | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | [12] | 1 | 1 | 1 |
| 1    | 1    | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0    | 0 | 0 | 0 |
| 1    | 0    | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0    | 1 | 1 | 1 |
| 0    | 0    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 0 |
| 1    | 1    | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 1 | 2 |
| 1    | 0    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 0 | 1 |
| 1    | [12] | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 0 |
| 0    | 0    | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 |

*Abrothrix xanthorhina*:

|   |   |   |   |   |   |   |      |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|------|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0    | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | [12] | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0    | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0    | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 0 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0    | 1 | 0 | 1 |
| 1 | ? | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1    | 0 | 1 | 0 |
| 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1    | 1 | 0 | 1 |

*Abrothrix andina dolichonyx*:

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 1 | 1 | ? | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 1 | 1 | 0 | 0 | ? | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 |
| 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |

|                                    |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
|------------------------------------|------|------|------|------|---|------|------|---|---|------|
| 1                                  | ?    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 1    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 0    | 0    | 0    | 0    | 1 | 1    | 1    | 1 | 0 | 1    |
| <i>Abrothrix andina andina:</i>    |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| 0                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 1    |
| 1                                  | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | [12] | 1 | 1 | 1    |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 1    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 2    | 0 | 1    | 0    | 1 | 1 | 1    |
| 0                                  | 0    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 1    | 0 | 1 | 0    |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 1    | 1 | 1    | 0    | 1 | 1 | 2    |
| 1                                  | 0    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 0    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | ?    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 1    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 0    | ?    | ?    | ?    | 1 | 1    | 1    | 1 | 0 | 1    |
| <i>Abrothrix jelskii cruceri:</i>  |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 1    |
| 1                                  | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 2    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 1    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 2    | 0 | [01] | 0    | 1 | 1 | [12] |
| 0                                  | 0    | 0    | 1    | 1    | 1 | 1    | 2    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | 0    | 0    | 0    | 2 | 1    | 0    | 0 | 1 | 1    |
| 0                                  | [01] | 1    | 0    | 0    | 1 | 0    | 0    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | ?    | 0    | 1    | 0    | 0 | 1    | 0    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 0    | ?    | 0    | 0    | 1 | 1    | 1    | 1 | 0 | 0    |
| <i>Abrothrix jelskii sodalis:</i>  |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 1    |
| 1                                  | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 2    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 2    | 0 | 1    | 0    | 1 | 1 | 1    |
| 0                                  | 0    | 1    | 1    | 1    | 1 | 0    | 2    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 2 | 1    | 0    | 0 | 1 | 1    |
| 0                                  | [01] | 1    | 0    | 0    | 1 | 0    | 0    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | ?    | 1    | 1    | 0    | 0 | 1    | 0    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 0    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| <i>aff. Abrothrix:</i>             |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| ?                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| ?                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | 0 | ?    |
| 1                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| ?                                  | 0    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| ?                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| ?                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | 2 | 1    | 0    | 0 | 1 | 1    |
| 0                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | ?    | 0    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| ?                                  | ?    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ?    | ? | ? | ?    |
| <i>Chelemys macronyx macronyx:</i> |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| 0                                  | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 | 0    | 1    | 1 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 2    | 1 | 1 | 1    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 0    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | [01] | 1    | 1    | 0 | 0    | 2    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 2    | 1    | [01] | 1    | 2 | 1    | 0    | 1 | 0 | 1    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 1    | 1 | 0    | 0    | 0 | 1 | 1    |
| 1                                  | 1    | 1    | 1    | 1    | 0 | 1    | 0    | 1 | 1 | 1    |
| 1                                  | 1    | 1    | 0    | 0    | 2 | 2    | 2    | 2 | 0 | 1    |
| <i>Chelemys macronyx vestitus:</i> |      |      |      |      |   |      |      |   |   |      |
| 0                                  | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 | 0    | 1    | 1 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 2    | 1 | 1 | 1    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 0    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 0    | 0 | 1 | 0    |
| 0                                  | 1    | [01] | 1    | 1    | 0 | 0    | 2    | 0 | 0 | 0    |
| 1                                  | 2    | 1    | [01] | [01] | 2 | 1    | 0    | 1 | 0 | 1    |

|                               |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
|-------------------------------|------|------|------|------|---|------|---|------|------|---|
| 1                             | 0    | 0    | 0    | 1    | 1 | 0    | 0 | 0    | 1    | 1 |
| 1                             | 1    | 1    | 1    | 1    | 0 | 1    | 0 | 1    | 1    | 1 |
| 1                             | 1    | 1    | 0    | 0    | 2 | 2    | 2 | 2    | 0    | 1 |
| <i>Chelemys megalonyx:</i>    |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | 1    | 0 | 0    | 1 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | ?    | 0 | 1    | 1 | [01] | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 0    | 0 | 0    | 0    | 0 |
| 1                             | 0    | 0    | 0    | 1    | 0 | 0    | 0 | 0    | 1    | 0 |
| 1                             | 1    | 1    | 0    | 1    | 0 | 1    | 1 | 1    | 1    | 1 |
| 1                             | 2    | 0    | [12] | 1    | 0 | 1    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 0    | 1 | 0    | 0    | 1 |
| 1                             | ?    | 1    | 1    | 1    | 0 | 1    | 0 | ?    | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | ?    | ?    | ?    | ? | ?    | ? | ?    | ?    | ? |
| <i>Notiomys edwardsii:</i>    |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
| 1                             | 1    | 0    | 1    | 1    | 1 | 0    | 1 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | ?    | 2 | 0    | 1 | 0    | 1    | 1 |
| 0                             | 1    | 1    | 0    | 0    | 1 | 0    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 1                             | 0    | 1    | 0    | 1    | 0 | 0    | 0 | 0    | 0    | 0 |
| [12]                          | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 | 1    | 0 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 0    | 1    | 0 | 1    | 1 | 1    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 0                             | 0    | 1    | 0    | 0    | 0 | 1    | 0 | 1    | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | ?    | ?    | ?    | 2 | 2    | 2 | 2    | 0    | 1 |
| <i>Pearsonomys annectens:</i> |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
| 0                             | [01] | 1    | 1    | 1    | 0 | 0    | 0 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | ?    | 2 | 0    | 1 | 0    | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | 0    | 1    | 0    | 0 | 0    | 1 | [01] | 2    | 1 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 2    | 1 | 1    | 1 | 0    | 1    | 1 |
| 1                             | 0    | 1    | 0    | 0    | 1 | 1    | 2 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | 1    | 0 | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 0                             | ?    | [01] | 0    | 0    | 0 | 0    | 0 | 1    | 0    | 2 |
| 1                             | 1    | 1    | 1    | 1    | 2 | 2    | 2 | 2    | 1    | 1 |
| <i>Geoxus valdivianus:</i>    |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
| 0                             | [01] | 0    | 1    | 1    | 0 | 0    | 0 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 0    | 1    | 1    | 1    | 2 | [01] | 2 | 1    | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | 0    | 1    | 0    | 0 | 0    | 1 | [01] | [12] | 1 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 1 | [01] | 1    | 1 |
| 1                             | [01] | [01] | 0    | 0    | 1 | 1    | 2 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | [01] | 0 | 0    | 1 | ?    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 1    | 0 | 0    | 0 | 1    | 0    | 2 |
| 1                             | 1    | 1    | 1    | 1    | 2 | 2    | 2 | 2    | [01] | 1 |
| <i>Geoxus michaelsoni:</i>    |      |      |      |      |   |      |   |      |      |   |
| 0                             | 1    | 0    | 1    | 1    | 0 | 0    | 0 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | ?    | 1    | 1    | ?    | 2 | 0    | 2 | 1    | 0    | 1 |
| 1                             | 1    | 0    | 1    | 0    | 0 | 0    | 1 | 1    | 2    | 1 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 1    | 1 | 1    | 1 | 0    | 1    | 1 |
| 1                             | 0    | 1    | 1    | 0    | 1 | 1    | 2 | 1    | 1    | 0 |
| 0                             | 1    | 1    | 1    | 0    | 0 | 0    | 1 | 1    | 0    | 0 |
| 0                             | 1    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 1 | 0    | 0    | 0 |
| 0                             | ?    | 0    | 0    | 0    | 0 | 0    | 0 | 1    | 0    | 2 |
| 1                             | 1    | 1    | ?    | ?    | ? | ?    | ? | ?    | ?    | ? |

VARIACIÓN MORFOLÓGICA CUALITATIVA Y CUANTITATIVA EN *ABROTHRIX LONGIPILIS*  
WATERHOUSE, 1837 (CRICETIDAE, SIGMODONTINAE)

INTRODUCCIÓN

Durante la última década, los análisis filogeográficos basados en marcadores moleculares, principalmente del ADN mitocondrial, han demostrado que muchas especies están geográficamente estructuradas en linajes génicos (Avice, 2000). En algunos casos, estos linajes coinciden con los arreglos taxonómicos propuestos previamente sobre la base de otros datos (e.g., subespecies en *Oligoryzomys longicaudatus*; Palma et al. [2012]), pero en muchos otros se presentan situaciones conflictivas, donde la clasificación vigente no concuerda con las genealogías moleculares (véase Baker y Bradley, 2006). Los avances realizados en el campo de la sistemática molecular, ocurridos a una gran velocidad en los últimos años, han dejado rezagado el estudio de los patrones de variación morfológica, que no siempre han sido adecuadamente caracterizados o abordados desde una perspectiva moderna (i.e., sobre series extensas de ejemplares y a través de técnicas estadísticas multivariadas). Muchos de los taxones propuestos hacia finales del siglo XIX y principios del XX fueron erigidos bajo el imperio de un paradigma taxonómico tipológico, sobre la base de colecciones pequeñas, tanto en número de individuos como de cobertura geográfica (e.g., Thomas, 1929; Osgood, 1943) y no han sido formalmente revisados desde entonces. Hacia mediados del siglo XX y ya bajo el consenso generalizado del concepto biológico de especie, algunas entidades fueron revisadas total o parcialmente, redundando en el agrupamiento de distintas formas nominales bajo un mismo taxón (e.g., Cabrera, 1961). El caso del ratón peludo *Abrothrix longipilis* ejemplifica claramente este derrotero. Esta especie se distribuye desde el centro-norte de Chile (29° S) y el centro-oeste de Argentina (35° S), por la Cordillera de los Andes y la Patagonia hasta la Isla de Tierra del Fuego (Osgood, 1943; Mann Fischer, 1978). Este ratón es ecológicamente uno de los representantes más ubicuos del género, con registros en matorrales, bosques, roqueríos, pastizales y estepas arbustivas y herbáceas por debajo de los 2000 m. snm (Pearson, 1995).

*Abrothrix longipilis*, cuyo ejemplar tipo fue colectado por Charles Darwin en su paso por Chile, incluye en su sinonimia una profusa lista de formas nominales, algunas muy mal conocidas (e.g., *porcinus*, *fusco-ater*, *brachytarsus*), erigidas a lo largo de los más de 170 años transcurridos desde su descripción (para una lista completa de sinónimos, véase el Apéndice 1). Thomas (1929), sobre la base del tamaño principalmente, distinguió a las poblaciones del centro-norte de Chile como correspondientes a *A. longipilis* y aquellas orientales a los Andes como *A. hirta* (incluyendo como subespecies a *moerens*, *nubila* y *suffusa*). Para este autor *francei*, una entidad con localidad tipo en Tierra del Fuego, también merecía reconocimiento específico. Posteriormente, Osgood (1943) –cuyo esquema fue seguido por Cabrera (1961) y Mann Fischer (1978)- consideró a *A. longipilis* como una especie politípica, con al menos ocho subespecies. De estas, cuatro estarían limitadas a Chile (de norte a sur: *longipilis*, *apta*, *castanea* y *francei*) y otras cuatro se distribuirían principalmente, aunque no exclusivamente, en la Argentina, desde donde ingresarían marginalmente en Chile (*hirta*, *moerens*, *suffusa* y *nubila*).

Palma et al. (2010), en un análisis de los patrones de variación mitocondrial de ejemplares chilenos, recuperaron una genealogía con siete clados mayores, que según esos autores se corresponderían gruesamente con el arreglo subespecífico de Osgood (1943) para las poblaciones al oeste de la Cordillera de los Andes. Lessa et al. (2010), sobre la base de ejemplares coleccionados mayormente del lado argentino, recuperaron una topología con tres clados principales, dos patagónicos (uno al norte y otro al sur) y un tercero restringido al centro-oeste de Argentina. Sierra-Cisternas (2010), en un análisis que consideró especímenes de todo el rango de distribución de la especie, incluyendo genealogías mitocondriales y de un locus no ligado al ADN mitocondrial, recobró ocho clados fuertemente apoyados, estructurados geográficamente y con una diferenciación genética importante. Tanto Palma et al. (2010) como Sierra-Cisternas (2010) coincidieron en destacar que el clado más divergente es el que incluye a las poblaciones del centro-norte de Chile y que contiene individuos topotípicos de la forma nominal. Para Sierra-Cisternas (2010), *A. longipilis* merecería reconocimiento específico pleno, una hipótesis también avanzada por Palma et al. (2010). Más en general, los resultados de Sierra-Cisternas (2010) muestran una notable falta de congruencia con la clasificación clásica, basada en caracteres morfológicos y que contradice la postura de Palma et al. (2010). En el esquema de esta autora, *A. longipilis*

agruparía a las formas del centro-norte de Chile, mientras que *A. hirta* incluiría al resto de los clados.

En este capítulo se presenta un análisis de los patrones de variación geográfica de la morfología cualitativa y cuantitativa de *A. longipilis* y su vinculación con los grupos geográficos detectados mediante marcadores moleculares. Una aproximación como la que se propone permitiría validar la taxonomía intraespecífica existente y delinear los procesos que subyacen a una diversificación tan impresionante. En este capítulo se persiguen tres objetivos principales: 1) estudiar los patrones geográficos de variación morfológica cualitativa-cuantitativa en *A. longipilis* lato sensu; 2) evaluar la congruencia entre las evidencias morfológicas y los linajes filogenéticos recobrados mediante análisis moleculares por Sierra-Cisternas (2010); 3) discutir los alcances de los resultados obtenidos a la luz del esquema taxonómico vigente (i.e., aquel propuesto por Osgood, 1943).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron 471 especímenes de *Abrothrix longipilis* s. l., incluyendo pieles y cráneos, cubriendo todo el rango de distribución de la especie (Fig. 1). El listado completo de materiales examinados se anota en el Apéndice 2. Preliminarmente, las muestras fueron agrupadas en 16 conjuntos mayores: CC: centro-oeste del Chubut, LS: centro-norte de Chile, MA: Malleco, ME: Mendoza, ML: Maule, NC: noroeste de Chubut, NN: norte de Neuquén, ÑU: Ñuble, OS: Osorno, QT: Quetropillán, RN: Río Negro, SC: sudoeste de Chubut, SN: sur de Neuquén, SO: Somuncurá, ST: Santa Cruz, VA: Valdivia (Fig. 1). Para realizar estos agrupamientos se siguió mayormente un criterio de cercanía espacial, pero también se tuvo en cuenta la continuidad de ambientes o la existencia de barreras geográficas entre localidades (e.g., Cordillera de los Andes, grandes ríos). Posteriormente, los materiales fueron clasificados dentro de uno de los ocho clados reconocidos por Sierra-Cisternas (2010) mediante el estudio de marcadores moleculares, según un criterio geográfico y disponibilidad de evidencias genéticas: AL: Araucanía-Los Lagos; AU: austral; CE: centro; CN: centro-norte; ME: Mendoza; NO: Neuquén-Octava; SE: Séptima; TC: Tomé-Concepción (Fig. 1). La correspondencia entre conjuntos geográficos y clados moleculares es parcial, ya que en algunos sectores del centro-oeste de Argentina y centro de Chile se ha registrado, incluso para una misma

localidad, la simpatria entre dos o más clados (Tabla 1). Para minimizar las posibilidades de confusión, en este trabajo sólo se utilizaron aquellos individuos que procedían de localidades con registros para un único clado o ejemplares secuenciados para aquellas áreas con evidencias de simpatria. Idealmente, para aquellas regiones con presencia comprobada de dos o más clados, se requiere de un mayor número de especímenes secuenciados para ser incorporados en los análisis morfométricos.

Para cada ejemplar se tomaron las siguientes medidas craneanas siguiendo las definiciones indicadas por Patterson (1992)<sup>1</sup>: longitud total del cráneo (LTC), tomada desde el borde posterior de los supraoccipitales hasta el extremo anterior de los nasales; longitud cóndilobasal (LCB), desde el margen posterior de los cóndilos occipitales hasta la proyección más anterior de los premaxilares; longitud basal (LB), desde el margen posterior de los cóndilos occipitales hasta el borde posterior del alvéolo de los incisivos; ancho cigomático (AZ), distancia mayor entre los bordes más externos de los arcos cigomáticos; ancho de la caja craneana (ACC), distancia mayor de la caja craneana, típicamente entre los escamosos; longitud de los forámenes incisivos (LFI), distancia mayor entre la proyección más anterior y más posterior de los forámenes incisivos; ancho de los forámenes incisivos (AFI), distancia mayor entre los márgenes labiales de los forámenes incisivos pareados; longitud de la diastema (LD), distancia entre el borde posterior del alvéolo del incisivo superior y el margen anterior del alvéolo del primer molar superior; longitud de la serie molar superior (SMS), distancia mayor entre el margen anterior y posterior de los alvéolos de los M1 y M3, respectivamente; ancho de la placa cigomática (APZ), distancia anteroposterior medida sobre la mitad de la placa; ancho de los nasales (AN), distancia mayor entre los márgenes externos de los nasales; ancho del rostro (AR), ancho mayor tomado entre las cápsulas de los incisivos; ancho de los senos frontales (ASF), ancho del cráneo medido inmediatamente posterior a los procesos cigomáticos del maxilar; ancho interorbitario (AI), distancia menor entre los bordes externos de los huesos frontales; longitud de la mandíbula (LM), distancia entre el margen medial del alvéolo del incisivo inferior y el proceso condilar; longitud condilar (LC), distancia entre el margen posterior del alvéolo del tercer molar inferior y el proceso condilar; altura de los procesos mandibulares (APM), distancia entre el extremo superior del proceso coronoides y el punto más inferior del proceso angular;

---

<sup>1</sup> Las medidas individuales se encuentran disponibles por solicitud al autor

profundidad del ramus (PR), distancia entre el margen labial del primer molar inferior y el borde ventral del dentario (Fig. 2). Todas las medidas fueron tomadas usando un calibre digital y registradas con una precisión de 0,01 mm.

Adicionalmente, para cada ejemplar revisado se consignó el estado de cada uno de los siguientes caracteres morfológicos (Fig. 3):

1) Forma del margen posterior de los nasales: a) acuminado; o b) recto o cerrándose abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal;

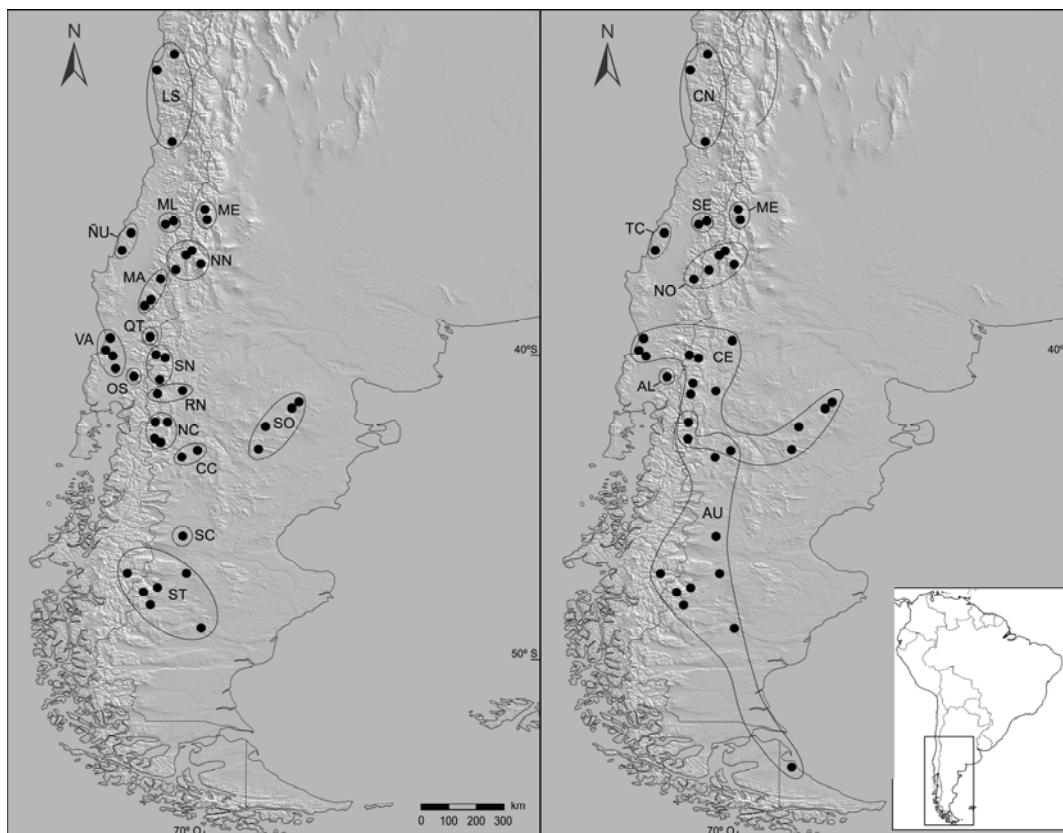
2) Profundidad de las muescas cigomáticas (en vista dorsal): a) poco marcadas, más anchas en sentido transverso que extendidas antero-posteriormente; o b) profundas, con la longitud antero-posterior mayor que el ancho;

3) Robustez del proceso hamular del escamoso: a) hamular angosto, proyectado anteriormente no cubre el foramen postglenoideo; o b) hamular grueso, proyectado anteriormente es igual o mayor que el espacio que ocupa el foramen postglenoideo;

4) Presencia de excrescencias óseas sobre el sector posterior del paladar (posiblemente homólogas a un torus postpalatino): a) sin excrescencias; o b) dos o más excrescencias óseas en forma de barras transversales angostas que pueden unirse o no en la línea media;

5) Proceso medio del palatino (= espina nasal): a) ausente; o b) presente.

6) Osificación del foramen lacerado (= fenestra piriforme): a) foramen lacerado abierto todo a lo largo; o b) foramen lacerado parcialmente osificado, poniendo en contacto el borde anterior de la bulla timpánica y la parte posterior del alisfenoides.



**Figura 1.** Localidades de procedencia de las muestras de *Abrothrix longipilis* s. l., estudiadas en este capítulo. En el mapa de la izquierda se muestran las localidades agrupadas según un criterio geográfico; en el de la derecha, según su pertenencia a los clados moleculares definidos por Sierra-Cisternas (2010).

Para los caracteres 2 y 3 se presentaron estados intermedios, que fueron codificados como tales (Tabla 2).

Los ejemplares estudiados fueron categorizados en seis clases de edad según erupción y desgaste dentario, siguiendo a Patterson (1992): clase 1: tercer molar superior no erupcionado; clase 2: tercer molar superior erupcionado, pero no a la altura oclusal del M1-2; 3: tercer molar superior completamente erupcionado, dientes sin mayor desgaste; 4: desgaste ligero, cúspides accesorias todavía evidentes; 5: desgaste moderado, cúspides accesorias obliteradas; 6: desgaste marcado, los límites entre las cúspides mayores están obliterados. Para los análisis morfométricos, únicamente se consideraron los individuos adultos de edad 3 a 6. Machos y hembras fueron analizados por separado, ya que un estudio previo, mediante un análisis multivariado de la varianza

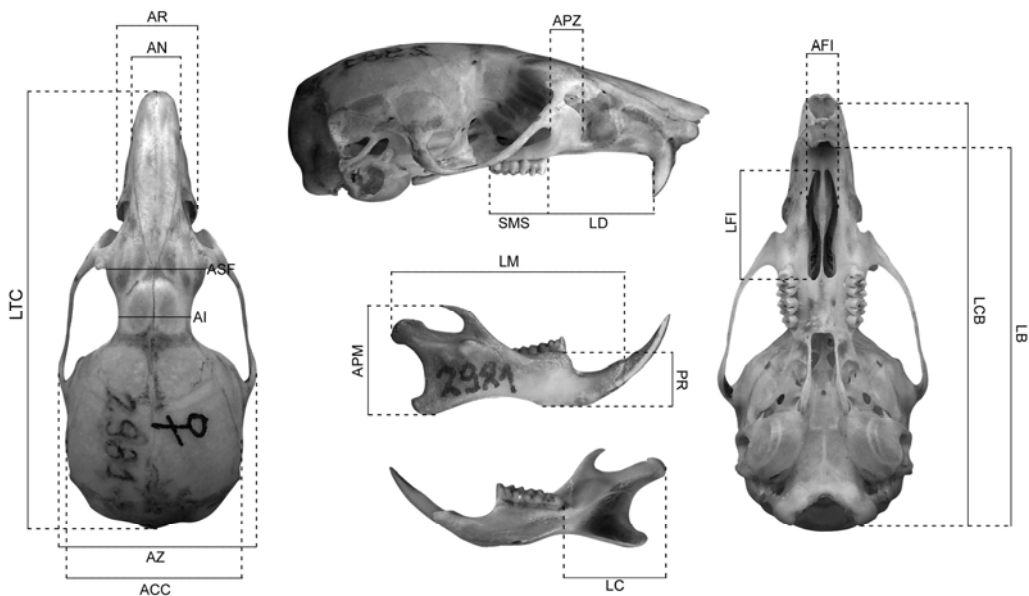
(MANOVA), de las dos muestras con más especímenes (correspondientes a las localidades de La Picada [Osorno, Chile] y Estancia La Ensenada [Santa Cruz, Argentina]) indicó diferencias significativas entre ambos sexos ( $P < 0,01$ ). La existencia de dimorfismo sexual en *A. longipilis* también fue destacada por Gallardo et al. (1988), quien en un estudio morfométrico realizado sobre poblaciones chilenas trató machos y hembras por separado.

