

SOBRE LA IDENTIDAD DE *Thylamys* (MARSUPIALIA, DIDELPHIDAE) DEL OESTE PAMPEANO Y CENTRO-SUR DEL ESPINAL, ARGENTINA

Gabriel M. Martin

CONICET y Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad (L.I.E.B.), Facultad de Ciencias Naturales, Sede Esquel, Universidad Nacional de la Patagonia, Sarmiento 849, 9200 Esquel, Chubut, Argentina <gmartin_ar@yahoo.com>

RESUMEN: El género *Thylamys* es el más diverso de todos los pequeños didélfidos que puede encontrarse en Argentina, pero la situación taxonómica de varias formas que lo componen no está aún resuelta. El objetivo de este estudio fue determinar la identidad de los ejemplares de *Thylamys* que habitan las ecorregiones Pampeana y del Espinal, mediante el análisis comparativo de los rasgos exosomáticos, craneomandibulares y dentarios de cientos de ejemplares asignados a varias especies del género (e.g., *T. pallidior*, *T. elegans*). A partir de esto, se reconoce a *T. fenestrae* (Marelli) como una especie válida, con una distribución que abarcaría el oeste de Buenos Aires, este de La Pampa y sur de Córdoba y San Luis. Debido a la falta de material tipo y a lo escueto e incompleto de la descripción original, se designa un neotipo y se presenta una diagnosis diferencial para la especie.

ABSTRACT: On the identity of *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) from the western pampas and south-central espinal, Argentina. The genus *Thylamys* is the most diverse of all the small didelphids that can be found in Argentina, but the taxonomic situation of many forms is still unresolved. The objective of this study was to determine the identity of the specimens of *Thylamys* that inhabit the Pampas and Espinal Ecoregions. Exosomatic, craneomandibular and dental characters from many specimens of the genus were compared (e.g., *T. pallidior*, *T. elegans*). The analysis of several hundred remains have provided evidence for the recognition of *T. fenestrae* (Marelli) as a valid species, which is distributed in the following Provinces of Argentina: west of Buenos Aires, east of La Pampa, south of Córdoba and San Luis. Due to the lack of type material and a succinct and rather incomplete original description, a neotype is designated and a differential diagnosis is presented for the species.

Palabras clave. Anatomía craneodentaria. Didelphidae. Ecorregión Pampeana. *Thylamys fenestrae*.

Key words. Craniodental anatomy. Didelphidae. Pampas Ecoregion. *Thylamys fenestrae*.

INTRODUCCIÓN

El género *Thylamys* Gray comprende un grupo de pequeñas zarigüeyas (Marsupialia, Didelphimorphia, Didelphidae) que habitan, principalmente, las regiones áridas y semiáridas de Sudamérica desde el centro de Perú hasta el centro de Chile al oeste de los Andes, y el noreste de Brasil, centro y sur de Bolivia, Paraguay, oeste de Uruguay y la mayor parte de Argentina hasta los 45° 44' S (Solari, 2003; Carmignotto y Monfort, 2006; Martin, 2008). Tradicionalmente incluido dentro de *Marmosa* sensu lato como el grupo “*elegans*” (Tate, 1933), el género *Thylamys* fue plenamente aceptado a partir del trabajo de Reig (1981), pero incluyendo formas hoy consideradas parte de *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Hyladelphys*, *Cryptonanus* y *Chacodelphys* (Gardner y Creighton, 1989; Voss et al., 2001; Voss et al., 2004a y b; Voss et al., 2005). Previamente, *Thylamys* era usado como subgénero para distinguir a las formas de los grupos “*elegans*” y “*microtarsus*” de los grupos “*cinerea*”, “*murina*” y “*noctivaga*” en el esquema de Tate (1933) (e.g., véase Cabrera, 1957). A pesar de algunos estudios realizados principalmente en los últimos 10 años, no existe aún consenso sobre la identidad de las especies que habitan Argentina, donde el género presenta la mayor diversidad específica (Flores et al., 2000; Solari, 2003; Braun et al., 2005), reconociéndose al menos cinco especies: *T. cinderella*, *T. pallidior*, *T. pusillus*, *T. sponsorius* y *T. venustus* (Flores et al., 2007; pero véase Martin, 2008).

En 1931 Carlos A. Marelli, en un trabajo sobre los vertebrados exhibidos en los zoológicos del Plata, nominó la subespecie *Marmosa elegans fenestrae* para los ejemplares de *Thylamys* provenientes de Sierra de la Ventana, además de mencionar a *Marmosa* (= *Thylamys*) *elegans* para Argentina septentrional-occidental (correspondiente a *T. pallidior*, véase Martin, 2008). La descripción de la nueva subespecie es es-

cueta y solamente incluye características exosomáticas: “Adulta es de color gris, algo leonada, más oscura en el lomo y la cabeza, los pelos alrededor de los ojos son también oscuros; el pecho, vientre y patas, blancos” (Marelli, 1931:68). Lamentablemente, no existen datos sobre el material estudiado y tampoco se presenta una apropiada descripción de la subespecie por él propuesta. La única referencia es a una serie de fotografías que aparecieron en un trabajo de Bruch (1917), que constituyen el primer registro del género *Thylamys* para la provincia de Buenos Aires, y aporta datos sobre su comportamiento en cautiverio. Trabajos posteriores dieron cuenta de la presencia de esta especie en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (e.g., Ringuelet, 1955; Crespo, 1964; Reig et al., 1977), los que han sido asignados a *T. pallidior* o *T. pusillus* de manera indistinta (e.g., Contreras, 1973; Reig et al., 1977; Flores et al., 2007). Debido a la falta de estudios específicos, el estatus de las formas pampeanas permanece aún indefinido (Pardiñas et al., 2004; Braun et al., 2005).

Un análisis de los ejemplares asignados a *T. pallidior* en la mayoría de su rango de distribución (i.e., desde ejemplares provenientes de Bolivia hasta la provincia del Chubut, Argentina) y su variabilidad intraespecífica, ha permitido contrastar los rasgos exosomáticos, craneomandibulares y dentarios con los ejemplares provenientes de Buenos Aires, este de La Pampa y sur de Córdoba y San Luis (véase Martin, 2008). A partir de esto, se reconoce a *T. fenestrae* (Marelli) como una especie válida, diferente de *T. pallidior*.

A continuación se designa un neotipo, se presenta una diagnosis diferencial (sensu Winston, 1999) y una comparación entre *T. fenestrae* y *T. pallidior*. Finalmente, se comparan ambas especies con ejemplares de la mesopotamia argentina (provincias de Entre Ríos y Corrientes), tentativamente asignados a *T. citellus* (véase Martin, 2008), y *T. pusillus* (véase Voss et al., 2009).

MATERIALES Y METODOLOGÍA

Se revisaron varios centenares de ejemplares de diferentes colecciones nacionales y extranjeras entre los que se diferencian los provenientes del sudoeste de Buenos Aires, este de La Pampa y sur de Córdoba y San Luis (véase más abajo y **Apéndice 1**).

La descripción y nomenclatura de los callos plantares sigue a Brown y Yalden (1973); la anatomía craneana (excepto la conformación del paladar) fue tomada de Wible (2003); para la descripción del paladar se sigue a Voss y Jansa (2003). La terminología para estructuras dentarias (cúspides y crestas) sigue a Goin (2003); n indica el número de especímenes analizados. Las homología dentarias siguen a Luckett (1993), con los dientes superiores e inferiores designados por un superíndice y subíndice, respectivamente. Así, la dentición permanente es referida de la siguiente manera: I^{1-5} y I_{1-4} para incisivos superiores e inferiores; caninos, C^1 y C_1 ; premolares, dP^{1-2} y dP_{1-2} ; P^3 y P_3 ; molares, M^{1-4} y M_{1-4} . El único diente funcional deciduo se indica como dP^3 o dP_3 para todas las especies analizadas. Cuando ambos dientes son referidos (superiores e inferiores) no se utiliza superíndice o subíndice y se lo designa con una letra mayúscula (e.g., $dP1$).

