

Análisis electroforético y biométrico de dos especies de *Phyllotis* en Chile Central y sus híbridos experimentales*

Electrophoresis and biometric analyses of two *Phyllotis* species
from Central Chile and their experimental hybrids

ANGEL E. SPOTORNO y LAURA I. WALKER

Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina – Universidad de Chile,
Casilla 6556 – Santiago 7, Chile

RESUMEN

La separación a nivel de especies de Phyllotis darwini darwini y Phyllotis xanthopygus vaccarum (previamente conocida como Phyllotis darwini vaccarum) en Chile Central ha sido recientemente propuesta. Con el objeto de comprobar ausencia de flujo génico y detectar una posible diferenciación morfológica entre ambas formas, se estudiaron muestras provenientes de seis poblaciones naturales y cuatro híbridos experimentales, por medio de técnicas electroforéticas y biométricas. Se encontraron diez alelos propios de una o de la otra forma, y ningún heterocigoto en especímenes colectados en la naturaleza, aun en el caso de individuos capturados en el mismo lugar. Las distancias genéticas de Nei y Rogers intraespecíficas resultaron ser consistentemente menores que las interespecíficas; el dendrograma y el árbol de Fitch-Margoliash calculados presentaron una topología concordante. Por lo tanto, la separación genética entre estas dos especies es probablemente completa. La separación morfológica fue evidente en el análisis multivariado de dieciocho medidas corporales y craneanas, con los híbridos ubicados en posiciones relativas intermedias o mezclados con sus padres. Los principales determinantes en el análisis de componentes principales fueron las longitudes de pata e intermolar y en el análisis discriminante, las de cola, foramen de incisivos y base craneana. Se postula que xanthopygus es una especie derivada con respecto a darwini; ello provee una explicación posible para una parte de la divergencia observada.

Palabras-clave: Aislamiento genético, darwini, vaccarum, Filogenia.

ABSTRACT

The specific separation of Phyllotis darwini darwini and Phyllotis xanthopygus vaccarum (formerly Phyllotis darwini vaccarum) in Central Chile has been recently proposed. In order to test the implied absence of gene flow and to detect a possible morphological differentiation of them, six population samples and four experimental hybrids were studied with electrophoretic and biometric techniques. Ten alleles were found in one or the other form, with no heterozygotes between these particular alleles detected in field specimens, even in the case where both forms came from the same sites. Intraspecific Nei and Rogers genetic distances were consistently much lower than interspecific ones; the calculated dendrogram and Fitch-Margoliash tree adopted concordant topologies. Thus, genetic separation is probably complete between the two species. Morphological separation was apparent in the multivariate analysis of eighteen body and cranial measurements, with hybrids at intermediate or mixed relative positions. Tail, foot and intermolar lengths were found as the main determinants in principal component analysis the same as tail, incisive foramen and skull base in discriminant analysis. It is postulated that xanthopygus is a derived species with respect to darwini; this provides a possible explanation for some of the observed divergence.

Keywords: Genetic isolation, darwini, vaccarum, Phylogeny.

* Trabajo financiado por Proyecto N° 517-813, Departamento de Desarrollo de la Investigación, Universidad de Chile y Proyecto Especial de Citogenética OBA-Chile.

Trabajo invitado

(Recibido 4 de marzo de 1983. Aceptado 14 de marzo de 1983).

En Chile Central se encuentran dos formas de *Phyllotis darwini* (Waterhouse) (Rodentia, Cricetidae): *darwini* en la costa y Valle Central y *vaccarum* en las montañas de los Andes por sobre los 2.000 m de altura. Dado que una población de Paiguano mostraba intergradación entre caracteres de ambas formas (Osgood, 1943), tradicionalmente se les ha considerado como subespecies (Pearson 1958). Sin embargo, recientemente hemos mostrado que al cruzar en el laboratorio individuos de las dos formas, se obtienen híbridos infértiles, según Walker et al. (en prensa); además, las formas parentales presentaban drásticas diferencias cromosómicas. Por tanto, hemos propuesto que se trata de dos especies plenas, a las cuales les corresponderían los nombres de *Phyllotis darwini* (Waterhouse) y *Phyllotis xanthopygus vaccarum* Thomas respectivamente.

