

RESULTADOS

DESCRIPCION DEL GENERO *THYLAMYS* GRAY, 1843

El género *Thylamys* (sensu stricto) es equivalente al grupo *elegans* de Tate (1933) y a las definiciones como género por Creighton (1984), Gardner y Creighton (1989) y Hershkovitz (1992b).

Sin embargo, no corresponde al subgénero definido por Matschie (1916), Cabrera (1919, 1958), Gilmore (1941), o al género propuesto por Reig et al. (1985, 1987).

Comprende especies de pequeño a mediano tamaño, con una longitud total menor a 310 mm y cola menor a 160 mm. El patrón de pelaje es tricolorado, aclarándose del dorso hacia los lados y vientre, formando un patrón claramente delimitado (Tate, 1933). El dorso es generalmente pardo-grisáceo, notoriamente más oscuro sobre la línea media dorsal y más clara hacia los flancos (Figura 3).

En la región dorsal, el pelaje es más largo y sedoso, generalmente más de las 3/4 partes de su longitud basal son de color gris mate oscuro. Un parche de coloración dorsal medial se proyecta también sobre los hombros. La coloración se extiende hasta la cabeza, entre las orejas, y puede alcanzar el área entre los ojos, proyectándose hacia la punta de la nariz como una angosta banda grisácea. Los anillos oculares pueden ser escasamente desarrollados, bien marcados alrededor de los ojos (Fig. 3), o extendidos notoriamente hacia adelante.

La coloración ventral en *Thylamys* es muy variable, pudiendo ser gris, ante, crema, blanquecina, o totalmente blanca, dependiendo de la coloración del extremo distal de los pelos, los cuales presentan una extensiva coloración gris pizarra en sus bases. El pelaje ventral claro

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

Tesis UNMSM

Figura 3.- Individuo adulto, hembra, de *Thylamys*, proveniente del Bosque de Zárate, sierra de Lima.

Se aprecia las características principales del género, como son: el patrón dorsal bicolorado, anillos oculares desarrollados, y orejas proporcionalmente largas.

puede extenderse a todo el vientre, o a sólo una angosta franja media en la región pectoral, dependiendo de la presencia de bandas grisáceas intermedias entre el pelaje dorsal y ventral.

En *Thylamys*, la distribución de vibrisas, tanto en la cabeza como en las extremidades (ver Brown, 1971; Brown y Yalden, 1973), para cada mitad lateral es:

- a) Superciliares: 2
- b) Genales: 5-6
- c) Submentales: 3
- d) Inter Ramales: 2
- e) Antebraquiales: 1
- f) Anconeales: 1
- g) Carpales: 3-4

Al igual que en los otros Marmosidae, el marsupio está ausente y las mamas se encuentran expuestas sobre la región abdominal. Además de éstas, se presentan generalmente dos pares de mamas pectorales, con una fórmula total de 7-1-7, o rara vez 9-1-9 (Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b).

Las manos y los pies son relativamente pequeños, al igual que los dedos (Creighton, 1984); ambos se hallan densamente cubiertos por pelos blancos o blanco-cremosos. La pata posterior es corta (< 17 mm) y el cuarto dedo es el más largo, pero proporcionalmente corto respecto a la longitud de la pata. Las garras son generalmente cortas (Tate, 1933; Creighton, 1984). Los cojines thenar e hipotenar (ver Creighton, 1984) nunca se fusionan con los interdigitales.

La cola es corta, sobrepasando ligeramente el 50-55 % de la longitud total en la mayoría de especies, excepto en *velutinus* donde es menor del 45% (Petter, 1968; Palma, 1995; Vieira y Palma, 1996). La cola puede almacenar grasa estacionalmente (incrasación), quizás en relación a su supervivencia en hábitats marcadamente estacionales.

La cola se halla cubierta por pequeñas escamas dispuestas anularmente (>35/cm), con triadas de pelos de similar longitud (2,5-3,5 escamas) en el extremo posterior de cada escama, dándole un aspecto ligeramente peludo a la cola. La combinación de disposición anular y borde posterior casi recto de las escamas (Tate, 1933) es única entre los Marmosidae. La cola puede ser clara o escasamente bicoloreada, según la pigmentación de los pelos dorsales, y en algunos casos, particoloreada. La cola es ligeramente prensil, usando únicamente la porción ventral modificada (sulcus) del extremo distal para sujetarse.

Cranealmente, el género se caracteriza por la forma de los nasales, los cuales están ligeramente expandidos a la altura de la sutura máxilo-frontal (Thomas, 1894; Allen y Chapman, 1897; Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b). Thomas (1894) fue el primero en sugerir que esta condición podría ser diagnóstica para el grupo, al señalar que *elegans* y *grisea* la compartían. Hershkovitz (1992b) mencionó explícitamente que, una escasa expansión de los nasales a nivel de la sutura máxilo-frontal es una característica única de *Thylamys*. La expansión puede llegar a ser casi indistinguible, pero en general varía entre especies. Igualmente, los nasales se angostan o expanden posterior a dicha sutura, produciendo patrones distintivos de acuerdo a la combinación de ambas características.

Los procesos supraorbitales no son desarrollados en la mayoría de especies (Thomas, 1894; Tate, 1933), aunque algunas especies y “adultos viejos” pueden mostrar procesos muy marcados y expandidos lateralmente. Los procesos supraorbitales se proyectan sobre la caja craneana en forma paralela o divergente, pero pueden converger sobre la línea media, dando origen a la cresta sagital. Una cresta lambdoidea se presenta en algunos “adultos viejos”, especialmente en machos.

El paladar es altamente fenestrado, debido al desarrollo de los forámenes posteromediales, el alargamiento de los mesolaterales y la ocasional presencia de los maxilares en algunas especies (Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b). *Thylamys* es caracterizado por algunos autores (Gilmore, 1941; Reig et al., 1985, 1987) en base a su amplia fenestración. Tate (1933) mencionó fenestraciones posterolaterales inusualmente grandes en el grupo *elegans*.

La bula auditiva se halla proporcionalmente bien desarrollada, tiene forma semiesférica, y es relativamente elevada sobre el plano ventral (Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b). El proceso timpánico del alisfenoides se halla muy inflado, encerrando la mitad anterior de la cavidad timpánica en una protuberancia hemisférica, postero-externamente abierta, entre la bula y el ectotimpánico (Reig et al., 1987). Un elongado proceso desde la pared anterior de la bula hacia el piso del alisfenoides se presenta en *Thylamys* (Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b). La distancia entre las bulas es menor a 1,5 veces el ancho de una de ellas, lo cual se suele citar como diagnóstico (Creighton, 1984).

Respecto a su dentición, el tercer premolar superior (P3) es ligeramente mayor que el segundo (P2) en altura y longitud antero-posterior (Tate, 1933; Creighton, 1984; Hershkovitz, 1992b). Los

caninos están bien desarrollados, tanto superiores como inferiores. Los molares en general, y los tres primeros de la hilera superior en particular, muestran una gran compresión anteroposterior, con tendencia al desplazamiento del paracono del segundo molar (M2) hacia el borde externo (Tate, 1933) y una tendencia al incremento de su ancho. Los molares superiores son marcadamente comprimidos, con el metacono del M5 altamente reducido o ausente, lo que se ha sugerido como una condición derivada (Reig et al., 1987). El talónido del último molar inferior (m5) es desarrollado en *Thylamys* (Creighton, 1984; Reig et al., 1987).

La secuencia de erupción de los dientes sigue el patrón típico señalado por Tribe (1990), aunque el mismo autor señala que existen variantes en del género. Ninguno de los especímenes revisados mostró el patrón “intermedio”, de erupción simultanea del PM3 y el M5, aparentemente común en muestras de *Thylamys venustus* y *T. pusillus*.

Se presentan 13 vertebras torácicas en *Thylamys*, mientras que en el caso de las caudales el promedio es de 20 a 21. Estos datos son similares a los presentados por Hershkovitz (1992b).