Se tomaron 18 medidas craneomandibulares y dentarias de ejemplares adultos (con la dentición totalmente erupcionada): largo total del cráneo (LCr); ancho cigomático (AC); largo del paladar, medido desde la extensión posterior del puente interpterigoideo hasta la proyección anterior de los premaxilares (LP); ancho del paladar, medido entre la extensión labial máxima de M^3 (AP); ancho de la caja craneana, medida detrás del arco cigomático (ACC); largo de los nasales (LN); largo condilobasilar, medido desde la mayor extensión anterior del foramen mágnum en el basioccipital hasta la máxima extensión anterior de los premaxilares (LCB); distancia entre bulas (EB); ancho y alto mandibular, medido debajo de M_3 (AnM y AIM, respectivamente); largo de la hilera molar y premolar-molar inferior y superior (M_{1-4} , M^{1-4} , dP_1-M_4 , dP^1-M^4 , respectivamente); largo y ancho del tercer molar inferior y superior (LM_3 , AM_3 , LM^3 , AM^3 , respectivamente). La información exosomática se extrajo de las etiquetas de cada ejemplar, e incluye: largo total (LT), largo de la cabeza-cuerpo (LCC), largo de la cola (LC),

largo del pabellón auricular (LO) y largo de la pata (LP). Para algunos ejemplares no existían datos del largo total o el largo de la cabeza-cuerpo, por lo que fueron calculados de la siguiente manera: sumando el largo de la cabeza-cuerpo y el largo de la cola (LCC+LC) para calcular el largo total; restando el largo de la cola al largo total para calcular el largo de la cabeza-cuerpo (LT-LC) (véase **Tabla 1**).

El logaritmo en base 10 de cada una de las medidas fue usado en los análisis estadísticos. Se llevó adelante un análisis de la varianza (ANOVA) entre los ejemplares asignados a *T. fenestrae* y *T. pallidior* con todas las medidas tomadas, tanto exosomáticas como craneomandibulares y dentarias. Se efectuó una corrección de Bonferroni sobre los valores de p, para evaluar si existen diferencias significativas entre las muestras (para medidas externas, 0.01 y 0.002 para valores de p de 0.05 y 0.01, respectivamente; para medidas craneomandibulares y dentarias, 0.00278 y 0.00056 para valores de p de 0.05 y 0.01, respectivamente). La corrección estándar de Bonferroni ($p = \alpha / n$) fue usada por ser más conservativa y directa (véanse Rice, 1989, y Cerqueira y Lemos, 2000).

Para visualizar el grado de dispersión intraespecífica y la segregación interespecífica se realizaron dos análisis de componentes principales (ACP), uno con las medidas craneodentarias que resultaron significativas ($p < 0.05$) en el ANOVA (véase **Tabla 2**), y otro solamente con las medidas dentarias (M_{1-4} , M^{1-4} , dP_1-M_4 , dP^1-M^4 , LM_3 , AM_3 , LM^3 , AM^3). Se siguió a Cattell (1966) para elegir la cantidad de ejes que describen la nube de puntos. Debido a que un gran número de muestras proviene de material incompleto (i.e., recuperado del disgregado de egagrópilas), el análisis exclusivamente de medidas dentarias, que son las que presentan mayores diferencias interespecíficas, cuenta con un mayor número de ejemplares ($n = 168$ y $n = 70$, para medidas dentarias y craneodentarias, respectivamente). Ambos análisis se realizaron con ejemplares adultos, con toda la dentición erupcionada y en su posición final. Las localidades de procedencia fueron geo-referenciadas usando diferentes mapas (e.g., IGM e índices geográficos (e.g., CSIRO, GEONet, Global Gazetteer), y su distribución enmarcada en el esquema de ecorregiones propuesto por Olson et al. (2001).

Tabla 1

Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de tres especies de *Thylamys*. Todos los ejemplares medidos corresponden a adultos con la dentición erupcionada y en su posición final. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (sensu Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm. Referencias en el texto.

Medidas	<i>T. fenestrae</i>						<i>T. pallidior</i>						<i>T. citellus</i>								
	n	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	n	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	n	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	11	211,18	17,13	228,31	194,05	34,26	8,11	94	197,42	17,93	215,35	179,49	35,86	9,08	8	217	24,51	241,51	192,49	49,02	11,29
LCC	11	99,91	12,79	112,7	87,12	25,58	12,80	94	94,2	11,57	105,77	82,63	23,14	12,28	9	105,89	15,36	121,25	90,53	30,72	14,51
LC	11	111,27	10,58	121,85	100,69	21,16	9,51	94	103,21	10,21	113,42	93	20,42	9,89	9	111,78	9,27	121,05	102,51	18,54	8,29
AO	10	20,71	3,4	24,11	17,31	6,80	16,42	92	21,38	2,86	24,24	18,52	5,72	13,38	9	23,17	1,58	24,75	21,59	3,16	6,82*
LP	11	14,35	3,49	17,84	10,86	6,98	24,32	91	13,75	2,38	16,13	11,37	4,76	17,31	9	15,06	0,63	15,69	14,43	1,26	4,18*
LCR	13	25,88	1,66	27,54	24,22	3,32	6,41*	70	27,12	1,78	28,9	25,34	3,56	6,56*	7	28,07	1,62	29,69	26,45	3,24	5,77*
AC	11	13,88	1,1	14,98	12,78	2,20	7,93	66	14,42	0,86	15,28	13,56	1,72	5,96*	7	16,04	1,08	17,12	14,96	2,16	6,73*
LP	13	13,68	0,97	14,65	12,71	1,94	7,09	71	14,68	0,76	15,44	13,92	1,52	5,18*	7	14,54	0,87	15,41	13,67	1,74	5,98*
AP	13	7,69	0,45	8,14	7,24	0,90	5,85*	73	8,24	0,4	8,64	7,84	0,80	4,85*	7	8,3	0,5	8,8	7,8	1,00	6,02*
ACC	13	10,62	0,31	10,93	10,31	0,62	2,92*	68	10,87	0,51	11,38	10,36	1,02	4,69*	7	11,17	0,28	11,45	10,89	0,56	2,51*
LN	13	10,23	0,83	11,06	9,4	1,66	8,11	74	11,07	0,73	11,8	10,34	1,46	6,59*	7	11,04	0,99	12,03	10,05	1,98	8,97
LCB	13	23,45	1,67	25,12	21,78	3,34	7,12	68	24,72	1,44	26,16	23,28	2,88	5,83*	7	25,73	1,78	27,51	23,95	3,56	6,92*
EB	5	3,36	0,19	3,55	3,17	0,38	5,65*	63	3,25	0,22	3,47	3,03	0,44	6,77*	6	3,85	0,24	4,09	3,61	0,48	6,23*
AnM	74	0,97	0,09	1,06	0,88	0,18	9,28	169	1,01	0,09	1,1	0,92	0,18	8,91	7	1,06	0,08	1,14	0,98	0,16	7,55
AIM	74	2,4	0,19	2,59	2,21	0,38	7,92	169	2,48	0,22	2,7	2,26	0,44	8,87	7	2,61	0,27	2,88	2,34	0,54	10,34
dP ₁ -M ₄	74	8,96	0,24	9,2	8,72	0,48	2,68*	175	9,72	0,31	10,03	9,41	0,62	3,19*	7	9,67	0,29	9,96	9,38	0,58	3,00*
M ₁ - ¹	72	5,59	0,19	5,78	5,4	0,38	3,40*	181	6,1	0,21	6,31	5,89	0,42	3,44*	7	6,1	0,14	6,24	5,96	0,28	2,31*
M ₃	60	1,5	0,08	1,58	1,42	0,16	5,33*	172	1,59	0,09	1,68	1,5	0,18	5,66*	7	1,49	0,07	1,56	1,42	0,14	4,70*
AM ₁	60	0,9	0,03	0,93	0,87	0,06	3,33*	172	0,99	0,05	1,04	0,94	0,10	5,05*	7	0,87	0,05	0,92	0,82	0,10	5,75*
dP ₁ -M ₄ ¹	58	8,58	0,25	8,83	8,33	0,50	2,91*	158	9,34	0,31	9,65	9,03	0,62	3,32*	7	9,1	0,26	9,36	8,84	0,52	2,86*
M ₁ - ¹	60	5,07	0,18	5,25	4,89	0,36	3,55*	159	5,57	0,22	5,79	5,35	0,44	3,95*	7	5,41	0,15	5,56	5,26	0,30	2,77*
LM ³	58	1,52	0,09	1,61	1,43	0,18	5,92*	159	1,61	0,14	1,75	1,47	0,28	8,70	7	1,5	0,1	1,7	1,4	0,30	6,67*
AM ³	58	1,85	0,08	1,93	1,77	0,16	4,32*	154	2,02	0,1	2,12	1,92	0,20	4,95*	7	1,8	0,06	1,86	1,74	0,12	3,33*