Tal proposición implica ausencia de flujo génico entre estas formas y eventualmente una posible diferenciación morfológica. El presente trabajo fue realizado con el objeto de encontrar evidencias empíricas para apoyar o refutar ambas implicaciones, a través del análisis electroforético y biométrico de individuos de varias poblaciones y de algunos de sus híbridos experimentales obtenidos en nuestro laboratorio.

MATERIAL Y METODOS

Electroforesis

Muestras de riñón, hígado, hemolizado y plasma sanguíneo fueron colectados de animales recién sacrificados y mantenidas en freezer a -15 y -60°C . Los homogenizados fueron sometidos a electroforesis en geles de almidón, según las técnicas de Selander et al (1971). Las enzimas y proteínas estudiadas fueron (siglas corresponden a las utilizadas en Harris & Hopkinson, 1977): PEP-B, C y D, EST-D, GPI, SOD, ACON, PGM, ADA, MDH, ADH-etanol y hexanol, GOT, AK, ME, NP, ICD, MPI, SDH, GPI, LDH, EAP, G-6PDH, 6PGD, ALD, ACP, GAPDH, alfa GPD, albúminas y hemoglobinas. Sus alelos son designados en texto con iniciales seguidas de un número que

expresa la movilidad en milímetros desde el origen.

Las frecuencias génicas calculadas fueron sometidas a análisis según Nei (1972) para calcular distancias génicas y estimar tiempo de divergencia. El dendrograma fue construido con el algoritmo de promedios UPGM (Sneath & Sokal 1973). Dadas las propiedades no aditivas de tales distancias (Patton et al. 1981), también se calcularon las distancias según Rogers (1972), que expresan en medidas métricas los cambios acumulados en las frecuencias génicas, y que por tanto pueden sumarse; el árbol fue construido según el método de Fitch & Margoliash (1967), utilizando los programas computacionales GENDIST y EVOLVE de la University of California, Berkeley (Duncan & Phillips, 1980).

Análisis Biométrico Multivariado

Cuatro medidas corporales fueron tomadas con regla milimetrada en el espécimen fresco (longitud cuerpo, longitud cola, longitud de la oreja y longitud de pata posterior con uña); otras catorce medidas craneanas fueron tomadas con Vernier de 0.05 mm de precisión. Estas aparecen en la Fig. 1 y en la Tabla 2. Fueron sometidas a análisis de componentes principales (Sneath & Sokal 1973) por medio del programa computacional disponible en la Universidad Austral e implementado por Pedro Fernández de La Reguera. También se utilizó análisis discriminante (Sneath & Sokal, 1973) por medio del programa computacional preparado por la Universidad de Pittsburgh, SPSS-10/Ki, disponible en la Universidad Austral. Una buena discusión de los supuestos y usos de ambos tipos de análisis puede encontrarse en Neff & Smith (1979).

Especímenes examinados

Especímenes colectados en las localidades siguientes fueron utilizados en el análisis electroforético (entre paréntesis se consignan número de individuos analizados / número de individuos incluidos en el cálculo de distancias): *P. darwini*, Coquimbo (2/2), Las Breas (10/6) y Farellones (2/2); *P. xanthopygus vaccarum*, Farellones (7/5),

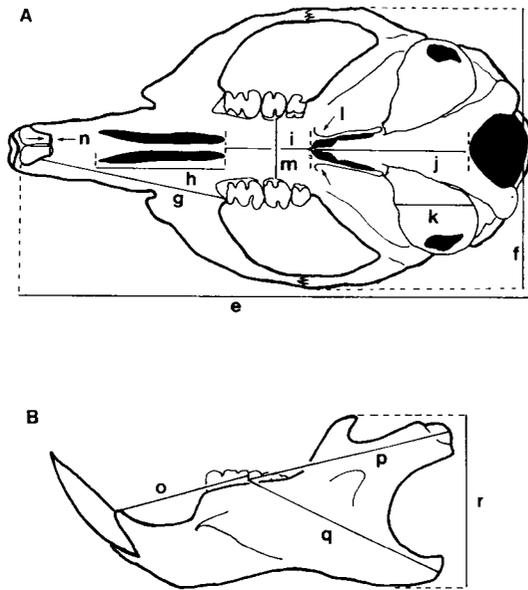


Fig. 1: Vista basal del cráneo (A) y lateral de la mandíbula (B) de un filotino, ilustrando las medidas realizadas para el análisis biométrico, señaladas con letras minúsculas; sus nombres aparecen en Tabla 2.