Szalay (1982) y Hershkovitz (1992a) discutieron la significancia del patrón articular de los huesos del tobillo para la clasificación de los marsupiales. Hershkovitz (1992a) mostró que su distribución podía definir grupos más restringidos entre los Didelphimorphia. El patrón separado de las facetas articulares en el astrágalo se reportó para *Thylamys elegans* y *T. pallidior*, lo cual se confirma en especímenes de *Thylamys* de Perú (MUSM 16087) y *T. venustus* de Bolivia (CBF 002). Para el calcaneo, un patrón intermedio con tendencia al separado se encontraría en *Thylamys* (Hershkovitz, 1992a).

Aunque las características de la genitalia masculina han sido escasamente estudiadas, su variación ocurre generalmente a nivel genérico (Reig et al., 1987; Hershkovitz, 1992b; Martinelli y Nogueira, 1997). Como una generalidad, el pene es bífido y el canal de la uretra se continua como un surco sobre la cara interna de cada mitad (Hershkovitz, 1992b). En ejemplares de *Thylamys* de Perú, el glande es corto (6-7 mm), y su hendidura determina mitades relativamente cortas, con puntas terminales, y desembocadura subterminal de la uretra (Figura 4). Además, existe un pliegue en la cara interna de cada mitad que en ausencia de mayores detalles que los esquemas de Martinelli y Nogueira (1997), se considera como particular para *Thylamys*.

La presente descripción provee suficiente información acerca de la variación en algunos caracteres morfológicos para ayudar a diferenciar los taxa en estudio, e identificar adecuadamente las especies presentes en Perú. A continuación se describe la variación existente en diez caracteres morfológicos evaluados entre los doce taxa de *Thylamys* y *Lestodelphis halli*.

Figura 4.- Vista esquemática de la genitalia masculina de *Thylamys* (MUSM 16085), usando la nomenclatura sugerida por Martinelli y Nogueira (1997). Se observa algunas características propias del género, como el menor tamaño relativo del glande, la desembocadura subterminal de la uretra, y el pliegue en la cara interna de cada mitad del glande.

VARIACION DE LOS CARACTERES MORFOLOGICOS

En base a la información disponible y la revisión de ejemplares tipos y topotípicos, se considera los siguientes caracteres a ser evaluados en las especies de *Thylamys*. Cada una de ellas se describe anatómicamente, al igual que los diferentes estados que se presentan entre los taxa.

Externos.-

(01) Pelaje dorsal

El patrón de coloración dorsal de *Thylamys*, en el cual se pueden distinguir dos bandas dorsales, se ha señalado como diagnóstico del género (Hershkovitz, 1992b). La banda media dorsal es marcadamente notoria, por su coloración más oscura y su ancho, en *elegans*, *coquimbensis*, *soricinus*, *venustus*, *sponsoría*, *cinderella*, *janetta*, *pallidior*, *tatei*, *macrurus* y *pusillus* (Figura 5), mientras que en *velutinus* el contraste es menos notorio respecto a las laterales. En *sponsoría*, *soricinus* y *tatei*, la banda media dorsal es más oscura que en *venustus*, *elegans* y *pallidior* (respectivamente), con pelos igualmente de mayor longitud. Esta banda también es desarrollada y notoria en *Lestodelphys*.

(02) Anillos oculares

Los anillos oculares negruzcos son bien desarrollados y proyectados anteriormente en la mayoría de especies de *Thylamys*, con excepción de *velutinus*, *pusillus* y *macrurus*, en los cuales están limitados a anillos regulares alrededor de los ojos. Anillos oculares extendidos más allá de la periferia de los ojos se encuentran también en *Lestodelphys*.

(03) Pelaje ventral - coloración

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

Tesis UNMSM

El pelaje ventral muestra mucha variación en su patrón general, las cuales dependen de la propia coloración de los pelos, y las características de la banda formada por estos pelos. La coloración de estos pelos ventrales es notoriamente contrastante respecto a la banda dorsal y a las laterales, sobre todo por su color entero a lo largo de cada pelo, desde la base hasta la punta,

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

Tesis UNMSM

Figura 5.- Variación de la banda media dorsal en algunas especies de *Thylamys*. La banda es más oscura y ancha en la mayoría de taxa. De arriba a abajo: *pusillus* (CBF 012), *pallidior* (MVZ 173938), *tatei* (MVZ 135504), *elegans* (FMNH 22330) y *venustus* (CBF 002).

siendo variable entre especies (Figura 6). Es blanco nieve en *pallidior* y *coquimbensis*, blanco-crema o blanquecino en *elegans*, *tatei*, *janetta*, *pusillus*, *macrurus* y *velutinus*, y crema-ante en *soricinus*, *venustus*, *cinderella* y *sponsoría*. La coloración de los pelos ventrales en *Lestodelphys* es blanco nieve.

(04) Pelaje ventral - extensión longitudinal

Los pelos ventrales de color entero se disponen en *Thylamys* como una banda de extensión variable, tanto en longitud como en ancho (Figura 6). En cuanto a la longitud, la banda puede extenderse desde la barbilla hasta el pecho en *soricinus*, *venustus*, *cinderella* y *sponsoría*, o hasta el ano en *elegans*, *coquimbensis*, *janetta*, *pallidior*, *tatei*, *pusillus*, *macrurus* y *velutinus*. La banda de pelos de color entero se extiende hasta el ano en *Lestodelphys*.

(05) Pelaje ventral - ancho

Similar a la extensión longitudinal, el pelaje ventral claro se presenta de modo variable en cuanto a su ancho. Este ancho está determinado por la presencia y ancho de las bandas intermedias de pelaje, ocupando la zona entre el pelaje ventral y el lateral (Figura 6). Estas bandas incluyen pelos de base gris-pizarra a negruzco, con las puntas gris claro a crema-ante. Pueden ser ausentes o muy angostas (menos de 5 mm a cada lado), de manera que el pelaje claro se aprecia a todo lo ancho del vientre, como en *coquimbensis*, *pallidior*, *janetta*, *pusillus*, *macrurus* y *velutinus*. En otras especies, como *elegans*, *soricinus*, *venustus*, *cinderella*, *sponsoría* y *tatei*, las bandas intermedias son más anchas (7-10 mm), resultando en una banda clara medial de menor ancho. La coloración ventral en *Lestodelphys* es más similar al primer grupo, con una banda clara ancha y bien delimitada.

(06) Tamaño relativo de la cola respecto a la longitud cabeza y cuerpo

En general, se considera que la longitud relativa de la cola tiene relación con los hábitos arborícolas de los Marmosidae (Tate, 1933; Hershkovitz, 1992b). En *Thylamys*, existe cierta

Figura 6.- Variación del pelaje ventral en algunos taxa de *Thylamys*. La banda clara es más ancha o extendida en algunos taxa. De arriba a abajo: *pusillus* (CBF 012), *pallidior* (MVZ 173938), *tatei* (MVZ 135504), *elegans* (FMNH 22330) y *venustus* (CBF 002).

variación en el tamaño relativo de la cola, pero en general todas las especies, con excepción de *velutinus*, presentan la cola más larga que la longitud cabeza-cuerpo. A diferencia de la mayoría de especies en *Thylamys*, en *Lestodelphys* la cola es más corta que la longitud cabeza-cuerpo.

(07) Coloración del extremo distal de la cola

La coloración de la cola en *Thylamys* se debe a las características de los pelos (color, densidad) sobre las caras dorsal y ventral. Típicamente, la región dorsal es más oscura (gris plumizo o pardusco), mientras la ventral es blanca o blanquecina, y el patrón se continua a todo lo largo de la cola en la mayoría de especies, con excepción de *tatei* y *macrurus*. En *tatei* la punta presenta una coloración blanquecina, mientras que el tercio distal de la cola en *macrurus* es particolorado. El patrón bicolor dorso-ventral es variable incluso entre poblaciones de una misma especie, pudiendo ser muy conspicuo o escasamente bicolor. El engrosamiento por almacenamiento de grasa puede afectar la coloración de la cola. En *Lestodelphys* el patrón es bicolor, aunque la punta de la cola es ligeramente blanquecina.