**Tabla 1.** Correspondencia entre grupos geográficos tal como fueron definidos en este estudio y los clados moleculares propuestos por Sierra-Cisternas (2010). En negrita se destacan aquellos grupos en los que se ha detectado o se supone la simpatria de dos o más clados.

|                              | GRUPO GEOGRÁFICO | CLADO         |
|------------------------------|------------------|---------------|
| Centro-oeste de Chubut, Arg. | CC               | AU            |
| Centro-norte de Chile, Chile | LS               | CN            |
| Malleco, Chile               | <b>MA</b>        | AL, NO [¿CE?] |
| Mendoza, Arg.                | ME               | ME            |
| Maule, Chile                 | ML               | SE            |
| Noroeste de Chubut, Arg.     | <b>NC</b>        | AU, CE        |
| Norte de Neuquén, Arg.       | NN               | NO            |
| Ñuble, Chile                 | ÑU               | TC            |
| Osorno, Chile                | OS               | AL            |
| Quetopillán, Chile           | <b>QT</b>        | AL, AU [¿CE?] |
| Río Negro, Arg.              | RN               | CE            |
| Sudoeste de Chubut, Arg.     | SC               | AU            |
| Sur de Neuquén, Arg.         | SN               | CE            |
| Somuncurá, Arg.              | SO               | CE            |
| Santa Cruz, Arg.             | ST               | AU            |
| Valdivia, Chile              | VA               | CE            |

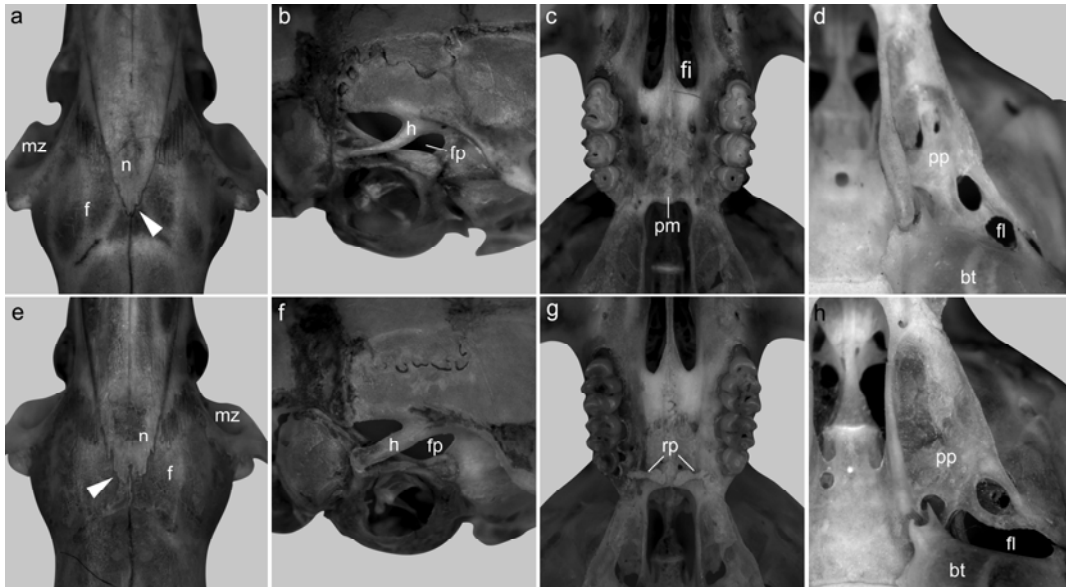
Para evaluar las causas de variación en el conjunto de datos y ordenarlas por importancia se aplicó un análisis de componentes principales (ACP). En esta técnica es utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos, hallar las causas de la variación en ese mismo conjunto y ordenarlas por importancia. Técnicamente, el ACP genera las combinaciones lineales de las variables que maximizan las varianzas. Las similitudes morfométricas en la variación de forma y tamaño fueron evaluadas a través de un análisis discriminante (AD) “libre de tamaño”, verificando previamente que la distribución de los datos fuese normal. Esta metodología corrige los sesgos que pudieran presentarse por influencia del crecimiento ontogénico en la discriminación

intergrupales de patrones (Reis et al. 1990). Brevemente, este procedimiento implica realizar los AD a partir de los residuos de la regresión de las 18 variables métricas consideradas en relación con el primer componente principal (Reis et al. 1990). El AD es una técnica estadística cuya finalidad es analizar si existen diferencias significativas entre grupos respecto a un conjunto de variables medidas sobre los mismos para, en el caso de que existan, explicar en qué sentido se dan y proporcionar procedimientos de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en uno de los grupos analizados. A diferencia del ACP, el AD es menos dependiente de las variables elegidas. La contribución de los caracteres en cada función discriminante “libre de tamaño” fue evaluada a través del coeficiente de correlación producto-momento de Pearson entre los caracteres transformados a logaritmo y las puntuaciones discriminantes (Strauss, 1985). Finalmente, también se calcularon las distancias de Mahalanobis al cuadrado ( $D^2$ ), que fueron posteriormente empleadas en la construcción de dendrogramas basados en el método del encadenamiento promedio (Sneath and Sokal, 1973). Para un mayor detalle sobre los alcances y limitaciones de los métodos utilizados véase Strauss (2010).



**Figura 2.** Medidas craneanas usadas en este estudio representadas sobre un cráneo de *A. longipilis*. Para los acrónimos de las mismas, véase el texto.

Para los análisis estadísticos, se utilizó el software InfoStat (InfoStat, 2011). Todos los análisis fueron realizados sobre las medidas transformadas a logaritmos naturales. A modo exploratorio, los análisis fueron realizados en dos etapas: primero con las muestras agrupadas por procedencia geográfica y luego según su pertenencia a los clados moleculares definidos por Sierra-Cisternas (2010).



**Figura 3.** Caracteres anatómicos considerados en este estudio: a, e: morfología del borde posterior de los nasales [a: acuminado, e: recto; la flecha blanca indica el borde posterior de los nasales] y profundidad de las muescas cigomáticas [a: profundas, e: poco marcadas]; b, f: robustez del proceso hamular del escamosal [b: angosto, f: grueso]; c, g: proceso medio del palatino [c: presente, g: ausente] y excrescencias óseas en el borde posterior del paladar [c: ausentes, e: presentes]; d, h: foramen lacerado [d: parcialmente osificadoausentes, h: abierto todo a lo largo]. Abreviaturas: bt, bulla timpánica; f, frontal; fi, forámenes incisivos; fl, foramen lacerado; forámenes incisivos; fp, foramen postglenoideo; h, proceso hamular del escamosal; mz, muescas cigomáticas; n, nasales; pm, proceso medio del palatino; pp, fosa pterigoidea; rp, excrescencias óseas.

La correlación entre distancias geográficas (medidas en km lineales) y morfológicas (distancia de Mahalanobis) se evaluó a través de un test no paramétrico de Mantel (Mantel 1967), poniendo a prueba el ajuste de los datos con un modelo de aislamiento por distancia. Este análisis se realizó a través del programa Mantel 2.0 (Liedloff, 1999), llevando a cabo 1000 aleatorizaciones.

## RESULTADOS

*Variación morfológica cuantitativa:* con las muestras agrupadas por procedencia geográfica, los primeros dos componentes principales explicaron el 77% de la variación craneométrica en los machos y el 80% en las hembras (Figs. 4 y 6, Tablas 3 y 14; todas las tablas se encuentran en el Apéndice 2). Todas las variables tuvieron una carga positiva sobre el PC 1, con correlaciones moderadas a altas, lo que permite interpretar a este componente como un vector de tamaño (Tablas 3 y 14). La superposición entre polígonos fue entre moderada y alta, excepto en el caso de LS. Este grupo se diferenció claramente en el análisis realizado sobre los machos y se solapó moderadamente con ÑU y VA en el caso de las hembras. En líneas generales y a pesar de la superposición entre polígonos, las muestras correspondientes a Chile tendieron a agruparse hacia valores positivos del eje 1 (e.g., OS, LS, ÑU, VA) y las de Argentina hacia valores negativos del mismo eje (e.g., CC, NC, SC). Esta situación revela un moderado gradiente de tamaño, con los individuos más grandes al oeste de la Cordillera de los Andes y los más pequeños, al este. El AD “libre de tamaño” muestra, tanto para machos como para hembras, la existencia de dos conjuntos mayores dispersos a lo largo de la primera y segunda funciones discriminantes, que acumularon el 64% de la varianza ajustada por tamaño (Tablas 4, 5, 6, 15, 16, y 17). El primer grupo está constituido por los ejemplares del centro-norte de Chile (LS), mientras que el segundo incluye al resto de las poblaciones de Argentina y Chile, con una amplia superposición entre individuos en el espacio multivariado. Tanto para machos como hembras, el porcentaje de especímenes incorrectamente clasificados por la función discriminante fue mayor al 30%. El aporte de cada carácter morfométrico a las funciones discriminantes se indica en las Tablas 13 y 24. La relación dicotómica entre LS y el resto de los grupos también se corroboró en los análisis de conglomerados (Fig. 8, Tablas 7 y 18). El resto de las muestras se estructuró en dos conjuntos mayores, uno incluyendo todas las localidades argentinas más las chilenas MA y ML y el otro exclusivamente integrado por muestras chilenas.

El ACP realizado con las muestras agrupadas por clados indicó una superposición entre moderada y alta de individuos de distintos clados, excepto para CN (Figs. 5 y 7). En este caso, los primeros dos ejes del PCA explicaron ~80% de la variación craneométrica tanto en los machos como en las hembras (Tablas 8 y 19). En el

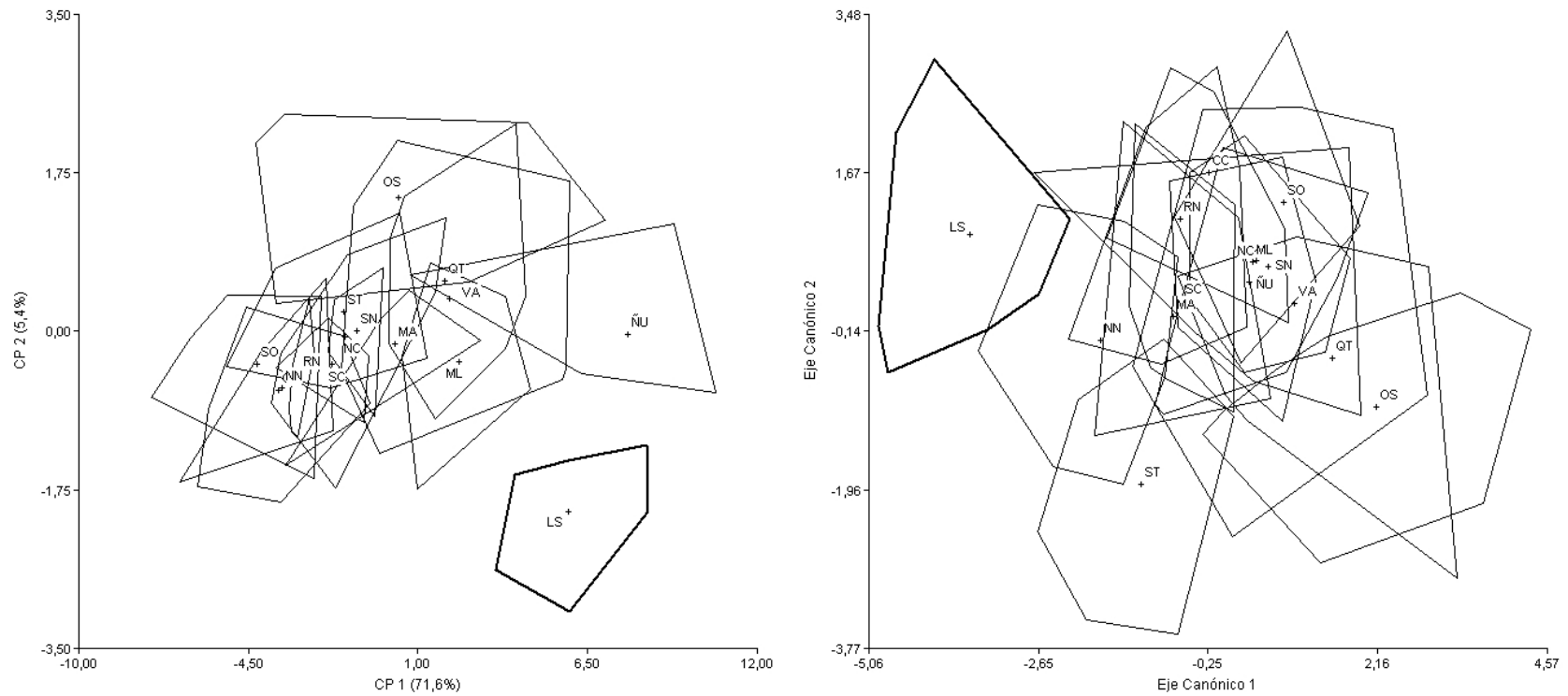
AD “libre de tamaño” la superposición entre clados fue moderada, excepto en el caso de CN que no se superpuso (hembras) o lo hizo mínimamente (machos) con otros polígonos. La varianza ajustada por tamaño, acumulada por los dos primeros ejes, fue de 76 (machos) y 81% (hembras) (Tablas 9, 10,11, 20, 21 y 22). El porcentaje de especímenes incorrectamente clasificados por la función discriminante fue mayor al 20%, tanto en machos como en hembras. El aporte de cada carácter morfométrico a las funciones discriminantes se anota en las Tablas 13 y 24. El análisis de conglomerados reveló una dicotomía mayor entre CN y el resto de los clados (Tablas 12 y 23). Las relaciones entre los clados fueron mayormente similares entre machos y hembras, con mínimas diferencias para aquellos clados más pobremente representados ( $n < 5$ ).

El test de Mantel entre distancias geográficas y morfológicas para cuatro poblaciones del clado centro (RN, SN, SO, VA) mostró un coeficiente de correlación bajo y no significativo ( $r = 0,3663$ ,  $P > 0,05$ ). La correlación también fue baja y no significativa ( $r = 0,2683$ ,  $P > 0,05$ ) cuando se compararon poblaciones de Argentina (CC, NC, NN, RN, SC, SN, SO, ST) y Chile (ÑU, OS, QT, VA), extendidas a todo lo largo de la distribución de la especie. Sin embargo, se obtuvieron correlaciones significativas cuando las poblaciones Argentina ( $r = 0,5471$ ,  $P < 0,01$ ) y Chile ( $r = 0,9391$ ;  $P < 0,01$ ) se consideraron por separado.

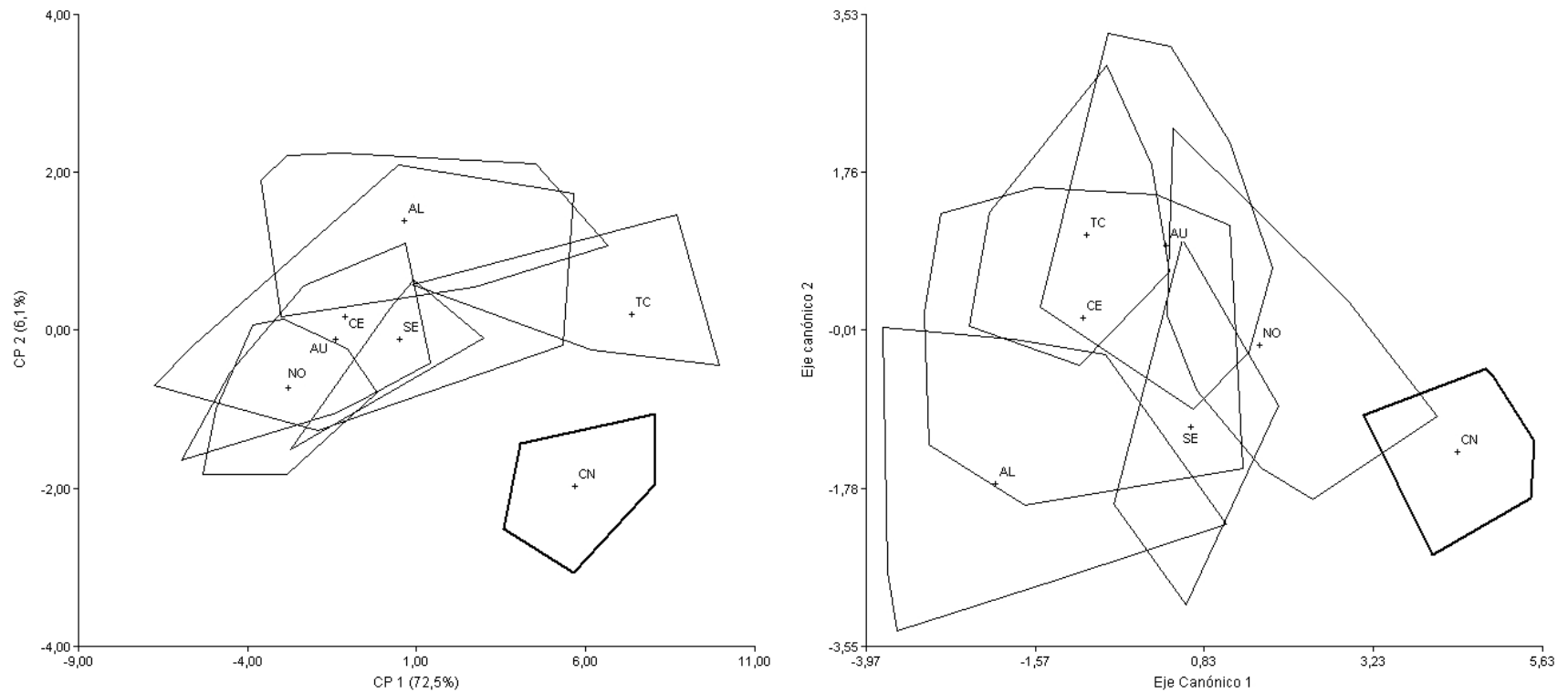
*Variación morfológica cualitativa:* externamente, los especímenes del centro-norte de Chile se distinguieron por poseer un pelaje más largo y laxo y una coloración general más agutí, careciendo de la típica banda dorsal castaña que caracteriza a otras poblaciones y que en estos animales es reemplazada por una franja amarillenta de bordes difusos. El cráneo de estos ejemplares se caracteriza por su mayor tamaño y robustez, los nasales acuminados con el borde posterior cerrándose abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal, la placa cigomática más ancha y con el borde libre más extendido y el borde posterior del paladar frecuentemente hendido a la altura de la sutura entre los palatinos (Fig. 9 y 10).

Ninguno de los de seis caracteres discretos revisados aportó información para la identificación inequívoca de los ocho clados moleculares definidos por Sierra-Cisternas (2010). Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia de algunos estados fue diferencial entre clados (Tabla 4). Por ejemplo, la presencia de una barra ósea sobre el margen posterior del paladar fue más frecuente en los individuos de AU (62,9% de los

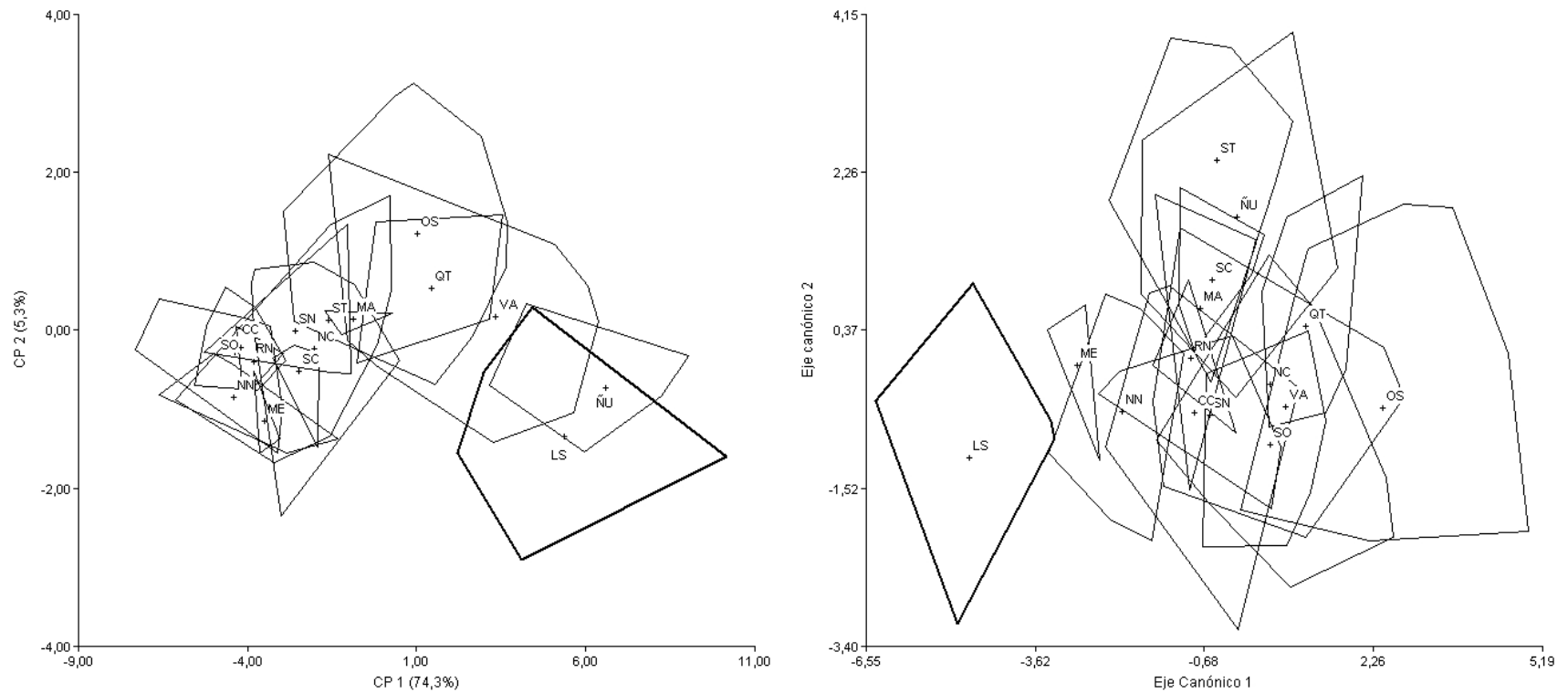
especímenes revisados) que en otros clados (<20%). Del mismo modo, la presencia de un foramen lacerado parcialmente osificado fue típica de los animales de SE, donde este estado se presentó en el 65,4% de los animales (vs. <10% en otros clados). En la Tabla 4 se resume la información correspondiente al tópico.



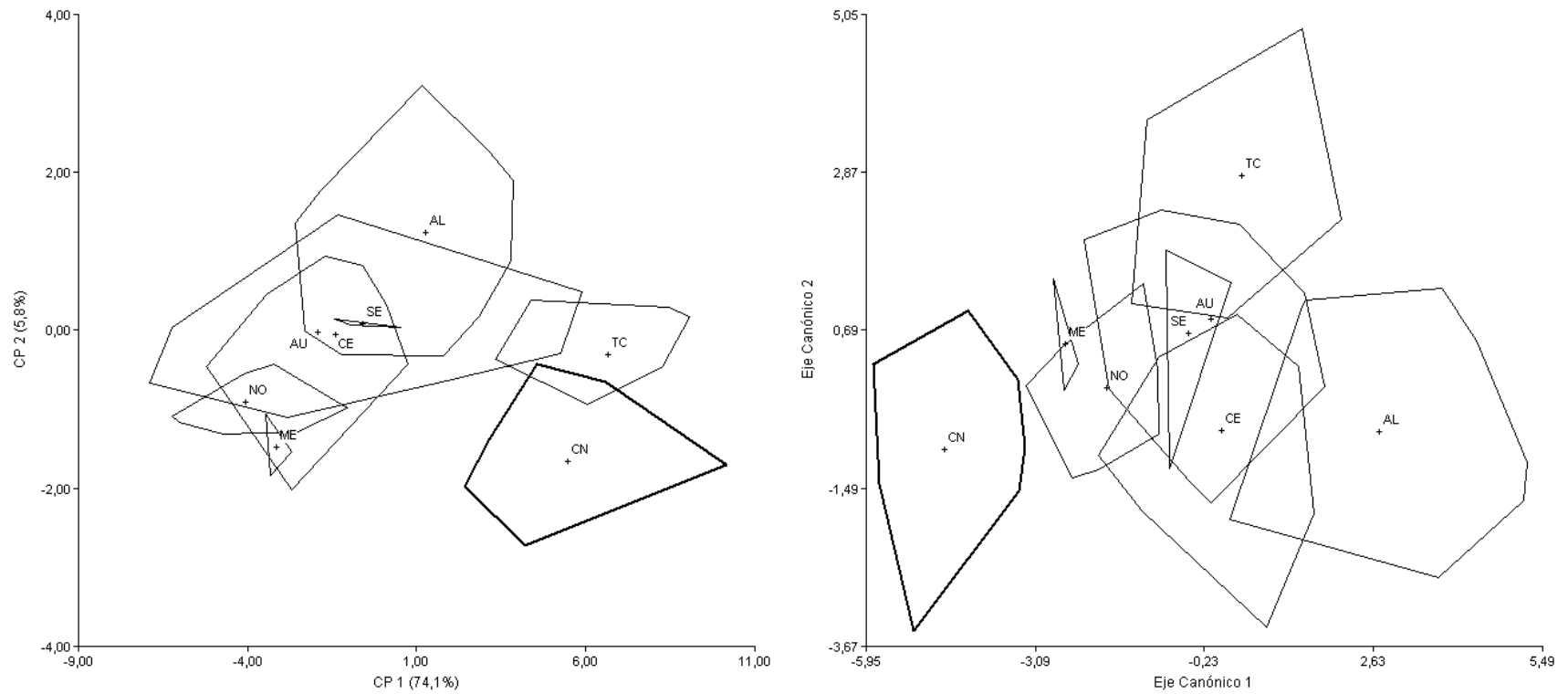
**Figura 4.** Polígonos correspondientes a las puntuaciones (= “scores”) individuales de los dos primeros componentes principales (izquierda) y de los ejes canónicos 1 y 2 del análisis discriminante “libre de tamaño” (derecha) para 15 grupos geográficos de machos adultos (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. (N = 212). La cruz indica el centroide de cada grupo. El polígono de línea gruesa corresponde al grupo LS (= *A. longipilis* s.s.). Para otros acrónimos, véase el texto.



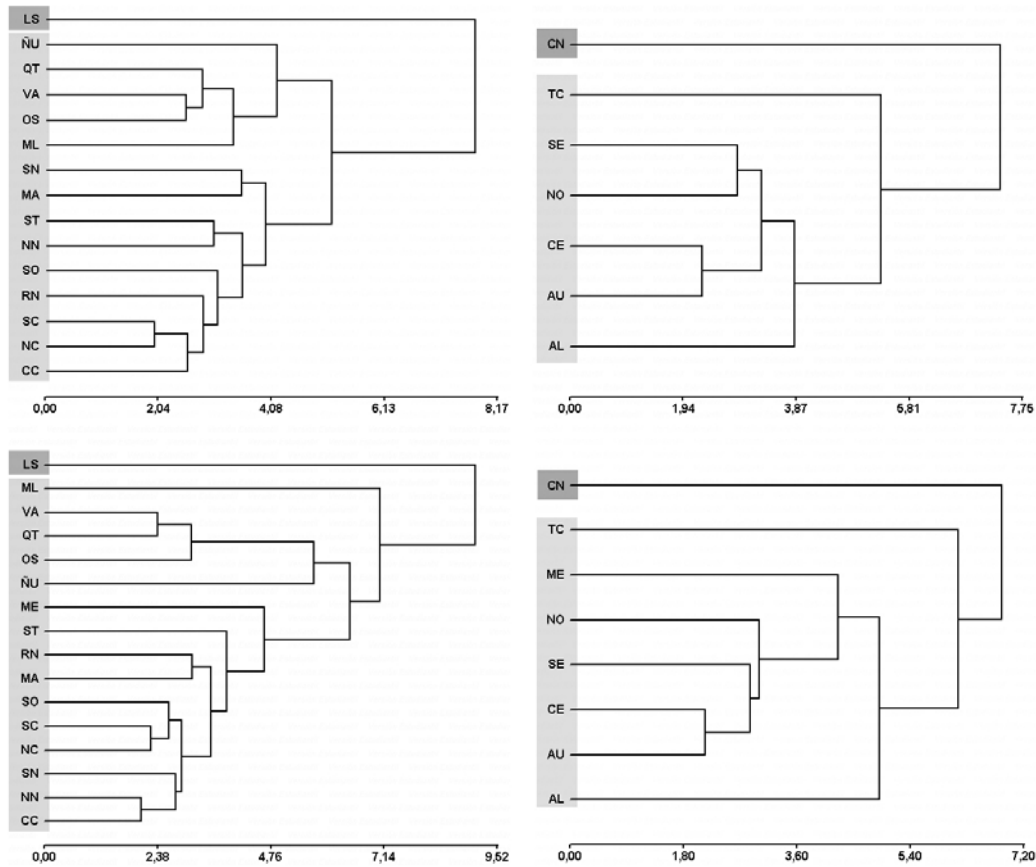
**Figura 5.** Polígonos correspondientes a las puntuaciones (= “scores”) individuales de los dos primeros componentes principales (izquierda) y de los ejes canónicos 1 y 2 del análisis discriminante “libre de tamaño” (derecha) para siete clados de machos adultos (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. (N = 155), identificados en función del análisis de marcadores moleculares de Sierra-Cisternas (2010). La cruz indica el centroide de cada grupo. El polígono de línea gruesa corresponde al clado CN (= *A. longipilis* s.s.). Para otros acrónimos, véase el texto.



**Figura 6.** Polígonos correspondientes a las puntuaciones (= “scores”) individuales de los dos primeros componentes principales (izquierda) y de los ejes canónicos 1 y 2 del análisis discriminante “libre de tamaño” (derecha) para 16 grupos geográficos de hembras adultas (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. (N = 203). La cruz indica el centroide de cada grupo. El polígono de línea gruesa corresponde al grupo LS (= *A. longipilis* s.s.). Para otros acrónimos, véase el texto.