Tabla 2

Resultados del ANOVA entre ejemplares de *T. fenestrae* y *T. pallidior*. Todos los ejemplares medidos corresponden a adultos con la dentición erupcionada y en su posición final. Los asteriscos indican diferencias significativas para $p < 0.05$ y $p < 0.01$ (uno y dos asteriscos, respectivamente), para valores corregidos de Bonferroni (0.01 y 0.002 para medidas externas; 0.00278 y 0.00056 para medidas craneomandibulares y dentarias). Referencias en el texto.

Medidas	F-ratio	p	Grados de libertad
LT	4.84	0.030075	105
LCC	0.14	0.713681	105
LC	6.97	0.009548*	105
AO	2.56	0.112435	102
LP	1.52	0.220112	102
LCR	4.81	0.031207	83
AC	3.68	0.058926	77
LP	18.90	0.000039* **	84
AP	17.44	0.000072 * **	86
ACC	2.87	0.094222	81
LN	15.93	0.000138* **	87
LCB	8.95	0.003684	81
EB	0.43	0.512770	68
AnM	10.13	0.001649 *	243
AIM	6.23	0.013210	243
dP ₁ -M ₄	293.14	0.000000* **	253
M ₁₋₄	340.61	0.000000* **	249
LM ₃	47.98	0.000000* **	232
AM ₃	156.90	0.000000* **	232
dP ¹ -M ⁴	274.44	0.000000 * **	216
M ¹ -M ⁴	229.63	0.000000 * **	219
LM ³	9.75	0.002042 *	217
AM ³	74.41	0.000000 * **	212

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Sistemática

Orden Didelphimorphia Gill, 1872

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae Gray, 1821

Tribu Thylamyini Hershkovitz, 1992

Género *Thylamys* Gray, 1843

Thylamys fenestrae (Marelli, 1931)

Marmosa elegans fenestrae Marelli, 1931:68.

Marmosa bruchi Tate, 1933:231 (parte); Eisenberg y Redford, 1992:26 (parte).

Marmosa pallidior Ringuelet, 1955:12.

Marmosa pusilla Crespo, 1964:102; Reig et al., 1977:211; Eisenberg y Redford, 1992:30 (parte).

Marmosa pusilla bruchi Cabrera, 1957:32; Contreras 1973:215.

Thylamys pallidior Gardner, 1993:23 (parte); Mares y Braun, 2000:37 (parte).

Thylamys fenestrae Martin, 2008:129.

Neotipo: MACN 14955, macho adulto, colectado por J. A. Crespo.

Localidad tipo: Argentina, provincia de Buenos Aires, Tornquist, Abra de la Ventana, 38° 06' 00" S, 62° 13' 60" O

Localidades de registro: Apéndice 2 (véase también la Fig. 1).

Distribución: Oeste de Buenos Aires, este de La Pampa, sur de Córdoba y San Luis; típica de las ecorregiones del Espinal y Pampeana (Fig. 1).

Diagnóstico diferencial: Externamente, *T. fenestrae* posee un tamaño corporal proporcionalmente mayor que *T. pallidior*, con la cola más larga y el cuerpo de aspecto más robusto. Si bien todas las especies de *Thylamys* presentan un patrón jaspeado con la base de los pelos gris plomizo, la coloración dorsal de *T. fenestrae* es amarronada, contrastando claramente con *T. pallidior*, que presenta una coloración grisácea. El anillo periocular en *T. fenestrae* es fino y amarronado, mientras que está bien marcado y es como un antifaz en *T. pallidior*,

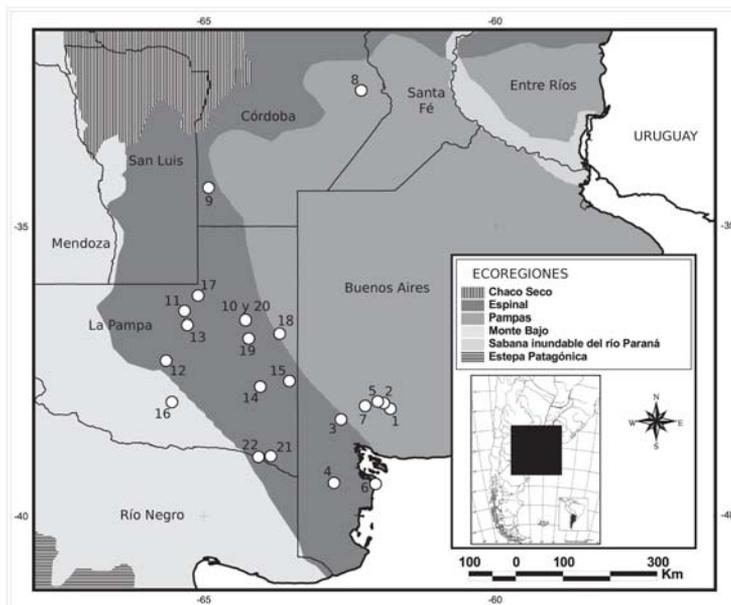


Fig. 1. Distribución geográfica de *Thylamys fenestrae* sobre el esquema de Ecorregiones de Olson et al. (2001). Las localidades se detallan en el **Apéndice 2**.

con un mayor desarrollo anterior (hacia el hocico) y posterior (hacia las orejas). *T. fenestrae* no presenta, de manera marcada como en otras especies del género, la línea oscura media del rostro. Las manos y patas son de mayor tamaño en *T. fenestrae*, pero a diferencia de *T. pallidior* se encuentran poco cubiertas de pelo. Aunque la disposición general de los callos plantares es similar, el tamaño relativo de las almohadillas interdigitales es mayor en *T. fenestrae*, y tanto las almohadillas tenar e hipotenar presentan un mayor desarrollo en *T. fenestrae* que en *T. pallidior*. En cuanto a las características craneomandibulares y dentarias, se destaca lo siguiente: cráneo de aspecto robusto, similar en tamaño a *T. pallidior* pero con el rostro no tan aguzado y los arcos cigomáticos más expandidos lateralmente, sobre todo en su porción posterior (**Fig. 2**). En vista dorsal, los nasales son subparalelos, ensanchándose levemente antes de la sutura frontomaxilar, y angostándose posteriormente con un patrón diferente del presente en *T. pallidior*. Además, el tamaño relativo con respecto al del rostro y su extensión posterior son menores en *T. fenestrae*. En vista lateral, tanto el yugal como el escamoso son más altos y robustos, con una marcada inflexión ventral (en *T. pallidior* el arco cigomático es más grácil). En vista ventral, el paladar aparece menos abovedado, con el puente interpterigoideo muy robusto y una mayor extensión posterior, aún en ejemplares juveniles (a dife-



