

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Fundada en 1551

**FACULTAD DE CIENCIA BIOLÓGICAS
ESCUELA DE POST GRADO**



Tesis

Digitales UNMSM

“SISTEMÁTICA DE *THYLAMYS* (MAMMALIA: DIDELPHIMORPHIA: MARMOSIDAE): UN ESTUDIO DE LAS POBLACIONES ASIGNADAS A *THYLAMYS ELEGANS* EN PERÚ”

TESIS

Para optar el Grado Académico de:

MAGÍSTER EN ZOOLOGÍA

Mención en Sistemática y Evolución

AUTOR

SERGIO ALCIDES SOLARI TORRES

**LIMA – PERÚ
2002**

INDICE

Lista de Figuras	v
Lista de Tablas	vii
Agradecimientos	viii
Resumen	x
Abstract	xi
INTRODUCCION	1
OBJETIVOS	4
ANTECEDENTES	
HISTORIA TAXONOMICA DE <i>THYLAMYS</i>	5
POSICION DE <i>THYLAMYS</i> DENTRO DE LOS DIDELPHIMORPHIA	7
LAS ESPECIES Y SUBESPECIES ASOCIADAS A <i>THYLAMYS</i>	13
MATERIALES Y METODOS	
ESPECIMENES E INSTITUCIONES	26
GACETERO	26
METODOS	
Estudio de Caracteres Morfológicos	34
Distribución de <i>Thylamys</i> en el Perú	35
Análisis Morfométrico de las Poblaciones y Especies	36

RESULTADOS

DESCRIPCION DEL GENERO <i>THYLAMYS</i> GRAY 1843	45
VARIACION DE LOS CARACTERES MORFOLOGICOS	54
ESPECIES RECONOCIDAS Y DISTRIBUCION DE <i>THYLAMYS</i>	
Especies reconocidas	66
Hábitats principales y simpatría	68
Nomenclatura de los taxa	69
Grupos de especies en <i>Thylamys</i>	70
DESCRIPCION Y COMPARACION DE LOS TAXA	
<i>Thylamys elegans</i> (Waterhouse, 1839)	72
<i>Thylamys venustus</i> (Thomas, 1902)	76
<i>Thylamys pallidior</i> (Thomas, 1902)	80
<i>Thylamys tatei</i> (Handley, 1957)	84
DISTRIBUCION DE <i>THYLAMYS</i> EN EL PERU	87
ANALISIS DE VARIACION MORFOMETRICA	
Variación No Geográfica	90
Variación Geográfica	95

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Diversidad	100
Biogeografía	102
Conservación	104

LITERATURA CITADA	107
-------------------	-----

APENDICES

I.- Especímenes usados en los análisis morfométricos y morfológicos	117
II.- Medidas morfométricas en tres especies de <i>Thylamys</i>	123
III.- Clave para las especies de <i>Thylamys</i>	126

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Thylamys</i> y <i>Lestodelphys</i> usados en el presente estudio	28
Figura 2.- Esquema del cráneo y mandíbula de <i>Thylamys</i> , mostrando las diecisiete medidas usadas en los análisis morfométricos	37
Figura 3.- Individuo adulto, hembra, de <i>Thylamys</i> , proveniente del Bosque de Zárate, sierra de Lima	46
Figura 4.- Vista esquemática de la genitalia masculina de <i>Thylamys</i> (MUSM 16085), usando la nomenclatura sugerida por Martinelli y Nogueira (1997)	52
Figura 5.- Variación de la banda media dorsal en algunas especies de <i>Thylamys</i> . De arriba a abajo: <i>pusillus</i> (CBF 012), <i>pallidior</i> (MVZ 173938), <i>tatei</i> (MVZ 135504), <i>elegans</i> (FMNH 22330) y <i>venustus</i> (CBF 002)	55
Figura 6.- Variación del pelaje ventral en algunos taxa de <i>Thylamys</i> . De arriba a abajo: <i>pusillus</i> (CBF 012), <i>pallidior</i> (MVZ 173938), <i>tatei</i> (MVZ 135504), <i>elegans</i> (FMNH 22330) y <i>venustus</i> (CBF 002)	58
Figura 7.- Variación en la forma de los nasales a la altura de la sutura máxilo-frontal. Nasales mínimamente expandidos en <i>Thylamys elegans</i> (FMNH 22330) y moderadamente expandidos en <i>T. pallidior</i> (MVZ 173938)	62
Figura 8.- Variación en la forma de los nasales posterior a la sutura máxilo-frontal. Nasales angostándose ligeramente en <i>Thylamys tatei</i> (MVZ 135504) y muy escasamente en <i>T. venustus janetta</i> (FMNH 29170)	62
Figura 9.- Variación en el desarrollo de cúspides estilares y la forma del ectoflexo en los molares superiores de <i>Thylamys</i> . Vista oclusal de los molares (M2-M4) de <i>T. pusillus</i> (CBF 012) y los mismos molares (M2-M4) en <i>T. venustus</i> (CBF 002)	64
Figura 10.- Vista ventral de un individuo topotípico de <i>Thylamys elegans</i> de Valparaíso, Chile (FMNH 22330, macho)	74
Figura 11.- Vista dorsal del cráneo de <i>Thylamys elegans</i> (FMNH 22330, macho)	74
Figura 12.- Vista ventral de un individuo topotípico de <i>Thylamys venustus</i> de Parotani, Bolivia (FMNH 21554, macho)	78
Figura 13.- Vista dorsal del cráneo de <i>Thylamys venustus</i> (FMNH 21554, macho)	78

Figura 14.- Vista ventral de un individuo de <i>Thylamys pallidior</i> de Arequipa, Perú (MVZ 173938, macho)	81
Figura 15.- Vista dorsal del cráneo de <i>Thylamys pallidior</i> (MVZ 173738, macho)	81
Figura 16.- Vista ventral de un individuo de <i>Thylamys tatei</i> de Ancash, Perú (MVZ 135504, hembra)	85
Figura 17.- Vista dorsal del cráneo de <i>Thylamys tatei</i> (MVZ 135504, hembra)	85
Figura 18.- Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Thylamys</i> en el Perú	88
Figura 19.- Segregación morfométrica entre los taxa del Perú (<i>Thylamys tatei</i> y <i>T. pallidior</i>) y Chile (<i>T. elegans</i>), respecto a los Factores Discriminantes 1 y 2	98

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Clasificaciones alternativas para los Didelphimorphia actuales	9
Tabla 2.- Especies reconocidas en <i>Thylamys</i> (s.s) por diferentes autores y su correspondencia con el sentido actual	18
Tabla 3.- Unidades Operativas usadas en el estudio de variación morfométrica en <i>Thylamys</i> de Perú y Chile. Se indica las localidades geográficas incluidas, número de individuos (N), y número de adultos de la clase de edad 6 en cada sexo	44
Tabla 4.- Características diagnósticas basadas en la variación existente en ocho caracteres morfológicos, para las siete especies de <i>Thylamys</i> reconocidas en este estudio, y para <i>Lestodelphys halli</i>	67
Tabla 5.- Variación no geográfica para las variables morfométricas de la unidad operativa “Sierra Sur”, asignada a <i>Thylamys pallidior</i> , basada en un ANOVA de dos vías para los factores edad y sexo	92
Tabla 6.- Variación no geográfica para las variables morfométricas de la unidad operativa “Valparaíso”, asignada a <i>Thylamys elegans</i> , basada en un ANOVA de dos vías para los factores edad y sexo	93
Tabla 7.- Resultados de las pruebas de ANOVA para la variación sexual entre adultos (clase de edad 6) en las unidades asignadas a <i>Thylamys tatei</i> , <i>T. pallidior</i> y <i>T. elegans</i>	94
Tabla 8.- Resultados de las pruebas de ANOVA para la variación geográfica intra-taxón, según sus unidades operativas, y la variación taxonómica inter-taxa	96

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo agradecer a los Curadores y personal de los diferentes museos que facilitaron mis visitas de estudio o el préstamo de especímenes a su cargo, para llevar a cabo la presente investigación. Mi sincero agradecimiento a Víctor Pacheco, Curador de Mamíferos en el Museo de Historia Natural (MUSM) y Profesor de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, por todo el tiempo compartido, como asesor y amigo. También, por revisar los especímenes tipo del Museo Británico de Historia Natural (British Museum) y tomar medidas de ejemplares relevantes en otros museos Americanos. A los Doctores Bruce D. Patterson (Field Museum of Natural History), James L. Patton (Museum of Vertebrate Zoology) y Don E. Wilson (National Museum of Natural History) por su permanente interés en mi trabajo. Al recientemente desaparecido Dr. Philip Hershkovitz (FMNH) por su continuo aliento para continuar con esta investigación y por compartir algunos ejemplares de *Lestodelphys* a su cargo, usados para mis comparaciones. También, por su sincera amistad a lo largo de varias horas discutiendo nuestras ideas sobre este pequeño pero interesante grupo.

Algunos colegas y amigos apoyaron mi trabajo de diferentes maneras, y por ello les estoy sinceramente agradecido. Los Drs. Alfred L. Gardner y Charles O. Handley, Jr. (NMNH) compartieron su experiencia en marsupiales, y facilitaron la comparación de ejemplares relevantes en dicha colección. A los Blgos. Nuria Bernal y Julieta Vargas (Colección Boliviana de Fauna), por el préstamo de interesantes especímenes de Bolivia para comparación. Al Dr. Eduardo Palma (Pontificia Universidad Católica de Chile), por su colaboración al secuenciar un ejemplar de *Thylamys tatei* y compararlo con otros taxa. También, por compartir estos y otros resultados, brindando su amplia experiencia con este género. Los Blgos. Oswaldo Ramírez (Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima) y Martha Williams de Castro (Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima) permitieron la revisión de algunos especímenes depositados en sus respectivas instituciones. El Blgo. Horacio

Zeballos (Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa), compartió sus observaciones respecto a la distribución de *Thylamys* en el sur del país.

Becas del Advanced Training Program for the Conservation of the Biological Diversity (MacArthur Foundation) y del Field Museum permitieron mi trabajo en Chicago durante 1994 y 1996.

Alfonso Alonso y Francisco Dallmeier (Smithsonian Institution) facilitaron mi investigación durante una estadía en el National Museum of Natural History (Washington, DC), en 1999. En el Perú, el CONCYTEC (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología), y el Fondo Especial para el Desarrollo Universitario (FEDU) de la Universidad San Marcos y la Universidad La Molina, financiaron parte del trabajo de campo entre los años 1995 y 1996.

A todos los compañeros del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural, por el tiempo compartido en el campo o en el laboratorio. Especialmente para Lucía Luna, Paul Velazco y Elena Vivar, por su paciencia y colaboración en las diferentes ocasiones en que discutimos acerca de estos temas. Muchos amigos colaboraron en los trabajos de campo, entre ellos: José Luis Mena, Javier Icochea, César Arana y Carlos Palma. Al Dr. José Santisteban, por sus comentarios y sugerencias sobre un manuscrito previo, igualmente al Blgo. Javier Icochea por su excelente trabajo con las fotografías. Para todos ellos, mi permanente agradecimiento.

Un agradecimiento especial a mis padres, Manuel y Blanca Solari, y a mi familia, cuyo permanente apoyo y superación ha sido el mejor ejemplo e incentivo para mi vida personal y profesional. Finalmente, a mi esposa y amiga Norma Salcedo, por su insuperable apoyo con los mapas y esquemas, además de su constante amor y cariño que me permitió superar este reto.

RESUMEN

Thylamys Gray 1843 (Didelphimorphia: Marmosidae) es un género que incluye pequeñas marmosas con características morfológicas distintivas, distribuidas mayormente en hábitats abiertos, secos, y semiáridos del sur de Sud América. Al igual que otros géneros de pequeños mamíferos, su diversidad y distribución están pobremente documentadas. El nombre *Thylamys* fue empleado inicialmente como un subgénero de *Marmosa*, teniendo una composición variable, pero luego fue restringido a un grupo natural. La situación de la mayoría de los taxa asociados al género permanece oscurecida debido a que no existen series adecuadas para ellas.

Sólo una especie se reconoce como presente en el Perú: *Thylamys elegans* (sensu Gardner, 1993). Sin embargo, hasta cinco nombres específicos se han usado para referirse a estas poblaciones, y la variación es evidente en el material disponible. Mediante el estudio detallado de la variación morfológica y morfométrica de estas poblaciones, así como de aquellas correspondientes a *T. elegans* de Chile, y a otros taxa de Bolivia, Argentina, Paraguay y Brasil, se analiza la diversidad y distribución del género en el Perú y en parte de Sudamérica.

La comparación del material de *Thylamys* de Perú con ejemplares representativos de otros taxa, permite reconocer siete especies: *T. elegans*, *T. pallidior*, *T. venustus*, *T. tatei*, *T. macrurus*, *T. pusillus* y *T. velutinus*. Sólo dos de ellas: *T. pallidior* y *T. tatei*, se encuentran en Perú. Ambas muestran características diferenciales de *T. elegans*. La distribución de *T. elegans* se restringe al centro de Chile, mientras *T. tatei* se halla sólo en la costa norte de Perú. Al contrario, *T. pallidior* se extiende latitudinalmente desde el norte de Perú hasta la Patagonia en el sur de Argentina.

Basado en las características morfológicas evaluadas, las especies se agrupan en unidades geográficas que podrían corresponder a grupos naturales. Se propone una hipótesis biogeográfica para explicar la colonización de la vertiente occidental por este género, propio de ambientes áridos, bajos, y templados al este de los Andes. El origen de estas poblaciones sería a través de dispersiones “pasivas” por elevación de los Andes, y luego por colonización de hábitats áridos durante las fluctuaciones climáticas del Plioceno-Pleistoceno. Mayores estudios para determinar sus afinidades son

necesarias para entender estos procesos, sólo entonces será posible llevar a cabo planes exitosos para su conservación.

Palabras clave: *Thylamys*, diversidad, distribución, Perú, Sud América

ABSTRACT

The genus *Thylamys* Gray 1843 (Didelphimorphia: Marmosidae) includes small mouse opossums with distinctive morphological traits, mainly distributed on dry and open habitats of southern South America. Similar to other Neotropical small mammals, its species diversity and distribution are poorly known. The name *Thylamys* was early used as a subgenus of *Marmosa*, with an unstable definition, but then it was restricted to a natural group. However, the status for most of the taxa remains obscured because there are not enough series to study them.

Only one species is recognized as present in Peru: *Thylamys elegans* (sensu Gardner, 1993). However, as much as five specific names have been used to refer to these populations, and the variation is evident in the available material. Through a detailed survey of the morphological and morphometric variation within and among these populations, as well as those from *T. elegans* of Chile, and other taxa from Bolivia, Argentina, Paraguay, and Brazil, I analyze the diversity and distribution of the genus in Peru and part of South America.

