

RESUMEN

Los marsupiales representan un grupo de mamíferos con una larga historia evolutiva en Sudamérica. Su distribución está concentrada en las regiones tropicales y subtropicales, con una muy marcada disminución en la cantidad de especies al sur de los 25° de latitud Sur. En la Argentina, la diversidad de marsupiales asciende a 27 especies y está localizada, mayormente, en los ecosistemas del norte: las Yungas, el Bosque Paranaense y el Chaco. En la Patagonia, habitan al menos cuatro especies, que representan todos los órdenes de marsupiales sudamericanos vivos: Didelphimorphia, Microbiotheria, y Paucituberculata. Estas especies representan los metaterios de distribución más austral del mundo.

En los bosques templados del oeste, donde el endemismo de micromamíferos es elevado, habitan dos especies de marsupiales: el monito del monte, *Dromiciops gliroides* Thomas (Microbiotheriidae, Microbiotheria), y la comadreja trompuda, o ratón runcho austral, *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Caenolestidae, Paucituberculata). En los ecosistemas áridos de la Patagonia, habitan dos especies del orden Didelphimorphia, familia Didelphidae: la comadreja patagónica *Lestodelphys halli* (Thomas) y una especie del género *Thylamys* (cuya precisa asignación sistemática se define en este trabajo).

Dromiciops gliroides es la única especie viva del orden Microbiotheria. Distintos esquemas filogenéticos sugieren para esta especie afinidades variadas y contrastantes: como especie basal a toda la radiación australiana de marsupiales; como parte de dicha radiación y basal a los órdenes Dasyuromorphia o Diprotodontia; o bien como el único representante vivo de un linaje filogenéticamente más primitivo que el resto de los marsupiales. Es así que *D. gliroides* podría representar la clave de la radiación adaptativa diprotodonte australiana, o incluso de la de todos los marsupiales australianos.

Rhyncholestes raphanurus es el único representante de la familia Caenolestidae en nuestro país, y cuenta con una de las áreas de distribución más acotadas entre los marsupiales sudamericanos. Su distribución se encuentra aislada de la del resto de los cenoléstidos por al menos 2000 km de ambientes xéricos, siempre en la región andina. Forma parte, junto al resto de las especies de cenoléstidos vivos, de un grupo que fue muy diverso y abundante, especialmente durante la segunda mitad del Período Terciario.

Lestodelphys halli es el marsupial vivo de distribución más austral y uno de los mamíferos menos conocidos de la Argentina, de donde es endémico. Adaptado a uno de los ambientes más extremos del continente, ha sido usado como bioindicador de ambientes

fríos y áridos, y es uno de los taxones base a la hora de reconstruir los cambios climáticos ocurridos en la pampasia desde el Pleistoceno.

El género *Thylamys* es el que presenta la mayor diversidad en Argentina y su taxonomía alfa aún no ha sido resuelta. Algunos autores mencionan la posible presencia de dos morfos para la patagonia, por lo que su asignación específica dista de ser clara. *Thylamys* representa, junto con los géneros *Gracilinanus*, *Cryptonanus* y *Lestodelphys*, uno de los clados más derivados en los análisis filogenéticos de los Didelphimorphia vivientes.

Existe un desconocimiento casi total sobre la historia de vida y ecología de estos taxones, y la información sobre aspectos de su anatomía blanda, craneomandibular y dentaria es poco más que anecdótica. Además, son escasos los estudios que documentan las adaptaciones de estas especies y su relación con el ambiente (e.g., hibernación, almacenamiento caudal de grasa, etc.). Es muy poca la información existente sobre su distribución, tanto a nivel general como en relación con los esquemas biogeográficos propuestos para América del Sur; su presencia en áreas protegidas y los factores que podrían afectar a su conservación están poco documentadas.

La escasez de prospecciones y su muy baja densidad poblacional, son algunos de los motivos por los cuales las especies permanecen en un pobre estado de conocimiento. El caso extremo para Argentina lo constituye *R. raphanurus*, con una única localidad conocida en cercanías de Puerto Blest (provincia de Río Negro).

Mediante el estudio de materiales de referencia procedentes de colecciones nacionales e internacionales, se llevó a cabo un análisis anatómico pormenorizado de los principales rasgos exosomáticos y la morfología craneomandibular y dentaria de las cuatro especies. Se analizó la variabilidad intraespecífica y se rediagnosticaron los cuatro taxones. A partir del estudio de materiales fósiles y actuales, se revalidó la especie extinta *Lestodelphys juga*, aportando nuevos caracteres que dan sustento a su diferenciación con respecto a *L. halli*. El estudio de la gran mayoría de los materiales asignados al género *Thylamys* permitió confirmar la identidad de la especie que habita Patagonia como *T. pallidior*. Además, se clarificó la taxonomía alfa del género a partir de nuevas diagnósis, reconociéndose para Argentina seis especies: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* y *T. venustus*.

Se recopiló toda la información existente sobre localidades de registro para las cuatro especies estudiadas. Estas fueron georreferenciadas e integradas en un sistema de información geográfica, junto con capas correspondientes a ecoregiones de sudamérica, unidades de vegetación patagónicas, tipos forestales de la ecoregión Valdiviana, y las áreas protegidas de Argentina, Chile y Bolivia. Las localidades fueron discriminadas por país,

ecoregión y tipo de ambiente, y se usaron para caracterizar el hábitat de cada especie. La especie que cuenta con mayor cantidad de registros es *T. pallidior* ($n=187$), seguida de *D. gliroides* ($n=87$), *L. halli* ($n=72$) y *R. raphanurus* ($n=17$). Con respecto a la procedencia de los registros, estos se distribuyen de la siguiente manera: (1) para *T. pallidior*, 156 en Argentina, 20 en Bolivia y 11 en Chile; (2) para *D. gliroides*, 61 en Chile, 26 en Argentina; (3) para *L. halli*, todas las localidades en Argentina; y (4) para *R. raphanurus*, 16 registros en Chile, uno en Argentina. La especie que cuenta con una distribución areal más importante es *T. pallidior*, seguida de *L. halli*, *D. gliroides* y, con una distribución muy restringida, *R. raphanurus*.

Se generaron a partir de estos datos, y mediante el programa MaxEnt, diferentes modelos predictivos de distribución (o modelos de distribución potencial) para cada una de las especies, analizándose qué factores ambientales ejercen mayor influencia en su distribución. En todos los casos, se encontró que las precipitaciones, o factores relacionados con estas, limitan la distribución de los marsupiales patagónicos.

Los modelos predictivos representan el primer trabajo de este tipo para marsupiales del nuevo mundo. Estos permitieron la identificación de áreas de importancia para la expansión de las especies estudiadas, así como áreas críticas para su conservación. Entre las zonas con presencia potencial, pero donde las especies no se han registrado aun, se destacan: (1) para *D. gliroides* hacia el norte, entre los 35° y 37° S, y hacia el sur, en zonas continentales de Chile y extendiéndose hacia el este pasando la cordillera de los Andes entre los 43° y 45° S; (2) para *R. raphanurus* hacia el norte, entre los 39° y 40° S, y hacia el sur, en la zona continental de Chile entre 43° y 44° S; (3) para *L. halli* y hacia el norte, en Mendoza, entre los 34° y 37° S, y hacia el sur, por la costa de Santa Cruz entre los 48° y 50° S; (4) para *T. pallidior*, hacia el norte, en el desierto costero de Perú, entre los 14° y 18° S, y hacia el sur, en Santa Cruz, entre los 46° y 48° S.

Se definieron los patrones de distribución en sus aspectos biogeográficos (i.e, de acuerdo al esquema de ecoregiones, unidades de vegetación y tipos forestales), y su relación con la conservación en función de la presencia (o no) de registros en áreas protegidas. De las dos especies que habitan la ecoregión Valdiviana, *D. gliroides* presenta una mayor distribución en ambientes que *R. raphanurus*, habiéndose capturado en un 73% (contra 32% en *Rhyncholestes*) de los tipos forestales definidos para la ecoregión, y en un rango latitudinal más amplio (siete grados contra apenas dos, respectivamente). De las dos especies que habitan los ambientes abiertos al este de los andes, *T. pallidior* presenta una gran extensión areal, gran cantidad de registros dispersos, y la presencia en la mayoría de las ecoregiones que componen la diagonal árida sudamericana y la patagonia. *L. halli* se

encuentra acotado, mayormente, al centro-oeste de la ecoregión Patagónica, con unos pocas localidades extraterritoriales. Con respecto a la presencia de especies en áreas protegidas, *D. gliroides* está representada con un 42.5%; seguida de *R. raphanurus* con un 35%; y las especies que habitan la estepa, ambas con un 12%. En cuanto a la disposición geográfica de esas localidades, se destaca lo siguiente: (1) la mayoría de los registros para *D. gliroides* en áreas protegidas se encuentran en la cordillera de los Andes, permaneciendo sin protección (o con muy poca) las poblaciones de Chiloé, la depresión central y la cordillera de la costa; (2) 65% de los registros para *R. raphanurus* se encuentran sin protección, especialmente las poblaciones de Chiloé; (3) la mayoría de las localidades para *L. halli* no cuentan con protección alguna, sobre todo en áreas donde estas se encuentran más concentradas (e.g., noroeste del Chubut); (4) la mayoría de las localidades para *T. pallidior*, sobre todo las más australes y las que se encuentran en el centro de su distribución, no cuentan con protección efectiva.

La mayor amenaza para la conservación de las especies estudiadas se da por las modificaciones antrópicas que afectan, especialmente, a la vegetación. Estas modificaciones son: para las especies que habitan el bosque andinopatagónico (i.e., *D. gliroides* y *R. raphanurus*), la destrucción del bosque nativo y el reemplazo por especies exóticas; para las especies de la patagonia extraandina (*L. halli* y *T. pallidior*), el avance de la frontera agrícola y ganadera. Estos cambios influyen en los marsupiales patagónicos, directa e indirectamente, modificando su relación con la disponibilidad de alimento y refugio.



ABSTRACT

Marsupials represent a group of mammals with a long evolutionary history in South America. Their distribution is concentrated in tropical and subtropical regions, with a marked reduction in the number of species south of 25° South. In Argentina, marsupial diversity rises to 27 species and is mostly located in the northern ecosystems: Yungas, Paranaense Forest, and Chaco. At least four species representing all orders of living South American marsupials inhabit Patagonia: Didelphimorphia, Microbiotheria and Paucituberculata. These species represent the southernmost living metatherians.

Two species inhabit the temperate forests to the west, where a high endemism of small mammals has been documented: the “monito del monte” *Dromiciops gliroides* Thomas (Microbiotheriidae, Microbiotheria) and the Chilean shrew opossum *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Caenolestidae, Paucituberculata). Two species of the order Didelphimorphia, family Didelphidae, inhabit the arid ecosystems of Patagonia: the Patagonian opossum *Lestodelphys halli* (Thomas) and one species of mouse opossum of the genus *Thylamys* (of which its precise identity is defined in the work presented herein).

Dromiciops gliroides is the sole surviving species of the order Microbiotheria. Different phylogenetic schemes suggest varied and contrasting affinities for this species: as basal to the entire Australian marsupial radiation; as part of that radiation and basal to either the order Dasyuromorphia or Diprotodontia; or as the only living representative of a phylogenetically more primitive lineage from the rest of the marsupials. In this respect, *D. gliroides* could represent the key to the Australian diprotodont adaptive radiation, or even to all Australian marsupials.

Rhyncholestes raphanurus is the only species of the family Caenolestidae to inhabit Argentina, and has one of the most constrained distribution areas amongst the South American marsupials. It is isolated from the rest of the caenolestids by at least 2000 km of xeric environments. Living caenolestids are part of a group which was highly diverse and abundant, especially during the second portion of the Tertiary.

Lestodelphys halli is the southernmost living marsupial and one of the least known endemic mammals of Argentina. Adapted to one of the harshest environments of the continent, the species has been used as an indicator of cold and arid environments, and is one of the taxa included in any Pleistocene climate change scenarios for the pampas (as a region).

The genus *Thylamys* has the largest number of species in Argentina, and its alpha taxonomy has yet to be resolved. It is not clear how many species inhabit Patagonia, with some authors mentioning the possible presence of two morphs. Together with the genera *Cryptonanus*, *Gracilinanus* and *Lestodelphys*, *Thylamys* represents one of the most derived clades in phylogenetic analysis of living Didelphimorphia.

The information on life history and ecology of these taxa, and about different aspects of their soft and hard anatomy is barely more than anecdotal. Only a few studies document the relationship between adaptations and environment (e.g., hibernation, caudal fat storage, etc.). There is very little information regarding their distribution limits, as well as how they relate to the biogeographic schemes proposed for South America. Information about the presence of these species in protected areas and their conservation status is also unknown.

The scarcity of prospective works in Patagonia and the very low population density are but a few of the reasons why these species remain in a poor state of knowledge. The most extreme case is represented by *R. raphanurus*, with only a single known locality near Puerto Blest (Río Negro province).

A detailed analysis of the main external, craneomandibular and dental traits of each species was performed, through the study of materials from Argentine and international collections. The four species were re-diagnosed and their intraspecific variability analysed. Using fossil and non-fossil materials, the species *Lestodelphys juga* has been recognized and validated again as different from *L. halli* and new characters were added to its diagnosis. The study of most of the materials assigned to the genus *Thylamys*, allowed me to: confirm that *T. pallidior* is the species valid for Patagonia, and define the alpha taxonomy of the genus recognizing six species for Argentina: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* and *T. venustus*, all of them which have been re-diagnosed.

All existing information regarding the localities for the four species was compiled. Each distribution record was geographically referenced and integrated into a GIS, along with geographic information of South America's ecoregions, vegetation units of Patagonia, forestry types of the Valdivian ecoregion, protected areas of Argentina, Chile and Bolivia. Localities were discriminated by country, ecoregion and environmental type, and used to characterize the habitat preferences for each species. The largest number of recorded localities is for *T. pallidior* ($n=187$), followed by *D. gliroides* ($n=87$), *L. halli* ($n=72$) and *R. raphanurus* ($n=17$). These records are distributed the following way: (1) for *T. pallidior*, 156 in Argentina, 20 in Bolivia and 11 in Chile; (2) for *D. gliroides*, 61 in Chile, 26 in Argentina; (3) all records for *L. halli* come from Argentina; and (4) for *R. raphanurus*, 16 in Chile, one in Argentina. *T. pallidior* shows the largest area (or largest distribution), followed by *L. halli*, *D. gliroides* and, with a

highly restricted distribution in *R. raphanurus*.

From the localities data, different predictive models of distribution were generated using the MaxEnt software. Models were generated for each species and an analyses were made of the main environmental factors influencing their distribution. Precipitations, or factors related to them, were found to limit the distribution of patagonian marsupials.

These models represent the first work of this kind done for new world marsupials. They allowed for the identification of important areas for the expansion of the studied species and critical areas for conservation purposes. Areas where the species haven't been registered yet but appear to be present by the models are: (1) for *D. gliroides* between 35° and 37° S to the north, and in continental Chile and adjacent areas of Argentina between 43° and 45° S; (2) for *R. raphanurus*, between 39° and 40° S to the north, and in continental Chile between 43° and 44° S; (3) for *L. halli*, between 34° and 37° S in Mendoza province, and along the coast of Santa Cruz province between 48° and 50° S; (4) for *T. pallidior*, in the coastal desert of Perú to the north, between 14° and 18° S, and in Santa Cruz province to the south, between 46° and 48° S.

The distribution patterns related to the available biogeographic information (i.e., ecoregions, vegetation units, forestry types) were defined. The presence (or absence) of each species in protected areas was analysed for conservation purposes. Of the two species that inhabit the Valdivian ecoregion, *D. gliroides* has broader environmental requirements, as it is present in 73% of the forestry types (opposite 32% in *R. raphanurus*), and has a broader latitudinal range (seven degrees against two, respectively). Of the two species living in extra-andean Patagonia, *T. pallidior* has a very large areal extension, many disperse localities and a presence in most of the ecoregions that comprise the arid diagonal of South America and parts of Patagonia. *L. halli*, on the other side, is mostly restricted to an area located in central-west Patagonia. As of the presence of the four species in protected areas, *D. gliroides* is represented in with 42.5%, *R. raphanurus* with 35%; and both species living in the steppe with 12%. The geographic distribution of these particular localities shows the following patter: (1) most of the records for *D. gliroides* within protected areas are in the Andean range, without formal protection for records from Chiloé, the coastal mountains and the central depression; (2) 65% of the records for *R. raphanurus* lack protection within a preserved area, especially the ones from Chiloé; (3) most of the records for *L. halli* are without any kind of protection, especially in areas where the species is abundant (e.g., northwestern Chubut province); (4) most of the records for *T. pallidior*, especially the southernmost localities and others in the central areas of its distribution (e.g., Mendoza province) have no protection.

The biggest threat to the conservation of the studied species relates to the

anthropogenic modifications that affect vegetation. Patagonian marsupials are affected directly or indirectly by changes in vegetation patterns, because of how this relates to food availability and shelter. Species that inhabit the wooded areas of western Patagonia are mainly affected by the destruction of the forest and its replacement by exotic species, while the other species inhabiting the steppe, are affected by the expansion of agriculture and the introduction of more areas to livestock.



SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN Y ADAPTACIONES DE LOS MARSUPIALES PATAGÓNICOS

por

Gabriel Mario Martin

Director:

Dr. Francisco J. Goin

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

2008



ÍNDICE

VOLUMEN 1

Resumen.....	v
Abstract.....	ix
Agradecimientos.....	xiii
Dedicatoria.....	xiv

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. Marco teórico.....	1
1.2. Objetivos.....	5
1.3. Abreviaturas y Símbolos.....	5
1.4. Acrónimos usados.....	7

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio y Actividades desarrolladas.....	8
2.2. Antecedentes y aspectos filogenéticos.....	9
2.3. Anatomía comparada y adaptaciones.....	10
2.4. Sistemática.....	14
2.5. Distribución.....	15
2.5.1. Marco teórico a los modelos de distribución potencial.....	16
2.6. Biogeografía y conservación.....	19

CAPÍTULO 3. ANTECEDENTES

3.1. Cronología del conocimiento de los marsupiales patagónicos.....	21
3.2. Aspectos filogenéticos sobre los marsupiales patagónicos.....	46
3.2.1. Orden Microbiotheria Ameghino, 1889.....	47
3.2.2. Orden Paucituberculata (Ameghino, 1894).....	51
3.2.3. Orden Didelphimorphia (Gill, 1872).....	56

CAPÍTULO 4. ANATOMÍA Y ADAPTACIONES.....

64

4.1. ANATOMÍA.....	64
4.1.1. <i>Dromiciops gliroides</i> Thomas, 1894.....	64

4.1.2. <i>Rhyncholestes raphanurus</i> Osgood, 1924.....	74
4.1.3. <i>Lestodelphys halli</i> (Thomas, 1921).....	83
4.1.4. <i>Thylamys pallidior</i> (Thomas, 1902).....	94
4.2. ADAPTACIONES.....	101
4.2.1. Alimentación.....	102
4.2.2. Almacenamiento caudal de grasa.....	103
4.2.3. Torpor e hibernación.....	104
4.2.4. Relaciones entre tamaño, alimentación y tasa metabólica basal.....	105
4.2.5. Desplazamiento y uso del hábitat.....	106
CAPÍTULO 5. SISTEMÁTICA.....	108
5.1. <i>Dromiciops gliroides</i> Thomas, 1894.....	108
5.2. <i>Rhyncholestes raphanurus</i> Osgood, 1924.....	111
5.3. <i>Lestodelphys</i> Tate, 1934.....	112
5.3.1. <i>Lestodelphys halli</i> (Thomas, 1921).....	113
5.3.2. Sobre la validez de <i>Lestodelphys juga</i> † (Ameghino, 1889) (Didelphimorphia, Didelphidae).....	115
5.4. Las especies argentinas de <i>Thylamys</i> (Didelphidae).....	118
5.4.1. El género <i>Thylamys</i> en Argentina: cronología.....	120
5.4.2. El género <i>Thylamys</i> en Argentina: sistemática.....	124
5.4.2.a <i>Thylamys bruchi</i> (Thomas, 1921).....	125
5.4.2.b <i>Thylamys citellus</i> (Thomas, 1912).....	127
5.4.2.c <i>Thylamys fenestrae</i> (Marelli, 1931).....	129
5.4.2.d <i>Thylamys pallidior</i> (Thomas, 1902).....	132
5.4.2.e <i>Thylamys pulchellus</i> (Cabrera, 1934).....	134
5.4.2.f <i>Thylamys venustus</i> (Thomas, 1902).....	137
CAPÍTULO 6. DISTRIBUCIÓN.....	141
6.1. <i>Dromiciops gliroides</i> Thomas, 1894.....	142
6.1.1. Hábitat.....	143
6.1.2. Distribución Potencial.....	145
6.2. <i>Rhyncholestes raphanurus</i> Osgood, 1924.....	149
6.2.1. Hábitat.....	149
6.2.2. Distribución Potencial.....	150
6.3. <i>Lestodelphys halli</i> (Thomas, 1921).....	152

6.3.1. Hábitat.....	155
6.3.2. Distribución Potencial.....	155
6.4. <i>Thylamys pallidior</i> (Thomas, 1902).....	158
6.4.1. Hábitat.....	159
6.4.2. Distribución Potencial.....	160
6.5. Conclusiones.....	163
CAPÍTULO 7. BIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN.....	169
7.1. <i>Dromiciops gliroides</i> Thomas, 1894.....	170
7.2. <i>Rhyncholestes raphanurus</i> Osgood, 1924.....	173
7.3. <i>Lestodelphys halli</i> (Thomas, 1921).....	174
7.4. <i>Thylamys pallidior</i> (Thomas, 1902).....	176
7.5. El género <i>Thylamys</i> (Didelphidae) en argentina: biogeografía.....	179
7.6. Conclusiones.....	181
CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES.....	184
BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA.2.....	194
APÉNDICE 1. EJEMPLARES ANALIZADOS.....	219

VOLUMEN 2

FIGURAS

TABLAS

RESUMEN

Los marsupiales representan un grupo de mamíferos con una larga historia evolutiva en Sudamérica. Su distribución está concentrada en las regiones tropicales y subtropicales, con una muy marcada disminución en la cantidad de especies al sur de los 25° de latitud Sur. En la Argentina, la diversidad de marsupiales asciende a 27 especies y está localizada, mayormente, en los ecosistemas del norte: las Yungas, el Bosque Paranaense y el Chaco. En la Patagonia, habitan al menos cuatro especies, que representan todos los órdenes de marsupiales sudamericanos vivos: Didelphimorphia, Microbiotheria, y Paucituberculata. Estas especies representan los metaterios de distribución más austral del mundo.

En los bosques templados del oeste, donde el endemismo de micromamíferos es elevado, habitan dos especies de marsupiales: el monito del monte, *Dromiciops gliroides* Thomas (Microbiotheriidae, Microbiotheria), y la comadreja trompuda, o ratón runcho austral, *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Caenolestidae, Paucituberculata). En los ecosistemas áridos de la Patagonia, habitan dos especies del orden Didelphimorphia, familia Didelphidae: la comadreja patagónica *Lestodelphys halli* (Thomas) y una especie del género *Thylamys* (cuya precisa asignación sistemática se define en este trabajo).

Dromiciops gliroides es la única especie viva del orden Microbiotheria. Distintos esquemas filogenéticos sugieren para esta especie afinidades variadas y contrastantes: como especie basal a toda la radiación australiana de marsupiales; como parte de dicha radiación y basal a los órdenes Dasyuromorphia o Diprotodontia; o bien como el único representante vivo de un linaje filogenéticamente más primitivo que el resto de los marsupiales. Es así que *D. gliroides* podría representar la clave de la radiación adaptativa diprotodonte australiana, o incluso de la de todos los marsupiales australianos.

Rhyncholestes raphanurus es el único representante de la familia Caenolestidae en nuestro país, y cuenta con una de las áreas de distribución más acotadas entre los marsupiales sudamericanos. Su distribución se encuentra aislada de la del resto de los cenoléstidos por al menos 2000 km de ambientes xéricos, siempre en la región andina. Forma parte, junto al resto de las especies de cenoléstidos vivos, de un grupo que fue muy diverso y abundante, especialmente durante la segunda mitad del Período Terciario.

Lestodelphys halli es el marsupial vivo de distribución más austral y uno de los mamíferos menos conocidos de la Argentina, de donde es endémico. Adaptado a uno de los ambientes más extremos del continente, ha sido usado como bioindicador de ambientes

fríos y áridos, y es uno de los taxones base a la hora de reconstruir los cambios climáticos ocurridos en la pampasia desde el Pleistoceno.

El género *Thylamys* es el que presenta la mayor diversidad en Argentina y su taxonomía alfa aún no ha sido resuelta. Algunos autores mencionan la posible presencia de dos morfos para la patagonia, por lo que su asignación específica dista de ser clara. *Thylamys* representa, junto con los géneros *Gracilinanus*, *Cryptonanus* y *Lestodelphys*, uno de los clados más derivados en los análisis filogenéticos de los Didelphimorphia vivientes.

Existe un desconocimiento casi total sobre la historia de vida y ecología de estos taxones, y la información sobre aspectos de su anatomía blanda, craneomandibular y dentaria es poco más que anecdótica. Además, son escasos los estudios que documentan las adaptaciones de estas especies y su relación con el ambiente (e.g., hibernación, almacenamiento caudal de grasa, etc.). Es muy poca la información existente sobre su distribución, tanto a nivel general como en relación con los esquemas biogeográficos propuestos para América del Sur; su presencia en áreas protegidas y los factores que podrían afectar a su conservación están poco documentadas.

La escasez de prospecciones y su muy baja densidad poblacional, son algunos de los motivos por los cuales las especies permanecen en un pobre estado de conocimiento. El caso extremo para Argentina lo constituye *R. raphanurus*, con una única localidad conocida en cercanías de Puerto Blest (provincia de Río Negro).

Mediante el estudio de materiales de referencia procedentes de colecciones nacionales e internacionales, se llevó a cabo un análisis anatómico pormenorizado de los principales rasgos exosomáticos y la morfología craneomandibular y dentaria de las cuatro especies. Se analizó la variabilidad intraespecífica y se rediagnosticaron los cuatro taxones. A partir del estudio de materiales fósiles y actuales, se revalidó la especie extinta *Lestodelphys juga*, aportando nuevos caracteres que dan sustento a su diferenciación con respecto a *L. halli*. El estudio de la gran mayoría de los materiales asignados al género *Thylamys* permitió confirmar la identidad de la especie que habita Patagonia como *T. pallidior*. Además, se clarificó la taxonomía alfa del género a partir de nuevas diagnósis, reconociéndose para Argentina seis especies: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* y *T. venustus*.

Se recopiló toda la información existente sobre localidades de registro para las cuatro especies estudiadas. Estas fueron georreferenciadas e integradas en un sistema de información geográfica, junto con capas correspondientes a ecoregiones de sudamérica, unidades de vegetación patagónicas, tipos forestales de la ecoregión Valdiviana, y las áreas protegidas de Argentina, Chile y Bolivia. Las localidades fueron discriminadas por país,

ecoregión y tipo de ambiente, y se usaron para caracterizar el hábitat de cada especie. La especie que cuenta con mayor cantidad de registros es *T. pallidior* ($n=187$), seguida de *D. gliroides* ($n=87$), *L. halli* ($n=72$) y *R. raphanurus* ($n=17$). Con respecto a la procedencia de los registros, estos se distribuyen de la siguiente manera: (1) para *T. pallidior*, 156 en Argentina, 20 en Bolivia y 11 en Chile; (2) para *D. gliroides*, 61 en Chile, 26 en Argentina; (3) para *L. halli*, todas las localidades en Argentina; y (4) para *R. raphanurus*, 16 registros en Chile, uno en Argentina. La especie que cuenta con una distribución areal más importante es *T. pallidior*, seguida de *L. halli*, *D. gliroides* y, con una distribución muy restringida, *R. raphanurus*.

Se generaron a partir de estos datos, y mediante el programa MaxEnt, diferentes modelos predictivos de distribución (o modelos de distribución potencial) para cada una de las especies, analizándose qué factores ambientales ejercen mayor influencia en su distribución. En todos los casos, se encontró que las precipitaciones, o factores relacionados con estas, limitan la distribución de los marsupiales patagónicos.

Los modelos predictivos representan el primer trabajo de este tipo para marsupiales del nuevo mundo. Estos permitieron la identificación de áreas de importancia para la expansión de las especies estudiadas, así como áreas críticas para su conservación. Entre las zonas con presencia potencial, pero donde las especies no se han registrado aun, se destacan: (1) para *D. gliroides* hacia el norte, entre los 35° y 37° S, y hacia el sur, en zonas continentales de Chile y extendiéndose hacia el este pasando la cordillera de los Andes entre los 43° y 45° S; (2) para *R. raphanurus* hacia el norte, entre los 39° y 40° S, y hacia el sur, en la zona continental de Chile entre 43° y 44° S; (3) para *L. halli* y hacia el norte, en Mendoza, entre los 34° y 37° S, y hacia el sur, por la costa de Santa Cruz entre los 48° y 50° S; (4) para *T. pallidior*, hacia el norte, en el desierto costero de Perú, entre los 14° y 18° S, y hacia el sur, en Santa Cruz, entre los 46° y 48° S.

Se definieron los patrones de distribución en sus aspectos biogeográficos (i.e, de acuerdo al esquema de ecoregiones, unidades de vegetación y tipos forestales), y su relación con la conservación en función de la presencia (o no) de registros en áreas protegidas. De las dos especies que habitan la ecoregión Valdiviana, *D. gliroides* presenta una mayor distribución en ambientes que *R. raphanurus*, habiéndose capturado en un 73% (contra 32% en *Rhyncholestes*) de los tipos forestales definidos para la ecoregión, y en un rango latitudinal más amplio (siete grados contra apenas dos, respectivamente). De las dos especies que habitan los ambientes abiertos al este de los andes, *T. pallidior* presenta una gran extensión areal, gran cantidad de registros dispersos, y la presencia en la mayoría de las ecoregiones que componen la diagonal árida sudamericana y la patagonia. *L. halli* se

encuentra acotado, mayormente, al centro-oeste de la ecoregión Patagónica, con unos pocas localidades extraterritoriales. Con respecto a la presencia de especies en áreas protegidas, *D. gliroides* está representada con un 42.5%; seguida de *R. raphanurus* con un 35%; y las especies que habitan la estepa, ambas con un 12%. En cuanto a la disposición geográfica de esas localidades, se destaca lo siguiente: (1) la mayoría de los registros para *D. gliroides* en áreas protegidas se encuentran en la cordillera de los Andes, permaneciendo sin protección (o con muy poca) las poblaciones de Chiloé, la depresión central y la cordillera de la costa; (2) 65% de los registros para *R. raphanurus* se encuentran sin protección, especialmente las poblaciones de Chiloé; (3) la mayoría de las localidades para *L. halli* no cuentan con protección alguna, sobre todo en áreas donde estas se encuentran más concentradas (e.g., noroeste del Chubut); (4) la mayoría de las localidades para *T. pallidior*, sobre todo las más australes y las que se encuentran en el centro de su distribución, no cuentan con protección efectiva.

La mayor amenaza para la conservación de las especies estudiadas se da por las modificaciones antrópicas que afectan, especialmente, a la vegetación. Estas modificaciones son: para las especies que habitan el bosque andinopatagónico (i.e., *D. gliroides* y *R. raphanurus*), la destrucción del bosque nativo y el reemplazo por especies exóticas; para las especies de la patagonia extraandina (*L. halli* y *T. pallidior*), el avance de la frontera agrícola y ganadera. Estos cambios influyen en los marsupiales patagónicos, directa e indirectamente, modificando su relación con la disponibilidad de alimento y refugio.



ABSTRACT

Marsupials represent a group of mammals with a long evolutionary history in South America. Their distribution is concentrated in tropical and subtropical regions, with a marked reduction in the number of species south of 25° South. In Argentina, marsupial diversity rises to 27 species and is mostly located in the northern ecosystems: Yungas, Paranaense Forest, and Chaco. At least four species representing all orders of living South American marsupials inhabit Patagonia: Didelphimorphia, Microbiotheria and Paucituberculata. These species represent the southernmost living metatherians.

Two species inhabit the temperate forests to the west, where a high endemism of small mammals has been documented: the “monito del monte” *Dromiciops gliroides* Thomas (Microbiotheriidae, Microbiotheria) and the Chilean shrew opossum *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Caenolestidae, Paucituberculata). Two species of the order Didelphimorphia, family Didelphidae, inhabit the arid ecosystems of Patagonia: the Patagonian opossum *Lestodelphys halli* (Thomas) and one species of mouse opossum of the genus *Thylamys* (of which its precise identity is defined in the work presented herein).

Dromiciops gliroides is the sole surviving species of the order Microbiotheria. Different phylogenetic schemes suggest varied and contrasting affinities for this species: as basal to the entire Australian marsupial radiation; as part of that radiation and basal to either the order Dasyuromorphia or Diprotodontia; or as the only living representative of a phylogenetically more primitive lineage from the rest of the marsupials. In this respect, *D. gliroides* could represent the key to the Australian diprotodont adaptive radiation, or even to all Australian marsupials.

Rhyncholestes raphanurus is the only species of the family Caenolestidae to inhabit Argentina, and has one of the most constrained distribution areas amongst the South American marsupials. It is isolated from the rest of the caenolestids by at least 2000 km of xeric environments. Living caenolestids are part of a group which was highly diverse and abundant, especially during the second portion of the Tertiary.

Lestodelphys halli is the southernmost living marsupial and one of the least known endemic mammals of Argentina. Adapted to one of the harshest environments of the continent, the species has been used as an indicator of cold and arid environments, and is one of the taxa included in any Pleistocene climate change scenarios for the pampas (as a region).

The genus *Thylamys* has the largest number of species in Argentina, and its alpha taxonomy has yet to be resolved. It is not clear how many species inhabit Patagonia, with some authors mentioning the possible presence of two morphs. Together with the genera *Cryptonanus*, *Gracilinanus* and *Lestodelphys*, *Thylamys* represents one of the most derived clades in phylogenetic analysis of living Didelphimorphia.

The information on life history and ecology of these taxa, and about different aspects of their soft and hard anatomy is barely more than anecdotal. Only a few studies document the relationship between adaptations and environment (e.g., hibernation, caudal fat storage, etc.). There is very little information regarding their distribution limits, as well as how they relate to the biogeographic schemes proposed for South America. Information about the presence of these species in protected areas and their conservation status is also unknown.

The scarcity of prospective works in Patagonia and the very low population density are but a few of the reasons why these species remain in a poor state of knowledge. The most extreme case is represented by *R. raphanurus*, with only a single known locality near Puerto Blest (Río Negro province).

A detailed analysis of the main external, craneomandibular and dental traits of each species was performed, through the study of materials from Argentine and international collections. The four species were re-diagnosed and their intraspecific variability analysed. Using fossil and non-fossil materials, the species *Lestodelphys juga* has been recognized and validated again as different from *L. halli* and new characters were added to its diagnosis. The study of most of the materials assigned to the genus *Thylamys*, allowed me to: confirm that *T. pallidior* is the species valid for Patagonia, and define the alpha taxonomy of the genus recognizing six species for Argentina: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* and *T. venustus*, all of them which have been re-diagnosed.

All existing information regarding the localities for the four species was compiled. Each distribution record was geographically referenced and integrated into a GIS, along with geographic information of South America's ecoregions, vegetation units of Patagonia, forestry types of the Valdivian ecoregion, protected areas of Argentina, Chile and Bolivia. Localities were discriminated by country, ecoregion and environmental type, and used to characterize the habitat preferences for each species. The largest number of recorded localities is for *T. pallidior* ($n=187$), followed by *D. gliroides* ($n=87$), *L. halli* ($n=72$) and *R. raphanurus* ($n=17$). These records are distributed the following way: (1) for *T. pallidior*, 156 in Argentina, 20 in Bolivia and 11 in Chile; (2) for *D. gliroides*, 61 in Chile, 26 in Argentina; (3) all records for *L. halli* come from Argentina; and (4) for *R. raphanurus*, 16 in Chile, one in Argentina. *T. pallidior* shows the largest area (or largest distribution), followed by *L. halli*, *D. gliroides* and, with a

highly restricted distribution in *R. raphanurus*.

From the localities data, different predictive models of distribution were generated using the MaxEnt software. Models were generated for each species and an analyses were made of the main environmental factors influencing their distribution. Precipitations, or factors related to them, were found to limit the distribution of patagonian marsupials.

These models represent the first work of this kind done for new world marsupials. They allowed for the identification of important areas for the expansion of the studied species and critical areas for conservation purposes. Areas where the species haven't been registered yet but appear to be present by the models are: (1) for *D. gliroides* between 35° and 37° S to the north, and in continental Chile and adjacent areas of Argentina between 43° and 45° S; (2) for *R. raphanurus*, between 39° and 40° S to the north, and in continental Chile between 43° and 44° S; (3) for *L. halli*, between 34° and 37° S in Mendoza province, and along the coast of Santa Cruz province between 48° and 50° S; (4) for *T. pallidior*, in the coastal desert of Perú to the north, between 14° and 18° S, and in Santa Cruz province to the south, between 46° and 48° S.

The distribution patterns related to the available biogeographic information (i.e., ecoregions, vegetation units, forestry types) were defined. The presence (or absence) of each species in protected areas was analysed for conservation purposes. Of the two species that inhabit the Valdivian ecoregion, *D. gliroides* has broader environmental requirements, as it is present in 73% of the forestry types (opposite 32% in *R. raphanurus*), and has a broader latitudinal range (seven degrees against two, respectively). Of the two species living in extra-andean Patagonia, *T. pallidior* has a very large areal extension, many disperse localities and a presence in most of the ecoregions that comprise the arid diagonal of South America and parts of Patagonia. *L. halli*, on the other side, is mostly restricted to an area located in central-west Patagonia. As of the presence of the four species in protected areas, *D. gliroides* is represented in with 42.5%, *R. raphanurus* with 35%; and both species living in the steppe with 12%. The geographic distribution of these particular localities shows the following patter: (1) most of the records for *D. gliroides* within protected areas are in the Andean range, without formal protection for records from Chiloé, the coastal mountains and the central depression; (2) 65% of the records for *R. raphanurus* lack protection within a preserved area, especially the ones from Chiloé; (3) most of the records for *L. halli* are without any kind of protection, especially in areas where the species is abundant (e.g., northwestern Chubut province); (4) most of the records for *T. pallidior*, especially the southernmost localities and others in the central areas of its distribution (e.g., Mendoza province) have no protection.

The biggest threat to the conservation of the studied species relates to the

anthropogenic modifications that affect vegetation. Patagonian marsupials are affected directly or indirectly by changes in vegetation patterns, because of how this relates to food availability and shelter. Species that inhabit the wooded areas of western Patagonia are mainly affected by the destruction of the forest and its replacement by exotic species, while the other species inhabiting the steppe, are affected by the expansion of agriculture and the introduction of more areas to livestock.



AGRADECIMIENTOS

A Pancho Goin, responsable de buena parte de mi formación científica, por enseñarme a ver y pensar las cosas de muchas maneras diferentes.

A Michael Simeon y Eugene Watkins, por el apoyo económico y material, que facilitó enormemente mi trabajo durante el desarrollo de esta tesis.

A Pablo Díaz, Sergio Vincon, Fabián Argel, Lucas M. Martin y Ezequiel A. Martin, quienes colaboraron en las tareas de campo.

A Hugo Mariño, Leonardo Eberle, Gastón García, Antonio Pontoriero y Diego Valls, amigos incondicionales que brindaron apoyo de diferente manera, se interesaron por mi trabajo, y aportaron estabilidad mental.

A Mariano Merino y Diego Verzi, quienes apoyaron mi trabajo a lo largo de estos años, aportando ideas que enriquecieron mi cabeza.

A la Dra. Guiomar Vucetich por brindarme su apoyo desinteresado en las etapas iniciales de este trabajo.

A los curadores y responsables de las colecciones visitadas, por permitirme el acceso a los materiales bajo su cuidado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por haber financiado parte de este trabajo.



A Marina, por tolerar mis ausencias y apoyarme incondicionalmente.

A mis padres, por permitirme transitar un camino diferente del que hubieran querido.

A Marcelo, quien siempre incentivó mi trabajo, y que con sus palabras supo encauzar mi vocación científica en un momento en el que los cauces se secaban. . .



CAPÍTULO 1 – INTRODUCCIÓN

1.1. Marco Teórico

Los marsupiales vivos (Mammalia, Metatheria, Marsupialia; véase, e.g., Aplin y Archer, 1987; Marshall et al., 1990; Kirsch et al., 1997; Luo et al., 2003) se restringen en su distribución a las Américas y a la región Australo-Papúa. Sin embargo, alcanzaron una distribución prácticamente cosmopolita a fines de la Era Mesozoica (Cretácico) y comienzos del Período Terciario de la Era Cenozoica (Clemens et al., 1989). Sus registros más antiguos se remontan al Cretácico Temprano (~125 millones de años [Ma.] de Asia, desde donde habrían experimentado una radiación temprana hacia América del Norte y el resto de Asia (Luo et al., 2003; Szalay, 1994; Szalay y Trofimov, 1996; etc.). Hacia la transición Cretácico-Terciaria, entre los 60 y 70 Ma, se habría producido el ingreso de estos mamíferos a América del Sur (desde América del Norte) desarrollando ya a mediados del Paleoceno una extraordinaria radiación adaptativa (Marshall, 1987; Marshall y Muizon, 1995; Oliveira, 1998; Szalay, 1994; Goin, 2003 y literatura allí citada). El registro de varios linajes de marsupiales hacia el Eoceno medio del continente antártico (Goin, 1999) sugiere la amplitud de la dispersión de este grupo en tres “momentos semi-sucesivos”: desde fines del Cretácico (Maestrichtiano), con componentes que dieron origen a la fauna Australiana, hasta el Eoceno temprano (Woodburne y Zinsmeister, 1982 y 1984; Woodburne y Case, 1996; Vizcaíno et al., 1999a y b). En la Patagonia, diferentes localidades documentan la gran diversidad de marsupiales desde el Paleoceno tardío hasta el Mioceno tardío, con representantes de todos los órdenes actuales (Didelphimorphia, Paucituberculata y Microbiotheria) (Tejedor et al., MS; Abello, 2007). La diversidad actual de marsupiales en la región Patagónica (*sensu* Cabrera y Willink, 1980) es relativamente reciente, y concuerda con el patrón descrito por Goin (1999; pág. 139) para el sur de América del Sur: “*Immediately after the earliest Pleistocene (Sanandresan Subage of Marplatan Age), most lineages of living marsupials were already established in this region, even at the species level*”.

La distribución de los marsupiales vivos en ambas Américas se concentra en las regiones tropicales y subtropicales, con una disminución muy marcada en la cantidad de especies al sur de los 25° de latitud Sur, hecho debido a factores ambientales (e.g., disminución de la temperatura [sobre todo la media mínima invernal], menor diversidad y complejidad de ambientes, etc.) y fisiológicos (e.g., pérdida de temperatura corporal por

efecto de la relación superficie/volumen; etc.) (véase, e.g., McNab, 1978, 1982; Eisenberg, 1981; Birney y Monjeau, 2003).

En la Argentina, la diversidad de marsupiales asciende a 27 especies referibles a cuatro familias y tres órdenes (Flores et al., 2007); la distribución de las mismas se localiza fundamentalmente en los ecosistemas del norte: las Provincias de las Yungas, del Bosque Paranaense y del Chaco (*sensu* Morrone, 2001).

A pesar de su escasa diversidad específica, la Patagonia argentina es la única región del continente en donde habitan representantes de todos los órdenes de marsupiales sudamericanos vivientes: Didelphimorphia, Microbiotheria, y Paucituberculata (Birney et al., 1996b). En efecto, en esta región se distribuyen no menos de cinco especies de marsupiales adaptadas a vivir en distintos ambientes con características particulares. Estas especies representan los metaterios de distribución más austral del mundo. En los bosques templados del oeste, donde el endemismo de micromamíferos es elevado (Pearson, 1995; Murúa, 1997) habitan al menos dos marsupiales: *Dromiciops gliroides* Thomas (Microbiotheriidae, Microbiotheria) y *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Caenolestidae, Paucituberculata). Estas dos especies son los únicos representantes de estos órdenes y familias en Argentina; y *D. gliroides* es el único representante viviente del orden Microbiotheria. Por su parte, en amplias zonas ocupadas por los ecosistemas áridos de la Patagonia, se distribuyen varios marsupiales del orden Didelphimorphia, familia Didelphidae: por un lado, los “marmosinos” *Lestodelphys halli* (Thomas) y una especie del género *Thylamys* (cuya precisa asignación sistemática se define en este trabajo) (Birney et al., 1996b); por el otro, al menos una especie de didelfino, la “comadreja overa” *Didelphis albiventris* Lund alcanza su distribución más austral en cercanías de la ciudad de San Carlos de Bariloche (Massoia y Lartigau, 1995) o inmediatamente al sur del río Negro [sur de Paso Córdova, General Roca] (Llanos y García, 2006). E Massoia (com. pers. a F. Goin) señala la existencia de un ejemplar de comadreja colorada (*Lutreolina crassicaudata* Desmarest) procedente de la provincia del Neuquén. Exceptuando a los dos didélfidos de mayor porte, las cuatro especies restantes comparten algunas adaptaciones para vivir en ambientes con baja temperatura y fluctuaciones en la disponibilidad de alimento, a saber: todas son de pequeño tamaño, tienen la capacidad de almacenar grasa en la cola, y pueden entrar en períodos de “torpor” diario o estacional (Morton, 1980; Bozinovic et al., 2004). A pesar de que cada familia tiene una historia evolutiva y filogenética diferente, estas adaptaciones representan un caso único de convergencia adaptativa entre los marsupiales vivientes.

A nivel general, y entre los temas que los vuelven interesantes y hacen necesario su estudio, se destaca lo siguiente:

- (1) *Dromiciops gliroides* es la única especie viviente del orden Microbiotheria. Los distintos esquemas filogenéticos propuestos en los últimos años para los representantes de este orden sugieren afinidades variadas y contrastantes: (1) como grupo basal a todos los representantes de la cohorte Australidelphia Szalay (e.g., Horovitz y Sanchez-Villagra, 2003; Asher et al., 2004), (2) como parte de dicha cohorte (e.g., basal a los marsupiales australianos Dasyuromorphia [Szalay, 1982a] o Diprotodontia [Kirsch et al., 1997]), (3) o bien como único representante viviente de un linaje filogenéticamente más primitivo que el representado por la cohorte Didelphimorphia (Hershkovitz, 1992b; 1995; 1999). Es así que *Dromiciops gliroides* podría representar la clave de la radiación adaptativa diprotodonte australiana, o incluso de la de todos los Australidelphia. Además, como ningún otro taxón viviente en América o en Australasia, *Dromiciops* podría representar, entre las especies vivientes, un caso único de coevolución entre un mamífero y el bosque de *Nothofagus* como ecosistema (Hershkovitz, 1999; Amico y Aizen, 2000).
- (2) *Rhyncholestes raphanurus* es el único representante de la familia Caenolestidae en nuestro país, y cuenta con una de las áreas de distribución más acotadas entre los marsupiales sudamericanos. En efecto, su distribución se encuentra aislada de la del resto de los cenoléstidos por unos 2000 Km de ambientes xéricos (Brown, 2004). Junto con las especies de *Caenolestes*, *R. raphanurus* podría ofrecer información única sobre la evolución andina de un grupo que fue muy diverso y abundante durante buena parte de la historia evolutiva de los mamíferos sudamericanos, especialmente durante la segunda mitad del Período Terciario (Marshall, 1980; Abello, 2007).
- (3) *Lestodelphys halli* es el marsupial viviente de distribución más austral (Redford y Eisenberg, 1992; Nowak, 1999) y uno de los mamíferos menos conocidos de la Argentina, de donde es endémico (Flores et al., 2007). Adaptado a uno de los ambientes más extremos de la Argentina, ha sido usado como bioindicador de ambientes fríos y áridos, y es uno de los taxones base a la hora de reconstruir los cambios climáticos ocurridos en la pampasia desde el Pleistoceno (Prado et al., 1985; Goin et al., 1999; Pardiñas, 1999). Existe un desconocimiento casi total sobre la historia de vida y ecología de este taxón, desde sus preferencias ambientales, hasta sus adaptaciones fisiológicas.

(4) *Thylamys* es el género de marsupiales con mayor número de especies en la Argentina; su taxonomía alfa aún no ha sido resuelta (Galliari et al., 1996). Algunos autores mencionan la posible presencia de dos morfos, que tentativamente asignan a *T. pallidior* y *T. pusillus*, por lo que su asignación específica en Patagonia dista de ser clara (Birney et al., 1996b). *Thylamys* representa, junto con *Gracilinanus*, *Cryptonanus* y *Lestodelphys*, uno de los clados más derivados en los análisis filogenéticos de los Didelphimorphia vivientes (Jansa y Voss, 2000; Voss y Jansa, 2003). El género posee el rango altitudinal más grande conocido para un marsupial (de 0 a 4500 m.s.n.m.); además de un rango latitudinal que va desde los 16° de latitud Sur en la Puna de Bolivia, hasta los 46° de latitud Sur en la Patagonia. Sin embargo, se desconoce la mayoría de sus adaptaciones fisiológicas.

Como ya se señaló, son escasos los estudios que documentan las adaptaciones de los marsupiales patagónicos y su relación con el ambiente (e.g., hibernación, almacenamiento caudal de grasa, etc.). Esta información cobra un valor especial, desde el punto de vista ecológico y evolutivo, si tenemos en cuenta que se trata de los micromamíferos autóctonos más antiguos de la región (Reig, 1981; Goin, 1999), y los adaptados a varios de los ambientes más extremos habitados por micromamíferos.

La distribución de los marsupiales patagónicos está en un pobre estado de conocimiento, limitado principalmente a la simple mención de localidades por parte de diversas fuentes bibliográficas (e.g., Brown, 2004), pero sin un marco común de análisis. Además, la mayoría de los trabajos de compilación (llevados adelante en muchas ocasiones por autores extranjeros), dejan de lado los registros publicados en revistas locales o de bajo impacto, generando una visión parcial en el esquema de distribución (véase, e.g., Redford y Eisenberg, 1992). Atenta también contra un mejor conocimiento de la distribución de estas especies la escasez de prospecciones, la muy baja densidad poblacional de las especies de marsupiales, y la poca atracción que suelen tener por las trampas usadas (generalmente de captura viva). El caso extremo para Argentina lo constituye *R. raphanurus*, especie de la que se conocen sólo tres ejemplares capturados en una única localidad (cercanías de Puerto Blest, P. N. Nahuel Huapi, Río Negro; Birney et al., 1996b). Se desconocen, para casi todas las especies patagónicas, los límites de su distribución en nuestro país (e.g., Redford y Eisenberg, 1992; Nowak, 1999; Martin, 2003). Tampoco existe información detallada sobre la distribución de las especies en relación con los esquemas biogeográficos propuestos para América del Sur en el nivel de ecoregiones, o para la Patagonia en el nivel de unidades de vegetación o tipos forestales

(Olson et al., 2001; León et al., 1998; Lara et al., 1999), o sobre la presencia de las especies en áreas protegidas. Toda esta información tendría relevancia para poder determinar la existencia (o no) de patrones en la distribución, o a los efectos de determinar su estado de conservación en relación a las amenazas para cada ambiente. Esto último resulta de suma importancia si se tiene en cuenta que se trata de especies con características únicas entre los marsupiales sudamericanos.

1.2. OBJETIVOS

1.2.1. Objetivo general

Este trabajo de tesis doctoral tiene como propósito el estudio integrado de los marsupiales patagónicos.

1.2.2. Objetivos específicos

1. Revisar la sistemática de los marsupiales patagónicos vivientes.
2. Describir y rediagnosticar las especies de marsupiales patagónicos vivientes, teniendo en cuenta sus variaciones intra- e interespecíficas.
3. Analizar las distintas adaptaciones de los marsupiales patagónicos vivientes.
4. Analizar la distribución de cada una de estas especies en función de las características microambientales y los distintos parámetros bioclimáticos que las limitan.
5. Analizar los patrones de distribución de cada especie en función de los esquemas biogeográficos regionales, y el estado de conservación de cada especie en función de la presencia en áreas protegidas (o fuera de estas).

1. ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

a.a.p.: años antes del presente;

ANOVA: análisis de la varianza;

A°: Arroyo;

ca.: *circa*;

cm: centímetros;

C°: Cerro;

CV: coeficiente de variación;

D: diastema;

DMP1: Dentin Maxtrix Protein;

Dto.: Departamento;
Ea.: estancia;
EMP: ecotono Monte-Patagonia;
Fig./Figs.: figura/figuras;
FN: número fundamental;
gr: gramos;
ha./has.: hectárea/hectáreas;
IGM: Instituto Geográfico Militar;
IRBP: Interphotoreceptor Retinoid Binding Protein;
Km: kilómetros;
Km²: kilómetros cuadrados;
Ma: millones de años;
m²: metro cuadrado;
m.s.n.m.: metros sobre el nivel del mar;
mm: milímetros;
M.N.: Monumento Natural;
MNI: mínimo número de individuos;
n: número de especímenes;
NISP: número identificable de especímenes;
pág./págs.: página/páginas;
Pdo.: partido;
PFM: Provincia Fitogeográfica del Monte
PFP: Provincia Fitogeográfica Patagónica
P.N.: Parque Nacional;
RAG1: Recombinating Activating Gene;
R.P.: reserva provincial;
SD: desviación estándar;
SIG: Sistema de Información Geográfica;
Va.: Villa;
†: extinto.

1.4. ACRÓNIMOS UTILIZADOS

Institucionales.-

AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York, E.E.U.U.

BMNH: The Natural History Museum (ex British Museum of Natural History), Londres, Reino Unido.

CAC: Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.

CML: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, E.E.U.U.

IADIZA: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza, Argentina.

IEEUACH: Instituto de Ecología y Evolución Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

LIEB: Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales, Sede Esquel, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Chubut, Argentina.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MCHN: Museo Chileno de Historia Natural, Santiago, Chile.

MLP: Museo de la Plata, Argentina.

MMD: Mónica M. Díaz. Material depositado en la colección CML (ver más arriba).

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.

MSB: Museum of Southwestern Biology, Nuevo Méjico, E.E.U.U.

PIDBA: material depositado en la colección CML (ver más arriba).

RMB: Rubén M. Bárquez. Material depositado en la colección CML (ver más arriba).

URC: Universidad de Río Cuarto.

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., E.E.U.U.



CAPÍTULO 2 – MATERIALES Y METODOLOGÍA

2.1. Áreas de Estudio y Actividades desarrolladas

Para el desarrollo del presente trabajo se consideraron dos escalas espaciales diferentes: por un lado, (a) la totalidad del territorio patagónico *s.l.* (Morrone, 2001) (Fig. 2.1); y por el otro, (b) los alrededores de la ciudad de Esquel (Chubut) en un radio de 200 Km (Figs. 2.2 y 2.3).

La Patagonia *s.l.* es una región de grandes contrastes ambientales, principalmente en el eje geográfico oeste-este, debido a un marcado gradiente de lluvias, humedad relativa y temperatura (Cabrera y Willink, 1980; Paruelo et al., 1998). Este gradiente, que va desde ambientes forestados húmedos y perhúmedos en el oeste (Provincia Subantártica), a estepas arbustivas y herbáceas con un déficit hídrico predominantemente estival hacia el este (Provincia Patagónica) (Cabrera y Willink, 1980), ha sido afectado en su composición y en la distribución geográfica de la biota por los cambios geotectónicos ocurridos a lo largo de la historia evolutiva de América del Sur. Estos cambios han ejercido su influencia en la composición y estructura del suelo y, en consecuencia, en la distribución de las especies vegetales y animales asociadas (Del Valle et al., 1995; Monjeau et al., 1997). La transición entre los ecosistemas boscosos y la estepa se da a través de un amplio ecotono, donde especies vegetales propias de los ambientes forestados (*Austrocedrus chilensis*, *Lomatia hirsuta*, *Maitenus boaria*, etc.) se entremezclan con especies arbustivas y gramíneas típicas del Distrito Occidental de la Provincia Patagónica (*Stipa* spp., *Berberis heterophylla*, *Mulinum spinosum*, *Senecio* spp., *Adesmia* spp., etc.) en un complejo mosaico (León et al., 1998). Esta región presenta un marco biogeográfico único para el estudio de la distribución, adaptaciones y conservación de los marsupiales.

Las tareas que se desarrollaron teniendo en cuenta la totalidad del territorio patagónico fueron las siguientes:

1. Se relevó toda la bibliografía disponible sobre la sistemática, distribución, historias de vida, dieta y adaptaciones de los marsupiales patagónicos vivientes (véase el Capítulo 3).
2. Se estudiaron colecciones existentes en distintos museos nacionales y extranjeros (véase el Capítulo 5) de todas las especies que habitan la región patagónica.
3. Se revisó la taxonomía genérica y específica de los marsupiales patagónicos, su variabilidad intra e interespecífica, y se recopiló información sobre su distribución.

4. Se elaboraron mapas con las localidades de registro para cada especie, y se analizaron sus preferencias ambientales o de hábitat.
5. Se generaron modelos predictivos de distribución (o modelos de distribución potencial) para cada una de las especies, analizándose qué factores ambientales ejercen mayor influencia en la distribución de los taxones estudiados.
6. Se definieron los patrones de distribución en sus aspectos biogeográficos, y su relación con la conservación en función de la presencia (o no) de registros en áreas protegidas.

Los trabajos de campo más intensivos se llevaron a cabo en los alrededores de la ciudad de Esquel en un radio de 200 Km, en un área que comprende cuatro hojas topográficas de escala 1:250.000 del IGM (4372 II-I; 4372 IV-III; 4369I-II y 4362III-IV) correspondientes al noroeste del Chubut. Esta área incluye la totalidad de los hábitats y áreas biogeográficas susceptibles de ser ocupados por los marsupiales patagónicos.

Esta zona, ubicada entre los 42° - 44° de latitud Sur, presenta un mosaico único de ecosistemas; esto obedece, en parte, a la menor altura de la Cordillera de los Andes (que no supera los 2500 m.s.n.m.), lo que permite el “paso” de los vientos húmedos provenientes del océano Pacífico (Fig. 2.3). Este “paso” de la humedad permite la formación de un amplio ecotono que se extiende, hacia el este, unos 20 Km. Además, a lo largo del valle del río Chubut se observa la penetración, desde el este, de componentes de la biota típicos de la Provincia Fitogeográfica del Monte, que tienen su extensión más occidental dentro del área de trabajo establecida, y que penetra en forma de cuña en el oeste patagónico.

Entre los trabajos realizados en esta zona se destacan:

1. Trampeos de microfauna en distintos sitios representativos de cada una de las unidades biogeográficas andinopatagónicas allí presentes (*sensu* León et al., 1998; Lara et al., 1999).
2. Recolección de regurgitados de aves Strigiformes en cada una de estas áreas.
3. Identificación de posibles sitios con presencia de ejemplares fósiles.

2.2. Antecedentes y aspectos filogenéticos

Este capítulo es una lista bibliográfica comentada de los trabajos más relevantes en la historia del conocimiento de los marsupiales patagónicos, e incluye un análisis década por década desde la descripción de los primeros ejemplares de *Thylamys* (*T. elegans*) llevados adelante por Waterhouse (1846) hasta 2004. Incluye una gran cantidad de trabajos que son usados exhaustivamente, y que sirven de base para el análisis de la

mayoría de los conceptos discutidos a lo largo esta tesis.

Además, se analizan las relaciones filogenéticas de las especies en función de la bibliografía existente, junto con una descripción detallada de los resultados obtenidos en los diferentes estudios llevados a cabo desde las descripciones originales. Se describen los caracteres que dan sustento a cada uno de los clados, muchos de los cuales serán discutidos en los Capítulos 4 y 5, al analizar la anatomía de cada una de las especies y elaborar las diagnósticos, respectivamente. Finalmente, se proponen algunas hipótesis filogenéticas para *R. raphanurus*, *L. halli* y *T. pallidior* en función de la evidencia morfológica.

2.3. Anatomía Comparada y Adaptaciones

En este capítulo se analizan las características exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de las cuatro especies de marsupiales patagónicos, a partir del estudio de los holotipos de tres de las especies: *D. gliroides*, *L. halli* y *T. pallidior* (depositados en la colección del BMNH), así como también de la revisión de varias colecciones de mamíferos del país (e.g., CML, IADIZA, MACN, MLP,) y de algunos museos extranjeros (e.g., AMNH, BMNH, FMNH, IEEUACH, MCHN, USNM). Los ejemplares analizados se detallan en el Capítulo 5 y el Apéndice 1. Todos los ejemplares fueron medidos usando el mismo calibre digital con precisión de hasta 0.01 mm. Las observaciones anatómicas de los rasgos exosomáticos, craneomandibulares y dentarios fueron realizadas con ayuda de lupa binocular (Zeiss Stemi DV4 en el LIEB, otras marcas y modelos en las diferentes colecciones visitadas). Las fotografías fueron tomadas con un cámara Nikon Coolpix 775 y procesadas con programas para el tratamiento de imágenes (e.g., Gimp, IrfanView, Paint.net).

Además de los ejemplares de las colecciones ya mencionadas, se analizaron las descripciones originales (e.g., Philippi, 1893a y b; Thomas, 1894; Thomas, 1902; Osgood, 1924) y se consultaron distintos trabajos de revisión posteriores (e.g., Osgood, 1943; Marshall, 1977; 1978; Patterson y Gallardo, 1987; Pearson, 1995).

Se confeccionaron tablas con la cantidad de especímenes analizados, discriminados por sexo y localidad de procedencia (excepto para *L. halli*, donde no se detalla el sexo pero sí el tipo de resto, MNI y NISP).

Para obtener la mayor cantidad posible de restos que permitieran analizar la variabilidad intraespecífica existente en los diferentes taxones, además del estudio de los materiales provenientes de las colecciones arriba mencionadas, se llevaron a cabo trampeos y muestreos intensivos en el noroeste de la provincia del Chubut. Los trampeos

se realizaron mediante el uso de trampas de captura viva del tipo Sherman y Tomahawk, y de captura muerta del tipo *snap-trap* o de golpe, dispuestas en líneas o grillas para maximizar las probabilidades de captura (Wilson, 1996). También se dispusieron trampas de caída del tipo *pit-fall drift-fence* en ambientes seleccionados de acuerdo a las preferencias tróficas inferidas para cada especie, a partir de la literatura existente (Redford y Eisenberg, 1992; Nowak, 1999).

Los ejemplares muertos fueron catalogados y preparados en el campo siguiendo las técnicas descritas en Mares et al. (1989) y Díaz et al. (1998). Los ejemplares vivos fueron mantenidos en cautiverio y se realizaron observaciones que sirvieron para documentar diversas actividades etológicas poco o insuficientemente conocidas (e.g., acicalamiento, descanso, alimentación, etc.).

Los muestreos intensivos tuvieron como fin, además de los trampeos, la colecta de egagrópilas de aves Strigiformes en toda la zona de estudio. Las egagrópilas recolectadas fueron trasladadas al laboratorio y disgregadas mediante el uso de pinzas y agua caliente (Massoia, 1983). El uso de egagrópilas como medio alternativo para obtener restos de micromamíferos ha sido ampliamente utilizado en nuestro país; pueden verse, al respecto, los abundantes trabajos de Massoia y colaboradores (1988; 1997); Pardiñas et al. (2003); Trejo y Guthmann (2003). Su extendido uso es debido principalmente al bajo costo de las actividades de colecta, su simple y rápido disgregado (mediante agua solamente) y sus bajos requerimientos curatoriales una vez ingresados en una colección.

Durante los muestreos, se descubrió una grieta en una ladera montañosa, 43 Km al noreste de Esquel (42° 45' S, 70° 52' O, a unos 4 Km al norte de la Ruta Provincial N°12 que comunica Esquel con la vecina localidad de Gualjaina; Fig. 2.4), la que a partir de ese momento comenzó a conocerse como “Cueva Watkins”¹ (habida cuenta de que no existía un topónimo inequívoco previo). En sucesivas ocasiones la cueva fue prospectada y, luego de corroborar la existencia de sedimentos conteniendo restos de micromamíferos, se procedió a excavar una cuadrícula de 1 m² (Fig. 2.4 D y E). Previo a esto, y para intentar inferir la existencia o no de estratificación en los depósitos, se excavó una subcuadrícula de 50 x 50 centímetros. Debido a la falta de una estratificación marcada, se excavaron los sedimentos en decapados sucesivos cada 10 cm, siguiendo a Farrand (2001). El sitio elegido para la excavación fue seleccionado por varios motivos, entre los que se destacan: (1) su localización debajo de una importante deposición de guano que

¹ Nombre dado en reconocimiento al Sr. Eugene Watkins por su constante colaboración conmigo y el Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad (LIEB).

sirve de nido a rapaces², ya que se encuentra al pie de una columna rocosa que sirve de percha a las mismas rapaces que habitan o visitan la cueva, y (2) por la importante cantidad de egagrópilas disgregadas y enteras en superficie, lo que hacía pensar que ese era el sitio más promisorio (desde el punto de vista sedimentológico) de toda la cueva. Los sedimentos excavados fueron tamizados en seco con una malla metálica de 2 mm, embolsados y trasladados al LIEB para su disgregado. Los materiales fueron procesados separando los elementos craneanos y poscraneanos pertenecientes a *Lestodelphys halli* (el único marsupial hallado hasta el momento). Los demás restos, cuyo estudio escapa a los objetivos de esta tesis, están siendo procesados y analizados aparte. A partir de los materiales óseos recuperados se ha inferido un origen natural (i.e., no antrópico) de los restos. Los mismos consisten fundamentalmente en micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) producto del disgregado *in situ* de egagrópilas. Debido a la falta de marcas abrasivas y a los tipos de fractura predominantes, se infiere que dichas egagrópilas habrían sido regurgitadas por *Tyto alba* y/o *Bubo magellanicus* (Aves, Strigiformes; véase Andrews, 1990; Lyman, 1994).

Los ejemplares capturados, así como los restos obtenidos del disgregado de egagrópilas y de la excavación de Cueva Watkins, fueron catalogados de manera individual e ingresados en la colección del Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad (LIEB) (véase el Capítulo 5).

Los ejemplares capturados fueron medidos y pesados siguiendo las indicaciones de Díaz et al. (1998). Las medidas exosomáticas de los ejemplares pertenecientes a las colecciones estudiadas fueron tomadas de sus respectivas etiquetas e ingresadas en una base de datos, en cuya elaboración se utilizaron los siguientes datos: LT, largo total (distancia en línea recta desde el extremo anterior del hocico hasta la última vértebra de la cola, excluyendo los pelos); LCC, largo cabeza-cuerpo (calculada a partir del cociente entre largo total y largo de la cola); LC, largo de la cola (distancia desde el punto de inserción de la cola al cuerpo, hasta la última vértebra caudal); O, largo de la oreja (distancia desde la escotadura basal y el extremo distal del pabellón auricular); P, largo de la pata posterior (distancia desde el talón hasta el extremo anterior del dedo más largo del pie, incluyendo la uña); Peso (expresado en gramos). En algunos ejemplares, medidas como el largo total (LT) o el largo de la longitud cabeza-cuerpo (LCC) no figuraban en las etiquetas de colección, por lo que se calcularon a partir de los otros datos presentes en las etiquetas (LT se obtuvo sumando LCC y LC; LCC se obtuvo como el cociente entre LT

² Durante los trabajos de campo se observó la existencia de un probable nido sobre el guano depositado.

y LC).

Las diferentes medidas craneomandibulares y dentarias se tomaron mediante el uso de calibre digital (con precisión 0.01mm), de acuerdo a lo detallado en la Figura 2.5 para *L. halli*, *T. pallidior* y *D. gliroides*, y en la Figura 2.6 para *R. raphanurus*. Además, se calculó el área del tercer molar mediante la fórmulas: largo x ancho/2 (para el M³), y largo x ancho (para el M₃). Debido a que la mayoría de los restos de *Lestodelphys halli* proviene de egagrópilas disgregadas y se encuentran fragmentados, algunas de las medidas no se pudieron tomar (e.g., LCr, LCb, etc.). Para esta especie únicamente, y debido al carácter poco conocido y fragmentario de los restos recuperados, se brindan el MNI y NISP para cada localidad de colecta; además, se tomaron medidas de cada uno de los molares (no sólo del M3). Esto permitió una comparación directa con los restos fósiles y subfósiles también fragmentarios, asignados a *L. halli* y †*L. juga*.

Se confeccionaron tablas por especie, detallándose el número de ejemplares medidos o analizados (*n*), la media (*X*), desviación estándar (*SD*), valores máximos y mínimos, rango y coeficiente de variación (*CV*), para cada una de las medidas tomadas. Un asterisco marca los coeficientes de variación menores a siete, los que indican un bajo nivel de variabilidad para ese carácter de acuerdo con la propuesta de Bedian y Mossholder (2000).

Tanto las medidas exosomáticas como craneomandibulares y dentarias fueron comparadas mediante un ANOVA, con el objeto de establecer la variación intraespecífica de cada carácter, analizar la variabilidad geográfica o complementar la información anatómica existente, a los efectos de redescubrir cada taxón.

Los caracteres externos (e.g., ubicación y nomenclatura de las vibrisas, almohadillas plantares, etc.) fueron analizados de acuerdo a Brown (1971) y Brown y Yalden (1973). Para el análisis de la disposición y ubicación de las vibrisas se usó como referencia el trabajo de Ade (1993). La anatomía general sigue la información presentada para *Caenolestes* por Osgood (1924).

Las observaciones en cautiverio obtenidas de dos de las especies fueron confrontadas con aquellas realizadas en algunos marsupiales sudamericanos y australianos (véase, e.g., Pine, 1981; Archer, 1982; Lee y Cockburn, 1985; Hume, 1999; Jones et al., 2003). Se analizó la incidencia de estas características ecológicas en los procesos adaptativos de los marsupiales patagónicos. Las observaciones en cautiverio se realizaron siguiendo los lineamientos de Martin y Bateson (1993).

Las homologías dentarias siguen a Luckett y Hong (2000) para cenoléstidos y

Luckett (1993) para *D. gliroides* y todos los didélfidos. Los dientes superiores e inferiores están designados por un superíndice y subíndice, respectivamente. Así, la dentición permanente en cenoléstidos es: incisivos superiores e inferiores, I^{1-4} y I_{1-3} (de mesial a distal); caninos, C^1 y C_1 ; premolares, dP^{1-2} y dP_{1-2} , y P^3 y P_3 ; molares, M^{1-4} y M_{1-4} . En *D. gliroides* y todos los didélfidos la dentición es: 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., $dP1$). La descripción y nomenclatura de la anatomía craneana (excepto el basicráneo y la conformación del paladar) fue tomada de Wible (2003); para el petroso se sigue a Sánchez-Villagra y Wible (2002) y para la descripción del paladar se sigue a Voss y Jansa (2003). La terminología para estructuras dentarias (cúspides y crestas) sigue a Goin (2003).

Recientemente (Martin, 2007), he llevado adelante un análisis de las anomalías dentarias en *Dromiciops gliroides* y en dos cenoléstidos (*Caenolestes fuliginosus* y *Rhyncholestes raphanurus*). El hallazgo (fortuito) de estas anomalías, surge del estudio de materiales provenientes de diferentes colecciones, con el objeto de presentar las descripciones detalladas del cráneo, mandíbulas y dentición de las especies aquí estudiadas. Solo se hace referencia a su presencia donde corresponde y se brinda una descripción acotada de lo publicado.

En cuanto a las adaptaciones, las mismas se discuten a partir de los rasgos anatómicos analizados y la bibliografía existente.

2.4. Sistemática

En este capítulo se presenta una nueva diagnosis de los marsupiales patagónicos, a partir de las características morfológicas analizadas en el capítulo anterior.

La validez de la especie fósil *L. juga* fue analizada a partir de la comparación de los rasgos dentarios con *L. halli*. Debido a la falta de restos craneanos, solo se tuvieron en cuenta las medidas para los molares de manera individual y de la hilera molar (Fig. 2.5), y se llevó adelante un ANOVA con las siguientes medidas: largo de la hilera molar superior e inferior, largo, ancho y área de M3. Se efectuó una corrección de Bonferroni sobre los valores de p , para evaluar si existen diferencias significativas entre las muestras (0,0125, 0,00625 y 0,00125 para valores de p de 0,1, 0,05 y 0,01, respectivamente). La corrección estándar de Bonferroni ($p = \alpha / n$) fue usada por ser más conservativa y directa

(véase Rice, 1989 y Cerqueira y Lemos, 2000).

Se brinda un análisis pormenorizado de la problemática del género *Thylamys*, tanto a nivel general como en Argentina, concluyendo con el reconocimiento de seis especies válidas; de las que se presenta una nueva diagnosis.

2.5. Distribución

En este capítulo se detallan las localidades de registro para cada especie, organizadas por décadas, desde el hallazgo de *D. gliroides* en Chiloé por Cunningham (1870). Después, y para cada especie en particular, se detallan todas las localidades conocidas, el rango latitudinal y longitudinal de estos registros, la procedencia por países y provincias argentinas, las localidades extremas de distribución y la ocurrencia histórica de los registros.

Se generaron mapas de distribución a escala regional (Patagonia *s.l.*) y, donde corresponde, a escala local (ver más arriba). Para la elaboración de los mapas de distribución se relevó la bibliografía específica y se tomaron las coordenadas geográficas de cada localidad de acuerdo a cada cita bibliográfica particular. Las coordenadas fueron corroboradas mediante el uso de mapas (e.g., IGM, 1998), diferentes gaceteros (i.e., GEOnet, CSIRO, Global Gazetteer V. 2.1) y se compararon con la información presentada en Brown (2004), la última y más completa revisión de marsupiales neotropicales. Si la localidad mencionada no contaba con información geográfica precisa (coordenadas), se llevó adelante una búsqueda en mapas para identificarla lo más ajustadamente posible, y se le asignaron coordenadas geográficas en función de su localización particular. Para este procedimiento se usaron capas temáticas en formato shape (*.shp) de Argentina, Bolivia y Chile, con las que se trabajó en el programa DIVA-GIS v5.2 (Hijmans et al., 2005a). Las capas usadas corresponden a los siguientes temas: división política de Argentina, Bolivia y Chile (hasta el nivel de partidos en la primera, provincias en la segunda y tercera), rutas, lagos, ríos y ciudades más importantes.

Se generaron planillas con la información de cada cita bibliográfica, el tipo de resto (e.g., ejemplar completo, restos recuperados de egagrópilas, etc.) y las coordenadas geográficas. Estas planillas fueron utilizadas posteriormente para generar los mapas de distribución con localidades puntuales para cada especie (véanse las Figs. 6.1a y 6.1b; 6.2; 6.3a y 6.3b; 6.4a, 6.4b y 6.4c; y las Tablas 6.1a, 6.2a, 6.3a, 6.4a). Se presenta un análisis general, en períodos cada diez años, sobre la ocurrencia temporal de los registros desde 1870 (hallazgo de *D. gliroides*, el primer marsupial patagónico en ser colectado), y

se analizan los registros en un contexto histórico por especie (Figs. 6.0; 6.1c; 6.2b; 6.3c; y 6.4d).

Asimismo, se brinda información sobre el hábitat y el microhábitat de cada especie, el que surge de cotejar los mapas generados con información bibliográfica sobre ecosistemas, patrones de vegetación y, sobre todo, a partir del reconocimiento directo de muchas de esas localidades.

A los efectos de brindar un panorama más acabado sobre la distribución de los marsupiales patagónicos, se realizó un modelado de distribución predictiva (*predictive species distribution modeling*; Guisan y Zimmermann, 2000).

2.5.1. Marco teórico a los modelos de distribución potencial

El advenimiento de técnicas estadísticas complejas y la implementación de sistemas de información geográfica (SIG), unidas al exponencial incremento en la capacidad de procesamiento y almacenamiento de información por parte de las computadoras personales, ha permitido el desarrollo de modelos predictivos de distribución (Guisan y Zimmermann, 2000; Phillips et al., 2006). Estos modelos representan una aproximación a la distribución real de las especies, dada por una expresión compleja de su ecología e historia evolutiva (Brown, 1995); determinada por diversos factores que operan a diferentes escalas e intensidades (Soberón y Peterson, 2004). Estos factores pueden separarse en cuatro clases: (1) condiciones ambientales, las que imponen presiones fisiológicas a la persistencia de una especie en determinada área; (2) factores bióticos relacionados con las interacciones con otras especies; (3) regiones que están accesibles o no, a la dispersión de las especies desde algún área original; (4) capacidad de adaptación en relación con nuevas condiciones ambientales que pudieran surgir (Gaston, 2003; Soberón y Peterson, 2004). Estos cuatro factores, combinados, dan lugar a lo que se conoce como distribución geográfica de una especie. Para la generación de los modelos se tienen en cuenta los factores ambientales debido a que se utilizan parámetros del ambiente (e.g., precipitaciones, temperatura máxima, cobertura), o relaciones entre variables ambientales (e.g., insolación/día, pendiente del terreno) para inferir el “ambiente típico” de cada especie. El programa de computación (en este caso MaxEnt, véase más abajo) busca las zonas que tienen condiciones similares a aquellas en donde se registra la especie, y genera un mapa de probabilidades distribución, el que representa una conjunción de condiciones ambientales en las que la especie *podría vivir*. Esto no necesariamente indica que la especie habite dicha área en particular, sino que las

condiciones ambientales están dadas para que lo haga. La presencia o no de la misma en dicha área dependerá de los otros tres factores mencionados más arriba: los factores bióticos relacionados con las interacciones con otras especies; las regiones que están accesibles o no a la dispersión de las especies desde algún área original de distribución, y la capacidad de adaptación en relación con nuevas condiciones ambientales que pudieran surgir por fuera de la zona de distribución original.

El primer paso en el modelado de distribuciones es contar con una base de datos con la lista de localidades de registro para cada especie. Estas deben estar georeferenciadas lo más precisamente posible (véase más abajo, y también el Capítulo 6). Para el modelado de distribuciones que aquí se presenta, se utilizaron dos programas diferentes: DIVA-GIS v5.2 (Hijmans et al. 2005a) de manera exploratoria, y MaxEnt v2.3 (Phillips et al. 2004, 2006). DIVA-GIS es un programa diseñado para el mapeo y análisis de datos espaciales, particularmente útil a la hora de analizar la distribución de los organismos vivos y elucidar patrones geológicos y ecológicos relacionados (Hijmans et al. 2005a). El programa puede ser usado para el modelado del nicho ecológico (conocido en inglés como *ecological niche modeling*), para lo cual se deben suministrar las localidades de registro del/los organismo/s y contar con una base de datos climática que se usa como base de comparación/selección de patrones de distribución (Hijmans et al., op. cit.; Guisan y Zimmermann, 2000). En este estudio, el programa se usó en una primera instancia y de manera exploratoria, para verificar la posición de cada una de las localidades de registro de cada especie. Este programa permite tomar las variables climáticas y verificar que los datos de registro estén contenidos dentro de un rango para cada variable (“envelope”), permitiendo así la identificación de “outliers” (registros que aparecen por fuera de ese rango climático) (Hijmans et al., op. cit.). Esta aproximación fue usada para generar diferentes listas de localidades en *D. gliroides*, *L. halli* y *T. pallidior*, debido a que estas especies presentan registros que aparecen alejados de la mayor parte de las localidades y que podrían influir en el modelado de distribución (véase más abajo y el Capítulo 6). El otro programa usado, MaxEnt (cuya denominación constituye una abreviatura de los términos Maximum Entropy) está particularmente diseñado para modelar la distribución geográfica de especies estimando la distribución por principios de máxima entropía (que se acercan o aproximan a valores uniformes; Phillips et. al., 2004, 2006). La elección de este programa en lugar de otros (e.g., GARP, Domain, BioClim) se debe a varios factores, entre los que se destacan: la posibilidad de contar únicamente con datos de presencia (algunos programas requieren ausencias o pseudoausencias para

poder modelar distribuciones); un valor mayor del “AUC” (*area under curve*, valor usado para medir el nivel de discriminación entre áreas apropiadas o no para las especies); la posibilidad de generar modelos con diferentes valores de predicción y modificarlos posteriormente para ser incluidos en un SIG; la posibilidad de incluir capas temáticas de acuerdo a la necesidad del usuario; la mayor velocidad y menor tiempo insumido en los análisis con respecto a otros programas.