Fig. 2. Cráneo en vista dorsal, ventral y lateral, y mandíbula en vista labial del neotipo de *Thylamys fenestrae* (MACN 14955, Abra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina). Escala = 10 mm.

rencia de *T. pallidior*) (**Fig. 3**); grandes a muy grandes forámenes posterolaterales (sensu Voss y Jansa, 2003); exposición ventral del pre-esfenoides y basiesfenoides muy angosta (más anchos en *T. pallidior*) (**Fig. 3**); fosa glenoidea amplia, mayor que en *T. pallidior*, y con un proceso postglenoideo ancho donde articula un cóndilo mandibular también robusto; bulas timpánicas con menor desarrollo anterior y ventral del aliesfenoides y una región interbular relativamente amplia (*T. pallidior* muestra un gran desarrollo del aliesfenoides y la distancia entre bulas es pequeña) (**Fig. 3**). La dentición es proporcionalmente (con respecto al tamaño del cráneo) menor que en *T. pallidior* (**Tabla 1**). Los caninos superiores son de orientación subvertical, con la punta poco curvada hacia atrás y la base con mayor desarrollo anteroposterior (en *T. pallidior* los caninos superiores son levemente procumbentes, con la punta curvada hacia atrás y con menor desarrollo anteroposterior) (**Fig. 3**); dP¹ con la cúspula anterior de la misma altura que la posterior (en *T. pallidior* la anterior es más alta que la posterior); dP² de menor tamaño que en *T.*

pallidior; en el P₃ hay una menor diferencia en altura entre la cúspula anterior y el talón, por lo que la cresta posterior es más corta que en *T. pallidior*; el hipocónido es más saliente y grande en *T. pallidior*; molares superiores con el ectoflexo menos profundo que en *T. pallidior*.

Análisis morfométrico

Las medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *T. fenestrae* y *T. pallidior* (además de *T. citellus*) se detallan en la **Tabla 1**. A pesar de la superposición encontrada en la mayoría de los valores medidos, *T. fenestrae* resultó comparativamente mayor en los caracteres externos que *T. pallidior*, y menor que *T. pallidior* en los craneomandibulares y dentarios (con excepción de la distancia entre bulas). Los resultados del ANOVA muestran que *T. fenestrae* y *T. pallidior* no presentan diferencias significativas en medidas exosomáticas, excepto la cola, que resultó compara-

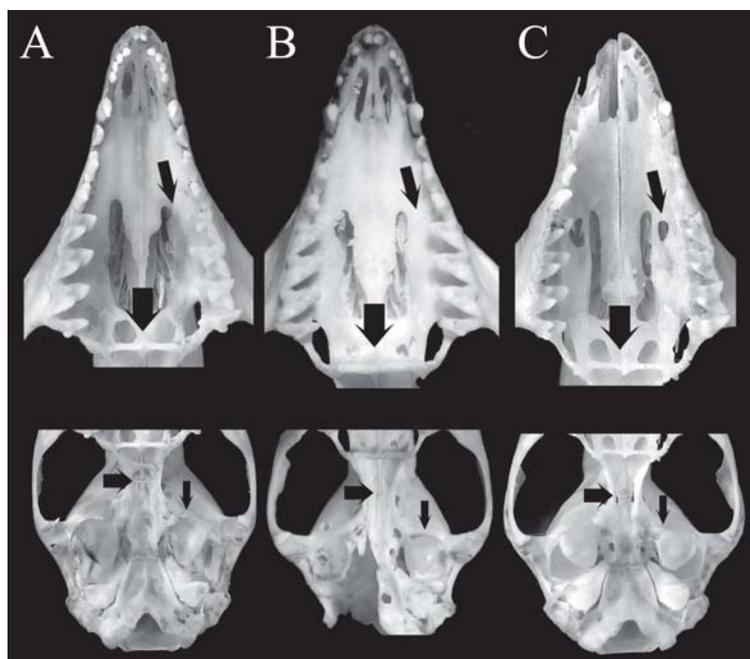


Fig. 3. Comparación del paladar (fila superior) y el basicráneo (fila inferior) entre *Thylamys pallidior* (A), *T. fenestrae* (B) y *T. citellus* (C). En la fila superior, las flechas gruesas indican el puente interpterygoideo y las flechas finas la presencia o ausencia de fenestras maxilares. En la fila inferior, las flechas gruesas indican la sutura preesfenoides-basiesfenoides y las flechas finas el desarrollo de la porción aliesfenoides de la bula timpánica. No a escala. Figuras A y C, en ambas filas, © The Natural History Museum, London

tivamente más larga (**Tabla 2**). Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en 13 de las 18 medidas craneomandibulares y dentarias analizadas considerando los valores corregidos de $p < 0.00278$, 10 de las cuales resultaron significativas, además, con valores corregidos de $p < 0.00056$ (**Tabla 2**). En todos los casos, salvo la distancia interbular, *T. pallidior* presentó valores mayores que *T. fenestrae*. En este sentido, existen diferencias morfométricas que separan craneomandibular y dentariamente a *T. fenestrae* de *T. pallidior*.

El ACP realizado con las medidas craneodentarias que resultaron significativas ($p < 0.05$) en el ANOVA se presenta en la **Fig. 4A**. Se seleccionaron, siguiendo a Cattell (1966), los primeros dos ejes que explican el 76.07% de la varianza total (**Tabla 3**). Si bien todas las variables presentan valores altos (> 0.50) en el eje 1, aunque con valores negativos, se destacan del resto el ancho del paladar (AP) y medidas de la hilera dentaria superior e inferior, con (dP^1-M^4 , dP_1-M_4) y sin (M^{1-4} , M_{1-4}) premolares (**Tabla 3**). En el eje 2, por otro lado, se destacan el largo del paladar (LP), el largo del tercer molar inferior (M_3), y el largo de los nasales (LN).

El ACP realizado solamente con las medidas dentarias se presenta en la **Fig. 4B**. Se seleccionaron, siguiendo a Cattell (1966) los primeros dos ejes que explican el 73.68% de la varianza total (**Tabla 4**). Al igual que en el ACP con las variables resultantes del ANOVA, todas las variables presentan valores altos (> 0.50) en el eje 1; destacándose del resto las cuatro medidas de la hilera dentaria superior e inferior, con (dP^1-M^4 , dP_1-M_4) y sin (M^{1-4} , M_{1-4}) premolares (**Tabla 4**).

En ambos ACP se destacan, por encima del resto, las medidas de la hilera dentaria con y sin premolares. Entre estas, la variable dP^1-M^4 , da un mayor sustento a las observaciones morfológicas en donde se detalla la diferencia de tamaño en dP^2 entre las especies (i.e., mayor en *T. pallidior*, ver más arriba). La gran variación espacial, observable en la proyección de los valores obtenidos para *T. pallidior* al incluir caracteres craneanos (pero no tanto en los caracteres dentarios), corresponde a una

gran variación intraespecífica no clinal (véase Martin, 2008). Se ha notado, además, que aun cuando ciertas medidas craneanas (e.g., largo del cráneo, ancho cigomático, ancho de la caja craneana) pueden variar ampliamente en individuos adultos (i.e., con toda la dentición erupcionada y en posición final), de acuerdo al crecimiento y sobrevivencia de los individuos, las medidas dentarias intraespecíficas permanecen altamente constantes.