Cráneo-dentales.-

(08) Forma de los nasales en la sutura máxilo-frontal

Considerado por la mayoría de autores como un carácter de naturaleza diagnóstica para el género (Herskovitz, 1992b), en realidad se trata de dos caracteres independientes. El primero se refiere a la expansión de los nasales en la sutura máxilo-frontal, que llega a ser mínima (con lados casi paralelos) en *elegans*, *coquimbensis*, *soricinus*, *venustus*, *cinderella*, *sponsoría* y *janetta*, mientras que en *pallidior*, *tatei*, *macrurus*, *pusillus* y *velutinus*, la expansión de los nasales es moderada, pero

apreciable (Figura 7). Los nasales se encuentran notoriamente expandidos en esta sutura en *Lestodelphys*.

(09) Forma de los nasales posterior a la sutura máxilo-frontal

El segundo carácter se refiere al angostamiento de los nasales posterior a la sutura máxilo-frontal, y es muy evidente al compararse con el nivel de expansión en dicha sutura. Esta condición varía entre un ligero angostamiento, como se presenta en *elegans*, *coquimbensis*, *pallidior*, *tatei*, y *velutinus*, a un muy escaso angostamiento, como es el caso de *soricinus*, *venustus*, *cinderella*, *sponsoría*, *janetta*, *macrurus*, y *pusillus* (Figura 8). En *Lestodelphys*, posterior al ensanchamiento, se produce un notorio angostamiento en los nasales.

(10) Procesos y crestas supraorbitales

Creighton (1984) sugirió que *Thylamys* no presentaba desarrollo de estas características, sin embargo en algunas especies puede haber un desarrollo notorio de estos procesos, mas no en todas (ver Thomas, 1894; Tate, 1933). En algunos individuos de la clase de edad 7 (adultos viejos) se observa un marcado engrosamiento de los bordes supraorbitales, relacionando su presencia al desarrollo ontogenético. Estos procesos supraorbitales son ausentes incluso en adultos viejos de *elegans*, *coquimbensis* y *soricinus*, ligeramente desarrollados en *venustus*, *cinderella*, *sponsoría*, *janetta*, *pallidior*, *tatei* y *pusillus*, y muy desarrollados en *macrurus* y *velutinus*. El desarrollo de estos procesos es ligero en *Lestodelphys*.

(11) Desarrollo de cúspides estilares y forma del ectoflexo en los molares superiores

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

Tesis UNMSM

Aunque la dentición es bastante conservativa en cuanto al número y disposición relativa de los dientes, existe una ligera variación en las cúspides de los molares de *Thylamys*. El desarrollo de una cúspide estilar “C” en el segundo y tercer molares superiores puede usarse para diferenciar ciertas especies en *Thylamys*, ya que sólo se presenta en *macrurus* y *pusillus*, pero en ninguna otra (Figura 9). La presencia de esta cúspide estilar modifica el extoflexo, presentándose un borde “aserrado” en vez de una típica muesca. Una cúspide estilar “C” y ectoflexo “aserrado” en los molares superiores se presenta también en *Lestodelphys*.

Figura 7.- Variación en la forma de los nasales a la altura de la sutura máxilo-frontal. A la izquierda, nasales mínimamente expandidos en *Thylamys elegans* (FMNH 22330), a la derecha, nasales moderadamente expandidos en *T. pallidior* (MVZ 173938)

Figura 8.- Variación en la forma de los nasales posterior a la sutura máxilo-frontal. A la izquierda, nasales angostándose ligeramente en *Thylamys tatei* (MVZ 135504), a la derecha, angostándose muy escasamente en *T. venustus janetta* (FMNH 29170)

Figura 9.- Variación en el desarrollo de cúspides estilares y la forma del ectoflexo en los molares superiores de *Thylamys*. Hilera superior, vista oclusal de los molares (M2-M4) del lado derecho de *T. pusillus* (CBF 012); se aprecia la cúspide estilar “C” y el patrón aserrado del ectoflexo. En la hilera inferior, vista de los mismos molares (M2-M4) en *T. venustus* (CBF 002)

ESPECIES RECONOCIDAS Y DISTRIBUCION DE *THYLAMYS*

Especies reconocidas

La variación presente en los caracteres estudiados permite reconocer siete especies en *Thylamys*, así como varias de las subespecies referidas por Tate (1933), Cabrera (1958) y Gardner (1993). Esta composición corresponde cercanamente al grupo *elegans* de Tate (1933), excepto por el reconocimiento de *bruchii*, *janetta*, *verax* y *marmota* como sinónimos de *pallidior*, *elegans*, *pusillus* y *macrurus*, respectivamente (ver Gardner, 1993), y la remoción de *Marmosa formosa* (un sinónimo de *Gracilinanus agilis*, según Gardner y Creighton, 1989). La especie *venusta* fue reconocida por Tate (1933), pero incluida como una subespecie o sinónimo de *elegans* por Cabrera (1958) y Gardner (1993). Sin embargo, fue nuevamente validada a nivel específico por Palma (1994).

Además de las seis especies reconocidas por Palma (1994), *Marmosa tatei* Handley 1957, muestra una combinación particular de caracteres morfológicos (Tabla 4) que permite distinguirla específicamente de *elegans*. El taxón *tatei* fue reconocido como especie por algunos autores (e.g., Honacki et al., 1982), pero fue incluida en *elegans* por Gardner (1993) y Palma (1997). Para determinar las afinidades de otros taxa a las especies reconocidas en este estudio, propongo diagnosis detalladas y reviso sus patrones de distribución en la siguiente sección y en otras referencias (Solari, en prep.).

Las poblaciones de *Thylamys* en Perú, previamente referidas a *T. venusta* (Tate, 1933) o *T. elegans* (Gardner, 1993; Palma, 1997) fueron reidentificadas en base a estos caracteres. El patrón de coloración ventral permite reconocer dos especies diferentes, mientras que la forma de los nasales las

distingue de *elegans* y *venustus* (Tabla 4). Al comparar estos especímenes con las descripciones originales y ejemplares tipo, se identificó a las especies *T. pallidior* y *T. tatei*.

Thylamys pallidior Thomas 1902 se distribuye en Perú, en la costa y sierra sur (ver Osgood, 1943; Pearson y Pearson, 1978), así como en la costa y sierra central (Thomas, 1902; Tate, 1933; Zuñiga, 1942). En tanto que *Thylamys tatei* Handley 1957 se encuentra únicamente en la costa norte, en Ancash (Streilein, 1982) y en el norte de Lima. La identificación y distribución de estas poblaciones se detalla en una sección posterior.

Hábitats principales y simpatría

Las siete especies de *Thylamys* que reconozco están distribuidas en el sur de Sudamérica, viviendo en ambientes abiertos y secos al este de los Andes, tales como el Chaco y la Pampa (Tate, 1933), pero también en desiertos y serranías de la vertiente occidental de los Andes (Osgood, 1943; Handley, 1957; Cabrera, 1958). Ellas ocupan hábitats secos subtropicales, aunque *T. macrurus* es conocida de los bosques húmedos subtropicales de Paraguay oriental (Myers, 1982; Palma, 1995), mientras que *T. velutinus* vive en el Cerrado y la Caatinga, en la región tropical de Brasil (Palma, 1995; Vieira y Palma, 1996). El rango latitudinal del género esta delimitado por *Thylamys tatei*, en la costa Pacífica del norte de Perú, 9°30' S (Handley, 1957), y por *Thylamys pusillus* (Birney et al., 1996) de la Patagonia, sur de Argentina, 43°45' S.