View of a phyllotine skull, basal (A) and lateral (B), showing the measurements taken for biometric analysis (small letters); names are listed in Table 2.

Lo Valdés (5/4) y Las Melosas (2/2); con fines comparativos se incluyeron *P. xanthopygus chilensis*, Putre (3/3) y *P. osgoodi*, Parinacota (2/2).

Para el análisis multivariado se seleccionó una muestra de especímenes adultos que se conservaban enteros. Ellos se han numerado correlativamente para su mención en el texto (con asterisco se marcan aquellos analizados electroforéticamente). Proviene de las siguientes localidades: *P. darwini*, Vallenar 1 y 2, Coquimbo 3 al 6, Fray Jorge 7 y 8, La Dehesa 9 y Farellones 10 y 11; *P. xanthopygus vaccarum*, Farellones 12* al 14*, Lagunillas 15 y 16, Lo Valdés 17* al 21*, 22 y Las Melosas 23. También se incluyó un tercer grupo formado por cuatro híbridos adultos obtenidos en el laboratorio (para detalles, véase Walker et al. (en prensa)). Estos se identifican también por números de orden: especímenes 24 y 25* (hijos de hembra 19 y macho de Los Dominicos), espécimen 26 (hijo de hembra de Aucó y macho 13 de Farellones) y espécimen

27 (de hembra 14 de Farellones y macho de Coquimbo). La mayor parte del material aquí examinado también fue identificado cromosómicamente según Walker et al. (en prensa).

RESULTADOS

El examen detallado de los distintos alelos detectados electroforéticamente permitió identificar cuatro alelos que se encuentran sólo en las tres poblaciones de *xanthopygus vaccarum* y en ninguna otra población de la muestra analizada: ADA+56, ADH hexanol-7, 6PGD+12 y ACP+8. Por otra parte, ADH hexanol-5, PEP-C+18 y ADH-etanol-14 son únicos de *darwini* y estaban en todas las poblaciones examinadas en este trabajo. Además los alelos PEP-C+22 y PEP-B+24 estaban presentes en *xanthopygus vaccarum*, aunque también pueden encontrarse en algunos ejemplares de *xanthopygus* de Putre y en *osgoodi*. Finalmente, los alelos ADA+46, ICD+22 y 6PGD+10 estaban presentes en las poblaciones de *darwini* y en otras poblaciones con cierta frecuencia, pero no en *xanthopygus vaccarum*. No se encontró ningún heterocigoto para estos alelos en material de Chile Central, ni aun en especímenes de las dos formas colectados en Farellones en la misma línea de trampas. La muestra del único híbrido examinado electroforéticamente resultó pequeña, y sólo se pudo detectar heterocigosis para ADA.

El análisis cuantitativo de la variación electroforética se resume en la Tabla 1, donde aparecen las distancias genéticas calculadas entre todas las poblaciones. Las poblaciones de *darwini* entre sí y las de *xanthopygus vaccarum* entre sí presentaron distancias genéticas similares, que resultaron inferiores a 0.1 unidades de distancia genética. La Fig. 2 muestra gráficamente la agrupación de poblaciones basadas en tales distancias. El árbol de Fitch-Margoliash, basado en las distancias de Rogers (Fig. 2b), conservó la topología general del dendrograma basado en distancias de Nei (Fig. 2a) y, en particular, las diferencias entre todas las poblaciones de *darwini* con todas las poblaciones de *xanthopygus vaccarum*.

TABLA 1

Distancias genéticas calculadas según Nei (sobre la diagonal) y Rogers (bajo la diagonal) para distintas poblaciones de *Phyllotis darwini*, *xanthopygus* y *osgoodi*.

Genetic distances calculated following Nei (up right) and Rogers (lower left) of various *P. darwini*, *xanthopygus* and *osgoodi* populations.