**Figura 7.** Polígonos correspondientes a las puntuaciones (= “scores”) individuales de los dos primeros componentes principales (izquierda) y de los ejes canónicos 1 y 2 del análisis discriminante “libre de tamaño” (derecha) para ocho clados de hembras adultas (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. (N = 150), identificados en función del análisis de marcadores moleculares de Sierra-Cisternas (2010). La cruz indica el centroide de cada grupo. El polígono de línea gruesa corresponde al clado CN (= *A. longipilis* s.s.). Para otros acrónimos, véase el texto.



**Figura 8.** Dendrograma basado en las distancias Mahalanobis y graficados a través del método del encadenamiento promedio entre grupos geográficos (columna izquierda; machos arriba, hembras abajo) y clados identificados en función de los análisis moleculares de Sierra-Cisternas (2010) (columna derecha; machos arriba, hembras abajo) de *Abrothrix longipilis* s. l. El color gris oscuro corresponde a las poblaciones de *Abrothrix longipilis* s.s. (LS, CN); el gris claro a aquellas que en este trabajo se refieren como *A. hirta*.

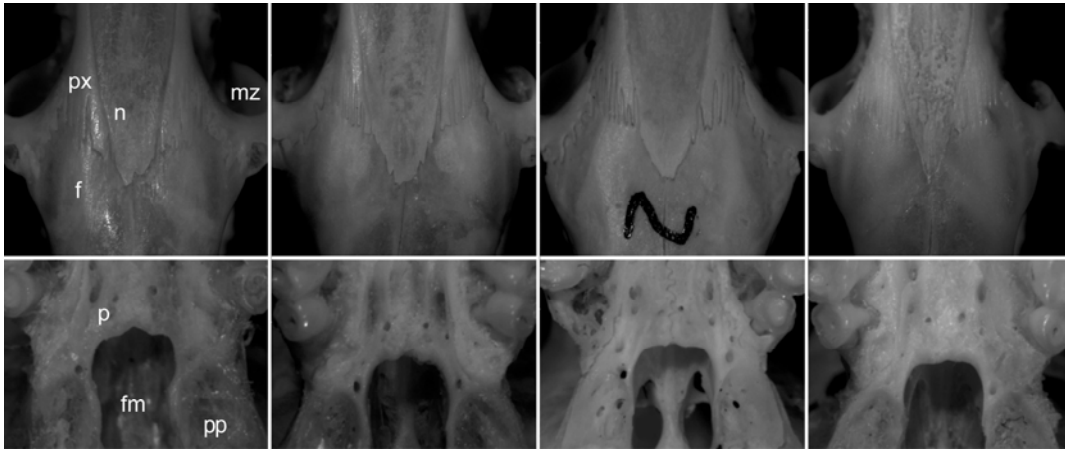
## DISCUSIÓN

Tanto los análisis basados en marcadores moleculares (Lessa et al., 2010, Palma et al., 2010, Sierra-Cisternas, 2010) como los resultados alcanzados en el presente capítulo sugieren que, en su actual concepción, *Abrothrix longipilis* es un complejo que incluye más de una especie. Esta situación se hace patente en el caso de los ejemplares del centro-norte de Chile, cuya divergencia genética con respecto al resto de las poblaciones se ve también sustentada por diferencias morfológicas cualitativas y cuantitativas. El

nombre *longipilis* quedaría restringido para este taxón, que tiene localidad tipo en Coquimbo. Además, la morfología de los ejemplares revisados coincide con la diagnosis propuesta por Osgood (1943), basada parcialmente en ejemplares topotípicos. El resto de las poblaciones, cuya geonemia se extiende ampliamente por el sur de Argentina y Chile, pueden ser referidas, siguiendo un criterio de prioridad, a la forma nominal *A. hirta*, con localidad tipo en el sudoeste de Mendoza, Argentina (véase el Apéndice 1).

**Tabla 2.** Frecuencia de ocurrencia para los distintos estados en seis caracteres anatómicos en *Abrothrix longipilis* s. l.: 1) 1) margen posterior de los nasales: ac = acuminada; ro = recta o cerrándose abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal; 2) profundidad de las muescas cigomáticas: l = poco marcadas; p = profundas; l-p = situación intermedia; 3) robustez del proceso hamular del escamoso: f = angosto; g = grueso; f-g = situación intermedia; 4) presencia de excrecencias óseas sobre el sector posterior del paladar: no = sin excrecencias; si = dos o más excrecencias óseas en forma de barras transversales angostas que pueden unirse o no en la línea media; 5) proceso medio del palatino: no = ausente; si = presente; 6) osificación del foramen lacerado: ab = abierto todo a lo largo; ce = parcialmente osificado.

|    | Nasales |      |    | Muecas cigomáticas |      |      |    | Hamular |      |      | Excrecencias óseas |      |      | Proceso medio del palatino |      |      | Foramen lacerado |      |      |    |
|----|---------|------|----|--------------------|------|------|----|---------|------|------|--------------------|------|------|----------------------------|------|------|------------------|------|------|----|
|    | ac      | ro   | N  | l                  | l-p  | p    | N  | f       | f-g  | g    | N                  | si   | no   | N                          | si   | no   | N                | ab   | ce   | N  |
| AL | 100     | 0    | 66 | 3,03               | 3,03 | 95,4 | 66 | 75,4    | 24,6 | 0    | 65                 | 19,7 | 80,3 | 66                         | 34,8 | 65,2 | 66               | 90,8 | 9,23 | 65 |
| AU | 51,5    | 48,5 | 97 | 56,7               | 28,9 | 14,6 | 97 | 39,2    | 25,8 | 35,1 | 97                 | 62,9 | 37,1 | 97                         | 5,15 | 94,8 | 97               | 100  | 0    | 96 |
| CN | 18,2    | 81,8 | 33 | 3,03               | 0    | 100  | 33 | 87,5    | 12,5 | 0    | 32                 | 0    | 100  | 33                         | 6,06 | 93,9 | 33               | 96,9 | 3,13 | 32 |
| CE | 89,9    | 10,1 | 89 | 64                 | 4,49 | 31,8 | 89 | 83      | 10,2 | 6,82 | 88                 | 9,18 | 90,8 | 98                         | 39,3 | 60,7 | 89               | 97,7 | 2,27 | 88 |
| NO | 100     | 0    | 25 | 16                 | 72   | 12   | 25 | 88      | 4    | 8    | 25                 | 4    | 96   | 25                         | 16   | 84   | 25               | 100  | 0    | 25 |
| TC | 78,6    | 21,4 | 28 | 0                  | 3,7  | 96,3 | 27 | 48,1    | 44,4 | 7,41 | 27                 | 14,8 | 85,2 | 27                         | 22,2 | 77,8 | 27               | 34,6 | 65,4 | 26 |
| SE | 88,9    | 11,1 | 9  | 88,9               | 11,1 | 0    | 9  | 33,3    | 22,2 | 44,4 | 9                  | 11,1 | 88,9 | 9                          | 11,1 | 88,9 | 9                | 75   | 25   | 8  |
| ME | 100     | 0    | 7  | 0                  | 100  | 0    | 7  | 0       | 66,7 | 33,3 | 3                  | 0    | 100  | 3                          | 0    | 100  | 7                | 100  | 0    | 3  |



**Figura 9.** Variación en la morfología del extremo posterior de los nasales (arriba) y borde anterior de la fosa mesopterygoidea (abajo) en *A. longipilis* del centro-norte de Chile (de izquierda a derecha, UACH 2675, 2678, 2667, 2668). En estas poblaciones los nasales (n) son posteriormente rectos o se cierran abruptamente por detrás de la sutura premaxilo-frontal y el borde anterior de la fosa mesopterygoidea (fm) presenta una indentación (indicada por la flecha blanca en la primera imagen) sobre la línea de unión entre los palatinos (p). En el ejemplar UACH 2667 los nasales son acuminados, una condición que es más frecuente en *A. hirta*. Para otras abreviaturas, véase la Fig. 3.

Para los grupos geográficos y clados incluidos bajo el concepto de *A. hirta*, la diferenciación morfológica registrada en este trabajo fue baja a moderada, una situación que en principio pareciera coincidir con reportes previos. Por ejemplo, Gallardo et al. (1988) tampoco encontraron diferencias morfológicas cuantitativas entre poblaciones referidas como *A. l. apta* y *A. l. suffusa*. Sin embargo, la población referida por estos autores como *suffusa* (Bariloche, Argentina) pertenecería, en el esquema de Sierra-Cisternas (2010), al mismo clado que aquellas de Valdivia incluidas en *apta*. Además, otras dos poblaciones identificadas como *apta* (Concepción y Osorno) corresponderían a los clados TC y AL de Sierra-Cisternas (2010). Una situación similar se plantea con respecto a los resultados de Yáñez et al. (1978), quienes también siguen el esquema de subespecies de Osgood (1943) y encuentran diferencias significativas en medidas corporales y craneanas entre poblaciones referidas como *longipilis* (sobre ejemplares de Coquimbo, Santiago y Valparaíso), *castanea* (Isla Mocha), *apta* (Parque Nacional Nahuelbuta, Puyehue y Valdivia), *francei* (Río Torcido, Tierra del Fuego), *nubila* (Parque Nacional Torres del Paine, Puerto Natales y Punta Arenas) y *suffusa* (Puerto Ibáñez). En el arreglo de estos autores, hay subespecies que incluyen a representantes de

más de un clado (e.g., *apta*) o se aceptan como válidas subespecies que filogeográficamente corresponden a un mismo clado (e.g., *francei*, *nubila*, *suffusa*). Por todo esto, resulta difícil comparar los resultados de autores previos con los alcanzados en este trabajo, ya que el esquema subespecífico propuesto por Osgood (1943) y seguido mayormente por estos investigadores, no se ajusta con el esquema de clados propuesto por Sierra-Cisternas (2010).

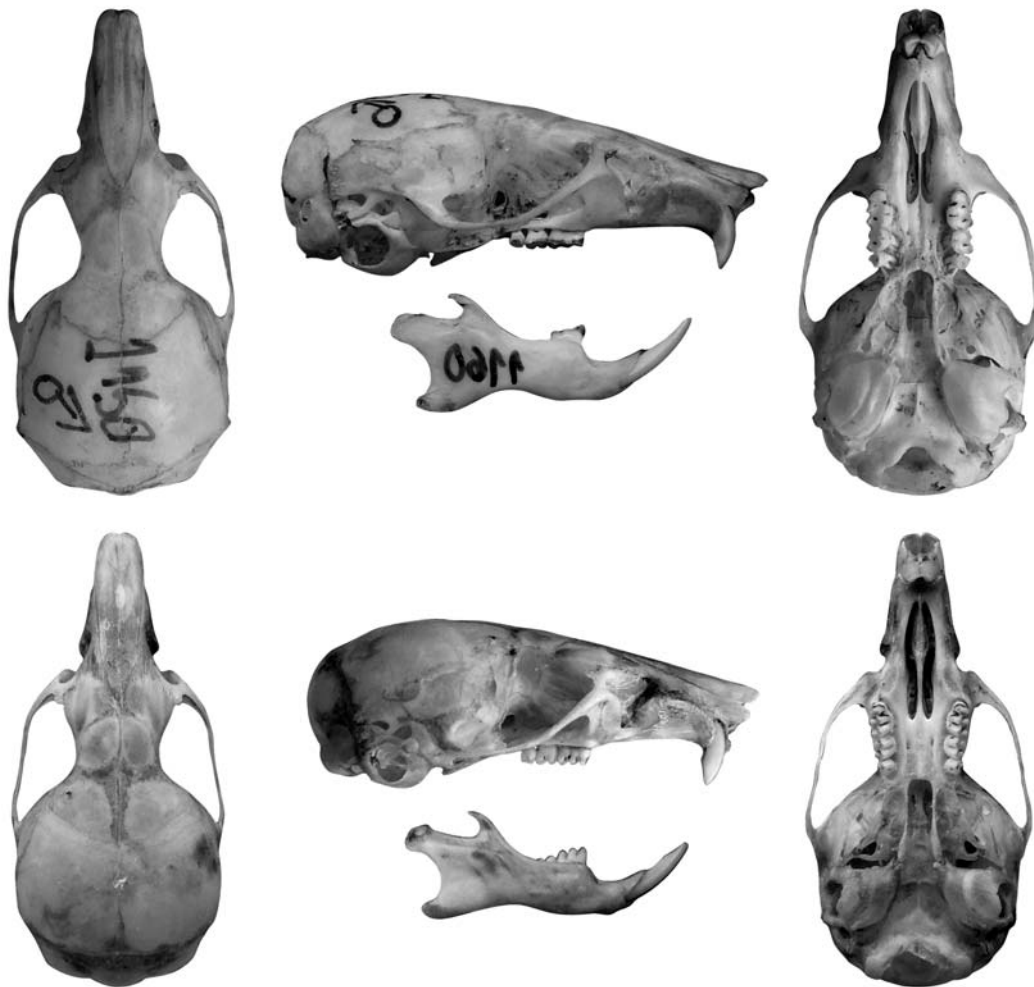
Yáñez et al. (1978) estudiaron ejemplares de *A. longipilis* y *A. hirta* entre los 29° y 54° 30' S. Estos autores encontraron una disminución en la longitud de varias medidas craneanas y corporales en un gradiente norte a sur. Aunque en este trabajo no se incluyeron ejemplares para el extremo austral de Chile como para poner a prueba la validez de esta hipótesis, nuestros resultados sugieren por lo menos que el tamaño general del cráneo disminuye de este a oeste. El caso del CC es elocuente en este sentido; con las muestras agrupadas por cercanía geográfica, los cuatro grupos reconocidos dentro de este clado (SO, RN, SN y VA) se ordenaron por tamaño creciente de este a oeste (Figs. 4 y 6). Yáñez et al. (1978) vincularon la disminución en el tamaño corporal con la menor productividad primaria que se verifica hacia latitudes australes, argumentando que sería un mecanismo adaptativo para sobrevivir en regiones productivamente pobres o climáticamente impredecibles. Esta hipótesis también es válida en nuestro caso, ya que las condiciones ambientales en el segmento longitudinal que ocupa el CC (67°-73,7° O) varían fuertemente de este a oeste, con mayor productividad primaria en los ambientes boscosos de Chile y Argentina que en aquellos semiáridos y ecotonales de la Patagonia extra-andina (Paruelo et al., 1998). La relación entre la distribución espacial de distintos fenotipos y el ambiente ha sido estudiada a nivel intraespecífico en diversos grupos de organismos, destacándose reiteradamente la vinculación entre productividad (medida usualmente a través de las precipitaciones) y el tamaño corporal (e.g., Marchán-Rivadeneira et al., 2012; Cordero y Epps, 2013). El caso de *Abrothrix hirta*, cuya distribución incluye ambientes tan contrastantes como bosques bajo regímenes de lluvias de 2600 mm anuales (Valdivia, Chile) hasta estepas herbáceas con ~200 mm al año (Altiplanicie de Somuncurá, Río Negro, Argentina) seguramente merece un estudio más detallado, con énfasis en la vinculación entre fenotipo y ambiente, que escapa a los objetivos de este capítulo.

La falta de correlación entre distancias geográficas y morfológicas entre 12 poblaciones que corresponden por lo menos a seis clados de *A. hirta* es consistente con la señal de expansión demográfica que exhibe esta especie cuando se considera la

tendencia general para todos sus clados. En efecto, los análisis demográficos y las pruebas de apartamiento de la neutralidad realizados por Sierra-Cisternas (2010) sugieren que la mayoría de los clados están en equilibrio, excepto AU y CE, este último por lo menos en el sector argentino de su distribución. Para esos casos, se puede argumentar que la falta de correlación entre distancias se debe a que aún no se ha llegado a un equilibrio entre flujo génico y deriva génica y a que se manifieste un patrón de aislamiento por distancia. En este contexto, tanto AU como CE se distribuyen ampliamente en el sur de Argentina y Chile y su representación en las muestras analizadas es mayoritaria (siete de doce), una situación que seguramente influye en el resultado de los análisis. Por el contrario, las correlaciones entre distancias morfológicas y geográficas fueron significativas cuando se consideraron las muestras de Argentina y Chile por separado. Al menos en el caso de Chile, estos resultados son consistentes con la señal genética de equilibrio demográfico reportada para los clados involucrados (AL, CE, SE, NO). En este contexto, la divergencia entre poblaciones ocurriría cuando reducciones severas del tamaño poblacional se conjugan con un aislamiento relativo entre las poblaciones, como resultado de factores tales como distancias de dispersión cortas, áreas de acción pequeñas y barreras fisiogeográficas o reproductivas (Le Boulengé et al., 1996; Macholán, 2001). En ambos casos, la correlación positiva y significativa entre distancias geográficas y morfológicas es consistente con la idea de que *A. hirta* representa una unidad morfológicamente continua (cf. Moreira y Oliveira, 2010).

El patrón filogeográfico detectado para *A. hirta* es único entre los Sigmodontinae que habitan Patagonia (cf. Sierra-Cisternas, 2010; Pardiñas et al., 2011). En el caso de *A. olivaceus*, Smith et al. (2001) plantearon un modelo de diversificación que reconoce una colonización postglacial a partir de un único refugio, a lo que se puede agregar una diferenciación importante entre las poblaciones continentales y aquellas de Tierra del Fuego (Lessa et al., 2010). Para *hirta*, por el contrario, se ha propuesto que la colonización postglacial habría ocurrido a partir de múltiples refugios y que no existen diferencias entre los haplotipos de Tierra del Fuego y del sector austral del continente (Palma et al. 2010 Sierra-Cisternas, 2010). Además, las poblaciones del sur de Mendoza forman un clado separado de aquellas del norte de Neuquén, mientras que en otros sigmodontinos (e.g., *Loxodontomys micropus* [Cañón Valenzuela et al., 2010], *Chelemys macronyx* [Alarcón et al., 2011]) las poblaciones de esos dos sectores geográficos suelen estar emparentadas en forma estrecha. Sin embargo, desde un punto

de vista morfológico, el patrón reportado en este capítulo para *A. hirta* indica cierta similitud con el de *A. olivacea*. Para esta última especie, Smith et al. (2001; véase también Pearson y Smith, 1999) reportaron diferencias morfológicas significativas, principalmente externas (de tamaño y coloración), entre las poblaciones de estepa y bosque, contrastando con la homogeneidad a nivel genético. Estos autores hipotetizaron que el caso de *A. olivacea* podría ser explicado en el contexto de un modelo de divergencia con flujo génico (Rice y Hostert, 1993; Orr y Smith, 1998; Schneider et al., 1999). Bajo estas circunstancias, la divergencia morfológica estaría mayormente determinada por la selección diferencial a lo largo de un gradiente ambiental extremo y sería independiente de la cantidad de flujo génico (Orr y Smith, 1998).



**Figure 10.** Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y vista labial de la mandíbula (rotada) de *Abrothrix longipilis* (UACH 1160, arriba) y *A. hirta* (GBD 1112, abajo). Escala = 5 mm.

Sierra-Cisternas (2010) reconoció que *A. hirta* incluiría por lo menos siete clados fuertemente apoyados, estructurados geográficamente de norte a sur y con una diferenciación genética importante. En su esquema, la Cordillera de los Andes habría restringido el contacto entre las poblaciones de esta especie al norte de los 36° S, pero no por debajo de esa latitud, en coherencia con las mayores y menores elevaciones que corresponden a la cadena andina en esos segmentos. Sierra-Cisternas (2010) propuso que cada uno de los clados de *A. hirta* identificados en su estudio podía ser reconocido con rango subespecífico, pero advirtiendo que el esquema taxonómico tradicionalmente aceptado no coincidía con los resultados obtenidos por los marcadores moleculares. Para Sierra-Cisternas (2010) las formas subespecíficas válidas serían *suffusa* (identificada con el clado AU, incluyendo en su sinonimia a los epítetos *apta*, *nubila* y *francei*), *moerens* (= CE) e *hirta* (= ME), mientras que otros cuatro clados pertenecerían a subespecies innominadas (AL, NO, SE, TC).

Los resultados presentados en este trabajo muestran que existe una elevada superposición entre especímenes correspondientes a distinto origen geográfico en el espacio multivariado. Sin embargo, cuando las muestras son agrupadas por clados se hace evidente una moderada correspondencia entre los patrones de variación detectados a partir del estudio de marcadores moleculares y aquellos de variación fenotípica. Por otro lado, aunque ninguno de los caracteres discretos estudiados permitió una identificación sin ambigüedades de los individuos de distintos clados, la frecuencia de ocurrencia de los distintos estados o su combinatoria aportó elementos para la identificación de los mismos. Por ejemplo, los individuos del clado austral se caracterizaron mayormente por presentar los nasales posteriormente rectos, una excrecencia ósea sobre el paladar y el proceso hamular del escamoso grueso. En principio, no es nuestra intención proponer cambios taxonómicos dentro del esquema subespecífico de *A. hirta*, en tanto no se revise el estatus de todas las formas nominales involucradas (e.g., *castanea*, con localidad tipo en Isla Mocha no ha sido incluido en este trabajo ni tampoco estudiada por Sierra-Cisternas [2010]) o se realicen nuevas aproximaciones morfológicas a través de otras metodologías. En cualquier caso, parece necesario incluir nuevas muestras en los análisis, especialmente para aquellos sectores geográficos (e.g., sur de la Patagonia Argentina y Chilena, Tierra del Fuego) y clados más pobremente representados (e.g., MA, ML), con el objetivo de resolver con mayor detalle los patrones de estructuración morfológica en *A. hirta*. Un esfuerzo adicional debería ponerse en aquellas áreas potenciales de simpatría, incluyendo el estudio de

ejemplares previamente secuenciados. No es menor, por ejemplo, que en el centro-sur de Chile, donde se registran al menos cuatro clados (AL, AU, CC, NO), se haya documentado además una elevada diversidad morfológica (e.g., Osgood, 1943: 188-189). Otro aspecto que merece una evaluación objetiva es el de la coloración externa, dado que ha sido uno de los principales parámetros para delimitar subespecies (e.g., Osgood, 1943). Es esperable que como resultado de esos estudios puedan comprenderse mejor los patrones de diversificación, relaciones filéticas, distribución e historia natural de este sigmodontino. Al mismo tiempo, sería conveniente extender este tipo de estudio a otras especies, en orden de evaluar similitudes y diferencias en los modelos de diversificación de la biota patagónica.

APÉNDICE 1: Sinonimia, diagnosis enmendada y distribución de *Abrothrix longipilis* y *A. hirta*.

*Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837)

SINÓNIMOS:

*Mus longipilis* Waterhouse, 1837:16; localidad tipo “Coquimbo”, Coquimbo, Chile.

*Hesperomys longipilis*: Wagner, 1843:466; combinación nomenclatorial.

*Mus porcinus* Philippi, 1858:78; localidad tipo “in planitie prov. Santiago prope locum Angostura”, Santiago, Chile.

*Hesperomys (Habrothrix) longipilis*: Thomas, en Milne-Edwards, 1890:28; combinación nomenclatorial.

*Mus brachytarsus* Philippi, 1900:37, lámina XV, fig. 2; localidad tipo “Prope Santiago loco dicto Quinta Normal”, Quinta Normal, Santiago, Chile.

*Mus fusco-ater* Philippi, 1900:45, plate XIX, fig. 1; localidad tipo no especificada.

*Mus melampus* Philippi, 1900: 49, plate XX, fig. 4; localidad tipo “Ad vicum Cartajena ad austrum urbis Valparaiso”, cercanías de Cartagena, Valparaiso, Chile.

*Abrothrix longipilis*: Thomas, 1916:340; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis longipilis*: Osgood, 1943:184; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis longipilis*: Cabrera, 1961:456; combinación nomenclatorial.

DIAGNOSIS ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, género *Abrothrix*, caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: tamaño mediano (LCC ~129 mm, LC ~91 mm, LTC ~31,4 mm); pelaje largo, abundante y laxo; coloración general con “agutí” más marcado que en *hirta* y sin banda media dorsal castaña (en su lugar, hay una franja difusa y más amarillenta); en el dorso se entremezclan pelos que de la base a la punta presentan los siguientes colores: gris oscuro, pardo grisáceo, gris oscuro y pardo amarillento; pelos guardianes muy largos (~24 mm), sobresaliendo especialmente en la línea media; flancos grisáceos, apenas contrastados con el gris del vientre; cola bicolor, marrón por encima y gris blanquecina por debajo; uñas de las patas delanteras largas (2,5 mm); cráneo robusto; nasales posteriormente acuminados, con el borde posterior recto o en ángulo abierto; región

interorbitaria estrecha; paladar largo, con una muesca en relación a la unión de los palatinos y sobre el borde anterior de la fosa mesopterigoidea.

DISTRIBUCIÓN: centro-norte de Chile, entre 30° y 34° de latitud S; mayormente restringido a la franja costera de matorrales mediterráneos (Osgood, 1943).

*Abrothrix hirta* (Thomas, 1895)

SINONIMOS:

*Acodon hirtus* Thomas, 1895:370; localidad tipo “Fort San Rafael, Mendoza”, Argentina; pero para Pearson and Lagiglia (1992) esta referencia es errónea, reconociendo que más probablemente la terra typica de esta especie se restrinja a las cercanías del Volcán Peteroa, en la frontera con Chile.

*Akodon suffusus* Thomas, 1903:241; localidad tipo “Valle del Lago Blanco, Southern Chubut (Cordillera Region)”, Argentina; Pardiñas et al. (2007) restringieron esta localidad a la Estancia Valle Huemules, Chubut, Argentina.

*Akodon francei* Thomas, 1908:496; localidad tipo “[Estancia] Santa Maria, Tierra del Fuego”, Magallanes, Chile.

*Abrothrix francei*: Thomas, 1916:340; combinación nomenclatorial.

*Abrothrix hirtus*: Thomas, 1916:340; combinación nomenclatorial.

*Abrothrix suffusus modestior* Thomas, 1919:202; localidad tipo “Maiten [= El Maitén]”, Chubut, Argentina.

*Abrothrix suffusus moerens* Thomas, 1919:203; localidad tipo “Beatriz, Nahuel Huapi. 800 m”, Península Quetrihue, Neuquén, Argentina.

*Chelemys angustus* Thomas, 1927:654; localidad tipo “Bariloche, E. of Lake Nahuel Huapi. Alt. 800 m”, Río Negro, Argentina (véase Pearson 1984).

*Abrothrix hirta nubila* Thomas, 1929:40; localidad tipo “Estancia, Alta Vista, Lago Argentino, 600m”, Santa Cruz, Argentina.

*Abrothrix hirta hirta*: Thomas, 1929:40; combinación nomenclatorial.

*Abrothrix hirta moerens*: Thomas, 1929:40; combinación nomenclatorial.

*Abrothrix hirta suffusa*: Thomas, 1929:40; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) francei*: Ellerman, 1941:416; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) hirta hirta*: Ellerman, 1941:416; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) hirta moerens*: Ellerman, 1941:416; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) hirta nubila*: Ellerman, 1941:417; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) hirta suffusa*: Ellerman, 1941:416; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis apta* Osgood, 1943b:188; localidad tipo “Piedra de Aguilas, Sierra Nahuelbuta, Malleco, Chile. Altitude about 4,000 feet.”

*Akodon (Abrothrix) longipilis castaneus* Osgood, 1943b:189; localidad tipo “Mocha Island, coast of southern Chile, Province of Arauco.”

*Akodon (Abrothrix) longipilis francei*: Osgood, 1943b:193; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis hirta*: Osgood, 1943b:191; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis moerens*: Osgood, 1943b:190; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis suffusa*: Osgood, 1943b:192; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis nubila*: Osgood, 1943b:193; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis aptus*: Cabrera, 1961:455; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis castaneus*: Cabrera, 1961:455; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis francei*: Cabrera, 1961:455; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis hirtus*: Cabrera, 1961:456; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis moerens*: Cabrera 1961:456; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis nubilus*: Cabrera, 1961:457; combinación nomenclatorial.

*Akodon longipilis suffusus*: Cabrera, 1961:457; combinación nomenclatorial.

*Akodon (Abrothrix) longipilis castaneus* (sic): Yáñez et al., 1978:188, 189, 196.