Comentarios

Anteriormente, y teniendo en cuenta cuestiones nomenclaturales, Crespo (1964),

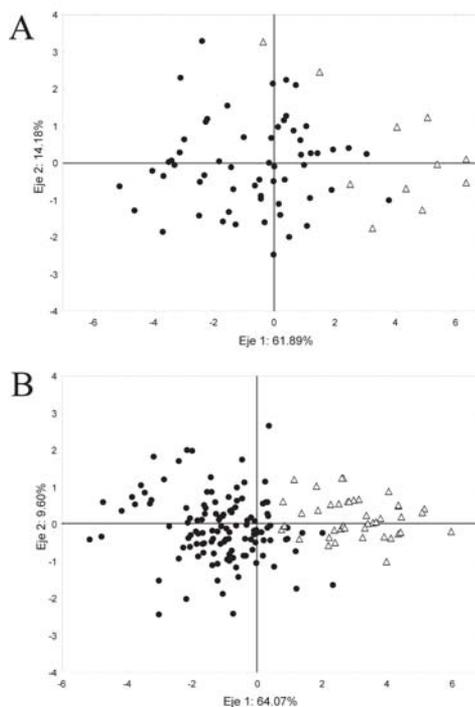


Fig. 4. A. Proyección de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales generado a partir de los datos craneodentarios, que resultaron significativos en el ANOVA para *T. fenestrae* (triángulos) y *T. pallidior* (círculos negros) (véase la **Tabla 2**). B. Proyección de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales generado a partir de datos dentarios para *T. fenestrae* (triángulos) y *T. pallidior* (círculos negros).

Tabla 3

Análisis de componentes principales con medidas craneomandibulares y dentarias, que resultaron significativas a partir del ANOVA ($p < 0.05$) entre *T. fenestrae* y *T. pallidior*. Todos los ejemplares analizados corresponden a adultos con la dentición erupcionada y en su posición final. Se indican con un asterisco las cinco variables con mayores contribuciones (> 0.80). Referencias en el texto.

Medidas	Eje 1	Eje 2
LP	-0.7374	0.6129
AP	-0.8196*	0.3631
LN	-0.7234	0.5397
AnM	-0.7147	0.2020
dP ₁ -M ₄	-0.8452*	-0.3757
M ₁₋₄	-0.9455*	0.0368
LM ₃	-0.6970	-0.5462
AM ₃	-0.5893	-0.3628
dP ¹ -M ⁴	-0.9421*	0.0150
M ¹⁻⁴	-0.8467*	-0.2544
LM ³	-0.6203	-0.0746
AM ³	-0.7156	-0.2878
Eigenvalor	6.81	1.56
% explicado de la varianza	61.89	76.07

Tabla 4

Análisis de componentes principales con medidas dentarias entre *T. fenestrae* y *T. pallidior*. Todos los ejemplares analizados corresponden a adultos con la dentición erupcionada y en su posición final. Se indican con un asterisco las cinco variables con mayores contribuciones (> 0.90). Referencias en el texto.

Medidas	Eje 1	Eje 2
dP ₁ -M ₄	-0.9016*	-0.08
M ₁₋₄	-0.9063*	-0.0388
LM ₃	-0.6534	-0.1166
AM ₃	-0.7424	0.1631
dP ¹ -M ⁴	-0.9224*	-0.0714
M ¹⁻⁴	-0.9110*	-0.0465
LM ³	-0.5659	0.7608
AM ³	-0.7157	-0.3670
Eigenvalor	5.13	0.77
% explicado de la varianza	64.07	73.68

Contreras (1973) y Reig et al. (1977) utilizaron el nombre *Thylamys pusillus* en referencia a ejemplares capturados en la provincia de Buenos Aires. En una reciente revisión de las zarigüeyas de Azara, Voss et al. (2009)

rediagnostican a *T. pusillus* y designan material tipo para la especie, que se encuentra distribuida, principalmente, en el Chaco Seco boliviano y paraguayo (sensu Olson et al., 2001). A partir de esto, el uso de este nombre para ejemplares patagónicos (o de la pampasia) carecería de sustento taxonómico (contra Birney et al., 1996). Los materiales estudiados por Voss et al. (2009) y materiales de argentina asignados a *T. pusillus*, pero que podrían representar una especie diferente (i.e., *T. pulchellus*, véase Martin, 2008), difieren de los de *T. fenestrae* en la forma general del cráneo (con el rostro marcadamente más corto en *T. pusillus*), en la presencia de StC en al menos los M¹⁻² (ausentes en *T. fenestrae*); menor compresión de M⁴; arcos cigomáticos menos robustos; bulas timpánicas con menor desarrollo del aliesfenoides, etc. Comparaciones directas entre *T. fenestrae* y ejemplares de la mesopotamia argentina (tentativamente asignados a *T. citellus* y diferentes de *T. pusillus*, véase Martin, 2008), permitieron corroborar que se trata de taxones diferentes separados morfológicamente por los siguientes rasgos craneomandibulares y dentarios: ausencia de fenestras maxilares en *T. fenestrae* (presentes en *T. citellus*) (**Fig. 3**); molares sin StC en *T. fenestrae* (presentes en *T. citellus*); marcada compresión anteroposterior del M⁴ en *T. fenestrae* (no marcada en *T. citellus*) (**Fig. 3**); el proceso coronoides no forma un ángulo abierto y marcado en *T. fenestrae* (muy marcado en *T. citellus*); molares inferiores poco comprimidos lateralmente en *T. fenestrae* (comprimidos en *T. citellus*); cingulo anterobasal más desarrollado en *T. fenestrae* (menos desarrollado en *T. citellus*). En cuanto al tamaño, comparaciones entre *T. fenestrae*, *T. pallidior* y *T. citellus* muestran que la especie mesopotámica es mayor en todas las medidas externas, mientras que presenta valores dentarios intermedios entre *T. fenestrae* y *T. pallidior* (**Tabla 1**). En lo que respecta a las medidas craneanas, y salvo por el mayor largo del paladar en *T. pallidior*, *T. citellus* presenta los mayores valores. En la **Tabla 5** se presenta una comparación de los principales rasgos craneomandibulares y dentarios que separan a

T. fenestrae de *T. citellus*, *T. pallidior* y de la especie tipo, *T. elegans*.

En lo que respecta a la distribución, *T. fenestrae* estaría restringida (salvo una excepción) a las ecorregiones del Espinal y Pampa (sensu Olson et al., 2001). En el Espinal, la especie estaría distribuida en los Distritos del Algarrobo y del Caldén (Cabrera, 1976), mientras que en la Pampa, estaría distribuida en los Distritos Pampeano Occidental y Pampeano Austral (Cabrera, 1971). El límite de distribución hacia el noreste estaría demarcado por el río Paraná, que representaría una barrera natural a la dispersión de la especie hacia la región mesopotámica, donde habita *T. citellus*. De la misma manera, la distribución de la especie hacia el sur podría estar limitada por el río Colorado. En cuanto al límite occidental, estaría marcado por un gradiente de pre-

cipitaciones coincidente con las isohietas de 400-500 mm (Naumann y Madariaga, 2003).

Finalmente, y desde el punto de vista genético, *T. fenestrae* posee un número fundamental (FN) = 24, mientras que en *T. pallidior* es = 20 (Reig et al., 1977; Palma, 1995; Palma y Yates, 1998). La dotación cromosómica de *T. fenestrae* consiste en un par de cromosomas metacéntricos, tres pares de submetacéntricos y un par de subtelocéntricos (Reig et al., 1977). La diferencia entre esta especie y *T. pallidior* está dada por la presencia de dos pares acrocéntricos y la falta de cromosomas subtelocéntricos (presentes en *T. fenestrae*) (Palma, 1995). Esta diferencia cromosómica resulta llamativa, sobre todo teniendo en cuenta la homogeneidad que se presenta en el género (FN = 20) (Palma y Yates,

Tabla 5

Principales características craneomandibulares y dentarias que distinguen a *T. fenestrae*, *T. citellus*, *T. elegans*, *T. pallidior*.