Poblaciones		a	b	c	d	e	f	g	h
a	xanthop. Farellones	—	.020	.050	.333	.313	.288	.251	.498
b	xanthop. Lo Valdés	.039	—	.065	.316	.286	.264	.252	.500
c	xanthop. Las Melosas	.082	.089	—	.392	.353	.333	.305	.580
d	darwini Farellones	.301	.287	.332	—	.049	.038	.240	.503
e	darwini Coquimbo	.282	.260	.309	.075	—	.025	.247	.524
f	darwini Las Breas	.284	.261	.305	.077	.070	—	.194	.483
g	xanthop. Putre	.239	.234	.275	.224	.237	.205	—	.392
h	osgoodi Parinacota	.398	.397	.450	.411	.414	.402	.341	—

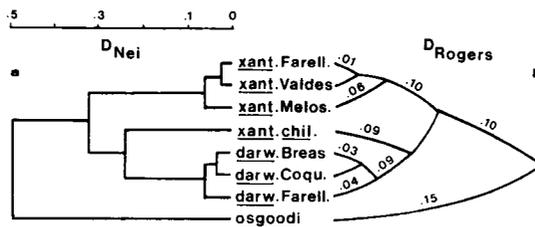


Fig. 2: Distancias genéticas en poblaciones de *Phyllotis*. a) Dendrograma basado en distancias según Nei, agrupadas por el algoritmo UPGM. b) Arbol de Fitch Margoliash basado en distancias de Rogers.

Genetic distances in *Phyllotis* populations, a) Dendrogram based on Nei distances, grouped by UPGM, b) Fitch Margoliash tree based on Rogers distances.

El análisis de componentes principales (ACP) determinó un eje 1 (Fig. 3) que explica el 57.2% del total de variación. Dada su alta correlación (Tabla 2) con variables que estiman tamaño y edad (i.e. longitud de rostro, aquí detectada por diastema, foramen antero-palatal y las medidas de mandíbula), probablemente distribuyó los individuos según sus tamaños, no discriminando en absoluto a los grupos *darwini* y *xanthopygus*. Las medidas originales del espécimen 15 mostraron ser las menores del grupo y evidentemente se trata de un individuo adulto joven.

El eje 2, que es calculado ortogonalmente al 1 y por tanto independiente estadísticamente, explicó el 9.6% del total de variación de la muestra y recogió aquella determinada principalmente por las longitudes de cola, pata y distancia intermolar (Tabla 2). Aquí hay un componente claramente discriminativo, ya que los individuos

de las dos formas se separan en dos grupos sin ninguna superposición (Fig. 3), exceptuando la del espécimen más joven recién mencionado. Los híbridos se presentaron intermedios o mezclados con las formas parentales.

El eje 3 (Fig. 4), también ortogonal a los dos primeros, explicó el 8.1% del total de variación y distribuyó a los individuos de ambas formas según las longitudes de bulla y de la base del cráneo postpalatal (Tabla 2). En particular, resalta la segregación de los especímenes 17 al 22, que resultan ser todos los *xanthopygus* provenientes de Lo Valdés.

El análisis discriminante se realizó con el objeto de comprobar si la asignación de los individuos a cada grupo era correcta. Sus resultados se muestran en Tabla 2 y Fig. 5, donde los individuos se ubican en los respectivos grupos sin superposición alguna. La función 1, que acumuló el 85% de la variación total de las variables seleccionadas (Tabla 2), discriminó netamente a todos los individuos *darwini* de los *xanthopygus*. Las probabilidades "a posteriori" de asignar un espécimen a los tres grupos definidos "a priori" resultaron ser siempre superiores a 0.95. La excepción es el espécimen 16, *xanthopygus*, cuya probabilidad es de 0.71 y con una segunda probabilidad de 0.29 de ser asignado al grupo de híbridos. En la Fig. 5 se aprecia que ello se debe a la función discriminante 2, que recoge el 15% de la variación total y que separa netamente a los híbridos. Cabe hacer notar que el espécimen 15 presentó una probabilidad de 0.99 de ser asignado a su grupo *xanthopygus*.

