

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación, proveen suficiente evidencia acerca de la real diversidad y distribución del género *Thylamys* en Sudamérica. En base a estas evidencias, se discute las implicancias de estos cambios sobre su diversidad, biogeografía, y conservación. En cada una de ellas, se evalúa las hipótesis previas planteadas, y se plantea algunas perspectivas para futuras investigaciones.

Diversidad

La diversidad de las pequeñas raposas del género *Thylamys* ha sido revisada. Aquí, se ha definido, caracterizado, e identificado siete especies dentro del género, en donde cinco (Gardner, 1993) o seis especies (Palma, 1997) se reconocían previamente. Una situación similar se presenta en Perú, donde dos especies válidas: *T. pallidior* y *T. tatei*, son aquí reconocidas en lugar de sólo *T. elegans* (Pacheco et al., 1995).

La distinción de estas siete especies se basa en la revisión de caracteres discretos mencionados previamente en las descripciones y presentes en el material examinado. Aunque en algunos casos se presenta ligera variación geográfica, ésta es mínima o indicativa de un rango subespecífico (e.g., *soricinus*). El pequeño tamaño de las muestras obliga a interpretar estos resultados con cautela. Osgood (1943), Handley (1957) y Hershkovitz (1959), sugirieron que las especies en *Thylamys* representaban un gradiente de variación en tamaño y coloración, lo cual llevaría a considerarlos como subespecies del taxón más antiguo dentro del género: *Marmosa pusilla* Desmarest 1804. La evidencia

disponible no soporta esta hipótesis de variación clinal, aunque ésta podría presentarse en el caso de algunas subespecies.

El análisis de variación morfométrica soportó la distinción de *Thylamys elegans* con respecto a *T. pallidior* y *T. tatei*. Mientras que en *elegans* el dimorfismo sexual es evidente en la mayoría de medidas craneales y dentales (ver Palma, 1997), en las poblaciones peruanas sólo una medida (ASB) presentó variación sexual significativa en *T. tatei*. Esta carencia de dimorfismo sexual se ha señalado como indicativa de diferencias en ciclos de vida, específicamente en los sistemas de apareamiento para *Monodelphis* (ver Pine et al., 1985; Ventura et al., 1998). Las diferencias morfométricas entre taxa también fueron significativas en el análisis geográfico de Perú y Chile, con los taxa de mayor tamaño (*tatei* y *elegans*) ocupando los extremos geográficos. Otra diferencia específica sería la menor variación geográfica exhibida por *T. pallidior* a lo largo de su más amplio rango de distribución, como comparado con *T. elegans*.

Bajo su más reciente definición (Palma, 1997), *Thylamys elegans* era un complejo de especies que incluía al menos tres especies. Al referirse a las poblaciones de Perú como *elegans*, Gardner (1993) y Pacheco et al. (1993) incluyeron implícitamente a *pallidior* y explícitamente a *tatei*, como sinónimos. Las razones para el uso de *tatei* como un sinónimo de *elegans* (Gardner y Creighton, 1989), no han sido sustentadas en ningún estudio. La presencia de *T. venustus*, o *T. e. coquimbensis* nunca ha sido documentada para Perú. Hershkovitz (1992b) extendió la distribución de *T. pallidior* a la sierra sur de Perú. Palma (1995) hizo lo mismo en el extremo norte de Chile, pero no reconoció su presencia en Perú.

Aunque ocupan hábitats muy similares, *Thylamys tatei* y *T. pallidior* no se presentan simpátricamente en Perú. Sin embargo, este estudio muestra que ambas especies son claramente diferenciable en base a características del pelaje y del cráneo, además de un mayor tamaño en las dimensiones externas y craneo-dentales. Palma (com. pers.), en base a material aquí identificado como *T. tatei*, ha demostrado su separación a nivel molecular, de *T. elegans* y *T. pallidior*.

Biogeografía

En general, el conocimiento previo de la distribución y sistemática de *Thylamys* no ha permitido reconstruir los patrones de dispersión y especiación en este género. La mayoría de hipótesis recientes (ver Creighton, 1985; Palma, 1995) se basa en distribuciones incompletas para muchas especies, o en listas taxonómicas desactualizadas. A pesar de haberse mencionado la probable presencia de hasta cinco taxa en su territorio, hasta el momento, el Perú no ha sido incluido en tales hipótesis.