Comparison of Peruvian material of *Thylamys* with representative specimens of other taxa, allowed to recognize seven species: *T. elegans*, *T. pallidior*, *T. venustus*, *T. tatei*, *T. macrurus*, *T. pusillus*, and *T. velutinus*. Only two species, *T. pallidior* and *T. tatei*, are found in Peru. Both show distinctive characteristics in regard to the type species, *T. elegans*. The distribution of *T. elegans* is restricted to central Chile, and *T. tatei* is only found in the north coastal of Peru. On the other hand, *T. pallidior* ranges over a considerable latitudinal extension, from north Peru to the Patagonia of southern Argentina.

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

Tesis UNMSM

According to the evaluation of morphological characters, the species are grouped in geographic units, which could equal to natural groups. I propose a biogeographic hypothesis to explain the colonization of the western slope by the genus, typically found at low, dry, and temperate areas to the east of the Andes. The origin of these populations would be through “passive” dispersal during uplift of the Andes, and then by colonization of dry habitats during the climatic fluctuations of the Plio-Pleistocene. Further studies are necessary to assess their relationships and to understand the underlying processes. Only then, it will be possible to carry out successful plans for its conservation.

Key words: *Thylamys*, diversity, distribution, Perú, South America

INTRODUCCIÓN

El género *Thylamys* Gray 1843 (Mammalia: Didelphimorphia: Marmosidae) incluye pequeñas raposas caracterizadas por su largo y sedoso pelaje, formando un típico patrón tricolorado, capacidad de almacenar sustancias de reserva en la cola, nasales escasamente expandidos a la altura de la sutura máxilo-frontal, así como otras características craneales y dentales (Tate, 1933; Creighton, 1984; Gardner y Creighton, 1989; Hershkovitz, 1992b).

Previamente, *Thylamys* fue considerado como un sinónimo (Tate, 1933) o un subgénero (Gilmore, 1941; Cabrera, 1958; Kirsch y Calaby, 1977) de *Marmosa*, con una definición imprecisa. Esta definición persistió incluso en su eventual tratamiento genérico (Marshall, 1982; Reig et al., 1985, 1987). Actualmente, comprobada la naturaleza monofilética del grupo *elegans* de Tate (1933), y su correspondencia con el taxón *Thylamys* por Creighton (1984), el nombre genérico se restringió a este grupo, manteniéndose de esta manera en los recientes listados de mamíferos (Gardner y Creighton, 1989; Gardner, 1993; Nowak, 1999).

El registro fósil del género es exiguo e impreciso. Los restos más antiguos han sido reportados por Marshall (1982) para el Plioceno temprano (Montehermosano) de Buenos Aires, Argentina, una localidad no conocida para alguna especie actual de *Thylamys*. Reig et al. (1987) incluyeron otros registros del Pleistoceno tardío - Holoceno, de Lagoa Santa, Brasil, los cuales podrían corresponder realmente a *Gracilinanus agilis* (ver Hershkovitz, 1992b), dado que ésta es su localidad tipo. Debido a que únicamente Marshall (1982) y Reig et al. (1985, 1987) se han referido específicamente a estos registros, no es posible establecer con seguridad el rango geológico del género, debido a la definición polifilética de *Thylamys* por estos autores. De manera similar, el registro fósil de *Thylamys* reportado por Palma (1997), basado en Reig et al. (1987), podría corresponder al género *Gracilinanus*.

Thylamys es un género estrictamente Sudamericano (Tate, 1933; Gardner, 1993); prefiriendo áreas no boscosas, tales como pampas, desiertos, serranías, montes desérticos, Chaco, e incluso Puna (Creighton, 1985), desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm. Aunque se ha descrito y establecido numerosas formas a lo largo de su rango geográfico (ver Cabrera, 1958), sólo seis especies se reconocen actualmente como válidas (Gardner, 1993; Palma, 1997). Una de ellas, *Thylamys elegans*, se encuentra reportada para el país (Pacheco et al., 1995).

Palma (1994, 1995) ha actualizado mucha de la información disponible respecto a la distribución y relaciones entre especies de *Thylamys*, especialmente en Chile y Bolivia, pero también a nivel de todo el género (Palma y Yates, 1998). Pero, diagnosis para la mayoría de especies no han sido adecuadamente presentadas, por lo que aún existe confusión respecto a los límites de muchas de ellas. La inclusión de poblaciones de Perú bajo *T. elegans* (Palma, 1997), no se basó en la revisión

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

Tesis UNMSM

de especímenes peruanos, por lo que no puede considerarse un soporte suficiente para reportes previos. Con el fin de actualizar su sistemática, nomenclatura, y distribución, se propone estudiar todas las poblaciones conocidas de *Thylamys* en el Perú.

Thylamys elegans no ha sido el único nombre usado para las poblaciones de Perú. Previamente, nombres como *venusta* (Thomas, 1902), *coquimbensis* (Osgood, 1943; Cabrera, 1958; Pine et al., 1979), *tatei* (Handley, 1957) y *pallidior* (Hershkovitz, 1992b) han sido utilizados para referirse a la(s) especie(s) de *Thylamys* presente(s) en el país. Sólo *venusta* y *pallidior* se consideran actualmente como especies válidas (Palma, 1997), mientras que *tatei* y *coquimbensis* se usan como sinónimos o subespecies de *elegans* (Gardner, 1993; Palma, 1997).

Mediante el estudio detallado de caracteres morfológicos discretos, y un análisis de variación morfométrica de las poblaciones asignadas a *Thylamys elegans* en el Perú y en Valparaíso, Chile (localidad tipo de *elegans*), se propone una definición taxonómica de las poblaciones presentes en el Perú. Los caracteres morfológicos fueron también evaluados en otros taxa dentro de *Thylamys*, especialmente aquellos sugeridos como presentes en Perú. Con ello, se establecen diagnósis precisas para estos taxa y su validez a nivel específico.

OBJETIVOS

Aclarar la situación taxonómica del género *Thylamys* en el Perú y determinar su diversidad, proveyendo descripciones morfológicas que faciliten su identificación y diferenciación respecto a otros taxa, especialmente con *T. elegans*.

Actualizar la distribución de *Thylamys* en el Perú, presentando información detallada sobre las localidades que ocupa.

Evaluar la variación geográfica de los caracteres morfológicos y morfométricos en *Thylamys elegans* de Perú y Chile, y estimar la significancia de esta variación comparándola con la de otros taxa incluidos en *Thylamys*.

ANTECEDENTES

HISTORIA TAXONOMICA DE *THYLAMYS*

Originalmente, *Thylamys* fue propuesto como diferente de *Didelphis*, *Marmosa*, o *Micoureus*, incluyendo únicamente a *Didelphis elegans* Waterhouse 1839, la cual se convirtió en la especie tipo del género por monotipia. Otros autores, como Allen y Chapman (1897), Allen (1900, 1912), Matschie (1916) y Cabrera (1919), ampliaron su definición al considerar que *Thylamys* debería incluir especies actualmente en los géneros *Marmosops* y *Gracilinanus*, junto a otras especies claramente

asociadas, posteriormente, a *elegans* (ver Tate, 1933). Thomas (1921c) usó el nombre *Thylamys* como un subgénero para *Marmosa elegans*, asociándola implícitamente al grupo de especies afines que él reconocía (ver luego).

En la primera revisión formal del género *Marmosa* (sensu lato), Tate (1933) reconoció cinco grupos de especies (*cinerea*, *microtarsus*, *murina*, *noctivaga* y *elegans*), principalmente en base a caracteres morfológicos. El grupo *elegans* no fue asociado al taxón *Thylamys*, quizás por su confusa historia; más bien, Tate (1933) sugirió una relación entre el grupo *elegans* y la sección *microtarsus* del grupo *microtarsus*. Posteriormente, Gilmore (1941) unió a estos taxa bajo el subgénero *Thylamys*, en base a tres caracteres muy marcados. Estos caracteres se refieren a la presencia adicional de mamas en la región pectoral, paladar altamente fenestrado, y patrón anular de escamas en la cola.

Cabrera (1958) utilizó el nombre *Thylamys* para definir un subgénero de *Marmosa*, siguiendo principalmente a Gilmore (1941). Aunque no fueron considerados por Cabrera (1958), los grupos de Tate (1933) se mantuvieron como grupos naturales supra específicos. Nuevas especies de *Marmosa* fueron descritas y asignadas a estos grupos (e.g., Handley, 1957; Petter, 1968; Pine, 1981), y reportes generales (e.g., Hall, 1981) utilizaron también esta división.

Marshall (1982) usó los nombres *Thylamys* y *Micoureus* como géneros válidos en una relación de marsupiales actuales y fósiles de Sudamérica. La única indicación respecto a su composición fue “marmosas pequeñas” y “marmosas grandes”, respectivamente, señalando que este “arreglo tripartito” de *Marmosa* (s.l.) estaba basado en las investigaciones de Reig, Kirsch y Marshall, posteriormente publicadas en 1985 y 1987. Reig et al. (1985, 1987) incluyeron en su revisión de *Didelphimorphia*

actuales y fósiles a los géneros *Marmosa* (con *Marmosops* como subgénero), *Micoure[u]s*, y *Thylamys* (sensu Cabrera, 1958). La composición de cada género fue detallada, de manera que *Thylamys* correspondía a una actualización y ampliación del sentido usado por Gilmore (1941) y Kirsch y Calaby (1977); es decir un taxón polifilético. R.H. Pine (en Reig et al., 1987; p. 7) sugirió reconocer al grupo *elegans* de Tate (1933) como un subgénero de *Thylamys* (sensu lato).

Fue Creighton (1984), quien en una revisión sistemática de la subfamilia Didelphinae elevó a *Thylamys* al nivel genérico, restringiéndolo al grupo *elegans* de Tate (1933) y listando, aunque sin definir, a las especies. Este autor reconoció la monofilia de varios de los grupos de Tate (1933), pero no los usó como subgéneros dentro de *Marmosa*. Gardner y Creighton (1989) definieron y elevaron al rango genérico al grupo *noctivaga* y la sección *microtarsus* del grupo *microtarsus* (Tate, 1933) usando los nombres *Marmosops* y *Gracilinanus*, respectivamente. Al igual que Creighton (1984), sólo se mencionó las especies incluidas, pero no su definición.

POSICION DE *THYLAMYS* DENTRO DE LOS DIDELPHIMORPHIA

La sistemática de los marsupiales didelfimorfios ha motivado más de una revisión de los taxa actuales y/o fósiles (Creighton, 1984; Reig et al., 1985, 1987; Hershkovitz, 1992a, 1992b; Kirsch y Palma, 1995; Patton et al., 1996; Jansa y Voss, 2000), proponiendo agruparlos en familias, subfamilias y/o tribus, a fin de representar mejor sus relaciones de parentesco.

Creighton (1984) resume los principales cambios taxonómicos en la definición de los Didelphidae, que se inician con la ubicación de *Dromiciops* en la familia Microbiotheriidae (Reig,

1955), el establecimiento de la subfamilia Caluromyinae para incluir a *Caluromys*, *Caluromysiops*, y *Glironia* (Kirsch, 1977) y el reconocimiento de *Thylamys* y *Micoureus* como géneros diferentes de *Marmosa* (Marshall, 1982). A esto, podríamos agregar la definición de grupos naturales dentro de *Marmosa* (Creighton, 1984; Tabla 1a) y su posterior elevación al nivel genérico (Reig et al., 1985, 1987; Gardner y Creighton, 1989). A partir de estos cambios, muchos han sido los intentos por determinar las relaciones filogenéticas entre dichos géneros, la mayoría de ellos usando una metodología cladista (Creighton, 1984; Reig et al., 1987), aunque también otras menos ortodoxas (Herskovitz, 1992a, 1992b), generalmente usando caracteres morfológicos.

Creighton (1984) encontró una mayor afinidad entre el grupo *elegans* de Tate (1933) y *Lestodelphys*, lo cual le llevó a reconocer el rango genérico de *Thylamys* y su distinción respecto a *Marmosa* (sensu lato). Más que otro de los “grupos” de *Marmosa* (sensu Tate, 1933), el siguiente género en afinidad al nodo *Thylamys-Lestodelphys* fue *Monodelphis*. A partir de los trabajos de Reig et al. (1985, 1987; Tabla 1b) es imposible determinar alguna afinidad real para *Thylamys* debido a su definición polifilética, similar a la de Gilmore (1941), que incluye *a priori* especies de *Gracilinanus*. La propuesta de Herskovitz (1992a), considerando cinco subfamilias dentro de la familia Marmosidae, tampoco permite definir afinidades para *Thylamys* por cuanto lo incluye en una subfamilia monogenérica (Tabla 1c).

Recientemente, Goin y Rey (1997), usaron únicamente características morfológicas para reconocer una Tribu Monodelphini, con *Monodelphis* como único género actual. Esta tribu sería el grupo hermano de los restantes Marmosini (*Marmosa* [s. l.] y *Lestodelphys*), en la subfamilia Marmosinae (equivalente a los Marmosini de Reig et al., 1985).

Basados en análisis de hibridación de ácidos nucleicos (ADN), Kirsch y Palma (1995) incluyeron a *Thylamys* y *Lestodelphys* en la tribu Thylamyini, que junto a *Marmosops* y *Gracilinanus* (tribu Marmosopsini) conforman la subfamilia Thylamyinae (Tabla 1d). En el estudio más completo al momento, incluyendo los quince géneros actuales, Jansa y Voss (2000) también reconocen un grupo *Thylamys* + *Lestodelphys*, basados en el análisis de pares de bases de un gen de lenta evolución. Un estudio similar, pero usando el gen citocromo *b* del ADN mitocondrial (Patton et al., 1996), no incluyó a *Thylamys* o *Lestodelphys* en sus análisis.

Recientes intentos por determinar afinidades filogenéticas en los Didelphimorphia, incluyen definiciones y relaciones interespecíficas en *Marmosops* (Mustrangi y Patton, 1997), *Philander* (Patton y Da Silva, 1997) y *Thylamys* (Palma y Yates, 1998). Estos estudios se basan en análisis moleculares, como secuenciación de bases del ADN mitocondrial (gen citocromo *b*), análisis cromosómicos y electroforesis de proteínas.

Más allá de evaluar las diferentes filogenias antes mencionadas, es preciso establecer un esquema de trabajo respecto a la posición filogenética de *Thylamys* (sensu stricto), dentro de los Didelphimorphia (sensu Gardner, 1993). Esto permitirá conocer al género más próximo a *Thylamys*, el cual proveerá información importante al momento de evaluar las similitudes y diferencias entre

especies de *Thylamys*, para los distintos caracteres morfológicos discretos. Para los objetivos de esta investigación, se sigue a Creighton (1984), Kirsch y Palma (1995) y Jansa y Voss (2000), quienes consideran a *Lestodelphys* como el género de mayor afinidad a *Thylamys*.