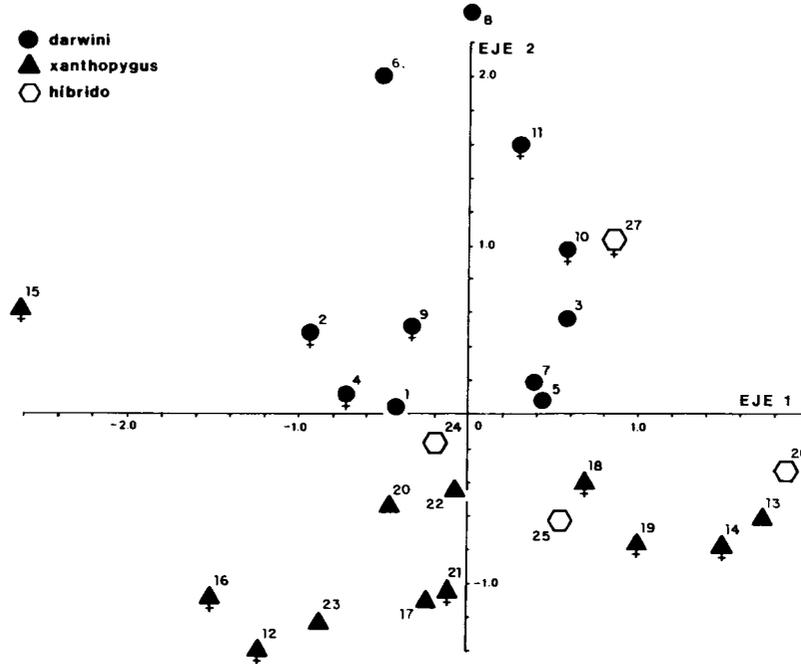


Fig. 3: Ubicación en ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales, de individuos *P. darwini*, *P. xanthopygus vaccarum* y sus híbridos experimentales, según dieciocho medidas corporales; hembras se señalan con cruz inferior al símbolo.

Relative positions of *P. darwini*, *P. xanthopygus vaccarum* individuals and experimental hybrids in the first two axes of principal component analysis, according to eighteen body measurements; females are marked with crosses.

TABLA 2

Medidas de longitud usadas en el análisis biométrico, sus correlaciones (“loadings”) con los ejes 1, 2 y 3 en el análisis de componentes principales (ACP), y sus coeficientes canónicos en el análisis discriminante (AD).

Length measurements used in biometric analysis with loadings in the first three axes of principal component analysis (ACP), and canonical coefficients in the discriminant analysis (AD)

Medidas	Ejes ACP			AD	
	1	2	3	1	2
a. Cuerpo	.78	.21	.16		
b. Cola	.47	-.50	.48	-.93	-.50
c. Oreja	.65	.34	-.06		
d. Pata posterior	.34	.49	.41	.35	.47
e. Longitud cráneo	.97	.05	.00		
f. Ancho cráneo	.93	-.02	.04		
g. Diastema	.95	-.04	-.04	.18	.21
h. Foramen	.91	-.13	.13	-.58	.22
i. Longitud paladar	.64	-.34	.04	.12	.41
j. Base cráneo	.89	.18	-.21	.61	-.17
k. Bulla	.44	.44	-.64	-.29	-.21
l. Postpaladar	-.27	.46	.69	.43	-.26
m. Intermolar	.42	.63	.06	.48	.18
n. Ancho incisivos	.78	-.27	-.18	-.28	-.62
o. Mandíbula 1	.80	.08	-.07	-.43	-.91
p. Mandíbula 2	.90	-.11	-.03		
q. Mandíbula 3	.93	-.18	.12		
r. Altura mandíbula	.90	-.05	.17		

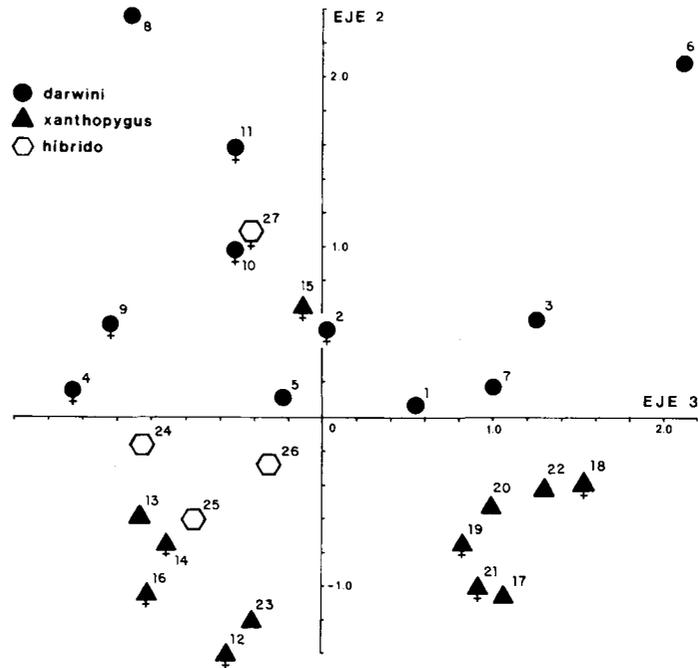


Fig. 4: Ubicación en ejes 2 y 3 del análisis de componentes principales de individuos *P. darwini*, *P. xanthopygus vaccarum* y sus híbridos experimentales.