*Abrothrix longipilis hirtus*: Pearson and Lagiglia, 1992:37; combinación nomenclatorial.

DIAGNOSIS ENMENDADA: un sigmodontino de la tribu Abrotrichini, género *Abrothrix*, caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: tamaño general menor que en *A. longipilis* (LCC <120 mm, LC ~85 mm, LTC ~29 mm); coloración variable, pero usualmente grisácea y levemente “agutí”, con una banda media dorsal,

más o menos marcada, de pelos castaños; pelos guardianes <15 mm; separación entre la coloración dorsal y ventral bien definida; vientre blanquecino o grisáceo, con la base de los pelos individuales de color gris oscuro; cráneo similar al de *A. longipilis*, pero menor en la mayoría de sus dimensiones, especialmente en los ejemplares de Argentina; nasales posteriormente acuminados; placa cigomática usualmente más estrecha y con el borde libre menos extendido; paladar largo, con el borde anterior de la fosa mesopterigoidea redondeado o cuadrado, con o sin proceso medio del palatino.

DISTRIBUCIÓN: centro-oeste y sudoeste de Argentina y centro-sur y sur de Chile desde los 35° hasta el norte de Tierra del Fuego (Osgood, 1943; Patterson et al., en prensa). Desde 2000 m de altura hasta el nivel del mar en Chile y el sur de Argentina.

APÉNDICE 2: Especímenes de *Abrothrix* examinados en este estudio; los acrónimos para las instituciones son los que siguen: Argentina, Buenos Aires: Colección Elio Massoia (CEM); Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN); La Plata: Museo de La Plata (MLP); Chubut, Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico (CNP); Chile, Valdivia: Universidad Austral de Chile (UACH). Las siglas PPA, GBD y GD corresponden a catálogos de campo de Proyecto Patagonia Agencia (responsable Ulyses Pardiñas; ejemplares que serán ingresados a la CNP), Gabriela B. Diaz Isenrach y Guillermo D’Elía, respectivamente.

*Abrothrix longipilis* (n = 35): CHILE, Coquimbo, La Serena, Comuna de Elqui, Fundo El Salitre (h: UACH 2667; m: UACH 2668, 2669), Parque Nacional Fray Jorge (h: UACH 1159, 1161, 1162, 1166, 1167, 1169, 1170, 1173, 1174, 1177, 2676, 2677, 2678, 2680, 2682; m: UACH 1160, 1163, 1165, 1168, 1171, 1172, 1175, 1176, 2474, 2675, 2679), Quebrada de Las Vacas (h: UACH 2671; m: UACH 2670, 2672); Valparaíso, Parque Nacional La Campana (h: UACH 5619, 5620; m: UACH 5618).

*Abrothrix hirta* (n = 442): ARGENTINA: Chubut, 1 km E Lago Blanco (m: CNP 1286, 1314, 1365), El Maitén (h: CNP 67, 2699, 2792, 2793, 2795, 2839, 2876, 2877, 2878; m: CNP 355, 499, 2700, 2752, 2794, 2879), Establecimiento La Maroma (h: PPA 241), Estancia Leleque, La Potrada (h: CNP 1110, 1131, 1327, 1561, 1573; m: CNP 997, 1337), Estancia Quichaura (h: CNP 961, 1139; m: CNP 936, 1015, 1106), Laguna Larga (h: CNP 909, 925, 926, 966, 1006, 1008, 1041, 1151, 1157, 1168, 1209; m: CNP 192, 480, 502, 920, 924, 1181, 1087, 1124, 1162, 1167, 1223, 1317, 2743), Parque Nacional Lago Puelo (h: CNP 1180; m: CNP 981), Sierra de Tepuel, Cañadón de La Madera (h: CNP 2685, 2833, 2835, 2857, 2860, 2865; m: CNP 2690, 2802, 2838, 2861, 2862, 2376, 2797), Extremo W-SW Lago Blanco (h: CNP 358, 379, 502, 1257, 1274; m: CNP 374, 378, 1197, 1208, 1363); Mendoza, Cerro Colorado (CNP 2339, GBD 1078, 1085); Neuquén, Área Natural Protegida Domuyo, Aguas Calientes (h: PPA 178, 212; m: PPA 199, 180, 186), Área Natural Protegida Domuyo, Arroyo Las Ramadillas (m: PPA 172, 174), Estancia Las Breñas, veranada (m: CNP 2743), Lago Curruhué Chico (h: MLP-1-IV-96-5, MLP-1-IV-96-45, MLP-1-IV-96-54; m: MLP-20-IV-96-7 MLP-18-VIII-97-11), entre Lago Curruhué Chico y Grande (h: MLP-1-IV-96-15, MLP-10-V-96-24, MLP-18-VIII-97-8, MLP-18-VIII-97-9; m: MLP-18-VIII-97-12), Península Quetrihue, sendero km 2 (h: CNP 2689, 2709; m: CNP 2697, 2711, 2791, 2827), Parque Provincial Volcán Tromen (h: CNP 2726, 2843, 2846, 2847; m: CNP

2842, 2844); Río Negro, Estación Perito Moreno (h: UACH 1180, 1181, 1183; m: UACH 1179, 1182, 1184, 1185, 1186, 1187, 1188), Meseta de Somuncurá, Cerro Corona (h: CNP 2737; m: CNP 2555, 2694, 2800, 2829), Meseta de Somuncurá, Laguna Blanca (h: CNP 2796, 2851, 2853, 2854, 2855; m: CNP 2832, 2850, 2852), Meseta de Somuncurá, Puesto Buñuelo (m: CNP 2830), Meseta de Somuncurá, Puesto Quiñielaf (h: CNP 2840; ), Meseta de Somuncurá, subida del Naciente (h: CNP 2749, PNG 184; m: CNP 514, 2741), Parque Nacional Nahuel Huapi (h: UACH 1189); Santa Cruz, Estancia Cerro Ventana (m: CNP 2789), Estancia La Ensenada (h: 2686, 2688, 2698, 2707, 2717, 2720, 2738, 2745, 2746, 2759, 2761, 2764, 2766, 1769, 2778, 2788, 2801, 2804, 2811, 2813, 2814, 2819, 2820, 2826, 2845; m: CNP 2706, 2712, 2719, 2723, 2727, 2728, 2736, 2742, 2747, 2757, 2769, 2763, 2770, 2775, 2784, 2799, 2807, 2808, 2809, 2810, 2822, 2823, 2825, 2867, 2870, 2869), extremo E Lago Burmeister (m: CNP 2762), Río Ecker, 500 m aguas abajo casco Estancia Casa de Piedra, Santa Cruz (m: CNP 2691), Valle del río Oro (h: PPA 548; m: PPA 527, 531, 537, 542, 549).

CHILE: Araucanía, Villarrica, Cautín, Quetropillán (h: UACH 2343, 2344, 2345, 2348, 2352, 2371, 2373, 4212, 4220; m: UACH 2334, 2301, 2308, 2335, 2339, 2342, 2357, 2359, 2362, 2368, 2370, 3753, 4211, 4215, 4216, 4218), Cautín, Palguín (h: UACH 2319; m: UACH 2318); Malleco, Collipulli, Parque Nacional Tolhuaca (h: UACH 2530; m: 2529), Lonquimay, Paso de Pino Hachado (h: UACH 3749, m: 3748), Malalcahuello (h: UACH 2320, 2333; m: 2322, 2323, 2325, 2326, 2328, 2329, 2330, 2331, 2332), Curacautín, Río Colorado (h: UACH 2298, 2299; m: UACH 2301, 2308); Aysen, Comuna de Cochrane, Sector La Colonia (h: GD 969, 1010; m: 1027); Biobío, Comuna de Coelemu, Burca, Fundo La Madera (h: UACH 971, 1152, 1155, 2660, 2661, 2981, 2982, 2984, 2987, 2992; m: UACH 972, 1138, 1149, 1150, 1153, 1154, 1158, 2658, 2659, 2664, 2666, 2978, 2979, 2980, 2985, 2986), Quirihue, Las Eras (m: UACH 3744, 3745), Petronquines, Laguna Laja (h: UACH 2384, 2386; m: UACH 2387); Los Lagos, Osorno, Puyehue, Pampa Frutilla (h: UACH 3731, 3732; m: UACH 3734), Valle La Picada (h: UACH 1091, 1097, 1853, 1858, 1859, 1860, 1861, 1862, 1867, 1869, 1871, 1872, 1873, 1877, 1879, 1881, 1883, 1885, 1886, 1889, 1891, 1893, 1899, 1912, 1930, 1959, 4070, 4075, 4086, 4089, 4093, 4097, 5615; m: UACH 69, 1857, 1864, 1866, 1868, 1870, 1876, 1878, 1880, 1882, 1884, 1890, 1892, 1896, 1940, 1943, 4069, 4078, 4079, 4081, 4082, 4084, 4085, 4092, 4094, 4095, 5616); Los Ríos, Valdivia, Choshuenco (h: UACH 2293, 2294), Fundo Buenaventura (m: UACH 67), Fundo Huape (h: UACH 4985, 4986, 4992, 4993; m: 4990), Fundo La Dehesa (h:

UACH 977, 980, 985, 987, 989, 1114, 1115, 2532, 2544, 2952; m: UACH 981, 982, 990, 1116, 2531, 2536), Fundo San Martín (h: UACH 39, 40, 1124, 1126, 1128, 2919, 2922, 2940, 2942, 2944, 4223, 4224, 4982, 5612; m: UACH 37, 42, 43, 44, 48, 52, 53, 54, 55, 56, 68, 1122, 2927, 2934, 2943, 4978, 4980, 5611), Fundo Santa Rosa (h: UACH 1093, 1096, 1098, 1104, 1105, 1106, 1110, 2538, 2966, 2968; m: UACH 61, 1085, 1087, 1088, 1097, 1099, 1109, 1109, 1112, 1113, 2957, 2969, 2970), Mehuín (h: UACH 57, 2291), Rupanco, Piedras Negras (h: UACH 1139, 1140, 1142; m: 1131, 1135, 1139), Universidad Austral de Chile, Instituto de Ecología (h: UACH 976); Maule, Lircay (h: GD 1307, 1308, 1311, 1313; m: 1306, 1309, 1310, 1312), San Clemente, Laguna del Maule (m: UACH 58).

APÉNDICE 3. Tablas correspondientes a los análisis de componentes principales, discriminantes “libres de tamaño” y de conglomerados para *Abrothrix longipilis* s.l.

**Tabla 3.** Autovalores y autovectores correspondientes al análisis de componentes principales de 18 medidas craneodentarias de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 212) para 15 grupos geográficos de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Autovalores |       |            |           | Autovectores |       |       |       |
|-------------|-------|------------|-----------|--------------|-------|-------|-------|
| Lambda      | Valor | Prop.      |           | Variables    | Eje 1 | Eje 2 | Eje 3 |
|             |       | Proporción | Acumulada |              |       |       |       |
| 1           | 12,89 | 0,72       | 0,72      | LTC          | 0,27  | 0,02  | -0,06 |
| 2           | 0,98  | 0,05       | 0,77      | LCB          | 0,27  | 0,05  | -0,14 |
| 3           | 0,89  | 0,05       | 0,82      | LB           | 0,27  | 0,01  | -0,12 |
| 4           | 0,62  | 0,03       | 0,85      | AZ           | 0,26  | -0,13 | -0,07 |
| 5           | 0,48  | 0,03       | 0,88      | ACC          | 0,19  | -0,33 | 0,58  |
| 6           | 0,42  | 0,02       | 0,9       | LFI          | 0,24  | 0,08  | -0,13 |
| 7           | 0,32  | 0,02       | 0,92      | AFI          | 0,22  | 0,07  | 0,12  |
| 8           | 0,26  | 0,01       | 0,94      | LD           | 0,25  | 0,14  | -0,23 |
| 9           | 0,23  | 0,01       | 0,95      | SMS          | 0,22  | -0,19 | 0,43  |
| 10          | 0,2   | 0,01       | 0,96      | APZ          | 0,22  | -0,35 | -0,1  |
| 11          | 0,16  | 0,01       | 0,97      | AN           | 0,2   | 0,35  | -0,15 |
| 12          | 0,15  | 0,01       | 0,98      | AR           | 0,24  | 0,05  | -0,09 |
| 13          | 0,12  | 0,01       | 0,98      | ASF          | 0,22  | 0,37  | 0,14  |
| 14          | 0,1   | 0,01       | 0,99      | AI           | 0,18  | 0,5   | 0,49  |
| 15          | 0,08  | 4,50E-03   | 0,99      | LM           | 0,26  | -0,04 | -0,01 |
| 16          | 0,07  | 3,60E-03   | 1         | LC           | 0,24  | 0,03  | -0,21 |
| 17          | 0,04  | 2,30E-03   | 1         | APM          | 0,25  | -0,22 | -0,04 |
| 18          | 0,02  | 9,60E-04   | 1         | PR           | 0,22  | -0,34 | -0,1  |

**Tabla 4.** Autovalores correspondientes al análisis discriminante “libre de tamaño” de 18 medidas craneodentarias de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 212) para 15 grupos geográficos de *Abrothrix longipilis* s. l.

| Autovalores | %     | % acumulado |
|-------------|-------|-------------|
| 2,19        | 35,07 | 35,07       |
| 1,2         | 19,25 | 54,31       |
| 0,88        | 14,12 | 68,43       |
| 0,6         | 9,56  | 77,99       |
| 0,46        | 7,42  | 85,41       |
| 0,29        | 4,66  | 90,07       |
| 0,23        | 3,63  | 93,7        |
| 0,15        | 2,43  | 96,13       |
| 0,1         | 1,58  | 97,71       |
| 0,06        | 0,9   | 98,61       |
| 0,05        | 0,73  | 99,33       |
| 0,03        | 0,5   | 99,83       |
| 0,01        | 0,13  | 99,96       |
| 2,50E-03    | 0,04  | 100         |

**Tabla 5.** Funciones discriminantes canónicas para el análisis discriminante “libre de tamaño” de 15 grupos geográficos de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 212) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|           | 1      | 2      | 3      |
|-----------|--------|--------|--------|
| Constante | 0      | 0      | 0      |
| LTC       | 0,72   | -9,19  | -22,47 |
| LCB       | 3      | -12,22 | 42,61  |
| LB        | -8,69  | -10,91 | 10,93  |
| AZ        | 13,24  | 34,31  | 0,4    |
| ACC       | -12,86 | 5,04   | -1,73  |
| LFI       | 11,79  | 15,15  | -8,15  |
| AFI       | -1,18  | -3,64  | -4,69  |
| LD        | 3,34   | -4,52  | -5,21  |
| SMS       | -3,21  | 0,93   | -9,27  |
| APZ       | -4,78  | 5,2    | -7,21  |
| AN        | 17,57  | 2,27   | -0,67  |
| AR        | -2,28  | -3,32  | 8,09   |
| ASF       | 0,28   | -5,93  | 0,28   |
| AI        | 2,78   | -18,85 | -19,09 |
| LM        | 1,81   | 8,24   | 1,42   |
| LC        | -2,53  | 4,39   | 2,83   |
| APM       | -3,17  | 2,05   | 4,87   |
| PR        | -10,53 | -5,97  | -0,43  |

**Tabla 6.** Clasificación cruzada del análisis discriminante “libre de tamaño” de 15 grupos geográficos de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 212) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Grupo | CC | LS | MA | ML | NC | NN | ÑU | OS | QT | RN | SC | SN | SO | ST | VA | Total | Error(%) |
|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|----------|
| CC    | 8  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 13    | 38,46    |
| LS    | 0  | 12 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 12    | 0        |
| MA    | 0  | 0  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5     | 20       |
| ML    | 0  | 0  | 0  | 6  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 8     | 25       |
| NC    | 3  | 0  | 0  | 2  | 8  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 1  | 21    | 61,9     |
| NN    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 12 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 14    | 14,29    |
| ÑU    | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 10    | 70       |
| OS    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 16 | 3  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 22    | 27,27    |
| QT    | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 10 | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 12    | 16,67    |
| RN    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 7     | 28,57    |
| SC    | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 6  | 0  | 0  | 0  | 0  | 8     | 25       |
| SN    | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 6  | 0  | 0  | 0  | 7     | 14,29    |
| SO    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 9  | 0  | 1  | 12    | 25       |
| ST    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 27 | 0  | 32    | 15,63    |
| VA    | 0  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 1  | 3  | 1  | 0  | 2  | 0  | 3  | 1  | 12 | 29    | 58,62    |
| Total | 12 | 13 | 6  | 11 | 16 | 15 | 9  | 19 | 16 | 9  | 18 | 9  | 12 | 30 | 17 | 212   | 32,08    |

**Tabla 7.** distancias de Mahalanobis entre 15 grupos geográficos de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 212) de *Abrothrix longipilis* s. l. (coeficiente de correlación cofenética = 0,859). Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|    | CC   | LS   | MA   | ML   | NC   | NN   | ÑU   | OS   | QT   | RN   | SC   | SN   | SO   | ST   | VA |
|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|
| CC | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| LS | 9,52 | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| MA | 4,61 | 7    | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| ML | 5,76 | 6,35 | 4,53 | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| NC | 2,28 | 8,54 | 3,67 | 4,4  | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| NN | 3,52 | 8,4  | 3,48 | 5,54 | 3,2  | 0    |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| ÑU | 7,79 | 5,19 | 5,55 | 3,98 | 6,19 | 7,44 | 0    |      |      |      |      |      |      |      |    |
| OS | 5,8  | 7,64 | 4,08 | 4,17 | 4,23 | 5,48 | 5,06 | 0    |      |      |      |      |      |      |    |
| QT | 5,72 | 7,13 | 4,45 | 2,94 | 4,1  | 5,81 | 4,09 | 3,1  | 0    |      |      |      |      |      |    |
| RN | 2,71 | 8,62 | 3,83 | 5,4  | 2,74 | 3,72 | 7,14 | 5,46 | 5,17 | 0    |      |      |      |      |    |
| SC | 2,89 | 7,7  | 3,53 | 4,11 | 1,97 | 2,95 | 6,14 | 4,25 | 4,3  | 3,15 | 0    |      |      |      |    |
| SN | 3,7  | 8,67 | 3,55 | 4,95 | 3,06 | 4,7  | 6,52 | 4,74 | 4,16 | 3,54 | 3,78 | 0    |      |      |    |
| SO | 3,02 | 9,52 | 5,28 | 5,13 | 2,55 | 4,05 | 7,6  | 5,3  | 5,11 | 3,76 | 3,15 | 4,39 | 0    |      |    |
| ST | 4,22 | 8,25 | 4,11 | 5,05 | 3,16 | 3,06 | 6,71 | 4,91 | 4,6  | 3,85 | 2,67 | 4,24 | 4,35 | 0    |    |
| VA | 5,38 | 6,38 | 3,77 | 3,1  | 3,51 | 4,99 | 3,62 | 2,55 | 2,61 | 4,75 | 3,77 | 4,52 | 4,68 | 4,52 | 0  |

**Tabla 8.** Autovalores y autovectores correspondientes al análisis de componentes principales de 18 medidas craneodentarias de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 155) para siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de *Abrothrix longipilis* s.l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Lambda | Autovalores |            |           | Autovectores |      |       |       |
|--------|-------------|------------|-----------|--------------|------|-------|-------|
|        | Valor       | Proporción | Prop Acum | Variables    | e1   | e2    | e3    |
| 1      | 13,27       | 0,74       | 0,74      | LTC          | 0,27 | 0,02  | -0,06 |
| 2      | 1,04        | 0,06       | 0,8       | LCB          | 0,27 | 0,05  | -0,14 |
| 3      | 0,79        | 0,04       | 0,84      | LB           | 0,27 | 0,01  | -0,12 |
| 4      | 0,58        | 0,03       | 0,87      | AZ           | 0,26 | -0,13 | -0,07 |
| 5      | 0,45        | 0,02       | 0,9       | ACC          | 0,19 | -0,33 | 0,58  |
| 6      | 0,38        | 0,02       | 0,92      | LFI          | 0,24 | 0,08  | -0,13 |
| 7      | 0,27        | 0,02       | 0,93      | AFI          | 0,22 | 0,07  | 0,12  |
| 8      | 0,23        | 0,01       | 0,95      | LD           | 0,25 | 0,14  | -0,23 |
| 9      | 0,2         | 0,01       | 0,96      | SMS          | 0,22 | -0,19 | 0,43  |
| 10     | 0,19        | 0,01       | 0,97      | APZ          | 0,22 | -0,35 | -0,1  |
| 11     | 0,14        | 0,01       | 0,97      | AN           | 0,2  | 0,35  | -0,15 |
| 12     | 0,12        | 0,01       | 0,98      | AR           | 0,24 | 0,05  | -0,09 |
| 13     | 0,1         | 0,01       | 0,99      | ASF          | 0,22 | 0,37  | 0,14  |
| 14     | 0,07        | 3,70E-03   | 0,99      | AI           | 0,18 | 0,5   | 0,49  |
| 15     | 0,06        | 3,50E-03   | 0,99      | LM           | 0,26 | -0,04 | -0,01 |
| 16     | 0,05        | 3,00E-03   | 1         | LC           | 0,24 | 0,03  | -0,21 |
| 17     | 0,03        | 1,70E-03   | 1         | APM          | 0,25 | -0,22 | -0,04 |
| 18     | 0,01        | 7,90E-04   | 1         | PR           | 0,22 | -0,34 | -0,1  |

**Tabla 9.** Autovalores correspondientes al análisis discriminante “libre de tamaño” de 18 medidas craneodentarias de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 155) de siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de *Abrothrix longipilis* s. l.

| Autovalores | %     | % acumulado |
|-------------|-------|-------------|
| 2,81        | 55,87 | 55,87       |
| 1,01        | 20,05 | 75,92       |
| 0,59        | 11,74 | 87,66       |
| 0,47        | 9,32  | 96,99       |
| 0,11        | 2,1   | 99,09       |
| 0,05        | 0,91  | 100         |

**Tabla 10.** Funciones discriminantes canónicas para el análisis discriminante “libre de tamaño” de siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 155) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|           | 1      | 2      | 3      |
|-----------|--------|--------|--------|
| Constante | -0,23  | 0,12   | 0,11   |
| LTC       | 1,15   | -27,72 | -18,04 |
| LCB       | -10,98 | 43,46  | -7,96  |
| LB        | -1,26  | 22,03  | -2,92  |
| AZ        | -16,36 | -3,26  | 10,98  |
| ACC       | 18,12  | 10,09  | 14,82  |
| LFI       | -8,06  | -5,52  | 7,38   |
| AFI       | 3,46   | -7,48  | -10,02 |
| LD        | 2,87   | -11,3  | 1,76   |
| SMS       | 11,14  | -18,67 | 2,48   |
| APZ       | 8,28   | -6,6   | -0,17  |
| AN        | -14,67 | -4,48  | 3,2    |
| AR        | 0,44   | 6,07   | -7,95  |
| ASF       | -5,66  | -0,01  | 1,81   |
| AI        | -1,62  | -16,11 | -18,8  |
| LM        | -6,37  | 1,22   | 20,78  |
| LC        | 6,62   | -0,18  | 10,4   |
| APM       | 6,02   | 1,25   | -1,47  |

**Tabla 11.** Clasificación cruzada del análisis discriminante “libre de tamaño” de siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 155) de *Abrothrix longipilis* s.l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Grupo | AL | AU | CE | LO | NO | SE | TC | Total | Error(%) |
|-------|----|----|----|----|----|----|----|-------|----------|
| AL    | 17 | 2  | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  | 22    | 22,73    |
| AU    | 0  | 37 | 4  | 0  | 2  | 0  | 7  | 50    | 26       |
| CE    | 4  | 7  | 27 | 0  | 1  | 1  | 3  | 43    | 37,21    |
| LO    | 0  | 0  | 0  | 12 | 0  | 0  | 0  | 12    | 0        |
| NO    | 0  | 1  | 0  | 0  | 11 | 1  | 1  | 14    | 21,43    |
| SE    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5  | 0  | 5     | 0        |
| TC    | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 7  | 10    | 30       |
| Total | 21 | 48 | 35 | 12 | 15 | 7  | 18 | 156   | 25,64    |

**Tabla 12.** Distancias de Mahalanobis entre siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de machos adultos (clases de edad 3-6; N = 155) de *Abrothrix longipilis* s. l. (coeficiente de correlación cofenética = 0,954). Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|    | AL   | AU   | CE   | LO   | NO   | SE   | TC |
|----|------|------|------|------|------|------|----|
| AL | 0    |      |      |      |      |      |    |
| AU | 3,77 | 0    |      |      |      |      |    |
| CE | 2,93 | 2,26 | 0    |      |      |      |    |
| LO | 8,21 | 7,63 | 7,79 | 0    |      |      |    |
| NO | 4,78 | 2,71 | 3,55 | 7,6  | 0    |      |    |
| SE | 3,89 | 3,46 | 3,41 | 6,94 | 2,87 | 0    |    |
| TC | 5,09 | 5,26 | 4,73 | 6,1  | 6,31 | 5,23 | 0  |

**Tabla 13.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre 18 caracteres morfométricos y los ejes canónicos (ec) obtenidos en el análisis discriminante “libre de tamaño” de 15 grupos geográficos y siete clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de machos adultos (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|     | Grupos geográficos |          |       |          | Clados |          |       |          |
|-----|--------------------|----------|-------|----------|--------|----------|-------|----------|
|     | ec1                | P        | ec2   | P        | ec1    | P        | ec2   | P        |
| LTC | 0,06               | 0,38     | -0,18 | 0,01     | -0,14  | 0,07     | 0,35  | 8,10E-06 |
| LCB | 0,21               | 1,80E-03 | -0,16 | 0,02     | -0,29  | 2,30E-04 | 0,55  | 0        |
| LB  | 0,08               | 0,22     | -0,07 | 0,29     | -0,17  | 0,04     | 0,4   | 1,90E-07 |
| AZ  | -0,09              | 0,22     | 0,55  | 0        | 0,09   | 0,24     | 0,2   | 0,01     |
| ACC | -0,46              | 1,60E-12 | 0,1   | 0,13     | 0,58   | 0        | -0,2  | 0,01     |
| LFI | 0,52               | 0        | 0,45  | 9,80E-12 | -0,4   | 2,70E-07 | -0,27 | 7,20E-04 |
| AFI | -0,02              | 0,73     | -0,12 | 0,08     | 0,02   | 0,8      | -0,41 | 1,40E-07 |
| LD  | 0,39               | 3,40E-09 | -0,05 | 0,49     | -0,45  | 4,10E-09 | 0,13  | 0,1      |
| SMS | -0,25              | 1,80E-04 | 0,05  | 0,43     | 0,46   | 1,10E-09 | -0,56 | 0        |
| APZ | -0,47              | 0        | 0,34  | 3,10E-07 | 0,56   | 0        | -0,06 | 0,43     |
| AN  | 0,76               | 0        | -0,06 | 0,37     | -0,74  | 0        | -0,2  | 0,01     |
| AR  | -0,05              | 0,43     | -0,27 | 6,30E-05 | -0,05  | 0,53     | 0,41  | 1,10E-07 |
| ASF | 0,15               | 0,03     | -0,6  | 0        | -0,32  | 3,90E-05 | -0,05 | 0,51     |
| AI  | 0,23               | 8,00E-04 | -0,62 | 0        | -0,29  | 2,60E-04 | -0,43 | 1,60E-08 |
| LM  | -0,1               | 0,15     | 0,12  | 0,08     | 0,09   | 0,25     | 0,13  | 0,12     |
| LC  | 0,05               | 0,5      | 0,14  | 0,04     | -0,15  | 0,06     | 0,22  | 4,70E-03 |
| APM | -0,37              | 4,10E-08 | 0,31  | 4,30E-06 | 0,38   | 9,00E-07 | 0,33  | 2,00E-05 |
| PR  | -0,49              | 0        | 0,16  | 0,02     | 0,53   | 1,00E-12 | 0,33  | 2,50E-05 |