Tabla 1.- Clasificaciones alternativas para los Didelphimorphia actuales

a) Creighton (1984)

Orden Didelphoidea (Gray, 1821)

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae (Gray, 1821)

Chironectes Illiger, 1811

Didelphis Linnaeus, 1758

Lestodelphys Tate, 1934

Lutreolina Thomas, 1910

Marmosa Gray, 1821

grupo *cinerea*

grupo *microtarsus*

grupo *noctivaga*

grupo *murina*

Metachirus Burmeister, 1854

Monodelphis Burnett, 1830

Philander Tiedemann, 1808

Thylamys Gray, 1843

Subfamilia Caluromyinae Kirsch, 1977

Caluromys Allen, 1900

Caluromysiops Sanborn, 1912

Glironia Thomas, 1912

Familia Microbiotheriidae Ameghino, 1887

Dromiciops Thomas, 1894

b) Reig, Kirsch, y Marshall (1987)

Orden Polyprotodonta Owen, 1866

Suborden Didelphimorphia Gill, 1872

Superfamilia Didelphoidea (Gray, 1821)

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae (Gray, 1821)

Tribu Didelphini (Gray, 1821)

Chironectes Illiger, 1811

Didelphis Linnaeus, 1758

Lutreolina Thomas, 1910

Philander Tiedemann, 1808

Tribu Marmosini Reig, Kirsch, y Marshall, 1985

Lestodelphys Tate, 1934

Marmosa Gray, 1821

Micoureus Lesson, 1842

Monodelphis Burnett, 1830

Thylamys Gray, 1843

Tribu Metachirini Reig, Kirsch, y Marshall, 1985

Metachirus Burmeister, 1854

Subfamilia Caluromyinae Kirsch y Reig, 1977

Caluromys Allen, 1900

Caluromysiops Sanborn, 1912

Glironia Thomas, 1912

c) Hershkovitz (1992a)

Orden Didelphidia Gray, 1821

Superfamilia Didelphoidea (Gray, 1821)

Familia Marmosidae Hershkovitz, 1992

Subfamilia Marmosinae (Reig, Kirsch, y Marshall, 1985)

Gracilinanus Gardner y Creighton, 1989

Marmosops Matschie, 1916

Marmosa Gray, 1821

Micoureus Lesson, 1842

Subfamilia Thylamyinae Hershkovitz, 1992

Thylamys Gray, 1843

Subfamilia Lestodelphyinae Hershkovitz, 1992

Lestodelphys Tate, 1934

Subfamilia Metachirinae (Reig, Kirsch, y Marshall, 1985)

Metachirus Burmeister, 1854

Subfamilia Monodelphinae Hershkovitz, 1992

Monodelphis Burnett, 1830

Familia Caluromyidae (Kirsch y Reig, 1977)

Subfamilia Caluromyinae Kirsch y Reig, 1977

Caluromys Allen, 1900

Subfamilia Caluromysiopsinae Hershkovitz, 1992

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

Tesis UNMSM

Caluromysiops Sanborn, 1912

Familia Glironiidae Hershkovitz, 1992

Glironia Thomas, 1912

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae (Gray, 1821)

Philander Tiedemann, 1808

Didelphis Linnaeus, 1758

Chironectes Illiger, 1811

Lutreolina Thomas, 1910

d) Kirsch y Palma (1995)

Orden Didelphimorphia Gill, 1872

Superfamilia Didelphoidea (Gray, 1821)

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae (Gray, 1821)

Tribu Didelphini (Gray, 1821)

Didelphis Linnaeus, 1758

Philander Tiedemann, 1808

Lutreolina Thomas, 1910

Chironectes Illiger, 1811

Tribu Metachirini Reig, Kirsch, y Marshall, 1987

Metachirus Burmeister, 1854

Subfamilia Thylamyinae Hershkovitz, 1992

Tribu Thylamyini Hershkovitz, 1992

Thylamys Gray, 1843

Lestodelphys Tate, 1934

Tribu Marmosopsini Kirsch y Palma, 1995

Marmosops Matschie, 1916

Gracilinanus Gardner y Creighton, 1989

Subfamilia Marmosinae (Reig, Kirsch y Marshall, 1985)

Tribu Marmosini Reig, Kirsch y Marshall, 1985

Marmosa Gray, 1821

Micoureus Lesson, 1842

Tribu Monodelphini Hershkovitz, 1992

Monodelphis Burnett, 1830

Familia Caluromyidae (Kirsch y Reig, 1977)

Subfamilia Caluromyinae Kirsch y Reig, 1977

Caluromys Allen, 1900

Caluromysiops Sanborn, 1912

Subfamilia Glironiinae Hershkovitz, 1992

Glironia Thomas, 1910

LAS ESPECIES Y SUBESPECIES ASOCIADAS A *THYLAMYS*

El género *Thylamys*, al igual que varios otros pequeños mamíferos Neotropicales (e.g., *Cryptotis*, *Monodelphis*), ha sido conocido de escasas colectas, provenientes de áreas muy apartadas entre sí, de modo que la descripción de especies no solía basarse en series completas, que incluyeran especímenes de ambos sexos y diferentes edades (ver Hall, 1943). Este problema fue reconocido y expresado al referirse a las especies de *Thylamys* (Osgood, 1943; Handley, 1957; Cabrera, 1958).

Aunque actualmente se conocen las características que definen al género *Thylamys* (Creighton, 1984; Gardner y Creighton, 1989; Hershkovitz, 1992b), no todos los taxa incluidos han sido revisados (ver Palma, 1995; Palma y Yates, 1998). Además, los caracteres usados para reconocer ciertas especies como válidas (ver Palma, 1995) no han sido evaluados para la totalidad de los taxa, o muestran elevada variación intrapoblacional, lo que impide establecer diagnósis válidas para las especies o subespecies incluidas.

Dos casos en la historia taxonómica de *Thylamys* pueden ayudar a entender los problemas respecto a la aplicación de nombres específicos. Thomas (1894), usó el nombre *Micoureus griseus* para especímenes de Corrientes, Argentina, que, por razones de precedencia tuvo que cambiar luego

a *Marmosa marmota* (1896). Finalmente, describió dichos especímenes como *M. citella* (1912), luego de compararlos con formas topotípicas de *M. marmota*. Actualmente, *griseus* (sensu Thomas, 1894), *citella*, y *marmota* (sensu Thomas, 1896) son sinónimos de *T. pusillus*, mientras que *griseus* y *marmota* (sensu Thomas, 1912), lo son de *T. macrurus*.

Al referirse a ejemplares de *Marmosa karimii*, Pine et al. (1970) señalaron que la descripción original (Petter, 1968) sugería su afinidad a *pallidior*. Sin embargo, debido a que los caracteres dentales y craneales usados por Petter (1968) eran sujetos a variación individual y de edad, recomendaron considerar a *M. karimii* como co-específica con *M. pusilla* (sensu Cabrera, 1958).

Un estudio reciente (Palma, 1995) concluyó que *M. karimii* es sinónimo de *T. velutinus*, y que poblaciones del norte de Chile, previamente asignadas a *T. elegans* (Pine et al., 1979), incluyen a *T. pallidior*.

Un breve resumen de las diferencias en los criterios de clasificación de las especies dentro de *Thylamys*, y ocasionalmente *Marmosa*, se presenta a continuación. Este resumen pretende mostrar los diferentes tratamientos respecto a la diversidad y taxonomía del género desde una perspectiva histórica.

Como originalmente propuesto (Gray, 1843), *Thylamys* incluyó únicamente a *Didelphis elegans* Waterhouse 1839. El nombre se mantuvo como un subgénero de *Marmosa* Gray 1821 por mucho tiempo, aún cuando la distintividad de *elegans* respecto a otras especies incluidas en el género era obvia (ver Thomas, 1894). A través de casi cuarenta años, Thomas describió y comparó quizás la mayor parte de los taxa de Didelphidae (s.l.), llegando a establecer relaciones entre algunas especies.

Uno de los primeros nombres asociados explícitamente a *elegans* fue *marmota*, basado principalmente en tamaño y forma general, además de compartir como único carácter el hecho de “no poseer nasales posteriormente expandidos” (Thomas, 1894).

El siguiente nombre asociado a *elegans*, no fue un *Thylamys* actual. Allen y Chapman (1897) describieron *Thylamys carri* de la Isla de Trinidad, usando al mismo tiempo el nombre genérico para las formas “sin procesos postorbitales, con nasales no expandidos posteriormente, de casi el mismo ancho a toda su extensión” (p. 27). Posteriormente, Allen (1900) usó este mismo criterio al describir *Thylamys keaysi*, de Puno, Perú, y luego (1912) para incluir *Marmosa caucae* Thomas 1900. Todas estas especies corresponden al actual género *Marmosops*; la primera como sinónimo de *M. fuscatus*, la segunda lo es de *M. noctivagus*, y la última, de *M. impavidus* (ver Gardner, 1993).

El mayor aporte de Thomas en cuanto al conocimiento de *Thylamys* (s.s.), es la revisión de las formas de *elegans*, en la cual define dos mayores grupos “geográficos” en este complejo de especies: el grupo *elegans* y el grupo *marmota* (Thomas, 1902). Esta separación se mantuvo a lo largo de trabajos posteriores, describiendo nuevos taxa (1912, 1921a, 1921b, 1926), que resultaron en el reconocimiento final de sólo seis especies (Tabla 2a). Thomas (1902) basó el reconocimiento de *elegans* y sus subespecies en la distribución geográfica de las mismas, las cuales afirma, aunque apartadas, se hallan conectadas por países montañosos. Por el contrario, *marmota* esta separada de las otras especies “paraguayas” por el amplio Chaco. Thomas (1902) hizo la primera mención de una especie de *Thylamys* en Perú, al describir *Marmosa elegans venusta*, basado en un individuo de

Cochabamba, Bolivia, y mencionando otro de Surco, cerca a Lima, aunque no incluyó a este último en la serie tipo.

Matschie (1916) usando un criterio similar al de Allen y Chapman (1897) reconoció y expandió el subgénero *Thylamys* para incluir además de especies asociadas a *elegans*, algunas relacionadas al actual *Marmosops*. Seis de las nueve especies listadas por Matschie (1916) corresponden a taxa dentro de *Thylamys*; de las restantes, dos provienen de las descripciones de Allen y Chapman (1897) y Allen (1900), mientras la tercera, *T. purui*, es un nombre actualmente asociado a *M. impavidus* (Tabla 2b).

Cabrera (1919) mencionó la región interorbitaria lisa, y los nasales de similar anchura en toda su longitud, sin ensancharse posteriormente, como los caracteres del subgénero *Thylamys*, siguiendo a Allen y Chapman (1897). Su lista incluyó subespecies y sinonimias para las cinco especies reconocidas (Tabla 2c), además de datos sobre su distribución. Dentro del subgénero *Marmosa*, incluyó dos actuales *Thylamys*: *M. pusilla* y *M. velutina*. Cabrera (1919) describió el engrosamiento de la cola por acumulación de grasa en *elegans*, señaló la distribución de *venusta* en Perú (Thomas, 1902), y notó el mal uso del nombre *grisea* por Thomas (1894).

Tate (1933) revisó todas las formas conocidas de *Marmosa* (s.l.) hasta ese momento, distribuyéndolas en cinco grupos equivalentes a subgéneros. Tate (1933) creía que *Marmosa* era “un buen género natural” de Didelphidae, y que el uso de subgéneros obscurecería la unidad del género.

Cada grupo incluyó secciones sin equivalencia taxonómica alguna, y aquellas del grupo *elegans* carecieron de criterios geográficos o bases morfológicas. El grupo *elegans* se compone de dos

secciones y nueve especies (Tabla 2d), por la adición de *janetta*, *bruchi* y *formosa*. Al igual que Cabrera (1919), Tate sólo reconoció a *M. venusta venusta* como presente en el Perú, representada por el ejemplar de Surco (Thomas, 1902) y otro de Matucana. Sin embargo, el ejemplar de Surco es ligeramente más claro, asemejándose a un juvenil de *pallidior*. Ambos ejemplares representaron el extremo norte de la distribución para el grupo *elegans*.

Osgood (1943) se ocupó con gran detalle de *Marmosa elegans*, en su revisión de los mamíferos de Chile. Su análisis sugiere que las diferencias existentes entre las formas descritas lo son sólo a nivel subespecífico, que toda la variación existente dentro del grupo *elegans* se debería a gradaciones geográficas, y que los vacíos de distribución reflejan la carencia de colectas en esas regiones. Consideró a *soricina* como una subespecie válida, removiéndola de la sinonimia de *elegans*; describió el tipo depositado en Chile (ver Tate, 1933, p. 217), y resaltó la validez de sus diferencias. Sinonimizó *janetta* (Thomas, 1926) con *venusta*, *sponsorina* con *cinderella* (sugerido por Thomas, 1921d), y colocó a *pallidior* entre las subespecies de *M. elegans*. Osgood (1943) mencionó una serie de ejemplares asociados a *M. elegans* del suroeste de Perú, Arequipa, que podrían ser parte del rango norte de *M. e. coquimbensis*. Consideró a *pusilla* y *marmota* como posibles variaciones del mismo tipo, y eventualmente, todas las formas podrían demostrar estar “conectadas” a *pusilla*, el primer nombre propuesto en este grupo.

Zúñiga (1942) y Sanborn (1949), reportaron el hallazgo de *Marmosa* sp. en las lomas de Atocongo, al sureste de Lima. Estos ejemplares extendieron la distribución del grupo *elegans* hasta la Costa central de Perú, aunque su pertenencia a este grupo no fue determinada en algún trabajo

posterior. Posteriormente, Handley (1957) describió a *M. tatei* del departamento de Ancash, el cual representó la mayor extensión al norte del grupo *elegans*. Sin embargo, no hizo mención alguna a los ejemplares del valle del Rímac, Lima, o de Arequipa.

Cabrera (1958) siguió a Gilmore (1941) en el reconocimiento de *Thylamys* como un subgénero válido de *Marmosa*, incluyendo “el grupo *elegans* y la sección *microtarsus* del grupo *microtarsus* de Tate [1933]”. Aunque posterior a los trabajos de Osgood (1943) y Handley (1957), no incluyó sus conclusiones. El subgénero *Thylamys* (sensu Cabrera, 1958) incluyó 12 especies, de las cuales ocho corresponden a taxa ahora en *Gracilinanus*, y sólo cuatro pueden considerarse actualmente como *Thylamys*. Cabrera (1958) consideró a *pallidior*, *formosa*, y *venusta*, como subespecies de *Marmosa pusilla*, *M. velutina*, y *M. elegans*, respectivamente (Tabla 2e). En esta última especie incluyó a los ejemplares del valle del Rímac, aunque presumió que podrían pertenecer a una subespecie no descrita o, a *M. elegans coquimbensis*, distribuyéndose desde Coquimbo, Chile, a lo largo del litoral Pacífico. Cabrera (1958) no hizo ninguna referencia a la especie *M. tatei*.