Entre las hipótesis biogeográficas previamente propuestas para *Thylamys*, la mayoría considera su distribución como básicamente subtropical, y al Chaco como la mayor barrera para su dispersión. Thomas (1902) sugirió una separación geográfica de especies, con el grupo *elegans* (andino) y el grupo *marmota* (paraguayo) distinguibles en base al desarrollo de los bordes supraorbitales, y separados por el Chaco. Creighton (1985) postuló un origen templado para *pusillus*, con posterior dispersión a la región andina (dando origen a los taxa andinos) y al Chaco subtropical. En el escenario propuesto por Palma (1995), *venustus* sería el taxón más basal, a partir del cual los taxa restantes (excepto *velutinus*, no incluido) se habrían originado. Nuevos análisis por Palma y Yates (1998)

hallaron una relación muy estrecha entre *pusillus* y *macrurus*, pero no fueron concluyentes respecto a la relación entre *pallidior*, *elegans* y *venustus*.

La presente separación de *Thylamys* en grupos geográficos, posiblemente equivalentes a unidades naturales (i.e., grupos monofiléticos), e información actualizada de su distribución, permite proponer una hipótesis preliminar de relaciones entre especies y su origen. Recientes estudios de E. Palma (com. pers.), en base a análisis moleculares para la mayoría de especies aquí reconocidas, proveen un adecuado esquema para la discusión.

Aunque los *Thylamys* del grupo Paraguayo: *pusillus* y *macrurus*, comparten muchas características, ellos difieren en extensión geográfica. Mientras *pusillus* ocupa todo el Chaco subtropical hasta las regiones templadas del sur de Sudamérica, *macrurus* está aparentemente restringido a los bosques subtropicales al este del Río Paraguay. Por sus particulares características, *T. velutinus* aparece como un taxón muy divergente y al mismo tiempo ocupando un hábitat muy diferente (el Cerrado) en el lado más oriental de la distribución de *Thylamys*. De acuerdo a hipótesis previas de ancestros tropicales para taxa actualmente en áreas templadas y abiertas (ver Palma, 1995), *macrurus* pudo haber originado, vía dispersión al norte y al oeste, a *velutinus* y *pusillus* (respectivamente). Estos eventos habrían ocurrido, no necesariamente al mismo tiempo, durante las fluctuaciones climáticas y procesos de expansión/contracción de bosques y savanas, de los últimos cinco millones de años (Plioceno-Pleistoceno).

De la evaluación de caracteres morfológicos, es notoria una mayor similaridad entre *macrurus* y *pusillus* (Tabla 4), lo que indicaría una diferenciación más reciente de estos taxa, respecto a la

probable divergencia de *velutinus*. Palma y Yates (1998) afirman que el cambio en hábitat, suelos, y topografía a cada lado del río Paraguay (ver Myers, 1892), más que un probable evento vicariante, sería el responsable de esta diferenciación. De este modo, *pusillus* habría sido un exitoso dispersor, pero la oportunidad para colonizar los Andes fue reservada para el ancestro del grupo Andino, un taxón quizás relacionado a *venustus* (Palma y Yates, 1998).

La exitosa colonización de los Andes habría ocurrido cuando éstos alcanzaron su mayor elevación, durante los últimos dos millones de años (Plio-Pleistoceno; Simpson, 1978). Algunas poblaciones de *venustus*, residentes en la región adyacente al Chaco, se habrían dispersado “pasivamente” por la elevación de los proto-Andes, a ambientes más templados de mayores altitudes.

Parte de estas poblaciones pudieron migrar al lado occidental, mientras que otras se adaptaban y especiaban, dando origen a las poblaciones ancestrales de *elegans* (en la vertiente occidental) y de *pallidior* (en la Puna), respectivamente. Tanto el matorral desértico occidental como la Puna, corresponden a las características semi-desérticas y templadas del propuesto centro de origen de este grupo (ver Potts y Behrensmeyer, 1992).

Estos primeros taxa pudieron dispersarse posteriormente. Mientras *elegans* fue limitado por el Desierto de Atacama al norte, *pallidior* migró al norte y sur siguiendo los Andes. Ciertos caracteres craneales sugieren una mayor proximidad entre *pallidior* y *tatei* (Tabla 4), por lo que el aislamiento de poblaciones marginales de *pallidior* (al norte de su distribución), para dar origen a *tatei*, sería resultado de posteriores eventos climáticos. En una época más reciente, *pallidior* habría migrado altitudinalmente, desde la región altoandina, para ocupar los valles de la vertiente occidental. A este

desplazamiento se debería la actual presencia de *Thylamys pallidior* en los desiertos entre el norte de Chile (Palma, 1995) y el centro del Perú.