Características anatómicas	<i>T. fenestrae</i>	<i>T. citellus</i>	<i>T. elegans</i>	<i>T. pallidior</i>
Cráneo con el rostro aguzado	no	no	no	si
Arcos cigomáticos muy expandidos lateralmente	si	si	si	no
Arcos cigomáticos robustos con mayor desarrollo vertical del yugal y el escamoso	si	si	si	no
Presencia de procesos supraorbitales marcados	no	si	no	no
Paladar abovedado	no	no	no	si
Presencia de fenestras maxilares	no	si	no	no
Puente interptergoideo robusto y muy extendido hacia atrás	si	si	no	no
Presfenoides y basisfenoides muy angosto	si	no	no	no
Fosa glenoidea ancha, contenida posteriormente por un amplio proceso	si	si	si	no
Procíngulo desarrollado en molares inferiores	si	no	no	si
Rama ascendente de la mandíbula formando un marcado ángulo obtuso	no	si	no	no
Presencia de cúspide estilar C	no	si	no	no
Ectoflexo muy marcado	no	no	no	si
Porción alisfenoidea de la bula muy desarrollada, con una distancia interbular pequeña	no	no	no	si
Dimorfismo sexual en premolares deciduos	no	no	no	si
dP ₁ con cúspula anterior a la misma altura que la posterior	si	si	no	no

1998) y refuerza la identidad de *T. fenestrae* como especie válida y diferente de *T. pallidior*.

La captura de ejemplares donde la especie no ha sido registrada aún (e.g., sureste de San Luis, noreste de La Pampa), debería aportar material en donde se apliquen técnicas como el bandedo cromosómico, secuenciación de nucleótidos e hibridación fluorescente in situ, permitiendo una más detallada comparación molecular entre *T. fenestrae* y *T. pallidior*. Estos datos también servirían para ajustar la distribución de estas especies en el límite entre el Espinal y el Monte Bajo (sensu Olson et al., 2001).

AGRADECIMIENTOS

A los curadores que permitieron acceso a los materiales aquí estudiados: O. Vacaro (MACN), D. Verzi y M. Merino (MLP), R. Bárquez y D. Flores (CML), L. De Santis (CAC), M. Gallardo (IEEUACH), J. Yañez (MNHN), R. Voss (AMNH), P. Jenkins (BMNH). A M. Simeon y E. Watkins por el apoyo económico recibido. Mi visita al AMNH se realizó a partir de una Collection Study Grant. A M. Tejedor, F. Goin y un revisor anónimo por las valiosas sugerencias que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- BEDIAN AG y KW MOSSHOLDER. 2000. On the use of the coefficient of variation as a measure of diversity. *Organizational Research Methods* 3:285-297.
- BIRNEY EC, RS SIKES, JA MONJEAU, N GUTHMANN y CJ PHILLIPS. 1996. Comments on Patagonian Marsupials from Argentina. Pp. 149-154, *en*: Contributions in Mammalogy: a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr. (HH Genoways y RJ Baker, eds.). Museum of Texas Tech University, Lubbock.
- BRAUN JK, RA VAN DEN BUSSCHE, PK MORTON y MA MARES. 2005. Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Journal of Mammalogy* 86:147-159.
- BROWN C y DW YALDEN. 1973. The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals. *Mammal Review* 3:107-134.
- BRUCH C. 1917. La comadreja *Marmosa elegans*. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires, época II, año XIII* (51-52):208-214.
- CABRERA A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología* 4:1-307.
- CABRERA AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- CABRERA AL. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2:1-85.
- CARMIGNOTTO AP y T MONFORT. 2006. Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia* 70:126-144.
- CATTELL RB. 1966. The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioural Research* 1:245-276.
- CERQUEIRA R y B LEMOS. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia* 64:319-327.
- CONTRERAS JR. 1973. La mastofauna de la zona de la Laguna Chasicó, provincia de Buenos Aires. *Physis, Sección C* 32:215-219.
- CRESPO JA. 1964. Cita de mamíferos para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Neotrópica* 10:102.
- CSIRO. Índices geográficos de Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay. <http://www.biobase.csiro.au/gazfiles.html>.
- FLORES DA, MM DÍAZ y RM BARQUEZ. 2000. Mouse opossums (Didelphimorphia, Didelphidae) of northwestern Argentina: Systematics and distribution. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65:321-339.
- FLORES DA, MM DÍAZ y RM BARQUEZ. 2007. Systematics and Distribution of Marsupials in Argentina: a review. Pp. 579-670, *en*: The Quintessential Naturalist. Honoring the life and legacy of Oliver. P. Pearson (DA Kelt, EP Lessa, J Salazar-Bravo y JL Patton, eds.). University of California Publications in Zoology.
- GARDNER AL. 1993. Order Didelphimorphia. Pp. 15-23, *en*: Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference (DE Wilson y DAM Reeder, eds.). 2nd Ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- GARDNER AL y GK 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* 102:3-7.
- GEOnet. GNS Database last update: 31 March 2006. Toponymic information is based on the Geographic Names Data Base, containing official standard names approved by the United States Board on Geographic Names and maintained by the National Geospatial-Intelligence Agency. More information is available at the Products and Services link at www.nga.mil. The National Geospatial-Intelligence Agency name, initials, and seal are protected by 10 United States Code Section 445.
- GLOBAL GAZETTEER V. 2.1. 1996-2006. Falling Rain Genomics, Inc. <http://www.fallingrain.com/world/>
- GOIN FJ. 2003. Early Marsupial radiations in South America. Pp. 30-42, *en*: Predators with pouches. The biology of carnivorous marsupials (M Jones, C. Dickman y M. Archer, eds.). CSIRO Publishing, Victoria.