Herskovitz (1959) clarificó la nomenclatura de algunas especies, relacionándolas a descripciones originales de F. de Azara. Consideró al crecimiento indeterminado de estos marsupiales como la causa de “adultos” de talla variable, según su edad, sugiriendo que *pusilla* y *macrura* serían sólo extremos del crecimiento de una misma especie. Va más allá de Osgood (1943), al proponer el uso de *pusilla*, el nombre más antiguo, como la única especie válida del grupo; todos los otros nombres se convertirían en subespecies o sinónimos de ésta. Petter (1968) describió *Marmosa karimii* del

Noreste de Brasil, comparándola únicamente con *M. pallidior* y estableciendo implícitamente su afinidad al grupo *elegans*, sección *venusta*, de Tate (1933).

Kirsch y Calaby (1977) publicaron la primera lista anotada de especies de marsupiales del Mundo, basando el arreglo de *Marmosa* en Cabrera (1958), y siguiendo su arreglo en subgéneros, con algunas adiciones y correcciones de trabajos posteriores. Los mayores cambios dentro del subgénero *Thylamys* son: la ubicación de *emiliae* en el subgénero *Marmosa*, el reconocimiento de dos nuevas especies (*karimii* y *tatei*), y la validación de *M. (Thylamys) formosa* como diferente de *velutina*. La lista resultante incluyó 14 especies, seis de ellas referibles a actuales *Thylamys*, pero sin detallar subespecies o sinonimias.

En Perú, Brack (1974) usó el nombre *Marmosa elegans coquimbensis* para el pequeño marsupial de las lomas costeras de Atocongo (Lima) y Mollendo (Arequipa), siguiendo la sugerencia de Cabrera (1958). Pearson y Pearson (1978) reportaron la presencia de *Marmosa elegans* en varios hábitats (lomas, desierto arbustivo, serranía esteparia, y queñual), a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 60 y 3900 m en el sur del Perú. Poco después, Pine et al. (1979), mencionaron una serie de especímenes de Arequipa como muy similares a *M. elegans coquimbensis*.

La primera edición del catálogo de especies de mamíferos del Mundo (Honacki et al., 1982), reconoció tres subgéneros dentro de *Marmosa* (*Marmosa*, *Thylamys*, y *Stegomarmosa* [Pine, 1972]), pero no especificó cuales especies pertenecerían a cada uno de ellos. La principal referencia para el arreglo parece ser Kirsch y Calaby (1977), sin mayores actualizaciones. Entre las especies asignables a *Thylamys*, *M. elegans* se reportó para el sur de Perú, y *M. tatei* para el norte (Ancash).

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

Tesis UNMSM

Nowak y Paradiso (1983) listaron a *Thylamys* como uno de los tres subgéneros de *Marmosa*, incluyendo las 14 especies sugeridas por Kirsch y Calaby (1977). Sólo seis especies corresponden a actuales *Thylamys*, de las cuales *T. tatei* se reportó como presente en Perú.

Tabla 2.- Especies reconocidas en *Thylamys* (s.s) por diferentes autores y su correspondencia con el sentido actual (Gardner, 1993; Palma, 1995, 1997).

a) Thomas (1894 a 1926).

Sentido de Thomas	Uso actual
Género <i>Marmosa</i>	
Subgénero <i>Thylamys</i> (1921c)	Género <i>Thylamys</i>
Grupo Andino o <i>elegans</i>	
<i>M. elegans</i> “típica”	<i>T. elegans elegans</i>
<i>M. elegans venusta</i>	<i>T. venustus</i>
<i>M. elegans pallidior</i>	<i>T. pallidior</i>
<i>M. elegans cinderella</i>	<i>T. venustus cinderella</i>
<i>M. elegans sponsoria</i>	<i>T. venustus sponsoria</i>

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

Tesis UNMSM

Sentido de Thomas	Uso actual
Grupo Paraguayo o <i>marmota</i>	
<i>M. marmota</i>	
= <i>griseus</i>	
a) sensu 1896	a) <i>T. pusillus</i>
b) sensu 1912	b) <i>T. macrurus</i>
<i>M. citella</i>	<i>T. pusillus</i>
<i>M. bruchi</i>	<i>T. pallidior</i>
<i>M. verax</i>	<i>T. pusillus</i>
<i>M. janetta</i>	<i>T. venustus</i>

b) Matschie (1916).

Sentido de Matschie	Uso actual
Género <i>Marmosa</i>	
Subgénero <i>Thylamys</i>	Género <i>Thylamys</i>
<i>carri</i>	<i>Marmosops fuscatus</i>
<i>cinderella</i>	<i>Thylamys venustus cinderella</i>
<i>citella</i>	<i>Thylamys pusillus</i>
<i>elegans</i>	<i>Thylamys elegans</i>
<i>keaysi</i>	<i>Marmosops noctivagus</i>
<i>pallidior</i>	<i>Thylamys pallidior</i>
<i>purui</i>	<i>Marmosops impavidus</i>
<i>velutina</i>	<i>Thylamys velutinus</i>
<i>venusta</i>	<i>Thylamys venustus</i>

c) Cabrera (1919).

Sentido de Cabrera	Uso actual
Género <i>Marmosa</i>	
Subgénero <i>Marmosa</i>	
1) <i>pusilla</i> = <i>nana</i>	1) <i>Thylamys pusillus</i>
2) <i>velutina</i>	2) <i>Thylamys velutinus</i>
Subgénero <i>Thylamys</i>	Género <i>Thylamys</i>
1) <i>carri</i>	1) <i>Marmosops fuscatus</i>
2) <i>citella</i>	2) <i>Thylamys pusillus</i>
= <i>grisea</i> Thomas 1894	
3) <i>elegans</i>	3) <i>Thylamys elegans</i>
a. <i>cinderella</i>	a. <i>Thylamys venustus cinderella</i>
b. <i>elegans</i>	b. <i>Thylamys elegans elegans</i>

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

Tesis UNMSM

Sentido de Cabrera	Uso actual
= <i>hortensis</i>	
= <i>pimelura</i>	<i>Thylamys velutinus</i>
= <i>soricina</i>	<i>Thylamys elegans soricina</i>
<i>c. pallidior</i>	<i>c. Thylamys pallidior</i>
<i>d. venusta</i>	<i>d. Thylamys venustus</i>
4) <i>keaysi</i>	4) <i>Marmosops noctivagus</i>
5) <i>marmota</i>	5) <i>Thylamys macrurus</i>
= <i>grisea</i> Desmarest, 1827	

d) Tate (1933).

Sentido de Tate	Uso actual
Género <i>Marmosa</i>	
grupo <i>elegans</i>	Género <i>Thylamys</i>
a) sección <i>elegans</i>	
<i>elegans elegans</i>	<i>Thylamys elegans elegans</i>
<i>elegans coquimbensis</i>	<i>Thylamus elegans coquimbensis</i>
<i>elegans soricina</i>	<i>Thylamys elegans soricinus</i>
<i>marmota marmota</i>	<i>Thylamys macrurus</i>
= <i>grisea</i>	
<i>marmota verax</i>	<i>Thylamys pusillus</i>
<i>janetta</i>	<i>Thylamys venustus</i>
<i>pusilla</i>	<i>Thylamys pusillus</i>
b) sección <i>venusta</i> (o <i>pallidior-venusta</i>)	

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

Tesis UNMSM

Sentido de Tate	Uso actual
<i>venusta venusta</i>	<i>Thylamys venustus venustus</i>
<i>venusta cinderella</i>	<i>Thylamys venustus cinderella</i>
<i>venusta sponsoria</i>	<i>Thylamys venustus sponsoria</i>
<i>pallidior</i>	<i>Thylamys pallidior</i>
<i>bruchi</i>	<i>Thylamys pallidior</i>
<i>formosa</i>	<i>Gracilinanus agilis</i>
= <i>muscula</i>	
<i>velutina</i>	<i>Thylamys velutinus</i>
= <i>pimelura</i>	

e) Cabrera (1958).

Sentido de Cabrera	Uso actual
Género <i>Marmosa</i>	
Subgénero <i>Thylamys</i>	Género <i>Thylamys</i>
<i>elegans cinderella</i>	<i>T. venustus cinderella</i>
= <i>sponsorio</i>	
<i>elegans coquimbensis</i>	<i>T. elegans coquimbensis</i>
<i>elegans elegans</i>	<i>T. elegans elegans</i>
<i>elegans soricina</i>	<i>T. elegans soricina</i>
<i>elegans venusta</i>	<i>T. venustus venustus</i>
= <i>janetta</i>	
<i>grisea</i>	<i>T. macrurus</i>
= <i>marmota</i> Thomas, 1912	
<i>pusilla bruchi</i>	<i>T. pallidior bruchi</i>

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

Tesis UNMSM

Sentido de Cabrera	Uso actual
= <i>fenestrae</i>	
= <i>pulchella</i>	
<i>pusilla pallidior</i>	<i>T. pallidior pallidior</i>
<i>pusilla pusilla</i>	<i>T. pusillus</i>
= <i>marmota</i> Thomas, 1894	
= <i>citella</i>	
= <i>verax</i>	
<i>velutina formosa</i>	<i>Gracilinanus agilis</i>
= <i>muscula</i>	
<i>velutina velutina</i>	<i>T. velutinus</i>
= <i>pimelura</i>	

En el primero de una serie de tres publicaciones (ver Reig et al., 1985, 1987), en las cuales se reconoció que *Marmosa* era un compuesto de varios géneros, Marshall (1982) reconoció a *Thylamys* como un género diferente de *Marmosa*. Su composición no fue indicada, excepto por la denominación de “pequeñas raposas” (p. 254). Streilein (1982) actualizó la distribución de los marsupiales sudamericanos, señalando a *Marmosa tatei*, pero no a *M. elegans*, como presente en Perú. No hubo indicación acerca de subgéneros, grupos de especies, o subespecies.

Creighton (1984) presentó una evaluación detallada de las relaciones intergenéricas dentro de la subfamilia Didelphinae (s.l.), incluyendo formalmente a los grupos de Tate (1933). Propuso reconocer a *Thylamys* (s.s.) como un género distinto de *Marmosa* (s.s.), y lo restringió al grupo *elegans* de Tate (1933), con ciertas modificaciones debido a nuevas especies y su revisión de especímenes. El género *Thylamys* incluye así siete especies, por el reconocimiento de *T. pallidior* como diferente de *T. elegans* (ver Osgood, 1943) o *T. pusillus* (ver Cabrera, 1958), respecto a las seis reconocidas por Kirsch y Calaby (1977). Además, trató a *M.(Thylamys) formosa* como miembro del grupo *microtarsus*, actualmente correspondiente a *Gracilinanus agilis*.

Reig et al. (1985, 1987) reportaron los resultados de un completo estudio sistemático que incluyó Didelphimorphia actuales y fósiles, donde el género *Thylamys* fue reconocido, con su composición similar a la propuesta de Kirsch y Calaby (1977), más la probable adición de *lepida*, *emiliae*, y una especie fósil. Se incluyó una sugerencia verbal de R.H. Pine para incluir las especies del grupo *elegans* (“i.e., *elegans*, *formosus*?, *griseus*, *karimii*, *pusillus*, *tatei*, *velutinus*”) dentro de un subgénero en *Thylamys*.

Al reconocer la validez de los grupos supra específicos de Tate (1933), tal como fueron delimitados por Creighton (1984), Gardner y Creighton (1989) caracterizaron los géneros *Micoureus* (ver Reig et al., 1985, 1987), *Thylamys* (ver Creighton, 1984) y *Marmosops* (para el grupo *noctivaga*), además de describir *Gracilinanus*, para el grupo *microtarsus*. El listado de especies válidas en *Thylamys* es más restringido que el de Creighton (1984), por la aparente sinonimia de *karimii* y *tatei* con otras especies.

En una revisión taxonómica del género *Gracilinanus*, Hershkovitz (1992b) menciona una serie de ejemplares de Arequipa, Perú, como representativos de *Thylamys pallidior*. Éstos, serían los mismos reportados por Pine et al. (1979) como *Marmosa elegans coquimbensis*.

Gardner (1993) siguió la propuesta de Gardner y Creighton (1989) incluyendo sólo cinco especies nominales en el género *Thylamys*. Entre los sinónimos o subespecies de *T. elegans* se incluyó a *venusta* y *tatei*, con lo cual extendió el rango de la especie hasta el “sur de Perú”.

En una revisión parcial de las especies de *Thylamys*, Palma (1994) reconoció a la especie *venusta* como diferente de *elegans*, asignando a *venusta* las poblaciones de Bolivia y Argentina, al este de los Andes (ver Tate, 1933). Como parte de sus resultados, sugirió una mayor afinidad entre *elegans* y el clado *pallidior* - *pusillus*, proveyendo una explicación biogeográfica para este patrón de relaciones. Palma (1995, 1997) siguió a Gardner (1993) para asignar el nombre *elegans* a las poblaciones en la costa del Perú, considerando a *tatei* como sinónimo de *elegans*.

Puede observarse que hasta cinco nombres han sido aplicados a las poblaciones de *Thylamys* en Perú: *elegans*, *venusta*, *coquimbensis*, *tatei* y *pallidior*. Sin embargo, la mayoría de autoridades

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

Tesis UNMSM

recientes (Gardner, 1993; Pacheco et al., 1995; Palma, 1997) ha preferido usar *elegans*, en su sentido más amplio, para referirse a estas poblaciones. Ningún estudio del género ha permitido documentar su real diversidad, y claras diagnosis morfológicas no están disponibles, lo que impide establecer su real distribución como una aproximación al estudio de sus patrones biogeográficos en Perú y Sudamérica.