**Tabla 14.** Autovalores y autovectores correspondientes al análisis de componentes principales de 18 medidas craneodentarias de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 203) para 16 grupos geográficos de *Abrothrix longipilis* s.l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Autovalores |       |            |           | Autovectores |      |          |       |
|-------------|-------|------------|-----------|--------------|------|----------|-------|
| Lambda      | Valor | Proporción | Prop Acum | Variables    | e1   | e2       | e3    |
| 1           | 13,37 | 0,74       | 0,74      | LTC          | 0,27 | -0,04    | -0,05 |
| 2           | 0,96  | 0,05       | 0,8       | LCB          | 0,27 | -0,03    | -0,1  |
| 3           | 0,79  | 0,04       | 0,84      | LB           | 0,27 | -0,05    | -0,07 |
| 4           | 0,51  | 0,03       | 0,87      | AZ           | 0,26 | -0,06    | -0,05 |
| 5           | 0,4   | 0,02       | 0,89      | ACC          | 0,21 | 0,03     | 0,56  |
| 6           | 0,31  | 0,02       | 0,91      | LFI          | 0,24 | 2,20E-03 | -0,16 |
| 7           | 0,3   | 0,02       | 0,93      | AFI          | 0,19 | 0,2      | -0,08 |
| 8           | 0,25  | 0,01       | 0,94      | LD           | 0,25 | 0,01     | -0,22 |
| 9           | 0,23  | 0,01       | 0,95      | SMS          | 0,22 | -0,11    | 0,47  |
| 10          | 0,2   | 0,01       | 0,96      | APZ          | 0,21 | -0,45    | 0,1   |
| 11          | 0,17  | 0,01       | 0,97      | AN           | 0,2  | 0,42     | -0,29 |
| 12          | 0,13  | 0,01       | 0,98      | AR           | 0,24 | 0,05     | -0,21 |
| 13          | 0,12  | 0,01       | 0,99      | ASF          | 0,23 | 0,27     | 0,04  |
| 14          | 0,09  | 4,90E-03   | 0,99      | AI           | 0,18 | 0,57     | 0,41  |
| 15          | 0,08  | 4,30E-03   | 1         | LM           | 0,26 | -0,06    | -0,05 |
| 16          | 0,05  | 3,00E-03   | 1         | LC           | 0,24 | -0,02    | -0,19 |
| 17          | 0,02  | 1,00E-03   | 1         | APM          | 0,25 | -0,19    | 0,04  |
| 18          | 0,01  | 6,30E-04   | 1         | PR           | 0,23 | -0,35    | 0,06  |

**Tabla 15.** Autovalores correspondientes al análisis discriminante “libre de tamaño” de 18 medidas craneodentarias de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 203) para 16 grupos geográficos de *Abrothrix longipilis* s.l.

| Autovalores | %     | % acumulado |
|-------------|-------|-------------|
| 3,39        | 46,09 | 46,09       |
| 1,28        | 17,48 | 63,56       |
| 0,95        | 12,94 | 76,51       |
| 0,65        | 8,78  | 85,29       |
| 0,31        | 4,15  | 89,44       |
| 0,22        | 3,03  | 92,48       |
| 0,17        | 2,3   | 94,78       |
| 0,13        | 1,79  | 96,57       |
| 0,12        | 1,57  | 98,14       |
| 0,05        | 0,72  | 98,86       |
| 0,04        | 0,51  | 99,37       |
| 0,03        | 0,35  | 99,72       |
| 0,01        | 0,11  | 99,84       |
| 0,01        | 0,09  | 99,93       |
| 0,01        | 0,07  | 100         |

**Tabla 16.** Funciones discriminantes canónicas para el análisis discriminante “libre de tamaño” de 16 grupos geográficos de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 203) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|           | 1      | 2      | 3      |
|-----------|--------|--------|--------|
| Constante | 0      | 0      | 0      |
| LTC       | 25,28  | 45,21  | 71,16  |
| LCB       | -3,9   | 3,91   | -46    |
| LB        | -1,43  | -12,37 | -23,41 |
| AZ        | -1,93  | -29,02 | 20,96  |
| ACC       | -13,62 | 1,86   | -10,65 |
| LFI       | 7,61   | -10,04 | 8,31   |
| AFI       | -6,36  | 0,9    | 4,2    |
| LD        | 1,95   | -0,33  | 0,43   |
| SMS       | -7,2   | -10,78 | -1,93  |
| APZ       | -4,96  | -3,99  | 3,74   |
| AN        | 19,13  | -9,22  | 0,75   |
| AR        | -2,23  | 17,89  | 8,64   |
| ASF       | 6,4    | 6,17   | -11,51 |
| AI        | 3,62   | -10,08 | -7,29  |
| LM        | -3,19  | -1,19  | -10,95 |
| LC        | -4,94  | -1,74  | 0,37   |
| APM       | -4,54  | 0,24   | -10,5  |
| PR        | -9,5   | -5,61  | 1,97   |

**Tabla 17.** Clasificación cruzada del análisis discriminante “libre de tamaño” de 16 grupos geográficos de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 203) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Grupo | CC | LS | MA | ME | ML | NC | NN | ÑU | OS | QT | RN | SC | SN | SO | ST | VA | Total | Error(%) |
|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|----------|
| CC    | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 9     | 44       |
| LS    | 0  | 14 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 14    | 0        |
| MA    | 0  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3     | 0        |
| ME    | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3     | 0        |
| ML    | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1     | 0        |
| NC    | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 16 | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1  | 4  | 0  | 1  | 28    | 43       |
| NN    | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 7  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 9     | 22       |
| ÑU    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 8  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 9     | 11       |
| OS    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 26 | 0  | 1  | 2  | 2  | 2  | 0  | 0  | 33    | 21       |
| QT    | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 7     | 29       |
| RN    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 4     | 25       |
| SC    | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 6     | 17       |
| SN    | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 6  | 0  | 0  | 1  | 10    | 40       |
| SO    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 8  | 0  | 2  | 10    | 20       |
| ST    | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 22 | 1  | 25    | 12       |
| VA    | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 6  | 3  | 0  | 3  | 5  | 1  | 8  | 32    | 75       |
| Total | 11 | 14 | 5  | 5  | 1  | 21 | 9  | 9  | 30 | 12 | 7  | 7  | 14 | 20 | 24 | 14 | 203   | 31       |

**Tabla 18.** Distancias de Mahalanobis entre 16 grupos geográficos de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 203) de *Abrothrix longipilis* s. l. (coeficiente de correlación cofenética = 0,886). Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|    | CC  | LS  | MA  | ME  | ML  | NC  | NN  | NU  | OS  | QT  | RN  | SC  | SN  | SO  | ST  | VA |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|
| CC | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| LS | 10  | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| MA | 4   | 8,3 | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| ME | 4,6 | 9   | 4,6 | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| ML | 7,4 | 11  | 6,8 | 8   | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| NC | 2,2 | 10  | 3,4 | 5   | 6,2 | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| NN | 2   | 9,7 | 3,9 | 3,4 | 7,9 | 3,2 | 0   |     |     |     |     |     |     |     |     |    |
| ÑU | 9,2 | 6,6 | 6,7 | 8,7 | 8,1 | 8,2 | 9,3 | 0   |     |     |     |     |     |     |     |    |
| OS | 5,8 | 8,6 | 4,6 | 7   | 6,5 | 4,7 | 6,5 | 6   | 0   |     |     |     |     |     |     |    |
| QT | 6   | 7,7 | 3,7 | 6,6 | 5,8 | 4,9 | 6,3 | 5,8 | 3   | 0   |     |     |     |     |     |    |
| RN | 3   | 9,8 | 3,1 | 4,8 | 7,4 | 2,9 | 2,9 | 8,7 | 5,9 | 5,3 | 0   |     |     |     |     |    |
| SC | 2,3 | 10  | 3,8 | 4,7 | 6,6 | 2,2 | 3,1 | 8,5 | 5,8 | 5,5 | 3,2 | 0   |     |     |     |    |
| SN | 2,7 | 9   | 3,2 | 4,2 | 6,7 | 2,7 | 2,9 | 8   | 4,7 | 4,8 | 3,2 | 3,2 | 0   |     |     |    |
| SO | 2,4 | 11  | 5   | 5,3 | 7,1 | 2,3 | 3,5 | 9,8 | 5,8 | 6   | 3,6 | 3   | 3,5 | 0   |     |    |
| ST | 4   | 9,2 | 3,5 | 5,1 | 7,4 | 3,7 | 4,3 | 7,7 | 5,1 | 4,3 | 4   | 3   | 3,8 | 4,5 | 0   |    |
| VA | 6,8 | 6,4 | 4,9 | 7,4 | 6,7 | 5,7 | 7,2 | 5,1 | 3,2 | 2,4 | 6,4 | 6,5 | 5,6 | 6,8 | 5,5 | 0  |

**Tabla 19.** Autovalores y autovectores correspondientes al análisis de componentes principales de 18 medidas craneodentarias de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 150) para ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Autovalores |       |            |           | Autovectores |      |          |          |
|-------------|-------|------------|-----------|--------------|------|----------|----------|
| Lambda      | Valor | Proporción | Prop Acum | Variables    | e1   | e2       | e3       |
| 1           | 13,33 | 0,74       | 0,74      | LTC          | 0,27 | 2,80E-04 | -0,06    |
| 2           | 1,04  | 0,06       | 0,8       | LCB          | 0,27 | 0,01     | -0,11    |
| 3           | 0,83  | 0,05       | 0,84      | LB           | 0,27 | -0,01    | -0,07    |
| 4           | 0,47  | 0,03       | 0,87      | AZ           | 0,26 | -0,04    | -0,03    |
| 5           | 0,42  | 0,02       | 0,89      | ACC          | 0,21 | -0,14    | 0,54     |
| 6           | 0,33  | 0,02       | 0,91      | LFI          | 0,24 | 7,00E-02 | -0,12    |
| 7           | 0,31  | 0,02       | 0,93      | AFI          | 0,21 | 0,14     | -0,05    |
| 8           | 0,23  | 0,01       | 0,94      | LD           | 0,26 | 0,1      | -0,19    |
| 9           | 0,22  | 0,01       | 0,95      | SMS          | 0,22 | -0,28    | 0,36     |
| 10          | 0,19  | 0,01       | 0,96      | APZ          | 0,22 | -0,41    | 4,30E-03 |
| 11          | 0,17  | 0,01       | 0,97      | AN           | 0,19 | 0,5      | -0,17    |
| 12          | 0,13  | 0,01       | 0,98      | AR           | 0,24 | 0,08     | -0,25    |
| 13          | 0,11  | 0,01       | 0,99      | ASF          | 0,23 | 0,26     | 0,12     |
| 14          | 0,09  | 4,90E-03   | 0,99      | AI           | 0,17 | 0,44     | 0,61     |
| 15          | 0,07  | 4,00E-03   | 1         | LM           | 0,26 | -0,04    | -0,08    |
| 16          | 0,05  | 2,70E-03   | 1         | LC           | 0,24 | 0,04     | -0,17    |
| 17          | 0,02  | 1,10E-03   | 1         | APM          | 0,25 | -0,2     | -0,01    |
| 18          | 0,01  | 5,20E-04   | 1         | PR           | 0,22 | -0,37    | -0,04    |

**Tabla 20.** Autovalores correspondientes al análisis discriminante “libre de tamaño” de 18 medidas craneodentarias de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 1505) de ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de *Abrothrix longipilis* s. l.

| Autovalores | %     | % acumulado |
|-------------|-------|-------------|
| 4,26        | 64,53 | 64,53       |
| 1,06        | 16,09 | 80,62       |
| 0,59        | 8,88  | 89,5        |
| 0,3         | 4,54  | 94,03       |
| 0,21        | 3,26  | 97,29       |
| 0,12        | 1,79  | 99,08       |
| 0,06        | 0,92  | 100         |

**Tabla 21.** Funciones discriminantes canónicas para el análisis discriminante “libre de tamaño” de ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 150) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|           | 1      | 2      | 3      |
|-----------|--------|--------|--------|
| Constante | 0,19   | -0,03  | 0,13   |
| LTC       | 36,17  | 67,56  | -45,15 |
| LCB       | -18,66 | -19,66 | 66,21  |
| LB        | 2,49   | -11,02 | -14,66 |
| AZ        | -4,76  | -8,91  | -10,39 |
| ACC       | -10,88 | -1,53  | 5,94   |
| LFI       | 6,66   | -1,45  | -12,63 |
| AFI       | -3,97  | 1,06   | -3,47  |
| LD        | 4,19   | -7,17  | -1,43  |
| SMS       | -8,67  | -14,74 | -11,49 |
| APZ       | -5,73  | -0,03  | -2,26  |
| AN        | 20,19  | -7,81  | -0,54  |
| AR        | -1,38  | 16,94  | -3,81  |
| ASF       | 4,62   | -3,78  | 13,18  |
| AI        | 2,32   | -12,27 | -0,76  |
| LM        | -4,31  | -8,02  | 0,57   |
| LC        | -5,16  | -1,69  | 4,75   |
| APM       | -6,06  | -2,72  | 10,17  |
| PR        | -7,82  | -3,41  | 3,18   |

**Tabla 22.** Clasificación cruzada del análisis discriminante “libre de tamaño” de ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 150) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

| Grupo | AL | AU | CE | LO | ME | NO | SE | TC | Total | Error(%) |
|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|----------|
| AL    | 27 | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 33    | 18,18    |
| AU    | 0  | 30 | 7  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 41    | 26,83    |
| CE    | 1  | 5  | 22 | 0  | 1  | 4  | 4  | 0  | 37    | 40,54    |
| LO    | 0  | 0  | 0  | 14 | 0  | 0  | 0  | 0  | 14    | 0        |
| ME    | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 3     | 0        |
| NO    | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 7  | 0  | 0  | 9     | 22,22    |
| SE    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 3     | 0        |
| TC    | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 8  | 9     | 11,11    |
| Total | 28 | 37 | 34 | 14 | 5  | 14 | 9  | 8  | 149   | 23,49    |

**Tabla 23.** Distancias de Mahalanobis entre ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de hembras adultas (clases de edad 3-6; N = 150) de *Abrothrix longipilis* s. l. (coeficiente de correlación cofenética = 0,923). Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|    | AL   | AU   | CE   | LO   | ME   | NO   | SE   | TC |
|----|------|------|------|------|------|------|------|----|
| AL | 0    |      |      |      |      |      |      |    |
| AU | 4,32 | 0    |      |      |      |      |      |    |
| CE | 3,49 | 2,15 | 0    |      |      |      |      |    |
| LO | 7,87 | 7,29 | 6,65 | 0    |      |      |      |    |
| ME | 6,53 | 4,6  | 4,67 | 6,33 | 0    |      |      |    |
| NO | 5,67 | 2,88 | 2,95 | 6,63 | 3,37 | 0    |      |    |
| SE | 4,57 | 2,89 | 2,83 | 6,76 | 4,41 | 3,18 | 0    |    |
| TC | 5,24 | 6,18 | 5,96 | 6,48 | 6,87 | 7,05 | 5,71 | 0  |

**Tabla 24.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre 18 caracteres morfométricos y los ejes canónicos (ec) obtenidos en el análisis discriminante “libre de tamaño” de 16 grupos geográficos y ocho clados (sensu Sierra-Cisternas [2010]) de hembras adultas (clases de edad 3-6) de *Abrothrix longipilis* s. l. Para una explicación de las abreviaturas, véase el texto.

|     | Grupos geográficos |          |       |          | Clados |          |       |          |
|-----|--------------------|----------|-------|----------|--------|----------|-------|----------|
|     | ec1                | P        | ec2   | P        | ec1    | P        | ec2   | P        |
| LTC | 0,14               | 0,04     | 0,56  | 0        | 0,22   | 0,01     | 0,64  | 0        |
| LCB | 0,22               | 1,40E-03 | 0,42  | 2,80E-10 | 0,18   | 0,03     | 0,28  | 6,40E-04 |
| LB  | 0,04               | 0,62     | 0,32  | 3,90E-06 | 0,03   | 0,68     | 0,18  | 0,03     |
| AZ  | -0,01              | 0,89     | -0,42 | 4,10E-10 | -0,03  | 0,67     | -0,11 | 0,19     |
| ACC | -0,32              | 2,50E-06 | -0,11 | 0,12     | -0,31  | 9,20E-05 | -0,18 | 0,02     |
| LFI | 0,3                | 1,10E-05 | -0,29 | 3,50E-05 | 0,3    | 1,70E-04 | -0,07 | 0,37     |
| AFI | -0,12              | 0,08     | 0,1   | 0,14     | -0,01  | 0,91     | 0,03  | 0,73     |
| LD  | 0,29               | 2,50E-05 | 0,28  | 4,40E-05 | 0,37   | 3,70E-06 | 0,25  | 2,10E-03 |
| SMS | -0,4               | 3,90E-09 | -0,3  | 1,00E-05 | -0,48  | 7,20E-10 | -0,43 | 3,70E-08 |
| APZ | -0,54              | 0        | -0,21 | 2,20E-03 | -0,61  | 0        | 0,04  | 0,62     |
| AN  | 0,84               | 0        | -0,21 | 2,20E-03 | 0,86   | 0        | -0,22 | 0,01     |
| AR  | 0,18               | 0,01     | 0,59  | 0        | 0,22   | 0,01     | 0,67  | 0        |
| ASF | 0,34               | 7,10E-07 | 0,21  | 2,70E-03 | 0,33   | 3,30E-05 | -0,06 | 0,47     |
| AI  | 0,27               | 7,50E-05 | -0,16 | 0,02     | 0,31   | 1,30E-04 | -0,44 | 1,40E-08 |
| LM  | -0,12              | 0,09     | 0,11  | 0,12     | -0,13  | 0,12     | 0,03  | 0,68     |
| LC  | 0,03               | 0,67     | -0,05 | 0,45     | 0,04   | 0,63     | -0,06 | 0,44     |
| APM | -0,38              | 3,20E-08 | -0,08 | 0,26     | -0,45  | 1,10E-08 | 0,02  | 0,82     |
| PR  | -0,55              | 0        | -0,04 | 0,62     | -0,59  | 0        | 0,14  | 0,09     |

REVISIÓN DEL REGISTRO FÓSIL PLIO-PLEISTOCENO DE LA TRIBU ABROTRICHINI  
(CRICETIDAE, SIGMODONTINAE)

INTRODUCCIÓN

El registro fósil de la tribu Abrotrichini incluye referencias tanto para especies vivientes como para formas extintas. Para las primeras, la totalidad de las citas se concentra en el lapso Pleistoceno tardío-Holoceno, principalmente de Patagonia y centro y sur de Chile, pero también con algunos reportes para el noroeste de Argentina (e.g., Pardiñas, 1999; Ortiz y Pardiñas, 2001; Pardiñas et al., 2002; Pardiñas et al., 2011; Ortiz et al., 2011; Teta et al., 2006; Tabla 1). Para las formas extintas, el registro es pobre y muestra ocurrencias extralimitales a la actual distribución de la tribu (e.g., Reig, 1978, 1987, Ortiz et al., 2012a). La historia de las especies pliocénicas de *Abrothrix* se vincula muy estrechamente con la historia taxonómica de las tribus Akodontini y Abrotrichini, cuyo reconocimiento como linajes independientes es de reciente data (e.g., Smith y Patton, 1999; D'Elía et al., 2007). En efecto, el género *Abrothrix* fue considerado por mucho tiempo como un subgénero de *Akodon* o, incluso, un sinónimo junior de éste (e.g., Ellerman, 1941; Osgood, 1943; Cabrera, 1961).

*Akodon (Abrothrix) kermacki* fue descrito por Reig (1978) para el Plioceno del sudeste de la provincia de Buenos Aires. Referida en un trabajo previo como *Akodon* sp. (Reig y Linares, 1969), el conocimiento de esta especie se completó en el contexto de una revisión de la tribu Akodontini, en la que Reig (1987) consignó nuevos materiales y aportó comparaciones con respecto a otras especies de *Abrothrix*. En ese mismo trabajo, Reig (1987) describió una segunda forma fósil para el género, *Akodon (Abrothrix) magnus*, también del Plioceno del sudeste bonaerense. A lo largo de sus contribuciones, Reig (1972, 1978, 1987) destacó similitudes y diferencias entre *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* y los representantes vivientes del género *Abrothrix*, pero sobre todo con las formas de mayor tamaño corporal dentro de este taxón, es decir con *A. longipilis* y *A. illutea*. Para Reig (1987), al menos *kermacki* era una especie que indicaba “especialización, mas que primitivez” (Reig, 1978:176) y que no representaba “una condición ancestral con respecto a cualquiera de las especies vivientes [de *Akodon (Abrothrix)*]” (Reig, 1978:176). Llamativamente, en esos mismos trabajos, Reig (1978,

1987) reconocía que algunos rasgos de estos taxones no eran típicos del subgénero *Akodon* (*Abrothrix*), al menos en la concepción de la época. Por ejemplo, en su descripción de *A. (Ab.) magnus*, Reig (1987: 377) indicó como rasgo diagnóstico que “the m1 clearly shows a metastyloid, a character which has not been observed in any other specimen of *Abrothrix*”. Por supuesto, hay que tener en cuenta que esta asignación, así como la evaluación de los caracteres, fue realizada en el contexto de una tribu Akodontini que todavía incluía a los Abrotrichini.

Excepto por una breve mención efectuada por Pardiñas (1995), poniendo en duda la asignación genérica de *A. (Ab.) kermacki*, la situación taxonómica de las formas pliocénicas no ha sido revisada. Más recientemente, un tercer taxón fósil, aparentemente referible a una nueva especie extinta del género *Abrothrix*, procedente de la Formación Uquía, provincia de Jujuy, fue sumariamente descrito e ilustrado por Ortiz et al. (2012a). Otros reportes recientes para Abrotrichini con edades más antiguas, como aquellos referidos por Pardiñas et al. (2010) para el Montehermosense, sobre la base de materiales inéditos, han sido revisados en el contexto de esta tesis y pueden ser provisoriamente descartados (Pardiñas y Teta, datos no publicados).

Nuevos trabajos de campo y la revisión de colecciones han resultado en el hallazgo de restos novedosos, entre los que se destacan numerosos especímenes, todavía inéditos, referibles a *A. (Ab.) magnus*. Asimismo, el estudio de otros fósiles ha permitido corregir las identificaciones originales, aportando elementos para enmendar la diagnosis de taxones pobremente conocidos e, incluso, redefinir sus relaciones genéricas y tribales. Por ejemplo, en una publicación de carácter póstumo, Reig (1994) describió una especie fósil del género *Scapteromys*, *S. herskovitzi*, sobre la base de un fragmento craneano anterior. En el mismo trabajo, Reig (1994) incluyó en el hipodigma de este taxón a los restos de un individuo juvenil (MMP M-1079), pero advirtiendo que “the concept of *Scapteromys herskovitzi* is based on the holotype. The other specimen is tentatively referred to the same species but it shows differences in morphology which could be an indication that we are dealing with another form” (Reig, 1994:108). Un estudio detallado de ese ejemplar nos permite reidentificarlo como *A. (Ab.) magnus* y, de esta forma, conocer por primera vez la morfología de los molares superiores de este taxón (Pardiñas, en prensa).

**Tabla 1.** Registro fósil conocido para los Abrotrichini vivientes (compilado de varias fuentes).

|                              | Pleistoceno medio | Pleistoceno tardío | Holoceno temprano | Holoceno medio | Holoceno tardío | Reciente |
|------------------------------|-------------------|--------------------|-------------------|----------------|-----------------|----------|
| <i>A. illutea</i>            | ■                 |                    |                   |                |                 | ■        |
| <i>A. hirta</i>              |                   | ■                  | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>A. olivacea</i>           |                   | ■                  | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>Chelemys macronyx</i>     |                   | ■                  | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>A. lanosa</i>             |                   | ■                  | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>Geoxus michaelsoni</i>    |                   | ■                  | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>G. valdivianus</i>        |                   |                    | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>Notiomys edwardsii</i>    |                   |                    | ■                 | ■              | ■               | ■        |
| <i>Abrothrix andina</i>      |                   |                    |                   | ■              | ■               | ■        |
| <i>A. longipilis</i>         |                   |                    |                   |                | ■               | ■        |
| <i>A. jelskii</i>            |                   |                    |                   |                | ■               | ■        |
| <i>A. sanborni</i>           |                   |                    |                   |                | ■               | ■        |
| <i>C. megalonyx</i>          |                   |                    |                   |                | ■               | ■        |
| <i>Pearsonomys annectens</i> |                   |                    |                   |                | ■               | ■        |

En este capítulo se revisó la situación taxonómica de las formas fósiles pliocénicas referidas por Reig (1978, 1987) como *Akodon* (*Abrothrix*). Por un lado, se presentan nuevos materiales referibles a *A. (Ab.) magnus* que permiten construir una nueva diagnosis. Seguidamente, se discute la ubicación tribal de las formas *kermacki* y *magnus* a partir de una reevaluación de las evidencias morfológicas disponibles. Finalmente, se discute la situación taxonómica del taxón referido como aff. *Abrothrix* por Ortiz et al. (2012a), para el que aquí se propone una hipótesis específica y se efectúan una serie de consideraciones biocronológicas y biogeográficas a la luz de las nuevas evidencias.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron prácticamente todos los restos de Abrotrichini fósiles, incluyendo los hipodigmas de *Akodon (Abrothrix) kermacki*, *A. (Ab.) magnus* y *Scapteromys hershkovitzi*. Los materiales estudiados están depositados en los siguientes repositorios: Colección de vertebrados fósiles del Instituto Miguel Lillo (PVL, Tucumán), Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (MLP; La Plata), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN; Buenos Aires) y Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (MMP; Mar del Plata).

Como material comparativo se emplearon ejemplares actuales depositados en las colecciones mastozoológicas del Centro Nacional Patagónico (CNP; Puerto Madryn), MLP, MACN, MMP y Universidad Austral de Chile (UACH, Valdivia; para un detalle de los materiales revisados véase el Apéndice 1 en el Capítulo 2 de esta tesis).

La nomenclatura utilizada en la descripción de las estructuras dentarias corresponde a aquella propuesta por Reig (1977), con modificaciones que siguen a Hershkovitz (1993). El marco geocronológico corresponde a Cione y Tonni (1995).

Todos los materiales fueron estudiados bajo lupa binocular; al menos aquellos del MMP estaban en general muy sucios y recubiertos de sustancias preservantes que dificultaron tanto su examen como su correcta documentación fotográfica. Las medidas (expresadas en milímetros [mm]) fueron tomadas con ocular micrométrico adosado a lupa binocular (en los molares sólo se indican diámetros máximos y para las series yugales, la longitud alveolar) o con calibre digital. Abreviaturas utilizadas en el texto y en las tablas: I/i; M/m: incisivos y molares superiores e inferiores, respectivamente; MA: millones de años.

## PALEONTOLOGÍA DESCRIPTIVA

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Cricetidae Fischer, 1817

Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843

*Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig, 1978

Figs. 1, 2 y 3

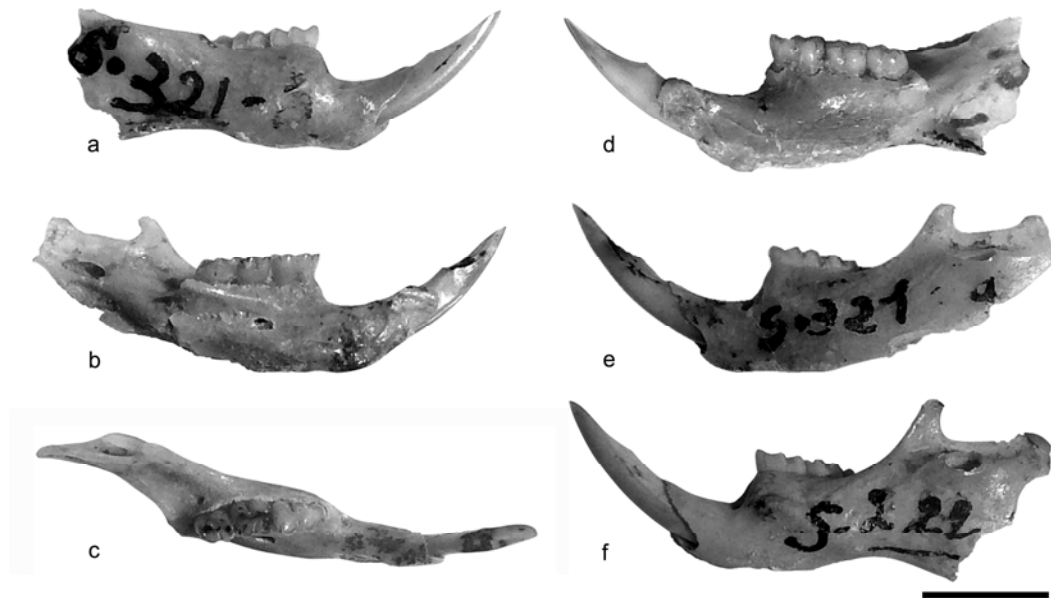
*Akodon* sp.: Reig y Linares, 1969:643.

*Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig, 1978:173.

*Necromys kermacki*: Pardiñas, 1995:232.

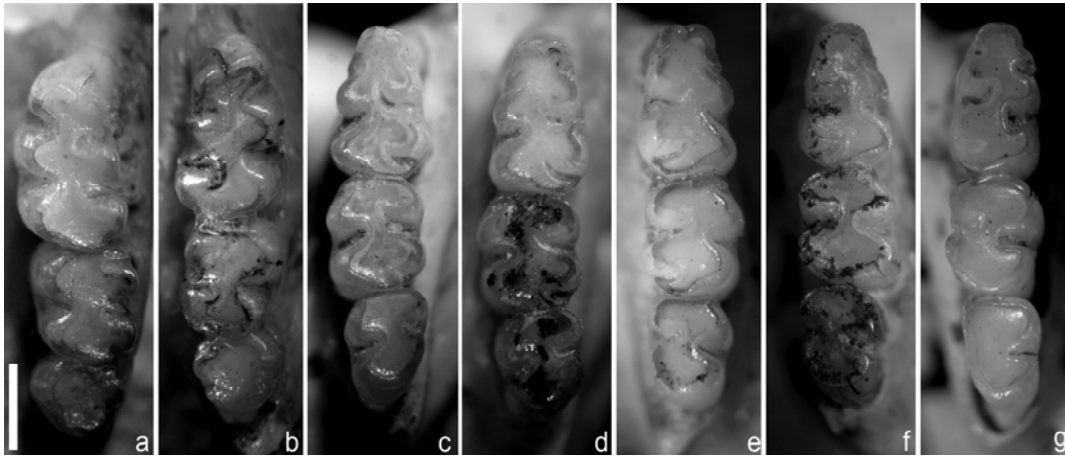
*Abrothrix kermacki*: Pardiñas, D'Elía y Ortiz, 2002:218.

MATERIAL REFERIDO: MMP S-321 (holotipo): hemimandíbulas izquierda y derecha casi completas con i y m1-3, maxilar izquierdo y derecho con M1-3, coleccionados por G. J. Scaglia en el estrato IX de la Formación Chapadmalal (sensu Kraglievich, 1952), 500 m al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP S-222: hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G. J. Scaglia en el estrato VIII o IX de la Formación Chapadmalal, 650 m al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1067: fragmento anterior de hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G. J. Scaglia y E. Prina en el estrato IX de la Formación Chapadmalal, en la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1071: fragmento anterior de hemimandíbula derecha con i y m1-3, coleccionada por G. J. Scaglia en los niveles inferiores de la Formación Barranca de los Lobos, en los acantilados al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MLP 62.VII.27.84: fragmento anterior de hemimandíbula izquierda con i y m1-3, coleccionada por G. J. Scaglia en asociación con el holotipo (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1154: hemimandíbula derecha incompleta con i y m1-3; coleccionada coleccionada por G. J. Scaglia en el estrato IX de la Formación Chapadmalal (sensu Kraglievich, 1952), 500 m al norte de la “Bajada del Vivero”, Punta Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina)



**Figura 1:** Hemimandíbulas de *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig; a, d: hemimandíbula izquierda [MMP S-321] en vista labial y lingual; b, e, c: hemimandíbula derecha [MMP S-321] en vista lingual, labial y dorsal; f: hemimandíbula izquierda en vista labial [MMP S-322]. Escala = 5 mm.

DIAGNOSIS (modificada de Reig, 1987): un miembro de la tribu Akodontini, subfamilia Sigmodontinae, caracterizado por la siguiente combinación de rasgos: tamaño mediano (serie molar superior ~5,4 mm); mandíbula robusta, con la proyección capsular bien desarrollada; incisivos robustos y anchos; M1 con procíngulo corto y ancho, fuertemente inclinado hacia el lado lingual y con flexo anteromediano poco profundo, pero conspicuo; M3 sin mesofoseta, con flexos linguales cortos, pero evidentes; m2 proporcionalmente corto, igual o menor en su longitud anteroposterior que el m3 (Fig. 1, 2 y 3).



**Figura 2.** *Akodon (Abrothrix) kermacki* Reig: series molares superiores (a, izquierda; b, derecha [MMP S-321, holotipo]) e inferiores (c, d, izquierdas [MMP S-222, MMP S-321]; e-g, derechas [MMP S-321, MMP M-1154, MMP M-1071]) en vista oclusal . Escala = 1 mm.

COMENTARIOS: la diagnosis de *A. (Ab.) kermacki* anotada por Reig (1987:369) incluye un conjunto de rasgos que, en el contexto de la actual concepción de *Abrothrix*, plantean dudas razonables sobre la asignación genérica e incluso tribal de este taxón. Entre otros caracteres se destacan la presencia de un flexo anteromediano bien evidente en el M1, la orientación oblicua del procíngulo, la longitud del m3 igual o mayor que la del m2 y la ausencia de una metafoseta en el M3 (Fig. 3). La presencia de dicha foseta es típica de *Abrothrix* (capítulo 2 de esta tesis), donde se presenta invariablemente en todas las especies ocupando una posición subcentral en el diente. Asimismo, *kermacki* posee una mandíbula más robusta, con una proyección capsular para el incisivo muy desarrollada, a diferencia de las especies de *Abrothrix* donde esta estructura es menos conspicua (véase Reig [1987] para un análisis detallado de este rasgo y una comparación entre *kermacki* y algunas especies de *Abrothrix*).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Plioceno medio a Pleistoceno más inferior [Chapadmalalense Superior-Barrancalobense]; conocida únicamente para el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Reig, 1978, 1987).

*Akodon (Abrothrix) magnus* Reig, 1987

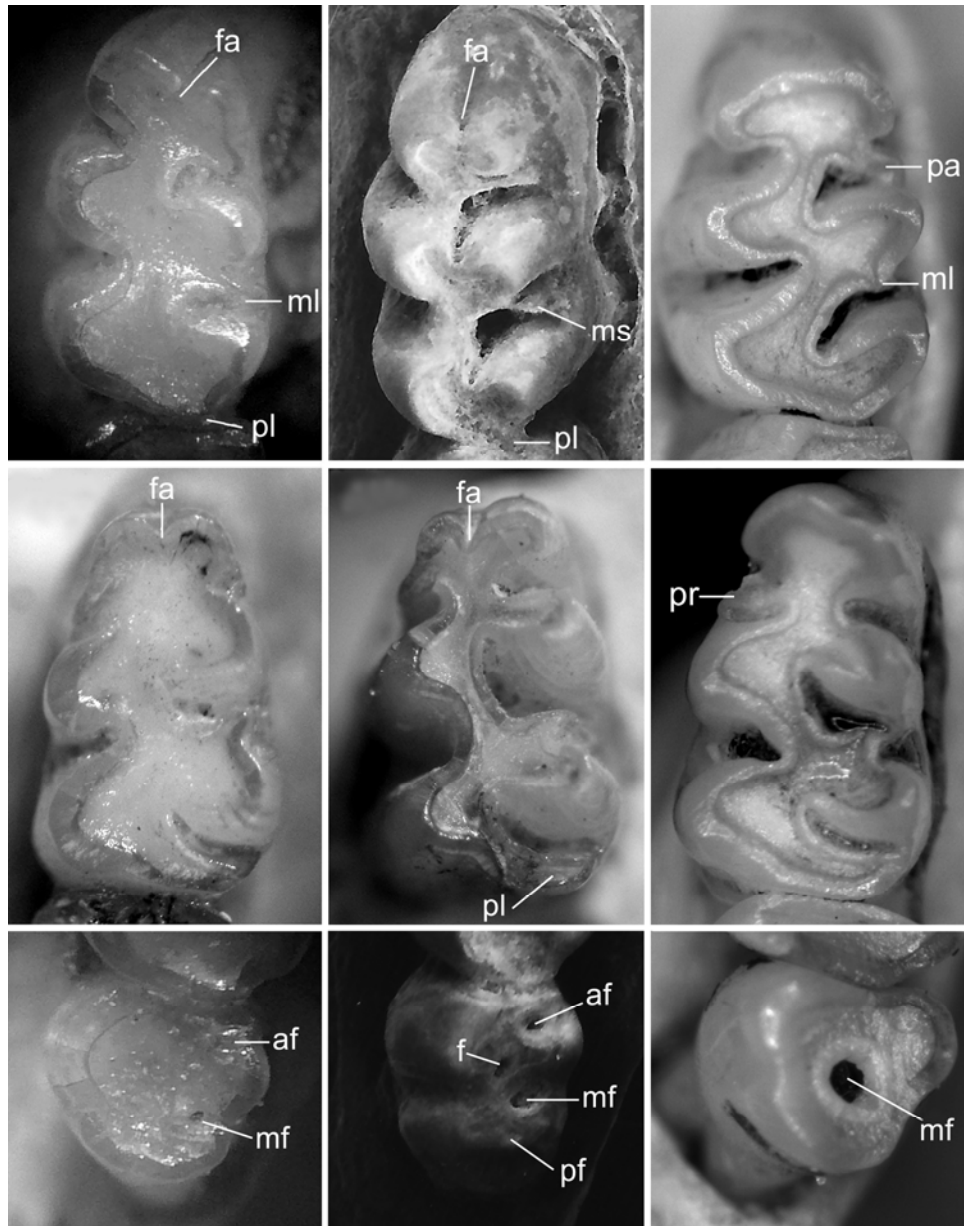
Figs. 2, 3, 4 y 5; Tabla 2.

*Akodon (Abrothrix) magnus* Reig, 1987:377.

*Scapteromys herskovitzi*: Reig, 1994:107; parte.

*Abrothrix magnus*: Pardiñas, 1995:233.

MATERIAL REFERIDO: MMP M-551 (holotipo): hemimandíbula derecha con i y m1-2 y hemimandíbula izquierda con i y m1, ambas sin procesos, coleccionadas por G. J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué en cercanías de Baliza San Andrés (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1079: hemimandíbula derecha con i y m1, hemimandíbula izquierda con i y m2, ambas careciendo de la rama ascendente, hemimaxilar derecho con M1-2 y alvéolo del M3 y maxilar izquierdo con M1-3 y parte de la placa cigomática, todos los restos pertenecientes a un mismo individuo; coleccionados por Prina y G. J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué (parte inferior), 500 m al sur del arroyo Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MMP M-1368: hemimandíbula derecha con i y m1-3, sin rama horizontal y con el borde inferior del ramus ausente, coleccionado por G. J. Scaglia en sedimentos de la Formación Vorohué, 500 metros al sur de la “Bajada del Vivero” (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina); MACN 19559: fragmento anterior de hemimandíbula derecha con la porción anterior del i y m1-2, rota por detrás del m2, coleccionada por C. Quintana en sedimentos de la Formación Vorohué en cercanías del arroyo Lobería (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina). Otros materiales, revisados a través de fotografías, incluyen los siguientes restos: PVL 616 (Colección Rusconi 472): fragmento de hemimandíbula derecha con i y m1-3, sin rama ascendente y con el borde del ramus parcialmente completo, coleccionado por C. Rusconi en el “Chapadmalense” entre Golf y Las Brusquitas (partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina); MLP 95-V-19-4, hemimandíbula derecha con i y m1-2, rota posteriormente al m2 y con borde inferior del ramus incompleto, coleccionado por M. Lezcano en sedimentos de la Formación Vorohué en la bajada sur de Terrazas del Marquesado (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina). El espécimen MACN 17257, una hemimandíbula izquierda incompleta con i y m1-2 coleccionada por J. L. Kraglievich en sedimentos de la Formación San Andrés (partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina) no pudo ser hallado en la colección de paleontología de este repositorio y se supone perdido.



**Figura 3.** Primer (fila de arriba) y tercer (fila de abajo) molar superior y primer molar inferior (fila del medio) izquierdos de *Akodon (Abrothrix) kermacki* (columna izquierda; MMP S-321, holotipo), *A. (Ab.) magnus* (columna central, MMP M-1079, MMP M-551) y *Abrothrix longipilis* (columna derecha, UACH 1159). Abreviaturas: af, anteroflexo; f, foseta subcentral; fa, flexo/ido anteromediano; mf, mesofoseta; ml, mesolofa; ms, mesostilo; pa, parastilo; pf, posterofoseta; pl, posterolofa/ido; pr, protostilido.

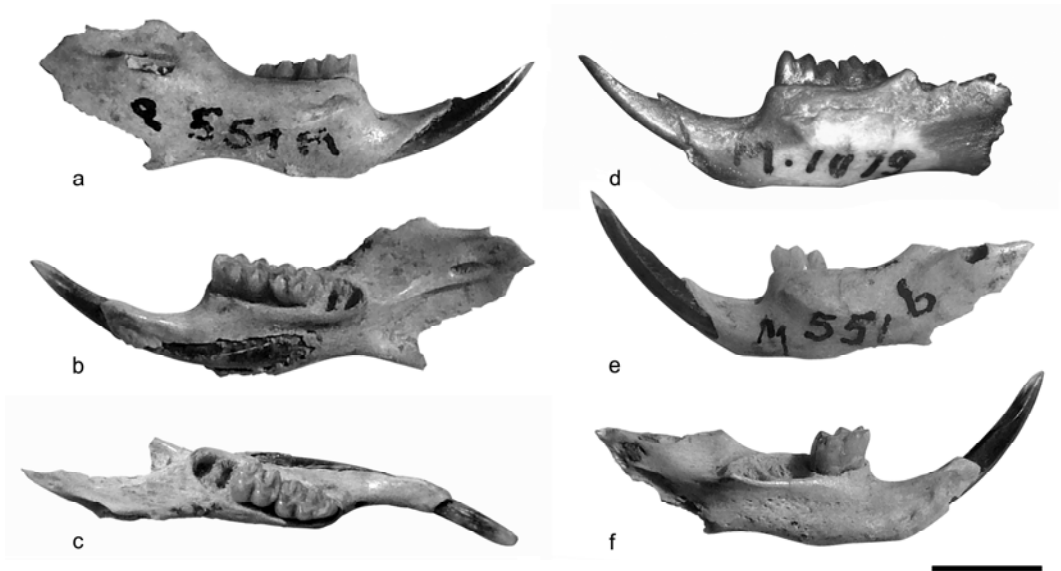
**Tabla 2.** Medidas (en mm) para ejemplares de *Akodon (Abrothrix) magnus* (Plioceno, Argentina).

|                        | MMP M-551 (derecha) <sup>1</sup> | MMP M-551 (izquierda) | MMP M-136 | MMP M-1079 | MMP S-407 <sup>1</sup> | MLP 95-V-19-4 | MACN 19559 | MACN s/n | MACN s/n |
|------------------------|----------------------------------|-----------------------|-----------|------------|------------------------|---------------|------------|----------|----------|
| Largo m1               | 2,42                             | 2,46                  | 2,24      | 2,4        | 2,32                   | 2,36          | 2,4        | 2,62     | 2,51     |
| Ancho m1               | 1,55                             | 1,67                  | 1,52      | 1,6        | 1,47                   | 1,48          | 1,56       | 1,66     | 1,67     |
| Largo m2               | 1,93                             | -                     | 1,92      | 1,88       | 1,8                    | 1,92          | 1,84       | -        | 1,92     |
| Ancho m2               | 1,61                             | -                     | 1,52      | 1,6        | 1,52                   | 1,6           | 1,6        | -        | 1,68     |
| Largo m3               | -                                | -                     | -         | -          | 1,8                    | -             | -          | -        | -        |
| Ancho m3               | -                                | -                     | 1,28      | -          | 1,25                   | -             | -          | -        | -        |
| Largo M1               | -                                | -                     | -         | 2,84       | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Ancho M1               | -                                | -                     | -         | 1,64       | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Largo M2               | -                                | -                     | -         | 1,8        | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Ancho M2               | -                                | -                     | -         | 1,6        | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Largo M3               | -                                | -                     | -         | 1,4        | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Ancho M3               | -                                | -                     | -         | 1,4        | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Longitud alveolar M1-3 | -                                | -                     | -         | 5,96       | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Longitud alveolar m1-3 | 6,4                              | 6,36                  | -         | 6,15       | 6,14                   | -             | -          | -        | -        |
| Ancho placa cigomática | -                                | -                     | -         | 2,7        | -                      | -             | -          | -        | -        |
| Ancho incisivo         | 0,87                             | 0,96                  | 0,8       | 0,74       | 0,77                   | 0,9           | 0,94       | -        | -        |
| Profundidad incisivo   | 1,36                             | 1,36                  | 1,3       | 1,12       | 1,34                   | 1,46          | 1,59       | -        | -        |
| Largo diastema         | 4,22                             | 4,31                  | 4,31      | 4,15       | 4,2                    | 4,3           | 4,22       | -        | -        |
| Altura ramus bajo m1   | 3,96                             | 3,94                  | -         | 4          | 4,48                   | -             | -          | -        | -        |

<sup>1</sup>Medidas tomadas de Reig (1987: Tabla 1).

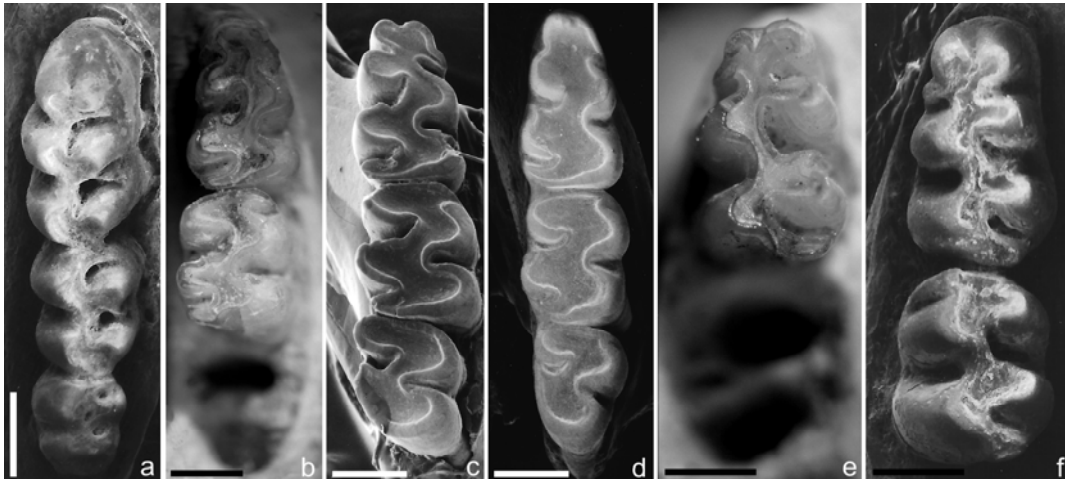
DIAGNOSIS ENMENDADA: un miembro de la tribu Akodontini, subfamilia Sigmodontinae, caracterizado por la siguiente combinación de rasgos (aquellos para los molares superiores y maxilar se basan en un ejemplar juvenil): tamaño mediano (serie molar superior ~5,9 mm); placa cigomática baja y angosta; mandíbula robusta, pero alargada; diastema igual o apenas mayor que la longitud combinada del m1-2.; M1 con flexo anteromediano conspicuo, que divide al procíngulo en dos cónulos subcirculares, opuestos y subiguales; M3 subcilíndrico, con varias foseas que se vinculan con la posición del anteroflexo, mesoflexo y un posteroflexo vestigial, más una fosea

redondeada y de ubicación central que se dispone entre el anteroflexo y la mesofoseta; m1 con fléxido anteromediano bien marcado, determinando un cónulo lingual suboval y oblicuamente orientado y otro redondeado y apenas más pequeño de posición labial; posterolófido primero orientado posteriormente y luego transversalmente; m3 comparativamente grande y de aspecto sigmoide (Figs. 3, 4 y 5).



**Figura 4:** Hemimandíbulas de *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig; vistas labial (a, derecha; e, izquierda), lingual (b, derecha; g, izquierda) y dorsal (c, derecha) del holotipo (MMP M-551) y vista lingual de la hemimandíbula izquierda del ejemplar MMP M-1079.

DESCRIPCIÓN: la morfología de los molares superiores y maxilar se conoce sólo para un ejemplar juvenil; en este individuo, la placa cigomática es baja y angosta, con los bordes anterior y posterior rectos y subparalelos; el paladar es corto (sensu Hershkovitz, 1962), determinado por forámenes incisivos largos que penetran entre las series molares y una fosa mesopterigoidea cuyo borde anterior se ubica sobre el plano posterior del M3.



**Figura 5:** Series molares superiores (a, derecha [MMP M-1079]) e inferiores (b, c, d, izquierdas [MMP M-551 (holotipo), PVL 616, MMP S-321, MMP M-1368]; e, f, derechas [MMP M-551 (holotipo), MMP M-1079]) de *Akodon (Abrothrix) magnus* Reig en vista oclusal. Escala = 1 mm.

El ramus de la mandíbula es relativamente bajo y alargado, aunque robusto; la diastema es poco profunda, apenas más larga que la longitud combinada del m1-2 y su punto más anterior se sitúa aproximadamente a la altura del plano alveolar; el foramen mentoniano es grande y redondo, se ubica sobre la pared postero-labial de la diastema y es bien visible en norma dorsal y sólo parcialmente visible en norma lateral; la cresta masetérica es de desarrollo moderado, alcanzando por adelante el procíngulo del m1 y disponiéndose a la altura del foramen mentoniano (Fig. 4); las ramas inferior y superior se unen a la altura del hipocónido o hipofléxido del m1 y se continúan como un reborde único; el proceso coronoides nace en la cara posterior del m2 y se eleva gradualmente sin ocluir lateralmente la visual del m3.

La corona de los molares superiores muestra una tendencia al crestado; las cúspides principales son de contornos redondeados y se ubican opuestamente; el M1 es proporcionalmente largo y estrecho, con el procíngulo reducido y parcialmente dividido por un flexo anteromediano que es delgado sobre el borde del diente y se ensancha como una foseta sobre el fondo; esta estructura confluye con un anteroflexo estrecho, pero que penetra más allá de la línea media del diente, aislando al cónulo labial; el cónulo lingual es subcircular y mayor que el labial; el anterolofa es muy delgado y se une a un parastilo poco evidente; el paraflexo y el metaflexo son penetrantes y sobrepasan la línea media, su orientación es primero transversa, pero sobre la mitad del diente se inflexionan profundamente hacia atrás; el paracono se une al mesostilo a

través de un paralófulo poco diferenciado; el M2 es subrectangular, aunque algo más estrecho posteriormente; el metacono es apenas más corto que el paracono y el protocono es más pequeño que el hipocono; un posterolófulo es evidente en relación al paracono; los flexos labiales son semejantes a los del M1, tanto en su penetración como orientación; el posteroflexo se expresa como una posterofoseta superficial pero persistente; el hipoflexo es amplio pero poco penetrante; el M3 es subcilíndrico, apenas más largo en sentido anteroposterior; el anteroflexo, el mesoflexo y el posteroflexo están reducidos a fosetas de tamaño desigual; una cuarta foseta, subcentral, se ubica entre el anteroflexo y la mesofoseta; el hipoflexo es poco profundo, pero bien evidente sobre la cara lateral del diente (Figs. 4 y 5).

Los incisivos inferiores son robustos, con el esmalte anaranjado, la carilla de desgaste extensa y la fisura de dentina alargada; los molares son de esmalte grueso y tienen tendencia al crestado; el m1 presenta un procíngulo reducido, con conúlidos subiguales y subcirculares, determinados por la presencia de un fléxido anteromediano marcado pero poco profundo; la expresión del protofléxido es moderada, enmarcado anteriormente por un cíngulo anterolabial corto en algunos especímenes; el hipofléxido es amplio anteroposteriormente, con el fondo dirigido hacia adelante; las áreas de los proto- e hipocónido son subiguales; el metalófido es transverso y apenas globoso; el entolófido es oblicuo y sobresale lingualmente con respecto a los demás lófidios del mismo lado; el mesolófido se expresa variablemente según el individuo; el mesofléxido es amplio en sentido anteroposterior, penetrando más allá de la línea media del diente; el múrido posterior está bien delimitado por un distofléxido, determinando un posterolófido apenas oblicuo, de contorno espatulado y moderadamente largo; el m2 es más largo que ancho; el protofléxido está bien expresado aunque es corto; el hipofléxido es amplio en sentido anteroposterior, con el fondo dirigido hacia delante; el distofléxido está bien marcado; los meta- y entolófido son subiguales y casi transversos; el mesolófido es más corto que en el m1; el posterolófido tiene forma de espátula y se proyecta posteriormente; el m3 es grande y moderadamente sigmoide, sin evidencias de protofléxido; el hipofléxido es penetrante, transverso y estrecho en sentido anteroposterior; el metalófido es redondeado y el mesofléxido corto, moderadamente amplio en sentido anteroposterior y con el fondo suavemente dirigido hacia delante; el m1 presenta una raíz anterior grande, una posterior y una accesoria labial de posición media; m2 y 3 presentan dos raíces, una anterior y otra posterior, bien desarrolladas y comprimidas antero-posteriormente (Fig. 5).

COMENTARIOS: a diferencia de las especies incluidas en *Abrothrix*, *A. (Ab.) magnus* posee una mandíbula proporcionalmente más robusta, con la diastema relativamente más corta, igual o apenas mayor que la longitud combinada del m1-2. En el M1 persiste un flexo anteromediano conspicuo, que divide al procíngulo en dos cónulos subcirculares, opuestos y subiguales. El M3 es subcilíndrico, con una figura oclusal compleja, incluyendo varias fosetas que se vinculan con las posiciones del anteroflexo, mesoflexo y un posteroflexo vestigial, más una foseta redondeada y de ubicación central que se dispone entre el anteroflexo y la mesofoseta. En el m1 se destaca un fléxido anteromediano bien marcado que determina un cónulo lingual suboval y oblicuamente orientado y otro redondeado y apenas más pequeño de posición labial y un posterolófido que primero toma una orientación posterior y luego tuerce transversalmente. Al menos en el holotipo, hay un metastílido reducido, pero evidente. Comparativamente, el m3 es grande y de aspecto sigmoide (Fig. 3).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Plioceno superior [Vorohuense] del sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Reig, 1987). Restos referibles a este taxón fueron recientemente recuperados en la localidad de Nono, Córdoba, en sedimentos de la Formación Cura Brochero (Plioceno) (P. Teta y Pardiñas, obs. pers.).