Relative positions of *P. darwini*, *P. xanthopygus vaccarum* individuals and experimental hybrids in the second and third axes of principal component analysis.

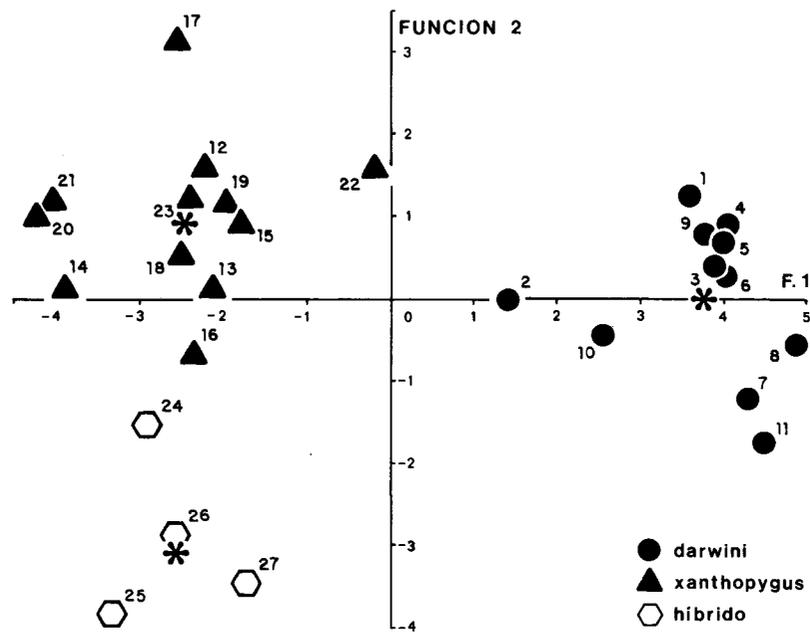


Fig. 5: Posiciones relativas de los individuos de la muestra según dos funciones discriminantes canónicas basadas en 18 medidas corporales y en la asignación de tres grupos "a priori". Los asteriscos marcan centroides de grupos.

Relative positions of sampled individuals according to two discriminant functions based on eighteen body measurements and assignment to three "a priori" groups. Asterisks mark the group centroids.

DISCUSION

La detección de alelos exclusivos para cada una de las dos formas aquí examinadas, así como la ausencia de sus correspondientes heterocigotos en las poblaciones de Chile Central, constituyen fuertes evidencias respecto de la ausencia de flujo génico entre tales formas. Incluso individuos capturados en la misma línea de trampas en Farellones no mezclan caracteres, lo que corrobora su separación a nivel específico. Un total de diez alelos permite separar inequívocamente material proveniente de Chile Central, aunque sólo cuatro son diagnósticos de *xanthopygus vaccarum* y otros tres de *darwini*.

El análisis cuantitativo basado en distancias genéticas también es consistente con dicha segregación, dada la concordante topología del dendrograma y del árbol de Fitch-Margoliash. Se trata, en efecto, de dos líneas filéticas bien distintas genéticamente, cuyo tiempo de separación puede datarse en alrededor de un millón y medio de años, usando el modelo propuesto por Nei (1972). Sin embargo, tal cifra está sujeta a grandes variaciones, dependiendo de los supuestos considerados. En efecto, su monto puede variar hasta en un orden de magnitud, según se usen proteínas de alta o baja tasa de sustitución, cf. Sarich (1977) y Ferguson (1980). En cualquier caso, tal separación muestra ser anterior a las separaciones de las poblaciones dentro de cada especie, las que podrían remontarse a unos 200 ó 400 mil años antes del presente.