La simpatría entre especies de *Thylamys* está poco documentada. De la presente revisión, parece que la mayoría se encuentra especializada a ciertos hábitats, pudiendo extenderse a regiones

contiguas (ver Cabrera y Willink, 1980). Debido a su extensa distribución, *Thylamys pallidior* (en Argentina, Bolivia, Chile y Perú) podría ser simpátrica con *T. elegans coquimbensis* en el desierto norte de Chile, y parapátrica con *T. tatei* en las lomas del norte de Perú. Cuatro individuos de *T. pallidior* (NMNH 541580-83) fueron identificados de Coquimbo. En el extremo sur de la Patagonia, *Thylamys pusillus* y *T. pallidior* podrían ser simpátricos (ver Birney et al., 1996), aunque Monjeau et al. (1994) listaron a *T. pusillus* y *T. venustus* (como *elegans*). En el norte de Argentina y sur de Bolivia, *Thylamys venustus* y *T. pusillus* coexistirían en el Chaco occidental (Redford y Eisenberg, 1992; Anderson, 1997). En la región oriental de Paraguay, alguna simpatría podría presentarse entre *Thylamys pusillus* y *T. macrurus* (ver Mapa, Fig. 1).

Nomenclatura de los taxa

Aunque el estado del nombre *Thylamys* es relativamente estable, existe aún confusión respecto a la nomenclatura de los nombres del nivel de especie (Monjeau et al., 1994). Creighton (1984) al proponer el uso de *Thylamys* como género, listó tres especies (*grisea*, *pusilla*, y *velutina*) que no mostraban concordancia en género gramatical. Gardner (1993), mantuvo la nomenclatura para *grisea* y *pusilla*, pero actualizó el último a *velutinus*. *Thylamys* es un nombre gramaticalmente masculino o neutro (ver Monjeau et al., 1994).

Para los nombres usados en las siguientes secciones, se sigue el Código de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). Nombres específicos usados como adjetivos (Art. 31.2) deberían coincidir con el género gramatical de *Thylamys*. Los nombres *elegans*, *pallidior* y *coquimbensis* mantienen

su escritura por ser adjetivos neutros. Para el caso de *velutina*, *pusilla*, *macrura*, *venusta*, *sponsorio* y *soricina*, éstos deberían corregirse a *velutinus*, *pusillus*, *macrurus*, *venustus*, *sponsorius* y *soricinus*, respectivamente. En los casos de *janetta* y *cinderella*, el primer nombre no ha sido explícitamente usado como adjetivo, mientras que el segundo se refiere a un personaje femenino; ambos deben considerarse yuxtapuestos (Art. 31.2.2) y no precisan corregirse. Finalmente, *tatei* es un nombre dedicado a una persona de sexo masculino (H. H. Tate), por lo que la regla de concordancia no aplica (Art. 31.1.2).

Grupos de especies en *Thylamys*

A fin de obtener un tratamiento organizado de las especies en *Thylamys*, a continuación se les agrupa en tres unidades geográficas. Estos grupos no reflejan necesariamente grupos naturales, aunque corresponden a algunos caracteres morfológicos (ver Tabla 4). Debido al énfasis en las especies presentes en Perú, aquí incluidas dentro del grupo Andino, mayores detalles respecto a los grupos Brasileño y Paraguayo se presentan en otro trabajo (Solari, en prep.).

A) El Grupo Brasileño

Incluye únicamente a *Thylamys velutinus*, caracterizada por poseer una cola más corta que la longitud cabeza y cuerpo, vientre de color blanco puro, con una angosta banda gris intermedia (< 3 mm), y ausencia del mechón de pelos en la base de las uñas (pes). Cranealmente, presenta los cigomáticos extremadamente expandidos ($AC > 54\% LC$), con procesos supraorbitales muy

desarrollados, pero sin proyectarse lateralmente, y sin cresta sagital. Los nasales se expanden en la sutura máxilo-frontal, la cúspide estilar C es ausente.

Esta es la especie más diferenciada en *Thylamys*, su cola corta, ausencia del mechón ungual, procesos desarrollados en el cráneo, y distribución Tropical, confirman su separación como un grupo independiente. Se distribuye en el centro y sureste de Brasil (Gardner, 1993; Palma, 1995), en hábitats semiáridos del Cerrado y la Caatinga (Vieira y Palma, 1996). Su rango de distribución es bastante amplio, ocupando hábitats más tropicales que sus congeneres.

B) El Grupo Paraguayo

Las especies incluidas, *Thylamys pusillus* y *T. macrurus*, ocupan los extremos de talla dentro del género. Poseen un patrón de coloración distintivo; el vientre es blanco o blanquecino, y claramente delimitado del pelaje dorsal. Los anillos oculares no están muy desarrollados, ni extendidos anteriormente (Tabla 4). El cráneo es robusto, con procesos supraorbitales bien desarrollados; presencia de cúspide estilar C y ectoflexo “aserrado” en los molares superiores (M2, M3; Figura 9).

La cola es ligeramente bicolor, pero puede ser particoloreada en *macrurus*. El cromosoma sexual X es submetacéntrico (Palma y Yates, 1996).

Las especies *Thylamys pusillus* y *T. macrurus* se encuentran aparentemente separadas al Noroeste y Sureste del Río Paraguay (ver Myers, 1982; Palma, 1995), respectivamente. El grupo se encuentra principalmente en los hábitats de Paraguay, incluyendo el Chaco (Palma, 1995) y el bosque húmedo subtropical (Provincia Paranaense; ver Cabrera y Willink, 1980). Sin embargo, *pusillus* se extiende hacia el sur y el oeste, ocupando los matorrales arbustivos del Monte y el Espinal (Mares et

al., 1981; Redford y Eisenberg, 1992; Anderson, 1987), además de los pastizales de la Pampa y la Patagonia, en Argentina y Uruguay.

La especie de mayor tamaño en *Thylamys* es *macrurus*, mientras que *pusillus* esta entre las más pequeñas. Creighton (1985) consideró a *janetta* como el grupo hermano de *macrurus*, y a *pusillus* como más afín al grupo andino, como aquí definido. El tamaño de *pusillus* motivó a varios autores (Tate, 1933; Cabrera, 1958; Petter, 1968; Palma, 1994) a sugerir su afinidad a *pallidior* y/o *velutinus*. Investigaciones recientes (Palma y Yates, 1998) consideran a *macrurus* como el taxón hermano de *pusillus*.

C) El Grupo Andino

Es el grupo de mayor diversidad, a la vez que el más uniforme entre las especies incluidas, razón por la cual muchas de ellas se han sinonimizado entre sí en trabajos previos (Osgood, 1943; Cabrera, 1958; Gardner, 1993). Los hábitats que ellas ocupan se encuentran adyacentes a ambos lados de la cordillera. Su diversificación se debería al gradiente determinado a ambos lados de la Cordillera de los Andes, durante la última etapa de su elevamiento por sobre los 2000 m, en los últimos dos millones de años (Plio-Pleistoceno; Simpson, 1978).

La cola es siempre más larga que la longitud de la cabeza y cuerpo, pero a diferencia del grupo Paraguayo, los molares superiores anteriores no presentan cúspide estilar C, y el ectoflexo tiene forma de muesca (Fig. 9). Excepto por la descripción original (Handley, 1957) y la que aquí se presenta, existe muy poca información disponible sobre *Thylamys tatei*. En tres de las especies (*elegans*,

venustus y *pallidior*), el cromosoma sexual X es acrocéntrico y el Y es ausente (Palma y Yates, 1996, 1998).

Incluye cuatro especies, entre ellas el tipo del género, *Didelphis elegans* Waterhouse 1839, y una de las últimas especies descritas, *Marmosa tatei* Handley 1957. Algunos taxa mencionados como subespecies o sinónimos de las especies aquí incluidas no pudieron ser evaluados. Sin embargo, se incluyó a las posibles subespecies de *elegans* y *venustus*, confirmando las relaciones previamente sugeridas, en la mayoría de los casos.

DESCRIPCION Y COMPARACION DE LOS TAXA

Debido a los múltiples nombres usados en la bibliografía para referirse a las poblaciones de *Thylamys* en el Perú, a continuación se presenta una descripción resumida de cada una de las especies incluidas en el grupo andino. El contenido de cada especie es discutido, así como su distribución geográfica. Todos los taxa son comparados entre sí, para reforzar sus diferencias y facilitar su identificación. En lo posible, para cada especie se incluye los sinónimos y/o subespecies relevantes, especialmente si ejemplares tipo o topotípicos estuvieron representados en la revisión de especímenes (ver Apéndice 2).