Para el modelado, el programa trabaja con una base de datos ambiental y de ecoregiones (o biomas), la que viene incluida, en formato de capas superpuestas a las coordenadas geográficas. Para este trabajo se usó un grupo de capas diferente con una mejor resolución espacial que la provista por los diseñadores del programa (véase Hijmans et al., 2005b). Estas capas, referidas comúnmente como “WorldClim”, contienen superficies (en formato grilla, o *.grd) de datos climáticos con una resolución espacial de 30 segundos (equivalente a 0.86 Km² en el ecuador, menos hacia los polos), interpoladas mensualmente para el período 1950-2000 (véase Hijmans et al., 2005b). Las grillas contienen la siguiente información: altitud, valores mensuales de temperatura máxima, temperatura media, temperatura mínima y precipitaciones, y 19 variables bioclimáticas (detalladas en la Tabla 6.0). Estas pueden ser descargadas de manera gratuita desde el sitio: <http://bnhm.berkeley.museum/gisdata/worldclim/worldclim.htm>

Para poder ser usadas en los diferentes programas, las coordenadas geográficas de cada especie fueron convertidas a grados decimales mediante la siguiente fórmula: (grados + minutos/60 + segundos/3600) * -1. Los datos así convertidos fueron exportados a archivos con formato .txt o .csv.

Se elaboraron al menos cuatro modelos de distribución que se detallan de manera particular en las secciones correspondientes a cada especie (Capítulo 6). Además, se presenta la información cuantitativa en forma de pruebas de omisión umbral dependientes y pruebas umbral independientes (véase Phillips et al., op. cit.). Estas pruebas tienen diferentes objetivos, a saber: (1) si en los modelos generados las predicciones son mejores que las que podrían generarse al azar, para esto se usa la regla simple de umbral (*threshold*) mediante el test de omisión binomial (Phillips et al., op. cit.); (2) dentro de qué márgenes fluctúan los valores de omisión (preferentemente deberían ser bajos o estar cercanos a cero); (3) el área potencial de cada modelo en función del área total analizada; y (4) si el valor del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) es estadísticamente significativo, indicando predicciones mejores que las realizadas al azar.

Se presentan los modelos más relevantes analizándose, para cada caso, las

principales similitudes y diferencias en lo que respecta a las áreas de distribución, por un lado, y a los valores de predicción de esas áreas, por el otro. El programa MaxEnt produce una predicción continua con valores entre 0 y 100, que en este caso fueron separados en intervalos: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0). Con esta partición, se intentó maximizar los niveles bajos de predicción, en donde el valor de los resultados obtenidos puede reflejar áreas críticas donde las especies no han sido registradas aún (Phillips et al., 2006; Robert Anderson, com. pers.). En los casos que corresponde detallar algún área en particular, se las describe y señala en los mapas de distribución potencial como “zona A”, “zona B”, flechas, etc.

Como resultado final, se presentan cuatro mapas con las áreas a ser prospectadas para cada especie, y las posibles vías de dispersión hacia zonas con bajos niveles de predicción.

2.6. Biogeografía y Conservación

Se generó un SIG con la distribución (localidades puntuales de registro) de todos los marsupiales patagónicos, y se superpusieron las capas correspondientes a biomas y ecoregiones (Olson et al., 2001), Unidades de Vegetación de la Patagonia Extra-Andina (León et al., 1998), y Tipos Forestales (Lara et al., 1999). A partir de esto, se caracterizó a cada especie teniendo en cuenta la distribución predominante, siguiendo la progresión Región Biogeográfica → Subregión → Provincia → Ecoregión → Unidad de Vegetación/Tipo Forestal, a partir de las clasificaciones propuestas por Morrone (2001), Olson et al. (op. cit.), León et al. (op. cit.) y Lara et al. (op. cit.). Esto permitió definir condiciones generales en la distribución de cada especie, lo que se contrastó con la información existente en citas bibliográficas y los mapas de distribución potencial (modelado). Para el caso de *T. pallidior*, cuya distribución excede ampliamente la región bajo estudio, se consideró a nivel general la distribución en función de lo arriba descrito para las otras tres especies, y solo se tuvo en cuenta la región patagónica al nivel Unidad de Vegetación (para donde se cuenta con mapas a ese nivel de detalle).

Una forma de estimar si las especies cuentan con poblaciones ubicadas en áreas protegidas es mapear las localidades de registro y superponerlas a las unidades de conservación de un país o una región determinada (Anderson y Martínez-Meyer, 2004). Esto se llevó a cabo usando el software DIVA-GIS (Hijmans et al., op. cit.), en donde se superpusieron las localidades georeferenciadas (ver más arriba) y una capa en formato shape (*.shp) de la base mundial de datos sobre áreas protegidas (*World Database on*

Protected Areas, o WDPA), accesible desde: <http://sea.unep-cmc.org/wdbpa/index.htm>

Se elaboraron mapas para cada especie y se corroboraron, tanto la superficie como la ubicación de las áreas protegidas, con bibliografía para cada país. Para esto se utilizaron atlas, guías, mapas, cartas y hojas topográficas, algunos impresos y otros accesibles en internet (e.g., IGM, 1998; Mapas Turistel, <http://www.turistel.cl/v2/> último acceso el 14 de Diciembre de 2007).

Las categorías de conservación para cada especie fueron listadas de acuerdo a la bibliografía existente para cada país (i.e., Libro Rojo de los mamíferos de la Argentina, Bolivia y Chile), y se discutieron los principales problemas para la conservación de cada especie en función de su área de distribución, la presencia de localidades de registro en áreas protegidas y las presiones que cada ecosistema presenta (e.g., desertificación, sobrepastoreo, etc.).



CAPÍTULO 3 – ANTECEDENTES

3.1. Cronología del conocimiento de los marsupiales patagónicos

Si bien desde el descubrimiento de América los marsupiales han atraído la atención de exploradores e investigadores, debieron transcurrir varios siglos hasta que el número de ejemplares en las colecciones fuera lo suficientemente representativo como para esbozar una lista de las especies, su distribución y adaptaciones. Más tiempo aún debió transcurrir hasta que pudieran presentarse las primeras revisiones filogenéticas (e.g., Ride, 1964; Kirsch, 1977; Aplin y Archer, 1987; Reig et al., 1985; 1987); o simplemente la enumeración de las especies conocidas y sus descripciones (Marshall, 1980; 1981; 1982). En este contexto, la descripción de las especies de marsupiales patagónicos actuales debió esperar aún más; aún hoy su conocimiento dista mucho de ser completo.

A continuación se listan por año de publicación hasta 2004, y se discute su contenido, los trabajos más relevantes que mencionan todas o alguna de las especies de marsupiales patagónicos aquí analizados: *D. gliroides*, *R. raphanurus*, *L. halli* y *T. pallidior*.

1846

-Waterhouse describe a *Didelphys* (= *Thylamys*) *pusilla* y *Didelphys* (= *Thylamys*) *elegans*.

Sobre el ejemplar de *Didelphys* (= *Thylamys*) *pusilla* alojado en las colecciones del BMNH señala que este ejemplar corresponde al descrito por Desmarest como *Didelphis pusilla*. Con respecto a *Didelphys* (= *Thylamys*) *elegans*, resalta la presencia de cola engrosada en algunos ejemplares, y el hallazgo de larvas de escarabajos (“beetles”) en el estómago de los ejemplares disectados (cinco). Menciona al río de La Plata como límite sur en la distribución de las zarigüeyas (*opossums*) y que la Cordillera de los Andes actuaría como una barrera importante impidiendo la dispersión (salvo *Didelphys* (= *Thylamys*) *elegans* hacia el oeste).

1893

-Philippi hace la primera descripción de *Didelphys* (= *Dromiciops*) *australis*, primero en castellano y luego en alemán. Esta última es una traducción literal de la primera.

1894

-Thomas describe a *Dromiciops gliroides*. Señala el carácter peculiar de las bulas timpánicas: gran tamaño, la porción posterior (el petroso) inflada tanto como la anterior, etc., así como también algunas características dentarias: incisivos espatulados; molares diferentes de los típicamente didelfoideos, más redondeados (bunoideos) que en *Micoureus* y similares, en forma y curvatura de la serie, a los de *Philander* (= *Caluromys*).

1898

-Trouessart presenta un catálogo de los mamíferos vivientes y fósiles conocidos hasta ese momento. Dentro de la familia Didelphyidae incluye cuatro géneros: *Didelphys*, *Dromiciops*, *Dimerodon* y *Chironectes*. El género *Didelphys* está dividido en seis subgéneros: *Peratherium*, *Didelphys*, *Metachirus*, *Philander*, *Marmosa* y *Peramys*. En el subgénero *Peratherium* están incluidas las formas *juga* y *grandaeva*, ambas referidas en la actualidad a *Lestodelphys juga* Ameghino. Dentro del subgénero *Marmosa*, están incluidas las formas *pusilla* (en referencia a taxones provenientes de Brasil y que hoy forman parte de *Cryptonanus* y *Gracilinanus*), *velutina* (= *Thylamys velutinus*) y *elegans* (= *Thylamys elegans*). Si bien *Dromiciops* está descrito como género para incluir a *D. gliroides* Thomas, la forma *australis* Philippi está ubicada dentro del subgénero *Peramys*, junto con la forma *soricina* Philippi, considerada una subespecie de *Thylamys elegans*.

1908

-Wolffsohn y Porter enlistan los ejemplares de mamíferos presentes en la colección del Museo de Historia Natural de Valparaíso, a diciembre de 1905. Entre ellos destacan tres ejemplares de *Dromiciops australis* (= *gliroides*) provenientes de Curacautín, una nueva localidad para la especie.

1919

-Cabrera compila información sobre marsupiales del nuevo mundo, presentando una descripción general de su ecología, distribución, y otras características principales. Distingue a *Dromiciops* del resto de los Didelphidae (*sic*), principalmente debido a su bula timpánica completamente cerrada e inflada, sus caninos poco desarrollados, y sus incisivos espatulados. Separa *Thylamys* (como subgénero) dentro del género *Marmosa s.l.*, incluyendo a *Marmosa (Thylamys) elegans* (especie tipo), *citellus*, *carri*, *keaysi* y *marmota*. Reconoce a *cinderella*, *pallidior* y *venusta(us)* como

subespecies de *elegans*, e incluye a *hortensis*, *pimelura* y *soricina* como sinónimos junior de *T. elegans elegans*. No distingue a *T. pusilla(us)* ni *T. velutina(us)* del resto de *Marmosa s.l.* Menciona el engrosamiento de la cola en *elegans*, suponiendo su uso como reserva alimenticia. También nota, con excepción de *carri* de Trinidad, que la distribución del subgénero se corresponde con el sudoeste sudamericano (exceptuando a los bosques andino-patagónicos). No están incluidos en el análisis *Lestodelphys* o *Rhyncholestes* debido a que aún no habían sido descritos.

-Thomas(c) cita a un macho y una hembra de *Dromiciops australis* capturados por E. Budin en Beatriz (actual Península Quetrihué, P.N. Nahuel Huapi), como parte de los diversos micromamíferos colectados en Patagonia noroccidental.

1921

-Thomas(d) describe a *Notodelphys* (= *Lestodelphys*) *halli*. Menciona su parecido con *Marmosa* (= *Thylamys*) *elegans* y sus características predatoras, inferidas a partir de modificaciones tendientes a maximizar el “poder de mordida” (e.g., acortamiento del rostro, mandíbulas curvadas ventralmente, caninos bien desarrollados). Resalta el gran desarrollo del cíngulo anterobasal, la expansión de los arcos cigomáticos y el tamaño de los caninos y molares (“heavy molars”). Nota que externamente se parece a *Thylamys elegans* pero tiene patas más robustas (las relaciona con hábitos más fosoriales), orejas más pequeñas y la cola más corta, engrosada.

1924

-Krieg (a través de la información presentada por Mann, 1955) es el primero en notar que *Dromiciops* presenta un marsupio bien desarrollado (Osgood redescubre este rasgo en 1943, ver más abajo). Además, propone una distribución para la especie desde Valdivia hasta el Estrecho de Magallanes.

-Osgood describe a *Rhyncholestes raphanurus* en una monografía donde revisa los cenoléstidos vivientes. Compara la nueva especie, trampeada en la isla de Chiloé (Chile), con *Caenolestes* y *Orolestes* (= *Lestoros*), destacando el engrosamiento temporal y el menor tamaño (largo) de la cola en *Rhyncholestes*; el número de mamas (cinco en lugar de cuatro, como en *Caenolestes*); el alargamiento aún mayor del rostro (ancho cigomático/largo total del cráneo más cercano a valores de *Perameles* que de *Caenolestes*); incisivos “raros” (bicuspidados); caninos con una sola raíz y estrictamente “caniniformes” en machos vs. premolariformes y

bicuspidados en hembras; 22 vértebras caudales (en lugar de 27 como en *Caenolestes*); etc. Anticipa el hallazgo de la especie en el continente.

1933

-Tate revisa el género *Marmosa* (s.l.). Plantea la posibilidad de que por su similitud general, *Notodelphys* (= *Lestodelphys*) surgiera del mismo stock ancestral que el grupo *elegans* (= *Thylamys*). Reconoce al grupo *elegans* (género *Thylamys*) con algunas especies de los géneros *Cryptonanus*, *Gracilinanus* y *Chacodelphys* incluidas. Menciona características generales externas, craneomandibulares, informa sobre localidades y, tentativamente, define sus áreas de distribución. La Patagonia figura con signos de interrogación debido al desconocimiento de las especies que la habitaban.

1934

-Simpson menciona en su diario de campo el hallazgo de restos de un marsupial en la zona cercana a Pampa Castillo/Lago Colhué Huapi. La información dada no permite establecer si se trata de *Lestodelphys* o *Thylamys*.

-Tate enmienda a *Notodelphys halli* Thomas como *Lestodelphys halli*.

1935

-Simpson diagnostica a la subfamilia Microbiotheriinae, resaltando los caracteres dentarios que la distinguen del resto de los Didelphiinae (e.g., repisa estilar reducida, incisivos espatulados, etc.).

1943

-Osgood publica una descripción de los mamíferos de Chile. Describe de manera general a *Dromiciops australis australis* Philippi y a *Dromiciops australis gliroides* Thomas, mencionando localidades de captura y diferenciando, por su distribución y algunos rasgos externos (más oscura y con la cola más corta), a la subespecie continental (*D. a. australis* Philippi) de la insular (*D. a. gliroides* Thomas). Reseña también lo poco que se conoce de *Rhyncholestes raphanurus*, hasta ese momento solo en base unos pocos ejemplares provenientes de dos localidades (la localidad tipo en la isla de Chiloé, y una segunda localidad en las laderas del volcán Osorno). Describe los ambientes donde cada una de las especies fueron colectadas (además menciona

a *Marmosa* (= *Thylamys*) *elegans*).

1946

-Santos Gollan (h) reporta la presencia de *Dromiciops australis australis* en Isla Victoria, Villa La Angostura y Huemul (P.N.Nahuel Huapi), agregando nuevas citas para la especie en Argentina. Además, presenta láminas con la distribución de la especie, dibujos de manos y patas, rinario, cola, y menciona algunos datos ecológicos.

1955

-Reig reseña las principales características de los microbiotherinos, representados únicamente por fósiles del Santacrucense. Compara la estructura dentaria y de la bula timpánica de *Microbiotherium* con los didélfidos *Metachirus*, *Thylatheridium*, *Monodelphis* y *Lestodelphys*. Analiza un cráneo de *Dromiciops* y lo compara con los géneros arriba mencionados y con *Caluromys*, *Caluromysiops* y *Glironia*, encontrando similitudes que lo llevan a concluir que *Dromiciops australis australis* Philippi sería el único representante viviente de la subfamilia Microbiotheriinae, y destaca sus afinidades con los calurómidos vivientes. La notable importancia y trascendencia de las conclusiones de Reig radican en el “rescate” de *Dromiciops* del común de los didelfimorfios, y su consideración taxonómica y filogenética particular en el contexto y evolución de los metaterios sudamericanos. Debido a que el trabajo original de Reig (1955) fue publicado en español y en una revista que entonces era de circulación restringida, las conclusiones de Reig no fueron debidamente valorizadas sino hasta treinta años más tarde.

-Mann, incentivado por el trabajo publicado el mismo año por Reig, presenta una descripción general sobre *Dromiciops australis* Philippi (= *D. gliroides* Thomas) con importantes datos ecológicos y anatómicos.

1957

-Cabrera lista las especies de mamíferos de América del Sur, incluyendo como subgénero *Thylamys* Gray (que incluye a *Gracilinanus*) dentro de *Marmosa* (s.l.). Incluye también a *Lestodelphys* como género válido, a *Dromiciops* como parte de la subfamilia Microbiotheriinae dentro de Didelphidae, y a *Rhyncholestes* entre los Paucituberculata.

1958

-Mann describe aspectos reproductivos de *Dromiciops australis*, junto con rasgos del aparato genital femenino, las crías, las etapas del desarrollo y su comportamiento en la construcción del nido.

1959

-Reig da a conocer el segundo ejemplar de *Lestodelphys halli* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae), proveniente de Los Manantiales, próximo a Languiño (=Colán Conhué, noroeste del Chubut), en base a un ejemplar cazado por el Sr. Escoin Rico en 1957.

1965

-Greer publica una monografía sobre los mamíferos de la provincia de Malleco (Chile), en el que aporta nuevas localidades para *D. gliroides* (las más septentrionales conocidas hasta ese momento) y resume características ecológicas de la especie.

1969

-Herskovitz da a conocer una descripción zoogeográfica de la región Neotropical, utilizando géneros de mamíferos como indicadores. Compara los diferentes órdenes de mamíferos neotropicales y su distribución, delimitando la Subregión Patagónica. Presenta una descripción generalizada de algunos rasgos ecológicos de los mamíferos de la región, mencionando el letargo inducido por el frío para *Thylamys* y *Dromiciops* (en el párrafo referido a “Hibernación”). Dedicar un párrafo a la radiación adaptativa de cada orden mencionando a *Lutreolina crassicaudata* como el equivalente marsupial de la “comadreja” (Carnivora, Viverridae) placentaria, y a *Dromiciops australis* (=gliroides) como el único sobreviviente de la subfamilia Microbiotheriinae (Didelphidae). Destaca que los didélfidos s.l., a pesar de ocupar diversos nichos, no son dominantes en ninguno de ellos, y que todos son omnívoros (sic). Menciona a *Dromiciops* y *Rhyncholestes* como endémicos de la zona “Andes”.

-Odeman Rivas y Zetti describen restos mandibulares y maxilares de *Lestodelphys halli* de la Formación Junín (Edad Lujanense).

-Segall(a) describe el oído medio de *Dromiciops* y lo compara con el de otros marsupiales y *Tupaia*. Coincide con Reig (1955) en señalar a *Dromiciops* como microbiotérico y lo relaciona con el fósil Santacrucense *Microbiotherium*.

1974

-Daciuk da a conocer 3 ejemplares de *Marmosa pusilla bruchi* (= *T. pallidior*) que capturó en la Reserva Provincial Isla de los Pájaros, Península Valdés (Chubut).

1977

- Marshall presenta una descripción completa de *Lestodelphys halli*. Incluye diagnosis, distribución conocida, ecología y etimología.
- Kirsch presenta un análisis serológico comparando, aproximadamente, 100 especies de todas las familias de marsupiales actuales (excepto *Thylacinidae*).
- Reig et al. presentan un análisis de los cromosomas de varios didélfidos y su importancia evolutiva. Son los primeros en proponer que el cariotipo $2n=14$ sería el patrón ancestral para todos los didélfidos, a partir del cual habrían evolucionado de manera direccional el patrón $2n=18$ primero (presente en *Monodelphis* spp.), y $2n=22$ después (presente en *Didelphis*, *Philander*, *Lutreolina* y *Chironectes*). En este trabajo, *Dromiciops* forma parte aún de la familia Didelphidae, pero como el único representante viviente de la subfamilia Microbiotheriinae. Este trabajo aporta la primera (y única) información cromosómica de *T. fenestrae* (aquí como *T. pusilla*), a partir de ejemplares colectados en Chasicó, provincia de Buenos Aires.

1978

- Mann, en una obra póstuma editada por Jorge Artigas, presenta una descripción de los pequeños mamíferos de Chile entre los que incluye a *Dromiciops*, resumiendo la información que presentara en 1955 y 1958. Así, describe los antecedentes históricos, caracteres distintivos (=diagnosis), distribución, consideraciones filogenéticas y ecología de *Dromiciops australis* (= *gliroides*). La obra cuenta, además, con textos sistemáticos agregados por Roberto Donoso-Barros, quién presenta un resumen de la información conocida de *Rhyncholestes raphanurus* (no incluida por Mann), y aporta claridad y continuidad al tratamiento taxonómico de las especies.
- Marshall realiza una acabada descripción de *Dromiciops australis*. Incluye diagnosis, distribución conocida, ecología y etimología. Clarifica la designación de *Dromiciops* como *gliroides* Thomas y no como *australis* Philippi.

1979

- Pine et al. dan cuenta de varios ejemplares de mamíferos capturados en el sur de Chile. Entre ellos figuran *Dromiciops australis* (con *australis* y *gliroides* como subespecies), *Marmosa* (= *Thylamys*) *elegans* (con *soricina*, *coquimbensis* y *elegans* como subespecies válidas) y *Rhyncholestes raphanurus*.

1980

- Marshall presenta una revisión de la familia Caenolestidae, reconociendo tres subfamilias: Caenolestinae, Abderitinae y Palaeothentinae. Incluye a los tres géneros vivientes en la tribu Caenolestini, a los que considera los más generalizados y basales dentro de la familia. Propone que los Caenolestidae habrían evolucionado a partir de un ancestro didelfoideo. Además, revisa varios aspectos ecológicos, de comportamiento, y sobre las especializaciones dentarias de los géneros vivientes.
- Morton plantea que el almacenamiento de grasa caudal se da en los micromamíferos en dos estrategias diferentes: los que habitan desiertos y son de hábitos insectívoros, y los que entran en *torpor* extenso y son de dieta variable. En el segundo grupo incluye a *Dromiciops* y *Marmosa elegans*. Por otro lado, resalta el desconocimiento en los hábitos de *Rhyncholestes* y *Lestodelphys*.

1981

- Marshall revisa el desarrollo histórico de la sistemática de marsupiales desde sus comienzos, y presenta una lista completa de las familias y géneros reconocidos con su biocrón y distribución geográfica a nivel continental. En la familia Didelphidae (subfamilia Didelphinae) incluye a *Lestodelphys* y *Thylamys*, en Microbiotheriidae a *Dromiciops*, y en Caenolestidae a *Rhyncholestes*.
- Reig analiza la evolución de la fauna de mamíferos de Sudamérica, proponiendo que los didelfoideos (incluyendo a *Dromiciops* en la familia Microbiotheriidae) constituyen el grupo más generalizado y antiguo dentro de los marsupiales. Separa a los didélfidos vivientes en dos subfamilias: Caluromyinae, que incluye los géneros *Caluromys*, *Caluromysiops* y *Glironia*, y Didelphinae, que incluye al resto de los géneros. Separa a la subfamilia Didelphinae en tres tribus: Didelphini (que incluye a los “grandes” didélfidos con dotación cromosómica $2n=22$), Marmosini (que incluye a todos los “pequeños” didélfidos, con dotación cromosómica $2n=14$ y $2n=18$), y Metachirini (que incluye solamente a *Metachirus nudicaudatus*). Revalida los géneros *Thylamys* y

Micoures (sic por *Micoureus*), incluidos hasta ese momento en el género *Marmosa*.
-Rosenmann y Ampuero documentan estados de hibernación en *Dromiciops gliroides*.

1982

- Marshall, en su revisión de los Microbiotheriidae, incluye a *Dromiciops* y *Microbiotherium*, y comenta sobre las similitudes y diferencias entre los representantes incluidos en esta familia.
- McNab describe la ecología fisiológica de algunos marsupiales sudamericanos. Plantea que sin dudas *Lestodelphys halli* entra en *torpor*, también probablemente *Rhyncholestes raphanurus* y otros Caenolestidae. Sugiere líneas de investigación como el estudio detallado de la energía comparativa de cualquier miembro de Caenolestidae, de *Dromiciops*, de *Lestodelphys* (por habitar ambientes extremos para los marsupiales sudamericanos) y de cualquier caluromino (debido a sus hábitos estrictamente arborícolas). También propone investigar sobre los factores que determinan el límite sur en la distribución de marsupiales.
- Sharman documenta la similitud cromosómica entre *Dromiciops* y representantes de las familias Peramelidae, Burramyidae y Vombatidae. Los dasiúridos analizados también presentan igual número de cromosomas ($2n=14$), pero estos son morfológicamente diferentes a los de *Dromiciops*. Los cromosomas de los didélfidos y los cenoléstidos son distintos entre sí, de los de *Dromiciops*, y de los del resto de los marsupiales australianos. Sugiere un ancestro común para *Dromiciops* y para todos los marsupiales australianos (esto es retomado por Kirsch, Palma y otros investigadores durante toda la década de 1990, véase más abajo).
- Streilein presenta un trabajo centrado en cuestiones ecológicas y etológicas de dos especies: *Didelphis albiventris* y *Monodelphis domestica*. Además, presenta mapas con la distribución de los marsupiales sudamericanos conocida hasta ese momento (*Thylamys* y otros "marmosinos" figuran como *Marmosa*).
- Szalay(a) anticipa una nueva clasificación para todos los marsupiales, detallada en su siguiente trabajo del mismo año (editada en Geobios, véase abajo). Aquí presenta y rediagnostica las categorías mayores: cohorte, Orden y Suborden, e incluye a *Dromiciops* como parte de la radiación australiana de marsupiales, aunque no establece con qué grupo australiano estaría más relacionado. Hasta este momento, *D. gliroides* era considerado parte de una familia (Microbiotheriidae) de Didelphimophia.

- Szalay(b) presenta una nueva clasificación de Metatheria basada en el análisis de caracteres de la morfología tarsal, incluyendo a *D. gliroides* dentro de los Australidelphia (junto con todos los marsupiales australianos), incluyendo al resto de los marsupiales americanos (incluyendo a los Paucituberculata) en los Ameridelphia.
- Tonni y Fidalgo mencionan la presencia de *Lestodelphys* cf. *Lestodelphys halli* en sedimentos del Pleistoceno del área de Punta Hermengo (Miramar).

1985

- Creighton utiliza los patrones de especiación en dos “grupos” del género *Marmosa* (*sensu* Tate, 1933), *Microtarsus* (= *Gracilinanus*) y *Elegans* (*Thylamys*), para testear hipótesis biogeográficas a partir de las relaciones filogenéticas dentro de los “grupos”. Menciona a *Marmosa pusilla* (= *Thylamys pusillus*) como habitante del Chaco, y señala que esta especie comparte más caracteres con *Marmosa* (*Thylamys*) *elegans* que con las especies *grisea* y *janetta* (de las regiones adyacentes), que se relacionan entre sí. Concluye que *pusilla* (= *pusillus*), más relacionada con *elegans*, debió haberse dispersado hacia el Chaco desde una zona templada ancestral, y por eso no se relaciona con *grisea* o *janetta*.
- En su clasificación de macronichos ecológicos, Lee y Cockburn mencionan a *Lestodelphys*, *Lutreolina* y *Rhyncholestes* como “insectívoros terrestres/omnívoros” y a *Dromiciops* como “insectívoro escansorial/omnívoro”. Luego, comentan la falta de información existente en ese momento sobre historias de vida de marsupiales americanos en general.
- Prado et al. presentan el primer trabajo sobre restos de *Lestodelphys halli* hallados en Cueva Tixi (sureste de Buenos Aires), sus implicancias paleoambientales, y su variación morfológica desde la base de la cueva hacia los estratos superiores. Plantean que existe una variación clinal entre el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano.
- En un trabajo que antecede (en parte) al de Reig et al. (1987), los mismos autores proponen un nuevo rango para la familia Microbiotheriidae, como superfamilia Microbiotheroidea (Ameghino, 1887). Además, crean las tribus Didelphini (donde incluyen a *Didelphis* y *Lutreolina*), Marmosini (donde incluyen a *Lestodelphys* y *Thylamys*).

1987

- Aplin y Archer analizan las clasificaciones de los marsupiales desde 1945 hasta ese momento (principalmente las de Simpson, 1945; Ride, 1964; Kirsch, 1977; Szalay, 1982; Archer, 1984; Woodburne, 1984; Reig et al., 1987; y Marshall, 1987), y presentan una nueva clasificación (“cladística”) a nivel familiar. Revalidan las cohortes Ameridelphia Szalay, 1982 (pero excluyendo a Stagodontidae, Pediomysidae y Peradectidae, que listan como cohorte *incertae sedis*) y Australidelphia Szalay, 1982 (incluyendo al Orden Microbiotheria Ameghino, 1889; y dentro de éste a *Dromiciops*), y al Orden Paucituberculata (Ameghino, 1894). No discuten la relación de los Didelphidae dentro de Didelphimorphia, ni la de Microbiotheria dentro de Australidelphia; pero sí indican que es llamativa la diversidad dentro de Didelphidae (“*diversity within even the undoubtedly monophyletic Neocainozoic Didelphidae probably exceeds that normally regarded to be ‘acceptable’ within a single family of mammals*”; pág. xxxii) y que sólo unas pocas sinapomorfías sugieren la monofilia de Paucituberculata (tendencia generalizada hacia molares bunodontes, StB y StD como cúspides bucales principales en los molares superiores, incisivos y caninos inferiores procumbentes). Además, destacan que la morfología dentaria de microbioterinos representaría plesiomorfías (e.g., número de incisivos) o autapomorfías (e.g., patrón molar); y que ciertos caracteres tarsales (Szalay, 1982), del tracto digestivo (Hume, 1982; pero ver Hershkovitz, 1999) y de la morfología espermática (Temple-Smith, 1987) los relacionarían con distintos grupos dentro de Australidelphia.
- Gallardo y Patterson presentan los cariotipos de *Rhyncholestes raphanurus* (por primera vez) y de *Dromiciops australis*. En el cariotipo proveniente del tejido somático de *Dromiciops* ($2n=13$) se documenta el primer caso de eliminación somática de cromosomas en un marsupial americano, rasgo que comparte esta especie con los cromosomas sexuales de las formas australoasiáticas (Peramelidae y Petauridae). Corrigen que el número de mamas en *R. raphanurus* es siete y no cinco, como previamente apuntara Osgood (1924).
- Grant y Temple-Smith documentan observaciones sobre *torpor* diario en *Dromiciops* independientemente de la disponibilidad de alimento y la temperatura del ambiente.
- Patterson y Gallardo presentan la descripción de *Rhyncholestes raphanurus* actualizando toda la información conocida hasta el momento. Incluyen diagnosis, distribución conocida, ecología y etimología.

- Reig et al. revisan comprensivamente y actualizan las diagnósis de los marsupiales actuales y neocenoicos de América. Reconocen como género válido a *Thylamys*. Presentan cladogramas con las relaciones entre marsupiales americanos.
- Temple-Smith utiliza la morfología espermática para “explorar” las relaciones entre marsupiales australianos y americanos. Predice que el apareamiento espermático de *Lestodelphys* y *Rhyncholestes* debería ser similar al de otros marsupiales americanos analizados, y que el de *Dromiciops* debería presentar similitudes con los marsupiales australianos. Nota que las familias Caenolestidae y Didelphidae merecen separarse taxonómicamente debido a las diferencias estructurales del esperma analizado (*Caenolestes* y varios didélfidos). Plantea que, filogenéticamente, el esperma de *Dromiciops* tiene una morfología indistinguible de aquella de los marsupiales australianos (especialmente los “possums”, que dependiendo de los autores incluyen, o no, a los representantes de las familias Phascolarctidae, Phalangeridae, Petauridae, Burramyidae, Pseudocheiridae; ver Aplin y Archer (1987); Szalay (1982a y b, 1994); Kirsch et al. 1997; etc.). Finalmente, plantea que la estructura espermática radial, simple, que se observa en muchos placentarios, monotremas, reptiles y aves, y la cola de “possums” y “opossums” (marsupiales australianos y americanos, respectivamente) sería la condición ancestral en los marsupiales; y que la morfología asimétrica compleja en la cola del esperma de didélfidos y *Tarsipes* sería la condición derivada.
- Wooley estudia la anatomía de los tubos seminíferos, eferentes, y “rete” de los testículos de marsupiales americanos de las familias Didelphidae, Caenolestidae y Microbiotheriidae, y los compara con varias familias australianas. Plantea que en la organización general de los testículos, diámetro de los tubos seminíferos y “rete”, los didélfidos y cenoléstidos son similares a los representantes analizados de las familias australianas Dasyuridae, Thylacinidae, Myrmecobiidae, Peramelidae y Tarsipedidae. Los tubos seminíferos son más grandes (en las tres familias americanas) que en cualquier otro mamífero estudiado, y el “rete” es un conducto simple. El “rete” en *Dromiciops* es una estructura más compleja y diferente de todos los otros marsupiales (americanos y australianos) analizados previamente. La conexión urogenital parece darse por fuera del cuerpo del epidídimo en los marsupiales americanos, en contraste con los australianos de las familias arriba mencionadas, donde parece darse dentro del epidídimo.

1989

- Chehébar y Martín dan a conocer una guía para el reconocimiento de los pelos de algunos mamíferos de la Patagonia, entre los que se incluye a *D. gliroides* (como *D. australis*).
- Gardner y Creighton proponen el nombre *Gracilinanus*, diagnostican y describen el género y su distribución, incluyendo a seis especies previamente dentro de *Thylamys*. Definen las especies que incluye Creighton en su tesis doctoral para cada grupo. En *Thylamys* incluyen: *elegans* (genotipo), *macrura*, *pallidior*, *pusillus* y *velutinus*.
- Kelt y Martínez aportan información sobre la distribución y ecología de *Rhyncholestes raphanurus* y *Dromiciops australis* en Chiloé continental, Chile.
- Patterson et al. señalan que la abundancia de *Rhyncholestes raphanurus* y *Dromiciops gliroides* responde inversamente a un gradiente altitudinal en la X Región de Chile, siendo *Dromiciops* más común en las zonas altas y *Rhyncholestes* en las zonas bajas.

1990

- Patterson et al. describen la asociación entre micromamíferos y hábitat a lo largo de un gradiente altitudinal en el sur de Chile. Incluyen a *Dromiciops australis* (= *D. gliroides*) y *Rhyncholestes raphanurus*.

1991

- Kirsch et al. plantean la afinidad de *Dromiciops* con marsupiales diprotodontes a partir de la hibridización de ADN. También, postulan que la divergencia entre *Dromiciops*-Diprotodontia ocurrió hace 50 millones de años y que la dispersión de este taxón sudamericano se hizo desde Australia.
- Meserve et al. plantean la variación geográfica de micromamíferos en función de gradientes de diferentes tipos (e.g. latitudinal, altitudinal, etc.) en Chile Chico continental (sur de Chile). Presentan descripciones ambientales para distintos puntos de muestreo desde Puerto Montt hasta Río Simpson, y señalan la ausencia de *Dromiciops gliroides* y *Rhyncholestes raphanurus* más al sur de los 42°S.

1992

- Goin et al. comparan parámetros angulares de las crestas cortantes en los molares de

diversos marsupiales tanto actuales como extintos, entre ellos *Thylamys pusillus* (= *T. fenestrae*; véase Capítulo 5).

- Herskovitz(a) presenta un análisis del género *Gracilinanus* en el que incluye comentarios sobre sistemática, anatomía y citogenética de los géneros *Thylamys*, *Lestodelphys*, *Lutreolina* y *Dromiciops*. Propone la creación de la subfamilia Lestodelphyinae y revalida la subfamilia Thylamyinae (propuesta por Reig et al., 1987).
- Herskovitz(b) revisa el patrón articular del calcáneo y astrágalo de *Dromiciops*, que fueron usados por Szalay (1982a y b) para separar las cohortes Ameridelphia (que incluye a todos los marsupiales americanos excepto *Dromiciops*) y Australidelphia (que incluye a todos los marsupiales australianos + *Dromiciops*). Nota la gran variabilidad intra- e interespecífica en los patrones articulares, discute las clasificaciones previamente utilizadas, y critica conclusiones previas de Szalay sobre las afinidades de *Dromiciops*, el cual sería muy derivado en la mayor parte de sus caracteres articulares, dentarios y anatómicos. Reconoce a la Familia Marmosidae, incluyendo las subfamilias ya descritas en su trabajo sobre *Gracilinanus* de ese mismo año (véase más arriba). Plantea que la tendencia evolutiva en la subfamilia Marmosinae sigue un patrón continuo en la articulación del tobillo, con el calcáneo continuo en la mayoría de los casos. El astrágalo, dice, presenta una condición entre continuo y separado. Distingue a Thylamyinae dentro de Marmosidae por el engrosamiento de la cola, las garras manuales poderosas, los nasales que no se ensanchan en la sutura naso-fronto-maxilar, y por el P3 grande. Plantea, por primera vez, que *Dromiciops* se separaría de todos los otros marsupiales; su evolución debió haber ocurrido antes de que ciertos caracteres arcaicos que persisten en *Dromiciops* hubieran desaparecido, estuvieran por desaparecer, o hubieran sido suprimidos en el ancestro más cercano del resto de los marsupiales conocidos.
- En su descripción de las especies presentes en el sur de Sudamérica, Redford y Eisenberg mencionan a *Didelphis albiventris* hasta el paralelo 40°S; a *Lestodelphys halli* con tres localidades para la Patagonia; a *Lutreolina* con un límite austral de distribución hacia el sur de Chubut; *Marmosa* (= *Thylamys*) *elegans* en el oeste de Neuquén y Río Negro, y a *Marmosa* (= *Thylamys*) *pusilla* en la península Valdéz; *Dromiciops australis* (= *gliroides*) y *Rhyncholestes raphanurus* son mencionados sólo para Chile (si bien señalan que posiblemente habiten en la Argentina).

1993

- Pearson y Pearson comentan sobre los micromamíferos de la Cueva Trafal, entre los que se encuentran algunos pocos ejemplares de *Lestodelphys halli*. Además, mencionan el trapeo de ejemplares de *Thylamys pusilla* (= *T. pallidior*) y su presencia en egagrópilas (75 Km al N y 50 Km al NE de la cueva, respectivamente), pero remarcan no haber encontrado restos de la especie en los sedimentos de la cueva. Tampoco reportan restos de *Dromiciops* para la cueva.

1994

- Bonino da una lista de las especies presentes en Patagonia segregada por provincia. Admite (sin citar las fuentes) la presencia de *Didelphis albiventris* en Neuquén y Río Negro, *Lestodelphys halli* para toda Patagonia continental, dos especies de *Thylamys* (*elegans* y *pusilla*), *Dromiciops* en Neuquén, Río Negro y Chubut; y *Rhyncholestes* en Río Negro y probablemente en Neuquén.
- Monjeau et al. dan a conocer una lista de los mamíferos de la Patagonia. Incluyen a *Lestodelphys*, *Dromiciops* y una o más especies de *Thylamys*.
- Pridmore describe la locomoción de *Dromiciops australis* en distintos sustratos y la compara con la de otros marsupiales. Plantea que la locomoción observada en *Dromiciops* sería la que más se aproxima a la forma de marsupiales ancestrales.
- Szalay reseña la historia evolutiva de los marsupiales a partir del análisis de caracteres osteológicos.

1995

- Bonino et al. listan las especies de marsupiales patagónicos por provincia y su estado de conservación. Incluyen para Patagonia a *Didelphis albiventris* (no amenazada), *Lestodelphys halli* (rara), *Thylamys elegans* (no amenazada), *Thylamys pusilla* (= *T. pallidior*) (no amenazada), *Rhyncholestes raphanurus* (rara) y *Dromiciops gliroides* (indeterminada).
- De Santis et al. dan a conocer el hallazgo de restos craneomandibulares de *Lestodelphys halli* en los sitios arqueológicos Piedra Museo (provincia de Santa Cruz) y San Martín (Puán, provincia de Buenos Aires).
- Goin comenta sobre las adaptaciones, hábitos y hábitat de los diferentes grupos de marsupiales sudamericanos de la Región Pampeana, su valor estratigráfico, y su utilización como indicadores de determinadas condiciones paleoambientales.

- Hershkovitz presenta un análisis del tercer incisivo inferior (i3) en Metatheria y Eutheria, y discute su importancia filogenética y biogeográfica.
- Palma(a) da a conocer los cromosomas de *Thylamys macrura* y *T. pallidior* y los compara con los de otros “marmosinos”, resultando similares en todos excepto en *Marmosa canescens* (= *Tlacuatzin*). Además menciona la falta de cromosoma Y en *T. pallidior* y que este carácter no podría ser usado filogenéticamente por presentarse también en *Dromiciops*, *Chironectes* y en los marsupiales australianos.
- Palma(b) amplía la distribución de *Thylamys pallidior* al norte de Chile, confirmada por análisis de ADN. Reasigna *Marmosa karimii* a *Thylamys velutinus*. Esboza una idea sobre la radiación adaptativa del género y plantea la dispersión de *Thylamys pallidior* al norte de Chile a través de corredores naturales generados por arroyos que descienden desde la Puna.

1996

- Birney et al.(a) actualizan los datos de distribución de *Lestodelphys halli* en base a citas previas y datos inéditos. Estudian los cromosomas y realizan un análisis filogenético que confirma a *Thylamys* como el clado más cercano a *Lestodelphys halli*. Comentan un video de Pearson (también comentado en Redford y Eisenberg, 1992) sobre la alimentación en cautiverio de *Lestodelphys halli*.
- Birney et al.(b) dan a conocer localidades para *Lestodelphys halli*, *Thylamys pallidior* y *Dromiciops australis*. Además registran la primera cita de *Rhyncholestes raphanurus* para el país. Separan los ejemplares de *Thylamys* capturados en la Patagonia en dos morfos que tentativamente asignan a *T. pusillus* y *T. pallidior*.
- Galliari et al. listan 372 especies de mamíferos nativos para nuestro país. Aceptan a *Dromiciops gliroides* como nombre válido (siguiendo a Hershkovitz, 1992b), mencionan la necesidad de una revisión de *Thylamys*, corrigen la grafía de *Lestodelphys*, aceptan la separación de *Didelphis aurita* de *D. marsupialis*, y mencionan la necesidad de revisar las formas geográficas de *Lutreolina*.
- Graipel et al. separan, mediante el análisis de caracteres craneomandibulares, a *Lutreolina crassicaudata paranalisis* de *L. c. crassicaudata*.
- Mares et al. incluyen a *Thylamys pallidior* y *Thylamys elegans* entre los mamíferos de Tucumán. Distinguen las especies por su hábitat y su morfometría. Incluyen a *Lutreolina crassicaudata* y mencionan que podría tratarse de una nueva subespecie restringida al noroeste de la Argentina.

1997

- Díaz et al. incluyen a *Thylamys pusilla* (en Chaco), *T. pallidior* (en el Monte y la Puna) y *T. venusta* (sin aclarar su ambiente) como parte de los mamíferos de Salta. Incluyen también a *Lutreolina crassicaudata*.
- Grigera y Ubeda presentan una recategorización de la fauna de la Patagonia argentina. Incluyen en una tabla de especies amenazadas a *Lestodelphys*, *Dromiciops* y *Rhyncholestes*; además, categorizan su distribución, grado de protección y estado de conservación.
- Goin y Rey tratan las relaciones filogenéticas del género *Monodelphis* con respecto a los otros representantes de la subfamilia Marmosinae y su ubicación dentro de la tribu Monodelphini (junto a *Thylateridium*). Mencionan algunos rasgos derivados que aparecen en *Lestodelphys* (talónidos relativamente cortos, paracrístidas bien desarrolladas, etc.), y que serían convergentes con lo observado en la tribu Monodelphini.
- Harder y Fleck resumen los conocimientos sobre la ecología reproductiva de los marsupiales del nuevo mundo. Presentan una lista de especies y su distribución respectiva, incluyendo a *Lestodelphys* (“east and south Argentina”) y *Dromiciops* (“Chile and east-central Argentina”). A pesar de incluir en la lista a *Didelphis albiventris*, *Lutreolina crassicaudata*, varias especies de *Thylamys* y *Rhyncholestes raphanurus*, ninguna es citada para Patagonia.
- Heinonen F. y Chebez listan las especies de mamíferos de los Parques Nacionales de la Argentina. Mencionan a *Lestodelphys halli* en Lihué Calel; *Thylamys elegans* en Lihué Calel, Laguna Blanca y Lanín; *Rhyncholestes raphanurus* en Nahuel Huapi; y *Dromiciops gliroides* en Lanín, Nahuel Huapi, Arrayanes, Lago Puelo y Los Alerces. Los registros de *Dromiciops* en Lago Puelo y Los Alerces son referencias de guardaparques.
- Kirsch et al. proponen una nueva clasificación de marsupiales a partir de una revisión de gran parte de los trabajos moleculares previos (principalmente sobre hibridación de ADN). Presentan un cuadro con los principales acontecimientos en la radiación de Metatheria, calculan la tasa de cambio en el ADN marsupial y, finalmente, plantean que *Dromiciops*, incluido dentro de la cohorte Eometatheria, aparece más cercano a los Diprotodontia que a cualquier otro grupo de metaterios.
- Monjeau et al. relacionan la diversidad de los micromamíferos con unidades de paisaje,

concluyendo que estos no responden claramente a las subdivisiones internas de las biozonas. Su distribución estaría marcada por componentes generales del paisaje y no por la distribución de especies particulares. Mencionan a *Lestodelphys halli*, *Thylamys pusillus* (en lugar de *T. pallidor*), *Rhyncholestes raphanurus* y *Dromiciops australis*.

- Palma recopila toda la información disponible sobre *Thylamys elegans* en ese momento. Incluye diagnóstico, distribución conocida, ecología, etimología y una clave para las especies del género basada principalmente en caracteres externos.
- Spotorno et al. investigan las relaciones filogenéticas de varios marsupiales vivientes a partir de análisis morfométricos y de bandeado-G, en cromosomas de *Dromiciops gliroides* y *Thylamys elegans*. Sus resultados muestran una relación entre *Dromiciops* y representantes de las familias australianas Peramelidae, Burramidae y Vombatidae, confirmando la pertenencia de *Dromiciops* al clado Australidelphia Szalay (1982).

1998

- Palma y Yates evaluaron la filogenia del género *Thylamys* a partir de cuatro especies (sobre un total de cinco reconocidas). Los cromosomas muestran un patrón conservativo ($2n=14$, FN=20) apenas distinto del resto de los "marmosinos" (FN=24). Se confirma la monofilia del género y se separan las *Thylamys* del este y oeste de la cordillera (como lo propusiera Tate, 1933), previamente agrupadas como *T. elegans*, en *T. venusta* y *T. elegans* respectivamente.
- Springer et al., a partir del análisis del ADN mitocondrial, incluyen a *Dromiciops* como parte de Australidelphia. Proponen que la centrocrista recta (característica de Microbiotheria) sería un carácter derivado ya que los proto-Australidelphia probablemente tenían una centrocrista en V.

1999

- Braun y Díaz incluyen a *Thylamys venusta* y *T. pallidior* como parte de la fauna de Catamarca, e incluyen como probable a *Lutreolina crassicaudata*.
- Goin, en su análisis de los marsupiales durante el Neógeno, postula que: (1) los linajes de marsupiales estaban establecidos a nivel de especie hacia principios del Pleistoceno; (2) la diversidad en yacimientos cuaternarios hacia el noreste argentino-Paraguay debería ser mayor a la encontrada en Pampasia; (3) que los restos

encontrados en Argentina central coinciden con dos procesos de recambio (*turnovers*) –el del último registro de los marsupiales más especializados por un lado, y el del establecimiento de los marsupiales vivientes en su actual distribución por el otro. Finalmente, (4) sugiere que procesos heterocronicos habrían tenido un papel importante en la evolución de varios linajes.

- Hershkovitz menciona a *Dromiciops* como el más basal de todos los marsupiales conocidos (vivientes?), y compara a *Dromiciops* con otros marsupiales. Sigue diciendo que Microbiotheria no forma parte de Australidelphia. Presenta dibujos de distintos aspectos de la especie, como el tipo de nido que construye, el cráneo, los órganos internos, etc.
- Palma y Spotorno publican un análisis filogenético de los Didelphimorphia, Paucituberculata y de *Dromiciops*, basado en el gen de ARNr mitocondrial 12S. Postulan que los Didelphimorphia constituyen un grupo monofilético, con *Thylamys* y *Monodelphis* como los taxa más basales; los Paucituberculata constituyen un grupo basal relacionado con los Peramelidae; y que *Dromiciops* forma parte de una radiación temprana de Australidelphia que se originó en América del Sur.
- Tonni et al. reiteran a *Lestodelphys halli* como indicador de climas áridos y fríos, y a *Thylamys pusillus* (= *T. pallidior*) de climas áridos y cálidos (junto a otros taxones).

2000

- Amico y Aizen documentan la dispersión de semillas de *Tristerix corimbosus* (quintral) por *Dromiciops australis* (= *gliroides*) en Llao-Llao, Bariloche.
- Contreras incluye a *Dromiciops* y *Rhyncholestes* en la caracterización biogeográfica de Chile.
- Díaz lista a *Thylamys pallidior* (en la Puna), *T. cinderella* (en las Yungas y el Chaco) y *T. sponsoria* (en las Yungas) de la provincia de Jujuy. Incluye también a *Lutreolina crassicaudata*.
- Flores et al. revisan la taxonomía de *Thylamys* y dan información sobre distribución y especies en el noroeste argentino, incluyendo a *T. pallidior*.
- Jansa y Voss presentan un estudio filogenético de didélfidos, a partir de resultados del gen IRBP. Los resultados dan un importante soporte (bootstrap > 95%) a la monofilia de Didelphidae (“calurominos” + Didelphinae); un grupo que contiene a *Thylamys*, *Lestodelphys* y *Gracilinanus*; y un grupo que contiene a estas tres especies junto a *Marmosops*. Un soporte moderado (bootstrap > 80%) apoya la relación entre

Thylamys y *Lestodelphys*, así como también la exclusión de *Monodelphis*, *Marmosa* y *Micoureus* de los “marmosinos”, como se los agrupaba previamente (e.g., Hershkovitz, 1992a; Goin y Rey, 1997).

- Kelt presenta un análisis de las comunidades de micromamíferos en fragmentos boscosos entre Puerto Octay y Lago Rupanco, Chile. Documenta el hallazgo, en baja proporción relativa, de *Rhyncholestes* y *Dromiciops*, en parches de distintos tamaños y con esfuerzos de trapeo similares para cada parche. Concluye que la destrucción de hábitat y la falta de estudios ecológicos influirá negativamente en las estrategias que se planteen para su conservación y la de otros micromamíferos.
- Mares y Braun presentan una lista comentada de los marsupiales de Argentina, incluyendo a *Dromiciops gliroides*, *Lutreolina crassicaudata*, *Lestodelphys halli*, *Thylamys pallidior*, *T. pusilla*, *T. venusta*, con datos de su historia natural y nuevas localidades de registro para algunas especies.
- Morrone utiliza a *Dromiciops gliroides* como uno de los mamíferos indicadores de la Subregión Subantártica, una de las unidades biogeográficas de la Región Andina del Reino Austral. También utiliza a *Rhyncholestes raphanurus* como uno de los mamíferos indicadores de la Provincia Valdiviana.
- Muñoz Pedreros y Palma describen someramente la distribución, aspectos ecológicos y conservación de las especies de marsupiales que habitan Chile, entre los que incluyen a *Thylamys pallidior*, *T. elegans*, *Rhyncholestes raphanurus* y *Dromiciops gliroides*.
- Pardiñas et al. documentan la presencia de *Lestodelphys halli* y *Thylamys* sp. en una muestra fósil del paraje Lle cul (Chubut), la que es comparada con una muestra actual de la misma localidad y otras provenientes de distintos puntos de la provincia del Chubut. Plantean que el deterioro ambiental producido por acción antrópica durante los últimos 100 años tendría un impacto negativo en la distribución de micromamíferos, lo que quedaría representado en las egagrópidas bajo la forma de un cambio en las frecuencias esqueletarias de cada especie. *Lestodelphys* no aparece en las muestras actuales del mismo lugar.
- Wroe et al. utilizan a *Lestodelphys halli* y *Dromiciops gliroides* en un análisis cladístico sobre la filogenia de dasiuromorfos basándose en caracteres dentarios y craneanos. *Dromiciops* es recuperado como hermano de todos los dasiuromorfos analizados, basado en nueve cambios de estado en caracteres dentarios y craneanos (número de incisivos: cinco a cuatro; forma de los incisivos superiores: espatulado a “tarugo”;

la StA, en la esquina paraestilar, es distinguible a no distinguible; presencia o ausencia del cíngulo anterobasal en M¹: presente a ausente; tamaño del metacónido en M₂₋₄: grande a pequeño; orientación de la postprotocrístida con respecto al eje dentario: transversal a oblicua; presencia-ausencia de la cresta orbital: ausente a presente; morfología de la fosa paracarina: sin proceso lateral a bordeada por un proceso anterolateral del premaxilar y maxilar; tamaño del seno epitimpánico del escamoso: ausente a presente).

2001

- Díaz et al. analizan la capacidad de conservar agua por parte de *Thylamys pusilla* (*T. pallidior* en realidad).
- Pardiñas menciona a *Lestodelphys halli* como parte del elenco faunístico hallado en Camping Americano (8.900 a.a.p.) y como indicador de ambientes xéricos.
- Saavedra y Simonetti documentan el hallazgo de *Dromiciops gliroides* en Reserva Nacional Los Queules, Chile, ampliando 200 Km hacia el norte, hasta los 36° S, la distribución de la especie. En la misma grilla también trampearon *Thylamys elegans*.

2002

- Meynard et al. separan las especies chilenas de *Thylamys*: *T. pallidior* en el norte (1^{ra} y 2^{da} Regiones) y *T. elegans* desde el desierto de Atacama hasta los 37°S. Mencionan a *T. venusta* como ancestro común a ambas especies.
- Neme et al. dan a conocer restos de *Lestodelphys halli* hallados en el sitio arqueológico Arroyo Malo 3 (suroeste de Mendoza). Vinculan estos hallazgos con el establecimiento de condiciones climáticas similares a las actuales, más frías que las de los estratos más antiguos, alrededor de 4000 a.a.p.
- Palma et al., basándose en secuencias de nucleótidos del Citocromo-*b* mitocondrial, evalúan las relaciones filogenéticas del género *Thylamys*. Reconocen a *T. macrura* como el taxón más primitivo y determinan que la radiación del género se dio por un mecanismo de *founder effect speciation*.
- Sánchez-Villagra y Wible analizan la transformación del hueso petroso en los marsupiales. La monofilia de Didelphidae y Australidelphia son corroboradas. Confirman el buen soporte del clado *Lestodelphys–Thylamys* por un lado, y de *Lestodelphys–Thylamys-Gracilinanus-Marmosops* por el otro.

2003

- Birney y Monjeau analizan los patrones de variación latitudinal, estructura trófica de nichos, tamaño corporal y uso de la cola en marsupiales sudamericanos. Concluyen que existe una alta correlación entre la temperatura media invernal y la distribución, el porcentaje de marsupiales frugívoros, la cola prensil y el porcentaje de marsupiales arborícolas y escansoriales. Por otro lado, encuentran una correlación negativa entre la temperatura media invernal y la proporción de marsupiales carnívoros, los que poseen mecanismos de acumulación de grasa caudal, la cantidad de formas predominantemente terrestres y el pequeño tamaño corporal. Por último, concluyen que la temperatura explica mejor que la cantidad de precipitaciones la distribución, con un patrón latitudinal, de los marsupiales sudamericanos. Resumen datos generales sobre tamaño, distribución y hábitos de *Lestodelphys*, *Thylamys*, *Dromiciops* y *Rhyncholestes*.
- McAllan recopila la información disponible sobre los factores que afectan la reproducción en marsupiales carnívoros (Dasyuridae, Thylacinidae, Myrmecobiidae, Notoryctidae, Didelphidae, Microbiotheriidae y Caenolestidae).
- Palma resume trabajos previos sobre la evolución y relaciones filogenéticas de los marsupiales americanos actuales y sus relaciones con los marsupiales australianos. Describe los caracteres generales de marsupiales sudamericanos agrupados en tres órdenes: Didelphimorphia, Paucituberculata y Microbiotheria. Describe trabajos previos sobre las relaciones filogenéticas de los marsupiales americanos, donde *Lestodelphys* es recuperado como grupo hermano de *Thylamys*, y *Gracilinanus* y *Marmosops* como grupos hermanos del clado *Lestodelphys-Thylamys*. Reseña los trabajos en donde *Dromiciops* es recuperado como grupo hermano (relacionado con diferentes órdenes) de la radiación australiana, y la posición basal de los Paucituberculata (que fueron recuperados como grupo hermano plesiomorfo del resto de los marsupiales americanos). Además, resume la información biogeográfica sobre las radiaciones australiana y americana, y sus posibles relaciones. Por último, plantea que los futuros estudios deberían centrarse en evaluar las relaciones filogenéticas entre géneros y a nivel intraespecífico.
- Solari presenta un análisis de la diversidad y distribución del género *Thylamys* en Sudamérica. El esquema de distribución (pág. 93) incluye a *Thylamys pusillus* para una parte central de la Patagonia (Meseta de Somuncurá y centro-norte del Chubut) y *Thylamys pallidior* hasta el norte del Neuquén. Utiliza a *Lestodelphys* para algunas

comparaciones exosomáticas y craneodentarias.

-Voss y Jansa publican la segunda parte de su análisis filogenético de los Didelphidae, basada en datos morfológicos (no moleculares) y en nuevas secuencias del gen IRBP, con más taxones que su trabajo previo (Voss y Jansa, 2000). Los autores vuelven a realizar los análisis filogenéticos del gen IRBP con una mayor cantidad de taxones, presentan un análisis de datos no moleculares, y analizan toda la información de manera combinada. Los resultados dan soporte y confirman lo propuesto en su trabajo de 2000 (Jansa y Voss, op. cit.), con la excepción de que "*Marmosa*" *canescens* se agrupa en un clado con "otros *Marmosa*" + *Micoureus*; con *Monodelphis*; o con los didélfidos "grandes" (((*Didelphis* + *Philander*) *Lutreolina*) *Chironectes*) *Metachirus*), por lo que es removida del género *Marmosa* y nominada (y rediagnosticada) como *Tlacuatzin canescens*.

2004

-Brown presenta un atlas con las localidades de registro de cada especie de marsupial sudamericano, tomando los datos de ejemplares depositados en colecciones y publicaciones al 31 de diciembre de 2001. Reseña, bajo sinonimia, todas las referencias a cada taxón. Incluye mapas de distribución de cada especie. Cuatro especies se citan para Patagonia: los didélfidos *Lestodelphys halli* y *Thylamys pallidior*, *Rhyncholestes raphanurus* y *Dromiciops gliroides*. De todos los trabajos de recopilación, éste es el primero en el que se mapea la distribución de *Thylamys pallidior* en la Patagonia.

-Giannini et al. analizan el desarrollo comparativo postnatal (ontogenia) del cráneo de *Dromiciops gliroides*. Comparan el patrón de desarrollo de los diferentes huesos del cráneo con los de *Didelphis albiventris* y *Lutreolina crassicaudata*, notando diferencias en el desarrollo de la órbita (isométrica en *Dromiciops* vs. fuertemente negativa en *Didelphis* y *Lutreolina*), y el desarrollo de la hilera dentaria superior postcanina (isométrica en *Dromiciops* vs. negativa en *Didelphis* y *Lutreolina*). Finalmente, notan que la mayoría de las tendencias en la ontogenia craneana de *Dromiciops* es similar a la observada en *Didelphis* y *Lutreolina*, corroborando un marco común de desarrollo para todos los Theria, en el sentido de Flores et al. (2003).

En un contexto general, los marsupiales patagónicos han sido objeto creciente de estudios, sobre todo a partir de 1980. En la Figura 3.0 puede notarse el incremento casi exponencial en la cantidad de trabajos que mencionan o tratan directamente las especies de marsupiales patagónicos, tanto en lo referente a nuevas localidades de registro (e.g., Martin, 2003), hasta trabajos anatómicos o monografías completas (e.g., Szalay 1982a y b; Hershkovitz, 1992b, 1999). Con anterioridad a estos estudios, las contribuciones eran mayormente anecdóticas, aportando nuevos registros de captura y algo de información ecológica. Se destacan en este período, además de las descripciones originales de los taxones, varios trabajos sobre los mamíferos de Chile (Osgood, 1943; Greer, 1965; Mann, 1953, 1955, 1956, 1978); pero sobre todo el trabajo de Reig (1955) sobre la peculiaridad de *D. gliroides* con respecto al resto de los marsupiales sudamericanos, y como único representante viviente de los microbiotéridos. Algunos años después, Segall (1969a y b) describe la bula de *D. gliroides* en detalle, comparándola con el género *Microbiotherium*, y confirmando la pertenencia de *D. gliroides* a la familia Microbiotheriidae, subfamilia Microbiotheriinae (aún dentro de Didelphimorphia). Influenciados por el trabajo de Reig (1955), a principios de los 80's se produce un incremento llamativo en los trabajos que analizan a *D. gliroides* desde diferentes perspectivas. Sin lugar a duda, son los trabajos de Frederick Szalay (1982a y b), basados en el estudio del postcráneo de marsupiales, los que más repercuten en la comunidad científica; señalando al “monito de monte” como el único marsupial sudamericano que muestra una afinidad marcada con los marsupiales australianos. Szalay (1982a) separa a los marsupiales sudamericanos de los australianos más *Dromiciops* en dos cohortes diferentes: Ameridelphia y Australidelphia, respectivamente. A partir de estos trabajos, comienza un período de investigación intensa a los efectos de elucidar con qué grupo de marsupiales australianos está más relacionado *D. gliroides* (véase el Capítulo 3.2.1, más abajo). A partir de 1990, el advenimiento de técnicas moleculares, junto con el avance de la sistemática filogenética, permiten un incremento en el número de trabajos que combinan ambas áreas de investigación y dan lugar a varios trabajos que relacionan a *D. gliroides* con los dasiúridos (Dasyuromorpha, Dasyuridae), los diprotodontes (Diprotodonta), o lo sitúan en la base de toda la radiación australiana (e.g., Wroe et al., 2000; Kirsch et al., 1991; Spotorno et al., 1997; respectivamente). También en este período aparecen los trabajos de Hershkovitz (1992b, 1995, 1999) en donde se discuten las afinidades de *D. gliroides*, y donde el autor propone que esta especie sería parte de un grupo de marsupiales que es basal a toda la radiación de marsupiales, tanto americanos como australianos. Con respecto a los didélfidos

patagónicos, *L. halli* es la especie más intensamente estudiada, y no por trabajos que traten sobre su posición filogenética ni por sus adaptaciones fisiológicas, sino por su importancia como indicador bioclimático, de condiciones ambientales frías y secas (Goin, 1999). A mediados de los 80's, diversos trabajos daban cuenta de la presencia del género en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, en yacimientos fósiles que van desde el pleistoceno al Holoceno más tardío (Tonni y Fidalgo, 1982; Prado et al., 1985). A partir de ese momento, *L. halli* fue reportado en diversas localidades fosilíferas de todo el territorio sur de la Argentina (Pardiñas, 1999), y en yacimientos arqueológicos (Neme et al. 2002; Zubimendi y Bogan, 2006). Desde mediados de 1990 han tomado auge los trabajos generados a partir de restos recuperados de egagrópilas en la Patagonia, debido a su bajo costo de colecta y disgregado, y a la cantidad de información que puede ser extraída a partir del análisis de las mismas (e.g., Andrews, 1990; Martin, 2003, 2005; Pardiñas et al., 2003).

Existe una diferencia básica en el conocimiento práctico de los marsupiales patagónicos vivos. Por un lado, la información relativa a *D. gliroides* y *R. raphanurus* proviene de ejemplares trampeados, mientras que la mayor parte de los datos conocidos sobre la distribución y variabilidad de *L. halli* y *T. pallidior* proviene del disgregado de egagrópilas. Así, los marsupiales que habitan el bosque andinopatagónico pueden ser estudiados en diferentes aspectos de su biología: pieles, contenido estomacal, tejidos blandos y su asociación con determinados tipos vegetales. En cambio, para los marsupiales de las zonas áridas, los abundantes restos óseos permiten una muy buena caracterización de los rasgos craneomandibulares y dentarios, su variabilidad intraespecífica, y los patrones generales de su distribución; habiéndose generado escasa información sobre su dinámica poblacional, dieta, y otros parámetros ecológicos. Sin lugar a dudas, este sesgo en la información atenta contra una más precisa clasificación de los marsupiales patagónicos, al tiempo que impide una correcta evaluación sobre el estado de conservación de las especies. En los sucesivos capítulos se aporta información para completar los patrones de distribución de las especies y se generan esquemas de distribución potencial; se brindan descripciones detalladas de la anatomía exosomática, craneomandibular y dentaria de los marsupiales patagónicos y se presentan análisis de variabilidad intraespecífica. Finalmente, se discute el estado de conservación de las especies aquí estudiadas.

3.2. Aspectos filogenéticos sobre los marsupiales patagónicos

Los marsupiales patagónicos son relativamente nuevos para la historia taxonómica de los marsupiales sudamericanos, y su situación taxonómica con respecto a las categorías superiores es relativamente estable (salvo *Dromiciops gliroides*, véase más abajo). Las principales modificaciones en su pertenencia a una determinada familia, subfamilia o tribu se dieron recién en las últimas dos décadas del siglo XX.

Se detalla, a continuación, la situación taxonómica de los marsupiales americanos a partir de 1930 y hasta 1982. Luego, y a partir de la categoría taxonómica Orden, se trata la historia evolutiva de los marsupiales patagónicos en relación a sus afinidades con otros marsupiales vivos y fósiles.

En uno de los primeros arreglos taxonómicos “modernos”, Simpson (1930) argumentaba que, aparte de constituir un grupo natural, “...*there are six marsupial groups, each of which is, beyond serious doubt, a natural unit*”. A estos grupos los denominó Didelphoidea, †Borhyaenoidea, Dasyuroidea, Perameloidea, Caenolestoidea y Phalangeroidea. En este esquema, *Dromiciops*, *Lestodelphys* (conocido aún como *Notodelphys*) y *Thylamys* (dentro de *Marmosa s.l.*) formaban parte de los Didelphoidea, y *Rhyncholestes* de Caenolestoidea. Algunos años después, Simpson (1945) proponía formalmente una clasificación (Tabla 3.1) que seguiría en uso por casi 20 años, debido a que, como mencionan Aplin y Archer (1987) “...*it contained no statements about higher levels of relationship between the superfamilies and hence was rarely in the firing line of subsequent phylogenetic analysis*”. En esta clasificación, y en referencia a la superfamilia Didelphoidea, Simpson (op. cit.) planteaba lo siguiente: (1) que los Didelphoidea constituyen el “stock” basal de los marsupiales con varios linajes vivos; (2) que el resto de los grupos se originó a partir de los didelfoideos más antiguos; (3) si algún grupo tiene un ancestro post-didelfoideo en común con otro, éste es tan remoto o acotado en el tiempo geológico que los linajes parecen independientes; (4) que los cinco grupos surgieron en el mismo momento, probablemente hacia fines del Cretácico - principios del Terciario, y han permanecido separados filogenéticamente desde entonces. En cuanto a los Paucituberculata (Caenolestoidea en su esquema), Simpson (op. cit.) planteaba que su posición filogenética era incierta, o que podría ser interpretada de dos maneras diferentes debido a la dentición diprotodonte (que los agrupaba con los Phalangeroidea), o a la condición didáctila (que los agrupaba con Didelphoidea, †Borhyaenoidea, Dasyuroidea y Perameloidea). A medida que se fue incorporando nueva información sobre las relaciones entre las diferentes subfamilias por él propuestas (a partir del

hallazgo de más restos fósiles y un mejor análisis de las especies vivientes), su falta de claridad en la definición de los taxones hizo que dejara de usarse su clasificación. Durante la década de 1950 y principios de 1960, las clasificaciones propuestas variaron poco con respecto a Simpson (1945). La primera en mostrar un cambio significativo fue la de Ride (1964), cuyo aporte más importante consistía en separar a los diferentes grupos en órdenes, intentando reflejar la gran diversidad de formas existentes dentro de la radiación de marsupiales. Tres de los órdenes (Paucituberculata, Peramelina y Diprotodontia) se correspondían mayormente con las superfamilias de Simpson (op. cit.), pero las siguientes tres estaban agrupadas en el Orden Marsupicarnivora (Ride, op. cit.). La posición de los marsupiales patagónicos no cambió demasiado con este nuevo arreglo, ya que los microbiotéridos eran considerados una subfamilia dentro de Didelphidae. El siguiente trabajo en importancia está basado en los resultados serológicos de Kirsch (1977), en donde se destacan las características únicas de los cenoléstidos con respecto al resto de los marsupiales sudamericanos y australianos, dándole más soporte al concepto de Caenolestoidea, separándolos en el suborden Paucituberculata. A pesar de encontrar que sus resultados muestran una separación entre marsupiales americanos y australianos (aparte de los cenoléstidos), los reúne en el suborden Polyprotodontia, volviendo atrás sobre un concepto ya perimido. Confirma la particularidad de *Dromiciops* como taxón separado del resto de los didélfidos, dando más soporte a la familia Microbiotheriidae (Kirsch, op. cit.).

A principios de la década de 1980 dos trabajos de Szalay (1982a y b) tendrían gran importancia en posteriores análisis sobre las relaciones de los distintos grupos de marsupiales. Su principal contribución consistió en referir la familia Microbiotheriidae, representada por el único taxón viviente *Dromiciops gliroides*, a un grupo monofilético conjuntamente con todos los marsupiales australianos. En el aspecto formal, separó a los marsupiales en dos cohortes: Ameridelphia, para todas las formas americanas excepto los microbiotéridos; y Australidelphia, para todas las formas australianas más los microbiotéridos (Aplin y Archer, 1987). Recientes análisis agrupando datos morfológicos y moleculares dan variado soporte a la cohorte Australidelphia, pero han demostrado que Ameridelphia no constituye un grupo monofilético (Asher et al., 2004; Cardillo et al., 2004).

3.2.1. Orden Microbiotheria Ameghino, 1889

El reconocimiento de este orden, separado de Didelphimorphia, corresponde a los influyentes trabajos de Szalay (1982a y b); en donde, a partir de la anatomía tarsal, el

autor propuso su inclusión dentro de la cohorte Australidelphia, que agrupa a todos los marsupiales australianos vivientes + *Dromiciops gliroides*. Previo a esto, fue Reig (1955) quien destacó las particularidades de *D. gliroides* separándolo en una familia que, hasta ese momento, solo incluía representantes fósiles (i.e., Microbiotheriidae).

En el concepto original propuesto por Ameghino (1887), Microbiotheria incluía una única familia (Microbiotheriidae) dentro del orden Marsupialia, y sólo tres especies: *Microbiotherium patagonicum*, *M. tehuelchum* y *Stilotherium dissimile* (un Paucituberculata; véase Abello, 2007). En años posteriores el mismo Ameghino (1889, 1891, 1904) y otros autores (e.g., Trouessart, 1904; Simpson, 1945; Ringuélet, 1953; Marshall, 1982; Aplin y Archer, 1987; Hershkovitz, 1999) incluyeron entre los Microbiotheriidae a una gran variedad de géneros y especies (Tabla 3.2). En los diferentes “arreglos” taxonómicos hasta 1982 (y aún después por algunos autores, véase Reig et al., 1985, 1987; Hershkovitz, 1992b, 1999), los microbiotéridos eran considerados dentro de la familia Didelphidae (subfamilia Microbiotheriinae; Simpson, 1945; Ringuélet, 1953; Ride, 1964; Segall, 1969a y b, 1970); como una familia dentro de Didelphoidea (Kirsch, 1977; Reig, 1981; Marshall, 1982); o como los más basales de todos los marsupiales (Hershkovitz, 1992b; 1995; 1999). Entre los caracteres craneomandibulares y dentarios que comparten los microbiotéridos se encuentran los siguientes: (1) incisivos superiores e inferiores espatulados y de corona ancha; (2) incisivos superiores formando una hilera continua (en los didélfidos generalmente el I¹ está separado de los I²⁻⁵ por un diastema); (3) ausencia de la condición “sobremontada” (“*staggered*”) del segundo incisivo inferior; (4) marcada reducción del último molar (M4); (5) caninos reducidos y de orientación vertical; (6) protoconos anchos (no comprimidos anteroposteriormente); (7) repisa estilar reducida; (8) talónidos anchos, con el hipoconúlido no asociado (“*twinned*”) con el entocónido (Marshall, 1982; Reig et al., 1987; Goin, 2003).

En lo que respecta a la posición filogenética de *D. gliroides* y su relación con otros didelfoideos, se destacan antes de Szalay (1982a y b), los estudios de Walter Segall (1969a, 1969b, 1970) sobre la anatomía timpánica de marsupiales e insectívoros. En esta serie de trabajos, Segall (op. cit.) aporta, por un lado, información anatómica del oído medio de *D. gliroides*, demostrando su similitud con *Microbiotherium* y confirmando así su pertenencia a los Microbiotheriinae, en ese momento subfamilia de Didelphidae. Por otro lado, resalta las particularidades que separan a *D. gliroides* del resto de los marsupiales y de algunos insectívoros, debido al gran desarrollo de la bula timpánica.

A principios de la década de 1980 los dos trabajos de Szalay (1982a y b)

modificarían radicalmente nuestra concepción filogenética de los marsupiales, su historia biogeográfica y, en particular, la identidad de *Dromiciops*. La inclusión de una especie americana como parte de la radiación australiana presentaba una oportunidad única para pensar (y repensar) la historia evolutiva de un grupo singular de mamíferos del Hemisferio Sur, a la luz de las teorías de Alfred Wegener (1924) sobre deriva continental, así como también sobre el papel de la Antártida en la dispersión de taxones (entre América del Sur y Australia), o bien como centro de origen de éstos (Sanmartín y Ronquist, 2004). Entre algunos de los caracteres que Szalay (op. cit.) utilizó para separar Australidelphia de Ameridelphia se destacan los siguientes: (1) facetas articulares inferiores del tobillo (“LAJ”, por sus siglas en inglés) continuas; (2) pérdida de la faceta sustenacular; (3) la unión calcáneo-cuboidal se afina hacia el extremo (condición “wedged”); (4) unión entre entocuneiforme-metatarsal en forma de “I”; (5) fíbula sin contacto (o con contacto mínimo) con el calcáneo. Estos caracteres serían derivados con respecto a las características ancestrales presentes en Didelphimorphia y Paucituberculata, grupo de donde habrían derivado los marsupiales australianos + *D. gliroides* (Szalay, op. cit.).

Si bien estos trabajos han sido cuestionados por Hershkovitz (1992b, 1995, 1999), toda la información generada (principalmente a partir de datos moleculares) en la década de 1990 y en lo que va desde el año 2000, confirman la separación de *D. gliroides* del resto de los marsupiales sudamericanos y su inclusión como parte de la radiación australiana (Kirsch et al., 1997; Springer et al., 1998; Colgan, 1999; Palma y Spotorno, 1999; Asher et al., 2004).

Si bien caben pocas dudas, con la evidencia que hay hasta el momento, de la mayor relación entre *Dromiciops* y los marsupiales australianos, su posición filogenética no está consensuada aun. En los trabajos originales de Szalay (1982a y b) se planteaba que *D. gliroides* representaba el grupo hermano de toda la radiación australiana de marsupiales. Sharman (1982), a partir de datos cromosómicos, argumentó que *D. gliroides* estaría más relacionado con peramélidos, burrámidos y vombátidos, y siempre más cercano a cualquier marsupial australiano que americano. Temple-Smith (1987) encontró similitudes entre el esperma de *D. gliroides*, falangéridos y canguros. Sucesivos análisis moleculares recuperaron a *D. gliroides* como el grupo hermano de los Diprotodontia (con una divergencia de ~ 50 Ma) (hibridación de ADN - Kirsch et al., 1991, 1997; IRBP - Springer et al., 1998); asociado a Dasyuridae y *Notoryctes* (protamina-P1 - Retief et al., 1995); o como uno de los grupos basales de una politomía con el resto de los órdenes australianos (Westerman y Edwards, 1991). En los últimos 10 años, el

incremento en las bases de datos principalmente moleculares, además del avance en la tecnología de computadoras, ha permitido el procesamiento de una mayor cantidad de datos que la que podía usarse anteriormente. Lamentablemente, el resultado general aporta menos claridad a la posición de *D. gliroides* con respecto al resto de los marsupiales australianos. Así, *Dromiciops* es recuperado como el grupo hermano de los marsupiales australianos exceptuando *Notoryctes* y *Peramelemorphia* (i.e, dasiúridos y diprotodóntidos) (hibridación de ARN - Palma y Spotorno, 1999); como uno de los grupos basales en una politomía entre *Notoryctes* y el resto de los marsupiales australianos (fosfoglicerato quinasa ADN - Colgan, 1999); como el grupo hermano de todos los marsupiales australianos (ADN nuclear + mitocondrial - Phillips et al., 2006; genoma mitocondrial completo - Munemasa et al., 2006); junto a dasiúridos, *Notoryctes* y peramélidos (genoma mitocondrial completo - Nilsson et al., 2004); como el grupo hermano de Diprotodontia (datos morfológicos - Horovitz y Sanchez-Villagra, 2003; *supertree* - Cardillo et al., 2004); basal a Eometatheria (combinando todos los datos posibles - Asher et al., 2004). Algunas filogenias, aun usando datos similares, dan resultados diferentes (e.g., Munemasa et al., 2006; Phillips et al., 2006). El principal problema para no llegar a un consenso, parece ser la diversidad en los métodos usados y la inclusión de taxones diferentes, de acuerdo a la disponibilidad de cada autor o grupo de autores. Trabajos que reúnen información de diferentes fuentes y agrupan bases de datos moleculares y morfológicas (e.g., *supertree* en Cardillo et al., 2004), tendrán en el futuro más preponderancia, y es de esperar que sean estos trabajos los que aporten resultados con mejor sustento filogenético.

Finalmente, y en lo que respecta a la historia evolutiva de *Dromiciops* y sus ancestros, existen varias propuestas diferentes. Kirsch et al. (1991) proponen que el ancestro de *Microbiotheria* habría llegado a Sudamérica vía dispersión desde Antártida-Australia, a partir de un evento de vicariancia (en su concepción de las relaciones filogenéticas entre marsupiales vivos, *Dromiciops* es el grupo hermano de Diprotodontia). Diferente es la propuesta de Szalay (1994; pág. 427), quien argumenta en favor de un origen sudamericano de *Microbiotheria*, a partir de un ancestro proveniente de la Antártida, como derivado de *Australidelphia*, que se originó a partir de didélfidos sudamericanos. En un reciente estudio realizado a partir de datos moleculares y máxima parsimonia, Nilsson et al. (2004) plantean la divergencia entre *D. gliroides* y sus parientes australianos más cercanos (dasiúridos, *Notoryctes* y peramélidos en este caso) en ~ 46 Ma., y la divergencia entre este clado y el resto de los marsupiales australianos en ~ 50

Ma. Estos datos, relacionados con la separación entre Australia y Antártida (fecha en ~45 Ma.), implicarían un evento vicariante de especiación entre los ancestros de *Dromiciops* y sus parientes australianos, y una migración desde Antártida hacia Sudamérica, previo a la separación entre estos dos continentes. Una visión radicalmente diferente es la planteada por Hershkovitz (1992b, 1995, 1999, ver más arriba). Para sustentar su hipótesis, el hallazgo de microbiotéridos basales debería ser anterior (o al menos coetáneo) con los marsupiales más basales, cuyos restos han sido hallados en sedimentos cretácicos de América del norte (Cifelli y Muizon, 1998). Hasta el momento, la evidencia paleontológica no brinda soporte alguno para esta afirmación, como si ocurre con las otras propuestas (e.g., Szalay, 1994; Kirsch et al., 1997).