MATERIALES Y METODOS

ESPECIMENES E INSTITUCIONES

Los 206 especímenes examinados dentro del presente trabajo, incluyendo doce taxa en *Thylamys* además de *Lestodelphys halli*, se encuentran depositados en los siguientes museos, los cuales se identifican a lo largo del texto de acuerdo a sus respectivos acrónimos:

AMNH	American Museum of Natural History, New York, EEUU
BM(NH)	The Natural History Museum, Londres, Inglaterra
CBF	Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia
FMNH	The Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU
MUSM	Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú
MVZ	The Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, EEUU
NMNH	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., EEUU
UW-MZ	University of Wisconsin, Museum of Zoology, Wisconsin, EEUU

GACETERO

Los especímenes revisados representan ochenta y ocho localidades principales, las cuales se listan a continuación. Estas se ordenan de modo general de Norte a Sur, por país y departamento (o equivalente), e indicando para cada localidad específica, la provincia (sólo para las localidades en Perú), coordenadas y elevación. La mayoría de ellas se encuentra mapeada e identificada, mediante

su número ordinal, en la Figura 1. La fuente principal para su ubicación fue la serie de Gaceteros ornitológicos (Paynter, 1985, 1988, 1989; Stephens y Traylor, 1983), excepto en el caso de Bolivia, para la cual se usó el gacetero incluido por Anderson (1997). En el caso de las localidades en Perú, se verificó las coordenadas y/o elevación a través de los mapas del Instituto Geográfico Nacional. La información acerca de especímenes y especies provenientes de cada localidad, se encuentra en el Apéndice I.

PERU

Ancash

1. Huaraz; Valle del Río Pira, Pariacoto (09°31' S, 77°53' O; ca. 2500 m), 1 km N, 12 km E
2. Huaraz; Huaraz (09°32' S, 77°32' O; 3052 m)
3. Bolognesi; Chasquitambo (10°48' S, 77°37' O; 710 m)

Lima

4. Chancay; Lomas de Lachay (11°21' S, 77°23' O; ca. 350 m)
5. Canta; Canta (11°25' S, 76°38' O; 2640 m), 1 mi O
6. Canta; Canta, Tambo (ca. 11°27' S, 76°42' O; 2600 m)
7. Huarochirí; Matucana (11°51' S, 76°24' O; 2460 m), 1 mi E
8. Huarochirí; San Bartolomé (11°53' S, 76°32' O; 1800 m)
9. Huarochirí; Bosque de Zárate (ca. 11°53' S, 76°27' O; 2700 m)
10. Lima; Lomas de Atocongo (ca. 12°05' S, 76°52' O; 300 m)
11. Yauyos; Yauyos (12°24' S, 75°57' O), 5 mi E (2700 m) o 8 mi NE (2850 m)

Huancavelica

12. Castrovirreyña; Ticrapo (13°21' S, 75°25' O; 2400 m), 2 km E

Ayacucho

13. Lucanas; Puquio (14°42' S, 74°08' O; 3600 m), 15 mi ONO

14. Parinacochas; Tihuayno (no ubicado)

Arequipa

15. Caylloma; Caylloma (15°12' S, 71°46' O; 3500 m)

16. Caylloma; Chivay (ca. 15°38' S, 71°38' O; 3700 m), 1 km N

17. Caraveli; Atiquipa (15°48' S, 74°22' O; 325 m), 1 km SO

18. Caraveli; Atico (16°14' S, 73°39' O; 30 m), 3 mi O

19. Arequipa; Arequipa (16°24' S, 71°33' O; 3180 m), 12 mi E

20. Arequipa; Balneario de Jesús (ca. 16°25' S, 71°25' O; 3000 m), cerca y E de Arequipa

21. Arequipa; Tiabaya (16°27' S, 71°36' O; 2100 m), 6 km SO de Arequipa

22. Islay; Mollendo (17°02' S, 72°01' O; 30 m), 3 mi N

23. Islay; Chucarapi (17°04' S, 71°44' O; 90 m), Valle del Río Tambo

24. Islay; Santo Domingo, Valle del Río Tambo (ca. 17°12' S, 71°47' O)

Moquegua

25. Mariscal Nieto; Río Torata y Quebrada Cocotea, Mina Cuacone (ca. 17°01' S, 70°42' O; 3100-3400 m)

Tacna

26. Tacna; Ilabaya, Quebrada La Simarrona, Mina Toquepala (ca. 17°17' S, 70°38' O; 3100 m)
27. Tarata; Tarata (17°28' S, 70°02' O), 1,5 mi N (3480-3840 m) o 10 mi S (3000 m)
28. Tacna; Tacna (18°01' S, 70°15' O; 90 m), 65 km O

BOLIVIA

La Paz

29. Murillo, Huajchilla (16°37' S, 68°03' O; 3050 m)
30. Aroma, Huaraco (17°10' S, 67°55' O; 3700 m)

Cochabamba

31. Cochabamba (17°24' S, 66°09' O; 2400-2700 m)
32. Arani (17°34' S, 65°46' O; 2770 m)
33. Parotani (17°34' S, 66°21' O; 2800 m)

Oruro

34. Carangas, Monte Sajama (18°07' S, 69°00' O; 4000 m)
35. Challapata (18°54' S, 66°47' O; 3800 m), E del Lago Poopo
36. Cercado, Cantón Teniente Bullaín, Huajara (no ubicado)
37. Planta Electra (no ubicado)

Santa Cruz

38. Santa Cruz (17°47' S, 63°22' O; 400-450 m)
39. Valle Grande (18°30' S; 64°06' O; 1500 m)

40. Cordillera Gutiérrez (19°25' S, 63°34' O; 875 m)

41. Cordillera Yuti, Camiri (20°05' S, 63°34' O), 10 km S

Chuquisaca

42. Porvenir (20°45' S, 63°13' O; 675 m)

Tarija

43. Villa Montes (21°19' S, 63°25' O; 467 m), 8 km S y 10 km E, Río Pilcomayo

44. Carlazo (21°28' S, 64°32' O; 2300 m)

45. Entre Ríos (21°32' S, 64°12' O; 1600 m)

46. Tablada (21°33' S, 64°47' O; 2000 m)

CHILE

I Región de Tarapacá

47. Zapahuira (18°16' S, 69°35' O; 3400 m), 7 km SE Socoroma

48. Chapiquiña (18°23' S, 69°33' O; 3280 m)

49. Belén (18°29' S, 69°31' O; 3240 m), 1 km O o 5 km S

50. Río Tignamar, Tignamar (18°35' S, 69°30' O; 3200 m), 10 km SE

51. Esquiña, Valle de Camarones (19°01' S, 69°52' O; 710 m)

III Región de Atacama

52. Cordilleras del Tránsito, ca. Vallenar (28°35' S, 70°46' O; ca. 350 m)

53. Mina Altamira, costa de la Cordillera del Vallenar (no ubicado)

IV Región de Coquimbo

54. Paiguano (30°01' S, 70°32' O; 1000 m)

55. Illapel (31°38' S, 71°10' O; 310 m), 7,5 km E, entre Illapel y Salamanca

56. Los Vilos (31°55' S, 71°31' O; ca. nivel del mar), 4 km S

V Región de Valparaíso

57. Aconcagua; Puente Los Molles (ca. 32°09' S, 71°31' O; nivel del mar), 10 km N

58. Aconcagua; Papudo (32°31' S, 71°27' O; nivel del mar), 62 km NNE Valparaíso

59. Aconcagua; Río Colorado (32°52' S, 70°25' O; 1100-1200 m), 30 km E Guayacán

60. Valparaíso; Cerro Robles (ca. 32°30' S, 70°45' O; 1600 m), ca. 125 km NNO Santiago

61. Valparaíso; La Calera (32°47' S, 71°12' O; 216 m)

62. Valparaíso; La Cruz (32°50' S, 71°14' O; ca. 100 m)

63. Valparaíso; Olmue (33°00' S, 71°12' O; 152 m)

64. Valparaíso; Limache (33°01' S, 71°16' O; ca. 85 m)

65. Valparaíso; Valparaíso (incluyendo 5 mi. N) (33°02' S, 71°38' O; nivel del mar)

66. Santiago; Chacabuco (33°02' S, 70°42' O; ca. 700 m)

67. Santiago; Cerro Manquehue (33°21' S, 70°36' O; 1650 m)

68. Santiago; Las Condes (33°22' S, 70°31' O; ca. 700 m)

69. Santiago, Cajón del Río Maipo (33°35' S, 70°25' O; 2000 m)

70. Santiago; Villa Alhue (34°02' S, 71°06' O; ca. 500 m), 400 km SE Melipilla

VII Región del Maule

71. Talca; Río Maule, unión del Río Claro (ca. 35°19' S; 72°25' O; ca. 1000 m)

72. Talca; Siete Tasas, 50 km E Molina, 1000 m (no ubicado)

No ubicado

73. Tierras Blancas

ARGENTINA

Jujuy

74. Caimancito (23°44' S, 64°35' O; 500 m)

75. Calilegua (23°47' S, 64°47' O; ca. 500 m)

76. Yala (24°07' S, 65°23' O; 1445 m), Montes al Oeste

Tucumán

77. Tapia (26°36' S, 65°18' O; 689 m)

78. Tafi del Valle (26°52' S, 65°41' O; ca. 2000 m)

79. Concepción (27°20' S, 63°36' O; ca. 400 m)

La Pampa

80. Lihuel Calel (38°02' S, 65°33' O; ca. 200 m)

Río Negro

81. General Roca (39°02' S, 67°35' O; 231 m)

82. Clementi Onelli (41°14' S, 70°01' O; 1083 m), 10 km. E por carretera

PARAGUAY

Boquerón

83. Guachalla o Pedro Peña (22°27' S, 62°20' O; ca. 250 m), Río Pilcomayo

84. Colonia [Menonita] Orloff (22°30' S, 60°00' O; ca. 175 m)

Central

85. Asunción (25°16' S, 57°40' O; 77 m)

Paraguari

86. Sapucay (25°40' S, 56°55' O; ca. 220 m)

No ubicado

87. "Paraguay"

BRASIL

Mato Grosso

88. 264 km (por carretera) N Xavantinha (12°49' S, 51°46' O; ca. 400 m), Serra do Roncador

METODOS

Estudio de Caracteres Morfológicos.-

Se llevó a cabo un estudio de los principales caracteres morfológicos externos que se suelen usar en la diferenciación de los Didelphimorphia (Tate, 1933; Gardner, 1973; Pine, 1981; Pine y Handley, 1984; Creighton, 1984; Reig et al., 1987; Hershkovitz, 1992b), así como otros usados en descripciones originales o revisiones de *Thylamys* (e.g., Thomas, 1902; Tate, 1933). El estudio de caracteres morfológicos se llevó a cabo en base a material representativo de 12 taxa de *Thylamys* y uno de *Lestodelphys*. Se revisó un total de 187 individuos, incluyendo ambos sexos, juveniles y adultos, de la mayoría de taxa relevantes. Setenticuatro (74) ejemplares correspondieron a muestras colectadas en el Perú, 62 provienen de Chile, y los restantes 60 fueron del oeste de los Andes, en Bolivia, Argentina, Paraguay, y Brasil.

Se incluyó ejemplares tipo para los cinco taxa mencionados previamente como presentes en Perú, además de topotipos (de la misma localidad tipo) para la mayoría de los otros. Los holotipos de *elegans*, *pallidior*, *venusta*, *janetta*, y dos topotipos de *macrurus* fueron revisados por V. Pacheco en el BM(NH), al igual que un ejemplar de “*macrurus*” de Bolivia (ver Anderson, 1997) en el AMNH. También se revisó el holotipo y paratipo de *tatei*, además de una serie de *soricinus* del sur de Chile, en el NMNH. Igualmente, se revisó el tipo de *coquimbensis*, varios topotipos de *venustus* (sensu lato) y dos especímenes de *Lestodelphys halli* en el FMNH.

Esta revisión sirvió como base para describir detalladamente cada uno de los taxa, para luego compararlos e identificar aquellos presentes en el Perú. En tanto fue posible, se estableció la validez

de los caracteres morfológicos sobre los cuales cada taxón es definido, y se evaluó su variación intrapoblacional y geográfica en los taxa mejor representados.

Distribución de *Thylamys* en el Perú

Para establecer la distribución del género *Thylamys* en el Perú, las localidades en las cuales se han registrado estos ejemplares se ubicaron sobre un mapa con las isolíneas de 1000 y 3000 m. Esto permitirá ubicar algunos patrones geográficos respecto a las poblaciones presentes en el país, tales como su continuidad o aislamiento, latitudinal y altitudinal. Se ha sugerido que la distribución de *Thylamys* en Perú sería una prolongación norte del rango que presenta en Chile (Cabrera, 1958; Palma, 1997). Finalmente, se describe en la medida de lo posible los hábitats presentes en este rango, como una manera de determinar la máxima extensión de su distribución en Perú y países próximos (Chile, Bolivia).

Análisis Morfométrico de las Poblaciones y Especies

Los análisis morfométricos se llevaron a cabo en base a un total de 134 individuos, incluyendo ambos sexos y cinco categorías de edad. De éstos, 72 correspondieron a muestras colectadas en Perú, 32 individuos provienen de Chile (*Thylamys elegans*), y el resto son muestras de otras localidades (Apéndice I). El holotipo de *T. e. coquimbensis* fue medido en el FMNH por el Dr. B. Patterson siguiendo las indicaciones señaladas más abajo.

Para realizar el estudio morfométrico de las muestras, se usaron diecisiete medidas craneales (Figura 2), las cuales pueden encontrarse en trabajos similares para Marmosidae (Tate, 1933; Pine, 1981; Pine et al., 1985), permitiendo su directa comparación. Además, ellas representan una gran variedad de características craneales y dentales. Todas las medidas fueron tomadas con un caliper digital graduado a centésimas de milímetro (0.01 mm). Debido a la forma particular del cráneo en los Didelphimorphia (Pine, 1981), algunas consideraciones respecto a la manera de tomar las medidas son indicadas.

1. Longitud del cráneo (LC).- La mayor longitud lineal obtenible en el cráneo. Desde el extremo más posterior del cráneo (generalmente, la cresta lambdoidea), hasta la parte más anterior de los premaxilares.
2. Longitud Condilo incisiva (LCI).- Desde la proyección más anterior de los incisivos superiores, hasta la proyección más posterior de los cóndilos occipitales.
3. Longitud Palatina (LP).- Desde la proyección más anterior de los premaxilares, hasta el punto más posterior en la línea media del paladar.
4. Longitud nasal (LN).- La mayor longitud obtenible en la medida de uno de los nasales (por convención, el nasal derecho).
5. Ancho Cigomático (AC).- La máxima dimensión entre los bordes laterales de los arcos cigomáticos, medido de manera perpendicular al plano sagital del cráneo.