*aff. Abrothrix*

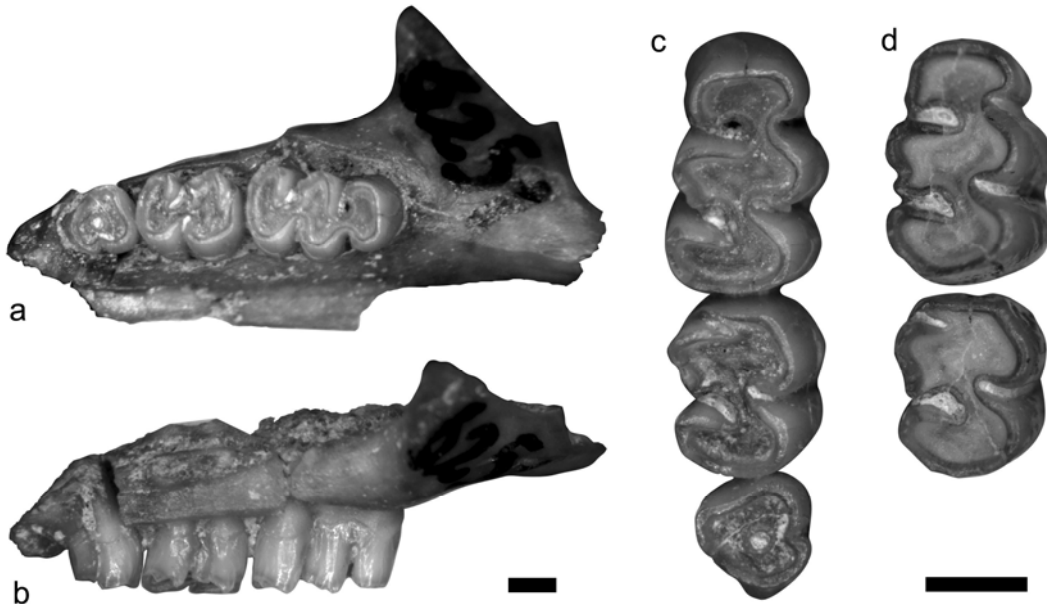
Esta forma fue recientemente referida por Ortiz et al. (2012a) para un ensamble de microvertebrados de edad Pliocénica coleccionados en la Formación Uquía, provincia de Jujuy, Argentina. Su inclusión en un análisis filogenético basado en 99 caracteres morfológicos y dos marcadores moleculares, uno mitocondrial y el otro nuclear, permitió recuperarla como una nueva especie de *Abrothrix*, que a la luz de los resultados discutidos en este capítulo, sería la única extinta reconocida para este género. Seguidamente, se diagnostica y se describe a este nuevo taxón (los detalles del análisis filogenético, metodología empleada y taxones terminales se indican en el Capítulo 2 de esta tesis):

*Abrothrix* sp. n.

Fig. 6

*aff. Abrothrix*: Ortiz, García López, Babot, Pardiñas, Alonso Muruaga et Jayat, 2012: 27.

HOLOTIPO: PVL 6251: maxilar derecho incompleto con M1–M3 y parte de la placa cigomática, coleccionado por P. E. Ortiz, M. J. Babot y D. A. García López en sedimentos de la Formación Uquía expuestos en la localidad de San Roque, 4 km SSO de Humahuaca (coordenadas; departamento de Humahuaca, Jujuy, Argentina, 2940 m.).



**Figura 6.** Fragmento de maxilar superior derecho en vista ventral (a) y lateral (b) y serie molar superior derecha en vista oclusal del holotipo (PVL 6251) y primer y segundo molares superiores derechos del paratipo (PVL 6252) de *Abrothrix* sp. n. Escala = 1 mm.

PARATIPO: PVL 6252: maxilar derecho incompleto con M1–M2; coleccionado por P. E. Ortiz, M. J. Babot y D. A. García López, con misma procedencia geográfica y estratigráfica que el holotipo.

DIAGNOSIS: un miembro de la tribu Abrotrichini, subfamilia Sigmodontinae, caracterizado por la siguiente combinación de rasgos: forámenes incisivos largos, que penetran entre las hileras de molares hasta alcanzar el protocono del M1; placa cigomática angosta; molares simplificados, mesodontes y con la superficie oclusal plana; M1 con procíngulo bien desarrollado y subrectangular, con márgenes laterales moderadamente paralelos y un borde anterior remarcablemente recto sin trazas de flexo anteromediano, pero con un parastilo conspicuo; lofos y flexos en M1-2 con tendencia a una disposición transversa; muros anterior y medio lingualmente desplazados; mesolofos

evidente en M1-2; M2 con anterolofos cortos; M3 subcilíndrico, con el hipoflexo apenas indicado y una mesfoseta interna de posición central (Fig. 6).

DESCRIPCIÓN: los forámenes incisivos son largos, penetrando hasta la mitad del protocono del M1; la placa cigomática es estrecha, con el borde posterior en línea con la cara anterior del M1; paladar plano, corto y sin perforaciones conspicuas; molares mesodontes, con la figura oclusal simplificada y con tendencia a una superficie aplanada; las cúspides principales son de contornos redondeados y se ubican en posición opuesta; los flexos son amplios y moderadamente profundos -especialmente los labiales- y se disponen de forma mayormente transversa; los muros anterior y medio son anchos y están desplazados lingualmente, determinando que el para- y metaflexo penetren hasta la línea media del diente; las áreas del para- y metacono son subiguales y mayores que las del proto- e hipocono; M1 rectangular y moderadamente alargado en sentido antero-posterior; procíngulo del M1 bien desarrollado y de contorno subrectangular, con los márgenes laterales moderadamente paralelos y el borde anterior remarcablemente recto y sin trazas de flexo anteromediano; parastilo evidente, pero casi sin indicación de anteroflexo o anterolofos; mesolofos pequeños pero conspicuos, con mesoflexo apenas indicado como una indentación sobre el borde labial del diente; M2 con anterolofos cortos, que alcanza la mitad del paracono; paraflexo moderadamente profundo pero estrecho; el resto del diente es similar a la porción comparable del M1; M3 subcilíndrico, con una mesfoseta interna de posición central; hipoflexo superficial pero bien indicado, determinando un hipocono pequeño, pero evidente (Fig. 6).

MEDIDAS: (en cada caso, se anotan en primer lugar las medidas del holotipo) largo M1-M3 = 5,85; largo M1 = 2,23-2,30; ancho M1 = 1,37-1,49; largo M2 = 1,63-1,75; ancho M2 = 1,29-1,39; largo M3 = 1,07; ancho M3 = 1,14.

COMPARACIONES *Abrothrix* sp. n. tiene el M1 con el procíngulo bien desarrollado y de contorno subrectangular, con los márgenes laterales moderadamente paralelos y el borde anterior remarcablemente recto. En otras especies de *Abrothrix* esta estructura tiene forma de abanico, más o menos comprimido antero-posteriormente, con el borde anterior redondeado. La morfología dentaria de *Abrothrix* sp. n. se asemeja en numerosos aspectos a aquella de *A. jelskii*, incluyendo (para los molares superiores), un mayor grado de hipsodoncia, lofos y flexos orientados más transversalmente, muros lingualmente desplazados y anterolofos en el M2 cortos, que alcanzan la mitad del paracono. En otras especies de *Abrothrix* los lofos suelen estar anteriormente orientados, con flexos dirigidos primero transversalmente y luego posteriormente,

muros ubicados sobre el eje medio del diente y anterolobo del M2 largo y que alcanza el borde labial del diente.

POSICIÓN FILOGENÉTICA: *Abrothrix* sp. n. fue consistentemente recuperado, aunque con un bajo soporte, como grupo hermano de *A. jelskii* (véase el capítulo 2 de esta tesis). Desde un punto de vista morfológico, *Abrothrix* sp. n. presenta una mayor afinidad con esa especie, que se expresa claramente en varios aspectos de la morfología dentaria (véase arriba). La distribución de ambos taxones también es coincidente, por cuanto *A. jelskii* habita en la Prepuna y Puna de Argentina, Bolivia y Perú (Anderson, 1997; Teta et al., 2006).

COMENTARIOS: Ortiz et al. (2012a) también refirieron como aff. *Abrothrix* dos mandíbulas casi completas, pero edéntulas (PVL 6256, PVL 6360); Sin embargo, a diferencia de las típicas mandíbulas del género *Abrothrix*, y más en general de los Abrotrichini, los especímenes PVL 6256 y 6360 poseen un ramus proporcionalmente alto, con crestas masetéricas bien marcadas, una diastema corta, el foramen mentoniano bien lateralizado y un incisivo muy robusto. En este contexto, la hipótesis más parsimoniosa es referir estos materiales como Sigmodontinae gen. et sp. indet.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: conocida únicamente para la localidad de San Roque, 4 km SSO de Humahuaca, departamento de Humahuaca, Jujuy, Argentina. Los restos fueron exhumados de niveles asignados a la Formación Uquía (Plioceno superior), que están compuestos de arcillas rojizas o lodos, intercaladas con arenas finas rojizas (Ortiz et al., 2012a, 2012b). La secuencia está relacionada con un entorno fluvial y la unidad en que se hallaron los fósiles está suavemente plegada y fallada, cubierta por conglomerados del Pleistoceno y aluviones recientes. Ortiz et al. (2012b) propusieron una correlación entre este depósito y la unidad de media de la localidad de Esquina Blanca, donde aflora el estratotipo de la Formación Uquía, estimando una edad de 3 a 2,5 MA.

## DISCUSIÓN

POSICIÓN TRIBAL DE *A. (Ab.) KERMACKI* Y *A. (Ab.) MAGNUS*: varios de los caracteres diagnósticos de *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* ponen razonablemente en duda su ubicación en el género *Abrothrix*, tal como éste se entiende hoy día (para una diagnosis enmendada de este género, véase el Capítulo 2 de esta tesis). En ambas especies, la morfología de los molares presenta rasgos que no se verifican en ninguna otra especie

de *Abrothrix*. La morfología del M3 es elocuente en este sentido, por cuanto en *Abrothrix* este diente es subcilíndrico, casi sin trazas de flexos, excepto por la presencia de una foseta relativamente grande, redondeada y de posición central. Tanto *A. (Ab.) kermacki* como *A. (Ab.) magnus* poseen un M3 de figura oclusal más compleja, con los flexos labiales moderadamente a bien marcados y, al menos en el caso de *A. (Ab.) magnus*, también con una clara indicación de hipoflexo. Del mismo modo, ambos taxones poseen procíngulos en los que se destacan flexos/idos anteromedianos poco profundos, pero conspicuos, como aquellos que típicamente se registran en los Akodontini. Llamativamente, casi todos estos rasgos fueron advertidos por Reig (1972, 1978, 1987), quien en las comparaciones con otras especies los consideró como parte de la variación morfológica de *Abrothrix* y, a la vez, prueba de la validez específica de estos taxones. En este sentido, Reig (1987:358) es incluso parcialmente contradictorio, ya que en su definición del subgénero *Akodon (Abrothrix)* considera que el flexo/ido anteromediano sería un rasgo “obsolete or completely absent”. Sin embargo, puesto en el contexto de lo que Reig (1978, 1987) entendía por *Akodon*, o más en general, de su concepción de Akodontini (englobando Abrotrichini), la inclusión de *kermacki* y *magnus* en un subgénero del primero resultaba una opción razonable y coherente con su marco epistemológico (Reig, 1987:364). Aún así, no queda claro porqué este autor minimizó algunas diferencias entre estos taxones y la noción que el mismo tenía de *Akodon (Abrothrix)* (e.g., la presencia de un metastílido en el m1 de *A. (Ab.) magnus*, un rasgo que según Reig [1987] “...has not been observed in any other specimen of *Abrothrix*” o la ya discutida presencia de flexo/ido anteromediano en el M1/m1).

Con las evidencias disponibles, pero sin contextualizarlas en un estudio filogenético formal, es difícil expedirse sobre la ubicación taxonómica de *kermacki* y *magnus*. Un análisis como el que se propone escapa a los objetivos de esta tesis, puesto que implicaría un muestreo taxonómico más denso, que considere la inclusión de distintos géneros de Akodontini. En principio, y a juzgar por las diferencias morfológicas (véase una comparación detallada en Reig, 1987:377), ambas formas podrían corresponder a dos géneros distintos. Las diferencias entre ambos taxones son numerosas y han sido bien documentadas por Reig (1987). En este contexto, su pertenencia a la tribu Akodontini puede fundamentarse en varios rasgos de la morfología dentaria, incluyendo la presencia de flexo/ido anteromediano en el M1/m1; mesolofa/lófido reducido y usualmente fusionado al paralofa y/o entolófido; posterolofa coalescente con el metalofa; posteroflexo reducido a obsoleto; placa cigomática

moderadamente desarrollada y baja; paladar ancho y corto y forámenes incisivos largos (Reig, 1987:364). Aunque algunas de estas características se repiten también en la tribu Abrotrichini, la combinatoria de estados que se presenta en *kermacki* y *magnus* no ha sido registrada en ninguno de los géneros de esa tribu, al menos vivientes; a su vez, la morfología de ciertas estructuras (e.g., de los primeros y terceros molares superiores) son por completo atípicas para Abrotrichini, pero relativamente frecuentes en Akodontini (e.g., Reig, 1987).

BIOCRÓN DE LA TRIBU ABROTRICHINI Y BIOGEOGRAFÍA: descartada la pertenencia de *kermacki* y *magnus* como representantes pliocénicos de Abrotrichini, el resto fósil de edad más antigua que efectivamente pertenece a la tribu es *Abrothrix* sp. n. de la Formación Uquía (Plioceno medio-Pleistoceno temprano; véase la discusión en Ortiz et al., 2012a, 2012b). Descartar a *kermacki* de los Abrotrichini no es trivial; este taxón - con edad en 3.25 MA- fue utilizado como punto de calibración de relojes moleculares para el grupo corona del género (e.g., Parada et al., 2013). Una calibración más precisa debería considerar que la separación entre *A. jelskii* y la forma nueva que se describe en esta tesis habría ocurrido hacia el Plioceno medio-superior y que, en consecuencia, la separación de los dos clados principales de Abrotrichini habría ocurrido en forma previa a ese momento. Para Parada et al. (2013), la edad para el grupo corona de Abrotrichini se remontaría al Plioceno, mientras que para otras tribus de Sigmodontinae se extendería al Mioceno. Rodríguez-Serrano et al. (2008a), utilizando como punto de calibración la división de *Akodon/Necromys*, estimaron un origen para Abrotrichini en ~5 MA (transición Mioceno/Plioceno) y un proceso posterior de radiación entre 3.5 y 2.5 MA.

Desde un punto de vista biogeográfico, la presencia en el norte de Argentina de una especie fósil de *Abrothrix* vinculada con *A. jelskii* es consistente con la distribución de este último, que actualmente ocupa las tierras altas de la Puna y Cordillera de los Andes desde las provincias de Jujuy y Salta, hasta el centro de Perú (Sanborn, 1947). Un segundo aspecto destacable de la hipótesis taxonómica que aquí se propone es que no habría registros extra-limitales para *Abrothrix*, tal como se infería del esquema propuesto por Reig (1978, 1987). En la concepción de este autor (Reig, 1986), tanto *Akodon* (*Abrothrix*) como *Chelemys* y *Notiomys* (incluyendo *Geoxus*) se habrían diferenciado en algún lugar de la Cordillera de los Andes al sur de los 25° de latitud, como resultado de un evento austral de dispersión de la tribu Akodontini a través de esta

cadena montañosa y desde un “área de diferenciación original” (ADO, sobre el significado y alcance de este concepto, véase Reig, 1986) ubicada en la Puna del norte de Argentina y Chile y sur de Bolivia (Reig, 1986:426). Secundariamente, *Akodon* (*Abrothrix*) se habría desplazado por las tierras bajas al este de la Patagonia para alcanzar durante el Plioceno el sudeste de la Pampasia (Reig, 1986). Para Reig (1978), esta hipótesis era consistente con otros registros de pequeños mamíferos pliocénicos para el sudeste de la provincia de Buenos Aires, incluyendo elementos actualmente típicos del área andina meridional, como los roedores caviomorfos *Pithanotomys* (para Reig [1986], un sinónimo junior de *Aconaemys*) y *Abrocoma* y previamente, para el Montehermosense, de marsupiales cenoléstidos (Reig, 1978:176). Más recientemente, Rodríguez-Serrano et al., (2008a) han invocado escenarios dispersivos similares para explicar la presencia de *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* en la región pampeana. Estos autores mencionan al menos otros dos eventos de dispersión para el género *Abrothrix*, uno que coincidiría con la distribución actual entre el centro de Chile y Tierra del Fuego y un segundo que habría generado los taxones andinos *A. andina* y *A. jelskii*, alcanzando por el norte el centro de Perú.

Para Reig (1986), los Andes australes habrían actuado como un ADO secundaria de la tribu Akodontini. En la concepción taxonómica actual, esta hipótesis no se altera mayormente, pudiéndose considerar que esta región geográfica funcionó como ADO primaria de la tribu Abrotrichini. Tal y como lo sugieren Rodríguez-Serrano et al. (2008a), el aislamiento de los bosques templados del sur de América del Sur, que empezó con el establecimiento de la Diagonal Árida sudamericana hace 5 MA, seguramente haya jugado un papel principal en la diversificación de este grupo. Para estos autores, el aislamiento de esta formación florística habría ocurrido conjuntamente con la diferenciación del ancestro fosorial, adaptado a ambientes boscosos a ecotonales, que dio origen a este clado.

La situación de *A. (Ab.) kermacki* y *A. (Ab.) magnus* resulta en un signo de advertencia sobre el estatus taxonómico de otras formas fósiles, que desde su descripción no han sido revisadas. El panorama sistemático de los Sigmodontinae ha cambiado substancialmente en los últimos 25 años, especialmente en cuanto a los límites y contenidos de distintas tribus (e.g., Smith y Patton, 1999; D’Elía, 2003; Weksler et al., 2009); contra esto, ninguna de las especies descritas por Reig (1978, 1987, 1980, 1994) ha sido revisada desde una perspectiva moderna o en un contexto filogenético explícito (Pardiñas et al., 2002). Sin embargo, algunas de estas formas [e.g.,

*A. (Ab.) kermacki*, *Necromys bonapartei*] han sido repetidamente utilizadas para calibrar relojes moleculares (e.g., Smith y Patton, 1999; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Parada et al., 2013). Las implicancias de una re-evaluación de aquellos taxones descritos durante las décadas de 1970-1990 (e.g., Reig, 1978, 1987, 1980, 1994) no sólo se limitan a los aspectos taxonómicos, sino también biogeográficos y cronológicos, jugando un papel fundamental, como ya lo advirtieron Prevosti y Pardiñas (en prensa) en la discusión sobre la evolución de este grupo de mamíferos en América del Sur.

CONCLUSIONES

El análisis combinado de las evidencias morfológicas y de dos marcadores moleculares, uno mitocondrial y otro nuclear, indica que la clasificación genérica actual de los Abrotrichini (cf. Musser y Carleton, 2005) no refleja la filogenia. Todas las aproximaciones, incluyendo las de autores previos (e.g., D'Elía et al., 2006; Rodríguez-Serrano et al., 2008a; Cañón Valenzuela, 2012) y las propias (esta tesis), coinciden en destacar una división mayor para esta tribu entre un clado de géneros fosoriales a semifosoriales (*Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys*, *Pearsonomys*) y otro de formas cursoriales-escansoriales (*Abrothrix*). Si bien las relaciones internas de esos clados son variables, dependiendo del conjunto de evidencias y muestreo taxonómico considerados, algunas vinculaciones se han presentado más recurrentemente que otras, indicando la necesidad de ajustar el esquema taxonómico vigente.

La taxonomía de los Abrotrichini está fundamentalmente basada en rasgos anatómicos y, en menor medida, cariotípicos y moleculares (e.g., Osgood, 1943; Reig, 1987; Spotorno et al., 1990). Sin embargo, la valoración que se ha hecho de la morfología ha sido por regla general subjetiva; i.e., en un contexto no cladístico o filogenético explícito (e.g., Osgood, 1925; Pearson, 1984; Reig, 1987). Esto se debe a que la mayoría de los géneros de Sigmodontinae fueron erigidos en momentos previos al auge de la sistemática filogenética y de su generalización como práctica taxonómica. En efecto, el análisis cladístico de los caracteres morfológicos presentado en esta tesis no coincide con el actual esquema clasificatorio. De hecho, las relaciones filogenéticas recuperadas a partir de la morfología mostraron similitudes remarcables con análisis previos, basados en marcadores moleculares. Las dos especies reconocidas de *Chelemys* no formaron un grupo monofilético y *Geoxus* y *Pearsonomys* se vincularon estrechamente, con el segundo incluido dentro del primero. Esta situación destaca la importancia de evaluar los caracteres morfológicos en un contexto cladístico, aún para una radiación reducida y con géneros supuestamente bien establecidos (e.g., Reig, 1987; Patterson, 1992).

En la taxonomía contemporánea de los Abrotrichini, para el clado de formas fosoriales se reconocen cuatro géneros. En este trabajo ese número no ha cambiado, aunque sí lo han hecho los límites y contenidos de taxones previamente establecidos. El

análisis combinado de las evidencias morfológicas y moleculares plantea la necesidad de erigir un nuevo taxón para incluir a “*Chelemys*” *macronyx*, que no forma un grupo monofilético con *C. megalonyx*, especie tipo del género. Por su parte, los resultados obtenidos indican que *Pearsonomys* es un sinónimo junior de *Geoxus*. En este contexto, el único género de abrotriquinos fosoriales que se mantiene invariable es *Notiomys*, con una única especie, *N. edwardsii*. En el caso de *Abrothrix*, la situación es algo más compleja. Si bien este género fue diagnosticado en trabajos previos (e.g., Gyldenstolpe, 1932), su contenido ha variado según el criterio de distintos autores (e.g., Gyldenstolpe, 1932; Osgood, 1943; Reig, 1987). En una de las concepciones más recientes, Reig (1987) incluyó en *Abrothrix* a las formas *hershkovitzi*, *illutea*, *lanosa*, *longipilis*, *sanborni* y *xanthorhina*, pero excluyó a *olivacea* y *andina* (considerados *Akodon* s.s.) y postuló como válido al género *Chroeomys*. El actual concepto de *Abrothrix* fue establecido por Spotorno et al. (1992) sobre la base de evidencias morfológicas, cariotípicas y genéticas y consolidado posteriormente por evidencias moleculares (e.g., D’Elía, 2003). Sin embargo, el conjunto de especies que se incluyen actualmente en este taxón carecía de una diagnosis morfológica.

A pesar de representar un grupo monofilético, distintos autores (e.g., Patterson et al., en prensa; Teta et al., 2011) han argumentado en favor de un esquema taxonómico que refleje más adecuadamente el nivel de variación morfológica que existe en el interior de *Abrothrix*. Esta visión se contrapone con la de Spotorno et al. (1992), para quienes las acusadas diferencias morfológicas entre especies de *Abrothrix* se deberían a efectos heterocrónicos en la producción de hormonas, que involucrarían unos pocos cambios genéticos. Para estos autores, la escisión de *Abrothrix* en más de una entidad genérica sería inapropiada, en virtud de las distancias genéticas relativamente bajas y las marcadas similitudes cromosómicas que existen entre distintas especies (cf. Gallardo, 1982; Rodríguez et al., 1987; Liascovich et al., 1989; Espinosa et al., 1991; Spotorno et al., 1992). Para otros autores (e.g., D’Elía, 2003), la opción de no realizar modificaciones taxonómicas se sustentaría en la ya referida monofilia del grupo y en una razón de “economía de cambios” (sensu Vences et al., 2013). Por el momento, los árboles presentados por Cañón Valenzuela (2012) para seis genes contrastan parcialmente entre sí y con las evidencias aquí documentadas. Incluso ciertas relaciones que en el análisis de algunos marcadores moleculares parecen sólidas (e. g., la vinculación entre *A. andina* y *A. olivacea* [exón 6 del gen codificante para la matriz de dentina; séptimo intrón del gen  $\beta$ -fibrinógeno]), terminan colapsándose en otros (intrón

del gen de la insulina, segundo intrón de la alcohol deshidrogenada). Contra esto, el árbol obtenido a partir del análisis combinado de todos los genes presenta algunas similitudes remarcables con los presentados en esta tesis, abriendo nuevamente la posibilidad de modificar el esquema taxonómico vigente. Se impone, en este sentido, un análisis combinado de las evidencias, incluyendo las que se presentan en esta tesis –i.e., morfológicas- más aquellas moleculares empleadas por Cañón Valenzuela (2012).

En suma, con algunas diferencias menores, la señal filogenética contenida en los rasgos morfológicos fue consistente con la previamente documentada a partir del análisis de algunos marcadores moleculares. Además, el estudio de los caracteres anatómicos permitió elaborar diagnósticos morfológicos para cada género, tanto para taxones que ya las tenían (en este caso, únicamente *Notiomys*; véase Reig, 1987; Pardiñas et al., 2008a), como para aquellos que tenían diagnósticos basadas en una concepción genérica distinta de la actual (incluyendo, por las razones antes mencionadas, a todos los otros Abrotrichini).

En cuanto a la taxonomía alfa de *Abrothrix longipilis*, evidencias previas, basadas en el análisis de genes nucleares y mitocondriales, sugerían que este taxón podría representar un complejo de especies. Bajo el marco conceptual de la taxonomía integral, el análisis morfológico -cualitativo y cuantitativo- de poblaciones referidas a *A. longipilis*, abarcando todo su rango de distribución, permitió reconocer al menos dos taxones con nivel específico, *A. longipilis* s.s. y *A. hirta*. Este esquema taxonómico no difiere mayormente de aquel planteado por Thomas (1929), quien también reconoció dos entidades, básicamente en función de sus diferencias de tamaño.

En el caso de *A. hirta*, si bien la diversidad genética fue moderada a alta entre grupos filogeográficos, las evidencias morfológicas no fueron lo suficientemente conclusivas como para proponer cambios taxonómicos en el esquema subespecífico vigente (i.e., aquel propuesto por Osgood, 1943). En cualquier caso, parece muy improbable -en virtud de las evidencias morfológicas evaluadas en esta tesis y las moleculares previas (e.g., Sierra-Cisternas, 2010)- que la taxonomía subespecífica de *A. hirta* coincida con la propuesta por Osgood (1943), basada en series limitadas de ejemplares y bajo un paradigma taxonómico distinto del actual. La problemática queda aquí planteada, a la espera de nuevas aproximaciones y el empleo de otras metodologías (e.g., morfometría geométrica).

Igual que en el caso de *Abrothrix olivacea*, las diferencias morfológicas entre poblaciones de *A. hirta* parecen vincularse más estrechamente con el gradiente

ambiental que ocupa esta especie (expresado longitudinalmente) antes que con la historia de los linajes (estructurados latitudinalmente). Se destaca, en este sentido, la necesidad de evaluar más detalladamente las relaciones entre los aspectos morfológicos, tanto cualitativos como cuantitativos y los principales parámetros ambientales en el área de distribución de este taxón.

El análisis morfológico de las formas fósiles descritas como *Akodon (Abrothrix) kermacki* y *A. (A.) magnus* permitió descartarlos como integrantes de la tribu Abrotrichini, ya que varios rasgos de su anatomía dentaria los vinculan más estrechamente con los Akodontini. Al momento de su descripción original, Reig (1978, 1987) minimizó algunas diferencias entre estas especies y otros representantes de *Abrothrix*, pero debe entenderse también que este planteo fue realizado en el contexto de una tribu Akodontini inclusiva, donde *Abrothrix* se consideraba un subgénero de *Akodon* y la existencia de Abrotrichini aún no había sido considerada. Esta modificación taxonómica no resulta menor, ya que al menos uno de estos taxones -*A. (Ab.) kermacki*- ha sido utilizado en la calibración de relojes moleculares (Smith y Patton, 1999; Parada et al., 2013). Al mismo tiempo, esta situación plantea la necesidad de evaluar la taxonomía de otros sigmodontinos fósiles descritos por Reig (1978, 1987, 1994), que desde su descripción no han sido vueltos a revisar y que también han sido utilizados como puntos de calibración (e.g., *Necromys bonapartei*) y elementos centrales en la discusión de otras problemáticas (e.g., el momento de arribo de los Sigmodontinae a América del Sur).

En esta tesis se aclara el contenido genérico de la tribu Abrotrichini; sin embargo, quedan numerosos interrogantes a nivel de la taxonomía alfa todavía no resueltos. La actual concepción de muchos Abrotrichini se elaboró hacia la mitad del siglo pasado, bajo un paradigma taxonómico “agrupador”. Por lo tanto, no resulta inesperado que el concurso de nuevas evidencias y el análisis de series extensas de ejemplares redunden en modificaciones de los esquemas específicos vigentes (cf. Musser y Carleton, 2005). *Abrothrix longipilis*, que aquí se reconoce como un complejo de por lo menos dos especies, ejemplifica claramente esta afirmación. Del mismo modo, un acúmulo considerable de evidencias coinciden en destacar la validez específica de las poblaciones australes de *Geoxus valdivianus*, referidas en este trabajo como *G. michaelsoni* (véase también Lessa et al., 2010). Otros taxones, ampliamente distribuidos y morfológicamente variables, como *A. olivacea* y *A. jelskii*, son candidatos certeros a escindirse en más de una especie. Por ejemplo, los análisis moleculares de Abud (2011)

indican que bajo el actual concepto de *A. olivacea*, cuya distribución se extiende desde el norte de Chile hasta los archipiélagos del Atlántico y Pacífico más austral, podrían incluirse hasta cuatro taxones específicos distintos. En el caso de *A. jelskii*, diferencias de coloración (e.g., Sanborn, 1947; Patton y Smith, 1992) y en la anatomía craneana (este trabajo) también son consistentes con un panorama taxonómico más diverso que el actualmente aceptado. Nuevas aproximaciones, basadas tanto en el análisis de evidencias morfológicas como genéticas, son necesarias para lograr un mejor entendimiento de la diversidad específica en esta radiación de roedores sudamericanos.