3.2.2. Orden Paucituberculata (Ameghino, 1894)

Los Paucituberculata Ameghino, 1894 constituyen un orden endémico de América del Sur y cuentan con un amplio registro fósil que va desde el Paleoceno Tardío al Reciente, con una gran diversidad tanto taxonómica como ecológica (Marshall, 1982; Aplin y Archer, 1987; Abello, 2007). En la actualidad, están solamente representados por seis (o siete, véase más abajo) especies que pertenecen a la familia Caenolestidae, y se distribuyen desde el extremo noroeste de Venezuela, en la frontera con Colombia (ca. 8°N), hasta el sur de la isla de Chiloé, Chile (43° 20'S) (Brown, 2004). La mayor diversidad de este orden ocurrió durante el Mioceno Temprano y Medio, donde además de los Caenolestidae alcanzaron su clímax los representantes de otras dos familias: †Abderitidae y †Paleothentidae (Abello, 2007). Los últimos representantes fósiles se registran en el Plioceno Temprano de la provincia de Buenos Aires, y algunos registros del Mioceno Tardío de La Pampa (Goin et al., 1994; Goin et al., 2000).

En el concepto original de Ameghino (1894, 1897), los Paucituberculata formaban un suborden extinto que agrupaba a representantes de las familias †Abderitidae, †Decastidae, †Epanorthidae y †Garzonidae, además de la familia Microbiotheriidae, que estaba representada solamente por el género *Stilotherium*, hoy considerado un Caenolestidae (Marshall, 1980; Abello, 2007; véase más arriba).

El primer registro de un Paucituberculata viviente corresponde a un ejemplar colectado por Louis Frazer entre un grupo de mamíferos provenientes de Ecuador, y descrito como *Hyracodon fuliginosus* por Tomes (1863), que no lo relacionó con ningún taxón extinto o viviente. Varios años después de la descripción original, Thomas (1895a) describió una nueva especie (*Caenolestes obscurus*) y renombró el género como

Caenolestes (*Hyracodon* estaba previamente ocupado por un ungulado descrito por Leidy, 1856). En ese mismo año Thomas (1895b) reconoció la presencia de Paucituberculata vivientes al asignar el género *Caenolestes* a la familia Epanorthidae; considerándolos, a partir de rasgos dentarios, afines a los Phalangeridae australianos. Trouessart (1898) incluyó a las dos especies vivientes en la familia Caenolestidae, pero dentro del suborden Diprotodontia. Algunos años después, Bensley (1903) propuso que la dentición diprotodonte era el resultado de procesos de evolución convergente entre *Caenolestes* y los marsupiales diprotodontes australianos. Debido a la presencia combinada de incisivos inferiores diprotodontes, una fórmula dentaria superior poliprotodonte y molares cuadrangulares, además de un patrón no sindáctilo de los miembros posteriores, durante la primera mitad del siglo XX se especuló que los cenoléstidos podrían estar emparentados con los diprotodontes australianos, con los didelfimorfios americanos, o formar parte de un grupo único diferenciado tanto de los marsupiales australianos como del resto de los sudamericanos. Sucesivos estudios intentaron establecer las afinidades de los cenoléstidos con respecto al resto de los marsupiales vivientes. Resulta interesante mencionar la publicación de Weber (1904), en donde este autor separó a la clase mamíferos (*Die Säugetiere*) en subclases (*Unterklassen*), y dentro de la *Unterklasse* Marsupialia incluyó tres grupos: Polyprotodontia, Diprotodontia y Paucituberculata, reconociendo la diferencia entre este último grupo y el resto de los marsupiales. Dederer (1909), Gregory (1910) y Broom (1911) demostraron las afinidades poliprotodontes de los cenoléstidos; mientras que Osgood (1921) concluyó que los mismos estaban ubicados filogenéticamente entre los Peramelidae y Phalangeridae dentro del suborden Diprotodontia; también señaló que no poseían afinidad con los Didelphiidae (“*Except for a few relatively unimportant myological characters...Caenolestes shows practically no exclusive resemblances to the didelphids*”). Estudios de la anatomía cerebral demostraron que los cenoléstidos no poseen *fasciculus aberrans* en la comisura anterior (presente en los Diprotodontia australianos), carácter generalizado compartido con los Polyprotodontia. Por este motivo, indicó que los cenoléstidos formaban parte de este grupo (Abbie, 1937, *fide* Marshall, 1981). Ride (1962) revisó la homología del incisivo procumbente de los cenoléstidos y falangéridos australianos, concluyendo que estos no eran homólogos debido a que, probablemente, el primer incisivo de los falangéridos correspondía al I₃, mientras que en los cenoléstidos éste se correspondía con el I₁ o el I₂; por este motivo los denominó “pseudodiprotodontes”.

Desde mediados del siglo XX, el incremento en la cantidad de ejemplares actuales

en las colecciones, sumados a una importante cantidad de restos fósiles, ha permitido una mejor y más variada aproximación a los estudios sobre la posición filogenética y evolución de los Paucituberculata en general, y de los cenoléstidos en particular. Los primeros estudios sobre especies actuales se centraron, sin embargo, en la estructura del esperma y serología. Biggers y DeLamater (1965) y luego Temple-Smith (1987), aportaron valiosa información sobre el apareamiento espermático en el epidídimo, que ocurre solamente en los marsupiales americanos (aunque no fue observado en *Dromiciops gliroides*), pero no en los australianos. Analizaron también el tipo de apareamiento espermático de los cenoléstidos, encontrando que el mismo es claramente diferenciable al de otros marsupiales americanos dado que ocurre a lo largo de la superficie rostral aplanada de espermias adyacentes (véase Temple-Smith, 1987; Fig. 5, p.177). Otras diferencias encontradas se relacionan con la forma de la cabeza del espermia, la inserción de la cola y la forma de desplazamiento en el epidídimo (Temple-Smith op. cit.). Kirsch (1977) comparó la serología de un gran número de marsupiales, tanto americanos como australianos, concluyendo que los cenoléstidos son tan diferentes de los marsupiales australianos como del resto de los americanos. Propuso además que la divergencia entre estos y el resto de los marsupiales debió haber ocurrido previamente a la separación entre los didelfoideos y los marsupiales australianos. La más completa revisión de los Paucituberculata (hasta Abello, 2007) fue hecha por Marshall (1980), quien propuso a los cenoléstidos actuales (su tribu Caenolestini) como los más basales de todos los Paucituberculata, los que presentan mayormente rasgos plesiomorfos con respecto a los del resto de las tribus (i.e., †Pichipilini, †Paleothentini y †Abderitini; Marshall, 1980). Estos caracteres son: (1) dP_2 con dos raíces; (2) P_3 grande, con dos raíces e iguales en altura o más altos que el M_1 ; (3) trigónido y talónido claramente distinguibles entre sí y sin mayores modificaciones con respecto al patrón tribosfénico, y (4) paracónido de los M_{2-3} grande y distintivo (pero véase más abajo).

A principios de la década de 1980, los trabajos de Szalay (1982a y b) aportaron datos novedosos sobre nuevos caracteres morfológicos, basados en la estructura tarsal de los marsupiales. Estos trabajos sugirieron afinidades entre los Paucituberculata (junto con los polidolópodos) y los carnívoros †Borhyaenoidea. En consecuencia, Szalay reconoció al Orden Borhyaeniformes para incluir ambos linajes (pero véase Szalay, 1994), y los agrupó junto con el resto de los marsupiales americanos (excluyendo a *Dromiciops gliroides*) en la cohorte Ameridelphia.

A partir los trabajos de Szalay (1982a y b), principalmente destinados a “testear” la

relación de *Dromiciops gliroides* con el resto de los marsupiales, se intensificaron las investigaciones, generándose así nuevas hipótesis sobre la filogenia de estos mamíferos, incluyendo, en la mayoría de los casos, información sobre cenoléstidos. Dependiendo del tipo de análisis y los datos usados, los cenoléstidos han sido referidos como: (1) el grupo hermano de Didelphimorphia (en algunos análisis morfológicos, de ARN mitocondrial, y de fosfoglicerato-quinasa; Cardillo et al., 2004; Gemmel y Westerman, 1994; Colgan, 1999; respectivamente); (2) como grupo hermano de la radiación australiana de marsupiales, separado de los Didelphimorphia (en análisis de ADN mitocondrial, genoma mitocondrial y genoma mitocondrial completo; Springer et al., 1998; Nilsson et al., 2003; Munemasa et al., 2006; respectivamente); (3) como el grupo hermano del resto de los marsupiales vivientes, separados tanto de la radiación australiana como del resto de los marsupiales americanos (análisis morfofuncionales; Szalay, 1982a; Szalay, 1994; Szalay y Sargis, 2001; análisis de hibridación de ADN; Kirsch et al., 1991; y análisis sexológicos, e.g., Kirsch, 1977); (4) finalmente, como el grupo hermano de los Peramelemorphia y, junto con estos, del resto de los marsupiales (Palma y Spotorno, 1999). Los trabajos más recientes (posteriores a 1995), dan mayor soporte a hipótesis que tienen a los cenoléstidos como el grupo hermano de los Australidelphia (Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003; Asher et al., 2004; Cardillo et al., 2004), rechazando por parafilético al clado Ameridelphia *sensu* Szalay (1982a y b). La divergencia entre Paucituberculata y Australidelphia habría tenido lugar hace unos 58 Ma. (Nilsson et al., 2004).

Las especies actuales de cenoléstidos comparten numerosas características morfológicas, tanto craneodentarias, exosomáticas como de la anatomía poscraneana, a saber: (1) cráneo con la región rostral elongada; (2) dP₂ con dos raíces; (3) P₃ grande y birradiculado, igual o mayor que el M₁; (4) trigónido y talónido del M₁ no modificados (en oposición a otros Paucituberculata, en donde se verifica tal modificación; e.g., *Paleothentes* spp.); (5) paracónido de los M₂₋₃ grande y distintivo; (6) una marcada reducción del último molar superior e inferior; (7) cabeza y cuerpo con coloración uniforme (sin una marcada separación dorsal y ventral como en didélfidos y *Dromiciops*); (8) cola no prehensil (carácter compartido con algunos didélfidos terrestres como *Lutreolina crassicaudata* y *Monodelphis* spp.); (9) astrágalo con la faceta astragalofibular angosta (diferente de la condición [ancha] observada en los didélfidos); (10) tuberosidad grande (marcada) para el ligamento astragalocalcáneo posterior; (11) la mitad distal de la tibia y fíbula están unidas, pero la unión superior del tobillo ("UAJ" por sus siglas en inglés) con las superficies articulares están separadas y son claramente distinguibles; (12) presencia

de una superficie posterior sin una extensión significativa de la tibia (Szalay, 1994; Fig. 7.15, p. 203; y Osgood, 1921, 1924; Marshall, 1980).

En su reciente análisis de los Paucituberculata, Abello (2007) concluye que los más basales dentro del orden no son los Caenolestidae (actuales) como había propuesto Marshall (1980), sino un grupo de especies basales (e.g., *Evolestes hadrommantos*, por mencionar sólo alguna).

Solo existen dos trabajos que discuten las relaciones filogenéticas entre los representantes actuales de la familia (Cardillo et al., 2004 y Abello, 2007). Cardillo et al. (2004) presentan un fenograma donde existe una politomía entre *Lestoros*, *Rhyncholestes* y *Caenolestes*, mostrando a este último género como el más derivado. Abello (2007), en el primer análisis filogenético comprensivo de toda la evidencia fósil disponible desde los trabajos de Marshall (1980), y reuniendo una cantidad mucho mayor de taxones, consideró a los cenolestidos actuales como pertenecientes a un grupo monofilético sustentado por una única sinapomorfía: la muesca poco desarrollada en la protocristida en el M₂ (carácter 29), a diferencia de una muesca profunda. En cuanto a las relaciones dentro de este clado, *R. raphanurus* es recuperado como el taxón más basal, con *Lestoros inca* y *Caenolestes fuliginosus* como especies hermanas. Los rasgos dentarios que, según este análisis, caracterizan a *R. raphanurus* son dos: el carácter 4, presencia de diastemas en la dentición inferior antemolar (que está ausente en el resto de las especies actuales) y el carácter 26, para- y metacónido de los M²⁻³ separados (están próximos en las otras dos especies). Otros rasgos que permiten la separación de estos tres géneros se discuten en el Capítulo 4 (donde se detalla la anatomía exosomática, craneomandibular y dentaria), y el Capítulo 5 (diagnóstico de *Rhyncholestes raphanurus*).

Los cenolestidos vivientes poseen una distribución netamente andina y disyunta, separada por la diagonal árida sudamericana. La mayor diversidad de especies se da entre los 8°N y los 15°S, en el límite entre Perú y Bolivia, donde habitan cinco (o seis) especies de dos géneros diferentes, *Caenolestes* y *Lestoros*, conocidos vulgarmente como “ratones runchos” (Albuja y Patterson, 1996; Brown, 2004). En la porción central de los bosques andinopatagónicos, entre los 40° 35'- 43° 20'S, y separada del resto de las especies por unos 2000 Km, habita *Rhyncholestes raphanurus*, la “comadreja trompuda” o “ratón runcho austral” (Patterson y Gallardo, 1987). La divergencia entre *Caenolestes* (¿junto con *Lestoros*?) y *Rhyncholestes* se habría producido durante el Oligoceno (ca. 30 Ma.), en coincidencia con las modificaciones ambientales producidas durante este período de tiempo, sobre todo a partir de fines del Eoceno (Nilsson et al., 2004; Hinojosa, 2005).

Así, *R. raphanurus* permanecería “asociado” (¿o se adaptaría?) a los bosques fríos y húmedos de *Nothofagus*, mientras *Caenolestes* y *Lestoros* harían lo propio en los ambientes de altura tropicales y subtropicales, como el páramo y el subpáramo.

3.2.3. Orden Didelphimorphia (Gill 1872)

Este orden es el más diverso de todos los marsupiales americanos, tanto fósiles como vivientes. Su registro fósil es el más rico, abundante y diverso, registrándose de manera casi ininterrumpida desde el Cretácico Tardío hasta el Reciente.

Hasta hace poco considerados un grupo natural, en la actualidad existen serias dudas sobre su condición de grupo monofilético. Eso se debe, fundamentalmente, a las pocas (o nulas) sinapomorfías existentes entre los diferentes subgrupos que lo componen (véase la discusión en Goin, 2003).

El concepto de Didelphimorphia ha variado considerablemente durante el tiempo, desde su uso para incluir toda la diversidad de marsupiales carnívoros americanos (en el sentido de Ride, 1964), hasta un concepto más restringido, pero no del todo definido, en donde solo se incluyen las familias †Protodidelphidae, †Derorhynchidae, †Sternbergiidae, Didelphidae y un grupo de taxones de afinidades inciertas (Oliveira y Goin, 2006). En una visión radicalmente diferente, Hershkovitz (1992b; 1995) plantea que Didelphimorphia (como cohorte) incluiría a todos los marsupiales excepto a los microbiotéridos (Microbiotheriomorphia, Microbiotheria, Microbiotheriidae), y que este clado estaría sustentado por la presencia de la condición sobremontada (“*staggered*”) del tercer incisivo inferior (segundo incisivo numérico), que no está presente en microbiotéridos. En el concepto actual, los Didelphimorphia constituyen un agrupamiento parafilético, con linajes de dudosa afinidad, y que representa en palabras de Goin (2003) “...*another waste basket taxon...*”, en donde se incluyen todos los taxones sudamericanos que no pueden ser asignados a los clados, aparentemente, mejor definidos (e.g., Paucituberculata, Microbiotheria, †Sparassodonta). Casi indistintamente, se ha usado el término Didelphoidea para definir a este grupo también conocido como “*opossum-like*” marsupials (Marshall, 1987), cuya composición a nivel familia dista mucho de estar clara (Goin, 2003; Oliveira y Goin, 2006). En un sentido amplio, los Didelphoidea han sido considerados el grupo hermano de herpetotéridos, derorrínquidos, protodidélfidos, eobrasilídeos y otros taxones sudamericanos paleógenos (Aplin y Archer, 1987; Marshall, 1987)

La familia Didelphidae, al igual que las categorías superiores mencionadas más arriba, ha sufrido cambios en su composición, tanto a nivel subfamiliar como de géneros y

especies. Considerados durante mucho tiempo los representantes más primitivos o ancestrales de todos los marsupiales, originalmente agrupaba formas como *Alphadon*, *Microbiotherium*, *Caroloameghinia*, además de herpetotéridos, esparasodóntidos, y de taxones africanos y europeos (Goin, 1991). Así, y durante buena parte del siglo XX, Didelphidae equivaldría en contenido a Didelphimorphia s.l. para algunos autores (e.g., Simpson, 1945), a la superfamilia Didelphoidea s.l. para otros (e.g., Ride, 1964; Reig, 1981 [con la omisión de algunos taxones]), o sólo a los representantes actuales con número cromosómico $2n=22$, los grandes didélfidos (e.g., Hershkovitz, 1992a). En la actualidad, el concepto de Didelphidae incluye a todos los marsupiales americanos vivientes (con la excepción de los cenoléstidos y de *Dromicipois gliroides*) y las especies extintas relacionadas (e.g., *Hyperdidelphys*, *Thylophorops*, *Thylatheridium*; Reig et al., 1987; Goin, 1991; Gardner, 1993; 2005). Son considerados un grupo monofilético, sustentado por análisis serológicos (Kirsch, 1977), de hibridación de ADN-ADN, (Kirsch et al., 1997), ARNmt (Springer et al., 1998), citocromo-*b* (Patton et al., 1996), IRBP (Jansa y Voss, 2000), morfológicos y moleculares (Voss y Jansa, 2003; Voss et al., 2004a y b; Voss et al., 2005) o combinaciones de estos últimos con DMP1 (Jansa et al., 2006).

Los representantes vivientes de la familia tienen una amplia distribución espacial que abarca desde el noreste de Norteamérica (en la frontera entre Canadá y E.E.U.U.), hasta el sur de Sudamérica (48° 25'S), con una diversidad mayor en las zonas tropicales y subtropicales de América (Birney y Monjeau, 2003; Brown, 2004; Martin et al., en prensa).

Dentro de la familia Didelphidae, la separación en dos subfamilias ha sido propuesta por varios autores, una para *Glironia venusta*, *Caluromysiops irrupta* y *Caluromys* spp. (Caluromyinae), y otra para todo el resto de las especies (Didelphinae) (Kirsch, 1977; Reig et al., 1987; Kirsch y Palma, 1995; Palma, 2003 [los últimos dos como familia]). Sin embargo, análisis recientes en donde se han incluido ejemplares de todos los géneros vivientes (e.g., Voss y Jansa, 2003; Voss et al., 2004a y b), coinciden en la separación de *Glironia venusta* de los “calurómidos” y su posición como el taxón más basal dentro de Didelphidae. A su vez, *Caluromysiops irrupta* y *Caluromys* spp. son recuperados como los taxones más basales, separados del resto de los didelfinos (Jansa y Voss, 2000; Voss y Jansa, 2003). En la Tabla 3.3 se detalla la composición de Didelphidae en varios de los estudios realizados durante los últimos 20 años, de acuerdo a diferentes autores.

En cuanto a los agrupamientos dentro de la subfamilia Didelphinae, la primera división fue propuesta por Reig (1981), separando a los grandes didélfidos (i.e., *Didelphis*

spp., *Philander* spp., *Lutreolina crassicaudata* y *Chironectes minimus*, además de los fósiles *Hondadelphys*, *Hyperdidelphys* y *Thylophorops*) en la tribu Didelphini, a todos los pequeños didélfidos (*Marmosa*, *Micoure[u]s*, *Thylamys*, *Monodelphis* y el género extinto *Thylatheridium*) en la tribu Marmosini, y a la especie *Metachirus nudicaudatus* en una familia aparte, Metachirini, debido a su "...curiosa combinación de caracteres..." (Reig, 1981). Este arreglo en tribus fue sustentado por análisis wagnerianos en el trabajo de Reig et al. (1987), en donde se sugiere que los Marmosini serían el grupo hermano plesiomorfo de los Didelphini + Metachirini. El reconocimiento de dos nuevos géneros (*Marmosops* y *Gracilinanus*) dentro de *Marmosa* por Gardner y Creighton (1989) no alteró, por lo menos en un principio, este arreglo taxonómico. Goin (1991) propuso elevar el rango de la tribu Marmosini a subfamilia, conservando la tribu Marmosini para incluir a todos los pequeños didélfidos excepto a *Monodelphis*, al que incluyó en una nueva tribu (Monodelphini). Otra diferencia entre este nuevo ordenamiento y el de Reig (1981) y Reig et al. (1987) consiste en el agrupamiento de *Metachirus* (Metachirini) con los didélfidos de tamaño mayor (tribu Didelphini) en la subfamilia Didelphinae. En su monografía sobre *Gracilinanus*, Hershkovitz (1992a) reconoció, en parte, la propuesta de Reig et al. (1987), pero efectuó los siguientes cambios: (1) mantuvo los nombres Didelphidae y Didelphinae, pero restringidos a los grandes géneros con cromosomas $2n=22$; (2) reunió al resto de las especies en la familia Marmosidae. Dentro de los Marmosidae este autor produjo cambios mayores, al incluir a *Metachirus* en su propia subfamilia (Metachirinae), previamente considerada una tribu de la subfamilia Didelphinae; nominó la subfamilia Marmosinae (para *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Marmosa* y *Micoureus*) y separó a los tres géneros restantes (*Thylamys*, *Lestodelphys* y *Monodelphis*) en subfamilias monotípicas (Thylamyinae, Lestodelphyinae y Monodelphiinae, respectivamente). Además, y con respecto a los "calurómidos", elevó el rango de la subfamilia Caluromyinae a familia (Caluromyidae) separando a *Glironia* en su propia familia (Glironiidae) y asignó nombres en las categorías subfamiliares para *Caluromys* (Caluromyinae) y *Caluromysiops* (Caluromysiopsinae). Estos cambios, seguramente por desconocimiento, no contemplaron la propuesta de Goin (1991), por lo que algunos taxones son indicados como nuevos (e.g., Marmosinae) o ubicados en nuevas categorías (e.g., Monodelphinae).

Durante el resto de la década de 1990, diversos trabajos principalmente moleculares (Kirsch y Palma, 1995; Kirsch et al., 1995; Patton et al., 1996; Kirsch et al., 1997) darían soporte a la diferenciación de Didelphidae en dos o más familias, con la consistente separación entre grandes y pequeños didélfidos, y la inclusión de *Metachirus*

(en una tribu separada) con los grandes didélfidos (subfamilia Didelphinae). Entre los pequeños didélfidos es donde existe la mayor discrepancia, sobre todo en lo que respecta al carácter monofilético de Marmosinae, a la dicotomía entre la tribu Marmosini y Monodelphini, y las relaciones entre estos y el resto de los didelfinos (*sensu* Hershkovitz, 1995; Goin y Rey, 1997).

A partir de principios del siglo XXI, los trabajos de Jansa y Voss (2000), Voss y Jansa (2003) y Voss et al. (2001, 2004a y b, 2005), Jansa et al. (2006) y Gruber et al. (2006) han contribuido a despejar algunas dudas sobre las relaciones filogenéticas entre los didelfinos. Algunas de los resultados que estos y otros autores recientes proponen se detallan a continuación.

En principio, y en acuerdo con los trabajos morfológicos y moleculares de fines del siglo XX, el único grupo que tiene buen sustento y es recuperado en la mayoría (sino todos) los análisis, es el que incluye a *Didelphis* spp., *Philander* spp., *Lutreolina crassicaudata* y *Chironectes minimus*. Este clado se corresponde con la tribu Didelphini (Gray, 1821), y está sustentado, al menos, por las siguientes sinapomorfías: (1) integumento caudal basalmente negro, con la punta abruptamente blanca; (2) el borde anterior de los nasales no se extiende, en vista dorsal, hasta sobrepasar el I¹, dejando expuesto dorsalmente el orificio nasal; (3) presencia de procesos postorbitales de los frontales con forma de cuerno o pirámide roma, no asociados a crestas supraorbitales (caracteres 22, 32 y 34 de Voss y Jansa, 2003; Voss et al., 2004a; 2005). En cuanto al resto de las especies, los análisis recientes mencionados arriba no dan sustento al concepto de Marmosini como grupo hermano de Didelphini, ni como grupo monofilético. La descripción de cuatro géneros nuevos (*Hyladelphys*, *Tlacuatzin*, *Chacodelphys* y *Cryptonanus*) dentro de lo que se consideraba un grupo relativamente homogéneo, y los posteriores análisis filogenéticos en los que, según se incluyeran o no estos géneros, variaba la topología y agrupamiento de los taxones, no ha hecho más que complicar nuestro entendimiento de las pequeñas comadrejas.

En lo que respecta a las comadrejas patagónicas, *Lestodelphys halli* y *Thylamys pallidior*, su posición filogenética ha resultado más estable de lo que cabría esperar. Los géneros *Thylamys* y *Lestodelphys* han sido considerados emparentados desde la descripción original del segundo como *Notodelphys* (Thomas, 1921d). En su monografía sobre *Marmosa*, Tate (1933) destacaba el probable origen común entre *Lestodelphys* y el grupo *elegans* (hoy considerado sinónimo de *Thylamys*, con excepción de *Chacodelphys formosus*) mencionando que “...*Notodelphis may have arisen from the same ancestral*

stock as the elegans group of Marmosa to which it conforms in general rather closely. The tail becomes similarly swollen in the winter. The animal has, however, become specialized with regard to food getting and food consumption, the skull and jaws being short and massive". Simpson (1972) relacionó estrechamente a *Lestodelphys* con *Monodelphis* y *Thylatheridium*, pero análisis posteriores desestimaron esta asociación a partir de varios caracteres morfológicos, especialmente la estructura de la bula auditiva (Reig et al., 1987). Entre los caracteres que comparten *Thylamys* y *Lestodelphys* se destacan los siguientes: molares más desarrollados labiolingualmente que anteroposteriormente (o compresión anteroposterior de molares), resultado de la expansión lingual del protocono y la gran metacrista de desarrollo lateral, M⁴ comprimido con el metacono muy reducido hasta casi ausente (Reig et al., 1987; Goin, 1991). Los primeros análisis de hibridación de ADN recuperaron a *Lestodelphys* y *Thylamys* como taxones hermanos, en un clado común junto con *Marmosops* y *Gracilinanus* (Kirsch y Palma, 1995). En el primer análisis con citocromo-*b*, Birney et al. (1996a) comprobaron nuevamente el agrupamiento de *Thylamys pallidior* (denominada *pusillus* por estos autores) con *Lestodelphys*. Sucesivos análisis a partir de estudios de hibridación de ADN-ADN, datos morfológicos, IRBP, DMP1 (y combinaciones de estos) en los que se incluyó a *Lestodelphys* y a *Thylamys*, confirmaron este agrupamiento (entre los dos géneros), del que actualmente quedan pocas dudas (Kirsch et al., 1997; Jansa y Voss, 2000; Voss y Jansa, 2003; Jansa et al., 2006). Además, en análisis exclusivamente morfológicos *L. halli* se agrupó con *T. pallidior*, dentro del clado *Thylamys* (e.g., Voss et al., 2005). Aún persisten dudas sobre la relación filogenética entre las especies de *Thylamys*.

El género *Thylamys* comprende al menos doce especies distribuidas predominantemente en ambientes xéricos de América del Sur, desde el centro de Perú por el oeste, la Caatinga y el Cerrado de Brasil por el este, hasta casi los 46° de latitud Sur en la Patagonia, Argentina (Tate, 1933; Redford y Eisenberg, 1992; Palma y Yates, 1998; Martin, 2003; Solari, 2003; Carmignotto y Monfort, 2006). El nombre *Thylamys* fue propuesto por Gray (1843) para diferenciar a *Didelphis elegans* Waterhouse 1839 del resto de los géneros conocidos hasta ese momento: *Didelphis* y *Marmosa*. En un principio, era aplicado a una amplia lista de especies, entre las que se encontraban representantes actuales de *Marmosops*, *Cryptonanus*, *Gracilinanus* y *Chacodelphys* (e.g., Allen y Chapman, 1897; Matschie, 1916; Cabrera, 1919; Cabrera, 1957). En la primera revisión del género *Marmosa*, Tate (1933) agrupó a las especies conocidas en cinco grupos (*cinerea*, *microtarsus*, *murina*, *noctivaga* y *elegans*) basándose en caracteres

morfológicos. Este autor caracterizó al grupo *elegans* por los siguientes rasgos distintivos: patrón de pelaje tricolor (pudiendo estar oscurecido en formas con pelo largo), separado por una banda lateral más o menos ancha que hace de transición entre los patrones dorsal y ventral de coloración; patas y uñas proporcionalmente pequeñas en relación al tamaño corporal; almacenamiento caudal de grasa (“...*the tail is believed to be subject to marked incrassation in every species*”); arcos cigomáticos poco a moderadamente expandidos de manera lateral; nasales uniformes en ancho (no ensanchándose abruptamente en la sutura naso-fronto-maxilar); bulas auditivas muy grandes (mucho mayores que cualquier otro grupo de *Marmosa*); y compresión anteroposterior de los molares. El trabajo de Tate (op. cit.) fue tan influyente que varias especies descritas con posterioridad fueron asignadas a alguno de los grupos propuestos en carácter de subgénero, aún sin una denominación formalizada. Cabrera (1957) consideró al subgénero *Thylamys* como válido (siguiendo a Gilmore, 1941) y separó a varias especies que hoy están dentro de géneros distintos (e.g., *Thylamys keaysi*, actualmente sinónimo junior de *Marmosops noctivagus*). Fue Reig (1981) [y no Creighton (1984) como indica Solari (2003)] quien elevó *Thylamys* a género pleno, aunque sin mencionar las especies en él incluidas.

Durante la década de 1980 y primeros años de 1990, *Thylamys* era reconocido como género válido, si bien poco se sabía sobre las especies que lo integraban. No había un consenso sobre la taxonomía alfa (como todavía no lo hay para algunas de las formas que habitan nuestro país), y el género necesitaba de una revisión (Bonino, 1994; Galliari et al., 1996). Hacia mediados de la década se publicaron algunos trabajos que intentaban elucidar la taxonomía del género (Palma, 1994, 1995a y b; Palma y Yates, 1996, 1998). Entre la información más importante aportada por estos trabajos se encuentra el reconocimiento de *T. pallidior* como especie válida para el norte de Chile y sur de Perú, la diferenciación entre *T. elegans* y *T. venustus* (propuesta por Tate, op. cit.), e información cromosómica y molecular de *T. elegans*, *T. macrurus*, *T. pallidior*, y una forma originaria de Bolivia que denominaron *T. pusilla* (véase el Capítulo 5). En cuanto a la filogenia de las especies de *Thylamys*, no existe aún consenso al respecto. Kirsch et al. (1997), recuperan a *T. macrurus* como la especie más basal, seguida de dos grupos claramente diferenciados: por un lado, *T. pallidior* junto a *T. bruchi*; por el otro, *T. pusillus* junto a *T. venustus* (representado por *T. venustus venustus* y *T. venustus cinderella*). Los autores no brindaron información sobre los especímenes *voucher* analizados, por lo que no puede constatar la procedencia e identidad de los ejemplares.

Un año después, y sobre la base de datos moleculares, Palma y Yates (1998) plantearon un panorama diferente, en donde *T. pusillus* y *T. macrurus* constituyen el grupo hermano de *T. venustus* (*T. elegans* de Bolivia en su trabajo) por un lado, y *T. elegans* (restringido a los ejemplares provenientes de Chile) y *T. pallidior* por el otro. Posteriores análisis de Palma et al. (2002), basados en secuencias de citocromo-*b*, recuperan a *T. macrurus* como el taxón más basal, seguido de *T. pusillus*, y luego *T. venustus*, que aparece como el grupo hermano directo de un clado que reúne a *T. pallidior* + *T. elegans*.

Solari (2003) revalida el taxón *T. tatei* para las formas del centro de Perú, asignadas previamente a *T. pallidior*, y presenta un agrupamiento basado (según él) en caracteres morfológicos y distribución geográfica. Su esquema de distribución (Fig. 5, pág. 93) no se corresponde, en principio, con la información que él mismo discute para cada taxón (véase en la Fig. 5 la distribución de *T. venustus* y lo descrito en la pág. 96), ni con otros esquemas existentes en la bibliografía (e.g., Palma y Yates, 1998; Palma et al., 2002) [Véase una discusión más detallada en el Capítulo 5].

Braun et al. (2005), también empleando técnicas de análisis del citocromo-*b*, pero con una mayor cantidad de especímenes provenientes de Argentina, llevan adelante un estudio sobre las relaciones filogenéticas del género. Entre los resultados por ellos obtenidos se destacan: (1) la posición basal de *T. macrurus*; (2) el agrupamiento como taxones más derivados de *T. pallidior* (en sus formas austral y septentrional) con *T. tatei* y *T. elegans*; (3) la posición de *T. pusillus* como grupo hermano de *T. pallidior*, *T. tatei* y *T. elegans*; (4) la posición, como grupo hermano de *T. pusillus*, *T. pallidior*, *T. tatei* y *T. elegans*, de un clado conformado por *T. cinderella* y *T. venustus* (véase Martín, MS, sobre la identidad de *T. cinderella*).

Voss et al. (2005) recuperan a *T. macrurus* (*T. pusillus* (*T. venustus* (*T. pallidior* + *L. halli*))) en análisis no-moleculares; *T. pusillus* (*T. macrurus* + *T. venustus* + *T. pallidior*) en análisis basados solamente en IRBP; y en la forma de una politomía con *L. halli* como grupo hermano, en el análisis de datos combinados (no moleculares + IRBP) pero sin incluir al taxón *Chacodelphys*. Posteriores análisis moleculares (IRBP, DMP1, RAG1) señalan a *T. venustus* y *T. pusillus* como los taxones más basales (Jansa et al., 2006; Gruber et al., 2006).

Vale la pena aclarar que todos estas propuestas filogenéticas cuentan con valores altos de soporte en sus respectivos análisis, ya sean de parsimonia, *likelihood* o bayesianos (Bremer, Bootstrap, etc.). Los mismos no se discuten aquí debido a que no es

el objetivo de esta tesis analizar la metodología implementada, sino brindar una síntesis de las sucesivas contribuciones.

De lo arriba expuesto se destaca lo siguiente: (1) las especies “centrales” en la distribución del género *Thylamys* aparecen siempre como las más basales (*T. macrurus* en mayor medida, seguida de *T. pusillus*, y luego de *T. venustus*); (2) las especies periféricas son las más derivadas, como cabría esperar en un esquema de especiación alopátrica; (3) que el centro de origen de *Thylamys*, probablemente corresponda a la región centro-oriental de Bolivia o el oeste de Paraguay (concordante con la ecoregión Chaqueña). En este contexto, sería esperable que las especies *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. pulchellus* y *T. velutinus* estuvieran más cercanas, filogenéticamente hablando, a *T. pusillus* y *T. macrurus* (debido a su distribución geográfica), y que *T. fenestrae* y *T. karimii* fueran más distantes (de manera similar a lo que ocurre con *T. pallidior*).

Con respecto a *L. halli*, la morfología craneomandibular y dentaria lo acerca más a *T. pallidior*. Estas similitudes morfológicas podrían deberse más bien a procesos de convergencia, antes que a un origen común. La historia paleontológica del género *Lestodelphys* (con sus especies *L. halli* y †*L. juga*) nos indica que los restos más antiguos provienen del centro-este de la República Argentina (Prado et al., 1985; Goin, 1999; 2001), donde habitan representantes plesiomorfos del género *Thylamys*, y no *T. pallidior*, que aparece como una de las especies más derivadas en análisis moleculares (Palma et al., 2002; Jansa et al., 2006; Gruber et al., 2006).

Futuros trabajos de campo deberían permitir la colección de especímenes pertenecientes al resto de los taxones, sobre todo de las especies no incluidas hasta el momento en ningún análisis molecular.



CAPÍTULO 4 – ANATOMÍA Y ADAPTACIONES

A pesar de su poca diversidad específica y de la importancia que tienen por ser los representantes más australes entre todos los marsupiales vivos, el conocimiento de los marsupiales patagónicos es relativamente escaso. Particularmente, en lo que respecta a la variabilidad intraespecífica de caracteres craneodentarios y exosomáticos, así como también a sus adaptaciones (véase el Capítulo 3.1). Marshall (1977, 1978) resumió la información hasta entonces conocida sobre *L. halli* y *D. gliroides*, aportando datos generales sobre estas dos especies. Lamentablemente, ambos trabajos reflejan la escasa información existente en ese momento. Por ejemplo, sólo existían, ocho ejemplares de *L. halli* como material de estudio, y la especie era conocida únicamente para tres localidades: Cabo Tres Puntas (enmendado como “Estancia La Madrugada”), Pico Salamanca y Languiño. Lo mismo ocurrió con la revisión de Patterson y Gallardo (1987) sobre *R. raphanurus*, en donde la información presentada es una transcripción directa de lo publicado por Osgood (1924, 1943), y aporta poca información novedosa. El caso de *T. pallidior* es aún peor, ya que a pesar de la importante cantidad de ejemplares colectados, su amplia distribución, y su relativa abundancia en algunas regiones, no hay consenso sobre la identidad de la especie y se sabe muy poco sobre su distribución real (Capítulo 6) y la variabilidad intraespecífica (ver más abajo).

En este capítulo se describen los rasgos exosomáticos, craneomandibulares y dentarios de las cuatro especies de marsupiales patagónicos: *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria, Microbiotheriidae), *Rhyncholestes raphanurus* (Paucituberculata, Caenolestidae), *Lestodelphys halli* y *Thylamys pallidior* (Didelphimorphia, Didelphidae). Se analiza y discute la variabilidad intraespecífica de los cuatro taxones y se compara con otros marsupiales. Adicionalmente se detallan, a partir de la observación de ejemplares en cautiverio de *D. gliroides* y *L. halli*, algunos patrones de comportamiento exhibidos por ambas especies. Finalmente, se resume la información existente sobre las adaptaciones de las cuatro especies en función de los diferentes rasgos anatómicos descriptos y algunos rasgos de comportamiento.

4.1. ANATOMÍA

4.1.1. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894.

El total de especímenes analizados, discriminados por localidad y sexo, se

presenta en la Tabla 4.1a. Del total de ejemplares analizados ($n = 128$), 73 (57%) son machos, 47 (36.7%) son hembras, y ocho (6.3%) indeterminados. La mayor cantidad de especímenes estudiados proviene de Chile, principalmente de la localidad La Picada ($n = 49$; 38.3%); seguida por el Fundo San Martín ($n = 14$; 10,9%) y la Comuna Valdivia ($n = 10$; 7,8%). Todos estos especímenes representan el 57% del total de individuos analizados. En la Argentina, los ejemplares estudiados provienen de diez localidades diferentes ($n = 19$; ca. 15%); en seis de ellas con un solo ejemplar capturado. La proporción de machos en Chile y Argentina es similar (ca. 55%), pero varía en las hembras y los ejemplares indeterminados, habiendo un mayor número de hembras en Chile (ca. 40%), y mayor número de indeterminados en las localidades argentinas (ca. 31%). [Véase el Capítulo 6 para una discusión sobre las localidades puntuales y su ubicación geográfica]

La media, *SD*, valores máximos, mínimos, el rango y el CV para cada variable morfométrica descrita y para todos los ejemplares estudiados se presentan en la Tabla 4.1b. Los mismos datos, discriminados por sexo, se presentan en la Tabla 4.1c.

Características exosomáticas

Generales.--- Externamente, *D. gliroides* tiene la apariencia de un pequeño didélfido “marmosino” (Palma, 2003), salvo por la forma, tamaño y movilidad de sus miembros anteriores y posteriores, claramente alargados, con el pollex y el hallux oponibles, y las uñas cortas (Szalay, 1994; Hershkovitz, 1999). Se destacan, entre otros rasgos, la presencia de una capa doble de pelo, claramente visible en el dorso; la presencia de vibrisas en las extremidades (además de la cabeza); la gran movilidad de la cola; el tamaño pequeño de las orejas, las que están cubiertas de pelo; finalmente, el patrón de coloración dorsal, con manchas amarronadas transversales al eje corporal sobre las cinturas escapular y pélvica, las que se unen a la línea dorsal también amarronada (Philippi, 1893a; Thomas, 1894; Mann, 1955).

Cabeza.--- El aspecto general de la cabeza es similar en proporción y forma al de un pequeño didélfido. Los ojos son grandes y están rodeados por un anillo periorcular oscuro que tiene una mayor extensión anterior que posterior. Los laterales, desde el hocico y por debajo del nivel de los ojos, poseen una coloración clara, que contrasta con el dorso de la cabeza. Las orejas son comparativamente pequeñas, cubiertas en su totalidad por pelos finos, cortos y oscuros. La disposición y cantidad de vibrisas es la siguiente: cinco filas de

vibrisas misticiales, con A3(4); B4; C5(6); D5(6); E4(6); cuatro vibrisas genales (G) (eventualmente tres); dos superciliares (S) (o supraoculares); cinco submentales (SM); y tres interramales (IR) (un ejemplar proveniente del Neuquén presenta cinco) (Fig. 4.1a).

Patas.--- El tamaño relativo de los miembros anteriores y posteriores en *D. gliroides* es similar al de didélfidos pequeños (Mann, 1955). Sus características anatómicas óseas son conservadoras en sus estructuras, las que han sido discutidas en detalle por Szalay (1982a y b; 1994). Tanto los miembros anteriores como los posteriores son didáctilos (i.e., poseen todos sus dedos separados), y presentan vibrisas aconeales, anterobraquiales medias y carpales-ulnares (Brown y Yalden, 1973). Los dedos son más largos que en cualquier didélfido de tamaño similar; las yemas de los mismos son infladas, y se aprecian largos pelos que cubren el dorso y laterales de manos y pies. Las uñas en manos y pies son delicadas, curvas y no sobrepasan en extensión a las almohadillas digitales, que son globosas. Las manos (Fig. 4.1b) presentan cuatro almohadillas (“*pads*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.) interdigitales, siendo “1” la más conspicua. Esta se encuentra agrandada y su tamaño duplica al del resto. Las almohadillas “2” y “3” están muy próximas entre sí y son de tamaño similar; la almohadilla “4” se encuentra desplazada posteriormente casi hasta la extensión posterior de “2” y “3”. Con respecto a las almohadillas metacarpales, no hay almohadilla tenar (“*thenar*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.); mientras que la hipotenar (h) (“*hipothenar*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.) es suboval y de superficie algo mayor que las interdigitales “2-3”. Los pies (Fig. 4.1c) son más grandes que las manos, con una superficie plantar $\frac{1}{3}$ más grande que estas. La cantidad y disposición de las almohadillas es similar a las de las manos, pero se encuentran más hacia la periferia plantar, generando una zona central sin almohadillas (A en la Fig. 4.1c). Las almohadillas interdigitales “2”, “3” y “4” son de tamaño similar y se encuentran en una misma línea, mientras que la almohadilla “1” es larga, de orientación oblicua con respecto al eje anteroposterior, y con una superficie que duplica el tamaño de cualquier otra. En cuanto a las almohadillas metatarsales, no hay almohadilla tenar y, a diferencia de la mano, la almohadilla hipotenar (h) es angosta y ovalada, similar en tamaño a “2” y “3”. La ausencia, tanto en los miembros anteriores como posteriores, de una almohadilla tenar, resulta un rasgo llamativo en *Dromicipo*s, sólo compartido con algunos falangéridos (Diprotodontia, Phalangeridae; Tyndale-Biscoe, 2005). Tanto en las manos como en los pies, las almohadillas se encuentran rodeadas por gran cantidad de dermatoglifos, de forma redondeada y dispuestos apretadamente. En el resto de la superficie plantar y los dedos,

los dermatoglifos son más grandes en tamaño, menos prominentes y no están tan próximos entre sí. Este rasgo no se observó en los didélfidos estudiados; el mismo no ha sido citado para los cenoléstidos (Osgood, 1921, 1924).

Cola.--- Es apenas mayor que el largo combinado de la cabeza y el cuerpo (Tabla 4.1b); la superficie ventral es de coloración más clara que la dorsal, y las escamas muestran un arreglo anular (Herskovitz, 1999). Posee una cubierta densa de pelos en toda su extensión dorsal y en la mayor parte de la zona ventral (75%), con la porción distal (25% del largo total de la cola) sin pelos. Es además prehensil, con dos plicas (*sensu* Herskovitz, 1999) que permiten curvar la punta; y cumple la función de un quinto miembro durante el desplazamiento en diferentes sustratos, tanto en ramas angostas como en jaulas o troncos grandes (Pridmore, 1994 y obs. pers.). Tiene la capacidad de almacenar grasa en su porción proximal (Mann, 1955), que es consumida durante los períodos de *torpor* diario e hibernación estacional (Bozinovic et al., 2004 y obs. pers.).

Estructura general del cráneo y el dentario

El cráneo de *D. gliroides* es similar en aspecto general al de un pequeño didélfido, pero más alto (verticalmente), con el rostro más corto y con los arcos cigomáticos amplios y las órbitas grandes. En vista ventral, tres características son las más llamativas: (1) las bulas timpánicas completamente cerradas, que ocupan la mayor parte del basicráneo, son muy globosas y grandes; (2) las fenestras maxilopalatinas son muy grandes y ocupan la mitad del paladar posterior; y (3) los dientes son de pequeño tamaño. Las mandíbulas son gráciles, con la inflexión ventral poco marcada (casi recta) y los incisivos son grandes, mientras que premolares y molares son pequeños, en comparación con didélfidos del mismo tamaño.

Huesos del cráneo.--- En vista dorsal los nasales son cortos, angostos, y sin un marcado ensanchamiento posterior. No sobrepasan anteriormente la extensión de los premaxilares. Contactan con los frontales formando una V abierta, no muy pronunciada. Los frontales no tienen procesos laterales ni se forman crestas sagitales. La constricción interorbital es muy marcada y se ubica en un punto medio de la extensión anteroposterior total de los frontales. La unión frontoparietal es amplia y mayormente recta, transversal al eje anteroposterior del cráneo, con proyecciones laterales de los parietales en la parte posterior de la órbita. Posteriormente contactan con el interparietal, que ocupa el ancho

completo del cráneo en vista dorsal. No existe una cresta lambdoidea, ni siquiera en individuos viejos (con gran desgaste dentario) (e.g., CRUB 015; CRUB 011).

En vista lateral el rostro es alto, no aguzado (al contrario de lo que se observa en *T. pallidior*, por ejemplo). El premaxilar contacta con el maxilar casi formando una línea recta, incluyendo en vista lateral al I⁵ y a la casi inexistente fosa paracarina. El maxilar contacta con el premaxilar anteriormente, con el nasal dorsalmente, tiene un angosto contacto con el frontal (dorsalmente) y contacta con el lacrimal posterodorsalmente y con el yugal en forma de cuña posteroventralmente. Está perforado por el foramen infraorbitario, que se abre anteriormente en un punto por sobre los P³-M¹. El arco cigomático no es robusto, se encuentra fuertemente inflexionado en la sutura anterior con el yugal, y su borde anterodorsal (donde contacta con el lacrimal) es muy fino y se encuentra “salido” hacia fuera de la órbita. Este borde o reborde constituye la zona de fijación del *músculo cigomático* (*M. zygomaticus*, *sensu* Turnbull, 1970). El contacto entre el yugal y el escamoso es amplio, formando el yugal una larga y delgada espina ventral, como ocurre en la mayoría de los didélfidos. El proceso postglenoideo es corto y poco robusto; la fosa glenoidea es amplia aunque superficial. Las bulas son altas y completamente cerradas por el desarrollo de tres huesos: el alisfenoides anteroventralmente, el proceso timpánico caudal del petroso posteroventralmente, y el proceso timpánico rostral del petroso ventrolingualmente (Giannini et al., 2004). La parte posterior del cráneo, incluyendo los huesos interparietal, supraoccipital y exoccipital, se expande levemente hacia atrás.

En vista ventral el paladar es de aspecto triangular, similar al de los pequeños didélfidos, pero poco aguzado en la porción anterior, la cual es más ancha y redondeada que en estos últimos (e.g., *T. pallidior*). Los premaxilares incluyen a todos los incisivos y están perforados por fenestras incisivas, cuyo tamaño ha sido objeto de opiniones contrastantes. Las mismas son pequeñas para Marshall (1978) o grandes y triangulares para Giannini et al. (2004). En los ejemplares analizados se encontró cierta variabilidad en el tamaño de las mismas, oscilando desde muy pequeñas (MACN 19142) hasta grandes (MACN 13038, MACN 48.26); las mismas ocupan la mayor parte de la región media, y posteriormente llegan al nivel de la parte anterior de los caninos. Si bien el tamaño resulta variable, la extensión posterior es relativamente constante en todos los ejemplares estudiados. El maxilar contacta levemente con el premaxilar en los ejemplares con fenestras incisivas grandes, y de manera amplia en los que poseen fenestras incisivas pequeñas (el contacto en estos es formando una V muy abierta, casi una línea recta); está

perforado ampliamente por las fenestras maxilopalatinas, que ocupan la mitad posterior de ambos huesos, y que están separadas claramente por un septo medial (Giannini et al., 2004). En algunos ejemplares (e.g., CRUB 015) el septo no está presente y las fenestras maxilopalatinas forman una gran abertura circular en el paladar, debido, probablemente, a la ruptura de el septo durante la preparación de los cráneos. El maxilar contacta posteriormente con el palatino apenas en los laterales y en el centro. El puente interptergoideo es poco robusto, y se encuentra perforado lateralmente por pequeños forámenes posterolaterales (Voss y Jansa, 2003). En el basicráneo, el pre-esfenoides es ancho y se alarga contribuyendo al septo nasal; presenta una quilla muy prominente que se extiende desde el vómer hasta el basioccipital (Hershkovitz, 1999) y que separa el paladar primario en dos. Esta quilla, o cresta esfenoidal *sensu* Giannini et al. (2004) sirve, además, como sostén del paladar blando en su región media, ya que las fenestras son muy grandes y solo están separadas por una delgada espina ósea. El pre-esfenoides contacta con el basisfenoides, en donde se observa una prolongación ventral en forma de quilla, que continúa el desarrollo óseo del pre-esfenoides pero con un menor tamaño. El basisfenoides se encuentra perforado por dos forámenes carotídeos (*sensu* Wible, 2003) bien marcados, casi en la sutura con el basioccipital. Entre el foramen carotídeo y la porción anteromedial del alisfenoides se encuentra el foramen oval, el que se abre al interior del cráneo. Para Sánchez-Villagra y Wible (2002), entre los forámenes del basicráneo se destaca lo siguiente: el tcf (foramen canal trasverso) está ausente en algunos casos, pero presente en otros (en los que se ubica anteriormente al foramen carotídeo); el canal intramural transverso está presente; el foramen proótico está presente y se ubica del lado timpánico del petroso. El contacto entre el basisfenoides y el basioccipital es amplio y ocupa todo el ancho de la región interbular, a la altura de la mayor extensión anteromedial del proceso rostral del petroso (*sensu* Wible, 2003). El basioccipital ocupa la mayor parte del basicráneo, entre las bulas auditivas, y está perforado lateralmente, en la zona de contacto con el proceso caudal del petroso, por dos forámenes: el yugular y el hipoglosal (*sensu* Sánchez-Villagra y Wible, 2002).

La bula timpánica ha sido objeto de varios estudios por su estructura completamente cerrada, única entre los marsupiales vivientes (Segall, 1969a y b). Los componentes óseos principales son cuatro: el proceso timpánico del alisfenoides (de gran desarrollo anteroventral, como en muchos didélfidos), el proceso caudal del petroso (que “cierra” la bula posterolateralmente), el proceso rostral del petroso (con desarrollo medioventral), y el ectotimpánico (que forma el cierre lateral de la bula) (Sánchez-Villagra

y Wible, 2002). Dos procesos, uno del basioccipital y otro del exoccipital, completan el “cierre” de la bula en su contacto con el basicráneo (Giannini et al., 2004). Este patrón, típico en individuos adultos, es ligeramente diferente en juveniles y subadultos, donde el ectotimpánico delimita el meato acústico (en lugar de la porción externa posteroventral del alisfenoides y la porción externa anteroventral del proceso caudal del petroso) (Giannini et al., 2004). Otros rasgos de la bula timpánica incluyen: un promontorio (del petroso) globoso; un amplio contacto entre los procesos caudal y rostral del petroso; un surco profundo en la parte anterior del promontorio (para la arteria carótida interna; Sánchez-Villagra y Wible, 2002).

Dentario.--- La rama horizontal es baja y angosta, con el borde inferior recto (no inflexionado como ocurre en didélfidos) y con la rama ascendente corta, en comparación con didélfidos de igual tamaño (e.g., *T. pallidior*). La sínfisis mandibular es corta y de orientación subvertical, apenas sobrepasando la parte posterior de la raíz del I₄, o en un punto entre los I₄-C₁. La mandíbula presenta, típicamente, un foramen mentoniano ubicado debajo del dP₁ o entre los dP₁-dP₂; y uno o más forámenes subsidiarios por delante y detrás del mentoniano. La rama ascendente tiene un borde anterior delgado que se origina a media altura del borde lingual de la mandíbula; forma un ángulo obtuso con respecto al eje mandibular. La fosa masetérica es poco profunda, en comparación con didélfidos de similar tamaño. El proceso coronoides es delgado y estilizado, mientras que el cóndilo es ancho y robusto, con un desarrollo proporcional al de la amplia fosa glenoidea. El proceso angular es fino y ventralmente inflexionado (“rod-like”, *sensu* Sánchez-Villagra y Smith, 1997).

Dentición.--- Varios rasgos generales son característicos en la dentición de *D. gliroides*: (1) el gran tamaño relativo de los incisivos con respecto al resto de los dientes y su corona espatulada; (2) la inexistencia de un diastema entre el I¹ y el resto de los incisivos; (3) el pequeño tamaño de los caninos, de aspecto recto; (4) el pequeño tamaño de los premolares y molares en relación al tamaño del cráneo (comparándolo con didélfidos de igual tamaño).

Incisivos.- En todos los ejemplares analizados, los incisivos superiores son redondeados en la base y con la corona espatulada; se expanden anterior y posteriormente por sobre la encía. Disminuyen en tamaño del I¹ al I⁵ y sus coronas contactan con el diente anterior y posterior. A diferencia de los incisivos de los didélfidos,

los I¹ no están separados del resto por un diastema; y en lugar de estar separados en la base y juntarse en la corona con una fuerte inflexión ventro-medial (e.g., *Didelphis* sp.), estos son rectos como los I²-I⁵. Los incisivos inferiores son subiguales en tamaño, con la corona ensanchada posterolingualmente, formando un zócalo marcado. El borde labial es liso y termina en una línea de corte similar a los incisivos superiores. El segundo incisivo inferior no se encuentra sobremontado (“*staggered*”). Esta condición es única entre los marsupiales, y ha servido a Hershkovitz (1995) para reconocer en *D. gliroides* un linaje basal con respecto al resto de los marsupiales vivientes (véase el Capítulo 3).

Caninos.- Los superiores son pequeños, rectos, de escaso desarrollo anteroposterior, normalmente no sobrepasan en altura a P³ (en vista lateral). Los caninos inferiores son similares en aspecto y tamaño a los incisivos, formando una línea continua de corte con estos. Se distinguen por su raíz más gruesa (larga en vista lateral) y el desarrollo de un pequeño talónido en donde se presenta una cúspide que desaparece con el desgaste. No se observaron diferencias entre machos y hembras tanto para los caninos superiores como para los inferiores.

Premolares.- Los superiores son muy similares en aspecto general (forma, en vista lateral y ventral), sólo que aumentan progresivamente en tamaño del dP¹ al P³. Existe cierta variabilidad en dP¹, tanto en tamaño como en su posición relativa, existiendo un diastema a veces entre los C¹-dP¹, dP¹-dP², o en ambas direcciones. Los premolares inferiores son pequeños, ocasionalmente se aprecian diastemas entre ellos (véase más abajo). Los tres presentan su cúspide principal desplazada antero-labialmente con respecto al eje medio del diente, rasgo que no se observa en los premolares superiores, que mantienen la estructura punzante típica de la mayoría de los didélfidos pequeños (e.g., *Lestodelphys halli*, *Thylamys* spp., *Monodelphis* spp.). Debido a este desplazamiento, se forma un talónido que se incrementa en tamaño desde el dP₁ al P₃, además de un leve, pero claramente distinguible, cíngulo lingual. Los dos premolares anteriores son subiguales en tamaño en vista lateral (MACN 19142) o con el dP₁ mayor que el dP₂ (MACN 13038), tanto en vista oclusal como lateral. El tercer premolar es siempre más grande y alto que los primeros dos, pero su altura no sobrepasa el protocónido de ninguno de los molares. Con respecto a la presencia y ubicación de los diastemas, se encontraron los siguientes patrones en la dentición superior [con las proporciones entre paréntesis]: (a) C¹DdP¹DdP²-M⁴ (76.7%); (b) C¹DdP¹DdP²DdP³-M⁴ (20%); (c) C¹DdP¹-M⁴ (3.3%); y en la dentición inferior [con las proporciones entre paréntesis]: (a) C₁DdP₁DdP₂-M₄ (58.1%); (b) C₁DdP₁DdP₂DdP₃-M₄ (22.6%); (c) C₁DdP₁-M₄

(3.2%) (d) sin diastema (16.1%).

Molares.- Los tres primeros molares superiores son subiguales en tamaño, tanto en su extensión labio-lingual como antero-posterior. A diferencia de éstos, el M⁴ está notablemente reducido, tan ancho como el largo intermedio entre los dP²-P³. La centrocrista es recta, a diferencia de la mayoría de los didélfidos neógenos (Reig, 1955; Reig et al., 1987; Goin, 1995); la plataforma estilar está reducida y se encuentra casi al mismo nivel que la cuenca del trigono. Los primeros tres molares presentan un aumento progresivo en la profundidad del ectoflexo, que es mayor en el M³. Además, se observa un ensanchamiento de la región parastilar, con el consiguiente alargamiento de la preparacrista, y una reducción de la región metastilar, con el consiguiente acortamiento de la postmetacrista. El protocono, que se encuentra en línea con el paracono, se torna más bulboso del M¹ al M², con un alargamiento de la postprotocrista. Los molares inferiores presentan un patrón similar a los superiores en cuanto a tamaño general (i.e., el M₄ se encuentra notablemente reducido). Se observa poca diferencia en altura entre la cuenca del trigónido y el talónido. El talónido es más ancho y largo que el trigónido, el que se reduce en largo del M₁ a M₃. El hipocónido se encuentra notablemente desplazado labialmente, el paracónido se encuentra reducido y es subigual en altura al entocónido, el hipoconúlido se encuentra desplazado labialmente y no está asociado (“*twinned*”) al entocónido. Los molares no presentan cíngulos de ningún tipo (Reig, 1955; Goin, 2003).

Premolares deciduos.- El único premolar deciduo que se reemplaza en *D. gliroides*, al igual que en otros marsupiales, es el tercero (dP3 por P3). El premolar superior deciduo (dP³) es $\frac{2}{3}$ más pequeño pero similar en forma y estructura al M¹. El premolar inferior deciduo (dP₃) es también similar al M₁, con cúspides menos desarrolladas, y reducido en tamaño (ca. 50% de M₁).

Anomalías dentarias.- Un 8.8 % del total de ejemplares estudiados ($n = 91$) presentó anomalías, siendo estas más comunes en los machos ($n = 6$; 12.2% o 14,3% si el ejemplar con dos anomalías es tomado en forma separada) que en las hembras ($n = 1$; 2,7%) (Martin, 2007). Las anomalías halladas se encuentran en dos categorías diferentes: presencia de dientes supernumerarios o faltantes y anomalías morfológicas (i.e., en la estructura de los dientes). En el ejemplar IEEUACH 2164, el C¹ y el dP¹ se encuentran desplazados posteriormente hacia el P³ debido a que el ejemplar carece de dP². Dos ejemplares (IEEUACH 673 y IEEUACH 674) presentaron un diente extra con forma de tarugo (“*peg-like*”) al final de la hilera molar superior (M^{?5?}). Entre las anomalías morfológicas se encuentran la presencia de dP¹ con forma de tarugo (en lugar de la forma

normal) en dos ejemplares (IEEUACH 671 y IEEUACH 681); coronas semifusionadas entre los dP1-2 (superiores en IEEUACH 687, inferiores en IEEUACH 683); y un dP³ con tres raíces y forma similar al M¹ (IEEUACH 687). En comparación con otros marsupiales estudiados, *D. gliroides* presenta anomalías en la región premolar (dientes fusionados) y molar (dientes supernumerarios), pero no se observaron anomalías en los incisivos y caninos (a diferencia de *L. halli* y *T. pallidior* que no presentaron anomalías de ningún tipo, y a *R. raphanurus*, pero véase más abajo).

Variabilidad intraespecífica

Los resultados del ANOVA no muestran diferencias significativas para ninguna de las variables, tanto exosomáticas ($p < 0.0083$) como craneomandibulares y dentarias ($p < 0.0023$; valores corregidos de Bonferroni; véase la Tabla 4.1c); esto coincide con lo expresado previamente por Hershkovitz (1999). Además, no se encontraron diferencias cualitativas que permitan diferenciar a los machos de las hembras.

Se ha especulado con la existencia de dos especies o subespecies de *Dromiciops* desde su descripción original (Philippi, 1893a y b; Thomas, 1894; Thomas, 1919c; Osgood, 1943; Greer 1965; etc.): una para la forma continental (*D. australis* Philippi) y otra para la forma de Chiloé (*D. gliroides* Thomas). Debido a que no se encontraron diferencias intraespecíficas (sexuales) significativas, se llevó a cabo un ANOVA para contrastar todos los datos continentales con los de Chiloé (Tabla 4.1d). Solamente se encontraron diferencias significativas en dos medidas: AZ (ancho cigomático) y AIM (alto mandibular). El alto mandibular (AIM) es una medida que presenta gran variabilidad de acuerdo a la edad del ejemplar estudiado, con un crecimiento alométrico positivo (Giannini et al., 2004) y un rango de variación amplio (Tabla 4.1b); por lo que su valor es muy sensible al número de ejemplares usados en un análisis de este tipo. Si bien los valores responden a una distribución normal, los valores medios pueden hallarse desplazados, generándose esta diferencia en el ANOVA. Este patrón es similar a lo observado en algunos didélfidos, como *Lutreolina crassicaudata* (Flores et al., 2003), *Didelphis albiventris* (Abdala et al., 2001) y *Lestodelphys halli* (Martin, 2005). Con respecto al ancho cigomático (AZ), esta medida es relativamente constante y posee un bajo CV; sus valores caen dentro del rango observado en la muestra continental (Tabla 4.1d), por lo que su diferencia sólo puede atribuirse a un desplazamiento en el valor medio debido a los pocos ejemplares analizados provenientes de Chiloé ($n = 4$).

4.1.2. *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

El total de especímenes analizados (Tabla 4.2a) proviene de seis localidades, y se encuentra discriminado de la siguiente manera: 37 (74%) son machos, 12 (24%) son hembras, y uno (2%) indeterminado, sobre un total de 50 ejemplares analizados. La mayor cantidad de especímenes estudiados proviene de Chile, principalmente de La Picada ($n = 31$; 62%); seguido del Fundo San Martín ($n = 9$; 18%). Del resto de las localidades sólo proceden entre tres (e.g., P.N. Vicente Perez Rosales) y un ejemplares de la muestra analizada (e.g., Chonchi). En la Argentina, el único ejemplar estudiado proviene de la localidad de Puerto Blest, en el P.N. Nahuel Huapi. La proporción entre machos y hembras es cercana a tres a uno, para casi todas las localidades (véase el Capítulo 6 para una discusión sobre las localidades puntuales y su ubicación geográfica).

La media, *SD*, valores máximos, mínimos, el rango y el CV para cada variable morfométrica descrita y para todos los ejemplares estudiados se muestran en la Tabla 4.2b. Los mismos datos, discriminados por sexo, se presentan en la Tabla 4.2c.

Características exosomáticas

Generales.--- Externamente, *R. raphanurus* tiene la apariencia de una musaraña (Soricidae, Insectivora), tanto en tamaño como en forma general (Osgood, 1924; Redford y Eisenberg, 1992). Se destacan, entre otros rasgos; una cabeza alargada en la zona rostral, el tamaño muy pequeño de las orejas y, en menor medida, los ojos; y el patrón de coloración oscuro tanto dorsal como ventralmente (en claro contraste con el patrón diferenciado que se observa, generalmente, en los didélfidos y en *D. gliroides*; Patterson y Gallardo, 1987; Nowak, 1999).

Cabeza.--- El aspecto general de la cabeza es, también, similar en forma y proporción al de una musaraña (Soricidae, Insectivora). La región nasal está muy expandida anteriormente y los ojos son muy pequeños. Al igual que el cuerpo, la coloración grisácea oscura es uniforme en la cabeza. Las orejas son comparativamente pequeñas, redondeadas, y cubiertas en su totalidad por pelos finos, cortos y oscuros. La disposición y cantidad de vibrisas no ha podido establecerse con certeza debido a que sólo se tuvo acceso a material preparado en forma de piel extendida. Se menciona, sólo a efectos descriptivos, el patrón existente en *Caenolestes fuliginosus* (Osgood, 1921), que es el siguiente: cinco filas de vibrisas misticiales (no se pudo corroborar el número de cada fila); dos vibrisas genales; sin vibrisas superciliares (o supraoculares); sin vibrisas submentales

ni interramales (Osgood, 1921; Placa 2, Fig. 1).

Patas.--- El tamaño relativo de las patas es similar al de una musaraña, en donde las manos son apreciablemente más chicas que las patas (Ade, 1993). Los miembros anteriores y los posteriores son didáctilos (i.e., poseen todos sus dedos separados), pero no presentan vibrisas salvo las carpales-ulnares, que son bien notorias (Brown y Yalden, 1973). Manos y pies poseen uñas robustas, que sobresalen por sobre la yema de los dedos. En la mano, sólo están presentes en los dedos 2, 3 y 4, faltando en el pollex y en el dedo 5, los que poseen uñas cortas y romas a diferencia del resto de los dedos. Las patas tienen uñas prominentes en cuatro de sus dedos, faltando en el hallux, donde existe una uña corta y roma (igual que en el pollex). Los dedos son más parecidos a un ratón cursorial o semicavador, como *Abrothrix longipilis*, que a los de un didélfido (obs. pers.). Las manos presentan cuatro almohadillas (“*pads*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.) interdigitales, siendo “1” la más conspicua. Esta se encuentra agrandada y es casi del doble de tamaño que el resto, más parecida en aspecto general a la almohadilla hipotenar que a una digital. Las almohadillas “2”, “3” y “4” se encuentran juntas y son de tamaño similar; la “3” se encuentra desplazada anteriormente, y la “4” posteriormente casi hasta la extensión posterior de “3”. Con respecto a las almohadillas metacarpales, no hay almohadilla tenar (“*thenar*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.); mientras que la hipotenar (“*hipothenar*”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.) es ovalada y de superficie mayor que las interdigitales “2-3”. Los pies son más grandes que las manos, con una superficie plantar del doble, y un ancho talón. La cantidad y disposición de las almohadillas es similar a las manos, pero se encuentran separadas, en mayor o menor medida, entre anteriores y posteriores, generando una zona sin almohadillas inmediatamente posterior a los dedos. Las almohadillas interdigitales “2”, “3” y “4” son de tamaño similar, con la “3” levemente desplazada anteriormente. La almohadilla “1” es corta, ensanchándose en el eje anteroposterior, y se encuentra alineada con la almohadilla tenar. Tiene la misma forma y tamaño que las almohadillas tenar e hipotenar, que se encuentran presentes y desplazadas posteriormente. Tanto en las manos como en los pies las almohadillas se encuentran rodeadas por gran cantidad de dermatoglifos, de forma redondeada y dispersa, pero no apiñados como en *D. gliroides*.

Cola.--- El largo es siempre menor al de la cabeza y el cuerpo combinados (Tabla 4.2b), con la superficie dorsal y ventral cubierta por finos pelos uniformemente coloreados. Tiene

la capacidad de almacenar grasa de manera temporal, al igual que en *D. gliroides*, *L. halli* y *Thylamys* spp. Aparentemente no es prehensil.

Estructura general del cráneo y mandíbulas

El cráneo de *R. raphanurus* está comprimido lateralmente y es alargado en el eje anteroposterior; al igual que en el resto de los cenoléstidos, y sin tener en cuenta el tamaño (que es mucho menor), es muy similar en aspecto a un peramélido (Peramelemorphia; Peramelidae; Osgood, 1921; Thomas, 1895b). Otras características destacables son las siguientes: (1) las órbitas están muy reducidas y los arcos cigomáticos están levemente expandidos lateralmente; (2) la región interorbital es ancha y la caja craneana bulbosa, redondeada, más expandida que el resto del cráneo; (3) existen dos grandes forámenes o fenestras ubicados entre los huesos nasales, maxilares y frontales (forámenes antorbitales *sensu* Osgood, 1921); (4) las mandíbulas son bajas y largas, con el borde ventral recto, sin la característica inflexión que se observa en los Didelphidae (aunque hay algunas excepciones: *Caluromys* spp., *Hyladelphys kalinowskii*; Goin, 1991; Voss et al., 2001, respectivamente); (5) los incisivos inferiores son sumamente procumbentes y comparativamente enormes; (6) los incisivos superiores I²⁻⁴ son bilobulados y de forma alargada en sentido anteroposteior.

Huesos del cráneo.--- En vista dorsal, los nasales son paralelos y presentan una expansión lateral posterior a la sutura premaxilar-maxilar, con unos enormes forámenes antorbitales. Se unen a los frontales formando una “V” pronunciada y se extienden posteriormente hasta un punto anterior al arco cigomático. Los frontales son largos, presentan senos inflados y una constricción postorbital leve a moderadamente marcada, anterior a la expansión que forma la mayor parte de la caja craneana (con cierta variabilidad intraespecífica en la constricción postorbital). No se observan procesos supraorbitales ni crestas en frontales y parietales. El contacto con los parietales es casi recto, con una leve expansión anterior hacia los laterales de la órbita. Los parietales aparecen como dos huesos netamente cuadrados, delimitados anteriormente por los frontales, anterolateralmente por un pequeño contacto con el alisfenoides, un importante contacto lateral con el escamoso, y posterolateralmente con el occipital. Posteriormente, se observó la presencia de una amplia cresta lambdoidea, muy marcada en individuos adultos (e.g., IEEUACH 951; IEEUACH 4000) pero poco marcada en ejemplares más jóvenes con menor desgaste dentario (e.g., IEEUACH 3999). En vista lateral se observa

que los nasales se extienden anteriormente casi hasta la punta de los premaxilares, formando una abertura nasal de gran tamaño. El premaxilar es largo y contacta dorsalmente con los nasales en un 60-65% hasta el foramen anteorbital, y con el maxilar posteriormente. Posee una delgada espina que se extiende desde un punto sobre el canino hasta la zona posterior de dP² (o en un punto entre dP² y P³), y contiene a los cuatro incisivos. El maxilar contacta anteriormente con el premaxilar, apenas por delante del foramen anteorbital, posterodorsalmente con el frontal y posteriormente con el lacrimal y el yugal. Está perforado por el foramen infraorbitario, el que se abre anteriormente sobre la línea media del M¹. El arco cigomático es débil y está curvado hacia arriba. El yugal contacta con el lacrimal levemente en la parte anterior de la órbita y con el escamoso hacia la mitad de la órbita, formando una espina larga sobre la base de este hueso y hasta la fosa glenoidea. El lacrimal se encuentra perforado por un solo foramen visible lateralmente, que se abre justo por encima del yugal. El escamoso ocupa una parte importante de la pared lateral del cráneo, con cierta variación posterior en su extensión, llegando hasta la cresta lambdoidea en algunos ejemplares (IEEUACH 2247), pero no en otros (e.g., MACN 20625). En vista ventral llaman la atención los enormes forámenes incisivos y las grandes fenestras maxilopalatinas. El paladar se ensancha de manera progresiva a partir del dP², alcanzando su máximo hacia el M³, para reducirse de manera marcada posteriormente. Los forámenes incisivos se extienden desde la parte anterior de I³ hasta un punto intermedio entre el dP¹ y el dP² generalmente, o posterior al dP¹ (e.g., IEEUACH 2243). Las fenestras maxilopalatinas se extienden desde la mitad del P³ hasta un punto entre los M³-M⁴, o más cerca del puente interpterigoideo; aparecen unidas en la ilustración provista por Patterson y Gallardo (1987, "*posterior palatal vacuities without median bony partition*") y se observan así en el IEEUACH 4000, pero se encuentran claramente separadas en el IEEUACH 2247 y otros ejemplares de la misma colección. Estas se encuentran separadas comúnmente en el resto de los cenoléstidos examinados (véase el Apéndice 1), y es posible que, debido a su fragilidad, este hueso se quiebre durante la preparación de los ejemplares. Las fenestras posterolaterales son muy pequeñas y no son visibles en vista ventral, sino que están ocultas por el ala anterolateral del puente interpterigoideo. Este hueso es robusto, con sus bordes curvados hacia atrás y no se extiende posteriormente, al igual que en el resto de los cenoléstidos actuales (*Caenolestes* spp. y *Lestoros inca*). El puente interpterigoideo es más angosto que el protocono del M³ y se encuentra perforado posteriormente en MACN 20625, comunicándose las fenestras posterolaterales con el basicráneo, al formarse un orificio

que queda por debajo de la abertura posterior hacia los turbinales. El pre-esfenoides es ancho y contacta ampliamente con el basisfenoides, que contacta con el basioccipital a la altura de la máxima extensión anterior del petroso, y de manera amplia también. En la región orbital, y al igual que *Caenolestes* spp., el frontal y el alisfenoides son los huesos que tienen mayor desarrollo, y el lacrimonasal ocupa la parte anteroventral de la órbita. Las bulas timpánicas son relativamente pequeñas, con poco desarrollo vertical del alisfenoides, y son similares en tamaño a las de otros cenoléstidos. No se observó en los ejemplares analizados la formación de un foramen oval secundario (a partir de una proyección (“*strut*”) del alisfenoides, como sí se observa en algunos didélfidos); en todos los casos, sin embargo, el alisfenoides tiene una extensión pequeña en forma de punta hacia delante. Este rasgo es, aparentemente, único entre los cenoléstidos estudiados; pero debe analizarse con cuidado ya que es muy probable que se rompa fácilmente durante la preparación de los cráneos.

Dentario.--- Es de aspecto estilizado, con un ancho proceso ascendente y una altura máxima debajo del M₁. El borde ventral es recto, no inflexionado, y la región anterior es baja desde el P₃, alcanzando un mínimo en la zona anterior, donde se encuentra el alvéolo del incisivo procumbente. La mandíbula tiene dos o tres forámenes: el mentoniano por debajo del P₃ y el/los otro/s entre M₁₋₂ (e.g., dos forámenes en IEEUACH 4000; tres del lado izquierdo en IEEUACH 948).

Dentición.--- Varios rasgos son característicos de la dentición de *R. raphanurus*: (1) la forma bilobulada de los incisivos superiores I²⁻⁴; (2) los amplios diastemas entre los I⁴, C¹, dP¹, dP² y P³-M⁴; (3) la reducción notable del M⁴; (4) el gran tamaño relativo de los incisivos procumbentes con respecto al resto de los dientes; (5) la presencia de cuatro dientes incisiviformes (dos incisivos, C₁ y dP₁) con la corona desplazada hacia delante y muy reducida. La distribución espacial de los dientes de *R. raphanurus* y la ubicación de los diastemas es característica: los incisivos superiores se encuentran juntos en la parte anterior, separados por un extenso diastema del C¹, que se encuentra separado del dP¹ por un diastema casi del mismo tamaño. Un menor diastema separa al dP¹ del dP², el que se encuentra muy cerca del resto de los dientes posteriores. Por otro lado, el P³ forma un continuo con los molares, y su corona se encuentra desplazada posteriormente.

Incisivos.- Todos los incisivos son de corona ancha, contactándose con el diente anterior y posterior. Al igual que en los otros géneros de cenoléstidos, los dos primeros

incisivos no están separados del resto por un diastema, como sí ocurre en la mayoría de (¿o todos los?) didélfidos, y son lingualmente cóncavos (“cerrando” la cavidad bucal con los incisivos inferiores). Los siguientes incisivos (I^{2-4}) están alargados anteroposteriormente, como en el resto de los cenoléstidos, pero tienen una estructura única: “...upper incisors with a broad anterior blade and a blunt, slightly curved, posterior cusp, the two parts separated by a deep cleft...” Osgood (1924 p.169). Además, se observa un diastema entre los I^{3-4} . Este diastema también está presente en *Lestoros inca*, pero a diferencia de lo que ocurre en *R. raphanurus*, en el cual el diastema es mayor entre los I^4-C^1 , en *L. inca* es subigual entre los I^3-I^4 y entre los I^4-C^1 . Los incisivos inferiores presentan el patrón pseudodiprotodonte característico del orden, con los primeros dos (i.e., el I_1 de cada dentario) hipertrofiados y procumbentes. Están seguidos por una serie de pequeños dientes incisiviformes en los que no se distinguen claramente los I^{2-3} del C^1 y, cuando están desgastados, del dP^1 .

Caninos.- Se observó cierta variabilidad en la forma del canino superior, siendo en algunos ejemplares caniniforme, mientras que en otros es de aspecto premolariforme (Osgood, 1924). A pesar de contar con abundante material, Patterson y Gallardo (1987) transcriben textualmente a Osgood (1924) en lo referente al dimorfismo sexual en *R. raphanurus* (i.e., que los machos tienen caninos “caniniformes”, y que las hembras los tienen “premolariformes”). De 24 ejemplares examinados para este carácter, los machos muestran una variabilidad mayor, nueve presentaron la forma caniniforme y seis la premolariforme; una hembra (IEEUACH 3578) presentó canino “caniniforme”. Bublitz (1987) utiliza este carácter para separar *R. raphanurus* de *R. continentalis*, pero sólo incluye en el análisis a dos hembras: una de Chiloé (representante de *R. raphanurus*) y una de Chile continental (asignada a *R. continentalis*), sin tener en cuenta la variabilidad intraespecífica. Los caninos inferiores son pequeños, de aspecto general incisiviforme y sin cíngulos marcados, pero con un pequeño talónido; en el ejemplar IEEUACH 3578 parece ser birradiculado.

Premolares.- Los premolares superiores aumentan en tamaño del dP^1 al P^3 , con un diastema entre el C^1 y el dP^1 , el dP^1 y el dP^2 , y el dP^2 y los P^3-M^4 . Estos dientes presentan un desplazamiento en la posición de la cúspide mayor, siendo anterior en el dP^1 , media en el dP^2 , y posterior en el P^3 , en detrimento del cíngulo posterior o talónido. Esta progresión no se observa de manera tan marcada en otros cenoléstidos (e.g., *Lestoros inca* AMNH 42685; *Caenolestes fuliginosus* MACN 13.143, MACN 31.144), en donde los primeros dos premolares presentan la cúspide central en la región anterior o media del diente. Un

patrón similar al de *R. raphanurus*, pero no tan marcado, se observó en *C. caniventer* (e.g., AMNH 47175), en el que el desplazamiento de la cúspide central es notoria. Con respecto al tamaño, el dP^1 es igual de alto que el I^4 y el dP^2 , con una forma similar al I^4 pero con la cúspide principal más aguzada; posee un talón angosto (como todo el diente) pero marcado. El premolar siguiente, dP^2 , es mayor y presenta el cíngulo anterior y el talón bien marcados, siendo el más simétrico de los tres premolares (i.e., la cúspide mayor se encuentra cerca de la mitad del diente). El P^3 es el diente más alto de todos los superiores, con un robusto cíngulo anterior y sin presencia de talón; la cresta posterior contacta directamente con la esquina parastilar del M^1 . Este diente está implantado de manera oblicua con respecto al eje anteroposterior del cráneo, y marca el comienzo del ensanchamiento del paladar, que alcanza su máximo en el M^3 , pero con poca variación respecto del ancho en el M^1 (véase la Tabla 4.2b). Los premolares inferiores también aumentan considerablemente en tamaño del dP_1 al P_3 , pero el dP_1 se confunde con el C_1 y los incisivos. En ejemplares con poco o ningún desgaste, se observa claramente un pequeño talónido en el dP_1 , también presente en el C_1 . Los siguientes premolares (dP_2 y P_3) son, en vista labial, similares en forma, pero el P_3 es casi el doble de grande que el dP_2 y tiene un talónido más ancho y marcado.