6. Ancho craneano Postcigomático (APC).- El máximo ancho dorsal entre las raíces posteriores de los arcos cigomáticos.
7. Ancho de la Constricción postorbital (ACP).- El ancho mínimo entre los márgenes laterales de los frontales en la constricción post-orbital (la cual suele ser la constricción posterior cuando se presenta más de una en el cráneo).
8. Ancho a través de la bula (ABB).- El ancho máximo entre las caras externas de las bulas auditivas, medidas en la base de los cóndilos mandibulares.
9. Ancho a través del estiliforme (APE).- El ancho máximo entre los procesos estiliformes del petrosal.
10. Ancho simple de la bula (ASB).- El ancho máximo de la bula auditiva izquierda (por convención), medido desde su proyección más externa hasta su pared medial.
11. Longitud inclusiva bula-petrosal (LBP).- La distancia máxima entre la proyección más posterior del petrosal y la pared más anterior de la bula auditiva.
12. Longitud de la hilera dental maxilar (LHM).- La distancia lineal entre la proyección más anterior del canino superior, hasta la proyección más posterior del último molar superior (M5), sobre el mismo lado del cráneo.
13. Ancho máximo entre molares (AM4).- Es la mayor distancia entre los puntos más externos de los penúltimos molares superiores (M4).

14. Serie molar superior (SMS).- La longitud de una hilera molar maxilar completa, desde el punto más anterior del primer molar (M2) al punto más posterior del último (M5).
15. Longitud del ramus mandibular (LRM).- Distancia entre la proyección más anterior del primer incisivo inferior y el punto más posterior del ramus mandibular del mismo lado.
16. Longitud de la hilera dental mandibular (LHMD).- Desde la proyección más anterior del primer incisivo inferior a la proyección más posterior del último molar inferior (m5).
17. Serie molar inferior (SMI).- La longitud de una hilera molar mandibular completa, desde el punto más anterior del primer molar (m2) al punto más posterior del último (m5).

Análisis de Variación No geográfica.-

Se realizó un análisis de variación intrapoblacional para identificar fuentes significantes de heterogeneidad dentro de las poblaciones. Variación por sexo y edad son las fuentes más comunes de heterogeneidad poblacional en mamíferos, y es necesario conocerlas antes de determinar con precisión la variación geográfica y taxonómica (Pine et al., 1985; Pacheco y Patterson, 1992). Para *Thylamys*, al igual que otros Marmosidae, diferencias morfométricas se han sugerido como determinantes para su identificación (e.g., Palma, 1997). Eventualmente, este criterio se ha usado junto a ciertas características morfológicas, las cuales podrían estar relacionadas al desarrollo ontogenético de los individuos (ver Pine et al., 1985).

Para determinar la variación debido al incremento de tamaño con la edad es necesario en primer lugar establecer una adecuada escala que nos permita discriminar fácilmente las edades de los

individuos. Para los Didelphimorphia se han identificado hasta tres escalas de edad, basadas en la secuencia de erupción de los dientes:

- a) Gardner (1973), aplicable mayormente a los Didelphidae (s.s.),
- b) Pine et al. (1985, p. 197), únicamente para *Monodelphis*, y
- c) Tribe (1990), válida para Marmosidae (s.s) y Caluromyidae (s.s.).

Esta última es la más adecuada para *Thylamys*, aun cuando existe cierta confusión en la nominación de los dientes. En base a la posición de los dientes, Tribe (1990) denomina al M1 como “tercer premolar deciduo (dPM3)”. Sin embargo, en los Didelphimorphia se presenta un molar deciduo (M1) que es reemplazado por un premolar definitivo (PM3) al llegar a la madurez sexual (Archer, 1978; Hershkovitz, 1992a), de manera que los molares definitivos en el adulto corresponden realmente al segundo, tercer, cuarto y quinto molares (M2, M3, M4, y M5). De acuerdo a esta nomenclatura, la escala de edades de Tribe (1990) se usará como sigue:

Clase 1 M1 en posición, M2 en erupción

Clase 2 M1 y M2 en posición; M3 en erupción

Clase 3 M1, M2, y M3 en posición; M4 en erupción

Clase 4 M2, M3, y M4 en posición, y

a) típica: M1 persiste, M5 en erupción

b) intermedia: PM3 y M5 en erupción

Clase 5 M2-M5 en posición; M1 persiste o PM3 en erupción

Clase 6 PM3 casi o totalmente en posición, M1 expulsado, M5 poco gastado

Clase 7 PM3 en posición, cúspides de M5 muy gastadas

En base a esta escala, individuos de las clases de edad 1 a 4 se consideran juveniles, de la clase de edad 5, sub-adultos, de la clase de edad 6, adultos, y aquellos de la clase de edad 7, como adultos viejos. Tribe (1990) reconoce que existe variación intragenérica en la clase de edad 4 para *Thylamys*, por lo cual es necesario considerar posibles variaciones en la secuencia propuesta.

Algunas medidas fueron afectadas en ejemplares con partes dañadas del cráneo, éstas fueron generalmente LC y LCI. Igualmente, en individuos juveniles sin los últimos molares (M4 y M5) se afectó las siguientes medidas LHM, AM4, SMS, LHMD y SMI. Sin embargo, se usaron las restantes medidas como una aproximación al desarrollo en tamaño con la edad.

Aunque no existen estudios comparables en *Thylamys*, las diferencias ontogenéticas fueron más marcadas entre los ejemplares machos de *Monodelphis* (Pine et al,1985). Además, el mismo estudio revela un “dimorfismo sexual extremo” favoreciendo a los individuos masculinos, que podría ser extensivo a los Marmosidae. Palma (1997) señala un posible dimorfismo en talla para *T. e. elegans*; los machos son más grandes que las hembras en 10 de 12 medidas evaluadas.

El grado de variación no geográfica, por edad y por sexo, fue evaluado mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías, incluyendo ambos factores. El método de partición de varianza se usó para estimar los componentes de la variación (sexo, edad, interacción y residual) para cada variable. Esto permite determinar la proporción de la variación total en cada unidad debido a cada uno de estos efectos. Los ANOVA´s sólo se examinaron en las unidades de mayor tamaño muestral (ver luego), previo al estudio de la variación geográfica. Debido a la fuerte influencia del factor “edad” sobre

la variación no geográfica (Gardner, 1973; Pine et al., 1985; Musturangi y Patton, 1997; Ventura et al., 1998), fue necesario evaluar la variación sexual mediante la comparación de sólo individuos adultos. Un ANOVA de una vía evaluó esta variación en las unidades geográficas asignadas a cada taxón, en Perú y Chile.

Análisis de Variación Geográfica.-

Una vez evaluado el problema de la variación no-geográfica, cada clase de edad o cada sexo pudo ser usado como unidad de comparación para el estudio de la variación geográfica (ver Hall, 1943; Pine et al., 1985). Estudios previos en otros géneros de Didelphimorphia (Gardner, 1973; Pine et al., 1985; Musturangi y Patton, 1997; Ventura et al., 1998) han demostrado la existencia de una significativa variación no geográfica. En el caso de encontrarse una significativa variación en cuanto al tamaño respecto a la edad de los individuos, sólo adultos (clase de edad 6) serán usados en los análisis de variación sexual. La existencia de dimorfismo sexual en las unidades evaluadas haría necesario, en los análisis posteriores, que los individuos de cada sexo en cada taxón sean tratados separadamente.

ANOVA's simples se utilizaron para evaluar la significancia de la variación en caracteres individuales dentro de cada taxón sobre su distribución geográfica y para examinar el grado de diferencias entre los taxa reconocidos en el estudio morfológico previo. Finalmente, un Análisis de Discriminante múltiple evaluó la correcta asignación a determinados taxa. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa SPSS (Statistical Package for the Social Sciences) para Windows, versión 7.5 (1996).

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

Tesis UNMSM

Debido al reducido número de individuos en la mayoría de localidades, estos análisis requirieron la combinación de unidades geográficamente próximas (ver Pacheco y Patterson, 1992) o morfológicamente similares para incrementar el tamaño de la muestra. Como resultado, se identificaron siete “unidades operativas” en Perú y tres en Chile (Tabla 3), las cuales constituyen la base del análisis.

Para caracterizar estas “unidades operativas” se usaron estadísticos univariados, como la media, desviación estándar, rango y coeficiente de variación, en el caso de obtenerse diez (10) o más medidas de individuos por cada variable.

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

Tesis UNMSM

Tabla 3.- Unidades Operativas usadas en el estudio de variación morfométrica en *Thylamys* de Perú y Chile. Se indica las localidades geográficas incluidas, numeradas según el gacetero (ver texto), número de individuos (N), y número de adultos de la clase de edad 6 en cada sexo (f y m).

Unidad	Código	Localidades	N	f	m
Huaraz	101	01, 02	10	06	04
Lachay	102	04	07	02	03
Lima Centro	103	05-10	10	03	01
Sierra Centro	104	11-13	05	02	02
Parinacochas	105	14	16	01	03
Sierra Sur	106	15, 16, 19-21, 25-27	18	04	08
Lomas Sur	107	17, 18, 22-24, 28	06	02	02
Valparaíso	110	61-65, 66, 67	20	05	10
Aconcagua	111	58	06	01	02
Tierras Blancas	112	73	04	02	02

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 tricoloreado, 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

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 manus y los pes 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 hipothernar (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*.

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

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, 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*, *sponsorio* 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 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 particoloreado. 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

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*.

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

Tesis UNMSM

Tabla 4.- Características diagnósticas basadas en la variación existente en ocho caracteres morfológicos, para las siete especies de *Thylamys* reconocidas en este estudio, y para *Lestodelphys halli*

	<i>Lestodelphys</i>	<i>velutinus</i>	<i>macrurus</i>	<i>pusillus</i>	<i>venustus</i>	<i>elegans</i>	<i>pallidior</i>	<i>tatei</i>
anillos oculares	desarrollados, extendidos	no muy desarrollados	no muy desarrollados	no muy desarrollados	desarrollados, extendidos	desarrollados, extendidos	desarrollados, extendidos	desarrollados, extendidos
coloración ventral	blanco nieve	blanco crema a blanquecino	blanco crema a blanquecino	blanco crema a blanquecino	crema-ante	blanco crema a blanquecino	blanco nieve	blanco crema a blanquecino
extensión longitudinal	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el pecho	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el ano	de la barbilla hasta el ano
extensión en ancho	banda ancha en el vientre	banda ancha en el vientre	banda ancha en el vientre	banda ancha en el vientre	banda angosta en el vientre	banda angosta en el vientre	banda ancha en el vientre	banda angosta en el vientre
longitud de la cola	más corta que cuerpo-cola	más corta que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola	más larga que cuerpo-cola
nasales en la sutura	expansión notoria	expansión moderada	expansión moderada	expansión moderada	expansión mínima	expansión mínima	expansión moderada	expansión moderada
nasales post. a la sutura	notorio angostamiento	ligero angostamiento	muy escaso angostamiento	muy escaso angostamiento	muy escaso angostamiento	ligero angostamiento	ligero angostamiento	ligero angostamiento
cúspide estilar C	desarrollado	ausente	desarrollado	desarrollado	ausente	ausente	ausente	ausente

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 *bruchi*, *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* is 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*, *sponsoría* 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 congéneres.

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 bicoloreado, 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; bicoloreada, 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 máximo-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,

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 *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 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.

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. Vientre 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 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 máxilo-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*.

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.

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.

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

Tesis UNMSM

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 $P < 0,05$

	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)

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

Tesis UNMSM

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)
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				

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

Tesis UNMSM

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> P	<i>pallidior</i> P	<i>elegans</i> 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
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

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

Tesis UNMSM

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*.

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.

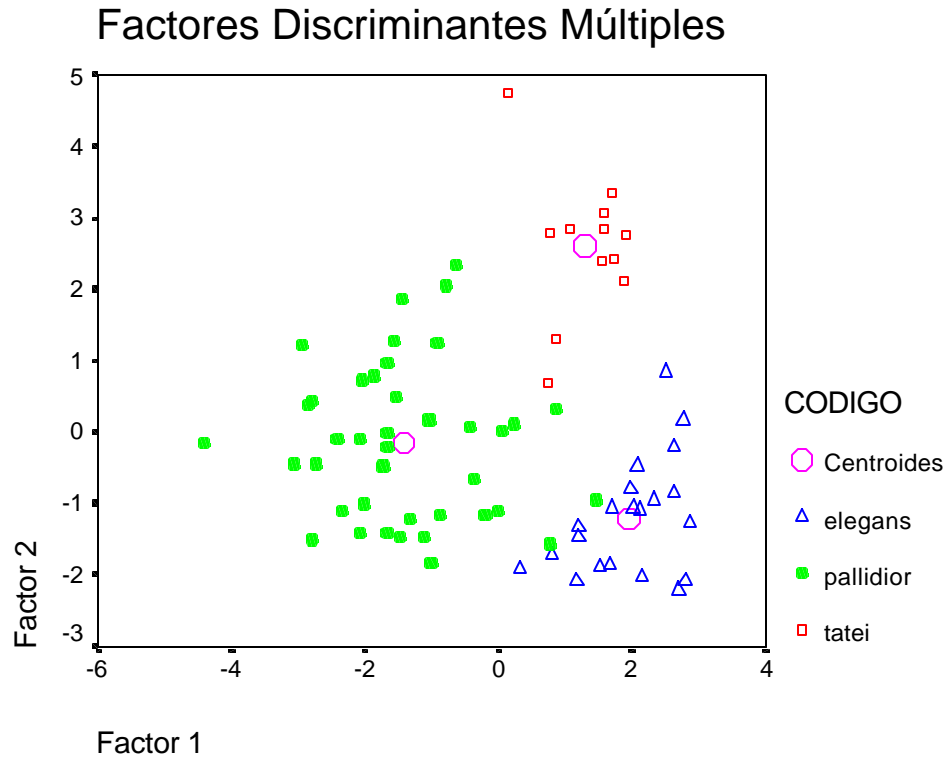
Tesis UNMSM

	<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.



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”.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, J. A. 1900. Description of new American marsupials. Bulletin of the American Museum of Natural History, 13: 191-199
- ALLEN, J. A. 1912. Mammals from western Colombia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 31: 71-95
- ALLEN, J. A., y F. M. CHAPMAN. 1897. On a second collection of mammals from the island of Trinidad, with descriptions of new species, and a note on some mammals from the island of Dominica, West Indias. Bulletin of the American Museum of Natural History, 9: 13-29
- ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia, Taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History, 231: 652 pp.
- ARCHER, M. 1978. The nature of the molar-premolar boundary in marsupials and a reinterpretation of the homology of marsupial cheekteeth. Memoires of the Queensland Museum, 18: 157-164
- BIRNEY, E. C, R. S. SIKES, J. A. MONJEAU, N. GUTHMANN, y C. J. PHILLIPS. 1996. Comments on Patagonian marsupials from Argentina. Pp. 149-154, en: "Contributions in Mammalogy: A memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr." (H. H. Genoways y R. J. Baker, eds.) Museum of Texas Tech University, 1996. 315 pp.
- BRACK E., A. J. 1974. Los Vertebrados de las lomas costeras del Perú. Anales Científicos, Universidad Nacional Agraria La Molina, XII (3-4): 85-92

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

Tesis UNMSM

BROWN, J. C. 1971. The description of mammals. 1. The external characters of the head. Mammal

Review, 1: 151-168

BROWN, J. C., y D. W. YALDEN. 1973. The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals. Mammal Review, 3: 107-134

CABRERA, A. 1919. Genera Mammalium. Monotremata, Marsupialia. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 232 pp.

CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur, I. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Ciencias Zoológicas, Tomo 4 (1): 1-307

CABRERA, A. L., y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie Biología, Monografía N° 13. Washington, D.C. 117 pp.

CREIGHTON, G. K. 1984. Systematic studies on opossums (Didelphidae) and rodents (Cricetidae). Ph.D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, xi+220 pp.

CREIGHTON, G. K. 1985. Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the pattern of speciation in *Marmosa* (Marsupialia: Didelphidae). Acta Zoologica Fenica, 170: 121-124

GARDNER, A. L. 1973. The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 4: 1-81

GARDNER, A. L. 1993. Order Didelphimorphia. Pp 15-23, en: "Mammal species of the World a taxonomic and geographic reference" (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). Second Ed. Smithsonian Institution Press, Washington.

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

Tesis UNMSM

- GARDNER, A. L., y G. K. CREIGHTON. 1989. A new generic name for Tate's (1933) *microtarsus* group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 102(1): 3-7
- GILMORE, R. M. 1941. Zoology. Pp. 314-319, en: "The susceptibility to yellow fever of the vertebrates of eastern Colombia. I. Marsupialia" (J. C. Bugher, J. Boshell-Manrique, M. Roca-García, y R. M. Gilmore). American Journal of Tropical Medicine, 21: 309-333
- GOIN, F. J., y P. REY. 1997. Sobre las afinidades de *Monodelphis* Burnett, 1830 (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae: Marmosinae). Neotropica, 43: 93-98
- GRAY, J. E. 1843. List of the specimens of Mammalia in the Collection of the British Museum. George Woodfall and Son, London. 216 pp.
- HALL, E. R. 1943. Criteria for vertebrate subspecies, species and genera: the Mammals. Annals of the New York Academy of Sciences, 44: 141-144
- HALL, E. R. 1981. The Mammals of North America. Segunda Edición. John Wiley & Sons, New York. Vol. 1: 1-600 + 90
- HANDLEY, Jr., C. O. 1957 [1956] . A new species of murine opossum (genus *Marmosa*) from Perú. Journal of the Washington Academy of Sciences, 46: 402-404
- HERSHKOVITZ, P. 1959. Nomenclature and taxonomy of the Neotropical mammals described by Olfers, 1818. Journal of Mammalogy, 40(3): 337-353
- HERSHKOVITZ, P. 1992a. Ankle bones: the Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny. Bonner Zoologische Beiträge, 43: 181-213

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

Tesis UNMSM

- HERSHKOVITZ, P. 1992b. The South American Gracile mouse opossums, Genus *Gracilinanus*
- Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae: Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana, Zoology*, n.s. 70: 1-56
- HILTON-TAYLOR, C. (compilador). 2000. 2000 IUCN Red list of threatened species. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, London, UK. xviii+61 pp.
- HONACKI, J. H., K. E. KINMAN, y J. W. KOEPPL (eds.). 1982. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Allen Press, Inc. and The Association of Systematic Collections, Lawrence, Kansas. 694 pp.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (ICZN). 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4a Ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- JANSA, S. A., y R. S. VOSS. 2000. Phylogenetic studies on Didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 7: 43-77
- KIRSCH, J. A. W. 1977. The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. *Australian Journal, Zoology, Supplement Series* 52: 1-152
- KIRSCH, J. A. W., y J. H. CALABY. 1977. The species of living marsupials: an annotated list. Pp. 9-26, en: "The Biology of marsupials" (B. Stonehouse y D. Gilmore, eds.). University Park Press, Baltimore. 486 pp.

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

Tesis UNMSM

- KIRSCH, J. A. W., y R. E. PALMA. 1995. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials. V. A further estimate of relationships among opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia*, 59(3): 403-425
- MARES, M. A. 1992. Neotropical mammals and the myth of the Amazonian biodiversity. *Science*, 255: 976-979
- MARES, M. A., R. A. OJEDA, y M. P. KOSCO. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum*, 50 (6): 151-206
- MARSHALL, L. G. 1982. Evolution of South American Marsupialia. Pp 251-272, en: "Mammalian Biology in South America" (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds). Special Publications of the Pymatuning Laboratory of Ecology. 6
- MARTINELLI, P. M., y J. C. NOGUEIRA. 1997. Penis morphology as a distinctive character of the murine opossum group (Marsupialia Didelphidae): a preliminary report. *Mammalia*, 61: 161-166
- MATSCHIE, P. 1916. Bemerkungen über die gattung *Didelphis* L. Stützungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1916: 259-272
- MONJEAU, A., N. BONINO, y S. SABA. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1: 143-156

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

Tesis UNMSM

- MUSTRANGI, M. A., y J. L. PATTON. 1997. Phylogeography and systematics of the Slender mouse opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). University of California Publications in Zoology, 130: 1-86
- MYERS, P. 1982. Origins and affinities of the mammal fauna of Paraguay. Pp. 85-93, en: "Mammalian Biology in South America" (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, Pittsburgh, 6: 539
- NOWAK, R. M. 1999. Walker's Mammals of the World. 6th Ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 1936 pp.
- NOWAK, R. M., y J. L. PARADISO. 1983. Walker's Mammals of the World. 4th Ed. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 1362 pp.
- OSGOOD, W. H. 1943. The mammals of Chile. Field Museum of Natural History, Zoological series, 30: 1-268.
- PACHECO, V., y B. D. PATTERSON. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on peruvian forms. Pp. 57-81, en: "Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú" (K. R. Young y N. Valencia, eds). Memorias del Museo de Historia Natural, UNMSM, 21.
- PACHECO, V., H. DE MACEDO, E. VIVAR, C. F. ASCORRA, R. ARANA-CARDO, y S. SOLARI. 1995. Lista anotada de los Mamíferos peruanos. Occasional papers in Conservation Biology, 2: 1-35

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

Tesis UNMSM

- PALMA, R. E. 1994. Historical relationships of South America mouse opossum (*Thylamys*, Didelphidae): evidence from molecular systematics and historical biogeography. Ph.D. dissertation, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico, USA. 112 pp.
- PALMA, R. E. 1995. Range expansion of two South American mouse opossum (*Thylamys*, Didelphidae) and their biogeographic implications. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 515-522.
- PALMA, R. E. 1997. *Thylamys elegans*. *Mammalian species*, 572: 1-4
- PALMA, R. E., y T. L. YATES. 1996. The chromosomes of Bolivian Didelphid marsupials. *Occasional papers, The Museum. Texas Tech University*, 162: 1-20
- PALMA, R. E., y T. L. YATES. 1998. Phylogeny of South American mouse opossums (*Thylamys*, Didelphidae) based on allozyme and chromosomal data. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63: 1-15
- PATTON, J. L., S. F. dos REIS, y M. N. F. da SILVA. 1996. Relationships among didelphid marsupials based on sequence variation in the Mitochondrial cytochrome B gene. *Journal of Mammalian Evolution*, 3(1): 3-29
- PATTON, J. L., y M. N. F. da SILVA. 1997. Definition of pouched four-eyed opossums (Didelphidae, *Philander*). *Journal of Mammalogy*, 78: 90-102
- PAYNTER, R. A., Jr. 1985. *Ornithological gazetteer of Argentina*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge. vi + 509 pp.

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

Tesis UNMSM

- PAYNTER, R. A., Jr. 1988. Ornithological gazetteer of Chile. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge. v + 329 pp.
- PAYNTER, R. A., Jr. 1989. Ornithological gazetteer of Paraguay. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge. iv + 59 pp.
- PEARSON, O. P., y C. PEARSON. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 18: 1-97
- PETTER, F. 1968. Une sarigue nouvelle du nord-est du Bresil, *Marmosa karimii* sp. nov. (Marsupiaux, Didelphides). *Mammalia*, 32: 313-316
- PINE, R. H. 1972. A new subgenus and species of murine opossum (genus *Marmosa*) from Perú. *Journal of Mammalogy*, 53: 279-282
- PINE, R. H. 1981. Review of the mouse opossum *Marmosa parvidens* Tate and *Marmosa invicta* Goldman (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae) with description of a new species. *Mammalia*, 45: 55-70
- PINE, R. H., y C. O. HANDLEY, Jr. 1984. A review of the Amazonian short-tailed opossum *Monodelphis emiliae* (Thomas). *Mammalia*, 48: 239-245
- PINE, R. H., I. R. BISHOP, y R. L. JACKSON. 1970. Preliminary list of mammals of the Xavantinha/Cachimbo expedition (Central Brazil). *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 64: 668-670

- PINE, R. H., P. L. DALBY y J. O. MATSON. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of the Carnegie Museum*, 54: 195-231
- PINE, R. H., S. D. MILLER, y M. L. SCHAMBERGER. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia*, 43: 339-376
- POTTS, R., y A. K. BEHRENSMEYER. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 419-451, en: "Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals" (A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichelle, R. Potts, H. D. Sues, y S. L. Wing, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- REDFORD, K. H., y J. F. EISENBERG. 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, Chicago. 430 pp.
- REIG, O. A. 1955. Noticia preliminar sobre la presencia de microbiotherinos vivientes en la fauna sudamericana. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2: 121-130
- REIG, O. A., J. A. KIRSCH, y L. G. MARSHALL. 1985. New conclusions on the relationships of the opossum-like marsupials, with an annotated classification of the Didelphimorphia. *Ameghiniana*, 21 (2-4): 335-343
- REIG, O. A., J. A. KIRSCH, y L. G. MARSHALL. 1987. Systematic relationships of the living and Neocenozoic American opossum-like marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. Pp 1-90, en: "Possums and Opossums, Studies in Evolution. Vol 1" (M. Archer,

ed.). Surrey Beatty and Sons Pty. Ltd. y Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.

RODRIGUEZ, L. O., y K. R. YOUNG. 2000. Biological diversity of Peru: Determining priority areas for Conservation. *Ambio*, 29: 329-337

SANBORN, C. C. 1949. A new species of rice rat (*Oryzomys*) from the Coast of Perú. Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado", UNMSM, Serie A, 3: 1-4

SIMPSON, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the High montane regions of South America. Pp. 157-188, en: "The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal" (W. E. Duellman, ed.). Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, 7

STEPHENS, L., y M. A. TRAYLOR, Jr. 1983. Ornithological gazetteer of Perú. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge. vi + 271 pp.

STREILEIN, K. E. 1982. Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. Pp. 231-250, en "Mammalian Biology in South America" (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds). Special Publications of the Pymatuning Laboratory of Ecology. 6

SZALAY, F. S. 1982. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. Pp. 621-640, en: "Carnivorous Marsupials. Vol 2" (M. Archer, ed.). Royal Zoological Society of New South Wales, y Surrey Beatty and Sons Pty. Ltd., Chipping Norton, New South Wales.

TATE, G. H. H. 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa* with a discussion of the adaptative radiation of the murine opossums (*Marmosa*). Bulletin of the American Museum of Natural History, 66: 1-250

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

Tesis UNMSM

- THOMAS, O. 1894. On *Micoureus griseus* Desm., with the description of a new genus and species of Didelphyidae. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 6, Vol. XIV: 184-188
- THOMAS, O. 1896. On new small mammals from the Neotropical region. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 6, Vol. XVIII: 301-314
- THOMAS, O. 1902. On *Marmosa marmota* and *elegans*, with descriptions of new subspecies of the latter. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 7, Vol. X: 158-162
- THOMAS, O. 1912. Three small mammals from South America. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 8, Vol. IX: 408-410
- THOMAS, O. 1921a. New *Rhipidomys*, *Akodon*, *Ctenomys*, and *Marmosa* from the Sierra Santa Barbara, S.E. Jujuy. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9, Vol. VII: 183-187
- THOMAS, O. 1921b. Three new species of *Marmosa*, with a note on *Didelphys waterhousi*, Tomes. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9, Vol. VII: 519-523
- THOMAS, O. 1921c. A new genus of opossum from Southern Patagonia. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9, Vol. VIII: 115-118
- THOMAS, O. 1921d. On a further collection of mammals from Jujuy obtained by Sr. E. Budin. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9, Vol. VIII: 608-617
- THOMAS, O. 1926. The Spedan Lewis South American Exploration. II. On mammals collected in the Tarija Department, Southern Bolivia. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9, Vol. XVII: 318-328

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

Tesis UNMSM

TRIBE, C. J. 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. Journal of Mammalogy, 71(4): 566-569

VENTURA, J., R. PEREZ-HERNANDEZ, y M. J. LOPEZ-FUSTER. 1998. Morphometric assessment of the *Monodelphis brevicaudata* group (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. Journal of Mammalogy, 79: 104-117

VIEIRA, E. M., y A. R. T. PALMA. 1996. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia: Didelphidae) in Central Brazil. Mammalia, 60: 481-484

ZUÑIGA, E. 1942. Observaciones ecológicas sobre los mamíferos de las lomas. Boletín del Museo de Historia Natural, UNMSM, 22-23: 392-399

APENDICES

APENDICE I.- ESPECÍMENES USADOS EN LOS ANALISIS MORFOMETRICOS Y ESTUDIOS MORFOLOGICOS

Lestodelphys halli

ARGENTINA

La Pampa

Lihuel Calel 01 MVZ 173727

Río Negro

Clementi Onelli 01 UW-MZ 22422

Thylamys velutinus

BRASIL

Mato Grosso

Xavantinha, Serra do Roncador 03 NMNH 393536-8

Thylamys pusillus

PARAGUAY

Boquerón

Colonia Orloff 01 FMNH 63862

Guachalla, Río Pilcomayo 01 FMNH 54369; 07 NMNH 390027-33

BOLIVIA

Tarija

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

Tesis UNMSM

Villa Montes, Río Pilcomayo 01 CBF 0012

Thylamys macrurus

PARAGUAY

Central

Asunción 01 BM(NH) 99.11.17.1

Paraguari

Sapucay 01 BM(NH) 3.4.7.21

Sin referencia

"Paraguay" 01 FMNH 26760

Thylamys elegans

CHILE

Aconcagua

Puente Los Molles 01 FMNH 119487

Papudo 06 FMNH 22666-9, 23855-6

Río Colorado, E Guayacán 02 NMNH 541584-5

Coquimbo

Los Vilos, 4 km S 01 NMNH 541583

Santiago

Chacabuco 01 FMNH 119485

Cerro Manquehue 01 FMNH 119486

Villa Alhue, SE Melipilla 01 NMNH 541592

Valparaíso

Cerro Robles 01 NMNH 541586

La Calera 02 FMNH 23860, 23866

La Cruz 06 FMNH 23871-5, 24395

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

Tesis UNMSM

Limache 04 FMNH 22338, 23858-9, 24064
Olmue 08 FMNH 22330-7
Valparaíso 01 BM(NH) 53.8.29.18; 01 NMNH 269806