La presente hipótesis se basa principalmente en el estudio de los caracteres morfológicos en especies y subespecies de *Thylamys*. Algunos datos cromosómicos, que refuerzan relaciones entre taxa, han sido tomados de Palma y Yates (1998). Un análisis molecular involucrando la mayoría de estos taxa ha sido realizado por el Dr. E. Palma (com. pers.), confirmando en parte estas hipótesis. Sin embargo, existen discrepancias respecto al origen y modo de dispersión de los taxa de la vertiente occidental (*tatei* y *elegans*), así como su relación a *pallidior*, por lo cual futuros estudios deben considerar a estos tres taxa con mayor detalle.

Conservación

Los patrones de distribución y la posible historia evolutiva del género, nos llevan a evaluar las posibles amenazas para las áreas ocupadas por especies de *Thylamys*. La mayoría de ellas ocupa hábitats no amazónicos, por lo que la información respecto a su estado de conservación es fragmentada. Por lo mismo, la posibilidad que estas especies se encuentren en riesgo actual o potencial debe ser evaluada y señalada.

Entre las especies incluidas en *Thylamys*, sólo *T. velutinus* ha sido considerada como muy rara (Palma y Yates, 1998). Ahora se sabe que su distribución es incluso más amplia que la de otras especies (Palma, 1995; Vieira y Palma, 1996). Algunas especies (*macrurus* y *tatei*), ocupan rangos muy estrechos de distribución, lo que impide conocer su real abundancia local. La lista roja de especies

de IUCN sólo lista a *T. macrurus* como especie de “bajo riesgo, no amenazada” (LR/nt; ver Hilton-Taylor, 2000). Sin embargo, es necesario conocer los requerimientos de hábitat y los factores de riesgo de sus poblaciones, antes de asignar prioridades de conservación a las especies de *Thylamys* reconocidas en este estudio.

Para el caso de las especies Peruanas, la legislación respectiva sobre Fauna amenazada (Decreto Supremo N° 013-99 -AG) señala a *Thylamys elegans* como especie en situación rara, una de las categorías de menor riesgo. El criterio aplicado parece ser la escasez de reportes y desconocimiento de su distribución; bajo este criterio, la mayor parte de pequeños mamíferos peruanos se encontraría en esta misma categoría. El reconocimiento de dos especies de *Thylamys*, con disímiles rangos geográficos, obliga a reconsiderar la situación. La especie *T. pallidior* tiene una distribución muy amplia en Perú, además de tener el mayor rango latitudinal dentro del género. Por el contrario, *T. tatei* representa una especie endémica, siendo actualmente conocida sólo entre las latitudes 9° y 11° Sur. Por ello, propongo considerar a *Thylamys tatei* como especie en situación rara, en reemplazo de *T. elegans*.

Las áreas naturales protegidas en el Perú cubren poco más del 9% de su superficie, con muy pocas áreas incluyendo hábitats no amazónicos (Rodríguez y Young, 2000). De acuerdo a su distribución geográfica, *Thylamys pallidior* estaría protegida en las Reservas de Pampa Galeras (Ayacucho), Paracas (Ica), y Salinas y Aguada Blanca (Arequipa), así como en el Santuario Nacional Lagunas de Mejía (Arequipa). Por el contrario, *T. tatei*, una especie endémica y de distribución restringida, sólo estaría protegida en la Reserva Nacional de Lachay (Lima).

Sistemática de *Thylamys* (mamalia: didelphimorphia: marmosidae). Un estudio de las poblaciones asignadas a *Thylamys elegans* en Perú. Solari Torres, Sergio Alcides.

Tesis UNMSM

Es recomendable evaluar la similaridad entre los patrones de distribución de *Thylamys* y otros géneros de pequeños mamíferos en hábitats no Amazónicos del Perú, de manera que sea posible mapear áreas de alta diversidad y/o endemismo para ellos, permitiendo su protección conjunta (Rodríguez y Young, 2000). Estos hábitats y organismos no son generalmente considerados al momento de decidir estrategias de conservación (Mares, 1992), pero su distribución y relaciones evolutivas pueden determinar patrones biogeográficos que merecen ser conservados. Un énfasis especial debe darse a los hábitats no amazónicos del Neotrópico, los cuales alojan muchas historias únicas, como aquella que dio origen a este diverso e interesante grupo de “pequeñas marmosas”.