***Thylamys elegans* (Waterhouse, 1839)**

Didelphis elegans Waterhouse 1839. Zool. H.M.S. "Beagle", Mammalia, p. 95

Didelphys soricina Philipi 1894

Marmosa elegans coquimbensis Tate 1931

Holotipo -- Macho sub-adulto, BM(NH) 53.8.29.18. Valparaíso, Chile, nivel del mar.

Descripción -- Una especie de tamaño mediano dentro del grupo. Patrón dorsal bicolorado, la banda medial ancha y notoria, gris pardusca, con largos pelos (> 8 mm). Anillos oculares desarrollados regularmente por encima y debajo de los ojos, y ligeramente hacia adelante. Banda lateral más clara que la dorsal, predominantemente grisácea. Ventralmente con una angosta banda blanco sucio, desde la barbilla hasta el ano; en la garganta y pecho se presenta más ancho y claro que el abdomen; pelos de color entero. Una banda lateral de pelos de base gris y punta blanco sucio delimitan al pelaje ventral del dorsal lateral, pudiendo alcanzar 8-10 mm de ancho a cada lado (Figura 10). La cola es ligeramente más larga que la longitud cabeza y cuerpo; suele engrosarse estacionalmente, pudiendo llegar a más de 10 mm de circunferencia en su tercio basal; bicolorada, la superficie dorsal es pardusco oscura, y la ventral, casi blanquecina. La cola está densamente cubierta por pelos de casi 2,5 escamas de largo, aquellos de la cara dorsal con las puntas ligeramente pigmentadas. Pie proporcionalmente mediano, superficie dorsal del pie y dedos, cubierta por cortos pelos blancos. Nasaes angostos, prácticamente sin expansión alguna en la sutura máxilo-frontal, pero angostándose posterior a ésta hasta converger medialmente (Figura 11). Procesos supraorbitales no desarrollados, sin bordes ni aristas. Las bulas no están muy elevadas sobre el piso del basicráneo y se hallan separadas entre sí por más de 4 mm.

Distribución -- Restringida a la costa Pacífica de los Andes centrales de Chile (Palma, 1995). En un sentido estricto, el nombre se aplicaría únicamente a las poblaciones en las provincias de Aconcagua,

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

Tesis UNMSM

Santiago y Valparaíso, entre las latitudes 31°30' S y 35° S. El límite norte lo ocupa la subespecie *coquimbensis*, mientras que al sur de los 35° se encuentra *soricinus*.

Comparaciones -- Los nasales en *elegans* son los más angostos entre todas las especies de *Thylamys* (Figura 7). Los nasales en *pallidior* y *tatei* se encuentran claramente expandidos en la sutura máxilo-frontal. En medidas externas y craneales, *pallidior* es mucho más pequeña que

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

Tesis UNMSM

Figura 10.- Vista ventral de un individuo topotípico de *Thylamys elegans* de Valparaíso, Chile (FMNH 22330, macho), mostrando el patrón de coloración distintivo, con bandas intermedias de color gris bien definidas, y banda medial blanquecina a todo lo largo del vientre.

Figura 11.- Vista dorsal del cráneo de *Thylamys elegans* (FMNH 22330, macho).

elegans, además de poseer el vientre blanco nieve. Comparado con *venustus*, *elegans* es más grisáceo dorsalmente, y posee una banda ventral blanquecina del mentón al ano (Fig. 6).

Comentarios -- Esta especie se ha sugerido desde muy antiguamente (Thomas, 1902) hasta recientemente (Gardner, 1993), como representante de todo un grupo de taxa andinos, que incluye actualmente al menos cuatro especies. Comprende a la subespecie *soricinus*, la cual se diferencia por su coloración más oscura en general, tanto dorsal como ventralmente (Osgood, 1943). La coloración ventral es similar a la de *venustus*, pero más clara. También incluye a *coquimbensis*, que es la forma más clara y más al norte de *elegans*; morfológicamente es muy similar a *pallidior*, pero se diferencia de ésta por la forma de los nasales. Gardner (1993) incluyó también a las poblaciones del lado oriental de los Andes (reconocidos como *venustus* por Palma [1994]) en *T. elegans*. Palma (1997) aplicó este mismo nombre a las poblaciones costeras de Perú.

***Thylamys venustus* (Thomas, 1902)**

Marmosa elegans venusta Thomas 1902. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7 (10): 159

Marmosa elegans cinderella Thomas 1902

Marmosa elegans sponsoria Thomas 1921

Marmosa janetta Thomas 1926

Holotipo -- Hembra adulta, BM(NH) 2.1.1120. Parotani, Cochabamba, Bolivia, 2800 m.

Descripción -- Una especie de tamaño mediano, similar a *elegans*. Banda dorsal pardo grisácea, notoriamente más oscura que las bandas laterales gris-ocráceas; éstas últimas con un ligero tono

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

Tesis UNMSM

acanelado. Anillos oculares desarrollados. Pelaje ventral variable, gris-crema a gris-ocráceo, con anchas y conspicuas bandas de pelos de amplias bases plomas (> 50% de su longitud); una reducida y angosta banda de pelos de color entero, cremas, sobre la garganta y pecho (Figura 12). Cola mucho más larga que la longitud cabeza y cuerpo, estacionalmente engrosada, y ligeramente

bicolor, pardusco oscuro arriba y blanquecino abajo; los pelos dorsales son cortos y pigmentados. Pata posterior y dedos, ligeramente cubiertos por pelos blanquecinos. Nasales angostos y casi paralelos en toda su longitud, pero más anchos que en *elegans*, sin expansión o contracción notoria alrededor de la sutura máxilo-frontal. El tipo y topotipos no presentan procesos supraorbitales marcados, la región interorbital es redondeada (Figura 13). Sin embargo, en algunos adultos viejos, y especialmente en las subespecies *cinderella* y *janetta*, los procesos pueden ser notorios, incluso como procesos laterales, pero nunca con cresta sagital. Las bulas son similares a las de *elegans*, relativamente bajas y separadas más de 4 mm.

Distribución -- Ocurre desde Cochabamba, Bolivia, hasta Neuquén, Argentina (ver Gardner, 1993; como *elegans*). Esta especie se consideraba como el representante montano oriental de *elegans*, ocupando la región de la Yunga en Bolivia y Argentina (Cabrera, 1958). Pero, también ocupa hábitats abiertos y secos, como la región del Chaco en Bolivia (Anderson, 1997) y en Argentina, así como en los matorrales húmedos del Espinal y del Monte, en Argentina (ver Cabrera y Willink, 1980).

Comparaciones -- Comparado con *elegans* y *tatei*, *venustus* presenta una angosta banda ventral de color crema en la garganta y pecho (Fig. 6); respecto a *pallidior* y *tatei*, sus nasales son casi paralelos en toda su longitud, pero más anchos que en *elegans*; *venustus* es bastante más grande que *pallidior*, en medidas externas y craneales.

Comentarios -- Descrita como subespecie de *elegans* (Thomas, 1902), y elevada a especie por Tate (1933). Cabrera (1958) y Gardner (1993) la consideraron subespecie de *elegans*. Palma (1994) demostró su validez basado en análisis a nivel molecular. La variación geográfica en coloración y en forma del cráneo se manifiesta a nivel subespecífico. El taxón *janetta* fue sinonimizado con *elegans venusta* por Cabrera (1958), y ambos fueron listados bajo *elegans* por Gardner (1958). Esta subespecie fue señalada como más afín a *macrurus* por Thomas (1926) y Figura 12.- Vista ventral de un individuo topotípico de *Thylamys venustus* de Parotani, Bolivia (FMNH 21554, macho), mostrando el patrón de coloración distintivo, con anchas bandas intermedias de color gris, y una angosta banda medial crema en la garganta y pecho.