- GRAY JE. 1843. List of the specimens of Mammalia in the Collection of the British Museum. George Woodfall and Son, London.
- LUCKETT PW. 1993. An ontogenetic assessment of dental homologies in Therian mammals. Pp. 182-204, *en*: Mammal Phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians and marsupials (FS Szalay, MJ Novacek y MC McKenna, eds.). Springer-Verlag, New York.
- MARELLI CA. 1931. Los vertebrados exhibidos en los Zoológicos del Plata. Memorias del Jardín Zoológico de La Plata 4:1-302.
- MARES MA y JK BRAUN. 2000. Systematics and natural history of marsupials from Argentina. Pp. 23-46, *en*: Reflections of a Naturalist: Papers Honoring Professor Eugene D. Fleharty (JR Choate, ed.). Fort Hays State University, Kansas.
- MARTIN GM. 2005. Intraspecific variation in *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphimorphia). Journal of Mammalogy 86:793-802.
- MARTIN GM. 2008. Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales patagónicos. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, La Plata, Argentina.
- NAUMANN M y M MADARIAGA. 2003. Atlas Argentino/Argentinientatlas. Programa de Acción Nacional de Lucha contra la Desertificación. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Buenos Aires.
- OLSON DM, E DINERSTEIN, ED WIKRAMANAYAKE, ND BURGESS, GVN POWELL, EC UNDERWOOD, JA D'AMICO, I ITOUA, HE STRAND, JC MORRISON, CJ LOUCKS, TF ALLNUTT, TH RICKETTS, Y KURA, JF LAMOREUX, WW WETTENGEL, P HEDAO y KR KASSEM. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. BioScience 51:933-938.
- PALMA RE. 1995. The karyotypes of two South American mouse opossums of the genus *Thylamys* (Marsupialia: Didelphidae), from the Andes, and eastern Paraguay. Proceedings of the Biological Society of Washington 108:1-5.
- PALMA RE y TL YATES. 1998. Phylogeny of southern South American mouse opossums (*Thylamys*, Didelphidae) based on allozyme and chromosomal data. Zeitschrift für Säugetierkunde 63:1-15.
- PARDIÑAS UFP, AM ABBA y ML MERINO. 2004. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): taxonomía y distribución. Mastozoología Neotropical 11:211-232.
- REIG OA. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monographiae Naturae, Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata 1:1-162.
- REIG OA, AL GARDNER, NO BIANCHI y JL PATTON. 1977. The chromosomes of the Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. Biological Journal of the Linnean Society 9:191-216.
- RICE WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43:223-225.
- RINGUELET R. 1955. Panorama zoogeográfico de la provincia de Buenos Aires. Notas del Museo de La Plata 18:1-45.
- SANCHEZ-VILLAGRA MR y JR WIBLE. 2002. Patterns of evolutionary transformation in the petrosal bone and some basicranial features in marsupial mammals, with special reference to didelphids. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 40:26-45.
- SOLARI T. SA. 2003. Diversity and distribution of *Thylamys* (Didelphidae) in South America, with emphasis on species from the western side of the Andes. Pp. 82-101, *en*: Predators with pouches. The biology of carnivorous marsupials (M Jones, C Dickman y M Archer, eds.). CSIRO Publishing, Victoria.
- TATE GHH. 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*, with a discussion of the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). Bulletin of the American Museum of Natural History 66:1-250.
- VOSS RS y SA JANSA. 2003. Phylogenetic studies on Didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of Didelphine relationships with denser taxon sampling. Bulletin of the American Museum of Natural History 276:1-82.
- VOSS RS, DP LUNDE y NB SIMMONS. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part. 2 Nonvolant Species. Bulletin of the American Museum of Natural History 263:1-236.
- VOSS RS, T TARIFA y E YENSEN. 2004a. An introduction to *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae), with the description of a new species and notes on the taxonomy and distribution of other Bolivian forms. American Museum Novitates 3466:1-40.
- VOSS RS, AL GARDNER y SA JANSA. 2004b. On the relationships of "*Marmosa*" *formosa* Shamel, 1930 (Marsupialia: Didelphidae), a phylogenetic puzzle from the Chaco of northern Argentina. American Museum Novitates 3442:1-18.
- VOSS RS, DP LUNDE y SA JANSA. 2005. On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small Didelphid Marsupials. American Museum Novitates 3482:1-34.
- VOSS RS, P MYERS, F CATZFELIS, AP CARMIGNOTTO y J BARREIRO. The Six Opossums of Félix de Azara: Identification, Taxonomic History, Neotype Designations, and Nomenclatural Recommendations. American Museum Novitates. 2009.

WIBLE JR. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of the Carnegie Museum* 72:137-202.

WINSTON JE. 1999. *Describing Species. Practical Taxonomic Procedure for Biologists*. Columbia University Press, New York.

APÉNDICE 1

Ejemplares estudiados. Se detalla especie, país, provincia, localidad, coordenadas geográficas (cuando están disponibles) y número de colección. Los materiales se encuentran depositados en las siguientes colecciones: AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York, E.E.U.U.; BMNH: The Natural History Museum, Londres, Reino Unido; CAC: Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina; CML: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; IEEUACH: Instituto de Ecología y Evolución Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; MNHN: Museo Chileno de Historia Natural, Santiago, Chile; MLP: Museo de la Plata, Argentina; MMD: número de campo M. Mónica Díaz, depositado en CML, Tucumán.

Thylamys citellus: Argentina. Provincia de Corrientes, Goya, 29° 07' 60" S, 59° 16' 00" O (Holotipo: BMNH 98.8.19.9, BMNH 98.8.19.10-BMNH 98.8.19.12). Provincia de Entre Ríos; La Paz, 30° 45' 00" S, 59° 38' 60" O (BMNH 23.12.12.16); Pronunciamiento, 32° 21' 00" S, 58° 25' 60" O (MACN 16262, MACN 16266); La Picada, 31° 43' 60" S, 60° 17' 60" O (MLP 3.VIII.99.13); orillas del Gualeguaychú (localidad exacta no precisada) (CML 1455).

Thylamys elegans: Chile. Valparaíso, Coast Hills, 33° 02' 52" S, 71° 36' 04" O (Holotipo: BMNH 53.8.29.18, BMNH 66.28, BMNH 0.10.2.6, BMNH 0.10.2.7, BMNH 0.9.1.6-BMNH 0.9.1.8, BMNH 97.5.1.12, BMNH 98.11.2.12, BMNH 98.11.2.14-BMNH 98.11.2.15, BMNH 98.8.2.12-BMNH 98.8.2.14); Laguna Valparaíso (BMNH 98.12.2.5, BMNH 99.8.5.7-BMNH 99.8.5.8), Santiago, Maipú, Quebrada de la Plata, 33° 37' 00" S, 70° 34' 00" O (MNHN 652, MNHN 656, MNHN 657, MNHN 660, MNHN 669-MNHN 671, MNHN 674-MNHN 675, MNHN 742, MNHN 744); Puente Alto, orillas del río Maipo, 33° 37' 00" S, 70° 34' 60" O (BMNH 3.12.2.9-BMNH 3.12.2.11, BMNH 4.1.7.22-BMNH 4.1.7.24); sin una localidad específica (IEEUACH 2734); Valparaíso, La Calera (AMNH 97752-AMNH 97755); Antofagasta, al E de Taltal (AMNH 143240); Cuesta la Prado, Santiago (BMNH 35.11.10.48); Quilpué, 33° 02' 42" S, 71° 26' 58" O (BMNH 8.4.7.31-BMNH 8.4.7.36).

Thylamys fenestrae: Argentina. Provincia de Buenos Aires, Chasicó, 38° 19' 60" S, 62° 38' 60" O (MLP 2.I.73.4, MLP 8.XI.73.1; MLP 21.V.74.1, MLP 24.V.74.5, MLP 27.X.95.10-MLP 27.X.95.13; MLP 30.X.95.14); Tornquist, Abra de la Ventana, 38° 06' 00" S, 62° 13' 60" O (Neotipo, MACN 14962, MLP 14.IX.99.67); [Sierra de la] Ventana, 38° 08' 60" S, 61° 47' 60" O (MACN 16263, MACN 18656-MACN 18657). Provincia de Córdoba, Leones, 32° 38' 60" S, 62° 17' 60" O (MACN 13.159); Córdoba (localidad no precisada) (MLP 6.XI.41.1). Provincia de La Pampa, Carro Quemado, 36° 28' 00" S, 65° 19' 60" O (CAC 25); Hucal, 37° 46' 00" S, 64° 01' 60" O (CAC 42, CAC 51, CAC 61, CAC 79, CAC 91, CAC 95, CAC 113, CAC 155-CAC 157, CAC 191, además de 28 restos); La Florida (CAC 33, CAC 115, CAC 153, CAC 180, CAC 193, CAC 207, CAC 441, CAC 57 b2, además de 8 restos); Lihué Calel, 38° 01' 60" S, 65° 32' 60" O (CAC 4, CAC 14, CAC 23).