Molares.- La forma general de los molares superiores es cuadrangular, con un progresivo angostamiento de la parte posterior del diente, el consiguiente “acercamiento” del metacónulo a la StD + metacono, y una reducción notoria de la cuenca posterior del diente (entre el metacónulo y el metacono). Los primeros dos molares superiores son subiguales en tamaño, mientras que el M^3 está reducido en su porción posterior, y el M^4 es apenas un pequeño diente uniradiculado aun más pequeño que cualquiera de los incisivos y circular en vista oclusal. Los tres primeros molares tienen un metacónulo (*sensu* Abello, 2007) marcado, el que se reduce en el M^3 . En los primeros dos molares, la StD es la cúspide más alta junto con la del P^3 . Los primeros tres molares (M^{1-3}) poseen un cíngulo labial marcado; los M^{1-2} presentan un cíngulo lingual entre el protocono y el hipocono, muy reducido o ausente en el M^3 . El último molar superior, el M^4 , posee dos cúspides poco marcadas e iguales, aunque la morfología de este pequeño diente puede variar hasta ser unicuspidado. Los molares inferiores son subiguales en tamaño del M_1 al M_3 , con una marcada reducción en el M_4 . El trigónido es corto (i.e., comprimido anteroposteriormente) en los primeros tres molares, los que muestran un marcado cíngulo anterobasal; es más angosto (labiolingualmente) en el M_1 , se ensancha en el M_2 y se angosta levemente en el M_3 . El talónido es más ancho que el trigónido en los M_{1-2} , e igual

al trigónido en el M₃. En los tres primeros molares el trigónido está abierto en su cara lingual, con un cingulo que llega hasta la base del metacónido en los M₂₋₃ pero que se continúa hasta unirse con una cresta lingual que sale del metacónido en M₁. En vista oclusal, se observa un adelantamiento del metacónido hacia el paracónido; esto reduce la cuenca del trigónido y, por otra parte, hace que la pared posterior del trigónido pase de ser oblicua a transversal con respecto al eje dentario. Este patrón se presenta mucho más marcado en *C. fuliginosus* (e.g., MACN 31.144; MACN 31.143). En el talónido, la crístida oblicua llega hasta el protocónido y está muy desarrollada, “cerrando” el diente en su cara labial. Al igual que con el trigónido, la cara lingual está abierta, con el entocónido ligeramente proyectado hacia fuera (sobre todo en los M₂₋₃). Dos crestas forman una importante cuenca entre el metacónido y el entocónido, la que está delimitada labialmente por una cresta que tiene su origen en el entocónido y llega hasta la pared posterior del trigónido. Esta cuenca se reduce en tamaño del M₁ al M₃, junto con el acortamiento anteroposterior de los molares. La pared posterior del diente se “cierra” con una cresta que es más marcada en el M₁ y poco marcada en M₃, en el que se observa claramente el hipoconúlido (no visible en los M₁₋₂). El último molar (el M₄) es un diente muy pequeño, con un marcado trigónido y talónido, separados por un metacónido muy desarrollado en relación al resto de las cúspides de este diente; puede tener una sola raíz (e.g., IEEUACH 4522; IEEUACH 2250) o dos (e.g., IEEUACH 2244; IEEUACH 2247; MACN 20625).

Premolares deciduos.- Tradicionalmente se propuso que la familia Caenolestidae estaba caracterizada por la no erupción del premolar deciduo que habitualmente se reemplaza en el resto de los marsupiales (i.e., dP3), a pesar de que el P3 presentaba un patrón de erupción tardía similar al de otros marsupiales (Marshall, 1980). Recientemente se identificó la presencia de premolares deciduos rudimentarios (dP3), que carecen de función oclusal, y probablemente, no erupcionen por sobre la encía (Lockett y Hong, 2000).

Anomalías dentarias.- La presencia de anomalías en esta especie es sorprendentemente alta, con un 29,6 % del total de ejemplares estudiados ($n = 27$) (Martin, 2007). Estas se encuentran en dos categorías diferentes: presencia de dientes supernumerarios o faltantes, y anomalías morfológicas (i.e., en la estructura de los dientes). La mayoría de las anomalías se encontraron en la primera categoría, con dientes supernumerarios encontrados en dos ejemplares (IEEUACH 948, IEEUACH 2244), y dientes faltantes en cuatro ejemplares (IEEUACH sin el I⁴, IEEUACH 2245 sin el C¹, IEEUACH 4000 sin el P₃, y IEEUACH 3998 sin el M⁴). Las anomalías en la segunda

categoría están representadas por dos ejemplares en donde el M⁴ tiene forma de tarugo y presenta una sola raíz en lugar de dos (IEEUACH 949, IEEUACH 4522). Las anomalías son más comunes en los machos ($n = 5$) que en las hembras ($n = 3$), pero como se analizaron más machos que hembras, estas presentaron más anomalías en proporción (37,5% contra 29,6%). La cantidad de anomalías encontrada en esta especie es la mayor registrada hasta el momento para cualquier marsupial y/o mamífero en estado silvestre (Martin, op. cit.). A diferencia de lo descrito para *D. gliroides*, las anomalías halladas en *R. raphanurus* (y en *Caenolestes fuliginosus*) se encuentran concentradas, principalmente, en la región anterior de la mandíbula, en donde no interfieren de manera directa con la masticación.

En un reciente trabajo de revisión de los Paucituberculata, Abello (2007) consideró que la fórmula antemolar de los cenoléstidos estaba compuesta por ocho dientes, que asignó a tres premolares, un canino y cuatro incisivos (en dirección posterior-anterior). Esto implica que el número más común de incisivos, que debería caracterizar a los cenoléstidos, sería de cuatro. El patrón analizado aquí y en Martin (op. cit.) para *R. raphanurus* y *Caenolestes fuliginosus*, no dan sustento para considerar el número de ocho dientes antemolares como representativos de la fórmula completa en cenoléstidos (contra Abello, op. cit.), debido a que la gran mayoría presenta siete dientes antemolares; con la presencia de tres premolares, el canino y tres incisivos. Aun cuando las homologías de los dientes anteriores no pudieran saberse con certeza, el número más constante es de siete, encontrándose ocho dientes en algunos ejemplares, y seis en otros. La suposición de que el patrón actual más común es de ocho dientes, implica la pérdida de dos unidades dentarias para los ejemplares con seis dientes antemolares. Esta no sería la “solución” más parsimoniosa del problema, que sí podría ganar en simplicidad si se pensara en la “ganancia” o “pérdida” de un solo molar a la vez. Esto no tiene implicancias sobre la fórmula dentaria ancestral de los cenoléstidos, ya que la reversión a ocho molares, como ocurre en algunos ejemplares, podría tratarse de un atavismo (Martin, op. cit.). En resumen, lo que aquí se plantea es que la fórmula dentaria de los cenoléstidos actuales sería I4/3 C1/1 P3/3 M4/4, y no I4/4 C1/1 P3/3 M4/4.

Análisis de variabilidad intraespecífica

Se analizó el dimorfismo sexual en *R. raphanurus* mediante un ANOVA para los ejemplares continentales y otro para las medidas exosomáticas de los ejemplares provenientes de Chiloé (debido a la falta de restos craneomandibulares y dentarios de

machos). No se hallaron diferencias significativas entre machos y hembras para ninguna de las medidas analizadas (Tabla 4.2c y d).

Debido a que los ANOVA para analizar dimorfismo sexual no mostraron diferencias significativas, se agruparon machos y hembras continentales por un lado, y de Chiloé por otro. Así, se analizaron ambas muestras en busca de diferencias que permitieran apoyar o no lo propuesto por Bublitz (1987); i.e., una especie insular (*R. raphanurus*) y otra continental (*R. continentalis*). Los resultados no mostraron diferencias significativas para medidas exosomáticas (sólo hay dos hembras con medidas craneomandibulares y dentarias; Tabla 4.2e), por lo que debería conservarse el nombre *R. raphanurus* para todos los ejemplares continentales e insulares sin distinción. En cuanto a rasgos morfológicos cualitativos, Bublitz (op. cit.) señala que las hembras continentales poseen caninos diferentes de las de Chiloé, rasgo que no se evidencia en los ejemplares analizados de la colección IEEUACH; donde el patrón supuestamente típico de ejemplares insulares aparece en la muestra continental (ver más arriba).

4.1.3. *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921)

El total de especímenes analizados, discriminados por localidad, se presenta en la Tabla 4.3a. Todos los restos analizados pertenecen a localidades de Argentina, ya que la especie es endémica de nuestro país, habitando desde Mendoza hasta Santa Cruz (véase el Capítulo 6). La mayoría de los ejemplares analizados (unos 217 especímenes) proviene de cinco localidades en el noroeste del Chubut y corresponden a restos recuperados de egagrópilas. El resto de los ejemplares, proviene de alrededor de cinco localidades dispersas por toda el área de distribución de la especie. Estas localidades difieren de las presentadas en el Capítulo 6, ya que aquí solo se listan las localidades con ejemplares estudiados, y no el total de localidades para la especie. Como la mayoría de los restos estudiados proviene de egagrópilas disgregadas, en la Tabla 4.3a se listan, además, el MNI y NISP para cada localidad (sólo para los restos craneomandibulares).

El total de especímenes analizados (n), la media, SD , máximo y mínimo, rango, y CV para cada variable morfométrica descrita se presenta en la Tabla 4.3b (medidas de acuerdo a la Fig. 2.5).

Características exosomáticas

Generales.--- Externamente, *L. halli* es similar en aspecto, aunque más robusto, a las especies del género *Thylamys*. Se destacan, entre otros rasgos generales, la cola más

corta que la longitud de la cabeza y el cuerpo sumadas, el menor tamaño de las orejas y la robustez de las patas (Marshall, 1977; Nowak, 1999).

Cabeza.--- El aspecto general de la cabeza es similar en proporción y forma al de otros pequeños didélfidos, aunque resulta llamativa por su robustez; se distingue de *T. pallidior* y otras *Thylamys* por tener el rostro menos aguzado, más corto, y una región suborbital amplia y muscular. Los ojos son grandes, y están rodeados por un anillo periocular más oscuro que los pelos circundantes, pero no tan oscuro como el que se observa en algunas especies de *Thylamys* o *D. gliroides*. Los laterales, desde el hocico y por debajo del nivel de los ojos, muestran una coloración levemente más clara. Las orejas son de tamaño mediano, comparativamente más pequeñas que en las especies de *Thylamys*, desprovistas de pelo salvo en la base. La disposición y cantidad de vibrisas es la siguiente: cinco filas de vibrisas misticiales, con A4; B4; C5; D5(4-6); E5(4-6); dos vibrisas genales (G); dos superciliares (S) (o supraoculares) (Fig. 4.3a). No se observaron vibrisas sumbentales e interramales.

Patatas.--- El tamaño relativo de los miembros anteriores y posteriores en *L. halli* es similar, aunque más robusto, al de otros didélfidos pequeños. Tanto los miembros anteriores como los posteriores son didáctilos (i.e., poseen todos sus dedos separados), aunque no presentan vibrisas aconeales, anterobraquiales medias y carpales-ulnares (Brown y Yalden, 1973). Los dedos son cortos y robustos, con las yemas (almohadillas digitales) poco infladas; largos pelos cubren el dorso y los laterales de manos y pies. Las uñas tanto en las manos como en los pies son fuertes, robustas y curvas, sobrepasando ampliamente en extensión a las almohadillas digitales. Las manos presentan cuatro almohadillas (“pads”, *sensu* Brown y Yalden, op. cit.) interdigitales. Las almohadillas “2” y “3” se encuentran juntas y son de tamaño similar; las almohadillas metacarpales son pequeñas, y tanto la tenar como la hipotenar están en una misma línea y “cierran” posteriormente la palma de la mano. Los pies (Fig. 4.3b) son de tamaño similar a las manos, pero con el hallux oponible y sin uña. La cantidad y disposición de las almohadillas es similar a la de las manos. En los pies, las almohadillas interdigitales “2” y “3” son de tamaño similar y se encuentran en una misma línea, mientras que las almohadillas “1” y “4” son más grandes y largas. En cuanto a las almohadillas metatarsales, la más grande (casi el doble que las demás) es la tenar, mientras que la hipotenar se encuentra desplazada hacia el centro de la superficie plantar y continúa en

una línea con la almohadilla interdigital “4”. En manos y pies las almohadillas no se encuentran rodeadas por dermatoglifos “apretados” unos con otros, como sí ocurre en *D. gliroides*. En la superficie plantar y de los dedos, los dermatoglifos son de igual tamaño, y se encuentran “dispersos” (no concentrados o apretados).

Cola.--- Es más corta que el largo combinado de la cabeza y el cuerpo (Tabla 4.3b), con la superficie ventral de coloración más clara que la dorsal, y escamas con un arreglo anular (Voss y Jansa, 2003); cuando no tiene grasa acumulada, es más ancha que alta, con una cubierta densa de pelos en toda su extensión, tanto dorsal como ventral. Si bien la cola no es enteramente prehensil, la punta sí lo es, y es usada como un quinto miembro en algunos sustratos (e.g., jaulas de alambre; véase más abajo). Con respecto al almacenamiento de grasa, esta se acumula en toda su extensión, pasando en pocos días a tener el aspecto de una zanahoria. La grasa almacenada es consumida más o menos rápidamente, dependiendo de las actividades y acceso a alimento de la especie.

Estructura general del cráneo y mandíbulas

La forma general del cráneo en *L. halli* es similar a la de otros pequeños didélfidos (e.g., *Cryptonanus* spp., *Gracilinanus* spp., *Thylamys* spp.), pero con el rostro más acortado y los arcos cigomáticos más robustos y expandidos lateralmente. Se destacan, además, los siguientes rasgos: (1) premaxilares cortos y redondeados en su porción anterior (a diferencia de *Thylamys* spp., en los que es alargado); (2) paladar corto y ancho; (3) forámenes posterolaterales muy grandes; (4) puente interpterigoideo muy robusto; (5) porción alisfenoidea de las bulas auditivas muy grande, cerrando ventralmente al anillo timpánico.

Huesos del cráneo.--- En vista dorsal, los nasales son de bordes laterales paralelos en los primeros dos tercios, expandiéndose lateralmente en la zona de unión nasomaxilar y la sutura frontal, formando una “M” moderada (con la abertura hacia la parte anterior del cráneo), y sin una gran variabilidad intraespecífica en el ancho y largo de los nasales ($n = 14$). Estos huesos son relativamente anchos en comparación con *Thylamys*, en los que son paralelos o casi paralelos, con una forma de “M” menos marcada. La forma general en *L. halli* es similar a la presente en *Gracilinanus* spp. y *Cryptonanus* spp., pero más robusta y con una extensión posterior más ancha. Los procesos postorbitales de los frontales muestran gran variación, de moderados a bien desarrollados en algunos

ejemplares (LIEB-M-583, LIEB-M-526, LIEB-M-475, LIEB-M-341), a poco desarrollados o débilmente marcados en otros (LIEB-M-301, LIEB-M-342). Los frontales muestran crestas temporales paralelas débilmente (o apenas) desarrolladas, las que tienden a unirse posteriormente hacia la parte más angosta de la constricción postorbital (LIEB-M-638, LIEB-M-481). La presencia y desarrollo de estos procesos no está relacionada con el desarrollo de crestas temporales (LIEB-M-726, LIEB-M-583), ya que algunos especímenes tienen procesos bien desarrollados pero sin crestas y viceversa (véase Martin, 2005). Esta variación no tiene correlación geográfica (i.e., no varía de acuerdo a la localización de los ejemplares) y sólo puede interpretarse como una manifestación de la variabilidad intraespecífica. Las crestas temporales no se unen formando una cresta sagital en ninguno de los ejemplares examinados ($n = 30$).

En vista lateral se destaca la robustez de los arcos cigomáticos, sobre todo en su porción yugal. La abertura nasal es más alta que ancha; los nasales no se proyectan más allá de los premaxilares. La fosa paracarina no está muy desarrollada (en comparación con *Monodelphis* spp.), si bien es más marcada que en *Thylamys* spp. En la región orbital, el par de orbitosfenoides ocupa un área mayor que en *Monodelphis* spp. (Wible, 2003) y está más desarrollado interiormente en el cráneo. Estos huesos son más pequeños en *L. halli* que en *T. pallidior* (LIEB-M-413), en los que son mucho más largos. En algunos ejemplares se observa una “columna” posterior en el orbitosfenoides, dorsalmente al preesfenoides y en la zona visible de la fisura esfenorbital, que se forma por una perforación lateral (a veces sólo en uno de los costados, e.g., LIEB-M-416, del lado izquierdo) que atraviesa ambos huesos o no (e.g., no los atraviesa en LIEB-M-300). Esta “columna” está bien marcada en los ejemplares de *Thylamys* de Entre Ríos (asignables a *T. citellus*) y en ejemplares de la Patagonia, pero no se observa normalmente en *Thylamys venustus* y no está presente en las especies de *Gracilinanus* o *Cryptonanus*.

En vista ventral el paladar es de forma triangular, corto, ensanchándose progresivamente hacia los molares, alcanzando su máximo a la altura del M³. El puente interpterigoideo es robusto y se expande posteriormente. En cuanto a la fenestración, la mayoría de los ejemplares examinados muestra forámenes incisivos, fenestras maxilopalatinas, fenestras palatinas y forámenes palatinos posterolaterales moderadamente desarrollados. Aun así, se observó una gran variabilidad en la fenestración palatal (véase Martin, 2005; Fig. 2). En algunos ejemplares se encuentran casi completamente osificadas (LIEB-M-416) mientras que en otros las fenestras son muy grandes (LIEB-M-638; LIEB-M-475). Los forámenes incisivos no presentaron diferencias

en tamaño o forma. Las fenestras maxilopalatinas presentaron la mayor variación tanto en tamaño como en extensión, con un tamaño intermedio en la mayoría de los ejemplares. La osificación de las vacuidades mostró dos patrones principales: cerradas en su porción palatina (LIEB-M-481; LIEB-M-639), o en la unión entre el maxilar y el palatino (LIEB-M-342; LIEB-M-479). Las fenestras palatinas también muestran una clara variabilidad, desde grandes y redondeadas (LIEB-M-638; LIEB-M-475) a completamente osificadas (LIEB-M-416). En ningún ejemplar se observaron fenestras maxilares (laterales *sensu* Hershkovitz, 1992a). Los forámenes palatales posterolaterales (o fenestras posterolaterales) son grandes, ovalados, generalmente extendiéndose hasta el borde lingual del M⁴, dándole al borde posterior del paladar un aspecto ancho (lateralmente) y extendido (posteriormente). La variabilidad en la fenestración del paladar no está relacionada al desgaste dentario (e indirectamente a la edad); así, ejemplares que presentan un patrón intermedio de desgaste (aprox. 70%) también presentaron la mayor variación en la fenestración palatal, desde completamente osificado hasta altamente fenestrado. La mayor variabilidad se observó en las fenestras maxilopalatinas, donde el patrón de fenestración es similar al observado en los ejemplares más australes de *Thylamys*, asignables o *T. pallidior* (véase más abajo). En estos últimos, las fenestras maxilopalatinas son de tamaño mediano (en ocasiones las fenestras están cerradas en la sutura maxilopalatina), no poseen fenestras maxilares, tienen una variación grande en las fenestras palatinas (de presentes y grandes a ausentes y pequeñas), y las fenestras posterolaterales, que se extienden hasta (pero no sobrepasan anteriormente a) el protocono de M⁴, son proporcionalmente enormes.

En el basicráneo, el pre-esfenoides es similar a aquél descrito por Wible (2003) para *Monodelphis dimidiata*; esto es, este hueso se alarga hacia adentro de la cavidad nasal, en donde contribuye al septo nasal, se extiende anteriormente hasta un punto entre el protocono del M² (LIEB-M-583 y LIEB-M-451) y el del M³ (LIEB-M-726) y, además, contacta el palatino anterolateralmente casi hasta la sutura palatino-basisfenoides. Esto difiere de lo descrito para *Monodelphis dimidiata*, ya que en lugar de ser “rod-like” y con un crecimiento progresivo posterior, se ensancha abruptamente antes de la sutura con el basisfenoides. Este último rasgo es compartido entre *L. halli* y las especies de *Thylamys* aquí estudiadas (véase el Capítulo 5 y Apéndice 1). Las bulas timpánicas están infladas y son grandes en comparación con las de otros “marmosinos” de tamaño similar (aún más grandes que en *Thylamys pallidior*). El alisfenoides cubre la mayor parte del anillo timpánico, el cual está formado por el ectotimpánico, sin encerrarlo por completo y sin

juntarse con el petroso, dejando una pequeña abertura en la base del cráneo. Esta abertura no es tan grande como la que se observa en *Thylamys*, *Gracilinanus* o *Cryptonanus*, y muestra una graduación que va desde la condición “no cerrado” hasta “casi completamente cerrado” (*Gracilinanus* – *Cryptonanus* → *Thylamys* → *Lestodelphys*). En el resto de los “marmosinos” la bula aliesfenoidea no se extiende ventralmente. El patrón de *Thylamys* y *Gracilinanus/Cryptonanus* deja parte del ectotimpánico visible ventralmente y en diferentes proporciones (más visible en *Gracilinanus* – *Cryptonanus*; con una variación importante en *Thylamys*). Voss y Jansa (2003) señalan que la bula de *L. halli* muestra un patrón similar al de otros didélfidos, en los que el aliesfenoides presenta un “*strut*” que cierra el foramen oval secundario. Todos los ejemplares examinados para este rasgo ($n \sim 25$) presentan una lámina y no solo un “*strut*”. La diferencia con lo señalado por Voss y Jansa (op. cit.) puede deberse a que en los ejemplares aquí analizados se observa una lámina que en ocasiones está más o menos perforada, separándola como si fuese un “*strut*” y luego una lámina (e.g., LIEB-M-687). Esta perforación puede darse en un solo lado (e.g., LIEB-M-416, lado derecho) o en ambos. En el basicráneo son claramente identificables el foramen oval (que queda contenido en la lámina del aliesfenoides) y el foramen carotídeo (“cc” en Voss y Jansa, op. cit.; “cf” en Wible, op. cit.). Adicionalmente, se pudo observar otro foramen anterior al carotídeo, el que se comunica internamente con el foramen del canal transverso (*sensu* Voss y Jansa (2003)). Lo que parece ocurrir en las muestras analizadas, es que este foramen tiene una doble perforación en *L. halli*, una que queda contenida en el “*strut*” que baja del aliesfenoides, y una abertura anterior al canal carotídeo (*sensu* Voss y Jansa, op. cit.) o foramen carotídeo (*sensu* Wible, op. cit.), que perfora el aliesfenoides casi en su unión con el basiesfenoides. El mismo patrón se observó en varias especies de *Thylamys*. Esta abertura anterior al foramen carotídeo (que se observa en el ejemplar LIEB-M-479) es secundaria o proviene de una falta de osificación de esa región del cráneo. En varios ejemplares analizados, esta abertura está cerrada o en proceso de cierre (e.g., LIEB-M-416). El ejemplar LIEB-M-341 presenta un patrón diferente (parte de la variabilidad intraespecífica) en donde el “*strut*” baja directo y cierra solo al nervio V³ pero deja afuera al foramen del canal transverso, que aparece como una abertura anterior al canal carotídeo (*sensu* Voss y Jansa, op. cit.). Si se examina de cerca esta aparente única abertura, se aprecia que en realidad son dos, las que comunican con el basiesfenoides de manera interna. Este patrón contrasta claramente en vista interior con lo observado en el ejemplar LIEB-M-479. Sánchez Villagra (2001) menciona que el foramen del canal

transverso posee una conexión intramural, endocraneana. Esto no se observó en ninguno de los ejemplares analizados. En cuanto a la estructura general del alisfenoides, este aparece redondeado, con un gran desarrollo ventral que “cierra” la base del anillo ectotimpánico.

Dentario.--- Las mandíbulas son diferentes en alto y ancho de acuerdo a la edad de los ejemplares (lo cual se verifica por la posición y erupción de los dientes permanentes en la rama mandibular). Los ejemplares más viejos difieren de los más jóvenes por tener mandíbulas más altas y, en proporción, más finas (los más jóvenes muestran el patrón opuesto). El alto y ancho de la rama ascendente del proceso coronoides también presenta diferencias de acuerdo a la edad, con los valores más anchos y altos presentes en los individuos más viejos. Las mandíbulas muestran una importante inflexión ventral, la que se observa en la mayoría (¿o todos?) los didélfidos. Presenta generalmente dos forámenes, el mentoniano, que se ubica debajo del dP_1 - dP_2 , y otro por debajo del M_2 .

Dentición.--- Algunos de los rasgos más salientes de la dentición de *L. halli* son los siguientes: (1) el gran tamaño relativo de los dientes y su disposición apiñada (i.e., sin diastemas) tanto en el cráneo como en las mandíbulas; (2) la prominencia y robustez de los caninos (superiores e inferiores); (3) la compresión anteroposterior de los molares superiores (muy marcada en el M^4); (4) la reducción del talónido en todos los molares inferiores (Marshall, 1977; Goin, 1991). La variación en el tamaño y estructura dentaria observadas en esta especie es consistente con lo que se ha señalado para los “marmosinos”: una estructura serialmente repetida (los dientes molares) que han probado ser altamente adaptables a distintos tipos de alimento y que experimentaron pocos cambios durante la evolución del grupo (Goin et al. 1992; Szalay 1994).

Incisivos.- Los superiores son subiguales en tamaño. El I^1 está separado del resto de los incisivos por un pequeño diastema. Con respecto a la estructura de la corona, se observa un aumento en tamaño del I^2 al I^5 (Voss y Jansa, 2003). Los incisivos inferiores I_1 , I_3 e I_4 están curvados desde la base, mientras que el I_2 es procumbente y recto (Fig. 4.3c). Las coronas de los cuatro incisivos inferiores son del mismo tamaño aproximado, con un pequeño cingulo lingual (Voss y Jansa, op. cit.). Debido a que la mayoría de los ejemplares analizados carece de incisivos, se pudo observar y caracterizar la forma y tamaño de los alvéolos. Los superiores presentan la misma forma y tamaño, apenas decreciendo del I^2 al I^5 . Su forma es oval (a rectangular) con la mayor extensión en el eje bucolingual. Los alvéolos inferiores exhiben la condición sobremontada (i.e., “*staggered*”

sensu Hershkovitz, 1995) con una disminución en tamaño del I₁ al I₄. A simple vista los I₁₋₂ parecen emerger de un mismo gran alvéolo, separado por el alvéolo del I₃ por una trabécula y aparentemente sin que se observe alvéolo para el I₄, el cual parece compartir su raíz con el alvéolo del canino inferior. Una observación más detallada del alvéolo grande (I₁₋₂) revela una distintiva separación interna entre los verdaderos alvéolos de estos incisivos. El alvéolo del I₃ es pequeño y ventral al del I₂. En el alvéolo del canino se observa un pequeño pero distintivo zócalo donde se inserta el I₄ (de donde en realidad emerge).

Caninos.- Los caninos son grandes, de aspecto punzante, orientación subvertical, ligeramente procumbentes y sin cúspides accesorias. Los superiores son largos, llegando hasta el nivel del P³ y los molares. Los inferiores, cuando no están gastados, son subiguales en alto al protocónido del M₃ o el M₄.

Premolares.- A diferencia de otros pequeños didélfidos, los premolares de *L. halli* aumentan de tamaño del dP1 al P3, no sólo en vista labial sino también en vista oclusal. Son muy similares en forma general, con el talónido del dP2 apenas mayor que el del P3.

Molares.- Los superiores están comprimidos anteroposteriormente y aumentan de tamaño del M¹ al M³, con una reducción notoria en la región metastilar del M⁴. Presentan el protocono angosto, desplazado casi hasta formar una línea con el paracono. El ectoflexo es más marcado del M¹ al M³ y la región metastilar está muy agrandada en el mismo sentido, reduciéndose drásticamente en el M⁴. Un análisis del área molar muestra que el M³ es el diente más grande, mientras que el M⁴ tiene un área igual o apenas menor que la del M¹. El M³ muestra la mayor variación de tamaño. La disposición de las cúspides del M⁴ varía notablemente: el metacono se muestra ya como una marcada expansión posterior (LIEB-M-444, LIEB-M-459), ya como una pequeña expansión en forma de zócalo posterior de escaso desarrollo. Se observaron dos patrones diferentes en cuanto a la compresión del protocono en este diente: en un caso, la preprotocrista llega hasta la base del paracono (LIEB-M-370), en el otro, la preprotocrista continúa como un cíngulo angosto que se une con el cíngulo anterior. Los molares inferiores incrementan su tamaño del M₁ al M₄, con el trigónido mayor que el talónido, el que se encuentra comprimido tanto lateral como anteroposteriormente. En cuanto al área molar, los dos primeros muestran el mismo rango de tamaños. La mayor variabilidad se observó en el M₄, con el M₃ manteniendo su área más constante. El área molar del M₄ presenta los mayores valores de variabilidad, desde un tamaño cercano al menor valor observado en el M₃ hasta uno que duplicó el del M₃ (el M₄ mayor no se corresponde con el más pequeño M₃, sino que se verifica una

progresión). El tamaño y forma del talónido del M_4 es variable, con algunos ejemplares presentando una compresión bucolingual mientras que en otros el talónido es más ancho. Se encontró, además, variación en la disposición de las cúspides del talónido del M_4 (Martin, op. cit.; Fig. 4), desde un agrupamiento del entocónido-hipocónido-hipocónido (LIEB-M-461) hasta un extremo de separación de estas cúspides (LIEB-M-359 y LIEB-M-477). En este último caso, el talónido es ancho, lo que resulta en una mayor área molar (Tabla 4.3b). Estos patrones no son característicos de una localidad en particular, produciéndose arreglos particulares independientemente de la localidad y cantidad de ejemplares analizados.

La disposición de las cúspides en el último molar superior e inferior fue altamente variable, por lo que este carácter debería ser usado con precaución como elemento diagnóstico de la especie. El alto CV observado en el largo del M^4 está relacionado directamente con el desarrollo posterior del metacono, lo que también se refleja en una mayor área molar (con un alto CV también). El ancho del trigónido de todos los molares inferiores es mucho más constante que aquél del talónido del M_4 .

En lo que respecta a las cúspides estilares, algunos autores han señalado que *L. halli* posee una StC bien desarrollada (e.g., Godthelp et al. 1999; Solari, 2002, 2003). Sin embargo, la especie no presentó ningún desarrollo de dicha cúspide en el 92% de los ejemplares analizados ($n = 108$). Lo que aparenta ser una cúspide StC fue observada solamente en el M^1 de cuatro o cinco de los especímenes analizados, y aún así esta cúspide aparece sólo como parte de la cresta anterior de la StD. Algunos especímenes con dP^3 ($n = 5$) y sin desgaste muestran una muy pequeña cúspide C, también asociada a la StD, pero nunca separada del resto y ubicada en el ectoflexo (como menciona Solari, op. cit.). La presencia de ciertas cúspides estilares constituyen un carácter difícil de evaluar cuando la muestra es pequeña. Flores y Abdala (2001) documentaron variación en la presencia de StC en *Didelphis albiventris* y *D. marsupialis*, luego de analizar 156 cráneos, y hasta encontraron diferencias en los dentarios del mismo ejemplar. Esto es consistente con las observaciones que se presentan aquí para *L. halli*, donde la presencia de una StC no representa el patrón típico, con algunos (pocos) ejemplares con M^1 's sin desgaste presentando una pequeña cúspide en esta posición.

Premolares deciduos.- La forma de los premolares deciduos en *L. halli* se muestra en la Fig. 4.3d. La clasificación del patrón cuspidal y la estructura general es "molariforme" para el dP^3 e "intermedia" para el dP_3 (Voss et al., 2001). El porcentaje que relaciona el área oclusal del diente deciduo con respecto al diente posterior (M^1 y M_1) es 44% para dP^3

y 26% para dP_3 . El patrón radicular de los premolares deciduos es de tres para el dP_3 y dos para el P_3 . La secuencia de erupción de los últimos premolares (P^3 y P_3) y molares (M^4 y M_4) se relaciona directamente con los patrones de reemplazo dentario. Para *L. halli*, en sólo dos casos (3%) el M^4 no estaba aún en su posición final cuando el P^3 estaba todavía erupcionando (en vista labial, la mitad del diente se encontraba por encima del nivel del alvéolo). En las mandíbulas ($n = 54$) el 68.5% del proceso de erupción del M_4 precedió al del P_3 , con el M_4 completamente erupcionado cuando el P_3 permanecía aún oculto o parcialmente erupcionado. En 14 casos (29%) el M_4 todavía estaba montado en la rama ascendente del proceso coronoides cuando P_3 estaba erupcionando (la mitad del diente por encima del alvéolo en vista lateral). En sólo tres casos el P_3 estaba totalmente erupcionado y el M_4 aún montado sobre la rama ascendente del proceso coronoides y parcialmente erupcionado. Comparando el patrón de erupción de los últimos premolares permanentes, el P^3 precede apenas al P_3 . El reemplazo de los premolares deciduos muestra el mismo patrón (i.e., los ejemplares que aún tienen dP_3 ya muestran la punta del P^3 , el que emerge del alvéolo). El P^3 erupciona lingualmente al dP^3 , mientras que el P_3 lo hace apenas labialmente desde abajo del dP_3 . El orden de erupción dentaria se supone similar en el maxilar y el dentario, con los dientes mandibulares precediendo a sus antagonistas funcionales maxilares (Smith, 2000). *L. halli* muestra un patrón exactamente opuesto, por lo menos en lo que respecta a los premolares deciduos, el P_3 y el M_4 . La erupción y completo "posicionamiento funcional" del M^4 antes del P^3 es consistente con el patrón descrito para *Marmosops incanus* (Tribe, 1990). Con respecto a la funcionalidad del P_3 y el M_4 , *L. halli* muestra el mismo patrón descrito para *M. incanus* y *Micoureus* sp. (Tribe, 1990; Vidigal y Patton, 1996; respectivamente), con un P_3 funcional luego de que M_4 se vuelve completamente funcional (estando ya en posición). Recientemente, Voss y Jansa (2003: 54, Fig. 21) presentaron un análisis combinado de datos (nomoleculares + IRBP2) mostrando una relación entre cinco especies de *Marmosops*, *Gracilinanus microtarsus*, dos especies de *Thylamys* y *L. halli*. Es interesante, entonces, notar que la secuencia general de erupción de *L. halli* es la misma que la de *Marmosops*. A pesar de que los estudios de patrones de erupción dentaria en las especies mencionadas arriba no se han descrito aun, deberían ser similares si este carácter tiene algún valor filogenético. Esto agregaría soporte ontogenético a la monofilia del clado.

Anomalías dentarias.- No se encontraron anomalías a pesar de la gran cantidad de ejemplares estudiados.

Variabilidad intraespecífica

Debido a la poca cantidad de pieles disponibles en las colecciones estudiadas ($n = 9$), no se pudo llevar adelante un análisis intraespecífico para las medidas exosomáticas. En el caso de los restos craneomandibulares y dentarios, si bien no existe información sobre el sexo de los especímenes, la abundante cantidad de material permite verificar si las medidas responden a una distribución normal, lo que sería esperable si *L. halli* no tuviera dimorfismo sexual (Martin, 2005). A pesar de que los ejemplares analizados provienen de localidades muy dispersas a lo largo de la mayoría de la distribución de la especie, los caracteres presentan una distribución unimodal y los valores de cada medida caen bien dentro de los rangos calculados para una muestra co-específica. La baja variabilidad en tamaño y largo de la hilera dentaria (M_{1-4} , dP^1-M^4 , M^{1-4}) observada en la muestra (indicada por los bajos coeficientes de variación, véase Tabla 4.3b) son consistentes con aquellos encontrados en poblaciones de una misma especie (Archer y Dawson 1982; Simpson et al. 1960). Los coeficientes de variación más altos fueron encontrados en el ancho coronoideo, el ancho del cóndilo articular, el largo de las fenestras maxilopalatinas, el largo y área del M^4 y el alto y ancho del dentario. Algunos de los atributos medidos (e.g., ancho del coronoides, alto mandibular) muestran un crecimiento alométrico positivo en otros didélfidos (como *Didelphis albiventris* y *Lutreolina crassicaudata*; Abdala et al., 2001; Flores et al. 2003; respectivamente). A pesar de que los especímenes analizados aquí constituyen adultos con toda la dentición erupcionada, es esperable alguna variación con respecto a la edad. Otros atributos, como el largo y el área del M^4 o el largo de las fenestras maxilopalatinas, sólo pueden relacionarse con una alta variabilidad intraespecífica, que se observa cuando se analiza una muestra lo suficientemente grande.

Al compararse los ejemplares actuales con fósiles y subfósiles, no parece existir una diferenciación clara en tamaños, sobre todo en la hilera molar. Si bien Goin (2001) postuló la existencia de una posible variación clinal, la abundancia de restos actuales, sumados a los provenientes de la excavación llevada adelante en cueva Watkins, permitieron corroborar cierta variación en los rangos morfométricos de la especie, que contienen a los valores obtenidos de los restos fósiles y subfósiles. A pesar de encontrar materiales subfósiles de tamaño notablemente mayor, análisis de la hilera molar superior e inferior no mostraron diferencias significativas ($p < 0.01$).

4.1.4. *Thylamys pallidior* Thomas, 1902

El total de especímenes analizados, discriminados por localidad y sexo, se presenta en la Tabla 4.4a. Del total de estos ejemplares ($n = 217$), 154 (71%) son indeterminados, 37 (17%) son machos, y 26 (12%) son hembras. La mayor cantidad de especímenes ($n = 120$, 55.3%) procede de tres localidades del territorio argentino: Laguna Blanca y Punta Este (Chubut), y Casa de Piedra (La Pampa); todas corresponden a restos recuperados de egagrópilas. El resto de los ejemplares, provenientes de 48 localidades dispersas desde Bolivia hasta el sureste del Chubut, incluye como máximo seis ejemplares por localidad. La mayoría corresponde al territorio argentino ($n = 208$, 95.8%) y sólo un pequeño número procede de Bolivia y Chile. En la Argentina, los ejemplares estudiados provienen de 58 localidades diferentes, la mayoría incluyendo un sólo ejemplar. Estas localidades difieren de aquellas presentadas en el Capítulo 6 (donde se listan todas las localidades conocidas para la especie), ya que aquí solo se listan las localidades con ejemplares estudiados.

En la Tabla 4.4b se detallan la media, la desviación estándar, los valores máximos, mínimos, el rango y el coeficiente de variabilidad para cada variable morfométrica descrita y para todos los ejemplares estudiados. Los mismos datos, discriminados por sexo, se presentan en la Tabla 4.4c. Las medidas craneomandibulares y dentarias para este taxón fueron tomadas de acuerdo a la Figura 2.5.

Características exosomáticas

Generales.--- Externamente, *T. pallidior* es similar en aspecto a *L. halli* y otros pequeños didélfidos. Se destacan, entre otros rasgos generales, (1) la cola más larga que la longitud de la cabeza y el cuerpo sumadas (rasgo opuesto al de *L. halli*, véase más arriba); (2) el mayor tamaño de las orejas (Palma, 1994; Nowak, 1999); y (3) el contraste entre la coloración del pelaje dorsal, grisáceo, y el ventral, blanco puro.

Cabeza.--- El aspecto general de la cabeza es similar en forma y proporción al de otros pequeños didélfidos, con el hocico aguzado y largo, característica que distingue a *T. pallidior* de *L. halli* (que tiene el hocico poco aguzado y la cabeza más bien robusta). Los ojos son grandes y están rodeados por un anillo periorcular grueso y oscuro, el que está claramente presente en todas las especies del género *Thylamys*. Estos anillos periorculares se extienden anteriormente y, en menor medida, posteriormente. Los laterales, desde el hocico y por debajo del nivel de los ojos, poseen una coloración

levemente más clara. Las orejas son grandes y con gran movilidad, desprovistas de pelo salvo en su base. La disposición y cantidad de vibrisas es la siguiente: cinco filas de vibrisas misticiales, con A5; B4; C6; D6(5); E6(5); dos vibrisas genales (G); dos superciliares (S) (o supraoculares); y dos submentales (SM) (Fig. 4.4a). No se observaron vibrisas interramales.

Patatas.--- El tamaño relativo de los miembros anteriores y posteriores en *T. pallidior* es similar al de otros didélfidos pequeños. Tanto los miembros anteriores como posteriores son didáctilos (i.e., poseen todos sus dedos separados) y, al igual que *L. halli*, no presentan vibrisas (Brown y Yalden, 1973). Los dedos son cortos, más en las manos que en los pies, con las almohadillas digitales moderadamente infladas (i.e., más que en *L. halli* y menos que en *D. gliroides*), y largos pelos que cubren el dorso y laterales de manos y pies. Las uñas son finas y curvas, sobrepasando ampliamente en extensión a las almohadillas digitales. Las manos (Fig. 4.4b) presentan cuatro almohadillas interdigitales; las almohadillas “2” y “3” se encuentran juntas y son de tamaño similar. Las almohadillas “1” y “4” son menores en tamaño, y están desplazadas posteriormente con respecto a “2” y “3”. Las almohadillas metacarpales son diferentes en tamaño, con la tenar muy pequeña y cerca de la interdigital “1”, la hipotenar grande, extendiéndose posteriormente casi hasta la parte posterior de la palma, que es de forma subovalada y ancha. Los pies (Fig. 4.4c) son de tamaño similar a las manos, pero con el hallux oponible y sin uña. La disposición de las almohadillas difiere de las manos. Las almohadillas interdigitales “2” y “4” son de tamaño similar (en lugar de “2” y “3”), mientras que la almohadilla “3” es más corta. La almohadilla “1” es la más grande de las interdigitales de los pies. El tamaño de las almohadillas metatarsales es similar, siendo la tenar un poco mayor. En cuanto a su ubicación, la hipotenar se encuentra desplazada hacia el centro de la superficie plantar y continúa en una línea con la almohadilla interdigital “4”, de modo similar al patrón observado en *L. halli* (véase la Fig. 4.3b). Tanto en las manos como en los pies las almohadillas se encuentran rodeadas por dermatoglifos, los que son de forma redondeada y se muestran en gran cantidad (aunque no se disponen apiñadamente). En el resto de la superficie plantar y en los dedos, los dermatoglifos son de igual tamaño, apenas menos prominentes, y no se encuentran apiñados. Es llamativo que en manos y pies los dermatoglifos de los dedos, sobre todo los inmediatamente posteriores a la almohadilla digital, están ordenados de a pares. Esto contrasta con el patrón observado en *L. halli*, *D. gliroides* y en las especies de *Gracilinanus* spp., en los que los dermatoglifos de los dedos

no tienen un arreglo particular (HersHKovitz, 1992a).

Cola.--- Es más larga que el largo combinado de la cabeza y el cuerpo (Tabla 4.4b); la superficie ventral es de coloración más clara que la dorsal; las escamas muestran un arreglo anular (Voss y Jansa, 2003); la cubierta de pelos es densa en toda su extensión, tanto dorsal como ventralmente, pero está desprovista de pelo en los últimos 20 mm. Esta región es usada como un quinto miembro en algunos sustratos (e.g., jaulas de alambre), al igual que en *L. halli*, pero es más extensa que en esta especie. Con respecto al almacenamiento de grasa, ésta se acumula en toda su extensión y es consumida más o menos rápidamente, dependiendo de las actividades y acceso a alimento de la especie.

Estructura general del cráneo y mandíbulas

El cráneo de *T. pallidior* está levemente comprimido lateralmente y es alargado en el eje anteroposterior, sobre todo en la zona rostral. Se destacan, además, el rostro bajo y aguzado, el gran tamaño de las bulas timpánicas (sobre todo en su porción alisfenoidea) y el gran tamaño de las fenestras maxilopalatinas, palatinas y los forámenes posterolaterales (o fenestras posterolaterales).

Huesos del cráneo.--- En vista dorsal, los nasales son angostos y de bordes subparalelos; se expanden levemente por delante de la sutura frontomaxilar. Contactan con los frontales formando una cuña, y se extienden posteriormente hasta la máxima expansión posterior de los lacrimales. Además de los nasales, los frontales contactan anteriormente con los maxilares, anterolateralmente con los lacrimales, anteroventralmente con el palatino, posteroventralmente con el alisfenoides y posterodorsalmente con los parietales. En la mayoría de los ejemplares no se observaron procesos laterales en el frontal ni crestas supraorbitales (e.g., BMNH 2.2.2.119; BMNH 21.7.5.25; BMNH 34.11.4.181); pero en individuos adultos muy viejos (i.e., con gran desgaste dentario), se observó la presencia de leves crestas supraorbitales, las que se continúan hasta los parietales sin formar una única cresta sagital (e.g., LIEB-M-689). La sutura entre parietales y frontales es en forma de U bien marcada, con prolongaciones anterolaterales hacia el borde superior de la órbita. En ejemplares adultos, se desarrolla una cresta lambdoidea muy marcada hacia los laterales del cráneo, rasgo que se observa incipientemente en subadultos. En vista lateral el rostro es muy aguzado, aun en individuos adultos; contrastando con el patrón que se observa en *T. elegans* y *T.*

venustus, donde el rostro es más alto. Los nasales se proyectan dorsalmente “cerrando” la abertura nasal, pero no se extienden pasando el límite anterior de los premaxilares. El contacto entre el premaxilar y el maxilar se da en forma oblicua, extendiéndose desde el I⁵ hasta un punto por sobre el C¹, donde contacta con el nasal formando una cuña de grosor y extensión variable (véase Martin, MS, para una discusión de la variabilidad de este contacto en *T. venustus* y otros “marmosinos”). El maxilar no contiene al alvéolo del I⁵, si bien se proyecta en algunos ejemplares mediante una fina espina que llega hasta la mitad del diente (e.g., URC 14). Dorsalmente, contacta con el nasal, posterodorsalmente con el frontal, posteriormente con el lacrimal y el yugal, con el que limita en un amplio sector por debajo de la órbita. Se encuentra perforado por el foramen infraorbitario que abre anteriormente en un punto sobre el P³-M¹, o directamente sobre la raíz anterior del M¹. El arco cigomático es poco robusto, y se curva dorsalmente hacia la sutura del yugal con el escamoso. Las bulas timpánicas son grandes y muestran un amplio desarrollo del alisfenoides, que aparece más grande y globoso que en otras especies del género (e.g., *T. venustus*, *T. pulchellus*), sobre todo en vista lateral y ventral. Por otro lado, el desarrollo posteroventral es menor que en otras especies, dejando expuesto el ectotimpánico lateral y ventralmente. Este hueso se ensancha desde su fijación ventral sobre el petroso (Fig. 9A, p. 31, *sensu* Voss y Jansa, op. cit.), hasta casi el punto de contacto con el proceso rostral de petroso ventralmente, en donde se angosta y se curva hacia dentro de la bula. La porción referida como *pars canalicularis* del petroso tiene forma globosa (*sensu* Wible, 2003) y es bien visible lateralmente; contacta con el escamoso oblicuamente, con el exoccipital posteriormente, y rara vez contacta con el supraoccipital dorsalmente, permaneciendo abierto aun en ejemplares adultos (e.g., LIEB-M-689) la fenestra occipital posterior (*sensu* Martin, MS).

En vista ventral, es llamativo el angostamiento progresivo del paladar, formando un triángulo isósceles que alcanza su punto más ancho en la región metastilar de M³, y su vértice apenas por delante de los incisivos. La región premaxilar se encuentra perforada por dos largas y angostas fenestras incisivas, que abarcan desde I³ hasta la mitad posterior de C¹. El premaxilar se angosta progresivamente hasta el canino, conteniendo la poco profunda fosa paracanina. El contacto premaxilar-maxilar en la zona media forma una V invertida y abierta, debido al desplazamiento labial de las fenestras incisivas. El maxilar se encuentra perforado por dos largas fenestras maxilopalatinas, que se extienden desde el cíngulo posterior de P³ hasta un punto entre M³/M⁴ (e.g., BMNH 34.11.4.181; URC 14) o la parte posterior de M⁴ (e.g., LIEB-M-689). No se observaron

fenestras maxilares en ninguno de los ejemplares analizados ($n = 70$), lo que contrasta con lo observado en ejemplares de *T. venustus*, *T. citellus* y *T. pulchellus*; además de otros pequeños didélfidos como *Gracilinanus* spp. Se observó cierta variación en el tamaño de las fenestras maxilares, pero la mayoría de los ejemplares presentan fenestras grandes y redondeadas. Los forámenes posterolaterales son muy grandes, extendiéndose anteriormente hasta un punto que sobrepasa el protocono del M^4 y, posteriormente, hasta el puente interpterigoideo. El paladar se extiende posteriormente y tiene sus bordes laterales inflexionados, como describen Voss y Jansa (op. cit.) para varios otros didélfidos. En el basicráneo, el pre-esfenoides tiene forma de espina delgada, que contacta lateralmente con el palatino, el pterigoides y, posteriormente, con el basisfenoides. Este hueso contacta lateralmente y de manera superficial con el pterigoides; pero internamente lo hace con el alisfenoides hasta el foramen carotídeo. Posteriormente contacta con el basioccipital, e internamente lo hace con una extensión anterior del petroso. *T. pallidior* presenta una proyección anterior del alisfenoides (“*strut*” *sensu* Voss y Jansa, op. cit.) que encierra el nervio trigémino (V^3), formando un foramen oval secundario. Esta proyección presenta una gran variabilidad intraespecífica, formando una lámina en algunos ejemplares adultos (e.g., LIEB-M-689) o simplemente como una barra de mayor o menor grosor en otros ejemplares (e.g., BMNH 2.2.2.116). Lo mismo ocurre con los forámenes y fenestras del basicráneo, encontrándose en número y forma variables. El foramen carotídeo es redondo y grande, pero con cierta variación tanto en tamaño como en ubicación. En algunos ejemplares, el foramen del canal transversal se ubica anterolateralmente al foramen carotídeo, en algunos ejemplares el foramen del canal transversal es intramural, pero en otros ambos forámenes están juntos, en una sola abertura (Sánchez-Villagra y Wible, 2002; Martin, obs. pers.). Esto es parte de la variación intraespecífica, y responde al patrón de variación observado también en *L. halli* (ver más arriba). Además, ambos géneros (*Lestodelphys* y *Thylamys*) comparten un patrón de desarrollo similar en lo que respecta a los procesos caudal y rostral del petroso, que oculta en vista lateral a la fenestra coclear (*sensu* Voss y Jansa, op. cit.; véase también Sánchez-Villagra y Wible, op. cit.). En lo que respecta a la extensión y desarrollo del resto de los huesos del basicráneo, el patrón es muy similar a lo observado en *L. halli*.

Mandíbulas.--- El aspecto general es grácil y delicado. La rama horizontal es baja, aumentando en altura desde la sínfisis hasta alcanzar su mayor tamaño debajo de M_3 , donde presenta una inflexión marcada; este es un rasgo compartido con la mayoría de los

didélfidos. La rama ascendente tiene su borde anterior casi recto, formando un ángulo cercano a los 90° con respecto a la rama horizontal. La fosa masetérica es poco profunda y su borde ventral es fino y poco desarrollado.

Dentición.--- Los rasgos más característicos en la dentición de *T. pallidior* son: (1) el amplio ectoflexo en el M³; (2) la compresión anteroposterior del M⁴; (3) el gran desarrollo del cóngulo anterobasal; y (4) la reducción del talónido del M₄.

Incisivos.- Los incisivos superiores son pequeños, los primeros se encuentran separados del resto por un pequeño diastema; aumentan en tamaño del I² al I⁵ y tienen la corona simétricamente romboidal y los filos anterior y posterior subiguales (Voss y Jansa, op. cit.). Los inferiores concuerdan en forma general con el patrón descrito por Voss y Jansa (op. cit.), i.e., son subiguales y con una cúspide lingual distintiva. El segundo incisivo inferior (I₂) presenta un patrón similar, aunque menos marcado, al de *L. halli* en cuanto a su orientación procumbente.

Caninos.- Los superiores son finos, punzantes y, en vista lateral, parecen menos procumbentes que en *Thylamys elegans*. No poseen una cúspide posterior. Los caninos inferiores son pequeños, casi rectos, y no presentan cúspide posterior.

Premolares.- Los tres premolares superiores tienen una estructura similar y aumentan en tamaño progresivamente del dP¹ al P³, siendo el dP² y el P³ subiguales en vista lateral. El P³ tiene un talónido amplio y es el más ancho (en vista oclusal) de los premolares superiores. Los premolares inferiores presentan el mismo patrón que los superiores, siendo el dP₂ subigual al dP₃. Se observó cierta variabilidad (posiblemente clinal) en el ancho del talónido del segundo premolar (dP² y dP₂), estructura que parece ensancharse progresivamente en los ejemplares examinados según un patrón de distribución Norte-Sur (los ejemplares del norte con talónidos levemente más angostos que los del extremo sur).

Molares.- Los molares superiores incrementan su tamaño del M¹ al M³, con una reducción muy marcada en el M⁴, y se encuentran más extendidos en el eje buco-lingual que en el anteroposterior, patrón que comparten con *L. halli* (véase más arriba). El último diente está marcadamente comprimido en sentido anteroposterior, aunque su ancho es igual o mayor a la del M³. La estructura de cúspides y crestas se repite del M¹ al M³, con un protocono bulboso y robusto y un ectoflexo que se hace más profundo del M¹ al M³. Todos los ejemplares analizados presentan el ectoflexo muy amplio en el M³, algunos con pequeñas crenulaciones que simulan (pero no son) una StC. A pesar de la diferencia de

tamaño (menor) con respecto a los molares de *T. elegans* y *T. venustus*, la postmetacrista es tan larga como en estas especies y está muy desarrollada.

En el M⁴ es notable la reducción del metacono y el gran tamaño relativo (en relación con el metacono) del paracono. La preprotocrista no forma un cíngulo anterior en ninguno de los molares (como ocurre a veces en *L. halli*), sino que termina en la base del paracono. La preparacrista no forma el borde anterior del diente en M⁴ sino que existe un muy marcado cíngulo. En los molares inferiores es notorio el tamaño del cíngulo anterobasal, que “encaja” en el talónido del diente anterior ocupando casi todo su ancho (este patrón se observa también en *T. karimii* de Brasil, véase el Capítulo 5). Se observa una progresión en el tamaño de los molares desde el M₁ al M₄, con el área molar del M₃ ≤ M₄, y una reducción en el talónido del M₄ similar al patrón observado en *L. halli*, pero menos marcado.

Premolares deciduos.- *T. pallidior* presenta el patrón parcialmente premolariforme descrito por Voss et al. (2001), tanto para los premolares deciduos superiores como para los inferiores. Un rasgo único dentro de *Thylamys* es el dimorfismo sexual que se observó en los premolares deciduos inferiores de cuatro ejemplares provenientes de Casabindo y Alfarcito, en la Puna de la provincia de Jujuy (Fig. 4.4d). En los machos (e.g., BMNH 19.8.2.35, BMNH 19.8.2.36) los premolares tienen un “paracónido”, un “protocónido” muy marcado, y un “metacónido” levemente desplazado hacia atrás, además de un “talónido” amplio con dos cúspides claras. En las hembras (e.g., BMNH 19.8.2.40; BMNH 21.11.1.105), este diente no presenta “metacónido”, y el “talónido” se encuentra reducido. Esta diferencia no se encontró en los premolares superiores deciduos. Este patrón difiere de lo reportado por Voss y Jansa (op. cit.), en donde *T. pallidior* es descrita como presentando un patrón parcialmente molariforme, con un par de cúspides en el dP3 pero sin un “metacónido” (como se muestra para *Marmosa murina*).

Anomalías dentarias.- No se encontraron anomalías en ningún ejemplar analizado.

Variabilidad intraespecífica

Se analizó el dimorfismo sexual en *T. pallidior* en base a medidas exosomáticas, de cráneos y mandíbulas a lo largo de toda su extensión latitudinal mediante un ANOVA. Los resultados (Tabla 4.4c) muestran que *T. pallidior* no es una especie dimórfica, por lo menos en lo que respecta a la morfometría, lo que parece ser común en el patrón de los pequeños didélfidos con excepción de *Monodelphis* spp. Esto coincide con lo descrito por Solari (2003) para un grupo de especímenes provenientes de Bolivia, sur de Perú, y norte

de Argentina y Chile.

Debido a la gran extensión latitudinal y longitudinal de la especie, y a los efectos de comprobar si existe un patrón de variación clinal en alguno de estos ejes se llevó adelante un análisis de componentes principales (PCA). Las variables usadas fueron las cuatro medidas morfométricas que tienen el menor CV (i.e., largo de la hilera molar y premolar, superior e inferior), que se contrastaron con la latitud y la longitud. Los resultados (Fig. 4.4.e1 y 4.4.e2) muestran que no existe un patrón claro o diferenciable entre las poblaciones, tanto en el eje latitudinal como longitudinal (los dos ejes explican el 88,4% de la variación en latitud, y 87,3% de la variación en longitud). En ambos ejes las poblaciones más septentrionales (Bolivia, Jujuy) se encuentran dentro del rango de tamaños que va desde Neuquén y Río Negro hasta La Pampa, Catamarca y Mendoza. Los abundantes registros del Chubut están dispuestos en la zona media de tamaños. Esto concuerda con lo que se debería esperar para valores de una única especie, como se propone en este trabajo.

4.2. ADAPTACIONES

El concepto de adaptación, en el sentido usado actualmente en Biología, fue propuesto originalmente por Darwin (1859) como el mecanismo detrás de la selección natural, y en última instancia, de la evolución de los taxones (Amundson, 1996). Según sus palabras “...*an adaptation is any feature of an organism that arose as a consequence of natural selection and hence enhances the fitness of the individual*” (Darwin, 1859). Este concepto implica que un carácter o característica (“*feature*”) que “mejora” la adaptabilidad de un determinado organismo para un determinado proceso o función, será retenido por efecto de la selección natural (Reznick y Travis, 1996). En este sentido, una adaptación se refiere tanto a un proceso como al producto o resultado de ese proceso (Amundson, 1996). A modo de ejemplo: un animal cuya dentición está adaptada a triturar frutos ha sufrido un proceso de adaptación desde una condición inicial en sus dientes (no exclusivamente adaptados para la ingesta de frutos), hasta la nueva morfología “adaptada” al consumo de frutos. Una adaptación, ya sea que se tenga en cuenta el proceso adaptativo o el producto de ese proceso, implica una especialización hacia una condición diferente de la inicial; y también implica un concepto relacional (o de relación) entre el proceso, el estado (o situación), y el carácter individual. El proceso adaptativo implica una pertenencia (“*fitting*”) entre una cosa y la otra. El estado (o situación) se refiere a la relación entre el organismo y el ambiente al cual está adaptado. El carácter

corresponde a la “parte” del organismo que está modificada para cumplir cierta función biológica (Amundson, op. cit.). Teniendo en cuenta estos conceptos, se discuten a continuación algunas de las adaptaciones (como procesos y caracteres [*traits*]) de los marsupiales patagónicos.

Los marsupiales patagónicos habitan ambientes sometidos a condiciones extremas, determinadas principalmente por fluctuaciones bruscas de temperatura y precipitaciones tanto diarias como estacionales (Paruelo et al., 1998). Entre las características morfológicas (anatómicas) y fisiológicas de estas especies, se destaca su pequeño tamaño, una dieta predominantemente animalívora, el almacenamiento caudal de grasa, la capacidad de entrar en sopor (“*torpor*” en inglés) y en estados variables de hibernación (o sopor profundo), y bajas tasas metabólicas basales (BMR, por su nombre en inglés), en comparación con los mamíferos euterios (Morton, 1980; Geiser, 1994; McNab, 2005; Tyndale-Biscoe, 2005). Estas características pueden considerarse adaptaciones en el sentido descrito más arriba, ya que les confieren la capacidad de poder subsistir en los ecosistemas de la región. Todas estas adaptaciones (y otras) están, en cierta manera, relacionadas entre sí, pero son consecuencia directa del tamaño corporal de las especies (Lee y Cockburn, 1985; Geiser, 2003).

4.2.1. Alimentación. Es muy escasa la información disponible (y la que existe es más bien anecdótica) sobre las dietas y patrones de alimentación en tres de las cuatro especies de marsupiales patagónicos (Birney et al., 1996a). Para *D. gliroides*, por el contrario, existen abundantes registros (también parcialmente anecdóticos) sobre sus preferencias dietarias tanto en cautiverio como en estudios estomacales de ejemplares capturados (Meserve et al., 1988; Hershkovitz, 1999, y literatura allí citada). La especie estaría caracterizada por una dieta omnívora, con una tendencia mayor a la frugivoría. Amico y Aizen (2000) documentan el consumo de frutos del quintral (*Tristerix corymbosus*), una planta hemiparásita del bosque andinopatagónico, siendo *Dromiciops* un dispersor natural de las semillas de esta planta. En un ejemplar mantenido en cautiverio (véase más abajo) se comprobó la preferencia de la especie por frutos, al consumir siempre trozos de manzana antes que cualquier otra fuente de alimento (e.g., carne cruda, pollo crudo, salchicha, salmín, galletitas, dulces varios), con excepción del paté (pasta comercial de hígado), el cual era consumido rápidamente. Los trozos de manzana suministrados eran raspados por los incisivos inferiores cerca del pericarpio (Fig. 4.5), hasta lograr un espesor tal que permitiera su manipulación. La “cáscara” no fue

consumida en ninguna ocasión.

Para *R. raphanurus*, se ha señalado su preferencia por lombrices, larvas de insectos, musgos y hongos (Meserve et al., 1988).

Para *L. halli* existen algunos datos puntuales referidos a un único ejemplar mantenido en cautiverio, y al contenido estomacal de otros tres capturados en Los Menucos, provincia de Río Negro (Pearson, 1995; Birney et al., 1996a); además de la referencia hecha por Thomas (1921d) en la descripción original. Un único ejemplar fue capturado y mantenido en cautiverio durante más de dos meses. En este lapso de tiempo se observó la preferencia de *L. halli* por la carne cruda. Además, se lo puso en contacto con un roedor (*Abrothrix olivaceus*) al que devoró en una manera similar a la descrita por Birney et al. (1996a), a saber: un rápido ataque sobre el cuello del ratón, que culminó con su muerte casi inmediata; el aseo previo a la alimentación; el consumo primero del cerebro y luego la cabeza completa, con dientes incluidos. El consumo del resto del cuerpo fue llevado a cabo en dos momentos separados por períodos de descanso de 3 a 5 horas. Este patrón es consistente con las observaciones realizadas en un ejemplar de *Lutreolina crassicaudata* (F. Goin, com. pers.).

Para *T. pallidior*, la poca información existente sugiere una dieta omnívoro-insectívora, con fluctuaciones de acuerdo a la disponibilidad del alimento, que varía a su vez con la época del año (Ojeda y Tabeni, 2007).

4.2.2. Almacenamiento caudal de grasa. Entre los micromamíferos que habitan ambientes extremos o con fluctuaciones en el suministro de alimento, se destaca una adaptación que permite la reserva de energía en la forma de grasa caudal (Morton, 1980). Esta adaptación es común en muchos de los pequeños dasiúridos que habitan el desierto central australiano, además de estar presente en algunos roedores, insectívoros, y lemúridos, y las especies del género *Thylamys* (Morton, 1980; Solari, 2003). El almacenamiento caudal de grasa también está presente en *Dromiciops*, *Rhyncholestes* y *Lestodelphys*, que representa, junto al *torpor* diario e hibernación, una convergencia de singular valor adaptativo. La información sobre el total de kilocalorías almacenadas, así como también la velocidad con que esa grasa es metabolizada, permanecen desconocidas en los marsupiales patagónicos. En el ejemplar de *L. halli* mencionado arriba, la cola incrementó su tamaño rápidamente en cautiverio y con alimento constante. En poco más de una semana la cola pasó de estar flaca y comprimida dorsoventralmente a tener el aspecto de una zanahoria, con un diámetro cercano a los dos centímetros. A

pesar de que *Caenolestes* spp. y *Lestoros inca* habitan ambientes también extremos (páramo y subpáramo, por encima de 1800 m.s.n.m.), el almacenamiento caudal de grasa solo ocurre en *R. raphanurus* (Albuja y Patterson, 1996; Tyndale-Biscoe, 2005).

4.2.3. Torpor e hibernación. Otra de las adaptaciones que presentan los marsupiales patagónicos incluyen la entrada en estados de sopor (“*torpor*” en inglés) e hibernación. Durante el sopor, la temperatura corporal decae de $\sim 35^{\circ}\text{C}$ a valores entre 11°C y 28°C (dependiendo de la especie) y la BMR baja hasta valores entre 10-60% respecto de la tasa normal. En contraste con esto, durante la hibernación (o sopor prolongado) la temperatura corporal desciende hasta valores entre 1°C - 5°C , mientras que la BMR alcanza valores de 2-6% (Geiser, 1994; Bozinovic et al., 2004). Existe también una diferencia en cuanto a la duración de estos dos “estados”, el sopor puede presentar patrones diarios o de varias horas, mientras que la hibernación puede durar entre 5 – 23 días (Geiser, 1994). Ambos estados son inducidos, principalmente, por una disminución en la temperatura ambiente y la privación de alimento (Geiser, 2003; Bozinovic et al., 2004). Los dos tipos han sido documentados para *D. gliroides*, pero se desconoce su ocurrencia en el resto de los marsupiales patagónicos. Condiciones de *torpor* diario han sido documentadas para *T. elegans*, por lo que siguiendo el criterio arriba mencionado podría suponerse su ocurrencia en *T. pallidior* (Bozinovic et al., 2005). Este fenómeno no había sido documentado hasta ahora para *L. halli* (Morton, 1980; Lee y Cockburn, 1985). A pesar de no contarse con el equipo apropiado para medir satisfactoriamente este proceso, el ejemplar que se mantuvo en cautiverio durante el desarrollo de este trabajo permitió observar lo siguiente: (1) ante la privación de alimento, *L. halli* entra en un estado de sopor del que se despierta rápidamente y como sobresaltado; (2) ante la privación de alimento sostenida y disminución de la temperatura ambiente, *L. halli* entra en un estado de sopor prolongado, del que despierta lentamente y sin sobresaltos, como si estuviera perdido o desconcertado; (3) la duración del estado de sopor diario ocurrió entre 2 y 7 horas, mientras que el sopor prolongado duró al menos 4 días.

Esta adaptación parece estar relacionada directamente con la necesidad de prolongar el uso de las reservas de grasa (caudal en los marsupiales), manteniendo el cuerpo funcionando con un mínimo de recursos energéticos posibles (Morton, 1980; Geiser, 1994, 2003; Bozinovic et al., 2004, 2005).

No relacionado con el sopor y la hibernación, pero relevante en función de la conservación de la temperatura corporal, pudo observarse que la postura de descanso o

al dormir de *D. gliroides* y *L. halli* es diferente a lo registrado para *Didelphis albiventris* y *Monodelphis domestica*. En la postura de descanso “típica” documentada por Streilen (1982) para *Didelphis* y *Monodelphis*, los ejemplares estudiados duermen de costado, con las extremidades más o menos extendidas de acuerdo a las condiciones ambientales, asumiendo una postura arrollada hacia delante (con la cabeza entre las manos y debajo del vientre) sólo ante condiciones climáticas adversas (lluvia, descenso brusco de temperatura, etc.; Streilein, 1982). En los ejemplares mantenidos en cautiverio se observó que ambas especies duermen típicamente enrolladas hacia delante, con la cabeza pegada al vientre y entre las extremidades anteriores, con el hocico entre las posteriores y la cola pegada a alguno de los costados del cuerpo. Esto podría ser otra adaptación en función de las condiciones ambientales patagónicas, que deberá ser corroborada con la observación de más ejemplares y otras especies.

4.2.4. Relaciones entre tamaño, alimentación y BMR. El pequeño tamaño (< 80 g.) que tienen los marsupiales patagónicos podría representar un problema para el mantenimiento de una tasa metabólica estable (constante), debido a la relación estricta entre superficie y volumen corporal, que aumenta la pérdida de calor por convección (Hildebrand, 1974; Bozinovic et al., 2004). Estudios sobre otros pequeños marsupiales (principalmente dasiúridos), han demostrado que, aun en reposo, las BMR son relativamente altas cuando los animales son expuestos a bajas temperaturas del aire, debido a la relación existente entre la superficie y el volumen corporal (Geiser, 2003). Los cuatro marsupiales patagónicos son, además, predominantemente nocturnos, lo que representa un problema adicional; ya que es durante la noche cuando se registran las temperaturas más bajas, incrementándose así la pérdida de calor. En contraposición a esto, debe tenerse en cuenta que es durante la noche cuando las fuentes de alimento se encuentran activas (principalmente insectos y roedores), y están más fácilmente disponibles. Esto aumentaría los valores positivos en el balance energético total, ya que la pérdida de temperatura se vería compensada por el menor tiempo e intensidad en la búsqueda de alimento (forrajeo). Otro factor determinante, sobre todo para las especies de ambientes áridos, se relaciona con el balance hídrico (Díaz y Cortés, 2003). Concentrando las actividades de forrajeo durante la noche, no solo se incrementan las posibilidades de obtener alimento más rápidamente (y con menor gasto energético), sino que disminuye la pérdida de agua por evapotranspiración (Schmidt-Nielsen, 1964).

Se ha documentado, además, el uso intenso del ambiente en su componente

vertical para *D. gliroides* y *T. pallidior* (Mann, 1955; Corvalán, 2004), con el consiguiente incremento energético que implica trepar (Geiser, 2003). Estudios recientes sobre el uso de energía y sopor en *D. gliroides* han demostrado que la especie presenta una conductancia del 92,5% con respecto al valor esperado para un euterio, y una BMR del 82.9% y el 58.6% de los valores predichos para metaterios y euterios, respectivamente (Bozinovic et al., 2004). Para compensar por la pérdida de calor usada en los procesos de termorregulación, *D. gliroides* entra en períodos de sopor diarios e hibernación prolongada (ver más arriba). Si bien no hay estudios energéticos sobre *T. pallidior*, un trabajo realizado con *T. elegans* aporta información que podría ser extrapolable a esta especie (¿y a *L. halli*?) (Bozinovic et al., 2005). A diferencia de lo descrito para *D. gliroides*, esta especie presentó una conductancia del 87,5%, con una BMR del 112,3% y el 85,3% de los valores predichos para metaterios y euterios, respectivamente. Estas tasas son consistentes con los valores esperados para los marsupiales, siempre menores que los de los mamíferos euterios de similar tamaño (McNab, 1978, 1986, 2005). Por otro lado, se observó una diferencia entre *Thylamys* y *Dromiciops* en lo que respecta a la BMR esperada (predicha) para los marsupiales (*Thylamys* >> *Dromiciops*). McNab (1978) demostró que los marsupiales neotropicales tienen BMR más altas que los australianos, por lo que Bozinovic et al. (2004) atribuyen esta diferencia a una cuestión filogenética, en concordancia con las relaciones entre *Dromiciops* y Australidelphia.

La alimentación no tiene una relación directa con la BMR, por lo menos en lo que respecta a los marsupiales (McNab, 2005). A pesar de tener hábitos alimentarios que permitirían altas tasas metabólicas como en los euterios, los marsupiales carnívoros (incluyendo a los insectívoros y a algunos con dietas omnívoras) y los pastadores (“grazers”) tienen bajas BMR, principalmente asociadas con el costo de termorregulación (McNab, 2005). Esto no ocurre con las tasas metabólicas a campo (“FMR” por sus siglas en inglés), que miden el uso energético de los recursos en la vida libre y serían mucho más variables (que BMR); con una dependencia directa no sólo de la masa corporal, sino del sexo y del estado reproductivo del ejemplar estudiado, además de la estación (Hume, 1999; 2003).

4.2.5 Desplazamiento y uso del hábitat. Como se mencionó anteriormente, *D. gliroides* y *T. pallidior* hacen un uso del ambiente en el plano vertical aparte del horizontal. Un ejemplar de *D. gliroides* mantenido en cautiverio fue observado desplazándose “de cabeza” sobre una malla plástica que cubría la pecera donde estaba contenido, y

trepando objetos verticales. El desplazamiento al revés era casi tan rápido como el observado en el sustrato horizontal o vertical, ayudado por la cola que se balanceaba de lado en lugar de quedar “colgada”. Este comportamiento no fue observado inmediatamente al confinar el ejemplar a la jaula, sino que el mismo fue “ganando confianza” al notar que se trataba de un sustrato firme y estable. Inicialmente el ejemplar se desplazó por los laterales de la jaula, subiendo a diferentes elementos que había dispersos, y colgándose de la malla plástica por lapsos cortos de tiempo. Con el paso de los días, y siempre por la noche, se escuchaba que saltaba para quedar colgado y desplazarse rápidamente; en ocasiones se lo observó saltando desde el piso cubierto de aserrín para quedar colgado y viceversa (había por lo menos 25 cm de distancia entre la malla plástica y el piso de la pecera). Los trampeos permitieron la captura de un ejemplar vivo de *L. halli*, el que fue mantenido en cautiverio durante al menos dos meses, en el mismo cubículo (una pecera de vidrio) que se usó para alojar el ejemplar de *D. gliroides*. La escasa bibliografía existente menciona que *L. halli* es una especie terrestre y que posee una cola no prehensil (Marshall, 1977; Voss y Jansa, 2003). La observación detallada del ejemplar en cautiverio permite asegurar que *L. halli* tiene capacidad prehensil restringida a la punta de la cola, aun cuando la misma está engrosada, y que esta es capaz de sostener el cuerpo del animal en el aire (colgado) por varios segundos.

Con respecto a *R. raphanurus*, no existen evidencias de un comportamiento similar al descrito para las otras tres especies, por lo que se reconoce a la especie como terrestre o semifosorial, y con la cola no prensil como el resto de los cenoléstidos (Osgood, 1921, 1924; Albuja y Patterson, 1996).

En resumen, cuatro adaptaciones serían determinantes como parte de las estrategias de vida de los marsupiales patagónicos: (1) una baja tasa metabólica basal (BMR); (2) la capacidad de almacenamiento caudal de grasa; (3) la posibilidad de entrar en estado de sopor diario o prolongado; (4) una dieta predominantemente animalívoro/frugívora. Estas adaptaciones, sumadas a un pequeño tamaño corporal (con un menor “gasto” energético para realizar las actividades diarias), permiten a estas especies habitar en ambientes que ningún otro marsupial del mundo ha podido ocupar, y mucho menos, sobrevivir.



CAPÍTULO 5 – SISTEMÁTICA

Orden Microbiotheria Ameghino 1889

familia Microbiotheriidae (Ameghino, 1887)

Género *Dromiciops* Thomas, 1894.

Didelphys Philippi, 1893a:31 (parte; no Linné, 1758).

Dromiciops Thomas, 1894:187; Cabrera, 1957:5; Marshall, 1978:1; Galliari et al., 1996:40.

ESPECIE TIPO: *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894.

ESPECIES INCLUIDAS: Sólo la especie tipo.³

DISTRIBUCIÓN: Reciente. Desde los 36° S hasta los 43° 21' S en Chile y en áreas adyacentes de la Argentina entre los 39° 25' S (Lago Quillén) y los 42° 33' S (Lago Rivadavia) (Figs. 6.1a y 6.1b).

DIAGNOSIS: como la de la especie tipo.

COMENTARIOS: Thomas (1894) reemplaza el género *Didelphys* por *Dromiciops* por estar éste previamente ocupado por *Didelphys elegans*. El nombre genérico es elegido por la similitud externa entre la especie sudamericana y la especie australiana *Dromicia*, hoy conocida como *Cercartetus* (Tyndale-Biscoe, 2005; pág. 113).

5.1. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894

Didelphys elegans Cunningham, 1871:372 (no *Thylamys elegans* Waterhouse, 1839, un didélfido).

Didelphys australis Philippi (F.), 1893a:31 (no *Didelphys australis* Goldfuss, 1812, un falangérido).

Didelphys australis Philippi (R.A.), 1894:36; Wolffsohn y Porter, 1908:69.

Didelphys (Peramys) australis Trouessart, 1898:1244.

Dromicipos australis Thomas, 1919c:212; Osgood, 1943:48; Mann, 1955:159; Reig, 1955; Cabrera, 1957:5; Reig et al., 1977:201; Marshall, 1978c:1; Jimenez y Rageot, 1979:83; Marshall, 1982:35; Pearson y Pearson, 1982:129; Meserve et al., 1988:721; Patterson et al., 1989:67; Patterson et al., 1990:620; Birney et al., 1996b:153.

³ Incluye *Dromiciops australis* Philippi, 1893; ocupado previamente por *Didelphis australis* Waterhouse, sinónimo de *Thylamys elegans* (Véase Hershkovitz, 1992b).

Dromiciops australis australis Osgood, 1943:48; Santos Gollan, 1946:191; Schneider, 1946:68; Cabrera, 1957:5; Greer, 1965:103; Pine et al., 1979:339; Tamayo y Frassinetti, 1980:327.

Dromiciops gliroides Thomas, 1894:187; Thomas, 1919c:212; Krumbiegel, 1941:11; Galliari et al., 1996:40; Mares y Braun, 2000:41; Martin, 2003:151.

Dromiciops australis gliroides Osgood, 1943:50; Cabrera, 1957:5; Pine et al., 1979:340; Tamayo y Frassinetti, 1980:377.

HOLOTIPO: BMNH 92.5.9.3, macho, piel y cráneo, colectado el 20 de mayo de 1868 por Robert O. Cunningham.

LOCALIDAD TIPO: Huite, *near* Oscuro Cove, Isla de Chiloé, Chile (42° 05' 25"S, 73° 26' 46"O).

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina.** Provincia de Neuquén; Cerro Chapelco, 40°14' S, 71°16' O (MLP 8.IV.02.11); Villa La Angostura, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-198). Provincia de Río Negro; Parque Municipal Llao-Llao 41°03' S, 71°32' O (CML 1869, CRUB-M-04, CRUB-M-011, CRUB-M-013); Isla Victoria, 40°56' S, 71°33' O (MACN 48.26, MLP 6.XI.41.4, MACN 13038, MACN 19142); Colonia Suiza, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-15, CRUB-M-16, CRUB-M-17); Ladera Sur CN°. Otto, Va. Arelauquen, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-019); San Carlos de Bariloche, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-023, CRUB-M-154); Av. Bustillo Km 13, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-197); Av. Bustillo Km 14, coordenadas geográficas no registradas (CRUB-M-199). **Chile.** Provincia de Valdivia; Comuna La Unión, Catamutún, 40°07' S, 73°07' O (IEEUACH 691-IEEUACH 693, IEEUACH 682); Comuna de Valdivia, 39°50' S, 72°45' O (IEEUACH 671-IEEUACH 681); Fundo San Martín, 39°38' S, 73°07' O (IEEUACH 683-IEEUACH 690, IEEUACH 1059, IEEUACH 1737, IEEUACH 3130, IEEUACH 4324-IEEUACH 4325); Fundo Santa Rosa, 39°50' S, 72°45' O (IEEUACH 1731-IEEUACH 1734, IEEUACH 3131); Rupanco, Piedras Negras, 40°52' S, 72°17' O (IEEUACH 1056-IEEUACH 1058, IEEUACH 1735). Provincia de Arauco; Comuna Curanilahue, 37°26' S, 73°21' O (IEEUACH 1053-IEEUACH 1054). Provincia de Osorno; La Picada, Puerto Octay, 41°06' S, 72°30' O (IEEUACH 2144-IEEUACH 2157, IEEUACH 2159, IEEUACH 2160, IEEUACH 2163- IEEUACH 2166, FMNH 127448, FMNH 127450- FMNH 127451, FMNH 127454-FMNH 127455, FMNH 127457-FMNH 127464, FMNH 129806-FMNH 129810, FMNH 134556). Provincia de Palena; Contao, 19.7 Km norte de Rio Negro y 26.7 Km sur de Contao, 41°58' S, 72°38' O (FMNH 129812-FMNH 129813);

Río Negro, 12.4 Km oeste noroeste, 41°58' S, 72°34' O (FMNH 134624). Provincia de Chiloé; Cucao, 42°38' S, 74°07' O (IEEUACH 6996, IEEUACH 6999); Huite, 42°05'25" S 73°26'46" O (Holotipo, BMNH 92.5.9.3); Palomar, Fundo El Venado, 42°03' S, 73°58' O (IEEUACH 6998-IEEUACH 7000) [véase además la Tabla 6.1a].

DISTRIBUCIÓN: Desde el los 36° S hasta los 43° 21' S en Chile y la zona adyacente en la Argentina entre los 39° 25' S (Lago Quillén) y los 42° 33' S (Lago Rivadavia) (Figs. 6.1a y 6.1b).