444444

Creighton (1985), posiblemente por su cráneo robusto y mayor tamaño. Su localidad tipo esta en las yungas del sur de Bolivia, ocupando un rango altitudinalmente superior (> 2000 m) al de *venustus venustus* (< 1000 m). Los nombres *cinderella* Thomas 1902 y *sponsorio* Thomas 1921, descritos de Tucumán y Jujuy, respectivamente, provienen del Chaco de la Argentina. Basados en sus similitudes morfológicas y proximidad geográfica, ellas han sido consideradas como un único taxón (Cabrera, 1958), y por lo tanto el nombre aplicable para la subespecie es *T. venustus cinderella*.

***Thylamys pallidior* (Thomas, 1902)**

Marmosa elegans pallidior Thomas 1902. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7 (10): 159

Holotipo -- Macho sub-adulto, BM(NH) 2.2.2.116. Challapata, Cochabamba, Bolivia, 3800 m.

Descripción -- Una de las especies más pequeñas en el género, con pelaje dorsal largo (> 11 mm) y sedoso, platinado, con bases gris oscuro en la banda medial; anillos oculares negruzcos; la cara es notoriamente más pálida que la coloración dorsal o la lateral; bandas laterales no bien definidas, pelos grisáceos con puntas blancas o canela, especialmente en el flanco posterior (Figura 3). Apariencia general más clara que *elegans*, pero sin la proyección del pelaje dorsal sobre la corona, entre las orejas.

Ventre completamente blanco puro, pelos largos; banda intermedia de pelos de base gris no muy notoria debido a la longitud del pelaje (Figura 14). Cola ligeramente más larga que la longitud cabeza y cuerpo, claramente bicolor, incluso cuando se engrosa por acumulo de grasa; pardo negruzco arriba, con largos pelos de puntas pigmentadas. Pie muy pequeño (< 15 mm), y junto con los dedos, densamente cubierto con cortos pelos blancos. Cráneo alargado, pequeño y delicado. Los nasales

están ensanchados en la sutura máxilo-frontal, pero luego se angostan, acentuando el contraste (Figura 15). Procesos supraorbitales no marcados, con bordes redondeados; sin cresta sagital. La constricción postorbitaria es ancha, y la amplitud de los

Figura 14.- Vista ventral de un individuo de *Thylamys pallidior* de Arequipa, Perú (MVZ 173938, macho), mostrando el patrón de coloración distintivo, con una banda medial blanco nieve a todo lo largo y ancho del vientre, y angostas bandas intermedias de color gris.

Figura 15.- Vista dorsal del cráneo de *Thylamys pallidior* (MVZ 173738, macho).

los cigomáticos no muy notoria. Las bulas auditivas están bien desarrolladas y elevadas, y se hallan relativamente muy próximas entre sí (< 4 mm).

Distribución -- Este de Argentina, Sur y Este de Bolivia (Gardner, 1993), extendida al norte de Chile (Palma, 1995) y a la vertiente occidental de los Andes Peruanos. Amplia distribución vertical entre los 2400 a 3800 m en los Andes de Bolivia y Argentina, y hasta cerca del nivel del mar en la costa de Perú. Esta especie presenta el rango más amplio dentro del género, desde el Sur de Argentina al Perú central, habitando desiertos, lomas, serranía, monte desértico arbustivo, e incluso alcanzando la Puna.

Comparaciones -- Es la especie más pequeña del grupo, con longitud promedio de cabeza más cuerpo < 120 mm. Cranealmente es también muy pequeña, aunque algunos individuos de la clase de edad 7 (adultos viejos) pueden alcanzar tallas similares a *tatei*. Comparado con *elegans*, *tatei*, o *venustus*, el vientre es completamente blanco nieve, con bandas intermedias de base gris muy angostas (Fig. 6). También se diferencia de *elegans* y *venustus* por el ligero ensanchamiento de sus nasales en la sutura máxilo-frontal. Comparado con *tatei*, *pallidior* presenta las bulas mucho más próximas entre sí (< 4 mm).

Comentarios -- Algunos especímenes de la Sierra central de Perú mostraron variación en la coloración ventral, incluyendo anchas bandas intermedias de pelos de base gris, y una banda blanco nieve comparativamente más angosta. Estos ejemplares fueron igualmente más oscuros dorsalmente, pero no presentaron diferencias morfométricas significativas con las poblaciones típicas (ver Variación Morfométrica). Otros especímenes, especialmente adultos viejos, mostraron engrosamiento de los

procesos supraorbitales e incipientes crestas sagitales, pero de otro modo ellos coincidieron en los otros caracteres con *pallidior*.

***Thylamys tatei* (Handley, 1957)**

Marmosa tatei Handley 1957. J. Wash. Acad. Sci., 46: 402

Holotipo -- Macho adulto, NMNH 302915. Chasquitambo, Bolognesi, Ancash, Perú, 710 m.

Descripción -- Una especie muy similar a *elegans*, pero más grande, y con el pelaje dorsal más corto (8 mm) y oscuro, grisáceo a gris pardusco en la banda medial; anillos oculares negruzcos, prolongándose anteriormente; banda lateral grisácea, con un tono canela similar, pero no tan marcado como *pallidior*. Vientre blanco cremoso en la banda medial, más ancho a nivel del pecho y angosto sobre la mayor parte del abdomen, bordeado por anchas bandas de pelos de base gris y puntas crema (Figura 16). Cola ligeramente más larga que la longitud cabeza y cuerpo, bicolor, aunque no muy marcada, pelos dorsales cortos; la punta es blanquecina por casi 10-15% de la longitud de la cola. Pata y dedos no muy grandes, cubiertos por cortos pelos blancos. Cráneo alargado, más grande que *pallidior* o *elegans*. Nasaes expandidos en la sutura máximo-frontal y luego se angostan posteriormente, casi como *pallidior*. Procesos supraorbitales no engrosados en especímenes de Huaraz (Figura 17), pero el holotipo tiene bordes muy marcados, casi convergentes sobre el cráneo; aunque, no se presenta cresta sagital. Las bulas son desarrolladas, y ligeramente más separadas (> 4 mm) que en *pallidior*.

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

Tesis UNMSM

Distribución -- Esta especie sólo se conoce del Departamento de Ancash (Handley, 1957), y de Lachay, norte de Lima, en la costa central del Perú. Su rango altitudinal va desde menos de 300 m (lomas de Lachay, Lima) a casi 3000 m (Huaraz, Ancash), incluyendo hábitats abiertos y secos, tales como desiertos, lomas y serranía arbustiva.

Comparaciones -- Ventralmente, *tatei* presenta una banda ventral blanquecina y muy angosta, que contrasta con el blanco nieve de *pallidior*, y con la corta banda crema, en la garganta y pecho, de *venustus*. Externamente es muy similar a *elegans*, aunque es ligeramente más grande en medidas craneales, y sus nasales están moderadamente expandidos en la sutura máxilo-nasal.

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

Tesis UNMSM

Figura 16.- Vista ventral de un individuo de *Thylamys tatei* de Ancash, Perú (MVZ 135504, hembra), mostrando una coloración similar a la de *T. elegans*. Se observa la banda blanquecina, que va del mentón al ano, bordeada por conspicuas bandas intermedias de color gris.

Figura 17.- Vista dorsal del cráneo de *Thylamys tatei* (MVZ 135504, hembra).

Comentarios -- Este taxón fue reconocido como especie válida por Creighton (1984) y Reig et al. (1987), pero Gardner y Creighton (1989) no lo incluyeron en *Thylamys*. Desde entonces, ha aparecido en listas taxonómicas como subespecie de *elegans*. Aunque la publicación es fechada y usualmente citada como 1956, el año de publicación es 1957 (A.L. Gardner, com. pers.). Hay una ligera variación en cuanto a la coloración dorsal, que es más oscura en los ejemplares de Lima.

DISTRIBUCION DE *THYLAMYS* EN EL PERU

La distribución de *Thylamys*, documentada por los especímenes revisados en este estudio, incluye hábitats desérticos y pequeños valles de la costa, así como valles andinos y matorrales arbustivos de la sierra, en el centro y sur del Perú (Figura 18). Numerosas poblaciones se han registrado en el desierto costero, incluyendo lomas estacionales, por debajo de los 300 m. En un estudio faunístico en el sur de Perú, Pearson y Pearson (1978) demostraron su amplio rango altitudinal, entre 60 y 3900 m, en diversos hábitats, como lomas, desierto arbustivo, serranía esteparia y queñual.