Talca

Río Maule, jct. Río Claro 01 NMNH 541587
Siete Tasas, 50 km E Molina 04 NMNH 541588-91

No ubicado

Tierras Blancas 04 FMNH 23867-70

Thylamys venustus

ARGENTINA

Jujuy

Caimancito 01 FMNH 41266
Calilegua 02 FMNH 22352-3
Yala, Montes al Oeste 01 FMNH 22354

Tucumán

Concepción: 08 FMNH 30199-203, 35014-5, 29168;
02 NMNH 259257-8

BOLIVIA

Cochabamba

Arani 01 FMNH 50973
Cochabamba 01 FMNH 50972
Parotani 02 FMNH 21553-4; 01 BM(NH) 2.1.1.120

Chuquisaca

Porvenir 01 CBF 0002

La Paz

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

Tesis UNMSM

Murillo, Huajchilla 01 CBF 0003

Oruro

Planta Electra 01 NMNH 290900

Santa Cruz

Valle Grande 01 NMNH 290899

Santa Cruz 01 AMNH 263549

Cordillera Gutierrez 01 NMNH 390570

Cordillera Yuti 02 NMNH 391293-4

Tarija

Carlazo 01 FMNH 29170; 01 BM(NH) 26.1.1.167

Tablada 01 FMNH 29169

Thylamys pallidior

ARGENTINA

Río Negro

General Roca 01 NMNH 236331

Tucumán

Tafi del Valle 02 FMNH 41397-8

Tapia 01 NMNH 236332

BOLIVIA

La Paz

Aroma, Huaraco 01 CBF 0006

Oruro

Carangas, Monte Sajama 01 FMNH 54255

Cercado, T. Bullaín, Huajara 02 CBF 3258-9

Challapata, E lago Poopo 01 BM(NH) 2.2.2.116; 01 NMNH 121157

Tarija

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

Tesis UNMSM

Entre Ríos 01 NMNH 271431

CHILE

Atacama

Cordillera del Tránsito 01 NMNH 391775

Mina Altamira 01 NMNH 391776

Coquimbo

Paiguano 01 FMNH 23302

Illapel, 7,5 km E 03 NMNH 541580-2

Santiago

Cajón del Río Maipo 01 NMNH 391773

Las Condes 01 NMNH 391774

Tarapacá

Zapahuira, 7 km SE Socorama 02 NMNH 541593-4

Belén, 1 km W o 5 km S 03 NMNH 541595-6, 541600

Esquiña, Camarones valley 01 NMNH 391777

Chapiquiña 02 NMNH 541597, 541599

Río Tignamar, 10 km SE 01 NMNH 541598

PERÚ

Arequipa

Arequipa, 12 mi E 01 MVZ 136248

Balneario de Jesús 05 FMNH 51003-7

Tiabaya 01 MUSM 8375

Atico, 3 mi W 01 MVZ 116614

Atiquipa, 1 km SW 01 FMNH 107398

Caylloma 01 MUSM 8374

Chivay, 1 km N 05 MVZ 173937-9, 174294-5; 01 MUSM 1302

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

Tesis UNMSM

Chucarapi, Tambo Valley 01 MVZ 116615

Mollendo, 3 mi N 01 MVZ 145531

Santo Domingo, Tambo Valley 01 FMNH 53155

Ayacucho

Puquio, 15 mi WNW 01 MVZ 137896

Tihuayno 16 MUSM 983, 5423, 5805-14, 5953, 5955,
7018, 10722

Huancavelica

Ticrapo, 2 km E 02 MVZ 136249-50

Lima

Canta, 1 mi W 02 MVZ 119913-4

Canta, Tambo 01 MUSM 10737

Bosque de Zárate 03 MUSM 94, 1749, 1751

San Bartolomé 02 MUSM 1750, 4754

Matucana, 1 mi E 01 MVZ 119915; 01 FMNH 24141

Lomas de Atocongo 02 MUSM 66, 70

Yauyos, 5 mi E, 8 mi NE 02 MVZ 137584-5

Moquegua

Río Torata (Cuajone) 04 MUSM 13091-2, 13097, 13104

Tacna

Tacna, 65 km W 02 MVZ 143695-96

Qa. Simarrona (Toquepala) 03 MUSM 16085-7

Tarata, 1,5 mi N o 10 mi S 03 MVZ 115634, 139215, 141300

Thylamys tatei

PERÚ

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

Tesis UNMSM

Ancash

Chasquitambo 02 NMNH 302915-6

Huaraz 01 FMNH 81443

Pariacoto, 1 km N, 12 km E 10 MVZ 135503-12

Lima

Lomas de Lachay 02 MUSM 5201, 10738; 06 UPCH (s/n)

APENDICE II.- MEDIDAS CORRESPONDIENTES A LAS VARIABLES MORFOMETRICAS PARA TRES ESPECIES DE *THYLAMYS* (SOLO ADULTOS, CLASE DE EDAD 6)

A.- Medidas de *Thylamys pallidior* de Perú; para dos unidades operativas y el total de muestras en Perú. Se indica la media y desviación estándar ($X \pm SD$), seguido por el número de casos (n).

	Parinacochas	Sierra Sur	PERÚ
ABB	9,58 \pm 0,71 (14)	9,48 \pm 0,38 (14)	9,52 \pm 0,49 (42)
AC	14,87 \pm 1,85 (14)	14,45 \pm 1,02 (14)	14,64 \pm 1,33 (42)
ACP	5,17 \pm 0,16 (14)	5,20 \pm 0,17 (14)	5,18 \pm 0,17 (42)
AM4	8,76 \pm 0,62 (14)	8,57 \pm 0,23 (14)	8,64 \pm 0,42 (42)
APC	11,42 \pm 0,81 (14)	11,40 \pm 0,42 (14)	11,38 \pm 0,55 (42)
APE	7,90 \pm 0,58 (14)	7,82 \pm 0,29 (14)	7,83 \pm 0,42 (42)
ASB	3,11 \pm 0,17 (14)	3,25 \pm 0,19 (14)	3,16 \pm 0,17 (42)
LBP	5,51 \pm 0,20 (14)	5,46 \pm 0,23 (14)	5,46 \pm 0,19 (42)
LC	28,48 \pm 3,02 (14)	27,92 \pm 1,38 (13)	28,05 \pm 2,09 (40)
LCI	27,51 \pm 3,01 (14)	27,00 \pm 1,35 (13)	27,11 \pm 2,08 (40)
LHM	10,97 \pm 0,83 (14)	10,83 \pm 0,40 (14)	10,84 \pm 0,56 (42)
LHMD	13,22 \pm 0,88 (14)	13,09 \pm 0,43 (14)	13,09 \pm 0,61 (42)
LN	11,64 \pm 1,38 (14)	11,59 \pm 0,65 (13)	11,49 \pm 0,97 (40)
LP	15,32 \pm 1,68 (14)	15,15 \pm 0,84 (13)	15,16 \pm 1,18 (40)
LRM	20,83 \pm 2,33 (14)	20,25 \pm 1,27 (14)	20,42 \pm 0,16 (42)
SMI	6,37 \pm 0,34 (14)	6,17 \pm 0,25 (14)	6,27 \pm 0,29 (42)
SMS	5,78 \pm 0,37 (14)	5,66 \pm 0,15 (14)	5,69 \pm 0,26 (42)

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

Tesis UNMSM

B.- Medidas de *Thylamys tatei* en Perú; para dos unidades operativas y el total de muestras en Perú.

Se indica la media y desviación estándar ($X \pm SD$), seguido por el número de casos (n).

	Huaraz	Lachay	PERÚ
ABB	10,04 \pm 0,31 (10)	10,02 \pm 0,26 (4)	10,03 \pm 0,29 (14)
AC	15,56 \pm 0,89 (10)	15,24 \pm 0,58 (4)	15,47 \pm 0,80 (14)
ACP	5,11 \pm 0,14 (10)	5,33 \pm 0,17 (4)	5,17 \pm 0,18 (14)
AM4	9,20 \pm 0,24 (10)	9,33 \pm 0,24 (4)	9,24 \pm 0,23 (14)
APC	11,91 \pm 0,28 (10)	11,64 \pm 0,51 (4)	11,83 \pm 0,36 (14)
APE	8,21 \pm 0,19 (10)	8,02 \pm 0,13 (4)	8,16 \pm 0,19 (14)
ASB	3,27 \pm 0,19 (10)	3,25 \pm 0,14 (4)	3,27 \pm 0,17 (14)
LBP	5,69 \pm 0,21 (10)	5,66 \pm 0,12 (4)	5,60 \pm 0,18 (14)
LC	30,23 \pm 1,23 (8)	29,97 \pm 1,04 (4)	30,15 \pm 1,13 (12)
LCI	28,86 \pm 1,37 (10)	28,97 \pm 0,93 (4)	28,89 \pm 1,22 (14)
LHM	11,77 \pm 0,25 (10)	11,86 \pm 0,41 (4)	11,79 \pm 0,29 (14)
LHMD	14,14 \pm 0,22 (10)	14,21 \pm 0,38 (4)	14,16 \pm 0,26 (14)
LN	12,67 \pm 0,64 (10)	12,96 \pm 0,40 (4)	12,75 \pm 0,58 (14)
LP	16,44 \pm 0,66 (8)	16,70 \pm 0,60 (4)	16,53 \pm 0,62 (12)
LRM	22,01 \pm 1,12 (10)	21,86 \pm 0,86 (4)	21,97 \pm 1,02 (14)
SMI	6,86 \pm 0,16 (10)	6,92 \pm 0,09 (4)	6,88 \pm 0,15 (14)
SMS	6,28 \pm 0,15 (10)	6,31 \pm 0,07 (4)	6,29 \pm 0,13 (14)

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

Tesis UNMSM

C.- Medidas de *Thylamys elegans* en Valparaíso, Chile; según sexo y total de muestras. Se indica la media y desviación estándar ($X \pm SD$), seguido por el número de casos (n).

	Hembras	Machos	TOTAL
ABB	9,75 \pm 0,26 (8)	10,16 \pm 0,27 (13)	10,00 \pm 0,33 (21)
AC	15,01 \pm 0,87 (8)	15,91 \pm 0,74 (13)	15,57 \pm 0,89 (21)
ACP	5,54 \pm 0,19 (8)	5,28 \pm 0,19 (15)	5,37 \pm 0,22 (23)
AM4	8,84 \pm 0,35 (8)	9,12 \pm 0,31 (15)	9,02 \pm 0,35 (23)
APC	11,58 \pm 0,13 (8)	11,91 \pm 0,24 (13)	11,79 \pm 0,26 (21)
APE	8,10 \pm 0,13 (8)	8,37 \pm 0,17 (14)	8,27 \pm 0,21 (22)
ASB	3,26 \pm 0,13 (8)	3,30 \pm 0,12 (13)	3,29 \pm 0,12 (21)
LBP	5,68 \pm 0,17 (8)	5,83 \pm 0,16 (13)	5,77 \pm 0,18 (21)
LC	28,52 \pm 0,87 (8)	30,15 \pm 1,29 (13)	29,52 \pm 1,38 (21)
LCI	27,50 \pm 0,91 (8)	29,16 \pm 1,27 (13)	28,53 \pm 1,39 (21)
LHM	11,20 \pm 0,24 (8)	11,60 \pm 0,31 (16)	11,46 \pm 0,34 (24)
LHMD	13,41 \pm 0,22 (8)	13,87 \pm 0,32 (16)	13,72 \pm 0,36 (24)
LN	11,40 \pm 0,54 (8)	12,39 \pm 0,74 (16)	12,06 \pm 0,82 (24)
LP	15,37 \pm 0,52 (8)	16,25 \pm 0,67 (16)	15,96 \pm 0,75 (24)
LRM	20,73 \pm 0,82 (8)	22,17 \pm 0,99 (15)	21,67 \pm 1,16 (23)
SMI	6,36 \pm 0,13 (8)	6,40 \pm 0,19 (16)	6,39 \pm 0,17 (24)
SMS	5,89 \pm 0,11 (8)	5,97 \pm 0,18 (16)	5,95 \pm 0,16 (24)

APENDICE III.- CLAVE PARA LAS ESPECIES DE *THYLAMYS*

- 1 Cola más corta que la longitud combinada cabeza más cuerpo (HB), tamaño pequeño, cráneo robusto, $MAZ > 54\%$ MLC, procesos supraorbitales desarrollados, pero no muy expandidos lateralmente (Grupo Brasileño) *velutinus*
- 1' Cola más larga que la longitud combinada de la cabeza y el cuerpo, tamaño pequeño a mediano, desarrollo variable de los procesos supraorbitales 2
- 2 Coloración ventral blanco crema a blanquecina, bien delimitado del pelaje dorsal; procesos supraorbitales desarrollados, conspicua cúspide estilar en el borde labial de los molares superiores que modifica el ectoflexo a un borde “aserrado” (Grupo Paraguayo) 3
- 2' Coloración ventral variable: desde blanco puro hasta crema ante con gris; procesos supraorbitales variables, molares superiores sin conspicua cúspide estilar, el ectoflexo con borde tipo “muesca” (Grupo Andino) 4
- 3 Tamaño pequeño (HB < 100 mm); amplitud máxima del cigomático (AC) mayor al 55% de la longitud máxima del cráneo (LC) *pusillus*
- 3' Tamaño grande (HB > 130 mm); AC < 53% LC *macrurus*
- 4 Nasaes no expandidos, lados casi paralelos en vista dorsal 5
- 4' Nasaes ligeramente expandidos en la sutura maxilo-frontal, en vista dorsal se ven más anchos en su parte media 6
- 5 Bandas ventrales grisáceas intermedias no más anchas que la banda medial blanquecina; nasaes delgados, procesos supraorbitales no desarrollados *elegans*

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

Tesis UNMSM

5' Bandas ventrales grisáceas intermedias mucho más anchas que la banda medial, crema ante; nasales anchos, procesos supraorbitales desarrollados *venustus*

6 Vientre blanco puro, pelos largos y de color entero, claramente delimitado del pelaje dorsal; LC < 29 mm; distancia entre bulas < 4 mm *pallidior*

6' Vientre blanco sucio, con bandas de pelos de base gris a los lados, intermedias entre el pelaje dorsal y el ventral; LC > 29 mm; distancia entre bulas > 4 mm *tatei*