NUEVA DIAGNOSIS: *D. gliroides* se distingue del resto de los marsupiales por los siguientes caracteres o combinación de éstos: tamaño pequeño, cola y orejas cubiertas de pelo en toda su extensión; presencia de una doble capa de pelo dorsal con abundantes vibrisas; cola prehensil; coloración dorsal con manchas amarronadas transversales al eje corporal sobre las cinturas escapular y pélvica, las que se unen a la línea dorsal también amarronada; vibrisas aconeales, anterobraquiales medias y carpales-ulnares; manos y pies sin almohadilla tenar; almohadilla hipotenar suboval y de superficie algo mayor que las interdigitales "2-3"; cola con dos plicas en su porción distal; cráneo con el rostro alto y no comprimido en el eje dorsoventral; arcos cigomáticos expandidos lateralmente y poco robustos; órbitas grandes; bulas timpánicas grandes, cerradas completamente en su porción ventral; fenestras maxilopalatinas muy grandes; dientes pequeños en relación al tamaño del cráneo; mandíbulas bajas con el borde inferior recto; sínfisis mandibular corta y de orientación subvertical; incisivos superiores espatulados, sin diastema entre el I¹ y los I²⁻⁵; incisivos inferiores de corona espatulada, no apiñados y sin la condición sobremontada ("*staggered*"); caninos pequeños, de orientación vertical o subvertical; molares superiores e inferiores similares en tamaño del M1 al M3, con una reducción muy marcada en el M4 (sobre todo en el superior); repisa estilar reducida, casi al mismo nivel que la cuenca del trígono; protocono no comprimido anteroposteriormente; molares inferiores sin cingulo anterobasal; trigónido más ancho que el talónido; hipocónido saliente; hipoconúlido no asociado ("*twinned*") con el entocónido (véase también el Capítulo 4.1.1).

COMENTARIOS: Cunningham (1871) remarca que el ejemplar colectado por una partida de leñadores provenientes de su barco, el H.M.S. Nassau, es un marsupial, y lo asigna a *Didelphys elegans*. Entre lo más llamativo de su descripción están los datos referidos a la coloración: "...*clothed with grayish fur above, while beneath it is nearly white.*", que recuerda más a la coloración de *T. elegans* que a la de *D. gliroides*. El resto de los rasgos que Cunningham describe ("*...feet well fitted for climbing, tail remarkably stout and thick at*

the base (...) body loaded with fat (...) skin extremely greasy”) concuerdan con los rasgos característicos de *D. gliroides*, pero podrían coincidir también con *T. elegans*. A pesar de esto, la existencia del ejemplar colectado por Cunningham (BMNH 92.5.9.3) no deja dudas sobre su asignación específica a *D. gliroides*.

Orden Paucituberculata Ameghino, 1894

familia Caenolestidae (Trouessart, 1898)

Subfamilia Caenolestinae (Trouessart, 1898)

Género *Rhyncholestes* Osgood, 1924

Rhyncholestes Osgood, 1924:170; Cabrera, 1957:46; Galliari et al., 1996:41.

ESPECIE TIPO: *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924.

ESPECIES INCLUIDAS: Sólo la especie tipo (ver comentarios).

DISTRIBUCIÓN: Reciente. Sur de Chile desde los 40° 33' S hasta los 43° 18' S en la isla de Chiloé (con excepción de Chiloé continental) y zonas adyacentes en la Argentina (por ahora la especie sólo está registrada en los alrededores de Puerto Blest, P.N. Nahuel Huapi, Río Negro, Argentina; Fig. 6.2a).

DIAGNOSIS: como la de la especie tipo.

5.2. *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

Rhyncholestes raphanurus Osgood, 1924:170; Cabrera, 1957:46; Pine et al., 1979:343; Gallardo y Patterson, 1987:111; Patterson y Gallardo, 1987:1; Meserve et al., 1988:722; Albuja y Patterson, 1996:53; Birney et al., 1996b:1; Galliari et al., 1996:41; Heinonen Fortabat y Chébez, 1997:20; Mares y Braun, 2000:40.

Rhyncholestes continentalis Bublitz, 1987:80 (ver más abajo).

HOLOTIPO: FMNH 22422, piel y esqueleto completo, colectado el 12 de Enero de 1923 por Wilfred H. Osgood.

LOCALIDAD TIPO: boca del Río Inio, extremo sur de la Isla de Chiloé, Chile (43°21'S, 74°07'O).

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina.** Provincia de Río Negro; Parque Nacional Nahuel Huapi, Puerto Blest, 41°02.15' S, 71°48.54' O (MACN 20625). **Chile.** Provincia de Osorno; Comuna Entre Lagos, Puyehue, 71°50' S, 40°36' O (IEEUACH 3998-IEEUACH 4000); Comuna Puerto Octay, La Picada, 41°06' S, 72°30' O (BMNH

75.1723 [4 Km al E], IEEUACH 947-IEEUACH 952, IEEUACH 2241-IEEUACH 2247, IEEUACH 2249-IEEUACH 2250, IEEUACH 2252, IEEUACH 3576, IEEUACH 3578); Parque Nacional Vicente Perez Rosales, (IEEUACH 4522); Provincia de Chiloé; Palomar, Fundo El Venado, 42°03' S, 73°58' O (IEEUACH 1831, IEEUACH 1835); Puerto Carmen 43°08'15" S, 73°46'13" O (IEEUACH 1840) [véase también la Tabla 6.2a].

DISTRIBUCIÓN: Reciente. Sur de Chile desde los 40°33' S hasta los 43°18' S en la isla de Chiloé (con excepción de Chiloé continental) y zonas adyacentes de la Argentina (en nuestro país, hasta el momento la especie sólo ha sido registrada en los alrededores de Puerto Blest, P.N. Nahuel Huapi, Río Negro, Argentina; Fig. 6.2a).

NUEVA DIAGNOSIS: *R. raphanurus* se distingue del resto de los marsupiales por los siguientes caracteres, o por su combinación: aspecto de musaraña (Insectivora, Soricidae); cabeza alargada en la zona rostral; orejas muy pequeñas; patrón de coloración oscuro y uniforme; cola más corta que la longitud de la cabeza y cuerpo combinados; manos con uñas robustas, sólo presentes en los dedos 2, 3 y 4, faltando en el pollex y en el dedo 5, que poseen uñas cortas y romas; sin almohadilla tener en las manos, la que está presente en los pies; cráneo con la región rostral muy alargada, comprimido lateralmente, con las órbitas muy reducidas y los arcos cigomáticos levemente expandidos lateralmente; caja craneana bulbosa, redondeada, más expandida que el resto del cráneo; paladar con forámenes incisivos y fenestras maxilopalatinas muy grandes; fenestras posterolaterales muy pequeñas, no visibles en vista ventral, sino ocultas por el ala anterolateral del puente interpterigoideo; mandíbulas bajas y largas, con el borde ventral recto; incisivos superiores alargados en sentido anteroposterior y bilobulados; amplios diastemas entre los I⁴, C¹, dP¹, dP² y P³-M⁴; reducción notable del M⁴, y en menor medida, del M₄; incisivos inferiores procumbentes, muy grandes con respecto al resto de los dientes (véase también, el Capítulo 4.1.2).

COMENTARIOS: Bublitz (1987) separa los ejemplares de Chiloé (el holotipo y el ejemplar FMNH 50071) de aquellos del continente, a los que denomina *Rhyncholestes continentalis* (véase el Capítulo 4.1.2 sobre la variabilidad intraespecífica y geográfica de *R. raphanurus*).

Orden Didelphimorphia Gill, 1872

familia Didelphidae Gray, 1821

5.3.

Género *Lestodelphys* Tate, 1934

Notodelphys Thomas, 1921d:137 (*non* Allman, 1847; *nec* Lichtenstein y Weiland, 1854).
Notodelphis Tate, 1933:15-17; Cabrera, 1957:11 (escrito incorrectamente, en ambas ocasiones, en lugar de *Notodelphys* Thomas, 1921).

Lestodelphys Tate, 1934:154.

Lestodelphis Cabrera, 1957:11 (escrito incorrectamente en lugar de *Lestodelphys* Tate, 1934).

ESPECIE TIPO: *Notodelphys halli* Thomas, 1921.

ESPECIES INCLUIDAS: *L. halli* (Thomas, 1921) y †*L. juga* (Ameghino, 1889) (véase más abajo por una discusión sobre la validez de esta especie).

DISTRIBUCIÓN: ¿Chapadmalalense? (¿Plioceno Tardío?)—Reciente, oeste y sur de la Argentina (Figs. 6.3a, 6.3b y 6.3c).

DIAGNOSIS: tamaño intermedio entre *Thylatheridium* (mayor) y las especies de *Thylamys* spp. (menor); cráneo con el rostro corto; arcos cigomáticos robustos y expandidos lateralmente; sin cresta sagital desarrollada; bulas auditivas grandes, con gran desarrollo del alisfenoides; mandíbulas altas, fuertemente inflexionadas ventralmente; caninos robustos y de orientación subvertical; premolares superiores e inferiores aumentando de tamaño del dP1 al P3, sin diastemas; molares superiores grandes, con una fuerte compresión anteroposterior; repisa estilar bien desarrollada; protoconos reducidos; metacrista con gran desarrollo; el ectoflexo aumenta de tamaño del M¹ a M³; molares inferiores con talónidos reducidos, comprimidos lateralmente; cóngulo anterobasal bien desarrollado; protocónido muy grande.

COMENTARIOS: Tate (1934) reemplaza *Notodelphys* Thomas que estaba pre-ocupado.

5.3.1. *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921)

Notodelphys halli Thomas, 1921d:37 (*non* Allman, 1847; *nec* Lichtenstein y Weiland, 1854).

Lestodelphys halli Tate, 1934:154; Reig, 1959:58; Marshall, 1977b:1; Birney et al., 1996a: 171-180; Birney et al., 1996b:151; Galliari et al., 1996:40; Mares y Braun, 2000:33; Martin, 2003:150.

Lestodelphis halli Cabrera, 1957:11.

HOLOTIPO: BMNH 21.6.7.19, macho, piel y cráneo; colectado por T. H. Hall.

LOCALIDAD TIPO: Originalmente asignada a Cabo Tres Puntas, noreste de la provincia de

Santa Cruz, pero después (Thomas, 1929) enmendada por Estancia La Madrugada, cerca de Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina (ver comentarios).

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina.** Provincia del Chubut; Arroyo Pescado, 43° 04' 25.5" S, 70° 54' 48.9" O (LIEB-M-392, LIEB-M-415, LIEB-M-417–LIEB-M-426, LIEB-M-441–LIEB-M-446, LIEB-M-450, LIEB-M-452–LIEB-M-465, LIEB-M-476, LIEB-M-478, LIEB-M-558–LIEB-M-575, LIEB-M-680); Cañadón La Buitrera, 42° 39' 05" S, 70° 06' 11" O (LIEB-M-540, LIEB-M-548); Cañadón del Loro, 42° 33' 38" S, 69° 53' 58" O (LIEB-M-682, LIEB-M-684–LIEB-M-686, LIEB-M-688); Colan Conhué, 43° 08' 06.7" S, 70° 28' 08.4" O (LIEB-M-583–LIEB-M-625, LIEB-M-647–LIEB-M-669); Gualjaina, 42° 42' S, 70° 28' W (LIEB-M-474, LIEB-M-555); Mayoco, 42° 45' 00.1" S, 70° 51' 49.4" O (LIEB-M-300–LIEB-M-359, LIEB-M-361, LIEB-M-363–LIEB-M-365, LIEB-M-369–LIEB-M-384, LIEB-M-387, LIEB-M-388, LIEB-M-391, LIEB-M-393–LIEB-M-414, LIEB-M-416, LIEB-M-427–LIEB-M-440, LIEB-M-447, LIEB-M-451, LIEB-M-466–LIEB-M-473, LIEB-M-481, LIEB-M-482, LIEB-M-509–LIEB-M-526, LIEB-M-533–LIEB-M-539, LIEB-M-576–LIEB-M-582, LIEB-M-626–LIEB-M-631, LIEB-M-639–LIEB-M-645, LIEB-M-670–LIEB-M-679, LIEB-M-683); Nahuel Pan, 42° 59' 15.3" S, 71° 10' 59" O (LIEB-M-475, LIEB-M-477, LIEB-M-479, LIEB-M-480); Paso del Sapo, 42° 40' 54" S, 69° 39' 49.2" O, LIEB-M-684–LIEB-M-688, LIEB-M-703); Pico Salamanca, 45° 30' S, 68° 30' O (MACN47.24, –MACN47.26); Piedra Parada, 42° 40' 16.8" S, 70° 05' 13.4" O (LIEB-M-540, LIEB-M-548, LIEB-M-691–LIEB-M-693); Provincia de La Pampa, Lihué Calel, 38° 02' S, 65° 35' O (MVZ 173727); Provincia de Río Negro, Choele Choel, aprox. 39° 16' 00" S, 65° 40' 60" O (MACN 31.236); Clemente Onelli, localidad exacta no registrada (FG, 18 especímenes sin numerar); 10 Km E de Clemente Onelli, 41° 10' S, 70° 10' O (UWZM 22422); Provincia de Mendoza, San Carlos, localidad no precisada (FG, 35 especímenes sin numerar); Provincia de Santa Cruz, Cabo Tres Puntas, Estancia La Madrugada, 47° 06' S, 66° 29' O (Holotipo: BMNH 21.6.7.19); Ea. La Primavera, 48° 25' 14" S, 69° 33' 41" O (MLP 1.I.03.10, CAC B16, CAC B28, CAC B78, CAC B90 and CAC B125) [véanse también las Tablas 6.3a y 6.3b].

DISTRIBUCIÓN: Pleistoceno medio-Reciente, oeste y sur de Argentina (véanse Figs. 6.3a, 6.3b y 6.3d) (véase también págs. 155-156).

NUEVA DIAGNOSIS: *L. halli* se distingue del resto de los marsupiales por los siguientes caracteres o combinación de éstos: cuerpo pequeño a mediano, similar al de las especies más grandes del género *Thylamys*; cabeza robusta y corta; cola más corta que la longitud de la cabeza y el cuerpo sumadas, aplanada dorsoventralmente (cuando no incrasada), y

con la punta prehensil; orejas de tamaño mediano, comparativamente menores que las de *Thylamys* spp.; miembros anteriores y posteriores robustos; cráneo con el rostro más acortado y arcos cigomáticos bien expandidos lateralmente y robustos; premaxilares cortos y redondeados en su porción anterior; paladar corto y ancho; forámenes posterolaterales muy grandes y ovalados, extendiéndose anteriormente hasta el protocono de M⁴; puente interpterigoideo robusto; bula timpánica muy desarrollada, sobre todo el alisfenoides, que encierra casi por completo al anillo timpánico; gran tamaño relativo de los dientes y su disposición “apretada” (sin diastemas); segundo incisivo inferior procumbente; caninos de orientación subvertical; premolares aumentan de tamaño de dP1 a P3; compresión anteroposterior de los molares superiores, muy marcada en M⁴; cingulo anterobasal prominente; reducción del talónido en todos los molares inferiores (véase también el Capítulo 4.1.3).

COMENTARIOS: Birney et al. (1996a) aclaran la situación en lo referente a la localidad tipo, refiriéndose a Thomas (1929). Por otra parte, y en referencia a la ubicación de la localidad tipo, Brown (2004) escribe “...originally stated to be Cabo Tres Puntas, SE Patagonia, 42° S, Santa Cruz...”. Sin embargo, en la descripción original no se citan grados de latitud, por lo que Brown asigna, erróneamente, la latitud del límite entre Río Negro y Chubut a la localidad referida en Santa Cruz, en realidad ubicada a 47° S.

5.3.2. Sobre la validez de *Lestodelphys juga*† (Ameghino, 1889) (Didelphimorphia, Didelphidae).

En 1889, Ameghino describió dos taxones nuevos en base a dos fragmentos mandibulares hallados en cercanías de la ciudad de Córdoba, a los que reconoció como pertenecientes a las nuevas especies *Didelphys juga* (MACN 1329) y *Didelphys grandaeva* (MACN 1330). Sesenta años más tarde, en su revisión de los vertebrados de la Formación Chapadmalal, Reig (1958) notó que ambos ejemplares pertenecían a la misma especie, a la que correspondía el nombre *Didelphys juga* por prioridad. Reig et al. (1987) incluyeron a *juga* en *Monodelphis*, junto con un ejemplar hasta ese momento sin descripción formal (MACN 6408). Aunque no ofrecieron un detalle de los rasgos que comparten *juga* y las especies de *Monodelphis*, es probable que los autores asignaran los restos en base a ciertas similitudes de la dentición inferior, básicamente a la compresión anteroposterior de los talónidos (Reig et al., op. cit.). Este rasgo, como fue notado por Goin (1991), también es característico de *Lestodelphys*, taxón con el que además compartiría otros rasgos dentarios (no explicitados), y del que se diferenciaría por un

cuerpo mandibular más alto y robusto, y una longitud mayor en la serie molar.

Algunos pocos materiales asignados a *L. halli* permitieron diferenciar a las dos especies de este género, sobre la base de rasgos de la dentición superior, los que incluyen: el metacono del M⁴ es menos comprimido en sentido labiolingual en *L. juga* (con respecto a *L. halli*), existe un menor desarrollo del ectoflexo en M²⁻³ (con respecto a *L. halli*), y la metacrista de M³ está menos desarrollada que en *L. halli* (Goin, 1991). Desde mediados de la década de 1990, y debido a la poca cantidad de materiales de estudio, tanto de la especie fósil como de *L. halli*, la identidad de *L. juga* fue puesta en duda en varias ocasiones (Goin, 1995; 1999).

A partir los trabajos de campo llevados adelante como parte de esta tesis doctoral, se han recuperado miles de regurgitados de lechuzas (Aves, Strigiformes) en una amplia región del oeste patagónico (véase el Capítulo 6.3). Su disgregado aportó varios centenares de mandíbulas y maxilares (además de restos craneanos) de *L. halli*, los que han permitido una redescrición y un análisis más pormenorizado de los rasgos característicos de la especie (véanse Martin, 2005; y el Capítulo 4.1.3). A continuación se ofrecen nuevos rasgos distintivos que confirman la validez de *L. juga*, así como también un análisis morfométrico de las especies de *Lestodelphys* basado en mediciones dentarias.

Lestodelphys juga (Ameghino, 1889)

Didelphys juga Ameghino, 1889:281.

Didelphys grandaeva Ameghino, 1889:281.

Monodelphis juga Reig, 1958:276.

HOLOTIPO: MACN 1329, tipo de *Didelphys juga* Ameghino, 1889; un fragmento mandibular con la serie dentaria casi completa, colectado por F. Ameghino en Córdoba.

HIPODIGNA: el tipo y MACN 1330 (tipo de *Didelphys grandaeva*), un fragmento mandibular izquierdo con la serie dP₂-M₃, colectado por F. Ameghino cerca del sitio de exhumación del ejemplar MACN 1329, Córdoba, Pleistoceno tardío; MLP 63-VII-25-1, un fragmento mandibular izquierdo con los P₃-M₄, colectado por R. Parodi en Punta Hermengo, Miramar, Pleistoceno medio; MLP 77-V-11-1, una hemimandíbula derecha con C-dP₂ y M₁₋₄, colectada por Maldonado Bruzzone en Córdoba, ¿Pleistoceno?; MLP 63-IX-25-25, un fragmento mandibular derecho con M₃₋₄, colectado por E. Tonni y R. Parodi al sudoeste de Punta Hermengo, Miramar, Pleistoceno tardío; MACN 6408, un fragmento mandibular

izquierdo con M_{3-4} y un maxilar con los M^{1-4} , colectado en Miramar, Pleistoceno medio; MLP 52-X-3-27, un fragmento mandibular izquierdo con dP_2-P_3 , colectado por J. Frenguelli al sudoeste de Punta Hermengo, Miramar, Pleistoceno ¿medio?; MLP 52-X-2-78, un fragmento mandibular izquierdo con el talónido de M_4 , Pleistoceno ¿medio?; MLP 62-VII-27-121, un fragmento mandibular derecho con P_3-M_2 , colectado por Schwindt-Corte, cerca del límite entre los partidos de Mar Chiquita y General Pueyrredón, Pleistoceno ¿medio?; varios materiales sin número procedentes de Santa Clara del Mar (véase Pardiñas, 1999).

LOCALIDAD TIPO: Córdoba (localidad imprecisa; más probablemente, las barrancas de la ciudad de Córdoba) (véase también págs. 155-156).

LOCALIDADES DE REGISTRO: véanse la Fig. 6.3d y la Tabla 6.3b.

DIAGNOSIS: *L. juga* se distingue de *L. halli* en la dentición superior por el menor desarrollo del ectoflexo de los M^{2-3} (que aparece muy marcado en *L. halli*, sobre todo en el M^3); el menor desarrollo de la postmetacrista en el M^3 . En cuanto a la dentición inferior, la pared posterior del trigónido es más recta y vertical en *L. juga* que en *L. halli*, en donde se observa una leve inclinación anteroposterior; el paracónido presenta una mayor compresión anteroposterior en *L. halli* que en *L. juga*, dándole un aspecto más corto y robusto; la altura de la crístida oblicua es mayor en *L. halli* que en *L. juga*, dándole al talónido un aspecto inclinado en sentido labiolingual; el entocónido está muy desarrollado y tiene forma de cono con una base ancha en *L. juga*; mientras que es bajo, y con aspecto de cono pero con la punta roma, en *L. halli*; el entocónido se encuentra “asociado” al resto de las cúspides del talónido (sobre todo al hipoconúlido) en *L. halli*, pero claramente separado en *L. juga* [este carácter debe tomarse con cuidado debido a la variabilidad intraespecífica registrada en *L. halli* (Martin, 2005)]; y el hipocónido es menos saliente en *L. halli* que en *L. juga*, dándole al talónido un aspecto aún más comprimido en la primera especie, y similar a *T. pallidior* en la segunda. Existe además, una diferencia de tamaño tanto en la hilera molar superior e inferior, como en los dientes individuales (mayor en *L. juga* que en *L. halli*).

COMENTARIOS: esta forma fue reconocida como especie plena por Goin (1991), en base a rasgos dentarios, pero su validez fue cuestionada en trabajos posteriores (Goin, 1995, 1999). Los resultados del ANOVA muestran diferencias significativas en tamaño para los datos mandibulares, pero no significativas para los datos maxilares (Tabla 5.1). Esto puede deberse, por un lado, a la mayor variación que existe en el largo total de la hilera molar superior, relacionada con el mayor o menor desarrollo del metacono del M^4 , que en

algunos ejemplares se presenta más saliente que en otros (Martin, 2005). Por el otro, y debido al bajo número de ejemplares analizados para la dentición superior ($n = 5$), es probable que la media esté sesgada hacia valores más bajos, superpuestos con los de *L. halli*, lo que influiría en el resultado de los análisis estadísticos. Siguiendo lo expresado en Goin (2001), y luego de reanalizar los restos correspondientes, la especie ha sido revalidada.

5.4. Las especies argentinas de *Thylamys* (Didelphidae).

Al momento de iniciar este trabajo de tesis, y como se planteó en el Capítulo 1, existían dudas sobre la identidad específica de las formas de *Thylamys* que habitan la Patagonia (e.g., Birney et al., 1996b). La revisión y comparación con la mayor cantidad de ejemplares posibles, tanto de Patagonia como de otras zonas del país, se presentaba como la alternativa lógica a seguir para resolver este problema.

A medida que fue incrementándose el número de ejemplares analizados, se hizo evidente que el género distaba mucho de contar con una taxonomía alfa resuelta (e.g., véase Galliari et al., 1996). Muchas de las especies no contaban con diagnósis apropiadas (e.g., *T. citellus*), no existía consenso sobre su identidad específica, y algunas especies eran sinonimizadas por diferentes autores (sobre todo extranjeros) sin siquiera analizar los ejemplares depositados en colecciones nacionales (e.g., CML, MACN, MLP) (ver más abajo). Además, la referencia a trabajos antiguos que no proporcionaban descripciones de los rasgos craneomandibulares y dentarios esenciales (e.g., Tate, 1933) tampoco contribuía a brindar un marco anatómico coherente.

Debido a esto, y para poder resolver la identidad de las formas patagónicas, se realizó una revisión taxonómica completa del género para Argentina, que se presenta a continuación.

El género *Thylamys* Gray (1843) comprende un grupo de pequeñas zarigüeyas (Marsupialia, Didelphimorphia, Didelphidae) que habita, principalmente, las regiones áridas y semiáridas de América del Sur; 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 la Argentina hasta los 45° 44' S (Solari, 2003; Carmignotto y Monfort, 2006, Martin, inédito).

Externamente, las especies del género se caracterizan por poseer un pelaje sedoso con un patrón tricolor, orejas grandes, patas pequeñas y la capacidad de almacenar grasa en la cola (Tate, 1933). El cráneo tiene como característica principal la

presencia de nasales paralelos o subparalelos, los que se ensanchan levemente en la sutura naso-fronto-maxilar (Fig. 5.2). La dentición presenta las siguientes características: molares superiores comprimidos anteroposteriormente, con un mayor desarrollo labiolingual, molares inferiores con un talónido subigual o menor que el trigónido, premolares comprimidos lateralmente, incisivos pequeños y caninos más o menos desarrollados, rasgos típicos de una dieta animalívora-omnívora (Reig et al., 1987; Goin, 1997; Voss y Jansa, 2003).

El nombre *Thylamys* fue originalmente propuesto como género por Gray (1843) para separarlo de los géneros *Didelphis* y *Marmosa*, e incluía solamente a la especie *Didelphis elegans* Waterhouse 1839. Posteriormente, fue considerado como un subgénero de *Marmosa* por Cabrera (1919), agrupando a las formas que él diferenciaba del subgénero típico (*Marmosa*) y que incluían a *carri* y *keaysi* (hoy dentro de *Marmosops*, véase Voss et al., 2004a), al grupo *microtarsus* de Tate (1933) (hoy parte de *Cryptonanus* Voss et al. 2005, y *Gracilinanus* Gardner y Creighton 1989), y a *formosus* (del recientemente nominado género *Chacodelphys* Voss et al. 2004b).

En 1933 Tate ofreció la primera revisión integral de “*Marmosa*”, en ese momento considerado un género pleno que incluía a todos los pequeños didélfidos, con excepción de las especies de *Monodelphis* (Burnett) y *Lestodelphys halli* (Thomas). En ese trabajo, Tate (op. cit.) dividió a “*Marmosa*” en cinco “grupos”, de los cuales cuatro eran considerados naturales y uno probablemente artificial (i.e., *microtarsus*): “*elegans*”, “*cinerea*”, “*microtarsus*”, “*murina*” y “*noctivaga*”. El grupo “*elegans*” incluía dos secciones (*elegans* y *pallidior-venusta*) y las siguientes formas y subespecies: *elegans elegans*, *elegans coquimbensis*, *elegans soricina*, *janetta*, *marmota marmota*, *marmota verax* y *pusilla* (en la sección *elegans*); *venusta venusta*, *venusta cinderella*, *venusta sponsoria*, *pallidior*, *bruchi*, *formosa* y *velutina* (en la sección *pallidior-venusta*). Un par de años antes, Marelli (1931) había nominado una subespecie para la forma del sudoeste de la provincia de Buenos Aires: *Marmosa elegans fenestrae*, la que no fue incluida en la monografía de Tate (1933). Una nueva especie fue propuesta por Cabrera (1934) para un ejemplar capturado en Santiago del Estero, al cual denominó *Marmosa* (= *Thylamys*) *pulchella*.

A partir del trabajo de Cabrera (1957), *Thylamys* comenzó a usarse como subgénero de *Marmosa* (s.l.), incluyendo a todas las formas de los grupos “*elegans*” y “*microtarsus*” de Tate (1933). Casi inmediatamente después, se describieron dos nuevas especies: *Marmosa tatei* Handley 1957 para Perú, y *Marmosa karimii* Petter 1968 para Brasil, las que también fueron asignadas al subgénero *Thylamys* (Handley, 1957; Petter,

1968).

Durante la década de 1980, y a partir del trabajo de Osvaldo Reig (1981), diferentes autores aceptaron la separación de *Thylamys* pero ya a nivel de género (e.g., Marshal, 1981; Creighton, 1984; Reig et al., 1985, 1987); incluyendo a las formas del grupo “*microtarsus*” que se convertirían primero en un solo género (i.e., *Gracilinanus* Gardner y Creighton 1989), y que luego serían separadas en cuatro (i.e., *Chacodelphys*, *Cryptonanus*, *Gracilinanus* e *Hyladelphys*; véase Voss et al., 2001; Voss et al., 2004a y b; Voss et al., 2005).

En la última década del Siglo XX y principios del XXI, diversos trabajos intentaron elucidar variados aspectos de la taxonomía de *Thylamys*, ya como género pleno (e.g., Palma, 1994, 1995a y b; Palma y Yates, 1996, 1998; Flores et al., 2000; Meynard et al., 2002; Solari, 2002, 2003; Braun et al., 2005; Carmignoto y Monfort, 2006). Salvo Flores et al. (2000), Solari (2003) y Braun et al. (2005), ningún trabajo incluyó en los análisis ejemplares de la Argentina, donde el género tiene una amplia distribución y la mayor diversidad específica de todo el continente.

A continuación se reseña la historia taxonómica de las especies del género *Thylamys* en la Argentina, se brinda un análisis morfológico y morfométrico de las especies reconocidas y se diagnostican las formas reconocidas. Las medidas tomadas a cada especie corresponden a la Figura 2.5, y están detalladas en las Tablas 4.4b, 5.2 a 5.6.

5.4.1. El género *Thylamys* en la Argentina: cronología.

El primer registro de *Thylamys* para nuestro país fue documentado por Burmeister (1879), para ejemplares probablemente referibles a *Thylamys pallidior* provenientes de Mendoza. Este/os ejemplar/es fueron asignados a distintas especies por diferentes autores, a saber: *Didelphys elegans* (Burmeister, 1879), *Marmosa (Thylamys) pusilla bruchi* (Cabrera, 1957), *Thylamys pallidior* (Tate, 1933; Solari, 2003; Flores, 2006). Extrañamente, Cabrera (1919) no mencionó estos ejemplares en su notable monografía *Genera Mammalium*. Previamente Thomas (1888: 353-354), incluyó la cita de Burmeister (1879, como *D. elegans*) pero restringió la distribución de la especie a “*South Brazil and Chili*”.

A partir de ejemplares colectados por E. Budin en diferentes campañas en el noroeste argentino, Thomas (1912, 1919, 1926) describió las formas *bruchi*, *cinderella* y *sponsorius*, la primera como especie plena y las dos restantes como subespecies de

elegans. La forma *bruchi* fue colectada en Alto Pencoso, provincia de San Luis, y es reconocida aquí como una especie diferente de *T. pallidior* por su menor tamaño y algunos rasgos dentarios (véase más abajo). Con respecto a *cinderella* y *sponsorius*, Thomas (1919, 1926) propuso reconocerlas como especies debido a la distancia geográfica que las separa de *venustus*, cuyas localidades de colecta se encuentran mayormente en las Yungas de Bolivia. Entre 1919 y 1921 los primeros ejemplares de *T. pallidior* provenientes de La Rioja y Jujuy son descritos por Thomas, también a partir de ejemplares colectados por E. Budin. En 1926, y nuevamente gracias a los trabajos de campo de Budin, llegan a manos de Thomas ejemplares colectados en Neuquén. Todos estos registros se destacan por su zona de procedencia, muy distantes unos de otros, y por la poca cantidad de ejemplares colectados en cada localidad.

En 1931 el Dr. Carlos A. Marelli, en un trabajo sobre los vertebrados exhibidos en los jardines zoológicos del Plata, nomina una subespecie (*Marmosa elegans fenestrae*) para las *Thylamys* de Sierra de la Ventana, además de mencionar a *Marmosa elegans* para Argentina septentrional-occidental y a *Marmosa pusilla* para Paraguay. Lamentablemente, no existen referencias al material en cuestión ni tampoco se presenta una descripción de la subespecie nueva (véase más abajo).

La revisión más importante realizada en la primera mitad del Siglo XX corresponde a la monografía de Tate (1933), en donde se discuten los rasgos principales y la distribución de las siguientes formas para Argentina: *Marmosa pusilla* (= *citellus*), *M. venusta cinderella*, *M. venusta sponsoria*, *M. pallidior* y *M. bruchi* (incluyendo además, a *M. formosa*, hoy reconocida como *Chacodelphys formosus* (Voss et al., 2005). Inmediatamente después Cabrera (1934) nominó la subespecie *M. janetta pulchella*, para un ejemplar proveniente de Santiago del Estero; al que asoció con *Marmosa janetta* de Bolivia, una forma descrita por Thomas (1926a). La relación entre estas formas fue establecida a partir del aspecto general del cráneo (con los arcos cigomáticos más expandidos y el rostro más corto) y la presencia de crestas supraorbitales (Cabrera, op. cit.).

Durante la segunda mitad del Siglo XX se destacan los trabajos de Ringuelet (1955, nueva mención de *Thylamys* [como *T. pallidior*] para Sierra de la Ventana), y el fundamental “Catálogo de Mamíferos de América del Sur” de Angel Cabrera (Cabrera, 1957), donde *Thylamys* aparece como subgénero de *Marmosa*. En esta obra, que ha sido usada como referencia bibliográfica obligada durante al menos cinco décadas, se mencionan las siguientes especies para la Argentina (se incluye entre corchetes

información sobre los hábitats de las especies): *Marmosa elegans cinderella* [“...distribuida en el noroeste de Argentina, en la zona montañosa desde Jujuy a Tucumán y el norte de Catamarca...”]; *M. elegans venusta* [“...un ejemplar de Vermejo, en Bolivia, que muy probablemente es en realidad de la localidad argentina Bermejo,...provincia de Salta...”]; *M. pusilla bruchi*, incluyendo a *M. pulchella* como sinónimo junior [“...desde Santiago del Estero, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, hasta las sierras del sur de la provincia de Buenos Aires,...el distrito pampásico y la parte norte del patagónico.”]; *M. pusilla pallidior* [“zona montañosa...del nordeste de la Argentina, hasta Tucumán y Catamarca, donde probablemente hay intergradación con la forma *bruchi*.”]; *M. pusilla pusilla* [“...nordeste de la Argentina (Formosa, Chaco, Corrientes, Entre Ríos).”]. Notablemente, Cabrera reunió a las formas *bruchi*, *pallidior* y *pusillus* como subespecies de *M. pusilla*, sin argumentar a favor de este agrupamiento. A partir de este momento, se presentarían problemas de asignación específica para las diferentes formas que habitan el centro y este de Argentina, problemas que persisten hasta el día de hoy (véanse, por ejemplo, Birney et al., 1996b; Galliari et al., 1996; Braun et al., 2005; Voss et al. en prensa). Trabajos posteriores ya muestran la confusión arriba mencionada, por ejemplo: Crespo (1964), Contreras (1968, 1973) y Reig et al. (1977) utilizan el nombre *Thylamys pusillus* en referencia a ejemplares capturados en la provincia de Buenos Aires (referibles a *T. fenestrae*; ver más abajo); y Daciuk (1974) utiliza el nombre *Marmosa pusilla bruchi* para ejemplares de *T. pallidior* capturados en la península Valdés (Pcia. del Chubut). La mayoría de los trabajos realizados por investigadores del IADIZA (Mendoza), utilizan el nombre *T. pusillus* para la especie que habita la provincia biogeográfica del Monte, en lugar de *T. pallidior* (e.g., Ojeda et al., 1998; Corvalán, 2004).

Entre la bibliografía que retoma la tradición compiladora empezada por Cabrera (1957-1958), se destacan los trabajos Redford y Eisenberg (1992) y Eisenberg y Redford (1989, 1999), los que citan, aún bajo *Marmosa*, (1) a *T. bruchi* (con una distribución en San Luis y La Pampa [pero con una única localidad en el mapa de distribución (Fig. 2.8, pág. 25)]); (2) a *T. elegans* (que incluye a la forma *T. venustus*, y habita la mayor parte de Chile y las Yungas de Jujuy, Salta y Tucumán) y (3) a *T. pusilla* (que incluye a *T. citella*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, con una amplia distribución que va desde el oeste de Paraguay, sudoeste de Bolivia, y, en Argentina, desde Salta y Jujuy hasta Chubut, incluyendo el sudoeste de Buenos Aires, Mendoza, Córdoba y Santiago del Estero). Gardner (1993) confunde aún más la taxonomía del género, reconociendo solo cinco especies de *Thylamys*, tres de las cuales habitarían en la Argentina: *T. elegans* (que incluye como

sinónimos a las formas *cinderella*, *coquimbensis*, *janetta*, *soricina*, *sponsorio*, *tatei* y *venusta*); *T. pallidior* (que incluye como sinónimos a las formas *bruchi*, *fenestrae* y *pulchella*); y *T. pusilla* (que incluye como sinónimos a las formas *citella*, *karimii*, *marmota*, *nana* y *verax*). No existe fundamento alguno para este agrupamiento en su publicación.

Palma (1994, 1995a y b), Palma y Yates (1996, 1998), Meynard et al. (2002) y Palma et al. (2002) reconocen sólo tres especies para Argentina: *T. pallidior*, *T. pusilla* y *T. venusta*. Su esquema de distribución ignora las poblaciones patagónicas de *T. pallidior* (desde Neuquén hasta Chubut); además de la presencia del género en el sudoeste de Bs. As., Entre Ríos, Córdoba, Corrientes, Chaco y Formosa (Tate, 1933; Cabrera, 1957; Reig et al., 1977; Birney et al., 1996b; Brown, 2004).

Flores et al. (2000) reconocen seis especies para el noroeste de Argentina: *T. cinderella*, *T. pallidior*, *T. pusillus*, *T. sponsorius*, *T. venustus* y una especie innominada. Los resultados más relevantes de su trabajo permitieron, por un lado, reconocer el rango específico de dos subespecies propuestas por Thomas (1902a, 1921c) y consideradas tradicionalmente como dentro de *T. elegans* (Cabrera, 1957) o *T. venustus* (Tate, 1933; véase más abajo); por el otro, considerar a *T. pulchellus* dentro de *T. pusillus*, restringiendo a este taxón con una distribución exclusivamente del bioma chaqueño. El taxón innominado incluye siete ejemplares subadultos, cuyos rasgos craneanos corresponden a los de ejemplares adultos de *T. venustus* (en parte) y su distribución se superpone con la de *T. cinderella* y *T. sponsorius*.

Solari (2003) presentó un análisis de la diversidad y distribución del género *Thylamys* en América del Sur. Para la Argentina reconoció tres especies (*T. pallidior*, *T. pusillus* y *T. venustus*), tomando a *T. citellus* como sinónimo de *T. pusillus*; su análisis no incluyó a *T. bruchi*, *T. fenestrae* y *T. pulchellus*. Su esquema de distribución es inexacto, citando para la Patagonia a *T. pusillus* y ampliando el rango de distribución de *T. venustus* hasta el centro de la Argentina, donde no existen ecosistemas factibles de ser ocupados por esta especie. La contribución más importante de su trabajo consiste en la separación de las especies en tres grupos que considera monofiléticos: uno andino (donde incluye a *T. elegans*, *T. pallidior*, *T. venustus* y *T. tatei*), uno brasílico (donde incluye a *T. velutinus* (y a *T. karimii* como sinónimo junior, pero véase Carmignotto y Monfort (2006)), y uno chaqueño (donde incluye a *T. macrurus* y *T. pusillus*).

Finalmente, Braun et al. (2005) presentan un análisis filogenético del género basado en el citocromo-*b*, y consideran para la Argentina sólo cuatro especies: *T. cinderella*, *T. pallidior*, *T. pusillus* y *T. venustus*. Los autores sinonimizan a *T. pulchellus*

con *T. pusillus* sobre la base de la distribución de los taxones, aunque no en caracteres moleculares o rasgos morfológicos. Separan a *T. pallidior* en dos subespecies, con un límite en la frontera entre la Argentina y Bolivia, lo cual carece de sustento desde el punto de vista biogeográfico, además de morfológico. En efecto: la Puna, donde habita esta especie, muestra una continua unidad ecosistémica desde el noroeste argentino hasta el suroeste del Perú (véase, e.g., Morrone, 2001; Olson et al., 2001). El nombre propuesto para esta subespecie es *T. pallidior bruchi*. En este trabajo se revalida la especie *T. bruchi* (véase más abajo sobre los caracteres diagnósticos de esta especie y sus diferencias con *T. pallidior*), por lo que este nombre no estaría disponible para la subespecie propuesta por Braun et al. (op. cit.).

En este trabajo de tesis se reconocen seis especies de *Thylamys* para la Argentina: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* y *T. venustus*. A los efectos de argumentar consistentemente este esquema, se presenta una nueva diagnosis para cada taxón, y se detallan en cada caso las diferencias con las especies más cercanas (i.e., con las que han sido sinonimizadas anteriormente). Así, se comparan *T. bruchi* y *T. fenestrae* con *T. pallidior*, y *T. citellus* con *T. pulchellus*. Se discuten las características de cada especie con respecto al resto de los taxones y se presentan tablas con las medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias para cada una.

5.4.2. El género *Thylamys* en Argentina: sistemática.

Subclase Metatheria Huxley, 1880

Orden Didelphimorphia Gill, 1872

Superfamilia Didelphoidea Gray, 1821

familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Thylamyinae Hershkovitz, 1992

Género *Thylamys* Gray, 1843

Didelphis Desmarest, 1804 (parte); Oken, 1816:1140 (parte, no Linné).

Sarigua Muirhead, 1819:429 (parte, *S. pusilla* incluida entre las especies listadas).

Thylamys Gray, 1843:101; Cabrera, 1919:39 (como subgénero de *Marmosa*), Cabrera, 1957:26; Reig, 1958:274 (nota al pie)⁴; Reig, 1981:57 (como género pleno); Reig et

⁴ según Brown (2004).

al., 1987; Galliari et al., 1996:40.

Grymaeomys Burmeister, 1854 (parte).

Marmosa Thomas, 1888 (parte); 1894 (parte).

Micoureus Goeldi, 1894 (no Lesson, 1842)

ESPECIE TIPO: *Thylamys elegans* [*Didelphis elegans* Waterhouse, 1839] por monotipia.

HOLOTIPO: BMNH 53.8.29.18, macho, piel y cráneo, colectado por Charles Darwin⁵.

LOCALIDAD TIPO: Valparaíso, Chile.

ESPECIES INCLUIDAS: la especie tipo y *Thylamys bruchi* (Thomas, 1921b); *Thylamys citellus* (Thomas, 1912); *Thylamys fenestrae* (Marelli, 1931); *Thylamys karimii* Petter, 1968; *Thylamys janetta* (Thomas, 1926a); *Thylamys macrurus* (Olfers, 1818); *Thylamys pallidior* (Thomas, 1902a), *Thylamys pulchelus* Cabrera, 1934; *Thylamys tatei* Handley, 1957; *Thylamys velutinus* (Wagner, 1842); *Thylamys venustus* (Thomas, 1902b).

DISTRIBUCIÓN: Desde el centro de Perú hasta el centro de Chile por el oeste de los Andes, al este desde Bolivia (altiplano), Paraguay, hasta el límite entre las provincias del Chubut y de Santa Cruz, este de Brasil (Caatinga y Cerrado).

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARS ANALIZADOS: véase más abajo y Apéndice 1.

COMENTARIOS: Al contrario de lo expresado por Solari (2003), no fueron Marshall (1982) ni Creighton (1984), sino Reig (1981) quien primero usó *Thylamys* como género pleno: “...resultados de investigaciones...recientes...justifica(n)...la revalidación de dos géneros que se incluían normalmente dentro de *Marmosa*: *Thylamys* y *Micoures* (*sic* por *Micoureus*)”.

5.4.2.a. *Thylamys bruchi* (Thomas 1921)

Marmosa bruchi Thomas, 1921b:519

HOLOTIPO: BMNH 21.4.21.8, macho subadulto (con los P3 aún erupcionando); piel y cráneo con mandíbulas asociadas; colectado por el Dr. Carlos Bruch.

LOCALIDAD TIPO: Alto Pencoso, San Luis.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina.** Provincia de San Luis, Alto Pencoso, 33° 25' 60" S, 66° 55' 60" O (Holotipo: BMNH 21.4.21.8); Catamarca, Chumbicha, 28° 52' 00" S, 66° 13' 60" O (BMNH 18.11.11.72). Provincia de Tucumán,

⁵ el holotipo fue capturado en Octubre de 1835 de acuerdo a Waterhouse, pero Darwin estuvo en Chile central en 1834, enfermo y en cama desde 27 de Septiembre hasta los primeros días de Noviembre. Luego de su viaje por el sur de Chile, llegó a Valparaíso el 11 de marzo de 1835 y partió con destino a Coquimbo el 27 de abril de 1835 (Darwin, 1839).

Estación Vipos, 26° 28' 60" S, 65° 22' 00" O (BMNH 26.2.13.178), San Pedro de Colalao, 90 Km al NNO de Tucumán, 26° 13' 60" S, 65° 28' 60" O (BMNH 20.7.6.13); Argentina (localidad exacta no registrada) LILLO 386.

DISTRIBUCIÓN: zonas bajas de San Luis, La Rioja, Catamarca y Tucumán. Véanse además las Figs. 7.5a y 7.5b.

NUEVA DIAGNOSIS: Una de las más pequeñas especies del género, con la cola ligeramente más larga que la longitud de la cabeza y el cuerpo juntos (Tabla 5.2). La coloración dorsal es amarronada, tricolor, la coloración ventral es blanquecina y con los pelos de un solo color ("selfcolored"; Tate, 1933). Las patas son proporcionalmente muy pequeñas y están cubiertas por pelos blanquecinos. El cráneo es pequeño y de aspecto grácil; el rostro corto y la región interorbital son anchos; los nasales son paralelos entre sí y no se ensanchan abruptamente en la sutura naso-fronto-maxilar (a diferencia de *T. pulchellus*); tampoco se angostan posteriormente a esta sutura (como ocurre en *T. pallidior*); en el paladar se destaca la presencia de fenestras maxilares (generalmente ausentes en *T. pallidior*); en la región orbital, a través de la fisura esfenorbital, se observa una columna entre el preesfenoides y el basisfenoides. En el dentario, el proceso ascendente (coronoides) forma un ángulo con respecto a la rama horizontal, en un patrón intermedio entre los de *T. pallidior* y *T. citellus* (Fig. 5.1). La hilera molar superior es más corta que la de *T. pallidior*, con un menor desarrollo lingual de los molares, los que presentan una forma más cuadrada, casi del mismo largo que ancho (i.e., no tan comprimido anteroposteriormente); el M⁴ es menos comprimido anteroposteriormente y tiene un menor desarrollo labiolingual; el ectoflexo está mucho menos marcado en todos los molares que en *T. pallidior*; los M¹⁻³ muestran una StC bien desarrollada, claramente separable de StB y StD (ausente en *T. pallidior*); la preprotocrista se une al cíngulo anterobasal en todos los molares (en otras especies de *Thylamys* la preprotocrista termina en la base del paracono). La hilera molar inferior es proporcionalmente más pequeña que la de *T. pallidior* (con una diferencia de al menos un molar sobre el largo total); los cíngulos anterobasales están poco desarrollados en todos los dientes (en *T. pallidior* están bien desarrollados); el trigónido está comprimido lateralmente (más que en *T. pallidior*); los hipoconúlidos son menos salientes en los M₁₋₃; el cíngulo entre el protocónido y el hipocónido está bien desarrollado en los M₁₋₃ (mucho más que en *T. pallidior*).

COMENTARIOS: la especie fue descrita a partir de dos ejemplares subadultos (con los P3 en proceso de erupción, aún sin ocupar su posición final en el maxilar y la mandíbula) y los

ejemplares utilizados en la descripción original fueron separados: uno fue vendido al BMNH y el otro se encuentra depositado en la colección mastozoológica del MLP. Se la ha incluido como sinónimo de *T. pallidior* o *T. pusillus* con anterioridad (e.g., Flores et al., 2000). Braun et al. (2005) consideran el nombre válido para la subespecie de *T. pallidior* que habitaría, según su esquema biogeográfico, el oeste de Argentina desde la frontera con Bolivia hasta la Patagonia. Las características arriba mencionadas para este taxón (especialmente en la dentición), hacen que su asociación con *T. pallidior* no resulte apropiada, manteniéndose su estatus diferenciado.

5.4.2.b *Thylamys citellus* (Thomas 1912)

“Enano” Azara, 1802:262.

“Enano” Azara, 1809:291.

Didelphis pusilla Desmarest, 1817:430 (Descripción basada en Azara).

Didelphys pusilla Desmarest, 1820:261; Desmoulins, 1824:493; *Didelphys pusilla* Waterhouse, 1846:514 (Descripciones basadas en Azara).

Marmosa citella Thomas, 1912:409.

Grymaeomys pusilla Matschie, 1916:270.

Thylamys citella Matschie, 1916:271; Cabrera, 1919:40.

Marmosa pusilla Cabrera, 1919:39

HOLOTIPO: BMNH 98.8.19.9, macho, piel y cráneo con mandíbulas asociadas; colectado por R. Perrens, No. 10, Julio de 1885.

LOCALIDAD TIPO: Goya, Corrientes.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **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 Guleguaychú (localidad exacta no precisada) (LILLO 1455).

DISTRIBUCIÓN: Corrientes y Entre Ríos. Posiblemente en el oeste de Uruguay (véase González y Saralegui, 1996) y sudoeste de Brasil. Típica de la Mesopotamia Argentina. Véanse además las Figs. 7.5a y 7.5b.

NUEVA DIAGNOSIS: Cráneo globoso y de aspecto circular, con el rostro corto, los arcos cigomáticos expandidos lateralmente, los procesos supraorbitales marcados y con

pequeñas crestas en los frontales. En vista dorsal, los nasales están ensanchados en la unión naso-fronto-parietal, sin angostarse abruptamente como se observa en *Gracilinanus* spp., sino que se ensanchan y mantienen dicho ensanchamiento; los nasales no se extienden posteriormente a la expansión facial posterior de los lacrimales. En vista lateral, el cráneo no presenta el aspecto triangular con el rostro aguzado que se observa en otras especies (e.g., *T. pallidior*), sino que es de aspecto abovedado. Los forámenes infraorbitarios son estrechos, no amplios, y parecen comprimidos hacia el cráneo (se observan bien en vista frontal y lateral). La espina que forma parte del arco cigomático de los lacrimales se extiende hasta el límite entre los M²⁻³. Los parietales se extienden anteriormente hasta el punto de mayor proyección anterior del escamoso (a diferencia de *T. puchellus*, donde el escamoso se extiende más allá de la unión frontoparietal). Los arcos cigomáticos son poco robustos y están poco arqueados en la unión yugal-escamoso (en *T. janetta*, *T. pallidior* y *T. venustus* se distingue claramente la fisura esfenorbital). En vista ventral, el paladar es relativamente plano, menos abovedado que en otras especies (e.g. *T. pulchellus*) y muestra una abundante fenestración, con fenestras maxilares linguales al protocono del M¹. Las fenestras incisivas son cortas y anchas (largas y angostas en *T. pallidior* y *T. venustus*); las maxilopalatinas son largas y relativamente grandes; las palatinas son grandes y redondas. Los forámenes posterolaterales son grandes, alargados, y se extienden anteriormente al protocono del M⁴. El puente interpterigoideo es robusto y proyectado posteriormente. El pre-esfenoides se ensancha de forma muy marcada anteriormente a la sutura con el basisfenoides (a diferencia de *T. pulchellus*, en donde este hueso es angosto). Las bulas timpánicas están relativamente infladas, son grandes y están bien separadas entre sí, dando lugar a un basicráneo amplio (similar a *T. pulchellus*; pero este último muestra un mayor desarrollo anterior y ventral del alisfenoides). Se distinguen de las bulas de *T. pallidior* por presentar un mayor desarrollo vertical, y un menor desarrollo anteroposterior del alisfenoides que en *T. pallidior*. Las mandíbulas son relativamente gráciles (aunque no tanto como en *T. pallidior*); el proceso ascendente (coronoides) forma un ángulo abierto con respecto al proceso horizontal, similar a lo que se observa en *T. pulchellus*, pero más marcado. En la dentición superior se destaca la menor compresión anteroposterior de los molares, sobre todo en el M⁴ (contrastando con el patrón observado en *T. pallidior*, pero similar a lo observado en *T. pulchellus*); y la presencia de una StC marcada, claramente diferenciable de StB y StD en M¹⁻³ (aun en ejemplares con cierto desgaste dentario). El metacono es la cúspide más grande y alta de los molares superiores (salvo el M⁴); metacónulo presente

que da origen a una cresta labial que llega hasta la base del metacono, y a otra lingual que continúa la línea del diente hacia la base del molar, formando un cóngulo marcado entre metacono y protocono (carácter ausente en *T. pulchellus*). Los caninos inferiores son de tamaño moderado y orientación vertical o subvertical; el dP₂ y el P₃ son subiguales en vista oclusal (largo) y labial (alto). Los molares presentan un cóngulo anterobasal reducido (más que en *T. venustus*); el trigónido es más comprimido en el M₁, que se ensancha progresivamente en los sucesivos dientes; el talónido se encuentra lateralmente comprimido, pero no está reducido anteroposteriormente en M₄ (a diferencia de *T. pallidior* y *T. pulchellus*); el entocónido está desplazado anteriormente (más marcado en los M₂₋₃); y no existe cóngulo labial entre el protocónido y el entocónido (conspicuo en los M₂₋₃ de *T. venustus*). Las medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias se detallan en la Tabla 5.3.

COMENTARIOS: Tate (1933) fue el único autor en designar los especímenes de *Thylamys* con un criterio regional, teniendo en cuenta la ubicación geográfica de las zonas prospectadas por Azara (1802) y los sitios donde vivió y por donde se trasladó. En su concepción, la especie *T. citellus*, descrita por Thomas (1912) para la Mesopotamia argentina (y el este de Paraguay), se corresponde con el “enano” de Azara. El holotipo no es un juvenil (como señala Tate), sino un adulto con toda la dentición erupcionada.

Este taxón se diferencia del resto de las especies del género debido a la robustez de su cráneo; a la presencia de crestas supraorbitales bien desarrolladas, aun en ejemplares subadultos; al gran tamaño de la porción alisfenoidea de las bulas timpánicas (que a diferencia de *T. pallidior* están bien separadas entre sí) y algunos rasgos dentarios descritos arriba. Sus características generales la acercan a la especie *T. pulchellus*, pero con rasgos mucho más acentuados y un mayor tamaño (Tabla 5.3). Su distribución estaría limitada hacia el oeste por el río Paraná, que actuaría como una barrera importante a la dispersión de la especie hacia los ecosistemas chaqueños, y separándola de la forma *T. pulchellus*, que habita el Chaco seco. Myers (1982) propuso que en el este de Paraguay el río homónimo separaría la fauna de mamíferos terrestres en dos, una hacia el este y otra hacia el oeste; patrón que se vería incrementado en Argentina por la acción del río Paraná, con un mayor caudal y cauce real que el Paraguay.

5.4.2.c *Thylamys fenestrae* (Marelli 1931)

Marmosa elegans fenestrae Marelli, 1931:68.

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

LOCALIDAD TIPO: Sierra de la Ventana.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina**. Provincia de Buenos Aires, Chasicó, 38° 19' 60" S, 62° 38' 60" O (MLP 2.I.73.4, MLP 21.V.74.1, MLP 24.V.74.5, MLP 27.X.95.10-27.X.95.13); Tornquist, 30° 06' 00" S, 62° 13' 60" O (Neotipo: MACN 14955, MACN 14962); [Sierra de la] Ventana, 38° 08' 60" S, 61° 47' 60" O (MACN 16263, MACN 18656-18657, MLP 14.IX.99.67, MLP 2.I.73.4, MACN 16263). Provincia de Córdoba, La Tapera (MLP 24.X.01.3); Leones, 32° 38' 60" S, 62° 17' 60" O (MACN 13,16); Hoyos (MACN 13316); Córdoba (localidad no precisada) (MLP 24.X.013). 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 155-157, CAC 191, además de 28 restos sin número de orden); La Florida (CAC 33, CAC 115, CAC 153, CAC 180, CAC 193, CAC 207, CAC 441, CAC 57 b2, además de 8 restos sin número de orden); Lihué Calel, 38° 01' 60" S, 65° 32' 60" O (CAC 4, CAC 14, CAC 23).

DISTRIBUCIÓN: oeste de Buenos Aires, este de La Pampa, sur de Córdoba. Típica del espinal pampeano. Véanse las Figs. 7.5a y 7.5b.

NUEVA DIAGNOSIS: 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. En vista dorsal, los nasales son subparalelos, ensanchándose levemente por delante de la sutura nasofrontomaxilar, y angostándose posteriormente. Este patrón es similar al de *T. pallidior*, pero su tamaño relativo con respecto al del rostro y su extensión posterior, son menores en *T. fenestrae*, y el ensanchamiento intermedio tiene un patrón diferente entre las especies; Fig. 5.2). 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, aun en ejemplares juveniles (a diferencia de *T. pallidior*); grandes a muy grandes forámenes posterolaterales; pre-esfenoides y basisfenoides muy angostos (anchos en *T. pallidior* y *T. citellus*); fosa glenoidea amplia, mayor que en *T. pallidior*, con un proceso postglenoideo ancho donde articula un cóndilo mandibular también robusto; bulas timpánicas con menor desarrollo del alisfenoides y una región interbular amplia (*T. pallidior* muestra un gran desarrollo del alisfenoides y la distancia entre bulas es pequeña). La dentición es proporcionalmente menor que en *T. pallidior* (Tabla 5.4). 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); 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*; molares superiores con el ectoflexo menos profundo que en *T. pallidior*; en el P₃ hay una menor diferencia en altura entre la cúspula anterior y el talónido, por lo que la cresta posterior es más corta que en *T. pallidior*; el hipocónido es más saliente y grande en *T. pallidior*.

COMENTARIOS: los ejemplares provenientes de la provincia de Bs. As., donde la especie se conoce desde hace más tiempo, fueron considerados representantes de *T. pallidior* o *T. pusillus* por diferentes autores (ver más arriba). Los rasgos que diferencian a este taxón de *T. pallidior* se detallan arriba. Por otro lado, y debido al estatus indefinido de *T. pusillus*, la inclusión de los representantes de la Pampasia en esta especie no es recomendable. En una reciente revisión de las zarigüeyas de Azara, Voss et al. (en prensa) rediagnostican a *T. pusillus* y designan material tipo para la especie. Estos materiales 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*), la menor compresión de M⁴; arcos cigomáticos menos robustos; bulas timpánicas con menor desarrollo del alisfenoides, etc. Comparaciones directas entre *T. fenestrae* y *T. citellus* (la especie válida para la Mesopotamia argentina), 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*); molares sin StC en *T. fenestrae* (presentes en *T. citellus*); marcada compresión anteroposterior del M⁴ en *T. fenestrae* (no marcada en *T. citellus*); 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*); cíngulo anterobasal más desarrollado en *T. fenestrae* (menos desarrollado en *T. citellus*).

Desde el punto de vista molecular, *T. fenestrae* posee un número fundamental de $n=24$, mientras que *T. pallidior* posee uno de $n=20$ (Reig et al., 1977). Si bien este dato resulta llamativo, debido al avance en técnicas moleculares y el desuso del número fundamental como forma de diferenciar cromosomas, esta información no puede ser concluyente (M. Gallardo, com. pers.). En el futuro, el uso de bandeos cromosómicos, secuencias de nucleótidos e hibridación fluorescente in situ (FISH, por sus siglas en inglés), deberían aportar información más detallada al respecto (al comparar ejemplares de *T. fenestrae* con *T. pallidior*).

5.4.2.d

Thylamys pallidior (Thomas, 1902)

Grymaeomys elegans Burmeister (no Waterhouse, 1839), 1856:83 (parte, figura y descripción de un animal proveniente de la provincia de Mendoza).

Didelphys elegans Burmeister (no Waterhouse, 1839), 1861:412; Burmeister (no Waterhouse, 1839), 1879:193.

Marmosa elegans Thomas, 1902a:230 (no Waterhouse, 1839); Reig et al., 1977:211; Massoia y Pardiñas, 1988b; Massoia y Vetrano, 1988.

Thylamys pallidior Matschie, 1916:271; Contreras, 1979; Yensen y Tarifa, 1993:51; Palma, 1995a:2; Mares et al., 1996:107 (parte); Anderson, 1997:164; Mares et al., 1997:100 (parte); Flores et al., 2000:327 (parte); Mares y Braun, 2000:36 (parte); Solari, 2003:96 (parte); Brown, 2004:141; Braun et al., 2005:148-156.

Marmosa pallidior Tate, 1933:229; Yepes, 1936:699.

Marmosa pusilla (Desmarest, 1804).

Thylamys pusilla (Desmarest, 1804) Mares et al., 2000:38.

Thylamys pusillus (Desmarest, 1804) Birney et al., 1996b:151.

Thylamys elegans (no Waterhouse) Massoia y Pastore, 1997; Massoia et al., 1997; Heinonen Fortabat y Chebez, 1997.

Marmosa elegans pallidior Thomas, 1902b:159, 161; Thomas, 1913:143; Thomas, 1919a:118; Thomas, 1919b:135; Thomas, 1921a:422; Thomas, 1921e:617; Thomas, 1926c:195; Thomas, 1926d:641; Thomas, 1927a:657; Thomas 1927b:202; Mares et al., 1981:165.

M[armosa] e[legans] pallidior Osgood, 1943:46-47.

Marmosa pusilla bruchi Cabrera, 1957:32; Crespo, 1974; Daciuk, 1974:23;

Marmosa pusilla pallidior Cabrera, 1957:32; Olrog, 1959:407; Olrog, 1979:9.

Thylamys sp. Pardiñas et al., 2003:89; Martin, 2003:150; Nabte, 2004:253; Udrizar y Pardiñas, 2006:260.

Marmosa (Thylamys) pusilla pallidior Anderson et al., 1993:18.

HOLOTIPO: BMNH 2.2.2.116, macho joven, piel y cráneo, colectado por P.O. Simons el 26 de Octubre de 1901.

LOCALIDAD TIPO: Challapata, este del lago Poopo, provincia de Cochabamba, Bolivia, 3800 m.s.n.m.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina**. Provincia de Catamarca: Belén,

27° 39' S 67° 02' O (BMNH 34.11.4.174--BMNH 34.11.4.175); Chumbiche, 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); Hualfín (como Gualfín) 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); Cochinoca, Mina Pirquitas, 31 Km al SE s/ruta 74, 22° 54' S 66° 19' O [por Cochinoca] (CML529); Dpto. Yavi, 17 Km O de la Quiaca s/ruta 5,3 Km S de la misma (CML 418); Miyuyoc, Humahuaca, 22° 51' S 65° 18' O (CML 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 (CML 441, CML 463); Sierra de Quichagua, 22° 49' S 66° 12' O (CML 528); Sierra de Zenta, (MACN 31.107), Susques, 24 Km al N de Susques s/ruta 74, 23° 25' S 66° 29' O (CML 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 Salta: Las Coloradas, 17 Km al E de Santo Domingo, (CML 5203); Mora Sola, 23° 24' S, 63° 22' O (BMNH 34.11.4.180--BMNH 34.11.4.183); Ingamayo (como Inga-Mayo) (BMNH 34.11.4.186). Provincia de San Juan: Quebrada de las Flores, 4 Km al E 5 Km al N de Guayabas, 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 519-IEEUACH 5198, IEEUACH 5200).

DISTRIBUCIÓN: Holoceno temprano-Reciente, oeste y sur de Argentina (véanse las Figs. 6.4a, 6.4b, 6.4c, 7.5a y 7.5b).

NUEVA DIAGNOSIS: cráneo con el rostro alargado y estilizado; nasales paralelos que se ensanchan muy poco en la sutura naso-fronto-maxilar (Fig. 5.2); sin procesos supraorbitales ni cresta sagital; bulas timpánicas con gran desarrollo del alisfenoides; caninos pequeños, procumbentes y arqueados; dP2 subigual al P3; molares de tamaño moderado, grandes en proporción al tamaño del cráneo; notoria compresión anteroposterior en todos los molares, muy marcada en el M⁴; ectoflexo muy marcado, aumentando de tamaño del M¹ al M³; cíngulo anterobasal muy marcado (véanse también el Capítulo 4.1.4 y más abajo). Las medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias se detallan en las Tablas 4.4b y 4.4c.

COMENTARIOS: la especie muestra el rango de distribución latitudinal más grande de todas las especies del género, abarcando unos 3250 Km de norte a sur (véase el Capítulo 6.4). A pesar de esta extensa área de distribución, es poca la variabilidad intraespecífica registrada en sus rasgos característicos (e.g., gran desarrollo de la bula tímánica, rostro aguzado, nasales paralelos poco ensanchados en la sutura nasofrontomaxilar, cíngulo anterobasal muy desarrollado; por mencionar solo algunos). Braun et al. (2005) plantearon la separación de la especie en dos subespecies, *T. pallidior pallidior* para la forma septentrional, y *T. pallidior bruchi* para la forma austral. Por un lado, y como se describe más arriba, *T. bruchi* constituye una especie plena claramente diferenciada de *T. pallidior* en base a rasgos morfológicos. Por el otro, y desde el punto de vista biogeográfico, la división planteada posee escaso sustento, sobre todo teniendo en cuenta que el ecosistema puneño presenta gran uniformidad en toda su extensión (véase Morrone, 2001 y Olson et al., 2001).

5.4.2.e *Thylamys pulchellus* (Cabrera 1934)

Marmosa janetta pulchella Cabrera, 1934:126.

HOLOTIPO: MLP 21-X-35-32; hembra adulta; piel, cráneo y mandíbulas asociadas; colectada

por el Dr. Jorge Argañaraz.

LOCALIDAD TIPO: Robles, Santiago del Estero.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina.** Provincia de Chaco: Avia Terai, 26° 41' 60" S, 60° 43' 60" O (BMNH 34.11.4.184). Provincia de Formosa: Ingenio Juárez (CML 726, CML 730, CML 3573). Provincia de Santiago del Estero: 15 Km antes de Picada de Olmos (CML 2081-2); Lago Muyo (CML 1033-4); Lavalle, 28° 11' 60" S, 65° 07' 60" O (AMNH 41721-2); 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 17.278-9); Virgen del Valle, s/ ruta 64 entre Santa Catalina y Puerta Chiquita (CML 3198).

DISTRIBUCIÓN: Santiago del Estero, Chaco y el oeste de Formosa. Véanse además las Figs. 7.5a y 7.5b.

NUEVA DIAGNOSIS: Cráneo pequeño, con el rostro corto y las órbitas grandes, debido a la presencia de arcos cigomáticos amplios. Procesos supraorbitales de desarrollo moderado (no tan marcados como en *T. citellus*); crestas supraorbitales marcadas, aun en los ejemplares juveniles, las que se proyectan posteriormente de forma paralela sin juntarse en una única cresta sagital. Nasaes escasamente angostados al comienzo de su tercio posterior, en el punto de la sutura nasofrontomaxilar (Fig. 5.2); por detrás de este punto, los nasaes se proyectan hacia atrás, apenas sobrepasando el borde posterior de los lacrimales (este rasgo no se observa en ninguna otra especie de *Thylamys*, salvo *T. janetta*) (véase Martin, MS). Los frontales alcanzan su mayor ensanchamiento a la altura del proceso postorbital; hacia atrás, estos huesos se angostan, estando rodeados por sendos procesos anteriores de los parietales. Estos procesos están muy proyectados hacia delante, formando así una sutura en forma de "M", más nítidamente que en cualquier otra especie del género. Cresta lambdaidea muy poco desarrollada; cóndilos occipitales poco proyectados hacia atrás. En vista lateral, la forma general del cráneo es de aspecto abovedado, con el techo craneano curvado hacia atrás (en otras especies de *Thylamys* este es más triangular y la parte posterior del cráneo no muestra este patrón, salvo *T. citellus*). La espina dorsal de los premaxilares se extienden muy poco hacia atrás (en *T. pallidior*, *T. citellus* y *T. bruchi* este proceso está más extendido posteriormente, generando una zona de contacto premaxilar-maxilar más amplia, y que en general tiene una orientación diagonal con respecto al eje dentario). El yugal "abraza" al proceso cigomático del escamoso formando una fina escama ventral y rodeando apenas

dorsalmente a este proceso; este rasgo es característico de *T. pulchellus* y opuesto a lo observado en el resto de las especies del género, aun teniendo en cuenta la variabilidad intraespecífica. El paladar es abovedado, mientras que en *T. citellus* es más bien plano. Las fenestras premaxilares son cortas, anchas en su porción anterior y muy angostas en su parte posterior (en *T. pallidior* y *T. venustus* son angostas y largas; en *T. citellus* son cortas y anchas en toda su extensión); fenestras maxilopalatinas de tamaño moderado; un par de fenestras laterales pequeñas y los forámenes posterolaterales relativamente grandes, sobrepasando anteriormente el protocono del M⁴. El puente interpterigoideo, a diferencia de *T. citellus*, no está tan extendido posteriormente ni es tan robusto. Las bulas son grandes, pero están bien separadas entre sí, diferenciándose de *T. citellus* por el menor desarrollo del alisfenoides (ver más arriba). Los procesos paroccipitales son de desarrollo moderado, similar al de *T. pallidior*, pero menor que en *T. citellus*. La rama horizontal mandibular es grácil; alcanza su mayor altura por debajo del límite M₃₋₄ y a partir de allí se aguza rápidamente hacia delante. El rasgo más notable de la rama ascendente es la inclinación de su proceso coronoides, el cual forma con el plano alveolar de la rama horizontal un ángulo muy abierto (similar al de *T. citellus*). La longitud M1-4 es la menor de todas las especies de *Thylamys*, rasgo especialmente notorio en relación al tamaño general del cráneo (Tabla 5.5); los molares superiores muestran la persistencia de StC y el M⁴ está poco comprimido anteroposteriormente. Se distingue claramente de todas las demás especies del género por la gran compresión lateral de los caninos y premolares. Los incisivos superiores son muy pequeños, siendo los I²⁻⁵ de aspecto tubular, algo espatulados en la corona y subiguales en tamaño, excepto los últimos, de corona apenas más ancha que el resto. El escaso desarrollo relativo de los I¹ recuerda más a las especies de *Gracilinanus* spp. que a las de *Thylamys* spp. Los caninos superiores presentan dos crestas, una anterior y otra posterior, las que están bien desarrolladas, y no se aprecia el desarrollo de cúspulas anteriores o posteriores. Los premolares presentan una cúspula posterior bien desarrollada; adicionalmente, los dP¹⁻² tienen una diminuta cúspula anterior. Los molares superiores no están comprimidos en sentido anteroposterior; persiste la StC a la altura del ectoflexo. Los caninos inferiores son de escaso desarrollo y recuerdan más a los de *Gracilinanus* spp. que a cualquier especie del género *Thylamys*. Los tres premolares son de contorno subtriangular, comprimidos lateralmente, y con un talónido posterior de moderado desarrollo. Los molares son de aspecto compacto, con el trigónido comprimido y el talónido relativamente ancho (a diferencia de *T. citellus* en donde los talónidos están más comprimidos). Los hipocónidos

son poco salientes, y los entocónidos e hipoconúlidos solo moderadamente desarrollados. El talónido de M₄ es relativamente angosto y aparentemente no cuspidado.

COMENTARIOS: este taxón fue descrito originalmente como subespecie de *T. janetta* (Cabrera, 1934), una forma sinonimizada con *T. venustus* (Gardner, 1993; Braun et al., 2005) pero con características distintivas que han permitido su separación (Martin, MS). Posteriormente, la especie *T. pulchellus* fue incluida dentro de *T. bruchi* (*sensu* Cabrera, 1957) y *T. pusillus* (Flores et al., 2000).

5.4.2.f *Thylamys venustus* (Thomas 1902)

Marmosa elegans Thomas (no Waterhouse, 1839), 1898:4; Thomas (no Waterhouse, 1839), 1900:302; Thomas, 1902a:230; Thomas, 1902b:143.

Thylamys elegans Heinonen y Bosso, 1994:55; Mares et al., 1996:106; Mares et al., 1997:100; Capllonch et al., 1997:53.

Marmosa elegans venusta Thomas, 1902a:159, 160; Osgood, 1916:200; Olrog, 1959:405; Mares et al., 1981:165.

Marmosa (Thylamys) elegans venusta Anderson et al., 1993:17.

[*Thylamys*] *venusta* Matschie, 1916:271.

Thylamys venusta Cabrera, 1957:30.

Marmosa venusta venusta Tate, 1933:225.

Thylamys venustus Heinonen y Bosso, 1994:55; Flores et al., 2000:331; Anderson, 1997:165; Mares y Braun, 2000:39;

Marmosa elegans cinderella Thomas, 1902a:159, 161; Thomas, 1918:193; Thomas, 1920:196; Thomas, 1925:582; Thomas, 1926b:608; Olrog, 1959:405.

Marmosa venusta cinderella Tate, 1933:226.

[*Thylamys*] *cinderella* Matschie, 1916:271.

Thylamys cinderella Flores et al., 2000:325.

Marmosa elegans sponsoria Thomas, 1921c:186.

Marmosa venusta sponsoria Tate, 1933:228.

Thylamys sponsoria Flores et al., 2000:330.

HOLOTIPO: BMNH 2.1.1.120; hembra adulta; piel, cráneo y mandíbulas asociadas; colectada por el Sr. Perry O. Simons.

LOCALIDAD TIPO: Parotani, Bolivia.

LOCALIDADES DE REGISTRO Y EJEMPLARES ANALIZADOS: **Argentina**. Provincia de Jujuy: Abra de

Caña, 23° 40' S 64° 54' O (MACN 19428, MACN 19429, MACN 19434, MACN 19435, MACN 19438); Caimancito, 23° 44' S 64° 35' O (BMNH 21.1.2.17); Cerro Hermoso, 23° 35' S 64° 53' O (MACN 19431, MACN 19433); Higuerrilla 23° 34' S 65° 22' O (BMNH 21.11.1.100 – BMNH 21.11.1.104, BMNH 21.11.1.99); Jujuy (localidad no precisada) (CML 49, CML 68, CML 69, CML 102, CML 106, CML 107, CML 108, CML 182, CML 191, CML 192, CML 200, CML 210, CML 215, CML 216, CML 217, CML 486, CML 622, CML 671, CML 892, CML 1718, CML 1788, CML 3177, CML 3178, CML 3180); León, 24° 03' S 65° 26' O (BMNH 18.1.1.47, BMNH 18.1.1.48, BMNH 18.1.1.51); Mesada de las Colmenas, 23° 42' S 64° 52' O (MACN 19436, MACN 19437, MACN 20281); Santa Bárbara, 24° 17' S 64° 24' O (AMNH 183307, AMNH 185323); Sierra Santa Bárbara (aprox.) 24° 16' S 64° 27' O (BMNH 21.1.1.81 – BMNH 21.1.1.90); Villa Carolina, Río Lavallén, 24° 16' S 64° 43' O (BMNH 20.1.7.140, BMNH 20.1.7.141); Yuto 23° 38' S 64° 28' O (AMNH 167853, AMNH 185271, AMNH 186948); Jujuy (localidad no precisada) (BMNH 20.1.7.135 – BMNH 20.1.7.137, BMNH 20.1.7.139, BMNH 25.12.13.35, BMNH 26.2.13.167, CML 4, CML 13, CML 213, CML 313, CML 1066, CML 3188, CML 4627, CML 5528). Provincia de Salta: Aguaray, 22° 16' S 63° 45' O (MACN 30292, MACN 30.293, MACN 30295, MACN 30296); A° Santelmita, 22° 31' S 64° 37' O (MACN 20732); Baritú, Cerro Chaguar, 22° 35' S 64° 37' O (MACN 20733); Finca Yakulica, Santa Victoria, 22° 33' S 64° 32' O (MACN 20730); Metan, La Represa, 22° 18' S 63° 34' O (BMNH 34.11.4.185); Orán, 23° 08' S 64° 20' O (MACN 17275); Orán, Playa Ancha, 22° 07' S 63° 44' O (MACN 30291); Ruta 34, Km 1383 (MACN 17276); Salta (localidad no precisada) (CML 31, CML 327, CML 710, CML 742, CML 780, CML 781, CML 784, CML 789, CML 791, CML 858, CML 949, CML 960, CML 962, CML 966, CML 1867, CML 2344, CML 3694, CML 5527, CML 5946, CML 5947). Provincia de Tucumán: Aconquija, 27° 13' S 66° 08' O (MACN 29718, MACN 29719); Burreyacu, 26° 30' S 64° 45' O (BMNH 26.2.13.164, BMNH 26.2.13.168-BMNH 26.2.13.171); Cerro de Tafí Viejo, 26° 44' S 65° 16' O (BMNH 26.2.13.172); Concepción, 27° 20' S 65° 35' O (MACN 29705-MACN 29709, MACN 29711, MACN 29712, MACN 29714-MACN 29717, MACN 29720-MACN 29724, MACN 29727); Raco, 26° 38' S 62° 56' O (MACN 27.54); San Javier, 26° 47' S 65° 23' O (MACN 26130-MACN 26133); Sierra de Tucumán (localidad no precisada) (AMNH 41702-AMNH 41704, AMNH 41706-AMNH 41708, AMNH 41710-AMNH 41719); Tucumán (localidad no precisada) (BMNH 0.7.9.20, IADIZA 4019, CML 43, CML 413, CML 422, CML 427, CML 789, CML 845, CML 912, CML 928, CML 1063, CML 1065, CML 1067, CML 1068, CML 1069, CML 1781, CML 1782, CML 1785, CML 1786, CML 1787, CML 2838, CML 2839,

CML 2840, CML 2841, CML 2842, CML 2843, CML 2902, CML 3182, CML 3183, CML 3185, CML 3186, CML 3992, CML 5175); Villa Bogues, 26° 51' S 65° 23' O (BMNH 2.1.5.16, BMNH 2.1.5.17); Vipos, 26° 29' S 65° 22' O (BMNH 26.2.13.173-BMNH 26.2.13.177). **Bolivia.** Chuquisaca, 11 Km al N y 16 Km al O de Padilla, aprox. 19° 12' S 64° 27' O (AMNH 263558-AMNH 263560); 2 Km al N de Tarabuco, 19° 10' S 64° 56' O (AMNH 263556); 9 Km al N de Tarabuco, 19° 12' S 64° 27' O (AMNH 263562); Santa Cruz, Bermejo, 18° 10' S 63° 36' O (AMNH 8996); 1,3 Km al SO de Porvenir, 20° 45' S 66° 13' O (AMNH 261264); 3,8 Km por ruta hacia Carandayti, 20° 45' S 63° 13' O (AMNH 261245); Buena Vista, 17° 27' S 63° 40' O (MACN 50177); Carapari, 21° 49' S 63° 46' O (BMNH 25.2.1.72-BMNH 25.2.1.76); 2 Km al SO de Monteagudo, 19° 49' S 63° 58' O (AMNH 263550-AMNH 263554); Cochabamba, 17° 24' S 66° 09' O (BMNH 2.1.1.122, AMNH 40790); Santa Cruz, Comarapa, 17° 57' S 64° 24' O (AMNH 260030); Concepción, 21° 41' S 64° 41' O (BMNH 25.12.13.33, BMNH 25.12.13.34, BMNH 25.12.13.36, BMNH 26.8.3.20); Chaparé, El Palmar, 17° 11' S 65° 49' O (MACN 50179); Parotani, 17° 34' S 66° 21' O (Holotipo: BMNH 2.1.1.120, BMNH 2.1.1.119, BMNH 2.1.1.121); Chuquisaca, Porvenir, 20° 45' S 66° 13' O (AMNH 261246, AMNH 261248, AMNH 261249, AMNH 261252-AMNH 261256, AMNH 261258-AMNH 261263); Tarija, Rancho Tambo, 21° 27' S 64° 19' O (AMNH 262400); Río San Isidro 18° 09' S 64° 26' O (AMNH 260863); Sucre, 19° 02' S 65° 17' O (BMNH 2.2.2.114, BMNH 2.2.2.115); Tarija 21° 31' S 64° 45' O (AMNH 246451); Tarija, Yacuiba, 22° 02' S 63° 45' O (BMNH 7.8.2.25).

DISTRIBUCIÓN: Yungas de Bolivia y la Argentina. Véanse además las Figs. 7.5a y 7.5b.