Su distribución muestra una diferencia notable a lo previamente sugerido por otros autores (Tate, 1933; Cabrera, 1958; Brack, 1974; Palma, 1997). Mientras que la mayoría ha sugerido una continuidad a lo largo de la costa Pacífica con las poblaciones de *Thylamys elegans* en Chile, las poblaciones de *T. pallidior* en la sierra sur (Pearson y Pearson, 1978; Hershkovitz, 1992b) se alejan de este patrón. No existen barreras geográficas importantes que separen latitudinalmente a las

poblaciones o especies en Perú, como podrían ser los ríos Acari y Tambo en el sur, o el Rímac y el Pativilca más al norte. La distribución de *Thylamys* en el Perú, podría ser resultado de una migración desde la Puna de Bolivia y Chile, a través de los Andes centrales en el norte de Chile y sur del Perú, y luego latitudinalmente hacia el norte, y altitudinalmente sobre la vertiente occidental de los Andes peruanos.

La distribución de *Thylamys pallidior* incluye los departamentos de Lima, Huancavelica, Ayacucho, Arequipa, Moquegua y Tacna (Figura 18). Numerosas poblaciones se encuentran en hábitats desérticos de la costa, incluyendo lomas estacionales, por debajo de 300 m. En el sur de Perú, esta especie ocupa un rango altitudinal entre 60 y 3900 m (Pearson y Pearson, 1978), y en Lima, se le ha colectado en el valle del Río Rímac por sobre los 2500 m. Su límite norte es Canta, sierra de Lima, por lo que la barrera geográfica podría ser el Río Chillón o el Río Chancay.

Es interesante la presencia de *Thylamys tatei* en hábitats similares a los ocupados por *T. pallidior*; como las lomas de Lachay, un área protegida a poco más de 110 km norte de las lomas de Atocongo, donde se encuentra *T. pallidior*. Su mayor diversificación en hábitats estaría en Huaraz, donde alcanza su mayor elevación, 3000 m. Los ríos Pativilca y Fortaleza, entre Lima y Ancash, no serían efectivas barreras geográficas para *Thylamys tatei*. La distribución de esta especie podría deberse a un aislamiento geográfico durante la migración latitudinal de *Thylamys*, a través de los Andes centrales del Perú.

ANALISIS DE VARIACION MORFOMETRICA

Variación No Geográfica

El análisis de variación no geográfica se llevó a cabo para las cuatro unidades operativas con la mayor cantidad de individuos en diferentes clases de edad y/o ambos sexos. Tres de estas unidades operativas provinieron de Perú (Huaraz, Parinacochas y Sierra Sur), y la otra de Chile (Valparaíso). La unidad “Huaraz” corresponde a *Thylamys tatei*, “Parinacochas” y “Sierra Sur” corresponden a *T. pallidior*, y “Valparaíso” a *T. elegans* (s.s.). Sólo en las unidades “Sierra Sur” y “Valparaíso” se incluyó individuos juveniles (clase de edad 4 o menos) para evaluar la variación debido a la edad.

El ANOVA de dos vías reveló el efecto de la edad sobre ocho de las 15 variables craneales en la unidad correspondiente a *Thylamys pallidior* de Perú (Tabla 5). Dos variables, LHM y SMS, fueron afectadas por la falta de datos en juveniles. En la unidad de *T. elegans* de Chile, la variación por edad se manifestó significativamente en 14 variables (Tabla 6). La variación debida al sexo de los individuos fue mínima en *T. elegans* (sólo las variables LHM y LHMD), y nula en *T. pallidior*, tal como se aprecia en la Tablas 5 y 6. De manera similar, sólo una variable (ACP) mostró variación debido a la interacción de estos factores en *T. elegans*.

La mayor parte de la variación no geográfica en estas poblaciones es claramente atribuible a la edad, superando el 35% de la variación promedio en las variables de *Thylamys pallidior* y el 59% en *T. elegans*. Por ello, es estadísticamente justificable segregar a los individuos según su edad para análisis posteriores (ver Pine et al., 1985; Mustrangi y Patton, 1997). Sin embargo, fue necesario otro análisis para validar la segregación o combinación de los individuos. En las poblaciones de *T. pallidior*

de Perú, se encontró variación significativa entre las clases de edad 4 y 6, para nueve variables. Por ello, los siguientes análisis sólo consideran a individuos de la clase de edad 6 (adultos). Adultos viejos (clase de edad 7) difieren notoriamente de los adultos en el desarrollo y masificación del cráneo, crestas y procesos, por lo que no fueron incluidos.

Una prueba de ANOVA de una vía, evaluó la variación debido al sexo de los individuos en las poblaciones asignadas a *Thylamys tatei* y *T. pallidior* en Perú (unidades 101-102, y 103-107, respectivamente) y a *T. elegans* en Chile (unidades 110-111). Los resultados muestran que existe dimorfismo sexual evidente sólo en *T. elegans* (12 variables), mientras que en *T. pallidior* y *T. tatei*, esta variación es prácticamente inexistente (Tabla 7). El dimorfismo sexual en *T. elegans* resulta del mayor tamaño de los individuos machos. Los cráneos de individuos machos, en general, fueron no solo más grandes, si no también más robustos, con caninos más largos y más amplio diastema entre los incisivos y el canino superior.

Tabla 5.- Variación no geográfica para las variables morfométricas de la unidad operativa “Sierra Sur”, asignada a *Thylamys pallidior*, basada en un ANOVA de dos vías para los factores edad y sexo. La proporción de la variación correspondiente a cada factor, a su interacción, y al residual se da entre paréntesis. Las diferencias se consideran significativas para $P < 0,05$

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

Tesis UNMSM

	Edad	Sexo	Interacción	Residual
ABB	ns (27,0)	ns (15,0)	ns (14,7)	(43,3)
AC	0,027 (49,2)	ns (1,9)	ns (13,3)	(35,6)
ACP	ns (11,0)	ns (4,5)	ns (4,3)	(80,2)
AM4	ns (3,3)	ns (12,2)	ns (23,4)	(61,1)
APC	ns (35,8)	ns (10,3)	ns (14,5)	(39,4)
APE	0,034 (43,7)	ns (10,9)	ns (11,5)	(33,9)
ASB	ns (10,1)	ns (14,9)	ns (0,7)	(74,3)
LBP	ns (18,9)	ns (25,3)	ns (14,9)	(40,9)
LC	0,000 (80,3)	ns (0,1)	ns (5,4)	(14,2)
LCI	0,001 (76,0)	ns (4,6)	ns (7,3)	(12,1)
LHM	sin datos	ns (22,4)	sin datos	(77,6)
LHMD	0,039 (47,9)	ns (11,6)	ns (10,8)	(29,7)
LN	0,001 (77,5)	ns (0,4)	ns (6,0)	(16,1)
LP	0,003 (63,0)	ns (11,7)	ns (13,9)	(11,4)
LRM	0,005 (61,4)	ns (4,3)	ns (9,5)	(24,8)
SMI	ns (2,4)	ns (12,9)	ns (28,4)	(56,3)
SMS	sin datos	ns (10,7)	sin datos	(89,3)
Media	(35,74)	(10,22)	(10,50)	(43,54)

Tabla 6.- Variación no geográfica para las variables morfométricas de la unidad operativa “Valparaíso”, asignada a *Thylamys elegans*, basada en un ANOVA de dos vías para los factores edad y sexo. La proporción de la variación correspondiente a cada factor, a su interacción, y al residual se da entre paréntesis. Las diferencias se consideran significativas para $P < 0,05$