Thylamys pallidior. Argentina. Provincia de Catamarca: Belén, 27° 39' S, 67° 02' O (BMNH 34.11.4.174-BMNH 34.11.4.175); Chumbicha, 28° 52' S, 66° 14' O (BMNH 18.11.10.73, BMNH 18.11.11.72, BMNH 18.11.11.74-BMNH 18.11.11.75, BMNH 20.3.15.17); Hualfin (como Gualfin) 27° 14' S, 66° 50' O (BMNH 26.1.9.19); Laguna Blanca, 26° 37' S, 66° 57' O (BMNH 34.11.4.176-BMNH 34.11.4.179); Otro Cerro, 28° 44' S, 66° 17' O (BMNH 20.3.17.74-BMNH 20.3.17.75). Provincia del Chubut: Cañadón Cerro Avanzado (como Avezado), 42° 50' S, 64° 53' O (CML 1766). Provincia de Jujuy: Abrapampa, 22° 43' S, 65° 42' O (BMNH 19.8.1.78, CML 1028, CML 1030-CML 1031); Casabindo, 22° 58' S, 66° 04' O (BMNH 19.8.2.35-BMNH 19.8.2.36, BMNH 19.8.2.39-BMNH 19.8.2.44); Cochino, Mina Pirquitas, 31 km al SE s/ruta 74, 22° 54' S, 66° 19' O [por Cochino] (MMD 529); Dpto. Yavi, 17 km O de la Quiaca s/ruta 5.3 km S de la misma (MMD 418); Miyuyoc, Humahuaca, 22° 51' S, 65° 18' O (MMD 399); Maimará, 23° 37' S, 65° 24' O (BMNH 12.12.12.53-BMNH 12.12.12.54; MACN 31.108; MACN 31.41); Santa Catalina, cuesta del hurón, 29 km O de Cieneguillas s/ruta 64, 22° 16' S, 66° 03' O (MMD 441, MMD 463); Sierra de Quichagua, 22° 49' S, 66° 12' O (MMD 528); Sierra de Zenta, (MACN 31.107), Susques, 24 km al N de Susques s/ruta 74, 23° 25' S 66° 29' O (MMD 286). Provincia de La Rioja: Famatina, 28° 55' S, 67° 31' O (CML 777); La

Invernada, 30° 07' S, 66° 14' O (BMNH 20.8.4.66); Potrerillo, 28° 25' S, 67° 41' O (BMNH 20.8.4.67-BMNH 20.8.4.68, MACN 20.273). Provincia de Mendoza: Salinas del Diamante, 34° 56' S, 68° 52' O (CML 3189); Puesto Punta del Agua, 2 km S de San Rafael, 35° 34' S, 68° 03' O (CML 3574); Las Heras, 7 km S de Uspallata, 32° 39' S, 69° 20' O (CML 4479, CML 4497); Tupungato, 33° 16' S, 69° 05' O (BMNH 21.7.5.25). Provincia de Neuquén: Chos Malal, 37° 23' S, 70° 16' O (BMNH 66.2824; BMNH 26.10.11.98-BMNH 26.10.11.105); Collon Cura, 40° 07' S, 70° 44' O (BMNH 27.6.4.57-BMNH 27.6.4.60, BMNH 27.6.4.79); Las Lajas, 39° 31' S, 70° 22' O (BMNH 26.10.11.106-BMNH 26.10.11.108). Provincia de Río Negro: Choele Choel, 39° 16' S, 65° 40' O (MACN 28.127-MACN 28.129). Provincia de San Juan: Quebrada de las Flores, 4 km al E 5 km al N de Guayabás, 31° 40' S, 68° 08' O (CML 3575); Tudcum, Nacedero, 30° 11' S, 69° 15' O (CML 3192); Agua de la Peña, Ischigualasto (CML 1199). Provincia de San Luis: 1 km al N de Paso del Rey, Arroyo Cañada Honda (CML 3194); Quebrada de López, San Francisco del Monte de Oro (CML 3197). Provincia de Tucumán: Pichaco, Sierra de Quilmes, Tafí, 26° 21' S, 66° 03' O (CML 636); Tafí del Valle, 26° 52' S, 65° 41' O (AMNH 41723-AMNH 41727). Bolivia. Challapata (Holotipo: BMNH 2.2.2.116, BMNH 2.2.2.117-BMNH 2.2.2.121); Chuquisaca (AMNH 262405-AMNH 262407); Santa Cruz de la Sierra (BMNH 23.12.12.15); Tarija (AMNH 262408); Estación Yuruma (BMNH 26.6.12.90). Chile. Putre (IEEUACH 2452, IEEUACH 4327); La Serena (IEEUACH 3674); Parque Nacional La Campana, Seccional Ocoa (IEEUACH 5192, IEEUACH 5196-IEEUACH 5198, IEEUACH 5200).

Thylamys pulchellus: Argentina. Provincia de Chaco: Avia Terai, 26° 41' 60" S, 60° 43' 60" O (BMNH 34.11.4.184). Provincia de Formosa: Ingeniero Juárez (CML 726, CML 730, CML 3573). Provincia de Santiago del Estero: 15 km antes de Picada de Olmos (CML 2081-CML 2082); Lago Muyo (CML 1033-CML 1034); Lavalle, 28° 11' 60" S, 65° 07' 60" O (AMNH 41721-AMNH 41722); Robles (dos localidades con igual nombre muy cercanas una de otra) 28° 03' 00" S, 63° 58' 60" O/27° 55' 60" S, 64° 07' 60" O (Holotipo: MLP 21.X.35.32); San Antonio (tres localidades posibles con ubicación en el norte, centro y sur de la provincia) (MACN 17.278-MACN 17.279); Virgen del Valle, s/ ruta 64 entre Santa Catalina y Puerta Chiquita (CML 3198).

Thylamys pusillus: Bolivia. Chuquisaca (AMNH 261268); Santa Cruz, Tita (AMNH 260025); Villa Montes (AMNH 246442-AMNH 246444, AMNH 246446-AMNH 246449, AMNH 246452).

Otras especies analizadas

Cryptonanus chacoensis: Argentina. Provincia de Buenos Aires, Zárate, Arroyo Ñacurutú, 34° 09' S, 58° 59' O (MACN 49.35); Provincia de Misiones, Río Uruguái, 26° 30' S, 54° 16' O (MACN 49325). Paraguay. Sapucay, 25° 40' S, 56° 55' W (Holotipo, BMNH 4.1.5.48, BMNH 5.8.1.8); "Paraguay" (localidad no precisada) (BMNH 98.5.14.6).

Lestodelphys halli: véase Martin (2005, 2008).

APÉNDICE 2

Lista de localidades de registro para *T. fenestrae* y su ubicación geográfica.

Provincia de Buenos Aires: 1. [Sierra de la] Ventana (38° 09' S, 61° 48' O); 2. Arroyo de los Loros (38° 03' S, 61° 55' O); 3. Chasicó (38° 20' S, 62° 39' O); 4. Estancia La Petrona (39° 26' S, 62° 46' O); 5. Parque Provincial "Ernesto Tornquist" - Cerro Destierro (38° 01' 25" S, 62° 01' 04" O); 6. Puesto el Chara (39° 27' S, 62° 03' O); 7. Tornquist, Abra de la Ventana (38° 06' S, 62° 14' O). Provincia de Córdoba: 8. Leones (32° 39' S, 62° 18' O); 9. Villa Valeria (34° 20' S, 64° 55' O). Provincia de La Pampa: 10. Bajo Giuliani (36° 37' S, 64° 17' O); 11. Carro Quemado (36° 28' S, 65° 20' O); 12. Chacharramendi (37° 19' S, 65° 39' O); 13. El Durazno (36° 42' S, 65° 17' O); 14. Hucal (37° 46' S, 64° 02' O); 15. Laguna Guatraché (37° 40' S, 63° 32' O); 16. Lihué Calel (38° 02' S, 65° 33' O); 17. Luan Toro (36° 12' S, 65° 6' O); 18. Miguel Riglos (36° 51' S, 63° 42' O); 19. Parque Luro (36° 56' S, 64° 14' O); 20. Santa Rosa (36° 37' S, 64° 17' O).