La divergencia genética aquí descrita electroforéticamente concuerda con la sustancial divergencia cromosómica encontrada entre *darwini* y *xanthopygus vaccarum* por Walker et al. (en prensa). Sin embargo, la posición de la población de *xanthopygus chilensis* junto a *darwini* (Fig. 2) no concuerda con la información cromosómica. De dicha información se desprendería que *xanthopygus chilensis* debería ubicarse con el resto de *xanthopygus* más que con *darwini*; tal vez la pequeña muestra utilizada debilita su ubicación final en la topología aquí presentada. En cambio, la posición alejada de *osgoodi* es concordante con la inferida a partir de datos cromosómi-

cos (Spotorno & Walker, 1979; Walker et al., 1979).

El análisis biométrico de esta muestra también es coincidente con el electroforético respecto de la separación de *darwini* y *xanthopygus*, porque tanto el ACP como el análisis discriminante separaron netamente ambos grupos. Cabe consignar que la variable de más importancia en el eje 2 del ACP resultó ser la distancia intermolar. Esta particular técnica multivariada sirve además para detectar aquellas variables que, independientemente del tamaño absoluto usualmente removido en el primer eje, describen porciones del espacio fenotípico característico del material estudiado. Puesto que a las diferencias en distancia intermolar se agregan las diferencias en la altura de la corona de molares, bastante menor en *darwini* que en varias subespecies de *xanthopygus* (Simonetti & Spotorno, 1981), podemos afirmar que estas dos especies se habrían diferenciado principalmente en estructuras relacionadas con la masticación. Este hecho resulta particularmente interesante en el contexto de un grupo de especies progresivamente herbívoras (Hershkovitz, 1962). En contraste, el largo de la oreja, que recogería la variable tamaño de oreja que ha servido para diferenciar *darwini* de *vaccarum* (Osgood, 1943), no parece tener ningún peso importante en ninguno de los análisis multivariados (Tabla 2). Posiblemente nuestro estimador no recoge totalmente las variaciones previamente observadas.

La segregación de la población de Lo Valdés de sus coespecíficos *xanthopygus* en el eje 3 del ACP es inesperada y requiere de un comentario adicional, en especial porque individuos provenientes de Boca-toma, localidad ubicada 200 m más abajo de Lo Valdés, fueron considerados como pertenecientes a otra especie, *Phyllotis wolffhuegeli* Mann 1945, colocada más tarde en la sinonimia de *vaccarum* por el primer revisor (Pearson, 1958). Creemos que Guillermo Mann percibió ciertas diferencias entre los *darwini* y *vaccarum* colectados en el mismo valle y que el mapa de Osgood, (1943, p. 203), al mostrar ausencia de *vaccarum* en Chile, le indujo a pensar que el material nuevo examinado constituía una

nueva especie y no la simple extensión de otra descrita para el otro lado de los Andes. En segundo lugar, la población de Lo Valdés aquí examinada se diferencia electroforéticamente del resto de *vaccarum* (Fig. 2) tanto como cualquier otro par de poblaciones de una misma especie. Por tanto, tal diferenciación sería sólo fenotípica y su origen podría atribuirse a factores locales que deberían ser dilucidados en estudios posteriores. En todo caso, cabe notar el hecho de que la hembra 19, que se ubica perfectamente en el grupo de Lo Valdés, presenta dos hijos híbridos números 24 y 25, que se ubican fenotípicamente con el resto de *xanthopygus* y no con su madre (Fig. 4).

La muestra de híbridos, aunque pequeña, aparece fenotípicamente intermedia con respecto a los padres, lo que ha sido también observado en híbridos interespecíficos de peces (Neff & Smith, 1979), analizados con estas mismas técnicas. La excepcional ubicación del híbrido 27 entre los especímenes *darwini*, en contraste con la posición intermedia de los otros híbridos (Fig. 4), parece constituir otro ejemplo de la disminución en la integración del fenotipo en híbridos interespecíficos (Neff & Smith, 1979), y, en este caso particular, con predominio de las características *darwini*. Nótese que la madre de 27 (hembra 14) se ubica bien con sus coespecíficos *xanthopygus*, de manera que se puede descartar un supuesto efecto maternal. La única otra excepción a los grupos determinados en el ACP es *xanthopygus* 15, espécimen joven que se ubica con *darwini*. Si esta última observación es válida para todos los jóvenes *xanthopygus*, es posible explicar ambas excepciones, postulando que, a partir de una condición *darwini* ancestral, se ha diferenciado una condición *xanthopygus* derivada. Obviamente, tal hipótesis sobre la evolución de este grupo de especies debe ser puesta a prueba en un estudio más amplio. Sin embargo, su plausibilidad aumenta al considerar la polaridad en la secuencia *darwini-xanthopygus* posible de inferir a partir de datos cromosómicos. En efecto, todos los cromosomas *xanthopygus* presentan grandes bloques de heterocromatina paracentromérica que están ausentes o son