	Edad	Sexo	Interacción	Residual
ABB	0,000 (82,3)	ns (7,8)	ns (2,6)	(7,3)
AC	0,000 (88,5)	ns (0,3)	ns (4,1)	(7,1)
ACP	0,010 (2,8)	ns (23,9)	0,018 (54,4)	(18,9)
AM4	0,000 (59,3)	ns (11,9)	ns (20,7)	(8,1)
APC	0,000 (81,1)	ns (2,5)	ns (11,5)	(4,9)
APE	0,000 (81,4)	ns (0,3)	ns (14,3)	(4,0)
ASB	0,001 (79,8)	ns (0,4)	ns (4,9)	(14,9)
LBP	0,002 (67,7)	ns (13,6)	ns (1,3)	(17,4)
LC	0,000 (83,2)	ns (6,3)	ns (5,2)	(5,3)
LCI	0,000 (84,0)	ns (4,8)	ns (6,1)	(5,1)
LHM	ns (14,1)	0,008 (53,9)	ns (11,1)	(20,9)
LHMD	0,025 (5,3)	0,000 (53,0)	ns (27,0)	(14,7)

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

Tesis UNMSM

LN	0,000 (74,7)	ns (14,4)	ns (1,8)	(9,1)
LP	0,000 (85,0)	ns (1,7)	ns (8,6)	(4,7)
LRM	0,000 (83,1)	ns (7,9)	ns (3,8)	(5,2)
SMI				
SMS	ns (25,0)	ns (15,8)	ns (19,1)	(40,1)
Media	(59,59)	(13,83)	(12,04)	(14,54)

Tabla 7.- Resultados de las pruebas de ANOVA para la variación sexual entre adultos (clase de edad 6) en las unidades asignadas a *Thylamys tatei*, *T. pallidior* y *T. elegans*. Las diferencias se consideran significativas para un valor de $P < 0,05$

	<i>tatei</i>	<i>pallidior</i>	<i>elegans</i>
	P	P	P
ABB	0,081	0,101	0,003
AC	0,284	0,867	0,020
ACP	0,259	0,955	0,006
AM4	0,593	0,711	0,066
APC	0,201	0,429	0,002
APE	0,158	0,237	0,001
ASB	0,021	0,066	0,414
LBP	0,104	0,082	0,062
LC	0,197	0,384	0,005

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

Tesis UNMSM

LCI	0,097	0,350	0,005
LHMD	0,064	0,089	0,001
LN	0,059	0,133	0,003
LP	0,234	0,392	0,004
LRM	0,203	0,328	0,002
SMI	0,554	0,837	0,577
SMS	0,298	0,743	0,294

Variación Geográfica

La variación geográfica univariada se evaluó para las tres especies definidas en la sección previa. El análisis de variación intra-taxón para *Thylamys tatei* y *T. pallidior*, representados por dos y cinco unidades, respectivamente, no consideró a los sexos separadamente. Sin embargo, debido al dimorfismo sexual en *Thylamys elegans*, machos y hembras se trataron separadamente sólo para esta especie. De manera similar, en el estudio de variación inter-taxa, los machos y las hembras se compararon de manera separada.

Entre las unidades de *Thylamys tatei*, sólo la variable ACP mostró variación geográfica significativa (Tabla 8). Esta variación se refiere a una región geográfica muy limitada, entre el sur de Ancash y el norte de Lima (ca. 120 km.). Para el caso de *T. pallidior*, que incluye un rango mucho mayor, desde el centro al sur del Perú (ver Fig. 10), las poblaciones mostraron ser muy homogéneas, sin variación significativa en alguna variable (Tabla 8). Finalmente, los machos de *T. elegans* mostraron mayor variación geográfica que las hembras, según el número de variables con diferencias significativas (Tabla 8), en un rango geográfico similar al de *T. pallidior*.

Un segundo análisis evaluó directamente el grado de diferenciación atribuible a especies diferentes dentro del género (Tabla 8). Como es evidente, la variación es superior a la hallada en los análisis previos, con 16 de las 17 variables mostrando diferencias significativas, incluso a niveles por debajo de 0,001. Pruebas post-hoc (Tukey, Duncan, Scheffe) para la determinación de subgrupos homogéneos, incluyeron generalmente a *tatei* y *elegans* en un único subgrupo, de medias mayores que en el subgrupo de *T. pallidior*.

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

Tesis UNMSM

Un ANOVA entre adultos de los taxa *elegans* y *tatei*, determinó las variables que ayudan a segregarlos mejor. Las variables LHMD, LN, SMI y SMS tuvieron medias significativamente mayores para machos y hembras de *tatei*. Sólo en hembras, las variables AM4, LC y LP fueron mayores también para *tatei*, pero en las variables ACP y LHM, ocurrió al contrario.

Tabla 8.- Resultados de las pruebas de ANOVA para la variación geográfica intra-taxón, según sus unidades operativas, e inter-taxa. Análisis en base a individuos adultos (clase de edad 6). Las diferencias se consideran significativas para $P < 0,05$. Ver el texto por más detalles.

	<i>tatei</i> mm-ff	<i>pallidior</i> mm-ff	<i>elegans</i> mm	<i>elegans</i> ff	Inter-taxa	
					mm	ff
ABB	0,889	0,894	0,007	0,168	0,000	0,000
AC	0,520	0,663	0,011	0,036	0,000	0,084
ACP	0,032	0,089	0,037	0,266	0,111	0,000
AM4	0,382	0,275	0,001	0,000	0,000	0,000
APC	0,238	0,747	0,081	0,010	0,000	0,009
APE	0,099	0,501	0,032	0,426	0,000	0,000
ASB	0,827	0,162	0,020	0,272	0,036	0,027
LBP	0,790	0,487	0,033	0,226	0,000	0,001
LC	0,720	0,404	0,001	0,136	0,000	0,002
LCI	0,885	0,440	0,001	0,070	0,000	0,004

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

Tesis UNMSM

	<i>tatei</i> mm-ff	<i>pallidior</i> mm-ff	<i>elegans</i> mm	<i>elegans</i> ff	Inter-taxa	
					mm	ff
LHM	0,622	0,479	0,001	0,063	0,000	0,000
LHMD	0,636	0,272	0,001	0,024	0,000	0,000
LN	0,424	0,554	0,021	0,283	0,000	0,000
LP	0,513	0,440	0,005	0,258	0,000	0,001
LRM	0,820	0,414	0,009	0,045	0,000	0,004
SMI	0,484	0,144	0,053	0,063	0,000	0,000
SMS	0,671	0,164	0,129	0,059	0,000	0,000

Para verificar la pertenencia de los individuos de *Thylamys* a cada uno de estos taxa, e identificar las variables que mejor describan su asignación, se realizó un análisis discriminante múltiple, basado en las variables craneales previamente usadas. El resultado reveló que la primera función discriminante explica una alta proporción de la variación total (61,2%) entre los tres grupos (autovalor = 2,561; correlación canónica = 0,848). En esta primera función discriminante, la mayor variación es aportada por las medidas LCI, LHMD y LC, mientras que en la segunda función discriminante (explicando el 38,8% de la variación), el mayor aporte corresponde a las medidas LC y LP. Los centroides para los tres grupos, determinados sobre los dos factores discriminantes, son:

	Factor 1	Factor 2
Centroide A (<i>tatei</i>)	1,290	2,621
B (<i>pallidior</i>)	- 1,410	- 0,154
C (<i>elegans</i>)	1,949	- 1,204

Estos centroides determinan una clara separación entre los grupos respecto a los factores discriminantes 1 y 2 (Figura 19), lo cual se expresa además en el alto porcentaje de individuos “correctamente” asignados a cada taxón (93,2%; 68 individuos). Sólo cinco individuos (6,8%) de *Thylamys pallidior* fueron erróneamente clasificados, dos en la especie *T. tatei* y tres en *T. elegans*. El análisis discriminante, al igual que los análisis de variación geográfica, es consistente con la asignación de los individuos de *Thylamys* de Perú a las especies *T. pallidior* y *T. tatei*, como diferentes de *T. elegans* de Chile.

Figura 19.- Segregación morfométrica entre los taxa de Perú (*Thylamys tatei* y *T. pallidior*) y Chile (*T. elegans*), respecto a los Factores Discriminantes 1 y 2. Ver el texto por más detalles.