NUEVA DIAGNOSIS: Similar en tamaño a *T. elegans*, pero con la coloración dorsal marrón oscuro a marrón, sin el patrón grisáceo observado en *T. pallidior*. Superficie ventral con los pelos de base gris, y las puntas amarillentas (no blanquecina o color crema como en otras especies de la Argentina). Cráneo y dientes similares en apariencia a los de *T. elegans* aunque más pequeños. Bulas alisfenoideas más pequeñas que *T. pallidior*, bien separadas unas de otras (con una media de 4.2 mm de distancia interbular, véase Tabla 5.6). Hilera dentaria superior e inferior de similar tamaño que *T. elegans*, con los incisivos incrementando su tamaño del I² a I⁵, siendo este último diente claramente mayor que el resto. Caninos menos procumbentes que en *T. elegans*, pero no tan verticales como en *T. pallidior*. El tercer premolar superior es mayor en vista lateral que el dP², aunque subigual en vista oclusal. Los molares superiores aumentan de tamaño del M¹ al M³, con el M⁴ comprimido anteroposteriormente aunque no mesiodistalmente. Caninos inferiores menos procumbentes que en *T. pallidior*. En vista oclusal, dP₂ es el premolar de mayor tamaño,

con un talónido bien desarrollado; en vista labial es subigual al P₃. Molares inferiores con un cíngulo anterobasal poco desarrollado; el talónido del M₄ no está comprimido labiolingualmente, y presenta cúspides bien desarrolladas al igual que los de los M₁₋₃; hipoconúlidos asociados (“*twinned*”) al entocónido, no orientados posteriormente y desplazados medialmente como en *T. pallidior*.

COMENTARIOS: Flores et al. (2000) propusieron la separación de las formas *T. cinderella* y *T. sponsorius* como especies válidas. Braun et al. (2005) sólo admiten la validez de *T. cinderella* e incluyen de manera tentativa a *T. janetta* como sinónimo de *T. venustus*. En una reciente revisión basada en caracteres morfológicos y morfométricos de las cuatro formas asociadas a *T. venustus*, se reconoce la validez de *T. janetta* como especie plena y se incluyen como sinónimos de *T. venustus* a *T. cinderella* y *T. sponsorius* (Martin, MS). Los rasgos que permiten la separación de *T. janetta* (especie registrada, hasta ahora, solamente para Bolivia, véase Apéndice) de la forma *T. venustus* incluyen: largo total y de cabeza-cuerpo mayor que *T. venustus*, la cola presenta el patrón opuesto (más corta en *T. janetta*); presencia de pelos ventrales blancos en toda su extensión, a diferencia de los de *T. venustus* en donde son grises en la base y amarillos en la punta; anillos periorbitales más finos que en *T. venustus* (más parecidos a los de *Lestodelphys halli*); rostro más corto y ancho que en *T. venustus*; arcos cigomáticos más expandidos lateralmente que en *T. venustus*; puente interpterigoideo expandido posteriormente mucho más que en *T. venustus*; bulas timpánicas más pequeñas y separadas entre sí que en *T. venustus*; alisfenoides con menor desarrollo vertical y posterior que en *T. venustus*; barra (“strut”) del alisfenoides larga, relativamente transversal con respecto al eje anteroposterior del cráneo, dándole un aspecto más amplio (ancho) y posteriormente expandido que en *T. venustus*; rama mandibular más robustas que en *T. venustus*; y dP₁ de menor tamaño que *T. venustus*. Por otro lado, y al revisar ejemplares asignados a *T. cinderella* y *T. sponsorius*, tanto las medidas de los caracteres exosomáticos, como las de los caracteres craneomandibulares y dentarios, se encuentran contenidas dentro de la variabilidad intraespecífica de los ejemplares originalmente asignados a *T. venustus* (Martin, MS). Ninguno de los caracteres utilizado como diagnóstico en Flores et al. (2000) (LCr, AZ, LP, AP, CIMin, ACr, LCb, M¹-M⁴ and M₁-M₄) permitió la separación de las formas reconocidas como *T. cinderella* y *T. sponsorius*.



CAPÍTULO 6 – DISTRIBUCIÓN

Si bien el sur del continente americano fue explorado desde hace al menos 450 años, el estudio de su flora y fauna fue incrementándose muy lentamente, debido a lo hostil de su territorio y a que las exploraciones no tenían el relevamiento biológico como objetivo central (Cananor, 1993). El primer registro de un marsupial en el sur de América del Sur es debido a R.O. Cunningham, y corresponde a un ejemplar de *Dromiciops gliroides*, capturado en Huite, isla de Chiloé. Otros ejemplares de la especie fueron reportados en 1893 para los alrededores de Valdivia (Chile) por F. Philippi, quien los describe como *Didelphys australis*. El primer registro para la especie en Argentina corresponde a dos ejemplares colectados en Beatriz (actual península Quetrihué, P.N. Arrayanes) por E. Budin y descritos por Thomas (1919c). Por otro lado, las primeras descripciones de mamíferos patagónicos continentales s.s. fueron hechas por Alcides C.V. d'Orbigny en Río Negro, ca. 1829 (*Microcavia australis*, *Ctenomys magellanicus*, *Lyncodon patagonicus*), pero no fue hasta 1919 que T.H. Hall colectó el primer marsupial (*Lestodelphys halli*) en Cabo Tres Puntas, Estancia La Madrugada, provincia de Santa Cruz (Hershkovitz, 1987; Thomas, 1921d). Recién en 1923, W.H. Osgood colectó el primer ejemplar de *Rhyncholestes raphanurus* en la boca del río Inio, en el extremo sur de la isla de Chiloé (véase Osgood, 1924). Fuera del ámbito patagónico s.l., el tipo de *Thylamys pallidior* fue colectado en Bolivia por P. O. Simmons, y descrito en 1902 por O. Thomas. Los primeros registros patagónicos de la especie fueron reportados por el mismo Thomas (1926d) en base a ejemplares capturados por Emilio Budin en Neuquén. Las únicas dos especies de grandes didélfidos registradas en la Patagonia s.l. son *Didelphis albiventris* y *Lutreolina crassicaudata*. La primera cuenta con su registro más austral en el río Limay, a pocos kilómetros de S.C. de Bariloche (Massoia y Lartigau, 1995), mientras que la segunda cuenta con un único registro en Neuquén (E. Massoia, com. pers. a F. Goin en 1992).

La Figura 6.0 muestra la ocurrencia de los registros por décadas entre 1870 y 2007. Resulta llamativo, en primera instancia, el incremento de tipo exponencial desde el período 1980-1989 y hasta el 2000-2009, el cual es aún más marcado si se incluyen los datos inéditos presentados en este trabajo (unas 45 localidades más). Se observan, además, períodos con muy poca o nula actividad en lo que respecta al hallazgo de nuevas localidades para todas las especies, sobre todo entre 1890 y 1909 y entre 1950 y

1959, donde se registraron dos localidades en 20 años desde 1890 a 1909 (la localidad tipo de *D. gliroides* y la de *T. pallidior*), y dos entre 1950-1959 (una para *L. halli* y otra para *D. gliroides*). Entre 1870 y 1989 los registros no sobrepasaban las 10 localidades por década y por especie, salvo entre 1940-1949 y entre 1960-1969; donde se registró un incremento en las localidades de registro para *D. gliroides* que fueron publicadas en “*The Mammals of Chile*” (Osgood, 1943) y “*Mammals of the Malleco Province*” (Greer, 1965), dos importantes volúmenes sobre la mastofauna chilena. Los trabajos de recolección realizados por E. Budin entre 1900 y 1939 se ven reflejados en la bibliografía gracias a las contribuciones de Thomas (e.g., 1902; 1912; 1913; 1919a; 1920; 1921b; 1926a, b; 1927a, b), la monografía sobre *Marmosa* de Tate (1933), y un par de trabajos de Yepes (1936) (véase la Tabla 6.4a). A partir de la década de 1990 ocurre un notable incremento en el número de localidades de registro para *L. halli* y *T. pallidior*; debido principalmente, a una serie de trabajos basados en el disgregado de egagrópilas de rapaces (sobre todo búhos y lechuzas [Aves: Strigiformes]) cuyo gran impulsor en Argentina fue Elio Massoia (véanse las Tablas 6.3a y 6.4a).

En este capítulo se detallan las localidades de registro (actuales y, si las hubiera, fósiles) para cada especie, su ocurrencia histórica, las preferencias de hábitat, y se presentan diferentes modelos de distribución potencial, generados mediante el programa MaxEnt (Phillips et al., 2004).

La información aquí detallada se encuentra sustentada, en primera instancia, por los estudios anatómicos que permitieron rediagnosticar y corroborar la identidad de las especies estudiadas (véanse los Capítulos 4 y 5).

A partir de esto, fue posible elaborar listas con localidades de registro, que fueron usadas para llevar adelante un análisis pormenorizado de la distribución geográfica y la ocurrencia histórica de estas localidades, además de las preferencias ambientales de cada especie.

Estas listas fueron usadas, además, en la generación de los modelos de distribución potencial que se presentan a continuación, y constituyen la base de los análisis biogeográficos y de conservación que se presentan en el Capítulo 7.

6.1. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1893

Las localidades de registro para *D. gliroides* se detallan en la Tabla 6.1a y Figs. 6.1a y 6.1b. El rango latitudinal para la especie es de 7° 22' (~ 830 Km), y el longitudinal es de 2° 11' (~ 270 Km). Las localidades más extremas corresponden a registros dentro

de Chile: hacia el norte, la Reserva Nacional Los Queules (35° 59' S, 72° 41' O); hacia el sur y oeste, la boca del río Inio (43° 20' 03" S, 74° 08' 08,5" O), isla de Chiloé; hacia el este, el Paso Pino Hachado (38° 40' S, 70° 54' O). De las 87 localidades de registro, sólo 26 corresponden a la Argentina (29.9%) y las 61 restantes a Chile (70.1%). En la Argentina, 15 de los registros se encuentran en la provincia de Río Negro (57.7%), nueve en Neuquén (34.6%), y solamente dos en Chubut (7.7%). En Chile, 33 registros corresponden a la región de Los Lagos (54.1%), 19 a la Araucanía (31.8%), y nueve a la región del Bio-Bio (14.8%).

Con respecto a la ocurrencia histórica de los registros (Fig. 6.1c), la gran mayoría corresponde a los últimos 10 años (26 registros), con un importante número de localidades descubiertas entre los años 1940-1949 y 1960-1969, reportándose más de 10 localidades exclusivamente para Chile en el segundo período (Greer, 1965).

No se han recuperado con certeza restos fósiles de *D. gliroides*; salvo por una mandíbula edéntula asignable a la especie y dada a conocer por Goin (1999).

6.1.1. Habitat.

A nivel general, *D. gliroides* habita ambientes boscosos fríos y húmedos, densos a moderadamente densos, con un sotobosque rico en herbáceas y bambusáceas (*Chusquea* spp.), en terrenos generalmente bien drenados, entre los 36° y 44° de latitud Sur (Osgood, 1943; Greer, 1965; Muñoz-Pedreros y Palma, 2000). El rango altitudinal va desde el nivel del mar en la isla de Chiloé y zonas costeras de la provincia de Llanquihue, (X Región, Chile), hasta el límite del bosque andino-patagónico en los alrededores de Bariloche (Refugio Neumeyer, Río Negro, Argentina), entre 1500-1600 m.s.n.m. (Marshall, 1978; Trejo y Ojeda, 2004). Aparentemente, y de acuerdo a la bibliografía disponible, la especie prefiere dos tipos de ambientes diferentes: (1) por un lado, bosques con árboles distribuidos de manera espaciada y equidistantes, dominados por *Nothofagus dombeyi* (coihue), pero con un dosel abierto y un sotobosque con manchas de herbáceas (e.g., *Desfontainea spinosa*, *Berberis darwinii*, *Maytenus magellanicus*, *Tepualia stipularis*, *Chusquea culeou*), y con el suelo cubierto de musgos, líquenes y helechos (*Lycopodium* sp., *Blechnum chilense*, *Gleichenia quadripartita* y *Gleichenia squamulos*); (2) por el otro, bosques densos dominados por *N. dombeyi* y un sotobosque con *C. culeou* como especie dominante, y diversas especies arbóreas (e.g., *Saxegothaea conspicua*, *M. magellanicus*) y arbustivas (*Drymis winteri*, *Myrceugenia chrysocarpa*, etc.) como codominantes (Pine et al., 1979; Pearson y Pearson, 1982).

Dado que la especie ocupa casi toda la extensión de la ecoregión Valdiviana (*sensu* Dinerstein et al., 1995), en las localidades de captura se observan diferentes características particulares con respecto a la vegetación. Así, en el extremo norte de su distribución (R.N. Los Queules, Chile) la especie habita bosques de *Nothofagus glauca*, *Aextoxicon punctatum*, *Cryptocarya alba*, *Guevuina avellana* y *Persea lingue*, típicos componentes del Bosque Maulino (San Martín y Donoso, 1995); una zona que también es rica en árboles endémicos de Chile continental como *Gomortega keule*, *Pitavia punctata* y *Nothofagus alesandrii* (Villagrán, 1994; San Martín y Donoso, 1995; Grez et al. 1997; Bustamante y Castor, 1998). En la provincia de Malleco, aparentemente preferiría bosques densos y húmedos; pero también habita bosques de *Araucaria araucana*-*N. dombeyi*, bosques puros (“woods”) de *N. obliqua*, bosques de *N. obliqua*-*N. dombeyi*, y zonas puntuales con bosques siempreverdes (“localized wooded areas having evergreens”) como *Peumus boldus*, *G. avellana*, *P. lingue*, *D. winteri*, etc. (Greer, 1965). En Chiloé, la especie preferiría ambientes de bosque denso, con gran cobertura de herbáceas y muy húmedos, típicos de selva Valdiviana (Pine et al., 1979). En la Argentina, y a diferencia de lo que ocurre en Chile, la especie ha sido registrada en dos tipos de ambientes: bosque denso y viejo (“over-mature”) de *N. dombeyi*, con un sotobosque también denso de *C. culeou*, y renovales de *M. chrysocarpa* (además de *D. spinosa*, *Pernettya mucronata*, *Azara* sp. y *S. conspicua*); y bosque abierto de *N. dombeyi*-*N. pumilio*, con presencia de *C. culeou* y *Berberis* spp., con poca presencia de renovales pero muchos troncos caídos y una importante cobertura de humus, producto de las hojas de lenga acumuladas (Pearson y Pearson, 1982). Otros registros en Argentina presentan características marcadamente diferentes, sobre todo en lo que respecta a las especies codominantes (junto a *N. dombeyi*). En la zona “Huemules” (P.N. Nahuel Huapi), el bosque es abierto con árboles viejos de *N. dombeyi*, pero la especie codominante es *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera); se observan además rodales de *Maytenus boaria* (maitén), *Lomatia hirsuta* (radal) y el sotobosque cuenta con abundantes manchones de *Berberis* spp. y *Ribes magellanicus*, aparte de *C. culeou* (obs. pers.). Esta zona es similar, en aspecto general y especies predominantes, al ambiente en las localidades más australes de registro para Argentina (Lago Puelo, Cholila/Lago Rivadavia). En la zona de Llao-Llao, Bariloche, el ambiente está dominado por rodales viejos de *N. dombeyi*, con un sotobosque abierto, con “stands” de *C. culeou* y arbustos de *Aristotelia chilensis* y *M. boaria* parasitados por *Tristerix corymbosus* (Amico y Aizen, 2000).

Con respecto al microhábitat, existe hasta ahora un único estudio cuantitativo sobre asociaciones entre pequeños mamíferos y microhábitat (Patterson et al., 1990). En él se observó que *D. gliroides* presenta una alta correlación de abundancia en sitios con pendientes pronunciadas, mayor presencia de árboles cuyo diámetro superó los 5 cm, y donde el porcentaje de suelo cubierto por plantas vasculares era alto. Su abundancia estuvo negativamente correlacionada con el número de troncos cuyo diámetro es mayor a 15 cm, y el porcentaje de briófitas con respecto al total de biomasa vegetal (Patterson et al., 1990). Se ha demostrado, además, la existencia de mutualismo entre *D. gliroides* y una lorantácea (*Tristerix corymbosus*) que habita el bosque andinopatagónico; esta asociación podría haber tenido en el pasado una distribución geográfica mucho más amplia, especialmente si se tiene en cuenta que esta planta es considerada una de las más primitivas del género y podría tener un origen gondwánico (Amico y Aizen, op. cit.). La asociación entre *T. corymbosus* (conocido como quintral) y *D. gliroides* influye, directamente, en la dispersión y germinación de las semillas (Amico y Aizen, op. cit.). Es así que la presencia del quintral podría usarse como indicador de la presencia del monito de monte, hipótesis que podría ser contrastada con estudios de campo más o menos intensivos donde la planta esté presente, pero donde aún no se haya capturado *D. gliroides*. Por otro lado, la ausencia de quintral no debería usarse como indicador para la ausencia también de *D. gliroides*, ya que este marsupial ha sido colectado en sitios donde la planta no está presente.

6.1.2. Distribución Potencial.

La distribución potencial para *D. gliroides* fue modelada utilizando cinco aproximaciones diferentes: (1) con todos los datos de registro desde 1955 y todos los datos climáticos (Fig. 6.1d); (2) tomando todos los datos de registro desde la descripción original de la especie y sólo las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.1e); (3) con todos los datos de registro desde 1955 (quitando el 25% de las localidades de registro para probar el modelo) y las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.1f), y (4) las variables climáticas seleccionadas y los datos de registro desde 1955 sin los datos extremos del norte de distribución (Fig. 6.1g). Se generó un modelo con las variables seleccionadas pero sin incluir los datos de Chiloé y Chubut, el cual no presentó diferencias con respecto a los últimos dos modelos (Fig. 6.1h). La primera aproximación permitió, además, establecer qué variables influyen más en la distribución de la especie, que para *D. gliroides* resultaron ser: precipitación de Julio (prec7), que

presenta los mayores valores con respecto al resto de las variables (tanto para todos los datos, como para los datos desde 1955); y la precipitación de Marzo (prec3) y de Septiembre (prec9), que presentan la mayor cantidad de información no contenida en el resto (i.e., si son eliminadas se “pierde” información) (Fig. 6.1i). Con respecto a estas últimas, la precipitación de Marzo resultó ser mas importante para el modelo que solo tomó datos de presencia desde 1955 (Fig. 6.1j), y la precipitación de Septiembre para el modelo que tomó todos los datos de presencia. Otras variables importantes resultaron: precipitación del mes más húmedo (bio13), precipitación del cuatrimestre más húmedo (bio16), y precipitación del cuatrimestre más frío (bio19), precipitación de Junio y Agosto (prec6 y prec8, respectivamente). También resultaron importantes, pero en menor medida, las precipitaciones de Mayo y la precipitación anual (prec5 y bio12, respectivamente). Estas variables (con valores de ganancia [*training gain*] mayores o muy cercanos a 1.5) fueron usadas para generar los cuatro modelos posteriores (Figs. 6.1e, 6.1f; 6.1g; modelo 6.1h no figurado). En estos, también las precipitaciones de Julio (prec7) y Marzo (prec3) resultaron las variables más importantes. De acuerdo a la discriminación de las variables climáticas, se evidencia una relación directa entre *D. gliroides* y las precipitaciones, las que limitan su distribución en una escala global y regional. Esto coincide con lo observado para *R. raphanurus* (véase más abajo). Debe tenerse en cuenta que estos resultados se presentan a una escala regional y que a una escala menor (topográfica y de sitio) sería esperable una mayor influencia de condiciones locales como cobertura vegetal, altura del dosel, presencia de especies herbáceas y/o arbustivas en el sotobosque, factores relacionados con la altura (m.s.n.m.) y exposición de los sitios de registro, como previamente se describió (ver arriba, y Patterson et al., 1989; Patterson et al., 1990).

Resultados cuantitativos.

Pruebas de omisión umbral-dependientes.--- En todos los modelos generados las predicciones producidas fueron mejores que las generadas al azar. Usando la regla simple de umbral (“*threshold*” *sensu* Phillips et al., 2006), el *test* de omisión binomial fue altamente significativo ($p < 0.0001$) para todos los modelos (véase Tabla 6.1b). Aparte de la significación estadística, los valores de omisión fueron bajos o directamente cero, nunca excediendo el 15% (Tabla 6.1b). El modelo generado con el menor número de datos (6.1h) es el que presentó valores de área potencial levemente mayor, y por encima del promedio general; por otro lado, los dos modelos que se generaron usando todas las

capas climáticas fueron los que presentaron áreas menores (Tabla 6.1b). Es importante destacar que la reducción en el número de capas climáticas tuvo un efecto inverso sobre el área potencial total de distribución (i.e., se extendió la distribución potencial con valores bajos de predicción), pero no así sobre las zonas con valores de predicción altos a medios (ver más abajo).

Pruebas umbral independientes.--- Para los diferentes datos de localidades los valores de AUC fueron estadísticamente muy significativos ($p < 0.0001$), indicando nuevamente predicciones mejor que las generadas al azar (Tabla 6.1c). Los valores de AUC presentaron valores muy cercanos, con un máximo de 0.976 (para el modelo generado sin los datos de Chiloé y Chubut) y un mínimo de 0.965 (para el modelo generado sin los datos extremos hacia el norte de distribución). Es llamativo que el modelo generado con el menor número de datos ($n = 44$) se aproxime a los valores obtenidos con los modelos que mayor número de datos usaron ($n = 62$, $n = 53$; véase Tabla 6.1c). Al contrario de lo que podría suponerse, los modelos generados con todos los datos climáticos (6.1d y 6.1e), no presentaron valores de AUC muy diferentes de los generados con una selección parcial de estos.

Interpretación de los mapas generados.--- Se observa una diferencia en cuanto a la extensión de la distribución hacia el sur entre el modelo generado con todas las variables climáticas (Figs. 6.1d) y los generados con las variables seleccionadas (Figs. 6.1e, 6.1f y 6.1g [6.1h no figurado]). Los dos primeros modelos alcanzan una distribución máxima hasta los 46° de latitud sur, incluyendo los archipiélagos de Las Guaitecas y Los Chonos, pero sin incluir la península de Taitao. Los otros dos modelos, incluyen la península de Taitao y extienden la distribución potencial de la especie hasta la Cordillera Sarmiento (aprox. 52° S, 73° 15' O) por un lado (Fig. 6.1f), y hasta la zona de Isla Santa Inés y Península Córdova (entre 53° y 54° S, 72° 30' y 73° O) por el otro (Fig. 6.1g); ambas dentro del territorio chileno. En todos los modelos, la extensión hacia el norte y el este son muy similares. Hacia el norte, y aun en el modelo generado sin tener en cuenta las localidades extremas, la distribución potencial de la especie llega hasta el paralelo 35° S (límite entre las VI y VII regiones de Chile), donde existen importantes zonas con bosques de coihue (*N. dombeyi*), raulí (*N. alpina*) y roble pellín (*N. obliqua*), además de algunos remanentes aislados de ciprés de la cordillera (*A. chilensis*), bosque de roble hualo (*N. glauca*), lenga (*N. pumilio*), ñire (*N. antarctica*) y bosque esclerófilo mixto; todos inmersos en una gran matriz de matorrales de origen antrópico y áreas agrícolas (Lara et al., 1999). Solo en la Figura 6.2d se observa una extensión hasta los 33° S por el oeste

(aprox. la latitud de Santiago de Chile). Por otro lado, la extensión de la distribución potencial hacia el este presenta varias peculiaridades: (1) en el extremo noreste muestra una ingresión hasta los 35° S aprox. (pasos fronterizos de Vergara y Potrerillos) donde probablemente no existan ambientes boscosos factibles de ser ocupados por la especie (Fig. 6.1e, zona A); (2) entre los 37° S y 39° S, la especie podría estar presente favorecida por la existencia de bosquetes aislados de *Araucaria* (*Araucaria araucana*) y algunas zonas de bosque de lenga (Fig. 6.1e, zona B); (3) gran extensión hacia el este en la zona de Confluencia (Río Limay, Neuquén, aprox. 40° 30' S, 70° 30' O) un ambiente con condiciones aparentemente propicias para la especie debido a la presencia de abundantes bosquetes de ciprés de la cordillera y lenga (Lara et al., 1999; Veblen et al., 1998), donde se han registrado especies de roedores sigmodontinos que se consideran típicas del bosque andino-patagónico y aquí “avanzan” hacia la estepa (e.g., *Irenomys tarsalis*, *Chelemys macronyx*, Pardiñas et al. (2003)); (4) presencia potencial en todo el oeste del Chubut hasta los lagos La Plata y Fontana, incluyendo todo el P.N. Los Alerces y la zona de Corcovado y Río Pico, donde actualmente existen ambientes con condiciones similares a donde se ha registrado la especie (i.e., Lago Puelo, Cholila/Lago Rivadavia); (5) todos los modelos predicen la presencia de la especie en el archipiélago Juan Fernández, un grupo de islas situadas a 670 Km del continente sudamericano, entre los 33° 36' - 33° 47' de latitud sur y 80° 47' - 78° 47' de longitud oeste, que pertenecen a Chile (Rodríguez et al., 1983). El archipiélago es relativamente reciente en origen (3 millones de años) y no cuenta con especies nativas de mamíferos terrestres (Poulin, 2006). Debido a que resulta poco probable que *D. gliroides* pudiera dispersarse hasta las islas, debe descartarse su presencia a pesar de contar con ambientes propicios.

Con respecto a las categorías usadas para indicar la “fuerza” de las predicciones, una secuencia de los cuatro modelos (6.1e → 6.1d → 6.1f → 6.1g) muestra un desplazamiento de los mayores valores de predicción (color rojo, >50) desde el norte de la distribución actual hacia el sur, muy llamativo en el incremento de superficie en Chiloé, y en el aumento de los valores de predicción hacia el sur en Chiloé continental y Argentina, a igual latitud (véase como las zonas de color rojo aparecen en el noroeste del Chubut y en el golfo de Corcovado, sur de la X región, Fig. 6.1g, zona C). Es importante señalar, además, la zona de alta predicción que se observa en todos los modelos para todo el P.N. Nahuel Huapi (y la mayor parte del P.N. Lanín) marcando la importancia de esta región no solo en cuanto a localidades de registro sino como hábitat potencial para la especie. Finalmente, es llamativo que en la misma progresión se observe como la

localidad tipo (Huite, Chiloé), queda excluida de la zona de mayor predicción para la especie y se torna primero amarilla y luego verde, colores que reflejan una muy baja predicción (flecha negra en todas las figuras). El ejemplar tipo de la especie fue colectado en 1871 por R.O. Cunningham, y la especie no ha sido colectada en el área desde entonces.

6.2. *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

Las localidades de registro para *R. raphanurus* se detallan en la Tabla 6.2 y Fig. 6.2a. El rango latitudinal para la especie es de 2° 44' (~ 320 Km), y el longitudinal es de 2° 20' (~ 190 Km). Tres de las localidades más extremas corresponden a registros dentro de Chile: hacia el norte, Maicolpué (40° 35' 47,2" S, 73° 44' 14" O); hacia el sur y oeste, la desembocadura del río Inio (43° 20' 03" S, 74° 08' 08,5" O), isla de Chiloé. La localidad más oriental corresponde a Puerto Blest (41° 02' S, 71° 49' O), Argentina. De las 17 localidades de registro, solo una corresponde a la Argentina (6%) y las 16 restantes se encuentran en Chile (94%). Si bien todos los registros de Chile se encuentran en la X Región (Los Lagos), 11 de ellos (69%) son de localidades continentales, y cinco (31%) corresponden a la isla de Chiloé. Sólo existen tres ejemplares colectados en Argentina, y todos provienen de Puerto Blest, P.N. Nahuel Huapi, en la provincia de Río Negro.

Con respecto a la ocurrencia histórica de los registros (Fig. 6.2b), la gran mayoría corresponden al período 1987-1996, durante el que se agregaron 13 localidades nuevas, incluyendo la primera captura de la especie en Argentina.

No se conocen restos fósiles asignables a esta especie.

6.2.1. Habitat.

R. raphanurus estaría restringida, dentro del bosque lluvioso templado, a sitios con vegetación densa, abundantes troncos caídos y en descomposición, preferentemente fríos, y con mayor humedad que la zona circundante (Osgood, 1924; Pine et al., 1979; Patterson y Gallardo, 1987). Además, estos parches dentro del bosque estarían saturados de agua durante varios meses al año (Milton Gallardo, com. pers.). El rango altitudinal de distribución está entre el nivel del mar en Chiloé, y los 1135 m.s.n.m. en La Picada, ambos sitios en Chile (Osgood, 1924; Patterson y Gallardo, 1987; Patterson et al., 1990). En Argentina, *R. raphanurus* solamente se conoce a partir de dos ejemplares capturados y uno hallado muerto, en los alrededores de Puerto Blest, a una altura de ~790 m.s.n.m. La información disponible sobre los ejemplares capturados indica que las trampas

estaban dispuestas en bosque denso de *N. dombeyi* con un sotobosque de pequeños *P. nubigena* y *S. conspicua*, junto con abundante *C. culeou*. En el sitio de captura, el suelo estaba húmedo y saturado de agua que escurría hacia charcos poco profundos, además de troncos caídos y en descomposición (Birney et al., 1996b). Solo existe un estudio cuantitativo detallado sobre asociaciones entre pequeños mamíferos y microhábitat donde se capturó *R. raphanurus* (Patterson et al., 1989; 1990). En él se observó que la especie presenta una correlación alta de abundancia en sitios con un mayor porcentaje de suelo cubierto por briófitas o simplemente suelo desnudo, y en menor medida, donde existen troncos caídos con diámetro mayor a 15 cm (Patterson et al., 1990).

6.2.2. Distribución Potencial.

La distribución potencial para la especie fue modelada usando cuatro aproximaciones diferentes: (1) con todos los datos de registro desde la descripción original de la especie y todos los datos climáticos (Fig. 6.2c); (2) tomando todos los datos de registro y solo las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.2d); (3) con todos los datos de registro (quitando el 25% para probar el modelo) y las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.2e), y (4) solamente usando los datos posteriores a 1950 (quitando el 25% para probar el modelo) y las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.2f). La primera aproximación permitió, además, establecer qué variables influyen más en la distribución de la especie; que para *R. raphanurus* resultaron ser: precipitación del cuatrimestre más seco (bio17), que presenta los mayores valores con respecto al resto de las variables; y la precipitación de Septiembre (prec9), que presenta la mayor cantidad de información no contenida en el resto (i.e., si es eliminada se “pierde” información) (Fig. 6.2g). Otras variables importantes resultaron: precipitación anual (bio12), precipitación del mes más húmedo (bio13), precipitación del mes más seco (bio14), precipitación del cuatrimestre más húmedo (bio16), y precipitación del cuatrimestre más frío (bio19). También resultaron importantes, pero en menor medida, las precipitaciones de Abril, Mayo, Junio, Julio y Agosto (prec4, prec5, prec6, prec7 y prec8, respectivamente) (Fig. 6.2g). Estas variables (con valores de ganancia [“*training gain*”] mayores a dos) fueron usadas para generar los tres modelos posteriores (Figs. 6.2d, 6.2e y 6.2f). De acuerdo a la discriminación de las variables climáticas, se evidencia una relación directa de *R. raphanurus* con las precipitaciones, que limitan su distribución en una escala global y regional. Esto coincide, en sentido amplio, con lo observado para *D. gliroides*. A escalas menores de muestreo (topográfica y micro sitio), sería esperable una mayor influencia de

condiciones locales como cobertura vegetal y factores relacionados con la altura y exposición de los sitios de registro, que se relaciona con las características descritas en las pocas fuentes bibliográficas existentes (e.g., Patterson et al., 1989; Patterson et al., 1990; Birney et al., 1996b, ver arriba).

Resultados cuantitativos.

Pruebas de omisión umbral dependientes.--- En todos los modelos, las predicciones producidas fueron mejores que las generadas al azar, al igual que para *D. gliroides*. Usando la regla simple de umbral, el test de omisión binomial fue significativo para el umbral acumulado 1 ($p < 0.001$) y altamente significativo ($p < 0.0001$) para todos los modelos (véase Tabla 6.2b). Aparte de la significación estadística, los valores de omisión fueron directamente nulos (Tabla 6.2b). El modelo generado con todas las localidades de registro y todas las capas climáticas (Fig. 6.2c) es el que presentó valores de área potencial mayores para el umbral acumulado 1, pero fue el de menor área potencial para los valores acumulados de umbral 5 y 10 (Tabla 6.2b). El área potencial con menor superficie fue la del modelo 6.2d, que se generó usando capas climáticas seleccionadas y todas las localidades de registro (Tabla 6.2b). Es importante destacar que la reducción en el número de capas climáticas generó modelos con menor área potencial que cuando se usaron todas las capas (6.2c), pero extendiéndose la distribución potencial (con valores bajos de predicción) mucho hacia el sur del continente, y generando áreas de mayor predicción hacia el noreste y en la zona de Chiloé continental. Sin embargo, en el modelo con todas las capas climáticas se extendió la distribución potencial, aunque con valores muy bajos, hacia el este (ver más abajo).

Pruebas umbral independientes.--- Para los diferentes datos de localidades los valores de AUC fueron estadísticamente muy significativos ($p < 0.0001$), indicando nuevamente mejores predicciones que las generadas al azar. Los resultados de AUC presentaron valores iguales (0.991), tanto para el modelo generado con los datos desde 1950, como en el modelo con todos los datos (y con un 25% de datos usados para “probar” el modelo) (véase Tabla 6.2c). El modelo generado con todos los datos climáticos (6.1c) presenta valores similares de AUC con los modelos 6.2e y 6.2f.

Interpretación de los mapas generados.--- Se observa una marcada diferencia entre la Figura 6.2c por un lado (que incluye a todas las localidades de registro junto con todas las variables climáticas), y las Figuras 6.2d, 6.2e y 6.2f por el otro (los tres modelos generados con las variables climáticas que resultaron más importantes en el análisis

inicial y variaciones con respecto a las localidades de registro analizadas). La mayor diferencia está dada por una distribución potencial restringida entre los 37° - 48° S para el primer modelo (Fig. 6.2c), mientras que el resto presenta una distribución potencial hasta el extremo sur de Chile, en forma de una franja angosta, cuya extensión longitudinal no supera los 150 Km. Otras diferencias que se observan son: una extensión de más de 300 Km al norte de las localidades más septentrionales conocidas, sobre el oeste de la cordillera de los Andes (cerca del límite entre la VII y VIII Regiones de Chile); una extensión por el noroeste hasta la cordillera de Nahuelbuta (que aparece como continua en 6.2c, pero aislada en el resto); una extensión de la distribución potencial hacia el este, ingresando en Argentina como una franja angosta que tiene su mayor superficie en el noroeste del Chubut, y que incluye hacia el sur, la zona de los lagos La Plata y Fontana; y por último, hacia el sur, todos los modelos incluyen la zona del archipiélago de Las Guaitecas y Los Chonos, incluyendo la península de Taitao en los últimos tres (Figs. 6.2d, 6.2e y 6.2f). Vale la pena aclarar, que en ninguno de estos lugares se ha registrado la especie hasta el momento; por lo que su valor predictivo, además de la importancia que presenta en ese sentido, debería cotejarse con muestreos de campo. Con respecto a las categorías usadas para indicar la “fuerza” de las predicciones, es notable que en todos los modelos generados existe una zona con baja predicción en forma de U, entre la costa y la cordillera, que separa los núcleos de más alta predicción (con valores > 50). Esto podría deberse al efecto de la cordillera de la costa sobre el valle central, a modo de “rainshadow” (el efecto causado por una barrera topográfica, que limita el paso de frentes de humedad hacia el este), y en menor medida, a la influencia de los cambios antrópicos en esta zona. Es notable también, la existencia de áreas con valores intermedios de predicción (10 – 50) en la zona conocida como Chiloé continental (la porción continental al este del archipiélago de Chiloé), sobre todo en las predicciones donde se usaron variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.2e y 6.2f). Se observa también cierta variabilidad en el área con valores altos de predicción (> 50) en Chiloé, y al norte de la zona donde se encuentran la mayoría de los registros actuales continentales (comparar zona A, Figs. 6.2c y 6.2f).

6.3. *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921)

Las localidades de registro para *L. halli* se detallan en la Tabla 6.3a y Figs. 6.3a y 6.3b. El rango latitudinal para la especie es de 15° 55' (~ 1790 Km), y el longitudinal es de 5° 25' (~ 590 Km). Si excluimos las localidades extrapatagónicas el rango latitudinal es de

8° (~ 890 Km) y el longitudinal de 4° 41' (~ 520 Km), reduciéndose considerablemente la extensión latitudinal de la especie casi en la mitad, pero no así su extensión longitudinal. Estas diferencias se tuvieron en cuenta al modelar la distribución potencial de la especie, generándose tablas de localidades en donde se excluyeron, progresivamente, localidades de Mendoza, La Pampa, y la porción de Río Negro que se encuentra en la PFM (ver más abajo). Las localidades más extremas de su distribución conocida corresponden a los siguientes registros: hacia el norte, Huayquerías del Oeste, Mendoza (32° 20' S, 68° 30' O); hacia el sur, Ea. La Primavera, Santa Cruz (48° 25' 14" S, 69° 33' 41" O); hacia el oeste, Boquete Nahuel Pan, Chubut (42° 57' 56" S, 71° 10' 59" O); y hacia el este, P.N. Lihue Calel, La Pampa (65° 35' S, 65° 35' O). Si se excluyen los registros extrapatagónicos, las localidades más extremas hacia el norte y el este corresponden a: Cañadón del Tordillo, Río Negro (40°24'S, 70°10'O); y Ea. La Madrugada, Santa Cruz (loc. tipo, 47° 06' S, 66° 29' O), respectivamente. Todas las localidades de registro se encuentran dentro de Argentina, y se distribuyen por provincias de la siguiente manera: 42 en Chubut (58,3%), 21 en Río Negro (29,3%), cinco en Santa Cruz (6,9%), dos en Mendoza (2,8%), y un solo registro tanto en La Pampa como en Neuquén (1,4% c/u).

Con respecto a la distribución histórica de los registros (Fig. 6.3c), la gran mayoría corresponden a las dos últimas décadas (1990-2009), donde se dieron a conocer 59 localidades nuevas, casi el 82% de todas las localidades conocidas (92% si se incluyen las reportadas en este trabajo). Es llamativo que transcurrieran más de tres décadas entre el primer y segundo registro de la especie (Thomas, 1921d, a Reig, 1959), y que debieran pasar otras tres décadas hasta que la especie fuera registrada nuevamente (véase Birney et al., 1996a). Esto se debe, aparentemente, a la falta de estudios en las zonas donde *L. halli* se encuentra distribuido en la actualidad, que corresponden al centro-oeste de Patagonia. El incremento, desde hace una década aproximadamente, de estudios sobre la distribución de micromamíferos generado a partir de restos de egagrópilas, ha contribuido notablemente a nuestro conocimiento sobre la distribución de este esquivo marsupial (véase por ejemplo, Massoia y Pardiñas, 1988a, b y c; Martín, 2003; Pardiñas et al., 2003).

En un contexto paleontológico, el género *Lestodelphys* (incluyendo a *L. halli* y *L. juga* como especies) se ha registrado en numerosas localidades que se detallan en la Tabla 6.3b y Figura. 6.3d (véase el Capítulo 5 para una discusión sobre la validez de *L. juga* y sus diferencias con *L. halli*). Los primeros restos del género están documentados para el Plioceno tardío, a partir de un ejemplar (FMNH 1262) proveniente de la Formación

Vorohué, cerca de la localidad de Necochea, provincia de Buenos Aires (Reig et al., 1987; Goin, 2001). Otros restos provenientes de Córdoba y Buenos Aires, asignables a *L. juga* en algunos casos y a *L. halli* en otros, dan un rango estratigráfico entre el Chapadmalalense más basal y el Holoceno tardío para el género en la región pampeana; mientras que el rango para *L. halli* sería Holoceno medio-actual en Patagonia s.l.. En este contexto, *L. halli* parece haber experimentado una retracción (¿extinción?) de la región pampeana debido, probablemente, a los cambios climáticos ocurridos en los últimos 5000 años (Tonni et al., 1999). En la Patagonia s.l., donde la especie habita actualmente, se observa un patrón que concuerda mayormente con la distribución actual, pero donde vale la pena resaltar ciertas excepciones. Hacia el norte existen dos localidades que no cuentan con registros actuales in situ, o registros cercanos: Alero IV Tromen, en Neuquén (loc. 6, del Holoceno Tardío), y la localidad extrapatagónica A° Malo 3, en Mendoza (loc. 20, del Holoceno Tardío). La distribución actual de la especie está restringida al límite entre Neuquén-Río Negro en el noroeste de la Patagonia, y “reaparece” en el norte de Mendoza (loc. 18, Chacras de Coria; loc. 29, Huayquerías del Oeste), dejando un gran vacío en la mayor parte de la provincia del Neuquén y casi toda Mendoza. Esta falta de registros probablemente se deba a una ausencia real de la especie en la zona, ya que se han llevado a cabo distintos relevamientos, y en diferentes períodos, en los que *L. halli* no ha sido registrada (véase como ejemplo a Thomas y St. Leger, 1926; Thomas, 1927a y b; 1929; Pardiñas et al., 2003). Hacia el suroeste, la especie no cuenta con registros actuales en Cueva Grande del A° Feo, Santa Cruz (loc. 2); la localidad más cercana se encuentra a más de 50 Km al este (Meseta El Pedrero). La localidad más austral con restos fósiles se encuentra cercana a la, hasta ahora, más austral localidad de registro (Ea. La Primavera). Sin lugar a dudas, las “ausencias” más llamativas ocurren hacia el este, donde la especie cuenta con registros fósiles y subfósiles para Lle-Cul y la Península Valdéz (Pardiñas et al., 2000; Pardiñas com. pers.). A pesar de la gran cantidad de estudios realizados por medio de trampeos y disgregado de egagrópilas, desde hace al menos una década, la especie no cuenta con registros actuales en la zona (Saba com. pers.; De Santis y Pagnoni, 1989; Birney et al., 1996a y b; De Santis et al., 1996; etc.). Esta falta de registros, representa una retracción como la que se dio en el sur de la región pampeana, debida probablemente, a cambios en el clima del este patagónico (sobre todo en la zona del valle inferior del río Chubut). Diversos estudios que se están llevando a cabo en esta región junto al Dr. Pardiñas y su equipo de trabajo, tienen como objetivo principal intentar establecer las causas de esta retracción (¿extinción?).

6.3.1. Habitat.

Es muy poco lo que se sabe de *L. halli* en cuanto a sus preferencias ambientales. La mayor fuente de información, escueta por cierto, menciona que la especie preferiría vegetación arbustiva en galería y cerca del agua, sin explicitar el tipo de vegetación ni si se trata de arroyos, mallines u otros cuerpos de agua comunes en la Patagonia extraandina (Birney et al., 1996a). Pearson (1995) menciona la captura de ejemplares en estepas arbustivas, con agua y afloramientos rocosos cercanos. Recientemente, trampeos en el centro-oeste de su distribución permitieron la captura de tres ejemplares, en ambientes altamente antropizados (por efecto de ganado ovino), con un gran porcentaje de suelo desnudo y presencia de vegetación dispersa (e.g., arbustos como *Berberis* sp., *Chuquiraga avellanadae*, *Senecio* sp., *Mulinum spinosum*; y gramíneas como *Stipa* sp. y *Festuca* sp.) (Martin, obs. pers. y Daniel Udrizar-Sauthier, com. pers.). El rango altitudinal de la especie estaría entre el nivel del mar y los 1200 m.s.n.m.

6.3.2. Distribución Potencial.

La distribución potencial para la especie fue modelada usando diferentes aproximaciones, que en este caso fueron: con todos los datos de registro desde la descripción original de la especie y todos los datos climáticos (Fig. 6.3e); tomando todos los datos de registro y solo las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.3f); usando las variables climáticas seleccionadas y tomando registros parciales de distribución (excluyendo Mendoza (Fig. 6.3g), excluyendo Mendoza y La Pampa (Fig. 6.3h), excluyendo Mendoza, La Pampa y Río Negro (Choele Choel) (Fig. 6.3i), excluyendo Mendoza, La Pampa, Río Negro (Choele Choel) y Santa Cruz (Ea. La Primavera) (Fig. 6.3j)); usando las variables climáticas seleccionadas y las localidades de captura solamente (Fig. 6.3k); y, finalmente, usando las variables climáticas seleccionadas y todas las localidades sin los extremos de distribución (eliminando dos registros de Mendoza, uno de La Pampa, uno de Río Negro (Choele Choel) y todos los de Santa Cruz (Ea. La Madrugada [loc. tipo], M.N. Bosques Petrificados, Piedra Museo, meseta El Pedrero y Ea. La Primavera) (Fig. 6.3l). La primera aproximación permitió, además, establecer qué variables influyen más en la distribución de la especie; que para *L. halli* resultaron ser: temperatura máxima del mes más cálido (bio5), que presenta los mayores valores con respecto al resto de las variables; y dos variables que presentan la mayor cantidad de información no contenida en el resto (i.e., si es eliminada se “pierde” la mayor cantidad de información): la precipitación de Febrero (prec2) y la isothermalidad (bio3). Otras variables

importantes resultaron: estacionalidad de precipitación (coeficiente de variación) (bio15), precipitación del cuatrimestre más cálido (bio18), precipitación de Diciembre (prec12), y tres variables de temperatura máxima: las de Enero, Febrero y Marzo (tmax1, tmax2, tmax3, respectivamente). También resultaron de cierta importancia (menores en comparación con las ya mencionadas); la temperatura media del cuatrimestre más cálido (bio10), la temperatura media de Febrero (tmean2), las temperaturas máximas de Mayo y Noviembre (tmax5 y tmax11, respectivamente) (Fig. 6.3m). Estas variables (con valores de ganancia [“*training gain*”] cercanos a 1.0) fueron usadas para generar los siete modelos siguientes (Figs. 6.3f a 6.3l). De acuerdo a la discriminación de las variables climáticas, se evidencia una mayor relación entre la distribución potencial de *L. halli* con la temperatura y las precipitaciones, sobre todo en los meses más cálidos. Estas variables limitan su distribución en una escala global y regional; mientras que variables como la cobertura vegetal y tipo de suelo, junto a la topografía, exposición y acceso a fuentes de agua, podrían ejercer una mayor influencia a nivel local y de micrositio. Esto se relaciona, a nivel general, con las características descritas en las pocas fuentes bibliográficas existentes (e.g., Birney et al., 1996a).

Resultados cuantitativos.

Pruebas de omisión umbral dependientes.--- En todos los modelos generados las predicciones producidas fueron mejores que las generadas al azar, al igual que para *D. gliroides* y *R. raphanurus*. Usando la regla simple de umbral (“*threshold*” *sensu* Phillips et al., 2006), el test binomial de omisión fue altamente significativo ($p < 0.0001$) para todos los modelos, menos el generado solo con las localidades de captura (6.3k), en donde no fue significativo ($p > 0.01$) (véase Tabla 6.3c). Aparte de la significación estadística, los valores de omisión fueron muy bajos o directamente cero, nunca excediendo el 12,5% (Tabla 6.3c). Excluyendo al modelo 6.3k, que presentó una clara sobrepredicción en la distribución potencial para la especie, los valores de área potencial más altos corresponden con los modelos que se generaron con todas las localidades y las capas climáticas seleccionadas (6.3e), todas las localidades y todas las capas climáticas (6.3f), y el modelo que no incluyó los datos de la provincia de Mendoza (6.3g) (Tabla 6.3c). El área potencial menor fue la del modelo 6.3l, que se generó usando capas climáticas seleccionadas y las localidades de registro excluyendo todos los extremos de distribución (Tabla 6.3c). Es importante destacar que la reducción en el número de capas climáticas no generó modelos con menor área potencial cuando se usaron todos los datos de

registro y cuando se eliminaron los datos de Mendoza; pero el área potencial disminuyó marcadamente entre un 16% a 49% con el umbral 10, entre un 17% a 48% con el umbral 5, y entre un 19% a 31% con el umbral 1, al eliminarse las localidades de Mendoza + La Pampa, Mendoza + La Pampa + Río Negro, y Mendoza + La Pampa + Río Negro + Santa Cruz (Tabla 6.3c).

Pruebas umbral independientes.--- Para los diferentes datos de localidades los valores de AUC fueron estadísticamente muy significativos ($p < 0.0001$), indicando, al igual que para *D. gliroides* y *R. raphanurus*, mejores predicciones que las generadas al azar. Los valores de AUC presentaron valores similares, con valores entre 0,965 y 0,928, excepto el modelo generado solo con los datos de captura (6.3k) (Tabla 6.3d). El modelo con mayor valor de AUC es el generado con las capas climáticas seleccionadas y excluyendo los datos extremos (6.3l); los modelos con menores valores son los generados con las capas climáticas seleccionadas y excluyendo datos de Mendoza y La Pampa (6.3h) por un lado, y excluyendo datos de Mendoza (6.3g) por el otro (Tabla 6.3d).

Interpretación de los mapas generados.--- Se observa una marcada diferencia entre la Figura 6.3k por un lado (que incluye solo a las localidades de trampeo junto con las variables climáticas seleccionadas), y el resto de las figuras por el otro; con una sobrepredicción de la distribución potencial que abarca toda la Patagonia, el extremo noreste de Tierra del Fuego y toda la zona central de Chile, lugares en donde la presencia de la especie no ha sido registrada y donde probablemente no habite (esto no se observó en el resto de los modelos generados). Todos los modelos coinciden en lo siguiente: (1) un área potencial de distribución en Chile, entre los 34° S y 38° S (aprox. VI - VIII regiones), debido, probablemente, a condiciones climáticas locales favorables, pero donde la especie no ha sido registrada por no haber podido dispersarse a través de la cordillera (zona A, Fig. 6.3.f); (2) una zona de distribución probable en el sur de la provincia de Buenos Aires; con diferente superficie de acuerdo a cada modelo, pero siempre con valores bajos de predicción (< 25) (zona B, Fig. 6.3.f); (3) una zona de distribución potencial en el norte de Mendoza y parte de San Juan que difiere considerablemente en superficie (muy grande en Figs. 6.3e, 6.3f, 6.3k; mucho más reducida en Figs. 6.3h, 6.3i, 6.3j y 6.3l, los modelos que solo incluyen las variables seleccionadas y no incluyen los registros de Mendoza). Una continuidad en la distribución potencial desde la Patagonia hacia Mendoza se observa en los modelos que se generaron incluyendo los datos de esa provincia (Figs. 6.3e, 6.3f, 6.3g y 6.3k), pero en donde esos datos fueron excluidos, una distribución disyunta aparece entre el sur de esa

provincia y el resto de la región, con valores bajos y muy bajos de predicción (< 25) (flechas en Figs. 6.3g; línea cortada en 6.3h). Dos zonas con alta a media predicción (> 26) se localizan en el centro-norte de Santa Cruz (donde se encuentra la localidad Meseta El Pedrero) y centro-sur de La Pampa y Río Negro (donde se encuentran las localidades Lihué Calel y Choele Choel), en la Figura 6.3e, pero no aparecen con la misma intensidad, y desaparecen por completo, en los modelos con variables climáticas seleccionadas y al eliminar las localidades de Mendoza y La Pampa (Figs. 6.3f, 6.3g, 6.3h, 6.3i, 6.3j y 6.3l). El modelo generado sin localidades extremas (Fig. 6.3l) presenta una distribución restringida al este de la provincia de Santa Cruz, mientras que el resto de los modelos presentan áreas con mayor o menor superficie e intensidad de predicción, zonas potencialmente aptas para la especie hacia el centro-oeste de la provincia (flechas, Fig. 6.3l). En cuanto a la “fuerza” de las predicciones generadas, se destaca lo siguiente: (1) un área de alta predicción (color rojo, > 50) en el centro-oeste de la Patagonia, donde se encuentran la mayoría de los registros para la especie (zona C, Fig. 6.3f); (2) una zona de muy baja a nula predicción en donde está ubicada la localidad tipo (Ea. La Madrugada, zona D, Fig. 6.3e), lo que podría estar asociado a un cambio climático reciente (el ejemplar colectado en esa localidad data de 1921, la base de datos climáticos generada tiene como límite temporal 1950); (3) una zona de moderada predicción aparece en el centro-este de la provincia del Chubut, variable en cuanto a superficie (como una zona uniforme en Figs. 6.3f, 6.3g, 6.3h, 6.3i, 6.3j, como manchas aisladas y más reducida en Figs. 6.3e y 6.3l; zona E); (4) una zona con valores altos a moderados de predicción en los alrededores de Puerto San Julián (hasta aprox. Tres Cerros por el norte) en los modelos generados con las variables climáticas seleccionadas y diferentes localidades (zona F, Fig. 6.3h). En base a esto, los mejores modelos para explicar la distribución potencial de *L. halli* son los que utilizan las capas climáticas seleccionadas y los registros que no incluyen los extremos de distribución (modelos 6.3l, 6.3j, y 6.3i).

6.4. *Thylamys pallidior* Thomas, 1902

Las localidades de registro para *Thylamys pallidior* se detallan en la Tabla 6.4a. y las Figs. 6.4a, 6.4b y 6.4c. El rango latitudinal para la especie es de 29° 14' (~ 3247 Km), y el longitudinal es de 7° 20' (~ 814 Km). Los registros más extremos corresponden a las siguientes localidades: hacia el norte, La Paz, Bolivia (16° 30' S, 68° 09' O); hacia el sur, Astra, Chubut (45° 44' S, 67° 29' O); hacia el oeste, Junín de los Andes, Neuquén (39° 55' 37" S, 71° 04' 54" O), y hacia el este, 3 Km al S Punta Norte, Península Valdés, Chubut

(42° 04' S, 63° 45' O). De las 187 localidades de registro, 156 se encuentran en Argentina (83,9%), 20 en Bolivia (10.8%) y 11 en Chile (5.4%). En Argentina, *T. pallidior* presenta localidades de registro en 13 provincias, siendo Mendoza y Chubut las que concentran más del 40% de las localidades (35 y 30, respectivamente). El resto, presentan de 1 a dos localidades (Tabla 6.4b). En Bolivia y Chile, las localidades de registro se encuentran concentradas en el oeste y extremo norte, respectivamente, y corresponden en su mayoría al bioma Puna (*sensu* Morrone, 2001).

Con respecto a la ocurrencia histórica de los registros (Fig. 6.4d), la gran mayoría corresponden al período 2000-2009 (mayor aún si se incluyen los registros inéditos aquí presentados), durante el que se agregaron más de 80 localidades nuevas. A pesar de haber sido descubierta en Bolivia y contar con unos pocos registros entre 1900 y 1939, no fue hasta el período 1990-1999 que se incrementó sustancialmente la cantidad de localidades para ese país. Llamativamente, la especie no fue registrada en Chile hasta la década de 1990. Por un lado, debido a la falta de estudios mastozoológicos en el norte de ese país; y por el otro, a que *Thylamys elegans* era considerada la única especie que habitaba Chile hasta que los estudios moleculares de Palma (1994, 1995 a y b) y Palma y Yates (1998) demostraron que se trataba de otra especie (*T. pallidior*) (véanse los Capítulos 3 y 5).

6.4.1. Habitat.

T. pallidior ocupa diversos ambientes áridos, con poca cobertura vegetal, escasas precipitaciones y amplitud térmica variable, desde el nivel del mar (costas patagónicas y de Perú) hasta los 4500 m.s.n.m. (puna de Bolivia y Jujuy). En su extensa distribución alterna ambientes típicamente desérticos a semidesérticos, como el altiplano (con la mayoría de registros en Bolivia y Argentina), el desierto costero de Perú y Chile, y el monte en Argentina, ocupando marginalmente ambientes de la PFP. Si bien es poca la información sobre sus preferencias ambientales, la especie preferiría sustratos rocosos con poca cobertura vegetal, siempre cercanos a cursos de agua (Flores et al., 2007). En un estudio llevado a cabo en el desierto del monte (Corvalán, 2004), la especie prefirió ambientes abiertos, con poca cobertura de suelo, y presencia de arbustos grandes a medianos. A diferencia de otros micromamíferos de la región estudiada, *T. pallidior* (citada como *T. pusillus*) hizo uso de los arbustos en el estrato vertical, pero no los usó como cobertura. Esto confirma la habilidad trepadora de la especie, pero aporta poca información sobre la preferencia de ésta u otros ambientes debido a que no fue registrado

el tiempo de permanencia en cada sustrato (Corvalán, op. cit.; pág. 136). Esta constituye, hasta el momento, la única información más o menos precisa sobre el uso del hábitat para la especie.

6.4.2. Distribución Potencial.

La distribución potencial para la especie fue modelada usando diferentes aproximaciones, pero en todos los casos se usaron las localidades posteriores a 1965 (debido a que la base de datos climática está generada a partir de 1950 y los primeros registros a partir de esta década son de 1965), y no se tuvieron en cuenta los datos de captura previos (véase Tabla 6.4a). Los análisis fueron llevados a cabo con los siguientes datos: todas las localidades desde 1965 y todas las capas climáticas (Fig. 6.4g); todas las localidades desde 1965 y capas climáticas seleccionadas (Fig. 6.4f); usando las variables climáticas seleccionadas e incluyendo solamente los registros desde 1965 para el sur de la distribución (i.e., excluyendo las localidades de Mendoza hacia el norte, y tomando solamente las localidades de La Pampa (oeste), Río Negro, Neuquén y Chubut) (Fig. 6.4h); usando las variables climáticas seleccionadas e incluyendo solamente los registros desde 1965 para el sur de la distribución (i.e., excluyendo las localidades desde San Juan, San Luis y Córdoba hacia el norte, y tomando localidades de Mendoza, La Pampa (oeste), Río Negro, Neuquén y Chubut) (Fig. 6.4i). La primera aproximación permitió, al igual que en los modelos anteriores generados para *D. gliroides*, *R. raphanurus* y *L. halli*, establecer qué variables influyen más en la distribución de la especie; que para *T. pallidior* resultaron ser: precipitación de Abril (prec4), que presenta los mayores valores con respecto al resto de las variables; y dos variables que presentan la mayor cantidad de información no contenida en el resto (i.e., si es eliminada se “pierde” la mayor cantidad de información): la precipitación media anual (bio12) y la temperatura media del cuatrimestre más seco (bio9). Otras variables importantes resultaron: precipitación del cuatrimestre más húmedo (bio16), precipitación del mes más húmedo (bio13), precipitación de Marzo (prec3), precipitación de Octubre (prec10), y dos variables de temperatura máxima: las de Abril y Mayo (tmax4 y tmax5, respectivamente) (Fig. 6.4j). Estas variables (con valores de ganancia [*training gain*] entre 0.8 y 1.0) fueron usadas para generar los tres modelos siguientes (Figs. 6.4f, 6.4h, 6.4i). De acuerdo a la discriminación de las variables climáticas, se evidencia una mayor relación entre la distribución potencial de *T. pallidior* con las precipitaciones, sobre todo hacia fin del verano y principio del otoño. La distribución en una escala global y regional estaría limitada por estas variables, mientras

que variables locales (i.e., presencia de agua disponible y, en menor medida, la cobertura vegetal) ejercerían una mayor influencia a escala topográfica y de micro sitio. Esto se relaciona con las pocas características descritas en las escasas fuentes bibliográficas existentes (e.g., Birney et al., 1996b; Solari, 2003).

Resultados cuantitativos.

Pruebas de omisión umbral dependientes.--- Las predicciones producidas en todos los modelos generados fueron mejores que las generadas al azar, al igual que para *D. gliroides*, *R. raphanurus* y *L. halli*. Usando la regla simple de umbral (“*threshold*” sensu Phillips et al., 2006), el test de omisión binomial fue altamente significativo ($p < 0.0001$) para todos los modelos, excepto el generado con las localidades de captura desde 1965 y las capas climáticas seleccionadas (6.4f), en donde fue significativo para el umbral 5 y el 10 ($p > 0.01$, $p > 0.05$; respectivamente) (Tabla 6.4c). Aparte de la significación estadística, los valores de omisión fueron muy bajos o directamente cero, nunca excediendo el 8,8% (Tabla 6.4c). Los valores de área potencial más altos se corresponden con los modelos generados con las capas climáticas seleccionadas y las localidades desde 1965 (6.4f), y todas las capas climáticas y las localidades desde 1965 (6.4g). Los modelos que se generaron usando datos parciales de registro (6.4h, 6.4i) presentaron áreas de distribución que, en promedio, fueron la mitad de las de los modelos previos (i.e., con todos los datos de registro desde 1965) (Tabla 6.4c). El modelo generado solo con datos de Patagonia (incluyendo La Pampa y Río Negro, pero excluyendo Mendoza) presentó el área menor.

Pruebas umbral independientes.--- Los diferentes datos de localidades presentaron valores de AUC que fueron estadísticamente muy significativos ($p < 0.0001$), indicando, al igual que para *D. gliroides*, *R. raphanurus* y *L. halli*, mejores predicciones que las generadas al azar. Los valores de AUC presentaron valores similares para los modelos generados con los datos de localidades parciales (6.4h, 6.4i); el modelo generado con todas las capas climáticas y todos los datos de captura desde 1965 (6.4g) presentó valores apenas inferiores (Tabla 6.4d). El modelo con mayor valor de AUC es el generado con las capas climáticas seleccionadas y con los datos de localidades parciales (excluyendo Mendoza) (6.4h) (Tabla 6.4d). Este, y el modelo con localidades parciales incluyendo Mendoza, fueron generados con la mitad aproximada ($n = 71$) o menos ($n = 48$), de los datos de registro totales desde 1965 ($n = 136$).

Interpretación de los mapas generados.--- Con respecto a la interpretación de los

mapas generados, se observaron claras diferencias entre los modelos que se generaron usando todos los datos de distribución (Figs. 6.4f y 6.4g), y en los que solo se usaron las localidades desde Mendoza hacia el sur, y las localidades al sur excluyendo Mendoza (Figs. 6.4h y 6.4i, respectivamente). No se observan grandes diferencias entre los dos primeros modelos, a pesar de que uno usa todas las capas climáticas (Fig. 6.4g) y el otro solo las capas seleccionadas (Fig. 6.4f). De norte a sur, estas son los patrones generales mas importantes: (1) una extensión de la distribución hacia el norte por la costa de Perú (desierto costero), hasta donde habita *Thylamys tatei*, una especie revalidada por Solari (2003) en base a diferencias morfológicas ambiguas, tanto en caracteres externos como craneomandibulares; (2) una zona con nula distribución potencial entre los 24° 30' - 30° 10' de latitud Sur, sobre el límite entre Argentina y Chile, en una región de gran altitud donde predominan los salares, principalmente entre la cordillera de Domeyko (Chile) y una serie de cordilleras, sierras y salares en Argentina (salar de Arizaro, sierra de Antofalla, sierra del Toro Negro, sierra de la Puntilla y cordillera de Colanguil) (zona A, Fig. 6.4g); (3) un marcado limite oriental que coincide con la ecoregión de las yungas (*sensu* Olson et al., 2001) hacia el norte, pero que lo incluye hacia el sur, probablemente debido a la presencia de ambientes puneños o de monte alto por sobre el piso altitudinal de las yungas que se entremezclan a una escala menor a la resolución de las grillas usadas; (4) una región de distribución probable (pero con el mínimo valor; i.e., entre 0 y 1) en pleno Chaco seco (zona B), que evidentemente responde a condiciones climáticas similares, sobre todo en valores de humedad y precipitaciones (las variables más importantes para explicar la distribución de *T. pallidior*, ver arriba) en esa zona de Argentina y Bolivia; (5) una extensión en la distribución hacia el centro sur de Chile, más marcada en la costa hacia el norte, pero que ocupa todo el valle longitudinal (*sensu* Donoso, 1996) en la región central, y se extiende con mayor o menor "intensidad" hasta la VIII Región (Biobio); (6) una extensión hacia el este que coincide, en mayor (Figs. 6.4h, 6.4i) o menor (Figs. 6.4f y 6.4g) medida, con el límite del espinal; (7) una amplia extensión en Patagonia (ca. 40° de latitud Sur) que abarca desde la cordillera hasta la costa de Río Negro y sur de Buenos Aires; y (8) una reducción en forma de cuña hacia el este de Patagonia, llegando hasta Puerto San Julián (provincia de Santa Cruz). En cuanto a la "fuerza" de las predicciones, las principales diferencias se dan en: (1) una alta predicción en la zona correspondiente a la ecoregión Puna Andina Central Seca y Puna Andina Central (*sensu* Oslon et al. 2001) en el modelo generado con las variables climáticas seleccionadas (Fig. 6.4f), pero media a baja en el modelo generado con todas las

variables climáticas (Fig. 6.4g); (2) una zona de alta predicción (Fig. 6.4f) en la ecoregión “desierto de Atacama-Sechura”, entre los $\sim 16^{\circ} 00'$ - $19^{\circ} 38'$ de latitud Sur, que se reduce al norte del desierto de Atacama únicamente (Fig. 6.4g); y (3) una zona más o menos continua con valores de predicción altos a medios, desde el centro de La Rioja hacia el norte de Neuquén por el oeste y la península Valdés por el este, atravesando el centro norte de Río Negro (Fig. 6.4f), que contrasta con los altos valores de predicción en el centro de Mendoza, pero que se “diluyen” hacia la Patagonia, con valores bajos a muy bajos de predicción en el centro de Río Negro (Fig. 6.4g). Las diferencias entre los dos modelos que incluyen todas las localidades de registro desde 1965 (Fig. 6.4f y 6.4g) y los generados con parte de las localidades (incluyendo y sin incluir las localidades desde Mendoza y hacia el sur, Figs. 6.4h y 6.4i) están dadas, principalmente, en la falta de continuidad hacia el norte de los segundos, alcanzando la provincia de La Rioja (Fig. 6.4h), y el límite entre Catamarca, Salta y Tucumán (Fig. 6.4i), respectivamente. En ambos modelos con parte de las localidades, se observa una predicción aislada entre los $32^{\circ} 30'$ - $38^{\circ} 50'$ S en Chile (zona C, Fig. 6.4h), que no tiene continuidad hacia el norte y el este (en la Fig. 6.4i aparenta cierta continuidad pero con muy bajos niveles de predicción). Una gran zona con valores altos de predicción se observa en el norte del Chubut en ambos modelos, desde la península Valdés hasta la zona de Los Altares, que aparece unida a una diagonal de alta predicción en el modelo que se generó con las localidades de Mendoza (Fig. 6.4i) pero “desconectada” en el modelo generado sin estas (Fig. 6.4h). Los tres modelos generados a partir de los datos climáticos seleccionados presentan una región de distribución potencial (con moderada a baja) en el oeste de Santa Cruz (zona E, Fig. 6.4h). Finalmente, y en lo que respecta a la “fuerza” de las predicciones, todos los modelos concuerdan en mostrar una zona de muy baja a nula presencia de la especie en el sistema de los patagónides o sierra de San Bernardo (Chubut, línea cortada Fig. 6.4i); una muy baja predicción en la zona de la meseta de Somuncurá (zona D, Fig. 6.4h); y en una restricción en el “avance” hacia el este, en el límite con el espinal (flechas, Fig. 6.4i).

En base a esto, los modelos ideales para representar la distribución potencial de la especie corresponden a los generados con las variables desde 1965, con todas las capas climáticas y con las capas climáticas seleccionadas, pero no así los que fueron generados con localidades parciales en la distribución de la especie.

6.5. Conclusiones

La información que se presenta en este capítulo constituye el primer esfuerzo de

integración y análisis de la distribución de los marsupiales del extremo sur de Sudamérica. Previamente, las localidades se hallaban dispersas en diferentes fuentes bibliográficas, por lo que un análisis a nivel regional era poco factible.

Además de integrar de manera comprensiva las localidades de registro para cada especie, la gran mayoría fue georeferenciada, permitiendo su uso en la generación de los modelos de distribución potencial aquí desarrollados (ver más arriba) y su análisis desde un punto de vista biogeográfico (e.g., en función de las ecoregiones presentes en Argentina; véase el Capítulo 7).

En base a las localidades de registro, la especie con mayor rango latitudinal y longitudinal de distribución es *T. pallidior* (ver más arriba); la que menor rango presenta es *R. raphanurus*, con valores cercanos al 10% y 23% de latitud y longitud, respectivamente, del que ocupa *T. pallidior*. Por su parte, *L. halli* ocupa un rango latitudinal cercano al 55% (que se reduce a ca. 27% si se excluyen las localidades extrapatagónicas) y longitudinal cercano al 72%, con respecto a *T. pallidior*. Si se excluyen las localidades extrapatagónicas, *L. halli* ocupa casi el mismo rango latitudinal que *D. gliroides* (~ 850 Km), pero su rango longitudinal es casi el doble (520 Km en *L. halli*, 270 en *D. gliroides*). Esto se debe, esencialmente, a la gran extensión de los ecosistemas patagónicos en comparación con el bosque andinopatagónico, que se encuentra restringido entre la Cordillera de los Andes y el océano Pacífico.

Resulta llamativa la gran extensión latitudinal de *T. pallidior*, producto, probablemente, de la homogeneidad ambiental que representa la diagonal árida sudamericana en ecosistemas como el monte y los ambientes altoandinos (monte alto, Precordillera, Puna) (Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2004a y b). La única diferencia marcada tiene que ver con la altura, pero no así con el régimen de lluvias o las variaciones de temperatura, mostrando un patrón de distribución que se ajusta al ejemplo clásico en donde las condiciones ambientales en altas latitudes se asemejan a las de incrementos en la altitud (Cox y Moore, 1993). De este mismo análisis, se desprende que, si bien *D. gliroides* y *R. raphanurus* habitan los ecosistemas boscosos templados y fríos de América del Sur, *R. raphanurus* tiene una distribución mucho más restringida que *D. gliroides* (casi un tercio en el rango latitudinal y ca. 40% en el longitudinal). Esta diferencia podría explicarse por la preferencia de *R. raphanurus* de microhábitats particulares dentro de la ecoregión Valdiviana (e.g., sitios con mayor humedad, cobertura de musgos y líquenes, mayor cantidad de troncos caídos y en descomposición) (Patterson et al., 1989; 1990; véase también el Capítulo 7).

Analizando los mapas de distribución con las localidades para cada especie (Figs. 6.1a y b; 6.2a; 6.3a, b y c; 6.4a, b y c), se observa que los registros están distribuidos más o menos homogéneamente (pero con algunos vacíos importantes) para todas las especies. Para *D. gliroides* resta establecer con precisión sus límites de distribución hacia el este (en el ecotono bosque-estepa) y el noreste, donde podrían hallarse las localidades más extremas para Argentina. Trabajos de prospección en las zonas más húmedas del P.N. Lago Puelo y P.N. Los Alerces, y la región de los lagos Fontana y La Plata podrían aportar nuevas localidades para la especie, al igual que para *R. raphanurus*. En Chile, no hay registros más al norte de la R.N. Los Queules en la costa, y en los límites de la VI Región hacia el este, en las laderas occidentales de la cordillera de los Andes, donde existen ambientes potencialmente aptos para la especie. Algo similar sucede hacia el sur (Chiloé continental), donde la especie cuenta con dos registros en Argentina (Lago Puelo y Cholila/Lago Rivadavia). Con respecto a *R. raphanurus*, la especie es la que presenta una distribución más acotada, y todavía resta establecer los límites al sur y sureste de su distribución. Para las dos especies de didélfidos, *L. halli* y *T. pallidior*, y teniendo en cuenta la escala espacial de su distribución (> 1000 Km), existen algunos sectores con grandes vacíos de información (i.e., falta de localidades de registro). En el primer caso (*L. halli*), existe una concentración de localidades en el centro-oeste de Chubut y Río Negro, sin contar con registros en el suroeste de Chubut/noroeste de Santa Cruz, norte de Río Negro y Neuquén, La Pampa y casi toda la provincia de Mendoza. Como se discutió más arriba, estas “ausencias” podrían deberse a fenómenos de extinción local, por lo que los registros de Mendoza, La Pampa y norte de Río Negro tendrían un valor especial como relictos de una distribución mayor. En el P.N. Lihú Calel y otras zonas de La Pampa, se han llevado a cabo varios estudios sobre micromamíferos y *L. halli* no ha sido registrado nuevamente (De Santis et al., 1988; Tiranti, 1988, 1992). Lo mismo sucede en Mendoza, donde resulta más que llamativo que tras muchos (>10) años de muestreos en la reserva MAB Ñacuñán y en otras zonas, no se capturara ningún ejemplar de *L. halli* ni se hallaran restos de la especie (Ojeda et al., 1998). Tampoco hay registros actuales para el sur de Mendoza y norte de Neuquén, donde la especie ha sido exhumada en yacimientos fósiles como Arroyo Malo 3 (Neme et al., 2002). El registro más reciente hacia el sur (Ea. La Primavera) marca un sustancial incremento en la distribución, por lo que la especie podría estar habitando zonas aún más australes. En cuanto a su distribución en el centro de Patagonia, la especie parece haber experimentado una retracción reciente desde el este (y hacia el oeste), habiéndose distribuido hasta la costa del Chubut y, probablemente Río

Negro, hasta hace al menos 1000 años atrás (e.g., Lle-Cul, Chubut) (Pardiñas et al., 2000; Pardiñas com. pers.). Ejemplares subfósiles hallados en la zona de Puerto Madryn y la Península Valdés, donde la especie no habita actualmente, confirman esta retracción. En el segundo caso (*T. pallidior*), la distribución de esta especie carece de registros en un área importante del norte de Chile (regiones de Antofagasta, Atacama, y Coquimbo) y Bolivia (Dto. Potosí), así como amplias zonas en el noroeste de Argentina; que coinciden con los ambientes de Puna para los tres países. En un contexto patagónico *s.l.*, se desconoce, al igual que para *L. halli*, el límite sur de su distribución; y resta “ajustar” la distribución hacia el oeste, sobre todo en la región central de la provincia del Chubut; y hacia el noreste, en los límites entre el monte y el espinal, donde habita *T. fenestrae* (véase el Capítulo 5.4.2).

En lo que respecta al hábitat, solo existen referencias concretas para *D. gliroides*, siendo la información para las otras tres especies poco más que anecdótica. Pocos estudios discuten las preferencias ambientales para *R. raphanurus* (e.g., Patterson et al., 1989, 1990; Meserve et al., 1988), todos del mismo sitio (La Picada) y como parte del mismo estudio, por lo que su valor regional es limitado al no poder compararse con otras localidades. De las dos especies con distribución más amplia (*L. halli* y *T. pallidior*), no hay estudios donde se haya caracterizado, de forma concreta, su hábitat. Existe un solo estudio sobre utilización de hábitat para *T. pallidior* (como *T. pusillus*) (Corvalán, 2004), y algunos datos generales que poca información específica aportan.

Los modelos generados representan el primer intento por brindar una idea aproximada de la distribución potencial de estas especies a nivel regional, y representan el primer y único (hasta ahora) trabajo de estas características desarrollado para alguna especie de marsupial americano.

En todos los casos, estos modelos representan aproximaciones razonables (a la distribución) en función de los ambientes existentes en la región y los parámetros ecológicos de cada una de las especies; sin duda mejores que los mapas con áreas sombreadas (e.g., Eisenberg y Redford, 1999; Solari, 2003), o los mapas digitales diseñados para conservación (e.g., Patterson et. al., 2003). Lo más llamativo para los modelos de distribución de *D. gliroides* y *R. raphanurus* corresponde a la extensión hacia el sur (~ 46° S), donde ninguna de las especies ha sido registrada en esa zona todavía. La extensión hasta casi el extremo sur del continente resulta una sobrepredicción, sobre todo para el caso de *R. raphanurus*, ya que es probable que no existan ambientes propicios para la especie al sur del paralelo 47° S, como tampoco para *D. gliroides*. En lo

que respecta a los modelos para *L. halli* y *T. pallidior*, estos muestran una relación directa con los biomas xéricos predominantes en el sur del continente; vinculando a *L. halli* en mayor proporción con la Provincia Patagónica de la Región Andina, y a *T. pallidior* con la Zona de Transición Sudamericana (Morrone, 2001; Morrone, 2004a y b). La predicción sobre zonas del centro de Chile, donde habita *T. elegans*, concuerdan con el concepto que especies hermanas y/o del mismo género, ocuparían ambientes ecológicamente “similares”, debido en principio a lo similar de sus requerimientos fisiológicos y tróficos. Ni *L. halli* y *T. pallidior* “penetran” en el este de Argentina, lo que refuerza la idea de que la forma que habita el espinal y el centro-oeste de la región pampeana sería *T. fenestrae*, que es reconocida como especie válida en este trabajo (véase el Capítulo 5.4.2).

Una de las razones por la que los modelos predictivos de distribución son importantes, radica en la capacidad (a partir del análisis de los mapas generados) de sugerir áreas potenciales en los que deberían estar las especies, aunque todavía no hayan sido registradas allí. A continuación se presentan cuatro mapas (uno para cada especie) en los que se han marcado áreas (cuadrados numerados) donde deberían profundizarse los estudios para determinar la presencia o no, de las especies (Figs. 6.5A y B; 6.6A y B). También, en los mismos mapas, se han marcado potenciales vías de expansión que deberían ser estudiadas (flechas negras). Para *D. gliroides* estas áreas incluyen: hacia el norte, la región central de Chile, donde existen relictos del bosque subantártico (❶ y ❷); hacia el sur, la zona de Chiloé continental y los archipiélagos de los Chonos y las Guaitecas (❸ y ❹) (Fig. 6.5a). Para *R. raphanurus*, estas áreas incluyen: hacia el norte, una zona entre las latitudes de Temuco y Concepción (39° a 37° Sur, ❶); hacia el sur, y al igual que para *D. gliroides*, un área en Chiloé continental y los archipiélagos de los Chonos y las Guaitecas (❷ y ❸) (Fig. 6.5b). Para *L. halli*, estas áreas incluyen: hacia el norte, la provincia de Mendoza y sur de San Juan (❶); hacia el sur, una zona al oeste de Santa Cruz y una al sur de las localidades más australes (❷ y ❸) (Fig. 6.6a). Para *T. pallidior*, estas áreas incluyen: hacia el norte, el desierto costero de Perú (❶), y dos zonas en el oeste del Chaco Seco (❷ y ❸); hacia el sur, una zona al noreste de Santa Cruz y otra al oeste de Chubut y Santa Cruz (❹ y ❺) (Fig. 6.6b).

A partir de la integración de la información arriba descrita (compilada y generada), se pudo realizar el primer análisis comprensivo de la distribución y características generales del hábitat para cada una de las especies de marsupiales patagónicos. Además, los modelos de distribución potencial generados aportan información inédita y concreta sobre amplias zonas en donde las especies podrían encontrarse.

Futuros trabajos deberían centrarse en: (1) aumentar la superficie total de áreas muestreadas; (2) analizar los patrones del uso del hábitat para cada especie; (3) corroborar o no la presencia de las especies en las áreas detalladas en los mapas de distribución potencial generados.



CAPÍTULO 7 – BIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN

Se entiende por biogeografía “...el estudio de la distribución de los organismos sobre la faz de la tierra, en un contexto espacial y temporal” (Cox y Moore, 1993; Crisci et al., 2000). La biogeografía trata, además, sobre los límites y estructura geométrica de poblaciones de especies individuales, y con las diferencias en la biota en varios puntos de la superficie terrestre (MacArthur y Wilson, 1967). Cualquier estudio biogeográfico comienza con el análisis de las áreas de distribución de cada uno de los taxones involucrados (Crisci et al., 2000), a partir de la ubicación geográfica de localidades puntuales donde la especie a estudiar ha sido registrada (i.e., trampeada, observada, o simplemente confirmada a partir de signos directos o indirectos; véase el capítulo precedente).

Este capítulo tiene por objeto brindar un panorama lo más acabado posible sobre los patrones de distribución de las especies aquí estudiadas, en función de los ecosistemas presentes en la región. En segundo lugar, se identifican las áreas prioritarias para la conservación de las especies. El conocimiento biogeográfico así generado se integra con información relativa al “estado” en el que se encuentran los ecosistemas y su grado de antropización. Se establece así un marco general para analizar la distribución de las especies en función de los ecosistemas en que habitan, la existencia de áreas protegidas en esos ecosistemas. Esto permitirá desarrollar estrategias de conservación a partir de la protección de ciertas áreas, mediante la creación de nuevas unidades de conservación (Crisci et al., op. cit.; Anderson y Martínez-Meyer, 2004).