Los Abrotrichini son elementos centrales de las comunidades de micromamíferos andino-patagónicos, ocupando una gran diversidad de ambientes, incluso bajo condiciones extremadamente hostiles (Pine et al., 1978, 1979; Pearson, 1983; Pearson y Pearson, 1982; Reise y Venegas, 1987; Meserve et al., 1988; 1991a, 1991b; Patterson et al., 1989, 1990; Pardiñas et al., 2003; Pardiñas y Teta, 2007). Esta tribu tiene una larga historia que se vincula estrechamente con la evolución geobiótica del Cono Sur de América del Sur (Pardiñas et al., 2011). Prueba de ello es la modulación que habrían ejercido las glaciaciones pleistocénicas en la estructuración genética de distintas especies (cf. Abud, 2011, Sierra-Cisternas, 2010; Alarcón et al., 2011). A juzgar por la evidencia disponible, las respuestas de los taxones frente a los criómeros han sido variables, tal como puede deducirse de los distintos patrones filogeográficos detectados. Por ejemplo, si bien tanto *A. longipilis* como *A. olivacea* presentan genealogías estructuradas latitudinalmente, difieren tanto en el número de clados reconocidos, como en los sectores en los que se producen las discontinuidades entre clados (cf. Rodríguez Serrano et al., 2006; Abud, 2011, Sierra-Cisternas, 2010). Más en general, para la mayoría de las especies andinas que se distribuyen por arriba de los 32° S (e.g., *A. andina*, *A. jelskii*) se carece de muestreos geográficos amplios y, en consecuencia, sus respectivas historias demográficas, con unas pocas excepciones (e.g., Palma et al., 2005) son prácticamente desconocidas. Seguramente, la combinación de nuevas evidencias genéticas con estudios morfológicos detallados (como el que se presenta aquí para *Abrothrix longipilis*-*A. hirta*) y el modelado de nichos redunde en un mejor conocimiento de la historia de esta tribu y, por ende, de la biogeografía del sur de América del Sur.

BIBLIOGRAFÍA

- Abud, C. 2011. Variación genética y estructura filogeográfica de *Abrothrix olivaceus* en la Patagonia argentina y el sur chileno. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Alarcón O., G. D'Elía, E. Lessa, U.F.J. Pardiñas. 2011. Phylogeographic structure of the fossorial long-clawed mouse *Chelemys macronyx* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoological Studies*, 50:682-682.
- Allen, J. A. 1903. Descriptions of new rodents from Southern Patagonia, with a note on the genus *Euneomys* Coues, and an addendum to article IV, on Siberian mammals. *Bulletin American Museum of Natural History*, 19:185-196.
- Allen, J. A. 1905. Mammalia of southern Patagonia. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3, Zoology, pp. 1-210, pls. 1-29.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231:1-652.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Baker, R. J. y R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy*, 87: 643-662.
- Barrantes, G. E., M. O. Ortells y O. A Reig. 1993 New studies on allozyme genetic distance and variability in akodontine rodents (Cricetidae) and their systematic implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 283-298.
- Bianchi, N. O., O. A. Reig, O. J. Molina y F. N. Dulout. 1971. Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). I. A progress report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution*, 25:724-736.
- Braun, J. K. 1993. Systematic relationships of the tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America. *Oklahoma Museum of Natural History*, Norman.
- Bremer, K., 1990. Combinable component consensus. *Cladistics*, 6: 369-372.
- Cabrera, A. 1905. Notas sobre algunos mamíferos chilenos. *Revista Chilena de Historia Natural* 9:15-16.

- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Parte II. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Ciencias Zoológicas, 4: 309-732.
- Campbell, J.A. y D.R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, descriptions of four new species, phylogenetic analysis, and key. Bulletin of the American Museum of Natural History, 216: 1-121.
- Cañón Valenzuela, C. 2012. Sistemática molecular de los roedores de la tribu Abrotrichini (Cricetidae: Sigmodontinae). Tesis de Maestría no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Cañón Valenzuela, C., G. D'Elía, U.F.J. Pardiñas y E.P. Lessa. 2010. Phylogeography of *Loxodontomys micropus* with comment on the alpha taxonomy of *Loxodontomys* (Cricetidae: Sigmodontinae). Journal of Mammalogy, 91: 1449-1458.
- Carleton, M. D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Nuroidea), with comments on functional interpretations, Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan 146:1-43.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic Relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muroidea) and a Reappraisal of the Dichotomy within New World Cricetinae. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 157: 1-146.
- Carleton, M. D. y G. G. Musser. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 191: 1-83.
- Cione, A. L. y E.P. Tonni, E. P. 1995. Una nueva escala bioestratigráfica y cronológica para el Cenozoico tardío de la parte austral de América del Sur. Pp. 47-74. En: Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. (M. T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni, eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Monografías 14, Madrid.
- Contreras, J. R. y M. I. Rosi. 1981a. Notas sobre los Akodontini argentinos (Rodentia, Cricetidae). I. *Abrothrix longipilis moerens* Thomas, 1919 en el Parque Nacional Nahuel Huapi. Historia Natural, 1:209-212.
- Contreras, J. R. y M. I. Rosi. 1981b. Notas sobre los Akodontini argentinos (Rodentia, Cricetidae). II. *Akodon andinus andinus* (Philippi, 1868) en la provincia de Mendoza. Historia Natural, 1:233-236.

- Cordero, G.A. y C. W. Epps. 2012. From desert to rainforest: Phenotypic variation in functionally important traits of bushy-tailed Woodrats (*Neotoma cinerea*) across two climatic extremes. *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 135-153.
- D'Elía, G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, 19: 307–323.
- D'Elía, G.. En prensa. *Pearsonomys* Patterson, 1992. En: *Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia* (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- D'Elía, G., A. Ojeda, F. Mondaca y M. H. Gallardo. 2006. New data of the long-clawed mouse *Pearsonomys annectens* (Cricetidae, Sigmodontinae) and additional comments on the distinctiveness of *Pearsonomys*. *Mammalian Biology*, 71: 39-51.
- D'Elía, G., U.F.J. Pardiñas, P. Teta y J.L. Patton. 2007. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana* 71: 187-194.
- D'Elía, G., U. F. J. Pardiñas y P. Teta. En prensa. Abrotrichini D'Elía, Pardiñas, Teta et Patton, 2007. En: *Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia* (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- De Santis, L. J. M. y E. R. Justo. 1980. *Akodon (Abrothrix) mansoensis*, sp. nov., un nuevo ratón lanoso de la Provincia de Río Negro, Argentina (Rodentia, Cricetidae). *Neotropica* 26:121-127.
- Dickerman, A. W. 1992. Molecular systematics of some New World muroid rodents. Tesis de Doctorado no publicada. University of Wisconsin-Madison, USA.
- Ellerman, J. R. 1941. The families and genera of living rodents. Volume II. Family Muridae. British Museum, Natural History, London.
- Engel, S. R., K. M. Hogan, J. F. Taylor y S. K. Davis. 1998. Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 15: 35-49.
- Espinosa, M. B., A. D. Vitullo y M. S. Merani. 1991. Chromosomes of the Argentine Andean mouse, *Akodon andinus* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 56: 124-125.
- Feijoo M., G. D'Elía, U.F.J. Pardiñas y E.P. Lessa. 2010. Systematics of the southern Patagonian-Fuegian endemic *Abrothrix lanosus* (Rodentia: Sigmodontinae):

- phylogenetic position, karyotypic and morphological data. *Mammalian Biology*, 75: 122–137.
- Gallardo, M. H. 1982. Chromosomal homology in southern *Akodon*. *Experiencia*, 38: 1485-1487.
- Gallardo, M. H., G. Aguilar y O. Goicoechea. 1988. Systematics [sic] of sympatric cricetid *Akodon* (*Abrothrix*) rodents and their taxonomic implications. *Medio Ambiente*, 9: 65-74.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9, 83-91.
- Goloboff P. A., J. S Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. Ramírez y C. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324-332.
- Goloboff P. A., J. M. Carpenter, J. S. Arias y D. R. Miranda-Esquivel. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24: 1-16.
- González-Acuña, D.A., D. Del Castro, L. Moreno-Salas, J.C. Torres Mura y E. Mey. 2005. New records of sucking lice (Insecta: Phthiraptera: Anoplura) on rodents (Mammalia: Rodentia: Muridae) from Chile. *Mastozoología Neotropical*, 12: 249-251.
- Gyldenstolpe, N. 1932. A manual of Neotropical sigmodont rodents. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Stockholm (ser. 3) 11:1-164.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana: Zoology*, 46:1-524.
- Hershkovitz, P. 1966. South American swamp and fossorial rats of the scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 31: 81-149.
- Hershkovitz, P. 1993. A new central Brazilian genus and species of sigmodontine rodent (Sigmodontinae) transitional between akodonts and oryzomyines, with a discussion of muroid molar morphology and evolution. *Fieldiana: Zoology*, n.s., 75: 1-18.
- Hooper, E.T. y G.G. Musser. 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 123:1-57.

- Justo, E.R., C.I. Montalvo y L.J.M. De Santis. 1987. Contribución al conocimiento de *Akodon longipilis suffusus* Thomas, 1903 (Cricetidae, Sigmodontinae) en la Argentina. *Geotrópica*, 33: 83-88.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales* 1: 1-8.
- Kelt, D. A. 1994. The natural history of small mammals from Aisen Region, southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67:183-207.
- Lessa, E. P., G. D'Elfa y U. F. J. Pardiñas. 2010. Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian-Fuegian rodents. *Molecular Ecology*, 19: 3031-3037.
- Le Boulengé, E., P. Legendre, C. de Le Court, P. Le Boulengé-Nguyen y M. Languy, 1996. Microgeographic morphological differentiation in muskrats. *Journal of Mammalogy*, 77: 684–701.
- Liascovich, R. C., R. M. Bárquez y O. A. Reig. 1989. A karyological and morphological reassessment of *Akodon (Abrothrix) illuteus* Thomas. *J. Mamm.* 70:386-391.
- Liedloff, A.C. 1999. Mantel Nonparametric Test Calculator. Version 2.0. School of Natural Resource Sciences, Queensland University of Technology, Australia.
- Lozada, M., J. A. Monjeau, K. M. Heinemann, N. Guthmann y E. C. Birney. 1996. *Abrothrix xanthorhinus*. *Mammalian Species*, 540: 1-6.
- Macholan, M. 2001. Multivariate analysis of morphometric variation in Asian *Mus* and Sub-Saharan *Nannomys* (Rodentia: Muridae). *Zoologischer Anzeiger*, 240: 7–14.
- Mann Fischer, G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana: Zoología*, 40: 1-342.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209–220.
- Marchán-Rivadeneira, M. R., P. A. Larsen, C. J. Phillips, R. E. Strauss y R. J. Baker. 2012. On the association between environmental gradients and skull size variation in the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 623-634.
- Massoia, E. 1983 La alimentación de algunas aves del Orden Strigiformes en la Argentina. *El Hornero (Número Extraordinario)*: 124-148. Buenos Aires.

- Matschie, P. 1898. Hamburger Magalhaensische Sammelreise, Säugethiere. Hamburg. 29 pp., 1 pl.
- Meserve, P. L., D. A. Kelt y D. R. Martínez. 1991a. Geographical ecology of small mammals in continental Chile Chico, South America. *Journal of Biogeography*, 18: 179-187.
- Meserve, P. L., B. K. Lang, R. Murúa, A. Muñoz Pederos y L. A. González. 1991b. Characteristics of a terrestrial small mammal assemblage in a temperate rainforest in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural.*, 64: 157-169.
- Meserve, P. L., B. K. Lang y B. D. Patterson. 1988. Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy*, 69: 721-730.
- Moreira J. y J. A. de Oliveira. 2011. Evaluating diversification hypotheses in the South American cricetid *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (Rodentia: Sigmodontinae): An appraisal of geographical variation based on different character systems. *Journal of Mammalian Evolution*, 18:201-214.
- Morgan, C.C. y D. H. Verzic. 2006. Morphological diversity of the humerus of the south american subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, 87:1252-1260.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton. 1993. Family Muridae. In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, ed. D. E. Wilson y D. A. M. Reeder, 501-755. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3rd ed., ed. D. E. Wilson y D. A. M. Reeder, 894-1531. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Ojeda, A.A., G. D'Elía y R. A. Ojeda. 2005. Taxonomía alfa de *Chelemys* y *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae): el número diploide de ejemplares topotípicos de *C. macronyx* y *E. mordax*. *Mastozoología Neotropical*, 12: 79-82.
- Orr, M.R. y T.B. Smith. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 502-506.
- Ortiz, P. E. y U. F. J. Pardiñas. 2001. Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Tafi (Tucuman, Argentina): Taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana*, 38: 3-26.
- Ortiz, P. E., J.P. Jayat y U. Pardiñas. 2011. Fossil sigmodontine rodents of Northwestern Argentina: taxonomy and paleoenvironmental meaning. Pp. 301-316.

- En: Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina (J.A. Salfity y R.A. Marquillas, eds.), SCS Publisher, Salta Argentina.
- Ortiz, P.E., D. A. García López, M. J. Babot, U.F.J. Pardiñas, P. J. Alonso Muruaga, J. P. Jayat. 2012a. Exceptional Late Pliocene microvertebrate diversity in northwestern Argentina reveals a marked small mammal turnover. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 361-362: 21-37.
- Ortiz, P. E., J. P. Jayat y S. J. Stepan. 2012. A New fossil phyllotine (Rodentia, Sigmodontinae) from the late Pliocene in the Andes of northern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1429–1441.
- Osgood, W. H. 1925. The long-clawed south American rodents of the genus *Notiomys*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 12:112-125.
- Osgood, W. H. 1943. The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 30:1-268.
- Pacheco, V. 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Tesis de doctorado no publicada. The City University New York, New York, USA.
- Palma, R. E., P. A. Marquet y D. Boric-Bargetto. 2005. Inter and intraspecific phylogeography of small mammals in the Atacama Desert and adjacent areas of northern Chile. *Journal of Biogeography* 32: 1931-1941.
- Palma, R. E., R. A. Cancino y E. Rodríguez-Serrano. 2010. Molecular systematics of *Abrothrix longipilis* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy*, 91: 1102-1111.
- Palma R. E., D. Boric-Bargett, F. Torres-Pérez, C.E. Hernández y T.L. Yates. 2012. Glaciation Effects on the Phylogeographic Structure of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Southern Andes. *PLoS ONE* 7: e32206. doi:10.1371/journal.pone.0032206.
- Parada A, U. F. J. Pardiñas, J. Salazar-Bravo, G. D'Elía y R.E. Palma. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 960-968.
- Pardiñas, U. F. J. 1995. Capítulo 11. Los roedores cricétidos. Pp. 229-256. En: *Evolución climática y biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (M.T.

- Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni, eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Monografías 14, Madrid.
- Pardiñas, U.F.J. 1999. Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la Región Pampeana (sector Este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Tesis de doctorado no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Pardiñas, U. F. J. En prensa. Nuevos datos sobre *Scapteromys herskovitzi* (Rodentia: Cricetidae) del plioceno de argentina. Ameghiniana.
- Pardiñas U. F. J., G. D'Elía y P. Ortiz. 2002. Sigmodontinos Fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. Mastozoología Neotropical, 9: 209-252.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta, S. Cirignoli y D. H. Posdestá. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra-andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. Mastozoolología Neotropical, 10: 69-113.
- Pardiñas, U.F.J. y P. Teta. 2007. Micromamíferos del sector oriental de la Altiplanicie del Somuncurá (Río Negro, Argentina). Mastozoología Neotropical 14: 271-278.
- Pardiñas, U. F. J., G. D'Elía y P. Teta. 2008b. Una introducción a los mayores sigmodontinos vivos: revisión de *Kunsia* Hershkovitz, 1966 y descripción de un nuevo género (Rodentia: Cricetidae). Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 66: 509-594
- Pardiñas U.F.J., D.E. Udrișar Sauthier, P. Teta y G. D'Elía. 2008a. New data on the endemic Patagonian long-clawed Mouse *Notiomys edwardsii* (Rodentia: Cricetidae). Mammalia 72: 273-285.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta y G. D'Elía. 2010. Roedores sigmodontinos de la región pampeana: historia evolutiva, sistemática y taxonomía. Pp. 9-36. En: Biología y ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina (J. Polop y M. Busch, eds.). Editorial Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Pardiñas U.F.J., P. Teta, G. D'Elia y E.P. Lessa. 2011. The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego. Biological Journal of the Linnean Society, 103: 495–513.
- Paruelo J.M., A.B. Beltrán, O.E. Sala E.G. Jobbágy y R.A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. Ecología Austral 8: 85-104.

- Patterson, B. D. 1992. A new genus and species of long-clawed mouse (Rodentia: Muridae) from temperate rainforests of Chile. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 106: 127-145.
- Patterson, B.D. 1999. Contingency and determinism in mammalian biogeography: the role of history. *Journal of Mammalogy*, 80:345-360.
- Patterson, B. D., M. H. Gallardo y K. E. Freas. 1984. Systematics of mice of the subgenus *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) in southern South America, with the description of a new species. *Fieldiana, Zoology, new series*, 23: 1-16.
- Patterson, B. D., P. L. Meserve y B. K. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 70:67-78.
- Patterson, B. D., P. L. Meserve y B. K. Lang. 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 71:620-633.
- Patterson, B. D., M. Smith y P. Teta. En prensa. Genus *Abrothrix* Waterhouse, 1837. En: *Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia* (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- Patton, J. L., P. Myers y M. F. Smith. 1989. Electromorphic variation in selected South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae), with comments on systematic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54: 347-359.
- Patton, J. L. y M. F. Smith. 1992. Evolution and systematics of akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. In *Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú*, ed. K. R. Young y N. Valencia, 83-103. *Memorias del Museo de Historia Natural*. Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Pearson, O. P. 1983. Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, southern Argentina. *Journal of Mammalogy*, 64: 476-492.
- Pearson, O. P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *Journal of Zoology (London)*, 202:225-237.
- Pearson, O. P. 1992. Reproduction in a South American mouse, *Abrothrix longipilis*. *Anat. Rec.* 234:73-88.
- Pearson, O. P. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2: 99-148.

- Pearson, O. P. y A. K. Pearson. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. In *Mammalian biology in South America*, ed. M. A. Mares y H. H. Genoways, 129-142. The Pymatuning symposia in ecology. Pittsburgh, Pennsylvania: University of Pittsburgh.
- Pearson, O. P. y H. A. Lagiglia. 1992. "Fuerte de San Rafael": una localidad tipo ilusoria. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael (Mendoza, Argentina)*, 12: 35-43.
- Pearson, O. P. y M. F. Smith. 1999. Genetic similarity between *Akodon olivaceus* and *Akodon xanthorhinus* (Rodentia: Muridae) in Argentina. *Journal of Zoology*, 247: 43-52.
- Philippi, R. A. 1858. Beschreibung einiger neuen chilenischen Mäuse. *Arch. Naturges.* 24:77-82.
- Philippi, R. A. 1900. Figuras i descripciones de los murideos de Chile. *Anal. Mus. Nac. Chile* 14:9-64.
- Pine, R. H. 1973. Una nueva especie de *Akodon* (Mammalia: Rodentia: Muridae) de la Isla de Wellington, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 4: 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.
- Pine, R. H., P. Angle y D. Bridge. 1978. Mammals from the sea, mainland and islands at the southern tip of South America. *Mammalia* 42:105-114.
- Pine, R. H., S. D. Miller y M. L. Schamberger. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43:339-376.
- Prevosti, F. J. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. *Cladistics*, 26: 456-481.
- Prevosti, F. J. y U. F. J. Pardiñas, U. F. J. En prensa. The heralds: carnivores (Carnivora) and sigmodontine rodents (Cricetidae) in the Great American Biotic Interchange. En: *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Book Series* (Rosenberger & Tejedor, eds.).
- Reig, O.A. 1972. The evolutionary history of the South American cricetid rodents. Tesis de doctorado no publicada. University of London.
- Reig, O. A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology London*, 181: 227-241.

- Reig, O. A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", 2: 164-190.
- Reig, O. A. 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology*, London, 192: 257-281.
- Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439. En: *High altitude tropical biogeography* (F. Vuilleumier and M. Monasterio, eds.). Oxford University Press, London.
- Reig, O. A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). Pp. 347-400. En: *Studies in Neotropical Mammalogy. Essays in honor of Philip Hershkovitz* (B. D. Patterson y R. M. Timm, eds.). Chicago: Field Museum of Natural History.
- Reig, O. A. 1994. New species of Akodontine and Scapteromyine rodents (Cricetidae) and new records of *Bolomys* (Akodontini) from the upper Pliocene and middle Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana*, 31: 99-114.
- Reig, O.A. y O.J. Linares. 1969. The occurrence of *Akodon* in the Upper Pliocene of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 50: 643-647.
- Reis, S.F., L.M. Pessoa y R.E. Strauss. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13: 509-520.
- Reise, D. y W. Venegas. 1987. Catalogue of records, localities and biotopes from research work on small mammals in Chile and Argentina. *Gayana: Zoología* 51:103-130.
- Rice, W.R. y E.E. Hostert. 1993. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution*, 47: 1637-1653.
- Rodríguez, V. A. y G. R. Theiler. 2007. Micromamíferos de la región de Comodoro Rivadavia (Chubut, Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 14: 97-100.
- Rodríguez, M., R. Montoya y W. Venegas. 1983. Cytogenetic analysis of some Chilean species of the genus *Akodon* Meyen (Rodentia, Cricetidae). *Caryologia* 36:129-138.
- Rodríguez-Serrano, E., R. A. Cancino y R. E. Palma. 2006. Molecular phylogeography of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy*, 87: 971-980.

- Rodríguez-Serrano, E., R. E. Palma y C. E. Hernández. 2008a. The evolution of ecomorphological traits within the Abrothrichini (Rodentia: Sigmodontinae): A bayesian phylogenetics approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 473-480.
- Rodríguez-Serrano, E., C. E. Hernández y R. E. Palma. 2008b. A new record and an evaluation of the phylogenetic relationships of *Abrothrix olivaceus markhami* (Rodentia: Sigmodontinae). *Mamm. Biol.* 73:307-317.
- Salazar-Bravo, J. U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*, 42: 250-261.
- Sanborn, C. C. 1947. Geographical races of the rodent *Akodon jelskii* Thomas. *Fieldiana: Zoology*, 31: 133-142.
- Schneider, C.J., T.B. Smith, B. Larison y C. Moritz C. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: ecological gradients vs. rainforest refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96: 13 869-13 873.
- Sierra-Cisternas, C. X. 2010. Filogeografía de *Abrothrix longipilis* (Rodentia: Sigmodontinae). Tesis de licenciatura no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1991. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution*, 8: 85-103.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 149-177.
- Smith, M. F. y J. L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution*, 6: 89-128.
- Smith, M. F., D. A. Kelt y J. L. Patton. 2001. Testing models of diversification in mice in the *Abrothrix olivaceus/xanthorhinus* complex in Chile and Argentina. *Molecular Ecology*, 10: 397-405.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA.

- Spotorno, A. O. 1986. Systematics and evolutionary relationships of Andean phyllotine and akodontine rodents. Tesis de Doctorado no publicada. University of California, Berkeley.
- Spotorno, A. E. 1992. Parallel evolution and ontogeny of simple penis among New World cricetid rodents. *Journal of Mammalogy*, 73: 504-514.
- Spotorno, A. E., C. Zuleta y A. Cortes. 1990. Evolutionary systematics and heterochrony in *Abrothrix* species (Rodentia, Cricetidae). *Evolutionary Biology*, 4: 37-62.
- Stein, B. 2000. Morphology of Subterranean Rodents. Pp. 19-61. En: *Life Underground. The biology of subterranean rodents* (E.A. Lacey, J.L. Patton y G.N. Cameron, eds.). University of Chicago Press.
- Steppan, S. J. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana, Zoology, new series*, 80: 1-112.
- Strauss, R.E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Systematic Zoology*, 34: 381–396.
- Strauss, R.E. 2010. Discriminating groups of organisms. Pp. 73-91. En: *Morphometrics for Nonmorphometricians* (E. Ashraf, ed.). *Lecture Notes in Earth Sciences* 124, Springer-Verlag.
- Tate, G. H. H. 1932. The taxonomic history of the South and Central American akodont rodent genera: *Thalpomys*, *Deltamys*, *Thaptomys*, *Hypsimys*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Abrothrix*, *Scotinomys*, *Akodon* (*Chalcomys* and *Akodon*), *Microxus*, *Podoxymys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus*, *Notiomys*, and *Blarinomys*. *American Museum Novitates*, 582:1-32.
- Teta, P., U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía. 2006. “Abrotrichinos”. Pp. 192-197. En: *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución* (R. M. Barquez, M. D. Díaz y R. A. Ojeda, eds). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán, Argentina,
- Teta, P, G D'Elia, UFJ Pardiñas, P Jayat y P Ortiz. 2011. Phylogenetic position and morphology of *Abrothrix illutea* Thomas, 1925, with comments on the incongruence between gene trees of *Abrothrix* (Rodentia, Cricetidae) and their implications for the delimitation of the genus. *Zoosystematics and Evolution*, 87: 227–241.

- Teta, P. y U. F. J. Pardiñas. En prensa. Genus *Notiomys* Thomas, 1890. En: Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- Teta, P., U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía. En prensa. Genus *Chelemys* Thomas, 1903. En: Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- Teta, P., U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía. En prensa. Genus *Geoxus* Thomas, 1919. En: Mammals of South America. Volume 2 - Rodentia (J. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press.
- Thomas, O. 1916. The grouping of the South-American Muridae commonly referred to Akodon. *Annals and Magazine of Natural History*, series 8, 8:336-340.
- Thomas, O. 1919. On small mammals collected by Sr. E. Budin in north-western Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History*, series 9, 3:199-212.
- Thomas, O. 1927. On a further collection of mammals made by Sr. E. Budin in Neuquen, Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History*, series 9, 19:650-658.
- Thomas, O. 1929. The mammals of Señor Budin's Patagonian Expedition, 1927-28. *Annals and Magazine of Natural History*, series 10, 4:35-45.
- Vences, M., J.M. Guayasamín, A. Miralles y I. de la riva. 2013. To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. *Zootaxa* 3636: 201–244.
- Voss, R. S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyiinae rodents (Muroidea): Patterns of morphological evolution in a small adaptative radiation. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188: 259-493.
- Voss, R.S. y A.V. Linzey. 1981. Comparative gross morphology of male accessory glands among Neotropical Muridae (Mammalia: Rodentia) with comments on systematic implications. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 159:1-41.
- Waterhouse, G. R. 1837. Numerous species of *Mus*, forming part of the collection presented by Charles Darwin, Esq. from the southern coast of South America. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1837: 15-21.
- Weksler M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data.

- Weksler, M., A.R. Percequillo y R.S. Voss. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, 3537: 1-29.
- Wiens, J.J. y M.R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology*, 46: 332-345.
- Wilkinson, M., 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics*, 11: 297-308.
- Yáñez, J., W. Sielfeld, J. Valencia y F. Jaksic. 1978. Relaciones entre la sistemática y la morfometría del subgénero *Abrothrix* (Rodentia: Cricetidae) en Chile. *An. Inst. Patagonia* 9:185-197.