muy pequeños en el cariotipo *darwini* (Walker, et al, en prensa) y es más parsimonioso aceptar una ganancia de heterocromatina que una pérdida en todos los cromosomas. Más aún, los datos de corona molar indican que *darwini* y su pariente cromosómico más cercano, *magister* (Walker et al., 1979), presentan molares similarmente bajos (1.14 mm Tabla 1; Simonetti & Spotorno, 1981) en contraste con las coronas altas (1.32 a 1.50 mm) presentadas por las distintas subespecies de *xanthopygus*, lo que sugiere mayor especialización de éste a la dieta herbívora. En tal caso, no sólo se han descrito las diferencias taxonómicas que distinguen un grupo de especies, sino que también se avanza una explicación sistemática (Spotorno, 1979) respecto del origen y los posibles factores ecológicos que han influido en la particular historia evolutiva del grupo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Prof. J.L. Patton, del Museum of Vertebrate Zoology, U. of California, Berkeley, el acceso y guía para el uso del Laboratorio de Electroforesis durante la estadía del primer autor financiada por una beca de estudios de la OEA, así como al Department of Zoology de la misma Universidad por las facilidades computacionales. Igualmente, el acceso a los programas para biometría de la U. Austral, durante la asistencia del segundo autor al Curso dirigido por el Prof. H. Campos. Finalmente, la ayuda del Sr. Juan Oyarce O. en los trabajos de terreno y bioterio.

LITERATURA CITADA

- DUNCAN T & R PHILLIPS, eds (1980) A guide to computing facilities and applications for the Life Sciences. Vol. 2, University of California, Berkeley.
- FERGUSON A (1980) Biochemical systematics and evolution. John Wiley and Sons, New York.
- FITCH W & E MARGOLIASH (1967) Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279-284.
- HARRIS H & DA HOPKINSON (1976) Handbook of enzyme electrophoresis in Human Genetics. North-Holland, Amsterdam.
- MANN G (1945) Dos nuevas especies de roedores. *Biológica* 1: 95-113.
- NEFF NA & GR SMITH (1979) Multivariate analysis of hybrid fishes. *Systematic Zoology* 28: 176-196.
- NEI M (1972) Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- NEI M (1975) Molecular population genetics and evolution. North-Holland, Amsterdam.
- OSGOOD WH (1943) The mammals of Chile. Field Museum Natural History, Zoological Series 30: 1-268.
- PATTON JL, SL SHERWOOD & SY YANG (1981) Biochemical systematics of chaetodipine pocket mice, genus *Perognathus*. *Journal of Mammalogy* 62: 477-492.

- PEARSON OP (1958) A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. University of California Publications in Zoology 56: 391-496.
- ROGERS JS (1972) Measures of genetic similarity and genetic distance. University of Texas Publication 7213: 145-153.
- SARICH VM (1977) Rates, sample sizes and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. Nature 265: 24-28.
- SELANDER RK (1971) Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). University of Texas Publication 7103: 49-90.
- SIMONETTI J & AE SPOTORNO (1981) Divergencia adaptativa en la radiación filotina. Medio Ambiente 5: 88-95. .
- SNEATH PHA & RR SOKAL (1973) Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- SPOTORNO AE (1979) Contrastación de la macrosistemática de roedores caviomorfos por análisis comparativo de la morfología reproductiva masculina. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 12: 97-106.
- SPOTORNO AE & LI WALKER (1979) Análisis de similitud cromosómica según patrones de bandas G en cuatro especies chilenas de *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). Archivos de Biología y Medicina Experimentales 12: 83-90.
- WALKER LI, AE SPOTORNO & J ARRAU (en prensa) Cytogenetic and reproductive studies of two nominal sub-species of *Phyllotis* and their experimental hybrids. Journal of Mammalogy.
- WALKER LI, AE SPOTORNO & R FERNANDEZ-DONOSO (1979) Conservation of whole arms during chromosomal divergence of phyllotine rodents. Cytogenetics and Cell Genetics 24: 209-216.