A continuación se presenta, para cada especie, un análisis de las localidades de registro en función de los esquemas biogeográficos propuestos para Argentina, Bolivia y Chile (Morrone, 2001; Olson et al., 2001). En una escala menor, se analiza la distribución en función de las Unidades de Vegetación (Uve) y el Tipo Forestal (TF a partir de aquí) (*sensu* León et al., 1998; Lara et al., 1999; respectivamente). Debido a la relación que existe entre Uve, TF, y las especies estudiadas, se pueden diferenciar entre las que poseen requerimientos ambientales más acotados (estenotópicas) y las que poseen requerimientos más amplios (euritópicas; Miller y Harley, 2001). Esta información se encuentra relacionada, directamente, con la conservación de las especies; i.e., un taxón que tiene una distribución restringida y requerimientos ambientales acotados será más vulnerable que uno de distribución amplia y mayor “tolerancia” a variaciones ambientales

(Cox y Moore, 1993; Begon et al., 2006).

El estado de conservación de cada una de las especies es revisado en función de la información aquí generada; luego se analiza la distribución en función de las áreas protegidas existentes, con el objeto de identificar zonas prioritarias de conservación. También se detalla cuáles son las principales amenazas para los ecosistemas en que habita cada especie.

Como se explicó más arriba (Capítulo 5), la revisión de todas las especies de *Thylamys* de la Argentina constituye una oportunidad única para analizar el género de manera integral, no solo desde el punto de vista taxonómico sino también biogeográfico. En este capítulo se detallan, aparte de *T. pallidior*, aspectos de la distribución de las especies del género en función de las ecoregiones presentes en nuestro país (*sensu* Olson et al., op. cit.).

7.1. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894

La distribución de *D. gliroides* está incluida, principalmente, dentro de los límites de la Región Andina, Subregión Subantártica, y dentro de la ecoregión Valdiviana (Morrone, op. cit.; Olson et al., op. cit.) (Fig. 7.1a). Marginalmente, ocupa la Subregión Chilena Central, el ecosistema dominante en las regiones centrales de Chile (IV a VII) hasta ca. 38° 30' de latitud sur, que ingresa en forma de cuña amplia entre la Cordillera de la Costa y la Cordillera de los Andes en lo que se conoce como "valle o llano central" (Donoso, 1995; Donoso, 1996), o "depresión intermedia" (Murúa, 1997); un ambiente con fuertes modificaciones antrópicas (Donoso, 1995). Entre los 39° y los 36° de latitud sur (aprox.), estas ecoregiones se mezclan formando un ecotono tanto latitudinal como en pisos altitudinales (hacia los costados de la depresión central) con los componentes de la ecoregión Valdiviana que alcanzan su distribución más septentrional (e.g., *Maytenus boaria*, *Laurelia sempervirens*), y elementos del matorral esclerófilo (e.g., *Acacia caven*, *Jubaea chilensis*, *Quillaja saponaria*), típicos del centro de Chile (Donoso, 1995). En este área *D. gliroides* alcanza, por el oeste, la mayor extensión septentrional en la Reserva Los Queules (ca. 36° S, véase Tabla 6.1a, Loc. 48), y un reciente hallazgo en la Reserva Nacional Los RUILes (35° 50', Lobos et al., 2005). Ambas localidades se encuentran en sitios donde aparecen combinados el TF "Roble Hualo" (TF 10) y el "Esclerófilo Mixto" (TF 12), también conocidos como "Bosque Costero Deciduo" (*sensu* Gajardo, 1995).

Las localidades registradas con ubicación precisa ($n = 87$) se encuentran, en su mayoría, dentro de la ecoregión Valdiviana ($n = 81$; 93,1%), mientras que solo seis (6,9%)

están ubicadas en el “valle central” (Fig. 7.1a). De las 22 categorías mapeadas en Lara et al. (1999) para la ecoregión Valdiviana, *D. gliroides* está presente en 16 (Tabla 7.1; Figs. 7.1b y c). La mayor abundancia de registros, de acuerdo al tipo forestal, se encuentra en el “Bosque de Coihue, Raulí y Roble Pellín” (TF 5). Además, la especie cuenta con abundantes registros en “Áreas Urbanas”, “Praderas y Matorrales de Origen Antrópico”, como así también en el “Bosque Siempreverde Valdiviano” (TF 19, TF 16 y TF 7, respectivamente). La presencia de la especie en áreas urbanas y/o antropizadas en diferente grado se debe, por un lado, a la presencia de remanentes de bosque dentro del ejido urbano de algunas localidades (e.g., Valdivia, San Carlos de Bariloche); por el otro, a que algunos centros urbanos pequeños están inmersos en una matriz de bosque nativo con menor o mayor impacto antrópico (e.g., Villa La Angostura). Además, es común observar en la región bosquesillos pequeños de especies nativas rodeados de cultivos y plantaciones, los que se encuentran conectados entre sí por corredores riparios y por vegetación que crece a los costados de las rutas o como cerco vivo entre parcelas. Los tipos forestales en donde la especie no se ha registrado aún incluyen: “Ciprés de las Guaitecas” (TF 3), “Coihue de Magallanes” (TF 11), “Estepa Patagónica” (TF 13) (además de cuerpos de agua y áreas no relevadas; Lara et al., 1999). Esta distribución general, ocupando la mayoría de los TF, podría estar relacionada con una mayor tolerancia de la especie a diferentes ambientes, con variadas características de cobertura y riqueza de especies vegetales. La especie también ha sido capturada, ocasionalmente, en plantaciones de especies exóticas (generalmente de *Pinus* spp.), en parches rodeados de vegetación nativa (Saavedra y Simonetti, 2001; Fernando Jara com. pers.). Hacia el norte, como se observa en los modelos predictivos generados (véanse el Capítulo 6, y las Figs. 6.1d, 6.1e, 6.1f, 6.1g; y 6.5a), y aun sin tener en cuenta las localidades extremas, la distribución potencial de la especie llega hasta el paralelo 35° S (límite entre las VI y VII regiones de Chile), donde existen importantes zonas con bosques de coihue, raulí y roble pellín (TF 5), y algunos remanentes aislados de ciprés de la cordillera (TF 4), bosque de roble hualo (TF 10), lenga (TF 8), ñire (TF 9) y bosque esclerófilo mixto (TF 12); todos inmersos en una gran matriz de matorrales de origen antrópico (TF 16), rocas y vegetación altoandina (TF 15) y áreas agrícolas (TF 18; *sensu* Lara et al., op. cit.).

Con respecto a las características microambientales, la presencia de *D. gliroides* se ha asociado, en mayor o menor medida, con la presencia de caña colihue (*Chusquea* spp.; véase el Capítulo 6). En palabras de Hershkovitz (1999), la especie forma un complejo con dos especies vegetales que define como “[the] *Nothofagus-Chusquea-*

Dromiciops association". Esta "asociación" formaría parte de un largo proceso evolutivo que se habría mantenido entre las especies extintas de Microbiotheriidae (e.g., *Microbiotherium*) y el bosque de *Nothofagus-Chusquea*, desde al menos el Terciario temprano, y que actualmente incluiría a *D. gliroides* en reemplazo de las especies marsupiales extintas. Futuros estudios de esta especie podrían aportar información sobre aspectos evolutivos y ecológicos del funcionamiento y composición de los ecosistemas extintos de *Nothofagus*. Actualmente, el estatus de conservación de la especie en Argentina es "vulnerable", mientras que en Chile es considerada "insuficientemente conocida" (Díaz y Ojeda, 2000; CONAMA, 2005, respectivamente).

La presencia de localidades de registro dentro de áreas protegidas, tanto de Argentina como de Chile, es del 42,5%, mientras que el resto se encuentra fuera de todo ámbito de conservación (Fig. 7.1d). La mayoría de las localidades se encuentran en la Cordillera de los Andes, tanto del lado argentino ($n = 24$) como chileno ($n = 8$). En la Argentina, y a pesar de tener menos localidades de registro, todas excepto dos (las más australes) se encuentran en los P.N. norpatagónicos (Lanín, Arrayanes y Nahuel Huapi), en zonas con diferentes categorías de manejo y, por ende, diferente nivel de protección. Las dos localidades que no están dentro de ninguna unidad de conservación se encuentran contiguas al P.N. Lago Puelo y P.N. Los Alerces, por lo que su presencia en estos parques (y por ende su supuesta conservación), sería altamente factible. En Chile, el panorama es bastante diferente (...y poco alentador). La mayoría de las localidades (~74%) están ubicadas fuera de toda unidad de conservación. Además, una gran cantidad se encuentra distribuida en el "valle central" y en (o cerca de) asentamientos urbanos rodeados de pastizales antropizados y plantaciones. En el extremo norte de su distribución, la especie estaría protegida por la R.N. Los Queules y la R.N. Los RUILes (Saavedra y Simonetti, 2001; Lobos et al., 2005; respectivamente). Estas dos unidades de conservación son relativamente pequeñas, no tienen conexión entre sí y se encuentran inmersas en una matriz de especies exóticas, principalmente de *Pinus radiata* (Saavedra y Simonetti, op. cit.; Lobos et al., op. cit.). Otra población importante es la que cuenta con localidades en la Sierra de Nahuelbuta, protegidas en parte por el P.N. Nahuelbuta (ca. 7000 ha) pero que, al igual que en R. N. Los Queules y R.N. Los RUILes, se encuentra aislado en una matriz de bosque introducido (Luebert y Pliscoff, 2004). Las localidades en el centro-oeste de la distribución se encuentran fuera de toda unidad de conservación y en ambientes altamente antropizados. En la isla de Chiloé todas las localidades se encuentran fuera de la única unidad de conservación existente (i.e., P.N. Chiloé) y en

zonas con alto impacto antrópico (e.g., Quellón, Ancud y Huite, la localidad tipo). A pesar de esto, existen registros en zonas casi inaccesibles como la boca del río Inio, en donde la cobertura boscosa es aún significativa, y son constantes los encuentros de pobladores con ejemplares vivos tanto en el bosque como en aldeas rurales y pequeños poblados (Cecilia Leiva, com. pers.).

De este análisis se deduce que las poblaciones más amenazadas estarían en Chile, y serían las que se encuentran en el extremo norte y centro de su distribución, i.e., las que ocurren en la cordillera de la costa y el valle central. Las poblaciones más australes hasta ahora conocidas (isla de Chiloé), no presentarían el mismo riesgo debido a la baja densidad poblacional, aunque también estarían amenazadas, en menor medida que las continentales, como consecuencia de la explotación forestal (Lara et al., 2000).

7.2. *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

La distribución de *R. raphanurus* se encuentra contenida completamente dentro de la Región Andina, Subregión Subantártica, y dentro de la ecoregión Valdiviana (Morrone, op. cit.; Olson et al., op. cit.) (Fig. 7.2a). La especie se encuentra en siete de las 22 categorías mapeadas en Lara et al. (op. cit.) (Tabla 7.2). La mayoría de las localidades (35,3%) se encuentra ubicada en el tipo forestal “Bosque Siempreverde Valdiviano” (TF 7); le siguen en importancia “Mallines y Humedales” (TF 14) y “Praderas y Matorrales de Origen Antrópico” (TF 16). El resto de las localidades se encuentran en los siguientes tipos: “Bosque de Alerce” (TF 1), “Bosque de Coihue, Raulí y Roble Pellín” (TF 5), “Bosque de Lenga” (TF 8) y “Rocas y Vegetación Altoandina” (TF 15). Con respecto a los tipos forestales donde la especie tiene menor cantidad de registros, cabe resaltar lo siguiente: (a) la única localidad en nuestro país se encuentra en el “Bosque de Coihue, Raulí y Roble Pellín” (TF 5), pero ubicada entre una zona de “Bosque de Alerce” (TF 1) y una población aislada de alerce (véase Lara et al., op. cit.), las que representan (junto con una población en la zona de Cascada Blanca, margen norte del brazo Blest, Lago Nahuel Huapi) las localidades más septentrionales del alerce en la Argentina; (b) el único registro en el “Bosque de Alerce” (TF 1) se encuentra al sur del lago Chapo (Chile), contenida casi por completo en una matriz de “Bosque Valdiviano Siempreverde (TF 7); algo similar ocurre para la localidad ubicada en el “Bosque de Lenga” (TF 8). De igual forma, los registros en “Rocas y Vegetación Altoandina” (TF 15) y “Praderas y Matorrales de Origen Antrópico” (TF 16) se encuentran muy próximos al “Bosque Siempreverde Valdiviano” (TF 7) (véase la descripción de Patterson et al. 1989, 1990). En este sentido, y si bien la

cantidad de localidades es muy baja (entre seis y una), todas se encuentran muy próximas entre sí o dentro de una matriz de “Bosque Siempreverde Valdiviano” (TF 7), lo que implicaría una alta asociación entre los registros de *R. raphanurus* y este tipo forestal, ya sea a nivel general o, en una escala menor, a nivel de micrositio.

El estatus de conservación de la especie es “insuficientemente conocida y en peligro” para Chile, y “vulnerable” para la Argentina (Glade, 1988; CONAMA, 2005; Díaz y Ojeda, 2000; respectivamente).

Del total de localidades de registro para la especie ($n = 17$), sólo seis (35%) se encuentra en alguna unidad de conservación. La única localidad conocida hasta ahora para la Argentina es Puerto Blest, en el extremo occidental del lago Nahuel Huapi, en el parque nacional del mismo nombre. En Chile, solo cinco localidades se encuentran dentro de alguna unidad de conservación, a saber: tres localidades en el P.N. Vicente Pérez Rosales, una en el P.N. Puyehue, y una en el P.N. Alerce Andino. El resto de las localidades se distribuyen en el oeste y sur de Chiloé (cinco localidades), al oeste del P.N. Hornopirén (dos localidades), en los alrededores del lago Llanquihue (dos localidades), y en los alrededores de Maicolpué (una localidad). De estos once registros, los últimos tres (dos en el lago Llanquihue y uno en Maicolpué) son los que se encuentran más próximos a áreas con importantes modificaciones antrópicas, pérdida de bosque nativo y reemplazo por especies exóticas. Las localidades ubicadas en la isla de Chiloé muestran el mismo problema descrito para *D. gliroides* (ver más arriba), agravado en cierta forma por la distribución en parches dentro del bosque valdiviano, la que parece ser típica en *R. raphanurus* (véase el Capítulo 6). Las dos localidades cercanas al P.N. Hornopirén y al poblado del mismo nombre se encuentran ubicadas en una zona con moderado impacto antrópico, caracterizado por economías familiares con esquemas de subsistencia, pequeños emprendimientos turísticos, en donde no existe un reemplazo masivo, por lo menos aún, de especies autóctonas por exóticas (Armesto et al., 1997; Luebert y Plissock, 2004).

7.3. *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921)

La distribución de *L. halli* se encuentra concentrada mayormente en la Región Andina, Subregión Patagónica, Provincias de la Patagonia Central y Subandina. Adicionalmente, la especie cuenta con registros marginales en la Región Neotropical, Subregión Chaqueña, Provincia del Monte (*sensu* Morrone, 2001). En lo que respecta a las ecoregiones (*sensu* Olson et al. op. cit.), alrededor del 90% de las localidades de

registro se encuentra dentro de la Estepa Patagónica, mientras que el resto (~10%) corresponde al Monte Alto y Bajo, con una única localidad en la ecoregión Valdiviana (véase más abajo) (Fig. 7.3a). A una escala menor (i.e., de unidades de vegetación o UVe), la mayoría de las localidades (~ 83%) se encuentra dentro de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (PFP), excepto dos localidades pertenecientes al Ecotono Rionegrino, del Ecotono Monte-Patagonia, y cuatro en la Provincia Fitogeográfica del Monte (PFM): dos localidades en Mendoza, una en Río Negro y otra en La Pampa (Fig. 7.3b). De las localidades ubicadas en la PFP, la gran mayoría se encuentran en el Distrito Occidental (~ 45%); le siguen en importancia el Distrito Central (~ 27%), el Subandino (~ 12%), y el del Golfo San Jorge (~ 9%) (Tabla 7.3a). Si bien *L. halli* es una especie eminentemente patagónica, existen diferentes registros extraterritoriales que dan cuenta de una distribución (¿pasada?) mucho más extensa. Las dos localidades presentes en el Ecotono Rionegrino se encuentran a una distancia de 1.5 - 5 Km del Distrito Occidental, por lo que podrían considerarse parte de esta Unidad. Por el contrario, existen unos pocos registros en el centro-norte de Río Negro, La Pampa y norte de Mendoza que podrían constituir relictos de una distribución más extensa. A pesar de numerosos trabajos que dan cuenta de la diversidad de micromamíferos en la provincia de La Pampa y noreste de Río Negro (Tiranti, 1988; 1992), ya sea a partir de trampeos o análisis de regurgitados de lechuzas, *L. halli* solo está representado por un ejemplar capturado en Lihué Calel y tres capturados en Choele Choel.

El estatus de conservación de la especie, exclusiva de la Argentina, es “vulnerable” (Díaz y Ojeda, 2000).

En cuanto a la ubicación de las localidades en el marco del sistema de áreas protegidas de Argentina, la gran mayoría de los registros ($n = 58$; un 88%) no cuenta con protección efectiva. Solamente seis localidades están ubicadas en algún área destinada a la conservación: dos localidades en el P.N. Nahuel Huapi, dos localidades en la R.P. Somuncura (ambas en la provincia de Río Negro), una localidad en el P.N. Lihué Calel (La Pampa), y una localidad en el M.N. Bosques Petrificados (provincia de Santa Cruz). Resulta llamativo que, en la zona donde se registra la mayor cantidad de localidades (centro-norte y noroeste del Chubut y sudoeste de Río Negro), no existen áreas protegidas que las contengan. A pesar de que existe un conocimiento bastante mayor en cuanto a la distribución de esta especie (en comparación con lo que se sabía hace tan solo una década) quedan aun grandes zonas no prospectadas (véase el Capítulo 6). Los registros de Mendoza, Río Negro y La Pampa tienen gran importancia por constituir,

probablemente, relictos de una distribución más amplia, pero sólo en La Pampa están dentro de una unidad de conservación (P.N. Lihué Calel). En cuanto a las localidades más australes, solamente la que está ubicada en el M.N. Bosques Petrificados se encuentra protegida. Aunque se desconocen los límites hacia el oeste y el sur en la provincia de Santa Cruz (véase Martín et al., en prensa), las localidades de registro cobran una importancia singular, ya que constituyen los registros más australes hasta ahora conocidos para los marsupiales vivos.

El desconocimiento de los requerimientos tróficos de esta especie podría representar un problema a la hora de analizar correctamente las amenazas para su conservación en el mediano y largo plazo. Si bien *L. halli* posee una amplia distribución, algunas de sus poblaciones podrían estar en peligro, debido a modificaciones antrópicas. Si bien la especie ha sido hallada en ambientes sobrepastoreados (véase el Capítulo 6) y no parece sufrir consecuencias (por lo menos directamente), la alteración profunda del ecosistema no puede más que afectarla negativamente. En estadios intermedios de sobrepastoreo, la cobertura herbácea desaparece mientras que permanecen en el ambiente arbustos dispersos de neneo (*Mulinum spinosum*), calafate (*Berberis sp.*) y otras plantas no palatables para el ganado (Veblen et al., 1998). Estos arbustos generan sitios ideales como refugio para pequeños mamíferos y reptiles, así como posaderos naturales y eventuales sitios para nidificación de aves, permitiendo a las especies subsistir en microambientes protegidos. En una recorrida por las rutas del oeste de Chubut y Río Negro se aprecia claramente este rasgo de la vegetación, aun en lugares con importante impacto antrópico y suelo desnudo. Otro impacto no medido puede darse en las grandes plantaciones de pino (principalmente de *Pinus radiata*) que proliferan en el oeste de la Patagonia. En la medida en que *L. halli* no vea disminuido su acceso a diferentes formas de alimento (principalmente roedores), la especie podría sobrevivir a los cambios generados por el hombre en el ambiente.

7.4. *Thylamys pallidior* (Thomas, 1902)

La distribución de *T. pallidior* está localizada, principalmente, en las Regiones Andina y Neotropical, “copiando” la diagonal árida sudamericana desde el desierto costero de Perú hasta la Patagonia (Figs. 7.4a, 7.4b). Dentro de la Región Neotropical, la especie se encuentra distribuida en la Subregión Chaqueña, con varios registros ($n = \sim 30$) en la Provincia del Monte, y unos pocos ($n = \sim 10$) en la Provincia del Chaco (Sierras de Córdoba y San Luis; sensu Morrone, op. cit.; Fig. 7.4a). En la Región Andina la especie

está presente en diversas Provincias correspondientes a varias Subregiones, a saber: (1) Provincias del Desierto Peruano Costero, Puna, Atacama y Prepuna de la Subregión Páramo Puneña; (2) Provincia de Coquimbo en la Subregión Chilena Central; (3) Provincias de la Patagonia Central y Subandina en la Subregión Patagónica (*sensu* Morrone, op. cit.). Teniendo en cuenta la clasificación de ecoregiones de Osion et al. (op. cit.), y a pesar de que las localidades se encuentran “repartidas” entre los extremos de la Patagonia y la Puna, existe una clara dominancia en la distribución de *T. pallidior* entre cinco ecoregiones principales: el Monte bajo (29,6%) y alto (11,9%), sumando 41,5%; la Puna central (9,4%) y seca (8,8%), sumando 18,2%; finalmente, la Patagonia (17,6%; Figs. 7.4a, 7.4b). El porcentaje total de localidades sólo en estas ecoregiones se acerca al 60%, mientras que en el resto de las ecoregiones tienen una menor proporción: Chaco seco (8,2%); Bosque Montano seco Boliviano y Estepa Sur-andina (ambas con 3,8%); Yungas (3,1%); Atacama (1,9%); y una sola localidad (0,6%) en el Matorral Chileno, Bosque Valdiviano y Puna Central Andina húmeda. La ubicación de algunas de estas localidades no se corresponde directamente con la ecoregión debido, probablemente, a que la escala de mapeo es demasiado grande para incluir variaciones locales dentro de esas grandes unidades. Por ejemplo, al menos siete localidades de la ecoregión del Chaco Seco se encuentran en las zonas altas de las Sierras Pampeanas, donde predomina el pastizal de altura; un ambiente que tiene más vinculaciones florísticas y faunísticas con el Monte que con el bioma circundante de tipo chaqueño (Parodi et al., 1950; Cabrera et al., 1950; Morando y Polop, 1997). Otras localidades ubicadas a *grosso modo* en el Bosque Montano Seco Boliviano y las Yungas, presentan características similares a las de las Sierras Pampeanas, i.e., están ubicadas por encima del piso vegetacional de las yungas en lo que sería en ambiente puneño o prepuneño (Kessler y Beck, 2001). La única localidad registrada en la ecoregión Valdiviana corresponde a Pilolil (Prov. de Neuquén), en un ambiente de estepa patagónica con bosques (¿aislados?) de *Araucaria araucana* (Pardiñas et al., 2003). Teniendo en cuenta estas “correcciones”, la especie habitaría el Monte, la Puna, y la porción este de Patagonia, en la provincia del Chubut. En una escala mucho menor, es de destacar la presencia de *T. pallidior* en el noroeste del Chubut, donde existen al menos ocho localidades registradas a lo largo del valle del río del mismo nombre. En esta región, el río ha erosionado un valle ancho y profundo, que se encuentra delimitado por bardas que alcanzan una altura entre 150 y 500 m por sobre el nivel de base; allí se genera un microclima que contrasta marcadamente con respecto al entorno regional. Esto permite el ingreso hacia el oeste, en

un ambiente mayormente patagónico, de algunos componentes de la biota típicos del monte bajo (e.g., el algarrobito, *Prosopis* spp.; el pericote común, *Graomys griseoflavus*). Si bien la ausencia de registros no puede tomarse como una indicación fehaciente de que la especie no habita realmente la zona, es llamativo que no se encuentren abundantes restos de la especie en egagrópilas coleccionadas “fuera” del valle (obs. pers.) salvo en el Cañadón del Loro. Si analizamos la distribución de *T. pallidior* en el esquema de unidades de vegetación (UVe) Extraandina Patagónica (León et al., op. cit.), de las 49 localidades de registro, el 36,7% se ubican en el Monte Austral o típico (PFM), 22,5% en el Distrito Central (PFP, UVe B1+B2), 20,4% en el Distrito Occidental (PFP), 10,2% en el Ecotono de la Península Valdez (EMP), y el resto (12,2%) se distribuye más o menos equitativamente entre el Distrito Golfo de San Jorge, el Distrito Subandino y el Distrito de la Payunia (los tres en PFP), así como también en el Ecotono Rionegrino (EMP; Fig. 7.4c, Tabla 7.4a). Al analizar las localidades exclusivamente en el contexto regional patagónico (*sensu* León et al., op. cit.), la distribución de *T. pallidior* aparenta estar sesgada hacia la PFP (53%). Esto ocurre porque en este esquema no se tienen en cuenta la mayoría de las localidades conocidas, que se ubican en la provincia de Mendoza, en el Monte bajo, Monte alto y Estepa Andina Austral, en el esquema de Olson et al. (op. cit.). Debido a que *T. pallidior* es una especie de una amplia distribución que incluye la Patagonia, esta debe analizarse en un contexto regional mucho más extenso que el resto de las especies predominantemente patagónicas (i.e., *L. halli*, *D. gliroides*, *R. raphanurus*).

El estatus de conservación de la especie es el de “preocupación menor” para la Argentina, no catalogada para Bolivia, mientras que la especie nunca ha sido clasificada para Chile, donde solo cuenta con localidades en el sector norte del país (Regiones I a III; Díaz y Ojeda, 2000; Ergueta y Morales, 1996; respectivamente). Teniendo en cuenta lo expresado más arriba, es probable que la especie deba ser analizada en un contexto particular para cada una de las ecoregiones en donde habita, o directamente en UVe. Muchas veces, especies con una distribución más o menos amplia pueden tener diferentes estatus de conservación, encontrándose en peligro en algunas áreas pero no en otras.

Al analizar la distribución de la especie, doce localidades para la Argentina, cinco para Bolivia y cuatro para Chile se ubican dentro de algún tipo de unidad de conservación (Figs. 7.4d, 7.4e). Esto implica que solamente un 12,5% de las localidades cuenta con algún tipo de protección (Tabla 7.4a). El resto de las localidades de registro no se está protegido y, en algunos casos, se ubica en zonas donde existe una modificación cada vez

mayor del ambiente (e.g., Mendoza y la región de Cuyo), por el avance de actividades intensivas en el uso del suelo (e.g., viñedos). A diferencia de lo que ocurre con *L. halli*, esta especie cuenta con poblaciones protegidas en el noroeste, en el sur (aunque no en el extremo sur), en las Sierras Pampeanas y en diferentes zonas a lo largo de su extensa distribución. Esto no es así es en el oeste patagónico, donde la especie parece ser un colonizador reciente. Las principales amenazas que podrían actuar sobre esta especie están dadas por la modificación extrema del ambiente, sobre todo en la zona central de su distribución. A pesar de esto, y como se mencionó para *L. halli*, mientras no se comprometa el abastecimiento de alimento y existan sitios donde la especie pueda resguardarse del clima, tanto a nivel diario como estacional, no debería considerarse en peligro serio de conservación.

7.5. El género *Thylamys* en la Argentina: biogeografía

La especie del género que cuenta con una mayor cantidad de registros es *T. pallidior* (164 locs.), seguida de *T. venustus* (25 locs.), *T. fenestrae* (17 locs.), *T. pulchellus* (9 locs.), *T. bruchi* (6 locs.) y *T. citellus* (4 locs.; Figs. 7.5a, 7.5b). Resulta llamativo que las especies con mayor cantidad de registros se encuentren en zonas donde existe una menor concentración de centros poblados (salvo registros en los alrededores de Mendoza y el noroeste), mientras que la región central de la Argentina, donde habita más del 50% de la población, cuenta con la menor cantidad de registros (e.g., *T. citellus*, *T. pulchellus* y *T. fenestrae*). Este sesgo en los muestreos tiene, probablemente, una relación directa con la cantidad de trabajos de campo realizados en zonas alejadas de los centros poblados más importantes (e.g., la Patagonia).

La amplitud territorial ocupada por cada especie muestra grandes variaciones, entre las que se destacan *T. citellus*, con la distribución más acotada (extensión máxima de 400 Km entre localidades) y, en el otro extremo, con la mayor amplitud, *T. pallidior* (con 3250 Km entre las localidades más extremas). En cuanto al área aproximada de distribución, *T. pallidior*, es la que habita el área más extensa en la Argentina, desde la Puna, en el límite con Bolivia, hasta la Patagonia (véanse los Capítulos 6.4 y 7.4). En el otro extremo, *T. venustus* habita el área más reducida: sus localidades se encuentran casi exclusivamente en las Yungas, un bioma que en Argentina tiene una superficie total pequeña (~4.000.000 ha.) en comparación con otros, estando restringido a las laderas orientales de los Andes entre los 22° y 29° de latitud sur (Brown et al., 2001). El resto de las especies, a pesar de contar con pocas localidades de registro, ocupa áreas de mayor

extensión debido, principalmente, a la dispersión de sus registros.

La presencia de las especies en el esquema de las ecoregiones de la Argentina (*sensu* Olson et al., op. cit.) sugiere un patrón de distribución similar a lo descrito más arriba para las localidades puntuales. *T. pallidior* está presente en la mayor cantidad de ecoregiones, con localidades en la Puna, el Monte (alto y bajo), la Estepa Andina Austral (que se corresponde en gran medida con la Prepuna de Morrone, 2001), partes del Chaco seco (pero véase más arriba) y la Estepa Patagónica. Estas ecoregiones (salvo el Chaco seco y la Patagonia, y tomando en cuenta al Monte pero de una forma restringida), forman parte de la Diagonal Árida sudamericana, i.e., una serie de ecosistemas de transición entre las regiones Neotropical y Andina (Morrone, 2004a y b). Estos ecosistemas están caracterizados por su escasa humedad y una gran amplitud térmica (Morello, 1995). El resto de las especies muestra los siguientes patrones de distribución: *T. bruchi* en el oeste del Chaco seco; *T. citellus* en parte del Espinal, la Pampa húmeda y el Chaco húmedo, siempre en la Mesopotamia; *T. fenestrae* mayormente en el Espinal (sin incluir la zona de este ecosistema en la Mesopotamia), aunque con unos pocos registros en el oeste de la Pampa húmeda, y un único registro en el Monte; *T. pulchellus* exclusivamente en la zona central del Chaco seco; finalmente, *T. venustus* en las Yungas. Un resultado interesante de este estudio es que, con la llamativa excepción de *T. pallidior*, la distribución del resto de las especies del género es coherente con la extensión territorial de ecoregiones específicas. Esto sugiere algunas hipótesis a contrastar en el futuro, las que se enuncian a continuación.

Teniendo en cuenta este patrón en la distribución regional y las especies aquí reconocidas, a título de hipótesis preliminar se podrían agrupar a las *Thylamys* de la Argentina en dos conjuntos monofiléticos: uno central, que incluiría a los taxones *T. bruchi*, *T. pulchellus* y *T. citellus*; y otro andino, que incluiría a *T. venustus* y *T. pallidior*, y a *T. fenestrae* como derivado de este último. Recientes análisis filogenéticos indican que *T. macrurus*, del este de Paraguay, sería la especie más basal del género (Palma et al., 2002; Braun et al., 2005). Meynard et al. (2002) y Palma et al. (2002) señalan a *T. pusillus* como el siguiente taxón en radiar (sobre la identidad de este taxón, véase Voss et al., en prensa), seguido posteriormente por *T. venustus*. Por otro lado, Braun et al. (2005) proponen a *T. venustus* como el taxón más afín a *T. macrurus*, hipótesis que cuenta con poco sustento biogeográfico si tenemos en cuenta la distribución actual de las especies (véase la Fig. 4, p. 155, en Braun et al., op. cit.) y las sinapomorfías craneanas, mandibulares y dentarias de los taxones en cuestión (las que sugieren que las especies

“centrales” mantienen mayores afinidades entre sí que con *T. venustus* y *T. pallidior*). Teniendo en cuenta la distribución aquí presentada y las características de los taxones analizados, resulta más probable que *T. pusillus*, *T. pulchellus*, *T. bruchi* y *T. citellus* estén más relacionados entre sí y con *T. macrurus*, y que constituyan la radiación más basal dentro del género. Debido a la presencia de una barrera geográfica importante como es el río Paraná, sería esperable que *T. bruchi*, *T. pulchellus* y *T. pusillus* estuvieran más relacionados entre sí que con *T. citellus*, la que representaría un evento de radiación diferente, quizás contemporáneo. Por último, y como uno de los eventos más recientes, se encontraría la radiación de *T. fenestrae*, más relacionada con *T. pallidior* que con cualquier otro taxón del género.

Desde el punto de vista metodológico, futuras investigaciones en torno a estas hipótesis deberían priorizar los siguientes aspectos: incrementar los muestreos de manera intensiva en zonas donde persisten grandes vacíos de información (e.g., el Chaco húmedo y la Mesopotamia); integrar la información taxonómica sobre las especies de la Argentina con la disponible para los países vecinos (sobre todo Paraguay y Brasil, donde habitan especies que no se encuentran registradas en nuestro país). Esto permitirá (1) clarificar la identidad de todas las especies sudamericanas referibles al género, (2) analizar las relaciones filogenéticas de los representantes de *Thylamys* y (3) realizar un análisis regional para cada especie a los efectos de determinar, en la medida de lo posible, el centro de origen del género y los eventos que permitieron la génesis de las distintas especies, así como también los patrones de distribución de cada especie en relación a los ecosistemas presentes (e.g., ecoregiones, unidades de vegetación, etc.).

7.6. Conclusiones

El análisis de la información biogeográfica presentada en este capítulo tiene, como objetivo final sentar las bases para estrategias futuras de conservación de los marsupiales patagónicos.

A partir del conocimiento generado en función de la distribución de las especies y su relación con el ambiente (i.e., ecoregiones, unidades de vegetación y tipos forestales) pueden esbozarse patrones que permiten comprender mejor la distribución espacial (i.e., geográfica) de los taxones estudiados. Las dos especies que habitan la ecoregión Valdiviana poseen distribuciones claramente diferenciables; *D. gliroides* muestra una mayor tolerancia ambiental que *R. raphanurus*, habiéndose capturado en un 73% (contra 32% en *Rhyncholestes*) de los TF definidos para la ecoregión (Lara et al., 1999), y en un

rango latitudinal más amplio (siete grados contra apenas dos). Las dos especies que habitan los ambientes abiertos al este de los Andes muestran un patrón de distribución también diferenciable. Por un lado, *Thylamys pallidior* presenta una gran extensión areal, gran cantidad de registros dispersos, y presencia en la mayoría de las ecoregiones que componen la Diagonal Árida sudamericana (*sensu* Morrone, op. cit.). Por el otro, *Lestodelphys halli* se encuentra acotado, mayormente, al centro-oeste de la ecoregión Patagónica, con unos pocas localidades extraterritoriales. Estas diferencias en la extensión areal y los requerimientos tróficos asociados, implican también problemas para la conservación, ya que especies con una distribución acotada presentan mayores riesgos de extinción (MacArthur y Wilson, 1967; Terborgh y Winter, 1980).

Las principales amenazas sobre las especies de marsupiales patagónicos no provienen de una acción directa (e.g., caza), sino que están dadas por el impacto antrópico sobre los ecosistemas en que estas habitan. Las actividades humanas que mayor impacto tienen sobre los bosques templados de la ecoregión Valdiviana están relacionadas con la explotación forestal (a partir del reemplazo de especies vegetales nativas por exóticas y el manejo silvícola), el fuego, y la conversión de terrenos forestales para uso urbano, agrícola e industrial (Laclau, 1997). En la estepa patagónica y el monte, las actividades humanas de mayor impacto están relacionadas, directamente, con la ganadería extensiva (y los procesos de desertificación asociados) y, en menor medida, con actividades agrícolas que limitan la disponibilidad del agua en los ecosistemas (INTA-GTZ, 1995). En el ecotono bosque-estepa, un factor de presión está dado por las plantaciones forestales y el establecimiento de centros urbanos (y las obras de infraestructura relacionadas), que generan profundas modificaciones en (paradójicamente) las zonas de mayor biodiversidad del oeste patagónico.

En cuanto a la conservación, la presencia de localidades dentro de áreas protegidas también muestra nuestras diferencias. La especie con mayor cantidad de registros en estas áreas es *Dromiciops*, con un 42.5%, seguida por *Rhyncholestes* con un 35%, y las especies que habitan la estepa, ambas con un 12%. El caso de *Lestodelphys* es más crítico ya que su área de distribución es más acotada que la de *Thylamys*. En cuanto a la disposición geográfica de esas localidades, se destaca lo siguiente: (1) la mayoría de los registros para *Dromiciops* en áreas protegidas se encuentra en la Cordillera de los Andes, permaneciendo sin protección (o con muy poca) las poblaciones de Chiloé, la depresión central y la cordillera de la costa; (2) un 65% de los registros para *Rhyncholestes* carece de protección, especialmente las poblaciones de Chiloé; (3) la mayoría de las localidades

para *Lestodelphys* no cuentan con protección alguna, sobre todo en las áreas de mayor concentración (noroeste del Chubut); (4) la mayoría de las localidades para *Thylamys pallidior*, sobre todo las más australes y las que se encuentran en el centro de su distribución, no cuentan con protección alguna.

La información desarrollada en este capítulo, combinada con los modelos de distribución potencial (Capítulo 6), permite establecer zonas prioritarias para la conservación de los marsupiales patagónicos, teniendo en cuenta diferentes criterios. Por un lado, y basándose en la superposición de los mapas de distribución conocidos y la distribución potencial, se puede(n) ubicar el/las área/s donde exista la mayor riqueza específica. Por el otro, se identifican las áreas donde las especies no han sido registradas aun pero que, por el tipo de ambiente, son factibles de ser halladas. A modo de ejemplo, si hoy se decidiera el establecimiento de una única área protegida en la Patagonia, el lugar ideal para conservar toda la diversidad de marsupiales sería una zona comprendida entre los 40° – 42° de latitud sur, y 70° – 72° de longitud oeste. En una superficie total de poco menos de 50.000 Km² (4.92 millones de has.) coexisten representantes de los tres órdenes de marsupiales americanos vivientes (Didelphimorphia, Microbiotheria y Paucituberculata). A modo de referencia, la superficie ocupada actualmente por los P.N. de Argentina y Chile en esta región asciende a ca. 1.500.000 has. que incluyen, mayormente, ambientes de la ecoregión Valdiviana. La incorporación de unas pocas áreas protegidas hacia el este, intercomunicadas con los P.N. ya existentes, brindaría protección efectiva a las especies de la estepa. Esto daría a la región un notable valor conservativo para los marsupiales sudamericanos. Además, se identificaron en función de los modelos generados, otras dos áreas con muy altos valores de predicción (>50) que podrían maximizar la conservación de los marsupiales patagónicos, a saber: (1) la zona costera entre Valdivia y Maullín (Chile), para conservar poblaciones de *D. gliroides* y *R. raphanurus* que no cuentan con protección efectiva; (2) la zona de Paso del Sapo (Chubut), para conservar poblaciones de *Lestodelphys halli* y *Thylamys pallidior*.

El desarrollo de metodologías predictivas, como algunas de las aquí señaladas, representan una oportunidad única al momento de decidir dónde establecer un área protegida, sobre todo teniendo en cuenta la escasez de recursos que enfrentan países como la Argentina en esta materia. Esto permitirá maximizar los esfuerzos de conservación.



CAPÍTULO 8 – CONCLUSIONES

Este trabajo constituye una síntesis actualizada del conocimiento sobre los marsupiales patagónicos, desde su sistemática, anatomía y adaptaciones hasta su biogeografía y conservación. Parte de la información aquí presentada proviene del análisis de la bibliografía existente, información que sirvió de base para el desarrollo de los aspectos sistemáticos y biogeográficos que aquí se desarrollan. El número de trabajos que mencionan, incluyen, o directamente tratan, sobre alguna de las especies aquí estudiadas, se ha visto incrementado de manera exponencial en las últimas dos décadas. La especie más estudiada es, sin dudas, *Dromiciops gliroides*, debido esencialmente a las hipótesis filogenéticas que la vinculan con la radiación australiana de marsupiales. En el otro extremo, *Rhyncholestes raphanurus* es la especie menos estudiada de todos los marsupiales patagónicos; conjuntamente con los otros cenoléstidos vivos, constituye una de las especies de marsupiales menos conocidas en todo el mundo. En un nivel de conocimiento intermedio se encuentran los géneros *Lestodelphys* y *Thylamys*. Su amplia distribución, bajo número de ejemplares en colecciones, y su “resuelta” posición filogenética dentro de los didélfidos, convierten a estos taxones en poco atractivos para los estudios sistemáticos. A pesar de esto, *Lestodelphys* aparece como un taxón importante en reconstrucciones paleoambientales y las especies del género *Thylamys* presentan una oportunidad única para el estudio de un grupo que se diversificó, mayormente, en zonas áridas y semiáridas, en contraposición con el resto de los didélfidos, los que muestran una distribución mayormente restringida a los ambientes mésicos amazónicos o periamazónicos.

Sobre la base de los estudios anatómicos se rediagnosticó a cada uno de los taxones estudiados y se analizó su variabilidad intraespecífica. La descripción de los caracteres exosomáticos de *Dromiciops*, *Lestodelphys* y *Thylamys*, a partir del estudio de ejemplares conservados en fluidos y pieles extendidas, permitió conocer el patrón de las vibrisas y los callos plantares (“pads”) en manos y pies. En este sentido, la ubicación y disposición de las vibrisas resultó ser característica para cada especie, y es claramente diferente a lo encontrado por Ade (1993) para *Monodelphis*, con la ausencia de vibrisas interramales en los dos didélfidos aquí estudiados. La ubicación y disposición de los callos plantares, junto a la extensión de dedos y uñas, muestra características individuales de acuerdo al sustrato por el que habitualmente se desplazan los representantes de estas

especies. Así, *Dromiciops* tiene un patrón con los dedos de manos y pies muy largos, las yemas de los dedos inflados y las uñas cortas y gráciles; mientras que tanto *Lestodelphys* como *Thylamys* presentaron dedos cortos y uñas más robustas (la primera especie más que la segunda). Estas características deberían estar presentes en otras especies de marsupiales con adaptaciones similares, i.e., dedos largos con las yemas globosas y uñas delicadas en especies arborícolas; dedos cortos con uñas robustas en las especies escansoriales. En cuanto a la presencia y disposición los callos plantares, se observó una morfología diferenciada para *Dromiciops*, similar a lo descrito para un marsupial falangérido (Tyndale-Biscoe, 2005). Estos caracteres morfológicos no habían sido explorados con anterioridad, y podrían aportar información comparativa para futuros análisis filogenéticos.

El análisis de la información morfométrica permitió verificar la inexistencia de dimorfismo sexual en las cuatro especies de marsupiales patagónicos. En estudios realizados sobre pequeños marsupiales (i.e., < 200g) tanto australianos (e.g., *Antechinus swainsonii*) como neotropicales (e.g., *Monodelphis dimidiata*), se demostró que el dimorfismo sexual estaría relacionado con ciclos reproductivos cortos y semelparidad (Lee et al., 1982; Pine et al., 1979). Los resultados obtenidos en este trabajo son consistentes con estrategias reproductivas de mediano y largo plazo, en donde los individuos podrían sobrevivir de un año al otro y reproducirse en más de una ocasión. Esta hipótesis deberá ponerse a prueba mediante estudios de campo y laboratorio.

Otros resultados de los análisis morfométricos permitieron testear la identidad de las formas continentales e insulares de *Dromiciops* y *Rhyncholestes*, y verificar hipótesis relacionadas con la variación clinal en *Lestodelphys* y *Thylamys*. Con respecto a las primeras dos especies, no se encontraron diferencias morfométricas (ni morfológicas) que permitieran separar a las formas continentales de las insulares, manteniéndose los nombres *D. gliroides* y *R. raphanurus* para todos los ejemplares analizados (contra Greer, 1965, y bibliografía allí citada, y Bublitz, 1987, respectivamente). En lo que respecta a *Lestodelphys* y *Thylamys*, y debido a la gran extensión areal que ocupan ambas especies, podría ocurrir que algunos de sus rasgos morfológicos respondieran a las reglas de Bergmann y Allen, aumentando en tamaño corporal y disminuyendo en el tamaño de sus extremidades en un gradiente norte-sur, respectivamente (Cox y Moore, 1993). Estas variaciones han sido documentadas para *Sminthopsis crassicaudata*, un pequeño dasiúrido que habita pastizales y arbustales en la porción austral de Australia (Morton y Alexander, 1982), un ambiente con claras similitudes ambientales y estructurales (en la

disposición y “arreglo” de la vegetación) con la Patagonia extraandina. Los datos analizados tanto para *Lestodelphys* como para *Thylamys* no muestran un patrón de variación clinal. En un contexto paleontológico, Goin (2001) postuló la probable existencia de una regla de Bergmann temporal para *Lestodelphys halli*, basándose en el análisis de materiales provenientes de Cueva Tixi, provincia de Buenos Aires. Las medidas de esos ejemplares quedan contenidas dentro de los valores normales para los abundantes restos analizados en el marco de este trabajo, sobre todo en lo que respecta a ejemplares actuales (no fósiles). El descubrimiento de ejemplares subfósiles en Cueva Watkins, con una edad C-14 AP de 800 ± 70 años (Figini, informe LP-1558, Diciembre 2004) permitió el análisis de ejemplares actuales y subfósiles provenientes de una misma localidad, dando sustento a los resultados arriba detallados. La falta de un gradiente claro entre las poblaciones podría deberse a la relativa homogeneidad ambiental, sobre todo en lo que respecta a temperatura y precipitaciones, que existe tanto en la Diagonal Árida sudamericana como en la Patagonia extraandina (Morello, 1995).

Entre los resultados del análisis morfológico se destacan las anomalías dentarias encontradas en *Dromiciops* y *Rhyncholestes*, las que presentan un número de casos mucho más alto que los conocidos hasta ahora para cualquier otro mamífero. Se propone que estas anomalías serían el producto de un largo aislamiento y procesos de deriva génica. En este contexto, y al estudiar los dentarios y cráneos de otras especies de cenoléstidos, los resultados no avalan las consideraciones de Abello (2007) sobre la fórmula antemolar de los Paucituberculata; aquí se propone que siete (y no ocho) sería el patrón ancestral de la dentición antemolar en este grupo.

Entre los análisis morfológicos, se destaca el patrón de dimorfismo sexual en los premolares deciduos de *T. pallidior*, un hecho no documentado hasta ahora para los marsupiales.

Del estudio de las adaptaciones de los marsupiales patagónicos se propone que el pequeño tamaño, junto con el almacenamiento caudal de grasa, períodos de sopor e hibernación, y una baja tasa metabólica basal, contribuyen a la capacidad de estos marsupiales de ocupar ambientes extremos que serían desfavorables para otros micromamíferos. En su conjunto, estas adaptaciones adquiridas de manera convergente en los tres órdenes de marsupiales patagónicos, representan una diferenciación con respecto al resto de los marsupiales americanos. Teniendo en cuenta la relación entre el volumen corporal y la pérdida de calor, sería esperable encontrar marsupiales de mayor tamaño en la Patagonia, los que tendrían menos problemas para adaptarse al frío y

mantener una temperatura corporal constante (e.g., *Didelphis albiventris*). En contraposición a esto, un mayor tamaño presenta las siguientes desventajas (tanto en el bosque como en la estepa): (1) la necesidad de ingerir y procesar una mayor cantidad de comida en el mismo lapso de tiempo que un individuo más pequeño; (2) el problema del almacenamiento y utilización de los recursos alimentarios; y (3) la limitante de no poder encontrar un refugio adecuado cuando las condiciones climáticas resultan desfavorables. El primer y segundo punto están directamente relacionados. En ambientes con gran estacionalidad, la disponibilidad y almacenamiento de alimento para un mamífero resultan cruciales (Mares, 1973; Degen, 1997). La mayoría de los marsupiales americanos son omnívoros, o se alimentan de una combinación de artrópodos, pequeños vertebrados y algo de material vegetal (Vieira y Astúa de Moraes, 2003). El conjunto de estos items no está disponible a lo largo del año en ambientes estacionales como los patagónicos, por lo que su almacenamiento como grasa corporal o caudal sería la única opción para conservarlos. Aun cuando un marsupial de tamaño medio-grande pudiera consumir la cantidad necesaria para subsistir, ¿qué tan grande debería ser el suministro de alimento para que pueda también almacenarlo? ¿Podría ser almacenado como grasa caudal? ¿Cómo afectaría esta grasa la movilidad del organismo?

El tercer punto resulta menos problemático, especialmente a partir del desarrollo urbano y suburbano, que proporcionaría refugio adicional a estas especies de mayor tamaño. Un ejemplo claro de esto lo constituye la presencia de *Didelphis albiventris* en localidades cada vez más australes, cuyo avance estaría favorecido por las actividades antrópicas, que proporcionan alimento de manera más o menos constante (y también refugio), donde antes era marcadamente estacional.

De la revisión sistemática aquí emprendida se destaca:

(1) *Dromiciops gliroides* y *Rhyncholestes raphanurus* son las únicas especies de los géneros *Dromiciops* y *Rhyncholestes*.

(2) se revalida la especie *Lestodelphys juga* (Ameghino) en base a un reanálisis de los materiales existentes, retomando la propuesta de Goin (2001).

(3) La especie del género *Thylamys* que habita la Patagonia es referible a *Thylamys pallidior* Thomas, 1902a. Se rechazan sugerencias previas sobre la existencia de dos especies de *Thylamys* distribuidas en el territorio patagónico según un patrón este-oeste (e.g., Birney et al., 1996a).

(4) Se reconocen seis especies de *Thylamys* para el territorio argentino: *T. bruchi*, *T. citellus*, *T. fenestrae*, *T. pallidior*, *T. pulchellus* y *T. venustus*. Esto representa un cambio sustancial en la taxonomía alfa del género, en contraposición a la propuesta de Flores et al. (2007), donde se reconocían cinco especies. En su esquema, las formas las formas *T. bruchi* y *T. fenestrae*, por un lado, y *T. citellus* y *T. pulchellus* por el otro, son consideradas sinónimos de *T. pallidior* y *T. pusillus*, respectivamente; mientras que *T. venustus* era dividida en tres (*T. cinderella*, *T. sponsoria* y *T. venustus*; pero véase también Martin, MS).

(5) En cuanto a las relaciones entre *Thylamys* y *Lestodelphys*, se propone que la especie *Lestodelphys halli* mantiene mayores afinidades taxonómicas con especies del centro-este de la Argentina que con la especie que habita la Patagonia (i.e., *T. pallidior*). Las similitudes en cuanto a morfología dentaria y craneana (e.g., marcada compresión anteroposterior del M⁴, presencia de fenestras maxilopalatinas medianas a grandes, gran desarrollo del alisfenoides) parecen ser, más bien, resultado de procesos convergentes. Futuros análisis filogenéticos que incluyan las especies del grupo *Lestodelphys-Thylamys-Gracilinanus-Cryptonanus* deberían contrastar estas propuestas.

Entre los resultados del análisis de distribución se destaca el hecho de que por primera vez se cuenta con una base de datos unificada y georeferenciada sobre cada una de las localidades de registro de los marsupiales patagónicos (además de las seis especies reconocidas de *Thylamys*). Esta información fue usada para generar modelos de distribución potencial y el análisis biogeográfico (véase más abajo).

Se tipificaron las características de los ambientes donde cada especie ha sido trampeada y, cuando fue posible, se estableció un criterio de preferencia, a saber:

(1) *D. gliroides* preferiría dos ambientes diferentes: (a) bosques con árboles distribuidos de manera espaciada y equidistantes, dominados por *Nothofagus dombeyi*, con un dosel abierto y un sotobosque con manchas de herbáceas, y con el suelo cubierto de musgos, líquenes y helechos; (b) por el otro, bosques densos dominados por *N. dombeyi* y un sotobosque con *C. culeou* como especie dominante, y diversas especies arbóreas como codominantes.

(2) *R. raphanurus* preferiría dentro del bosque lluvioso templado, sitios con vegetación

densa, abundantes troncos caídos y en descomposición, preferentemente fríos, y con mayor humedad que la zona circundante. Estos parches dentro del bosque estarían saturados de agua durante varios meses al año.

(3) *L. halli* preferiría ambientes moderadamente abiertos, con presencia de arbustos, afloramientos rocosos, y cuerpos de agua cercanos.

(4) *T. pallidior* preferiría ambientes muy abiertos, con poca a nula cobertura vegetal, expuestos a drásticas fluctuaciones diarias, y con una gran variabilidad altitudinal.

Estos datos permiten, mediante un relevamiento rápido de las condiciones locales, establecer la existencia de ambientes propicios para la presencia de alguna de las especies estudiadas. Esta información, en combinación con los modelos de distribución potencial generados, adquiere gran importancia como herramienta predictiva.

En lo que respecta a las áreas de distribución y su extensión, *T. pallidior* ocupa la mayor superficie, seguida de *L. halli* y *D. gliroides*, mientras que *R. raphanurus* posee una distribución muy limitada. Estos patrones de distribución tienen relación directa con la supervivencia y adaptaciones de las especies, y con su conservación (Frankel y Soulé, 1981).

Se han generado los primeros mapas de distribución potencial para marsupiales neotropicales, aportando información inédita sobre áreas críticas para futuros estudios de presencia/ausencia para cada una de las especies estudiadas. Estos modelos representan un avance sustancial en el conocimiento de la distribución a una escala regional. Entre los datos usados, muchos provienen de ejemplares recuperados de egagrópilas, y constituyen una nueva aproximación a la generación de modelos predictivos de distribución. Su utilidad quedó demostrada al compararse los modelos generados para *Lestodelphys halli* solamente con los registros de trampeo, y cuando se incluyen todos los datos, obteniéndose modelos mucho más precisos al incluir esta información. Se han identificado, además, áreas de importancia para la expansión de las especies estudiadas, así como áreas críticas para su conservación.

Las variables climáticas que más influyen en la distribución de los marsupiales patagónicos fueron, para cada especie:

(1) las precipitaciones de Julio, Marzo y Septiembre para *D. gliroides*.

(2) las precipitaciones del cuatrimestre más seco y Septiembre para *R. raphanurus*.

(3) la temperatura máxima del mes más cálido, las precipitaciones de Febrero y la isothermalidad para *L. halli*.

(4) las precipitaciones de Abril, la precipitación media anual y la temperatura media del cuatrimestre más seco para *T. pallidior*.

Resulta llamativo que las precipitaciones, en diferentes momentos del año, sean los factores que más limitan la distribución de estas especies, aun cuando habitan ambientes tan diferentes como el Bosque Andinopatagónico, la Estepa y la Puna, por mencionar solo algunos. Esto contrasta directamente con lo expresado por Birney y Monjeau (2003), quienes plantean que el parámetro climático que limita la distribución de los marsupiales es la temperatura mínima extrema, con una menor influencia (a escala local) de las diferencias en el promedio de las precipitaciones. Lamentablemente, esta última variable no está claramente explicada, y no queda claro en el análisis si se refieren a diferencias estacionales o temporales (e.g., años, décadas), por lo que resulta difícil compararla con los parámetros usados en este trabajo. Otro punto esencial de diferencia entre la aproximación de Birney y Monjeau (op. cit.) se relaciona con el eje geográfico de variación en el que se plantea el trabajo de estos autores. Todo su análisis está centrado en un eje latitudinal (norte-sur), cuando los factores que determinan buena parte de la circulación atmosférica en América del Sur están orientados en el eje longitudinal, hecho debido fundamentalmente a la influencia de la Cordillera de los Andes en la circulación atmosférica. En la Patagonia, la orientación de isohietas e isotermas se establece, por la ya mencionada influencia cordillerana, en un muy marcado eje longitudinal. Este gradiente ambiental ejerce una fuerte influencia sobre la vegetación, debido a la mayor relación que existe entre ésta y la humedad (Mann, 1966). En este sentido, la distribución de los marsupiales patagónicos estaría más relacionada con el tipo de microhábitats disponibles que con los parámetros físicos ambientales de manera directa. Su distribución estaría limitada por las precipitaciones en función del efecto que éstas producen en la vegetación, y por ende, en la disponibilidad indirecta de alimento y refugio. Así, para una especie como *Lestodelphys halli*, la limitante de su distribución estaría dada por la presencia de roedores herbívoros o granívoros (además de artrópodos), directamente relacionada con el estado de la vegetación. Lo mismo parece ocurrir para las especies que habitan el bosque, las que dependen indirectamente (a partir del consumo de artrópodos y anélidos) o directamente (mediante el consumo de frutos) de la vegetación (e.g., véase Mann, 1978;

Amico y Aizen, 2000).

En cuanto a los esquemas biogeográficos y la distribución de las especies, *R. raphanurus* es la más restringida y, por ende, la que presenta mayores problemas de conservación. El resto de las especies cuenta con áreas de distribución relativamente amplias y con un buen número de localidades dispersas más o menos homogéneamente.

Las mayor amenaza para la conservación de las especies estudiadas son las modificaciones antrópicas, tanto las relacionadas con la destrucción del bosque nativo para *Dromiciops gliroides* y *Rhyncholestes raphanurus*, como el avance de la frontera agrícola y ganadera para *Lestodelphys halli* y *Thylamys pallidior*, los que habitan los ambientes xéricos. La presencia de poblaciones de las diferentes especies en áreas con extensiones muy variables y variadas condiciones de manejo atenta contra una buena política de conservación. Mientras estos animales sean desconocidos por la mayor parte de la población, o se los considere dañinos o de mal agüero, seguirán considerados como el resto de los micromamíferos: una molestia. Cambiar esta concepción y difundir su importancia como especies autóctonas de singular valor, será responsabilidad futura de aquellos que hacemos de su estudio cotidiano nuestra forma de vida.



BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- Abdala, F., D.A. Flores y N.P. Giannini. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *Journal of Mammalogy*, 82(1):190-200.
- Abello, A. 2007. *Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur*. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Ade, M. 1993. *Zur morphologie der vibrissen, pinnae, chiridien un des rhinarium basaler säugetiere – mit einem beitrag zur rekonstruktion des grundplanes der Theria*. Tesis Doctoral inédita, Unversidad de Tübingen, Tübingen, Alemania.
- Albuja, L. y B.D. Patterson. 1996. A new species of northern shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera del Cóndor, Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 77(1):41-53.
- 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.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral. *Boletín del Museo de La Plata*, 1:1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina, obra escrita bajo los auspicios de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina para presentarla a la exposición Universal de Paris de 1889. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: XXXIII-1027.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1:289-328.
- Ameghino F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 13: 259-452.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. (Deuxième contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18: 406-521.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 56:192-208 (1903); 57:162-175, 327-341 (1904); 58:35-71, 182-192, 225-291 (1904).
- Amico, G. y M.A. Aizen. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature*, 408:929-930.
- Amundson, R. 1996. Historical development of the concept of adaptation. Pp. 11-53. *En*: M.R. Rose y G.V. Lauder (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, California, E.E.U.U.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia; taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231:2-652.
- Anderson, S., B.R. Riddle, T.L. Yates y J.A. Cook. 1993. *Los mamíferos del Parque Nacional Amboro y la region de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia*. Special Publication of the Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, 2:1-58.
- Anderson, R.P. y E. Martínez-Meyer. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary

- conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116:167-179.
- Andrade, A. y P. Teta. 2003. Micromamíferos (Rodentia y Didelphimorphia) del Holoceno tardío del sitio arqueológico Alero Santo Rosario (Provincia de Río Negro, Argentina). *Atek Na*, 1:273-287.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. Natural History Museum Publications, Londres, Reino Unido.
- Aplin, K.P. y M. Archer. 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. Pp. xv-lxxii. *En: M. Archer (ed.) Possums and Opossums: Studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Archer, M. 1981. Results of the Archibold Expeditions. No. 104. Systematic revision of the marsupial Dasyurid genus *Sminthopsis* Thomas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168:61-224.
- Archer, M. 1982. *Carnivorous marsupials*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, The Royal Zoological Society of New South Wales.
- Archer, M. 1987. *Possums and Opossums. Studies in Evolution*. Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Archer, M. y L. Dawson. 1982. Revision of marsupial lions of the genus *Thylacoleo* Gervais (Thylacoleonidae, Marsupialia) and thylacoleonid evolution in the late Cainozoic. Pp. 477-494. *En: M. Archer (ed.) Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Armesto, J.J., C. Villagrán y M.K. Arroyo (eds.). 1997. *Ecología de los bosques nativos de Chile*, 2^{da} Ed., Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Asher, R.J., I. Horovitz y M.R. Sánchez-Villagra. 2004. First Combined Cladistic Analysis of Marsupial Mammal Phylogenetic Relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33:240-250.
- Azara, F. 1802. *Apuntamientos para la Historia Natural de los Quadrúpedos del Paraguay y del Río de la Plata*. Madrid, Imprenta de la Viuda de Ibarra, España.
- Azara, F. 1809. *Voyages dans l'Amérique méridionale, depuis 1781 jusqu'en 1801*. Parsi:Dentu.
- Bedian, A.G., y K.W. Mossholder. 2000. On the use of the coefficient of variation as a measure of diversity. *Organizational Research Methods*, 3:285-297.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4^{ta} Ed. Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Bensley, B.A. 1903. On the evolution of the Australian Marsupialia: with remarks on the relationships of the marsupials in general. *Transactions of the Linnean Society of London*, 9: 83-217.
- Biggers, J.D. y D. DeLamater. 1965. Marsupial spermatozoa: pairing in the epididymid of American forms. *Nature*, 208:402-404.
- Birney, E.C. y J.A. Monjeau. 2003. Latitudinal variation in South American marsupial biology. Pp. 297-317. *En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Birney, E.C., J.A. Monjeau, C.J. Phillips, R.S. Sikes y I. Kim. 1996a. *Lestodelphys halli*: new information on a poorly known Argentine marsupial. *Mastozoología Neotropical*, 3:171-181.
- Birney, E.C., R.S. Sikes, J.A. Monjeau, N. Guthmann, y C.J. Phillips. 1996b. Comments on Patagonian

- Marsupials from Argentina. Pp. 149-154. *En*: H.H. Genoways and R.J. Baker (eds.) *Contributions in Mammalogy: a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.*, Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- Bonino, N. 1994. *Mamíferos terrestres y de agua dulce de la patagonia*. I.N.T.A. Bariloche. Publicación ocasional, 37 pp.
- Bonino, N., E. Cabezas, C. Chehebar, M. Christie, D. De Lamo, A. Monjeau y S. Saba. 1995. Mamíferos Continentales. Pp.58-66, 76. *En*: Ubeda, C. y D. Grigera (eds.). *Recalificación del Estado de Conservación de la Fauna Silvestre Argentina, Región Patagónica*. Secretaría de Recursos Naturales y Ambiente Humano, Argentina.
- Bozinovic, F., G. Ruiz y M. Rosenmann. 2004. Energetics and torpor of a South American "living fossil", the microbiotheriid *Dromiciops gliroides*. *Journal of Comparative Physiology (B)*, 174: 293-297.
- Bozinovic, F., G. Ruiz, A. Cortés y M. Rosenmann. 2005. Energetics, thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 78:199-206.
- Braun, J.K. y M.M. Díaz. 1999. *Key to the native mammals of Catamarca Province, Argentina*. Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History, 4:1-16.
- Braun, J.K., R.A. Van den Bussche, P.K. Morton y M.A. Mares. 2005. Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Journal of Mammalogy*, 86(1):147-159.
- Broom, R. 1911. On the affinities of *Caenolestes*. *Proceedings of the Linnæan Society of New South Wales*, 36:315-320.
- Brown, A.D., H.R. Grau, L. Malizia y A. Grau. 2001. Los Bosques Nublados de la Argentina. Pp: 623-659. *En*: M. Kappelle y A.D. Brown (eds.). *Bosques Nublados de Latinoamérica*. Editorial INBio, Costa Rica.
- Brown, B. 2004. Atlas of New World Marsupials. *Fieldiana Zoology (New Series)*, 102:1-308.
- Brown, C. 1971. The description of mammals. 1. The external characters of the head. *Mammal Review*, 1(6): 151-168.
- Brown, C. y D. W. Yalden. 1973. The description of mammals. 2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals. *Mammal Review*, 3(4):107-134.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago,
- Bublitz, J. 1987. Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: unter Verwendung craniometrischer Methoden. *Bonner Zoologische Monographien*, 23:1-96.
- Burmeister, H. 1854. Systematische Uebericht der Thiere Brasiliens, welche während einer Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Gerais gestammelt oder beobachtet worden. *Erster Theil Säugetheire (Mammalia)*, Berlin, Alemania.
- Burmeister, H. 1861. Reise durch la Plata-Sataaten mit besonderer Rücksecht auf du physische Beschaffenkeit nd Kulturzustand der Argintineschen Repulik. Reise La Plata Staaten 2, Auggefunt in der Jahren 1857, 1858, 1859 und 1860. Halle, Zweitsband, George Reimer, Alemania.
- Burmeister, H. 1879. *Description physique de la republique Argentine d'apres des observations personnelles et etranglir*. Buenos Aires, George Reimer, Argentina.
- Bustamante, R.O. y C. Castor. 1998. The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruil

- (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation*, 7:1607-1626.
- Cabrera, A. 1919. *Genera Mammalium. Monotremata, Marsupialia*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Cabrera, A. 1934. Dos nuevos micromamíferos del norte Argentino. *Notas Preliminares del Museo del La Plata*, 3:123-128.
- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología*, 4(1):1-307.
- Cabrera, A. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2^{da} Ed. Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D.C., E.E.U.U.
- Cabrera, A., J. Yepes y M. Doello Jurado. 1950. Zoografía de la Argentina. Pp. 347-483. *En: Geografía de la República Argentina*. Tomo VIII. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GÆA, Argentina.
- Cananor, R. 1993. *Cronología Patagónica*. Publicaciones Cananor Cultura Patagónica, Comodoro Rivadavia, Argentina. Pp. 314.
- Capllonch, P., A. Autino, M. Díaz, R.M. Bárquez y M. Goytía. 1997. Los mamíferos del Parque Biológico, Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina: Observaciones sobre su sistemática y distribución. *Mastozoología Neotropical*, 4(1):49-71.
- Cardillo, M., O.R.P. Bininda-Emonds, E. Boakes y A. Purvis. 2004. A species-level phylogenetic supertree of marsupials. *Journal of the Zoological Society of London*, 264:11-31.
- Carmignotto, A.P. y T. Monfort. 2006. Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*, 70(2):126-144.
- Cerqueira, R. y B. Lemos. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*, 64(3):319-327.
- Chéhebar, C. y S. Martín. 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16(2):247-291.
- Cifelli, R.L. y C. De Muizon. 1998. Marsupial Mammal from the Upper Cretaceous North Horn Formation, Central Utah. *Journal of Paleontology*, 72(3):532-537
- Clemens, W.A., B.J. Richardson, y P.R. Baverstock. 1989. Biogeography and phylogeny of the Metatheria. Pp. 1-42. *En: D.W. Walton y G.R. Dyne (eds.) Fauna of Australia*, Vol. 1 B Mammalia, Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Colgan, D.J. 1999. Phylogenetic studies of marsupials based on phosphoglycerate kinase DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11:13-26.
- CONAMA. 2000. *Evaluación de los recursos forestales de Chile*. Universidad de Chile, Santiago.
- Contreras, J.R. 1968. *Akodon molinae* una nueva especie de ratón de campo del sur de la provincia de Buenos Aires. *Zoología Platense, Investigaciones Zoológicas y Paleontológicas*, 1(2):9-12.
- Contreras, J.R. 1973. La mastofauna de la zona de la Laguna Chasicó, provincia de Buenos Aires. *Physis, Sección C*, 32(84):215-219.
- Contreras, J.R. 1979. *Lista faunística preliminar de los vertebrados de la Reserva Ecológica de Ñacuñan*. IADIZA (Mendoza), Cuaderno Técnico 1(79):39-47.
- Contreras, L.C. 2000. Biogeografía de mamíferos terrestres de Chile. Pp.241-249. *En: A.M. Pedreros y J. Yañez Valenzuela (eds.) Mamíferos de Chile*. CEA Ediciones, Valdivia, Chile.
- Cox, C.B. y P.D. Moore. 1993. *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. 5th Ed. Blackwell

- Science, Oxford, Reino Unido.
- Corvalán, V.E. 2004. *Uso del hábitat y ecología poblacional de pequeños mamíferos del desierto del monte central, Mendoza, Argentina*. Tesis Doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Creighton, G.K. 1984. *Systematic studies on opossums (Didelphidae) and rodents (Cricetidae)*. Tesis Doctoral inédita, Universidad de Michigan, Ann Arbor, E.E.U.U.
- Creighton, G.K. 1985. Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the pattern of speciation in *Marmosa* (Marsupialia: Didelphidae). *Acta Zoologica Fenica*, 170:121-124.
- Crespo, J.A. 1964. Cita de mamíferos para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Neotrópica*, 10(33): 102.
- Crespo, J.A. 1974. Comentarios sobre nuevas localidades para mamíferos de Argentina y Bolivia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 11:1-31.
- CSIRO. Gaceteros de Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay. <http://www.biolink.csiro.au/gazfiles.html>. Último acceso Agosto 2005.
- Crisci, J.V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica.
- Crivelli Montero, E.A., U.F.J. Pardiñas, M. Fernández, M. bogazzi, A. Chauvin, V. Fernández y M.J. Lezcano. 1996. La Cueva Epullán Grande (provincia del Neuquén, Argentina). Informe de avance. *Præhistoria*, 2:185-265.
- Cunningham, R.O. 1871. *Notes on the Natural History of the Straits of Magellan and West Coast of Patagonia*. Edinburgo, Escocia.
- D'Orbigny, A.D. 1835-1847. *Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la République orientale de Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chile, la République du Bolivia, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832, et 1833*. Pitois-Levrault, et cie, Paris, Strasbourg, Francia.
- Daciuk, J. 1974. Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia. XII. Mamíferos colectados y observados en la Península Valdés y zona litoral de los golfos San José y Nuevo (provincia de Chubut, República Argentina). *Physis, Sección C*, 33:23-39.
- Darwin, C. 1839. *Journal of researches into the Geology and Natural History of the various countries visited by the H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N. From 1832 to 1836*. Henry Colburn, Penguin Books, London, Reino Unido.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. John Murray & Sons, London, Reino Unido.
- De Santis, L.J.M. y G.O. Pagnoni. 1989. Alimentación de *Tyto alba* (Aves: Tytonidae) en localidades costeras de la provincia del Chubut (República Argentina). *Neotrópica*, 35:43-49.
- De Santis, L.J.M., C.M. García Esponda y G.J. Moreira. 1996. Mamíferos integrantes de la dieta de *Athene cunicularia* (Aves: Strigidae) en la región costera de la provincia del Chubut (Argentina). *Neotrópica*, 43:125-126.
- De Santis, L.J.M., M.F. Tejedor y P.C. Straccia. 1995. Nuevos registros de *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphidae). *Neotrópica*, 41(105-106):82.
- De Santis, L.J.M., E.R. Justo, C.I. Montalvo y M. Kin. 1988. Mamíferos integrantes de la dieta de *Tyto alba tuidara* (Gray) en la provincia de La Pampa, Argentina. *Actas de las 3^{ras} Jornadas Pampeanas de*

- Ciencias Naturales*, Universidad Nacional de La Pampa, Serie Suplemento, 4:165-175.
- Del Valle, H.F., J.C. Labraga y J. Goergen. 1995. Biozonas de la región Patagónica. Pp. 37-55, *En: INTA-GTZ (eds) Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia: Informe final de la Fase I*. Lucha contra la desertificación en la Patagonia (LUDEPA). INTA-EEA Bariloche, S. C. de Bariloche.
- Dederer, P.H. 1909. Comparison of *Caenolestes* with Polyprotodonta and Diprotodonta. *The American Naturalist*, 43:614-618.
- Degen, A.A. 1997. *Ecophysiology of small desert mammals*. Adaptations of desert organisms. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania.
- Deschamps, C. y E.P. Tonni. 1992. Los vertebrados del Pleistoceno tardío-Holoceno del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana*, 29(3):201-210.
- Desmarest, A.G. 1804. *Tableau méthodique des mammifères. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, principalement à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique*, 24:5-38.
- Desmarest, A.G. 1817. Didelphes [mención]. *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. 9: 417-433.
- Desmarest, A.G. 1820. *Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Premier partie, contenant les ordres des bimanos, des quadrumanos et des carnassiers*. Paris, Veueve Agasse.
- Desmoulins, A. 1824. Didelphes [mención]. *En: J.B.G.M. Bory de Saint-Vincent (ed.), Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, 5:485-494. Rey et Gravier, Paris, Francia.
- Díaz, G.B. y A. Cortés. 2003. Pequeños mamíferos en ambientes desérticos: los problemas de conservación de agua. Pp. 357-376. *En: F. Bozinovic (ed.) Fisiología Ecológica y Evolutiva, Teoría y casos de estudio en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Chile.
- Díaz, G.B. y R.A. Ojeda. 2000. *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Argentina.
- Díaz, M.M. 2000. *Key to the native mammals of Jujuy Province, Argentina*. Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History, 7:1-29.
- Díaz, M.M., D.A. Flores y R.M. Barquez. 1998. *Instrucciones para la preparación y conservación de mamíferos*. PIDBA Publicaciones Especiales, 1:1-44.
- Díaz, M.M., R.A. Ojeda y M. Dacar. 2001. Water conservation in the South American desert mouse opossum, *Thylamys pusilla* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 130(2):323-330.
- Díaz, M.M., J.K. Braun, M.A. Mares y R.M. Barquez. 1997. *Key to the mammals of Salta Province, Argentina*. Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History, 2:1-10.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. World Bank, Washington, D.C.
- Donoso B., R. 1978. Textos sistemáticos complementarios. *En: G. Mann F. (J. Artigas, ed.) Los Pequeños Mamíferos de Chile, Gayana Zoología*, 40:1-342.
- Donoso, C. 1995. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. 3ª Ed. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Donoso, C. 1996. Ecology of Nothofagus forests in central Chile. Pp. 271-290. *En: T. Veblen, R. Hill y J. Read (eds.) The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New

- Heaven, Connecticut, E.E.U.U.
- Donázar, J.A., A. Travaini, O. Ceballos, M. Delibes y F. Hiraldo. 1997. Food habits of the Great horned owl in northwestern Argentine Patagonia: the role of introduced lagomorphs. *Journal of Zoology*, 246:175-181.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations: An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1982. Comparative niche structure and evolution of mammals of the Neartic and southern South America. Pp. 77-84. En: M.A. Mares and H.H. Genoways (eds) *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series No. 6, Pymatuning Laboratory of Ecology.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1989. *Mammals of the Neotropics*. Vol. 1: The northern Neotropics. University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics*. Vol. 3: The central Neotropics. Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil. University of Chicago Press, Chicago.
- Ergueta, P. y C. Morales (eds). 1996. *Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia. Centro de Datos para la Conservación*. La Paz.
- Farrand, W.R. 2001. Archaeological Sediments in Rockshelters and Caves. Pp. 29-66. En: J.K. Stein y W.R. Farrand (eds.). *Sediments in Archaeological Context*. The University of Utah Press, Salt Lake City, Utah.
- Figini, A.J. Informe LP-1558. Laboratorio de Tritio y Radiocarbono (Latyr). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Flores, D.A. y F. Abdala. 2001. Diferencias morfológicas de cráneo y dentición en *Didelphis albiventris* y *D. marsupialis* (Didelphimorphia: Didelphidae) de Argentina y Bolivia. *Comunicación Museo Ciencias y Tecnología, Série Zoológica*, 14(2):101-110.
- Flores, D.A., M.M. Díaz, y R.M. Barquez. 2000. Mouse opossums (Didelphimorphia, Didelphidae) of northwestern Argentina: Systematics and distribution. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65:321-339.
- Flores, D.A., M.M. Díaz, y R.M. Barquez. 2007. Systematics and Distribution of Marsupials in Argentina: a review. Pp. 579-670. En: D.A. Kelt, E.P. Lessa, J. Salazar-Bravo y J.L. Patton (eds.) *The Quintessential Naturalist. Honoring the life and legacy of Oliver. P. Pearson*. University of California Publications in Zoology.
- Flores, D.A., N.P. Giannini y F.N. Abdala. 2003. Comparative cranial ontogeny of *Lutreolina crassicaudata* (Didelphidae). *Acta Theriologica*, 48:1-9.
- Frankel, O.H. y M.E. Soulé. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gajardo, R. 1995. *La vegetación natural de Chile*. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Gallardo, M.H. y B.D. Patterson. 1987. An additional 14-Chromosome Karyotype and sex-chromosome mosaicism in South American marsupials. Pp. 111-115. En: B.D. Patterson y R.M. Timm (eds.) *Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz. Fieldiana Zoology (New Series)*, 39:1-506.
- Galliari, C.A., U.F.J. Pardiñas y F.J. Goin. 1996. Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3(1):39-61.
- Gaston, K.J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, Oxford.

- García Esponda, C.M., L.J.M. De Santis, J.I. Noriega, G.O. Pagnoni, G.J. Moreira y M.N. Bertellotti. 1998. The diet of *Tyto alba* (Strigiformes: Tytonidae) in the lower Chubut valley river (Argentina). *Neotrópica*, 44:57-63.
- Gardner, A.L. 1993. Order Didelphimorphia. Pp. 15-23. En: D.E. Wilson y D.A.M. Reeder (eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 2^{da} Ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Gardner, A.L. 2005. Order Didelphimorphia. En: D.E. Wilson y D.A.M. Reeder (eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3^{ra} Ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- 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.
- Geiser, F. 1994. Hibernation and Daily Torpor in Marsupials: a Review. *Australian Journal of Zoology*, 42:1-16.
- Geiser, F. 2003. Thermal biology and energetics in carnivorous marsupials. Pp. 238-253. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Gemmell, N.J. y M. Westerman. 1994. Phylogenetic relationships within the class Mammalia: a study using mitochondrial 12S RNA sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 2:3-23.
- GEOnet. Último acceso Abril 2007. 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.
- Giannini, N.P., F. Abdala, y D.A. Flores. 2004. Comparative postnatal ontogeny of the skull in *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae). *American Museum Novitates*, 3460:1-17.
- Gilmore, R.M. 1941. Zoology. The susceptibility to yellow fever of the vertebrates of eastern Colombia. I. Marsupialia. *American Journal of Tropical Medicine*, 21:314-319.
- Glade, A.A. 1988. *Libro rojo de los vertebrados terrestres chilenos*. Corporación Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura, Santiago de Chile.
- Global Gazetteer V. 2.1: <http://www.fallingrain.com/world/> Copyright 1996-2006 by Falling Rain Genomics, Inc. Último acceso Marzo 2008.
- Godthelp, H., S. Wroe, y M. Archer. 1999. A new marsupial from the Early Eocene Tingamarra Local Fauna of Murgon, Southeastern Queensland: the prototypical Australian marsupial? *Journal of Mammalian Evolution*, 6:289-313.
- Goeldi, E.A. 1894. Critical gleanings on the Didelphyidae of the Serra do Orgaões, Brazil. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1894:457-466.
- Goin, F.J. 1991. Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico Tardío de la Región Pampeana. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

- Goin, F.J. 1995. Los Marsupiales. Pp. 165-179. *En*: M. A. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Goin, F.J. 1997. *Thylamys zettii*, nueva especie de marmosino (Marsupialia, Didelphidae) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana. *Ameghiniana*, 34(4):481-484.
- Goin, F.J. 1999. Quaternary Marsupials from Southern South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 11:137-147.
- Goin, F.J. 2001. Marsupiales (Didelphidae: Marmosinae y Didelphinae). III Paleontología, Cap. 6. Pp. 75-113. *En*: D.L. Mazzanti y C.A. Quintana (eds) *Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las Sierras de Tandil Oriental*. Geología, Paleontología y Zooarqueología, Laboratorio de Arqueología. Universidad Nacional de Mar del Plata. Publicación Especial 1.
- Goin, F.J. 2003. Early Marsupial radiations in South America. Pp. 30-42. *En*: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Goin, F.J. y P. Rey. 1997. Sobre las afinidades de *Monodelphis* Burnett, 1830 (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae: Marmosinae). *Neotrópica*, 43(109-110):93-98.
- Goin F.J., C.I. Montalvo y G. Visconti. 2000. Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos*, 56: 101-126.
- Goin, F.J., U.F.J. Pardiñas y M.J. Lezcano. 1994. Un nuevo resto del cenoléstido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31(1):15-21.
- Goin, F.J., C. Velazquez y O. Scaglia. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Paleontología*, 9(57):183-198.
- Goin, F.J., M.O. Woodburne, J. Case, S.F. Vizcaíno y M. Reguero. 1999. New discoveries of "opossum-like" marsupials from Antarctica (Seymour Island, Middle Eocene). *Journal of Mammalian Evolution*, 6(4): 335-365.
- González, E.M. y A.M. Saralegui. 1996. La presencia del género *Thylamys* Gray, 1843 en Uruguay (Mammalia: Didelphimorphia). *Actas de las IV Jornadas de Zoología de Uruguay*. Resumen p. 21.
- Graipel, M., P.R.M. Miller y A. Ximenez. 1996. Contribuição à identificação e distribuição das subespécies de *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) (Marsupialia, Mammalia). *Revista Brasileira de Biologia*, 13:781-790.
- Grant, T.R. y P.D. Temple-Smith. 1987. Observations on torpor in the small marsupial *Dromiciops australis* (Marsupialia: Microbiotheriidae) from southern Chile. Pp. 273-291. *En*: M. Archer (ed.) *Possums and Opossums: Studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15(1): 296-310.
- Gray, J.E. 1843. *List of the specimens of Mammalia in the Collection of the British Museum*. George Woodfall and Son, London.

- Greer, J.K. 1965. *Mammals of Malleco Province, Chile*. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series, 3:81-149.
- Gregory, W.K. 1910. The orders of Mammalia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 27:1-524.
- Grez, A.A., R.O. Bustamante, J.A. Simonetti y L. Fahrig. 1997. Landscape ecology, deforestation, and habitat fragmentation: the case of the rui forest in Chile. *En: E. Salinas Chávez y J. Middleton (eds) Landscape Ecology as a Tool for Sustainable Development in Latin America*. Sustainable Development in Latin America bilingual electronic book on behalf of International Association for Landscape Ecology: <http://www.brocku.ca/epi/lebk/lebk.html>
- Grigera, D. y C. Ubeda. 1997. Recategorización del estado de conservación de la fauna de la patagonia Argentina, Antártica e Islas del Atlántico Sur: un análisis de sus resultados. *Gayana Zoología*, 61(2):113-124.
- Gruber, K.F., R.S. Voss y S.A. Jansa. 2007. Base-compositional heterogeneity in the RAG1 locus among didelphid marsupials: implications for phylogenetic inference and the evolution of GC content. *Systematic Biology*, 56:1-14.
- Guisan, A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3):147-186.
- Handley, C.O., JR. 1957. A new species of murine opossum (genus *Marmosa*) from Perú. *Journal of the Washington Academy Sciences*, 46:402-404.
- Harder, J.D. y D.W. Fleck. 1997. Reproductive ecology of new world marsupials. Pp. 175-203. *En: N.R. Saunders y L.A. Hinds (eds.) Marsupial Biology Recent research, new perspectives*. University of New South Wales Ltd., Sydney.
- Heinonen, A. y A. Bosso. 1994. Mastofauna del Parque Nacional Calilegua. *Mastozoología Neotropical*, 1(1): 51-60.
- Heinonen Fortabat, S.H. y J.C. Chébez. 1997. *Los mamíferos de los parques nacionales de la Argentina*. Monografía especial L.O.L.A., 14:1-76.
- Herskovitz, P. 1969. The evolution of mammals in southern continents. VI. The recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographic and ecological review. *The Quarterly Review of Biology*, 44(1):1-70.
- Herskovitz, P. 1987. A history of the recent mammalogy of the Neotropical Region from 1492 to 1850. Pp. 11-98 *En: B.D. Patterson y R.M. Timm (eds.) Studies in Neotropical Mammalogy Essays in honor of Philip Herskovitz. Fieldiana Zoology (New Series)*, 39:1-506.
- Herskovitz, P. 1992a. 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 (New Series)*, 70:1-56.
- Herskovitz, P. 1992b. Ankle bones: The Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny. *Bonner Zoologische Beiträge*, 43:181-213.
- Herskovitz, P. 1995. The staggered marsupial third lower incisor: hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas. *Bonner Zoologische Beiträge*, 45:153-169.
- Herskovitz, P. 1999. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a

- Review of the family Microbiotheriidae. *Fieldiana Zoology (New Series)*, 93:1-60.
- Hijmans, R.J., L. Guarino, P. Mathur, A. Jarvis, E. Rojas, M. Cruz e I. Barrantes. 2005a. DIVA-GIS Manual. www.diva-gis.org
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis. 2005b. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.
- Hildebrand, M. 1974. *Analisis of Vertebrate Structure*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hinojosa, L.F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile*, 32(1):95-115.
- Horovitz, I. 2003. Restos faunísticos de La Martita y nuevo registro biogeográfico de *Lestodelphys halli* (Didelphidae, Mammalia). Pp. 87-91. En: A.M. Aguerre (comp.) *Arqueología y paleoambiente en la Patagonia Santacruceña Argentina*.
- Horovitz, I. y M.R. Sánchez-Villagra. 2003. A comprehensive analysis of marsupial higher-level relationships. *Cladistics*, 19:181-212.
- Hume, I. D. 1999. *Marsupial Nutrition*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hume, I. D. 2003. Nutrition of carnivorous marsupials. Pp. 221-228. En: M. M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Instituto Geográfico Militar. 1998. *Atlas geográfico de la república Argentina*. Publicación del Instituto Geográfico Militar, Buenos Aires, Argentina.
- INTA-GTZ. 1995. Lucha contra la desertificación en la Patagonia a través de un sistema de Monitoreo Ecológico (LUDEPA -SME). Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia. Informe Final de la Fase I.
- Jansa, S.A. y R.S. Voss. 2000. Phylogenetic studies on Didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene secuencias. *Journal of Mammalian Evolution*, 7:43-77.
- Jansa, S.A., J.F. Forsman y R.S. Voss. 2006. Different patterns of selection on the nuclear genes IRBP and DMP-1 affect the efficiency but not the outcome of phylogeny estimation for Didelphid Marsupials. *Mol. Phylogenetics and Evolution*, 38:363-380.
- Jones, M.E. 2003. Convergence in ecomorphology and guild structure among marsupial and placental carnivores. Pp. 285-296. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Jiménez, J. y R. Rageot. 1979. Notas sobre la biología del monito del monte (*Dromiciops australis* Philippi, 1893). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 12:83-88.
- Kelt, D.A. 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in Central Southern Chile. *Biological Conservation*, 92:345-358.
- Kelt, D.A. y D.R. Martínez. 1989. Notes on the distribution and ecology of two marsupials endemic to the Valdivian Forests of Southern South America. *Journal of Mammalogy*, 70(1):220-224.
- Kessler, M. y S.G. Beck. 2001. Bolivia. Pp. 581-622. En: M. Kappelle y A.D. Brown (eds.) *Bosques nublados del neotrópico*. Editorial INBio, Santo Domingo, Costa Rica.
- Kirsch, J.A.W. 1977. The comparative serology of marsupialia and a classification of marsupials. *Australian Journal of Zoology, Supplemental Series*, 52:1-152.
- 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*, 59:403-425.
- Kirsch, J.A.W., A.W. Dickerman y O.A. Reig. 1995. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials IV. Intergeneric relationships of the opossums (Didelphidae). *Marmosiana*, 1:57-78.
- Kirsch, J.A.W., A.W. Dickerman, O.A. Reig, y M.S. Springer. 1991. DNA-hybridization evidence for the Australasian affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. *Proceedings of the National Academy of Science*, 88:10465-10469.
- Kirsch, J.A.W., F.J. Lapointe y M.S. Springer. 1997. DNA-hybridisation studies of Marsupials and their implications for Metatherian classification. *Australian Journal of Zoology*, 45:211-280.
- Krieg, H. 1924. Biologische Reisestudien in Südamerika. III. Chilenische Beutelratten. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 3:169-176.
- Krumbiegel, I. 1941. Die Säugetiere der Südamerika – Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. 12. Kleine Didelphyden. *Zoologischer Anzeiger*, 135(1/2):1-12.
- Laclau, P. 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. Fundación Vida Silvestre Argentina. Boletín Técnico, Fundación Vida Silvestre Argentina, N° 34.
- Lara, A., D. Bran, P. Rutherford, A. Pérez, S. Clayton, C. Montory, J. Ayesa, D. Barrios, M. Gross y G. Iglesias. 1999. Mapeo de la eco-región de los bosques valdivianos. Escala 1:500.000. Boletín Técnico, Fundación Vida Silvestre Argentina, Boletín Técnico N° 51.
- Lara, A., M. Cortés y C. Echeverría. 2000. Situación del Medio Ambiente y del Patrimonio Natural: Bosques. Cap. 2. Pp. 131-171. En: O. Sunkel (ed.) *Informe País: Estado del Medio Ambiente en Chile – 1999*. Centro de Análisis de Políticas Públicas, Universidad de Chile. Editorial LOM, Santiago.
- Lee, A.K. and A. Cockburn. 1985. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Monographs on Marsupial Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lee, A.K., P. Wooley y R.W. Braithwaite. 1982. Life history strategies of dasyurid marsupials. Pp. 1-11. En: M. Archer (ed.) *Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8(2):125-144.
- Llanos, F.A. y J.G. García. 2006. Biodiversidad de Vertebrados Terrestres del Área Natural Protegida Paso Córdoba, Río Negro, Patagonia Norte. Informe Técnico N° 04/2006, 23 pp.
- Lobos, G., A. Charrier, G. Carrasco y R. E. Palma. 2005. Presence of *Dromiciops gliroides* (*Microbiotheria: Microbiotheriidae*) in the deciduous forests of central Chile. *Mammalian Biology*, 70(6):376-380.
- Luebert, F. y P. Plissock. 2004. Clasificación de pisos de vegetación y análisis de representatividad ecológica de áreas propuestas para la protección en la Ecorregión Valdiviana. Documento N° 10. Serie de Publicaciones WWF Chile, Programa Ecorregión Valdiviana. World Wildlife Fund, Comisión Nacional del Medio Ambiente, The Nature Conservancy, Valdivia.
- Lockett, P.W. 1993. An ontogenetic assessment of dental homologies in Therian mammals. Pp. 182-204. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek y M.C. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians and marsupials*. Springer-Verlag, New York.
- Lockett, P.W. y N. Hong. 2000. Ontogenetic evidence for dental homologies and premolar replacement in fossil and extant Caenolestids (Marsupialia). *Journal of Mammalian Evolution* 7(2):109-127.
- Luo, Z., J. Qiang, J.R. Wible, C. Yuan. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and Metatherian evolution. *Science*, 302:1934-1940.

- Lyman, R.L. 1994. Relative abundances of skeletal specimens and taphonomic analysis of vertebrate remains. *Palaios*, 9:288-298.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mann, G. 1951. Aparato genital femenino de *Marmosa elegans*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1(3): 11-15.
- Mann, G. 1953. Filogenia y función de la musculatura de *Marmosa elegans* (Marsupialia Didelphyidae). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1(9):3-15.
- Mann, G. 1955. Monito del Monte. *Dromiciops australis* Philippi. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2(9/10):159-166.
- Mann, G. 1956. Filogenia y función en la musculatura de *Marmosa elegans* (2ª parte) (Marsupialia, Didelphidae). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 3(1/2):3-28.
- Mann, G. 1958. Reproducción de *Dromiciops australis* (Marsupialia, Didelphyidae). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 4:209-213.
- Mann, G. 1966. *Bases ecológicas de la explotación agropecuaria en la América Latina*. Colección de Monografías Científicas, Serie Biología N°2. Organización de los Estados Americanos, Washington D.C.
- Mann, G. 1978. Los Pequeños Mamíferos de Chile. *Gayana Zoológica*, 40:1-342.
- Marelli, C.A. 1931. Los vertebrados exhibidos en los Zoológicos del Plata. *Memorias del Jardín Zoológico de La Plata*, 4:1-302.
- Mares, M.A. 1973. *Climates, mammalian communities, and desert rodent adaptations: an investigation into evolutionary convergence*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Texas, Austin, Texas.
- Mares, M.A. y J.K. Braun. 2000. Systematics and natural history of marsupials from Argentina. Pp. 23-46. *En: J.R. Choate (ed.) Reflections of a Naturalist: Papers Honoring Professor Eugene D. Fleharty*, Fort Hays State University, Kansas
- 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 Carnegie Museum*, 50:151-206.
- Mares, M.A., R.A. Ojeda y R.M. Barquez. 1989. *Guide to the Mammals of Salta Province, Argentina*. University of Oklahoma Press, Oklahoma.
- Mares, M.A., R.M. Bárquez, J.K. Braun y R.A. Ojeda. 1996. Observations on the mammals of Tucumán Province, Argentina. I. Systematics, distribution, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of the Carnegie Museum*, 65(2):89-152.
- Mares, M.A., R.A. Ojeda, J.K. Braun y R.M. Bárquez. 1997. Systematics, distribution and ecology of the mammals of Catamarca Province, Argentina. Pp. 89-141. *En: T.L. Yates, W.L. Gannon y D.E. Wilson (eds.) Life among the Muses: Papers in Honor of James S. Findley*. Albuquerque, Special Publication, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico,
- Marshall, L.G. 1977. *Lestodelphys halli*. *Mammalian Species*, 81:1-3.
- Marshall, L.G. 1978. *Dromiciops australis*. *Mammalian Species*, 99:1-5.
- Marshall, L.G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana Geology (New Series)*, 5:1-145.

- Marshall, L.G. 1981. The families and genera of marsupialia. *Fieldiana Geology (New Series)*, 8:1-65.
- Marshall, L.G. 1982. Systematics of the South American marsupial Family Microbiotheriidae. *Fieldiana Geology (New Series)*, 10:1-75.
- Marshall, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (middle Paleocene) age "opossum-like" marsupials from the limestone quarry at Sao José de Itaborai, Brasil. Pp. 91-160. *En: M. Archer (ed.) Possums and Opossums: Studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Marshall, L.G. y C. de Muizon, 1995. Part II: The skull. *En: C. de Muizon (ed.) Pucadelphys andinus* (Marsupialia, Mammalia) from the early Paleocene of Bolivia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 165:21-90.
- Marshall, L.G., J.A. Case y M.O. Woodburne. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. Pp. 433-505. *En: H. Genoways (ed.) Current Mammalogy*. Plenum Press, New York.
- Martin, G.M. 2003. Nuevas localidades para marsupiales patagónicos (Marsupialia: Didelphimorphia y Microbiotheria) en el Noroeste de la Provincia del Chubut. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 148-153.
- Martin, G.M. 2005. Intraspecific variation in *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphimorphia). *Journal of Mammalogy*, 86(4):793-802.
- Martin, G. M. 2007. Dental anomalies in *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria, Microbiotheriidae), *Caenolestes fuliginosus* and *Rhyncholestes raphanurus* (Paucituberculata, Caenolestidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4):393-406.
- Martin, G. M. Intraspecific variability of *Thylamys venustus* (Marsupialia: Didelphidae) with a review of the species *cinderella*, *janetta* and *sponsorius*. Pp. 57. MS.
- Martin, G.M., L.J.M. De Santis y G.J. Moreira. 2008. Southernmost record for a living marsupial. *Mammalia*. EN PRENSA.
- Martin, P. y P. Bateson. 1993. Measuring behavior. An introductory guide. 2nd Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Massoia, E. 1983. La alimentación de algunas aves del orden Strigiformes en la Argentina. *El Hornero (número extraordinario)*, 125-148.
- Massoia, E. y B. Lartigau. 1995. Mamíferos (Rodentia, Lagomorpha y Marsupicarnivora) cazados por *Tyto alba* en el río Limay, departamento Pilcaniyeu, provincia de Río Negro. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 27:15-18.
- Massoia, E. y U.F.J. Pardiñas. 1988a. Pequeños mamíferos depredados por *Bubo virginianus* en Pampa de Nestares, Departamento Pilcaniyeu, Río Negro. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 3:23-27.
- Massoia, E. y U.F.J. Pardiñas. 1988b. Presas de *Bubo virginianus* en Cañadón las Coloradas, Departamento Pilcaniyeu, Río Negro. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 4:14-19.
- Massoia, E. y U.F.J. Pardiñas. 1988c. Presas de *Bubo virginianus* en Cueva Epullán, Departamento Collón Cura, Prov. de Neuquén – I. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 7:17-27.
- Massoia, E. y A.S. Vetrano. 1988. Análisis de regurgitados de *Tyto alba* de Villa Regina, General Roca, provincia de Río Negro. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 3:10-20.
- Massoia, E. y H. Pastore. 1997. Análisis de regurgitados de *Bubo virginianus magellanicus* (Lesson, 1828)

- del Parque Nacional Laguna Blanca, Dpto. Zapala, Pcia. de Neuquén. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 33:18-19.
- Massoia, E., C. Reboledo y A.J. Diéguez. 1997. Análisis de bolos de *Tyto alba* del Río Seco La Hedionda, Depto. San Rafael, provincia de Mendoza. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 31:2-7.
- Massoia, E., A.S. Vetrano y F.R. La Rossa. 1988. Análisis de regurgitados de *Athene cunicularia* de Península Valdez, Departamento Biedma, provincia de Chubut. *Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 4:4-13.
- Matschie, P. 1916. Bemerkungen über die gattung *Didelphis*. L. Stützungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1916:259-272.
- McAllan, B. 2003. Timing of reproduction in carnivorous marsupials. Pp. 147-168. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- McNab, B.K. 1978. The comparative energetics of Neotropical marsupials. *Journal of Comparative Physiology*, 125:115-128.
- McNab, B.K. 1982. The physiological ecology of South American mammals. Pp. 187-207. En: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series, Vol. 6. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- McNab, B.K. 1986. Food habits, energetics, and the reproduction of marsupials. *Journal of Zoology*, 208:595-614.
- McNab, B.K. 2005. Uniformity in the basal metabolic rate of marsupials: its causes and consequences. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78:183-198.
- Meserve, P.L., B.K. Lang y B.D. Patterson. 1988. Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy*, 69(4):721-730.
- Meserve, P.L., D.A. Kelt, y D.R. Martínez. 1991. Geographical ecology of small mammals in continental Chile Chico, South America. *Journal of Biogeography*, 18:179-187.
- Meynard, A.P., R.E. Palma, y E. Rivera-Milla. 2002. Filogeografía de las llacas chilenas del género *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) en base a secuencias del gen mitocondrial citocromo b. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:299-306.
- Miller, S.A. y J.P. Harley. 2001. *Zoology*. 5ta Ed. McGraw-Hill Companies.
- Monjeau, J.A., N. Bonino, y S. Saba. 1994. Checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1:143-156.
- Monjeau, J.A., R.S. Sikes, E.C. Birney, N. Guthmann y C.J. Phillips. 1997. Small Mammal community composition within the major landscape divisions of Patagonia, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4(2):113-127.
- Montalvo, C.I., E.R. Justo y L.J.M. De Santis. 1984. Alimentación de *Tyto alba* (Strigiformes, Tytonidae) en la provincia de La Pampa. *Geotrópica*, 30:250-252.
- Morando M. y J.J. Polop. 1997. Annotated checklist of mammal species of Córdoba Province, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4(2):129-136.
- Morello, J.H., 1995. Grandes Ecosistemas de Suramérica. Pp. 21-100. En: G. Gallopín (Comp.). *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fondo de Cultura Económica, México.

- Morrone, J.J. 2000. Biogeographic delimitation of the Subantarctic subregion and its provinces. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 2(1):1-15.
- Morrone, J.J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA 3, Zaragoza, España.
- Morrone, J.J. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2):149-162.
- Morrone, J.J. 2004b. La zona de transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena*, 28(1):41-50
- Morton, S.R. 1980. Ecological correlates of caudal fat storage in small mammals. *Australian Mammalogy*, 3:81-86.
- Morton, S.R. y F. Alexander. 1982. Geographic variation in the external morphology of *Sminthopsis crassicaudata* (Dasyuridae, Marsupialia). Pp. 695-698. En: M. Archer (ed.) *Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Muirhead, L. 1819. En: David Brewster (ed.), *Edinburgh Encyclopaedia*, 13: 429.
- Munemasa, M., M. Nikaido, S. Donnellan, C.C. Austin, N. Okada y M. Hasegawa. 2006. Phylogenetic analysis of diprotodontian marsupials based on complete mitochondrial genomes. *Genes, Genetics and Systematics*, 81(3):181-191.
- Muñoz Pedreros, A. y R.E. Palma. 2000. Marsupiales. Pp. 43-51. En: A. M. Pedreros y J. Yañez Valenzuela (eds.) *Mamíferos de Chile*. CEA Ediciones, Valdivia.
- Murúa, R. 1997. Comunidades de mamíferos del bosque templado de Chile. Pp. 113-133. En: J.J. Armesto, C. Villagrán y M.K. Arroyo (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. 2^{da} Ed. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Myers, P. 1982. Origins and affinities of the mammal fauna of Paraguay. Pp. 85-93. En: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series, Vol. 6. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- Nabte, M.J. 2004. *Dieta de Athene cunicularia (Aves: Strigiformes) en el nordeste de la provincia del Chubut, Argentina*. Tesina de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia, S. J. B.
- Nabte, M. J., S.L. Saba y U.F.J. Pardiñas. 2006. Dieta del búho magallánico (*Bubo magellanicus*) en el desierto del monte y la patagonia argentina. *Ornitología Neotropical*, 17:27-38.
- Neme, G., G. Moreira; A. Atencio y L.J.M. De Santis. 2002. El registro de microvertebrados del sitio arqueológico Arroyo Malo 3 (Provincia de Mendoza, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(2):409-421.
- Nilsson, M., U. Arnason, P.B.S. Spencer y A. Janke. 2004. Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana. *Gene*, 340:189-196.
- Nilsson, M., A. Gullberg, A.E. Spotorno, U. Arnason y A. Janke. 2003. Radiation of extant marsupials after the K/T boundary: Evidence from complete mitochondrial genomes. *Journal of Molecular Evolution*, 57:S3-S12.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. 6th Ed., 2 Vols. John Hopkins University Press.
- Odreman Rivas, O. y J. Zetti. 1969. Apéndice paleontológico. Pp. 262-292. En: O.E. De Salvo, J.H. Ceci y A. Dillon (eds.) *Caracteres geológicos de los depósitos eólicos del Pleistoceno Superior de Junín*

- (Prov. de Buenos Aires). Actas IV Jornadas de Geología Argentina Tomo 1.
- Ojeda, R.A. y M. S. Tabeni. 2007. The mammals of the Monte desert revisited. *Journal of Arid Environments*. En prensa.
- Ojeda, R.A., C. Campos, J.M. Gonnet, C.E. Borghi y V.G. Roig. 1998. The MaB Reserve of Ñacuñan, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environments*, 39:299-313.
- Oken, L. 1816. Lehrbuch der Naturgeschichte. Dritter Theile[:] Zoologie. Jena: August Schmidt und Comp.
- Olfers, I. von. 1818. Bemerkungen zu Illiger's Ueberblick der säugethiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rücksichtlich der Südamericanischen Arten (Species). Pp. 192-237. En: W.L. Eschwege (ed.), *Neue Bibliothek der wichtigsten Reisenbeschreibungen zur Erweiterung der Erd- und Volkerkunde. Journal von Brasilien, oder vermischte Nachrichten aus Brasilien, auf wissenschaftlichen Resen gesammelt*. Weimar: mi Verlage des Gr. H.S. priv. Landes-Industries-Comptoirs.
- Oliva, F., A. Gil y M. Roa. 1991. Recientes investigaciones arqueológicas en el sitio San Martín 1 (BU/PU/5), Partido de Puán, Provincia de Buenos Aires. Shincal 3, *Actas del Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Catamarca. Pp. 135-139.
- Oliveira, E.V. 1998. *Taxonomía, filogenia y paleobiogeografía de marsupiais "poliprotodontes" do Mesopaleoceno da Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil*. Tesis Doctoral Inédita, Universidad Federal de Rio Grande do Sur, Porto Alegre, Brasil.
- Oliveira, E. V. y F. J. Goin. 2006. Marsupiais do início do Terciário do Brasil: origem, irradiação e história biogeográfica. Pp. 299-320. En: N. Cáceres, E. Monteiro Filho (eds) *Marsupiais do Brasil*. Brasilia: Editora UFSM.
- Olrog, C.C. 1959. Notas mastozoológicas. II. Sobre la colección del Instituto Miguel Lillo. *Acta Zoológica Lilloana*, 17:403-409.
- Olrog, C.C. 1979. Los mamíferos de la selva húmeda, Cerro Calilegua, Jujuy. *Acta Zoológica Lilloana*, 33:9-14.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y.Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao y K.R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51:933-938.
- Osgood, W.H. 1916. Mammals of the Collins-Day South American Expedition. *Field Museum of Natural History Zoological Series*, 10(14):199-216.
- Osgood, W.H. 1921. A monographic study of the American marsupial *Caenolestes*. *Field Museum of Natural History Zoological Series*, 16(1):1-162 + 22 pls.
- Osgood, W.H. 1924. Review of living caenolestids with description of a new genus from Chile. *Field Museum of Natural History Zoological Series*, 14(2):165-173.
- Osgood, W.H. 1943. The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History Zoological Series*, 30:1-268.
- Palma, R.E. 1994. *Historical relationships of South America mouse opossum (Thylamys, Didelphidae): evidence from molecular systematics and historical biogeography*. Tesis Doctoral inédita, Universidad de Nuevo Méjico, Albuquerque, Nuevo Méjico.
- Palma, R.E. 1995a. 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, R.E. 1995b. Range expansion of two South American mouse opossums (*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. 2003. Evolution of American marsupials and their phylogenetic relationships with Australian metatherians. Pp. 21-29. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Palma, R.E. y T.L. Yates. 1996. *The chromosomes of Bolivian didelphid marsupials*. Occasional Papers of 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.
- Palma, R.E. y A.E. Spotorno. 1999. Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25:245-253.
- Palma, R.E., E. Rivera-Milla, T.L. Yates, P.A. Marquet y A.P. Meynard. 2002. Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25:245-253.
- Pardiñas, U.F.J. 1999. *Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región Pampeana (sector Este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental*. Tesis Doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Pardiñas, U.F.J. 2001. Condiciones áridas durante el Holoceno Temprano en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): vertebrados y tafonomía. *Ameghiniana*, 38(3):227-236.
- Pardiñas, U.F.J. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 41(3):437-450.
- Pardiñas, U.F.J., P.A. Teta, S. Cirignoli y D.H. Podestá. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de Norpatagonia Extra Andina, Argentina: Taxonomía Alfa y Biogeografía. *Mastozoología Neotropical*, 10(1):69-113.
- Pardiñas, U.F.J., G. Moreira, C. García Esponda y L.J.M. De Santis. 2000. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72:541-556.
- Parodi, L.R., L. Hauman, A. Burkart y A.L. Cabrera. 1950. Fitogeografía de la Argentina. Pp. 6-346. En: *Geografía de la República Argentina*. Tomo VIII. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GÆA, Argentina.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O.E. Sala y R.A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8(2):85-101.
- Patterson, B.D. y M.H. Gallardo. 1987. *Rhyncholestes raphanurus*. Mammalian Species, 286:1-5.
- Patterson, B.D., P.L. Meserve y B.K. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rain forests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 70(1):67-78.

- Patterson, B.D., P.L. Meserve y B.K. Lang. 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rain-forests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 71(4):620-633.
- Patterson, B.D., G. Ceballos, W. Sechrest, M.F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B.E. Young. 2003. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere Version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia.
- 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*, 3:3-29.
- Pearson, O.P. y A.K. Pearson. 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. Pp. 129-142. En: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds). *Mammalian Biology in South America*. The Pymatuning Symposia in Ecology, Special Publication Series, 6. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Pearson, A.K. y O.P. Pearson. 1993. La fauna de mamíferos pequeños cerca de Cueva Trafal I, Argentina: pasado y presente. *Præhistoria*, 1:73-89.
- Pearson, O.P. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, Southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2(2):99-148.
- Pearson, O.P. y A.K. Pearson. 1982. Ecology and Biogeography of the Southern Rainforests of Argentina. Pp. 129-142. En: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series No. 6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Perrotta, E.J. y B. de I. Pereda. 1987. Nuevos datos sobre el alero IV del Tromen (Dto. Picunches, Prov. de Neuquén). Comunicaciones de las Primeras Jornadas de Arqueología de la Patagonia. Pp. 249-258. Editado por Dirección de Cultura de la Provincia del Chubut, Rawson, Chubut, Argentina.
- Petter, F. 1968. Une sarigue nouvelle du nord-est du Brésil, *Marmosa karimii* sp. Nov. (Marsupiaux, Didelphides), *Mammalia*, 32:313-16.
- Philippi, F. 1893a. Un nuevo marsupial chileno. *Anales de la Universidad de Chile*, 85:31-34.
- Philippi, F. 1893b. Ein neues Beutelthier Chiles. Verhandlungen Deutsches Wissenschaft. Verein, Santiago de Chile, 5:318-319.
- Philippi, R.A. 1894. Ein neues Beutelthier Chile's. *Archiv für Naturgeschichte*, 1(1):33-35.
- Phillips, M.J., P.A. McLenachan, C. Down, G.C. Gibb y D. Penny. 2006. Combined Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences Resolve the Interrelations of the Major Australasian Marsupial Radiations. *Systematic Biology*, 55(1):122-137.
- Phillips, S.J., M. Dudík y R.E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Pp. 655-662. En: *Proceedings 21st International Conference on Machine Learning*. ACM Press, New York.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259
- 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., S.D. Miller, y M.L. Schamberger. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43(3):339-376.

- Prado, J.L., F.J. Goin y E.P. Tonni. 1985. *Lestodelphys halli* (Mammalia, Didelphidae) in Holocene sediments of Southeastern Buenos Aires Province (Argentina): morphological and palaeoenvironmental considerations. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 3:93-107.
- Pridmore, P.A. 1994. Locomotion in *Dromiciops australis* (Marsupialia: Microbiotheriidae). *Australian Journal of Zoology*, 42:679-699.
- Poulin, E. 2006. Biodiversidad en Juan Fernández. Documento 21. OCEANA.
- Redford, K.H., y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics: the Southern Cone*. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. University of Chicago Press, Chicago.
- Reig, O.A. 1955. Noticia preliminar sobre la presencia de microbiotherinos en la fauna Sudamericana. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 2(8):121-129.
- Reig, O.A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la formación Chapadmalal. I Lista Faunística preliminar. *Acta Geológica Lilloana*, 2:214-253.
- Reig, O.A. 1959. El segundo ejemplar conocido de *Lestodelphys halli* (Thomas) (Marsupialia, Didelphidae). *Neotrópica*, 5:57-58.
- Reig, O.A. 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, O.A., J.A.W. Kirsch, y L.G. Marshall. 1985. New conclusions on the relationships of the opossum-like marsupials, with an annotated classification of the Didelphimorphia. *Ameghiniana* 21:335-343.
- Reig, O.A., J.A.W. Kirsch, y L.G. Marshall. 1987. Systematic relationships of the living and Neocene American "Opossum-like" marsupials, with comments on the classification of this and of the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. Pp. 1-90. *En: M. Archer (ed.) Possums and Opossums: Studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Reig, O.A., A.L. Gardner, N.O. Bianchi y J.L. Patton. 1977. The chromosomes of the Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 9:191-216.
- Retief, J.D., C. Krajewski, M. Westerman, R.J. Winkfein y G.H. Dixon. 1995. Molecular Phylogeny and Evolution of Marsupial Protamine P1 Genes. *Proceedings: Biological Sciences*, 259(1354):7-14.
- Reznik, D. y J. Travis. 1996. The empirical study of adaptation in natural populations. Pp. 243-289. *En: M.R. Rose y G.V. Lauder (eds.) Adaptation*. Academic Press, San Diego, California.
- Rice, W.R. 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, 43(1):223-225.
- Ride, W.D.L. 1962. On the evolution of Australian marsupials. Pp. 281-306. *En: G.W. Leeper (ed) The Evolution of the Living Organisms*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Ride, W.D.L. 1964. A review of Australian Fossil marsupials. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 47(4):97-131.
- Ringuelet, A.B. de. 1953. Revisión de los didélfidos fósiles de la Argentina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Paleontología*, 3(2):265-308.
- Ringuelet, R. 1955. Panorama zoogeográfico de la provincia de Buenos Aires. *Notas del Museo de La Plata*, 18(156):1-45.
- Rodríguez, R., O. Mattehi y M. Quezada. 1983. *Flora arbórea de Chile*. Editorial Universitaria de

Concepción, Concepción.

- Roig, V.G. 1965. Elenco sistemático de los mamíferos y aves de la Provincia de Mendoza y notas sobre su distribución geográfica. *Boletín de Estudios Geográficos*, 12:175-222.
- Rosenmann, M. y R. Ampuero. 1981. Hibernación en *Dromiciops australis*. *Archivos de Biología y Medicina experimentales*, 14:294.
- Saavedra, B. y J.A. Simonetti. 2001. New records of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia: Muridae) in central Chile: their implications for biogeography and conservation. *Mammalia*, 65(1):96-100.
- Sanchez-Villagra, M.R. 2001. Ontogenetic and phylogenetic transformations of the vomeronasal complex and nasal floor elements in marsupial mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131:459-479.
- Sanchez-Villagra, M.R. y K.K. Smith. 1997. Diversity and evolution of the marsupial mandibular angle. *Journal of Mammalian Evolution*, 4:119-144.
- Sanchez-Villagra, M.R. y J.R. 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.
- San Martín, J. y C. Donoso. 1995. Estructura florística e impacto antrópico en el bosque maulino de Chile. Pp. 163-168. En: J.J. Armesto, C. Villagrán y M.K. Arroyo (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.
- Sanmartín, I. y F. Ronquist. 2004. Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant versus Animal Patterns. *Systematic Biology*, 53(2):216-243.
- Santos Gollan, J. 1946. La comadreja enana *Dromiciops australis australis* (F. Philippi). *Holmbergia*, 9:1-8.
- Schmidt-Nielsen, K. 1964. *Animal physiology*. 2^{da} Ed. Prentice Hall Inc., Londres.
- Schneider, O. 1946. Catálogo de los mamíferos de la provincia de Concepción. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 21:67-83.
- Segall, W. 1969a. The middle ear region of *Dromiciops*. *Acta Anatómica*, 72:489-501.
- Segall, W. 1969b. The auditory ossicles (malleus, incus) and their relationship to the tympani in marsupials. *Acta Anatomica*, 73(2):176-191.
- Segall, W. 1970. Morphological parallelisms of the bulla and auditory ossicles in some insectivores and marsupials. *Fieldiana Zoology*, 51(15):169-205.
- Sharman, G.B. 1982. Karyotypic similarities between *Dromiciops australis* (Microbiotheriidae, Marsupialia) and some Australian marsupials, pp. 711-721. En: M. Archer (ed.) *Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Silveira, M.J. 1979. Análisis e interpretación de los restos faunísticos de la Cueva Grande del Arroyo Feo. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, vol. XIII.
- Simpson, G.G. 1930. Post-Mesozoic Marsupialia. Pp. 1-87. En: *Fossilium catalogus*. 1: Animalia. Berlin, W. Junk, pt. 47.
- Simpson, G.G. 1934. *Attending Marvels. A Patagonian Journal*. Time Life Books, Chicago. Pp. 289.
- Simpson, G.G. 1935. Note on the classification of recent and fossil opossums. *Journal of Mammalogy*, 16(2): 134-137.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the*

- American Museum of Natural History*, 85:1-350.
- Simpson, G.G. 1972. Didelphidae from the Chapadmalal Formation in the Museo Municipal de Ciencias Naturales of Mar del Plata. *Publicación Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*, 2:1-40.
- Simpson, G.G., A. Roe y R. C. Lewontin. 1960. *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace and World, Inc. New York.
- Smith, H.B. 2000. "Shultz's Rule" and the evolution of tooth emergence and replacement patterns in primates and ungulates. Pp. 212-227. *En*: M. F. Teaford, M. M. Smith and M. W. J. Ferguson (eds.) *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soberón, J. y A.T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 359, 689–698.
- Solari T., S.A. 2002. *Sistemática de Thylamys (Mammalia: Didelphimorphia: Marmosidae)*. Un estudio de las poblaciones asignadas a *Thylamys elegans* en Perú. Tesis para el grado de Magíster en Zoología, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.
- Solari T., S.A. 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*: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) *Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Spotorno, A.E., J.C. Marín, M. Yévenes, L.I. Walker, R. Fernández-Donoso, J. Pincheira, M.S. Berríos y R.E. Palma. 1997. Chromosome divergence among American marsupials and the Australian affinity of the American *Dromiciops*. *Journal of Mammalian Evolution*, 4(4):259-269.
- Springer, M.S., M. Westerman, J.R. Kavanagh, A. Burk, M.O. Woodburne, D.J. Kao y C. Krajewski. 1998. The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito de monte and marsupial mole. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 265(1413): 2381-2386.
- Streilein, K.E. 1982. Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. Pp. 231-50. *En*: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. Special Publications Series, Vol. 6. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, E.E.U.U.
- Szalay, F.S. 1982a. Phylogenetic relationships of the Marsupials. Pp. 177-190. *En*: E. Buffetant, P. Janvier, J. C. Rage y P. Tassy (eds.) *Philogenie et paléogeographie: livre jubilaire de Robert Hoffstetter*. Géobios Mémoire Spécial 6, Lyons.
- Szalay, F.S. 1982b. A new appraisal of marsupial phylogeny and clasification. Pp 621-640. *En*: M. Archer (ed.) *Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Szalay, F.S. 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, New York.
- Szalay, F.S. y B.A. Trofimov, 1996. The Mongolian Late Cretaceous *Asiatherium*, and the early phylogeny and paleobiogeography of Metatheria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:474-509.
- Szalay, F.S. y E.J. Sargis. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaborai (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas*, 23:139-302.
- Tamayo, M. y D. Frassinetti. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 37:323-399.

- Tate, G.H.H. 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.
- Tate, G.H.H. 1934. New generic names for two South American marsupials. *Journal of Mammalogy*, 15(2): 154.
- Tejedor, M.F., F.J. Goin, J.N. Gelfo, G. López, M. Bond, A.A. Carlini, G.J. Scillato-Yané, M.O. Woodburne, L. Chornogubsky, E. Aragón, M. Reguero, N. Czaplewski, S. Vincon, G. Martín y M. Ciancio. New Early Eocene mammalian fauna from western Patagonia, Argentina. MS.
- Temple-Smith, P. 1987. Sperm structure and marsupial phylogeny. Pp. 171-193. *En*: M. Archer (ed.) *Possums and Opossums: Studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Terborgh, J. y B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119-133. *En*: M. E. Soulé y B. A. Wilcox (eds.) *Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Teta, P., A. Andrade y U.F.J. Pardiñas. 2005. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina). *Archaeofauna*, 14: 183-197.
- Thomas, O. 1888. *Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the collection of the British Museum of Natural History*. Trustees of the British Museum, London.
- Thomas, O. 1894. On *Micoureus griseus*, Desm., with the description of a new genus and species of Didelphyidae. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(14):184-188.
- Thomas, O. 1895a. Descriptions of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar marsupial genus "*Hyracodon*", Tomes. *Annals and Magazine of Natural History*, 16(6): 367-370.
- Thomas, O. 1895b. On *Caenolestes*, a still existing survivor of the *Epanorthidae* of Ameghino, and the representative of a new family of recent marsupials. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1895:870-878.
- Thomas, O. 1898. On the small mammals collected by Dr. Borelli in Bolivia and northern Argentina. *Bollettino dei Musei di Zoologie ed Anatomia Comparata*, 13:1-4.
- Thomas, O. 1900. Description of new rodents from western South America. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(7):294-302.
- Thomas, O. 1902a. On mammals collected by Mr. Perry O. Simons in the southern part of the Bolivian plateau. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(9):222-230.
- Thomas, O. 1902b. On *Marmosa marmota* and *elegans*, with descriptions of new subspecies of the latter. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(10):158-162.
- Thomas, O. 1912. Three Small Mammals from South America. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(9): 409.
- Thomas, O. 1913. On small mammals collected in Jujuy by Señor E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(11):136-143.
- Thomas, O. 1918. On small mammals from Salta and Jujuy collected by Mr. E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(1):183-193.

- Thomas, O. 1919a. On some small mammals from Catamarca. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(3):115-118.
- Thomas, O. 1919b. List of mammals from the highlands of Jujuy, north Argentina, collected by Sr. E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(3):128-135.
- Thomas, O. 1919c. On small mammals collected by Sr. E. Budin in north-western Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(3):199-212.
- Thomas, O. 1920. A further collection of mammals from Jujuy. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(5):188-196.
- Thomas, O. 1921a. On small mammals from the Famatina Chain, north-western Rioja. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(6):417-422.
- Thomas, O. 1921b. Three new species of *Marmosa*, with a note on *Didelphis waterhousei* Tomes. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(7):519-523.
- Thomas, O. 1921c. New *Rhipidomys*, *Akodon*, *Ctenomys* and *Marmosa* from the Sierra Santa Bárbara, S.E. Jujuy. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(7):183-187.
- Thomas, O. 1921d. A new genus of opossum from southern Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(9):136-139.
- Thomas, O. 1921e. On a further collection of mammals from Jujuy obtained by Sr. E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(8):608-617.
- Thomas, O. 1925. The Spedan Lewis South American exploration. I. On mammals from southern Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(15):575-582.
- Thomas, O. 1926a. The Spedan Lewis South American Exploration II. On Mammals collected in Tarija Department, Southern Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(17):327.
- Thomas, O. 1926b. The Spedan-Lewis South American exploration III. On mammals collected by Sr. Budin in the province of Tucumán. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(17):602-609.
- Thomas, O. 1926c. The Spedan-Lewis South American exploration IV. List of mammals obtained by Sr. Budin on the boundary between Jujuy and Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(18):193-195.
- Thomas, O. 1926d. The Spedan-Lewis South American exploration V. Mammals obtained by Sr. E. Budin in Neuquén. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(19):361-375.
- Thomas, O. 1927a. On a further collection of mammals made by Sr. E. Budin in Neuquén, Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(19):650-658.
- Thomas, O. 1927b. On further Patagonian mammals from Neuquén and the Río Colorado collected by Sr. E. Budin. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(20):199-204.
- Thomas, O. 1929. The mammals of Señor Budin's Patagonian expedition, 1927-1928. *Annals and Magazine of Natural History*, 10(4):35-45.
- Thomas, O. y J. St. Leger. 1926. The Spedan Lewis South American exploration. 5. Mammals obtained by Señor E. Budin in Neuquén. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(18):635-641.
- Tiranti, S.I. 1988. Análisis de regurgitados de *Tyto alba* de la provincia de La Pampa. *Boletín Científico, Boletín Científico Asociación Protección Naturaleza*, 11:8-12.
- Tiranti, S.I. 1992. Barn Owl prey in Southern La Pampa, Argentina. *Journal of Raptor Research*, 26:89-92.
- Tomes, R.F. 1863. Notice of a new American form of marsupial. *Proceedings of the Zoological Society of*

- London, 1863:50-51.
- Tonni, E.P. y F. Fidalgo. 1982. Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, Provincia de Buenos Aires, República Argentina). Aspectos Paleoclimáticos. *Ameghiniana*, 19(1-2):79-108.
- Tonni, E.P., A.L. Cione y A.J. Figini. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 147:257-281.
- Trejo, A. y N. Gutmann. 2003. Owl selection on size and sex classes of rodents: activity and microhabitat use of prey. *Journal of Mammalogy*, 84(2):652-658.
- Trejo, A. y V. Ojeda. 2004. Diet of Barn owls (*Tyto alba*) in forested habitats of northwestern Argentine Patagonia. *Ornitología Neotropical* (Suppl.):1-5.
- Tribe, C.J. 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. *Journal of Mammalogy*, 71(4):566-569.
- Trouessart, E. 1898. *Catalogue mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa)*. Parte 4. Berlin, R. Friedlinder und Sohn.
- Trouessart, E. 1904. *Catalogue mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa)*. Parte suplementaria 1-2. Berlin, R. Friedlinder und Sohn.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana Geology*, 18:149-356.
- Tyndale-Biscoe, C. H. 2005. *Life of marsupials*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Udrizar S., D.E. y U.F.J. Pardiñas. 2006. Micromamíferos terrestres de Puerto Lobos, Chubut, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 13(2):259-262.
- Veblen, T.T., R.S. Hill y J. Read (eds.). 1998. *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Vidigal, V.C.S. y J.L. Patton. 1996. Determination of dental age classes in Amazonian woolly mouse opossums, with notes on intergeneric-variation. *Berkeley McNair Journal*, 4:82-93.
- Vieira, E.M. y D. Astúa de Moraes. 2003. Carnivory and insectivory in neotropical marsupials. Pp. 271-284. *En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (eds.) Predators with pouches The biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Villagrán, C. 1994. Quaternary history of the Mediterranean vegetation of Chile. Pp. 3-20. *En: M.T.K. Arroyo, P. Zedler y M. Fox (eds.) Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer-Verlag, New York, E.E.U.U.
- Vizcaíno, S.F., M.A. Reguero, F.J. Goin, C.P. Tambussi y J.I. Noriega. 1999a. Community structure of Eocene terrestrial vertebrates from Antarctic peninsula. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5, Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 177-183.
- Vizcaíno, S.F., R. Pascual, M.A. Reguero y F.J. Goin. 1999b. Antarctica as a background for mammalian evolution. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5, Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 199-209.
- Voss, R.S., y S.A. 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, R.S., D.P. Lunde, y N.B. 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, R.S., T. Tarifa, and 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, R.S., A.L. Gardner y S.A. 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, R.S., D.P. Lunde y S.A. 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, R.S., P. Myers, F. Catzfelis, A.P. Carmignotto y J. Barreiro. The Six Opossums of Félix de Azara: Identification, Taxonomic History, Neotype Designations, and Nomenclatural Recommendations. *American Museum Novitates*. En prensa.
- Wagner, J. A. 1842. Diagnosen neuer Arten brasilischer Säugethiere. *Archiv Naturgeschichte*, 8(1):356-362.
- Waterhouse, G.R. 1846. *Natural History of the Mammalia. Vol. 1. Marsupialia or pouched animals*. H. Baillière, London.
- WDPA-Consortium. 2006. World Database on Protected Areas. Set 3: INTpntpol.zip - International sites of known boundary (polygons) and those of unknown boundary (points). UNEP-WCMC-WCPA. <http://sea.unep-wcmc.org/wdbpa/index.htm>
- Weber, M. 1904. *Die Säugethiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*. Gustav Fisher: Jena.
- Wegener, A. 1924 (2004). Excerpt from The origin of continents and oceans. Pp. 277-294. En: M.V. Lomolino, D.F. Sax y J.H. Brown (eds.) *Foundations of Biogeography: Classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Westerman, M. y D. Edwards. 1991. The Relationship of *Dromiciops australis* to other Marsupials - Data From Dna-Dna Hybridization Studies. *Australian Journal of Zoology*, 39(1):123-130.
- Wible, J.R. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of the Carnegie Museum*, 72(3):137-202.
- Wilson, D.E. 1996. *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wolffsohn, J.A. y C.E. Porter. 1908. Catálogo metodológico de los mamíferos Chilenos existentes en el Museo de Valparaíso en Diciembre de 1905. *Revista Chilena de Historia Natural*, 12(1):66-85.
- Woodburne, M. O. y J. A. Case. 1996. Dispersal, vicariance and the Late Cretaceous to early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution*, 3:121-161.
- Woodburne, M.O. y W.J. Zinsmeister. 1982. Fossil land mammal from Antarctica. *Science*, 218:284-286.
- Woodburne, M.O. y W.J. Zinsmeister. 1984. The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 58:913-948.
- Wooley, P.A. 1987. The seminiferous tubules, rete testis, and efferent ducts in didelphid, caenolestid and microbiotheriid marsupials. Pp. 217-227. En: M. Archer (ed.) *Possums and Opossums: Studies in*

- evolution*. Surrey Beatty & Sons and the The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
- Worldclim Version 1.1. Hijmans, R.J., S. Cameron, J. Para, P. Jones, A. Jarvis y K. Richardson. Berkeley, California, Museum of Vertebrate Zoology.
<http://bnhm.berkeley.museum/gisdata/worldclim/worldclim.htm>
- Wroe, S., M. Ebach, S. Ahyong, C. de Muizon y J. Muirhead. 2000. Cladistic analysis of dasyuromorphian (Marsupialia) phylogeny using cranial and dental features. *Journal of Mammalogy*, 81(4): 1008-1024.
- Yensen, E. y T. Tarifa. 1993. Reconocimiento de los mamíferos del Parque Nacional Sajima. *Ecología en Bolivia*, 21:45-66.
- Yepes, J. 1936. Los mamíferos de Mendoza y sus relaciones con la faunas limitrofes. *Novena reunión de la Sociedad Argentina de Patología Regional*, 31:689-725.
- Zubimendi, M.A. y S. Bogan. 2006. *Lestodelphys halli* en la provincia de Santa Cruz (Argentina). Primer hallazgo en un sitio arqueológico en la costa patagónica. *Magallania*, 34(2):107-114

APENDICE 1. Lista de ejemplares analizados durante la realización de este trabajo. Se detalla especie, país, provincia, localidad, coordenadas geográficas (cuando disponibles) y número/s de colección.

Caenolestes caniventer.--- ECUADOR: El Chiral, Prov. Del Oro (AMNH 47173).

Caenolestes fuliginosus.--- ECUADOR: Chupitán, Pichincha, coordenadas geográficas no registradas (BMNH 54.283); Gualea, Pichincha, ladera noreste, 00°07' S, 78°50' O (BMNH 34.9.10.275); M[on]t (monte) Pichincha, coordenadas geográficas no registradas (BMNH 54.300-BMNH 54.301, BMNH 54.295-BMNH 54.297, BMNH 54.299); N[ea]r (cerca de) Mindo, 00°02' S, 78°48' O (BMNH 54.282); Pichincha M[oun]t (monte), ladera noreste, coordenadas geográficas no registradas (BMNH 78.2848, BMNH 66.2826, BMNH 24.4.18.11-BMNH 24.4.18.17, BMNH 34.9.10.267-BMNH 34.9.10.274, BMNH 34.9.10.276-BMNH 34.9.10.278); Volcán Pichincha, 00°01' S, 79°49' O (BMNH 54.288-BMNH 54.289, BMNH 54.291-BMNH 54.293); Pichincha, “above (sobre) Quito”, coordenadas geográficas no registradas (BMNH 71.924); Pichincha, n[ea]r (cerca de) Quito, coordenadas geográficas no registradas (BMNH 54.294, BMNH 54.298); Pichincha, Pichán, 00°10' S, 78°36' O (BMNH 54.284, BMNH 54.286-BMNH 54.287).

Chironectes minimus.--- ARGENTINA. Provincia de Misiones, (localidad exacta no registrada) (CML 1542); Piñalitos (MACN 13053); Puerto Piray, Km 18 (MACN 52.69, MACN 52.72). Provincia de Tucumán, San Javier (MACN 48265). ECUADOR. (localidad exacta no registrada) (MACN 31.135).

Cryptonanus chacoensis.--- ARGENTINA. Provincia de Buenos Aires, Zárate, Arroyo Ñacurutú, 34° 09' S, 58° 59' O (MACN 49.35); Provincia de Misiones, Río Uruguai, 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).

Didelphis albiventris.--- ARGENTINA. Provincia de Buenos Aires, Del Viso, Partido de Pilar (MLP 18.III.02.5); La Plata, Jardín Zoológico (MLP 28.VI.50.1); La Plata (MLP 352); Laguna Chasicó (vivero), Partido Villarino (MLP 30.V.97.2); San Vicente (MLP 27.X.97.5). Provincia de Córdoba, La Delfina, Barreto (MLP 1609); Córdoba (MLP 1583). Provincia de Corrientes, San Cayetano, Dpto. Capital (MLP 6.IX.95.2, MLP 6.IX.95.1); Sauce Viejo, Santo Tomé (MLP 679). Provincia de Entre Ríos, Colonia Hocker, Dpto. Colón (MLP 5.V.99.6); Villa Elisa (MLP 1.IX.98.3, MLP 1.IX.98.4). Provincia de Mendoza, Dpto. San Martín (MLP 1645, MLP 1646). Provincia de Misiones, Aristóbulo del Valle, Dpto. Libertador Gral. San Martín y Cainguas (MLP 11.VII.02.3). Provincia de Santa Fé, Rufino (MLP 1691).

Didelphis aurita.--- ARGENTINA. Provincia de Misiones, Aristóbulo del Valle, Dpto.

Libertador Gral. San Martín y Cainguas (MLP 11.VII.02.1); Pta. Península, Iguazú (MLP 5.VI.00.2).

Gracilinanus agilis.--- PARAGUAY. Sapucay, 25° 40' S, 56° 55' O (BMNH 3.2.3.39, BMNH 3.4.7.22, BMNH 4.1.5.46-47).

Lestoros inca.--- PERÚ. Machu Pichu, ruinas de Cedrobamba (AMNH 42685).

Lutreolina crassicaudata.--- ARGENTINA. Provincia de Buenos Aires, Bella Vista (MACN 43.73); Chascomús, Los Libres del Sur (MACN 52.76, MACN 15365); Chapadmalal (MACN 13069); Delta (Río Paraná?) (CML 918); La Plata (MLP 620); La Plata (MLP 1753); Miramar (MLP 15.II.96.50); Pdo. Madariaga, Laguna Salada Grande (MLP 26.V.99.1); Pergamino (MACN 19.190). Provincia de Córdoba, Gral. Belgrano (MLP 1570); Leones (MACN 49.242); Córdoba (MLP 1653); Puente de Olmos, Río Cuarto (MLP 1509). Provincia de Corrientes, Manantiales (MACN 13.713); Laguna Grande (MLP 28.IV.50.1). Provincia de Entre Ríos, Pronunciamiento (MACN 31.269); Dpto. Colón, Colonia "El Carmen" (MLP 31.XII.02.15). Provincia de Santa Fé, Santo Tomé (MLP 711). Provincia de Tucumán, Dique San Ignacio (CML 2895). Ejemplares sin localidad de registro (MACN 13265; CML 85; MACN 32.197).

Metachirus nudicaudatus.--- ARGENTINA. Provincia de Misiones, Puerto Península (RMB 1586); Río Uruguay (curso medio) (MACN 49456, MACN 49455). Emjemplar sin localidad de de registro (MACN 50.31).

Philander andersoni.--- ECUADOR. Napo, San José (AMNH 68286).

Philander opossum.--- ARGENTINA. Provincia de Chaco, Río de Oro (MACN 14342). Provincia de Misiones, Arroyo Uruguay-í, Km 10 (MACN 51.127, MACN 51.133); Arroyo Uruguay-í, curso medio (MACN 49.465, MACN 49307); Facrán (MACN 52.19); Río Uruguay-í, a 30 Km al N de Puerto Bemberg (MACN 51.18). BOLIVIA. 7 Km al N de Santa Rosa (CML 582). PARAGUAY. (MLP 1239). Ejemplar sin localidad de registro (MACN 50.28).

Thylamys elegans.--- CHILE: Valparaíso, 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 0.9.1.6-0.9.1.8, BMNH 97.5.1.12, BMNH 98.11.2.12, BMNH 98.11.2.14-98.11.2.15, BMNH 98.8.2.12-98.8.2.14); Laguna Valparaíso (BMNH 98.12.2.5, BMNH 99.8.5.7-99.8.5.8), Santiago, Maipú, Quebrada de la Plata, 33° 37' 00" S, 70° 34' 00" O (MCHN 652, MCHN 656, MCHN 657, MCHN 660, MCHN 669-671, MCHN 674-675, MCHN 742, MCHN 744); Puente Alto, orillas del río Maipo, 33° 37' 00" S, 70° 34' 60" O (BMNH 3.12.2.9-3.12.2.11, BMNH 4.1.7.22-4.1.7.24); sin una localidad específica (IEEUACH 2734, IEEUACH 3674, IEEUACH 5192, IEEUACH 5197-5198, IEEUACH

5200); Valparaíso, La calera (AMNH 97752-97755); 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 janetta.--- BOLIVIA: Tarija, Carlazo, 21° 28' S 64° 32' O (BMNH 26.1.1.166 – BMNH 26.1.1.170); Pino, 21° 36' S 64° 54' O (BMNH 26.1.1.171); Tablada, 21° 33' S 64° 47' O (BMNH 26.1.1.163 – BMNH 26.1.1.165).

Thylamys karimii.--- BRASIL. Mato Grosso, 264 Km al N de Xavantina, 12° 51' S 51° 46' O (BMNH 76632-76634, BMNH 76639, BMNH 76651).

Thylamys macrurus.--- PARAGUAY. Concepción, 7 km NE de Concepción, coordenadas geográficas no registradas (MSB 70700).

Figura 2.1: Área de estudio en un sentido amplio (la totalidad del territorio patagónico), con las principales ecoregiones (*sensu* Olson et al., 2001). El recuadro marca la zona alrededor de Esquel, noroeste del Chubut (véanse las Figs. 2.2 y 2.3).

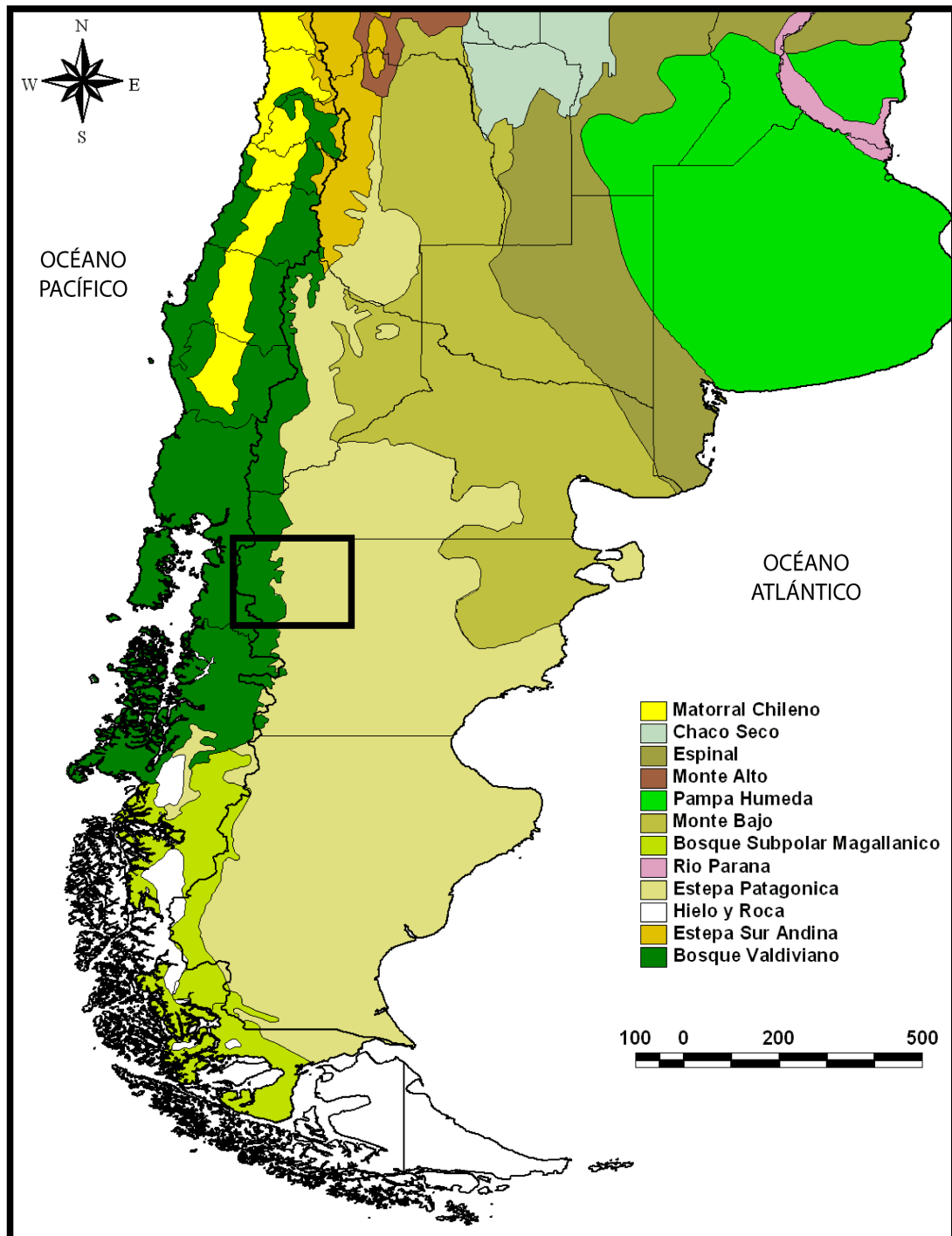


Figura 2.2: Área de estudio en los alrededores de la ciudad de Esquel, noroeste del Chubut.

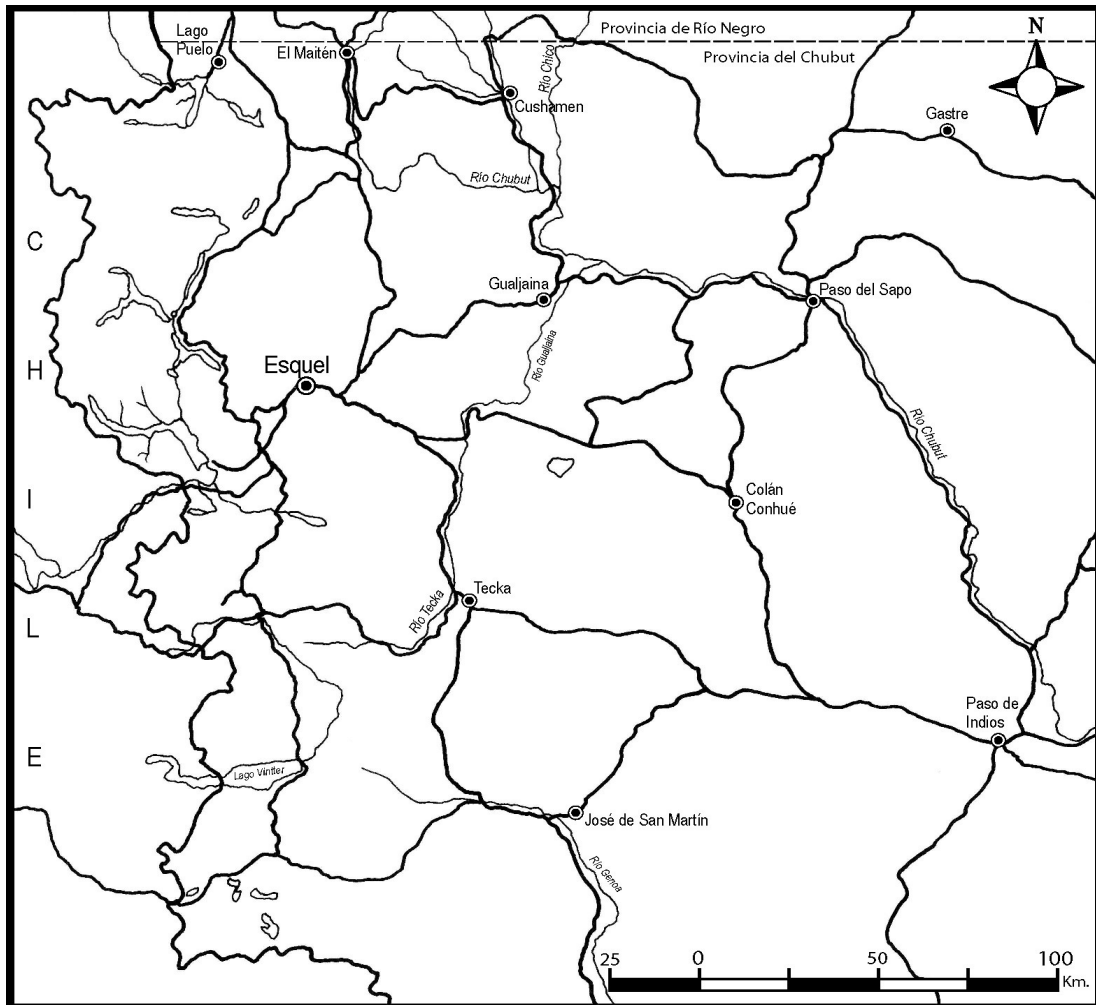


Figura 2.3: Área de estudio en los alrededores de la ciudad de Esquel, noroeste del Chubut. Se detallan las Unidades de Vegetación Extraandina (*sensu* León et. al., 1998) y los Tipos Forestales (*sensu* Lara et al., 1999).

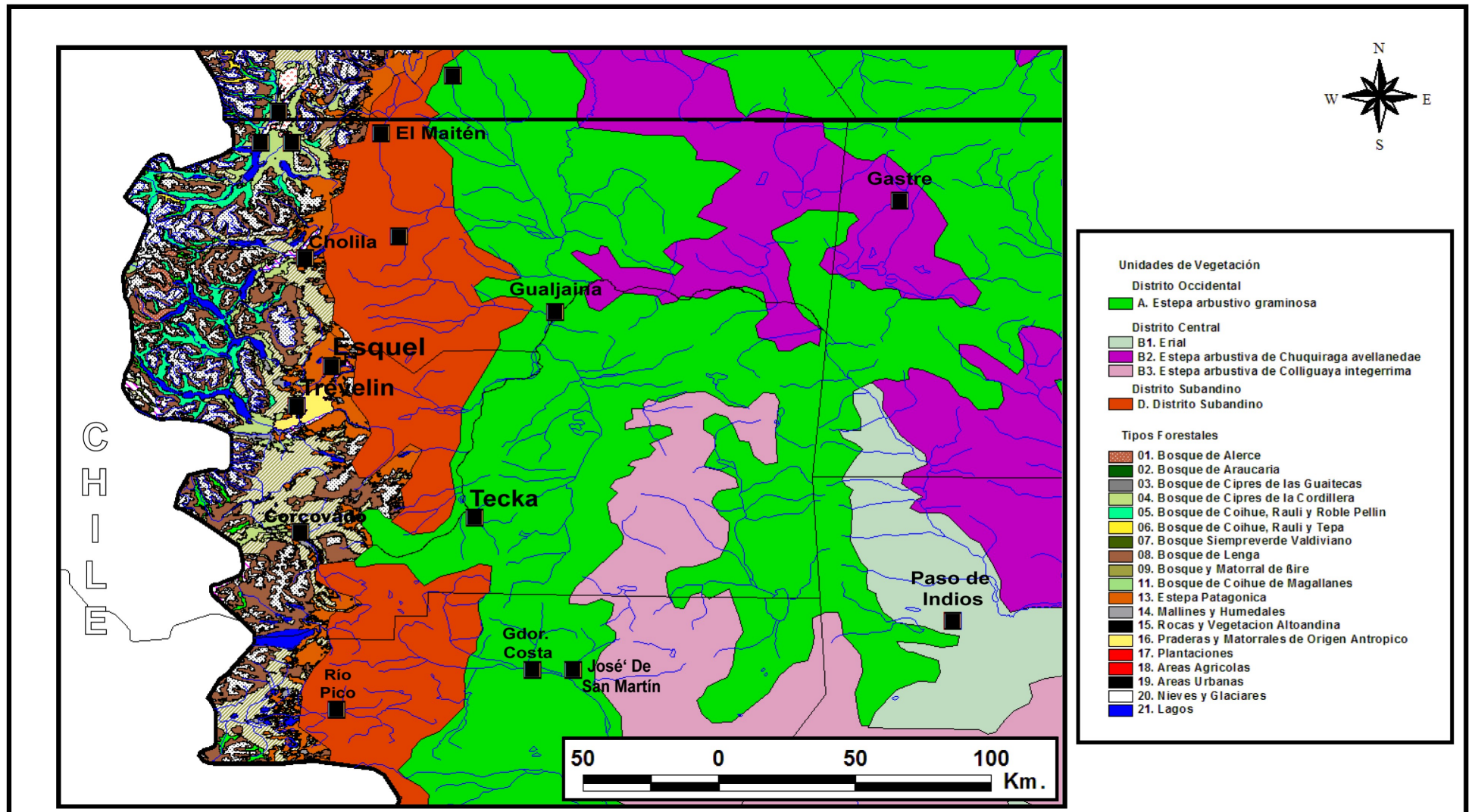


Figura 2.4: Mapa de ubicación (centro) de Cueva Watkins; vista del afloramiento donde se encuentra ubicada la cueva (flecha en A), entrada (B); egagrópilas (C); cuadrículas de excavación en el centro de la cueva (D y E).

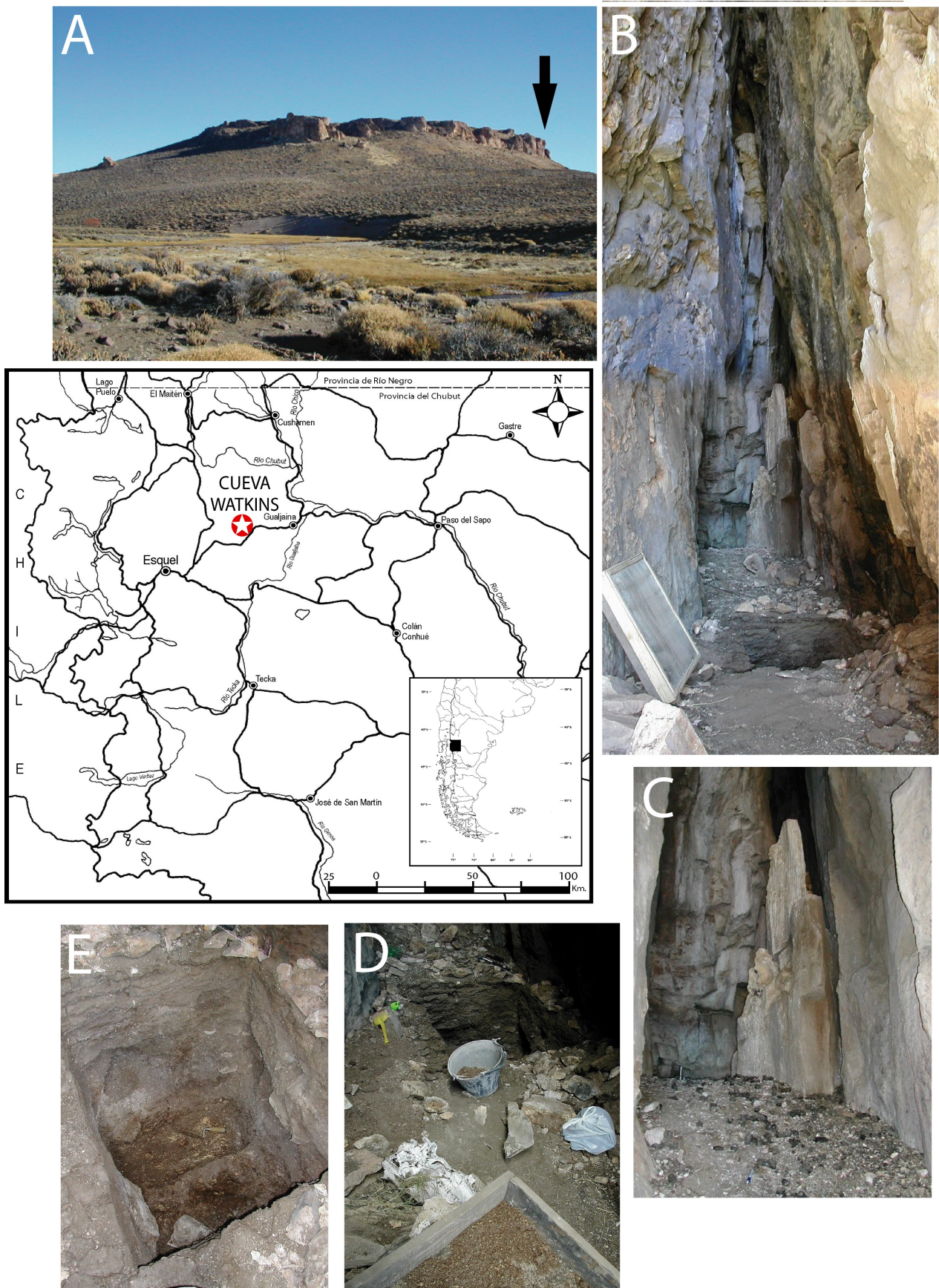


Figura 2.5: Medidas craneomandibulares y dentarias tomadas a *Lestodelphys halli*, *Thylamys pallidior* y *Dromiciops gliroides*. 1) largo total del cráneo (LCR); 2) ancho cigomático (AZ); 3) largo del paladar (LP); 4) ancho del paladar (AP); 5) constricción mínima interorbital (CIM_{IN}); 6) ancho del rostro (AR); 7) ancho de la caja craneana (AC_R); 8) largo de los nasales (LN); 9) largo condilobasal (LC_B); 10) distancia entre bulas (EB); 11) alto (AL_M) y 12) ancho (AN_M) de la rama mandibular; 13) largo de la hilera molar superior (M¹⁻⁴); 14) largo de la hilera premolar-molar superior (dP¹-M⁴); 15) largo (LM³) y 16) ancho (AM³) del tercer molar superior; 17) largo de la hilera molar inferior (M₁₋₄); 18) largo de la hilera premolar-molar inferior (dP₁-M₄); 19) largo (LM₃) y 20) ancho (AM₃) del tercer molar inferior. Además, y solo para *Lestodelphys halli*, se tomaron las siguientes medidas:) 21) ancho de bula (AB); 22) largo de las fenestras maxilopalatinas; 23) ancho del cóndilo articular (AN_{CAR}); 24) alto (ALT_{COR}) y 25) ancho (AN_{COR}) de la rama ascendente del coronoides. Modificado de Marshall (1977).

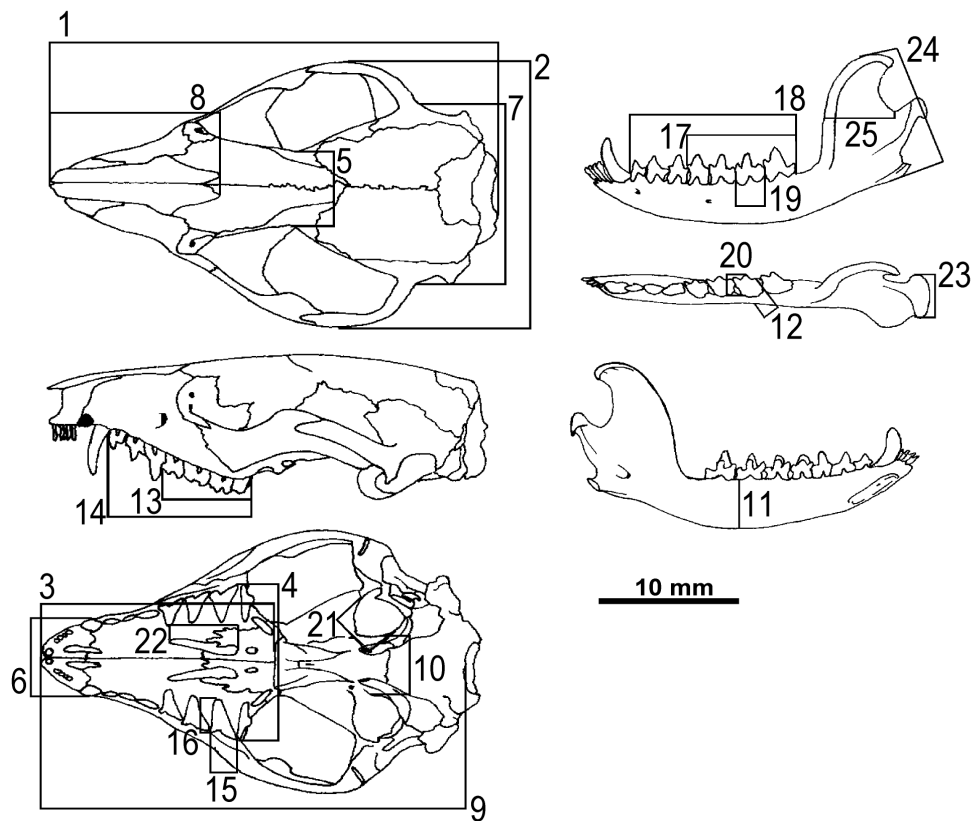


Figura 2.6: Medidas craneomandibulares y dentarias tomadas a *Rhyncholestes raphanurus*. 1) largo total del cráneo (LC_R); 2) ancho zigomático (AZ); 3) largo del paladar (LP); 4) ancho del paladar entre M³ (APM³); 5) ancho del paladar entre M¹ (APM¹); 6) constricción interorbital mínima (CIM_{IN}); 7) constricción interorbital máxima (CIM_{AX}); 8) ancho del rostro (AR); 9) ancho de la caja craneana (AC_R); 10) largo de los nasales (LN); 11) largo condilobasal (LC_B); 12) distancia entre bulas (EB); 13) alto y ancho [no dibujado] de la rama mandibular bajo M₁ (A_LM) y (A_NM), respectivamente; 14) largo de dP₁-M₃; 15) largo de dP₁-M₄; 16) largo de M₁₋₃; 17) largo de M₁₋₄; 18) largo de P₃-M₃; 19) largo de P₃-M₄; 20) largo [y ancho (AM₁), no dibujado] del primer molar inferior (LM₁); 21) largo de dP¹-M³; 22) largo de dP¹-M⁴; 23) largo de P³-M³; 24) largo de P³-M⁴; 25) largo de M¹⁻³; 26) largo de M¹⁻⁴; 27) largo y ancho [no dibujado] del primer molar superior (LM¹) y (AM¹), respectivamente. Modificado de Patterson y Gallardo (1987).

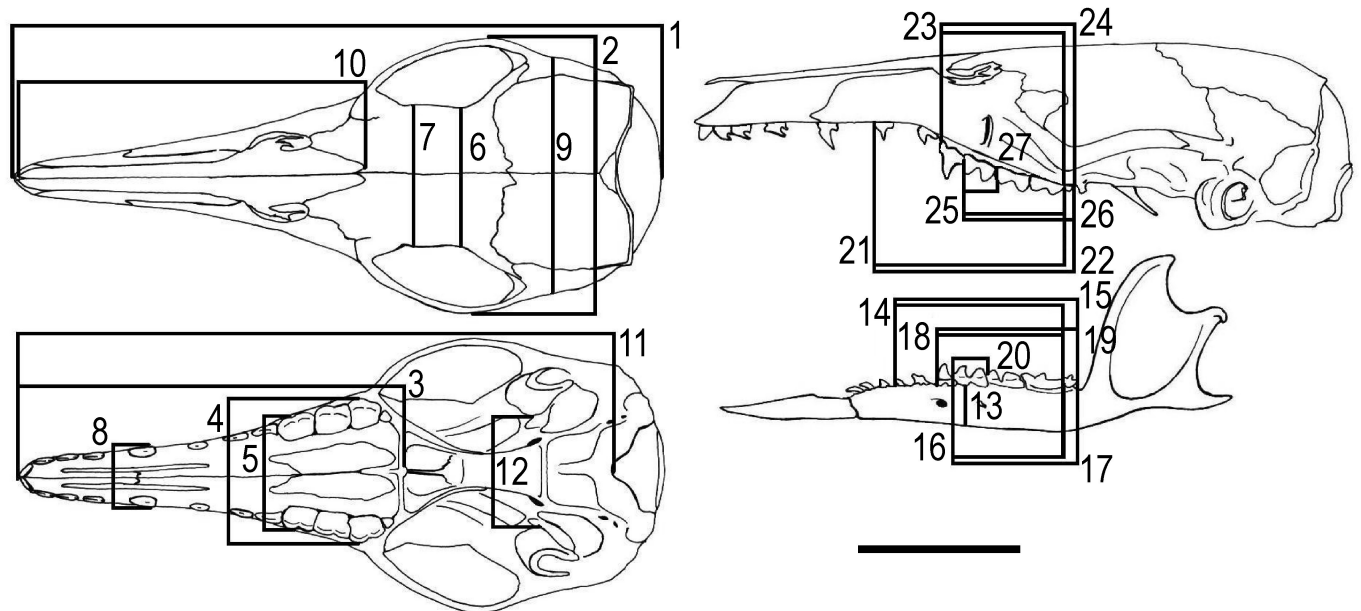


Figura 3.0: número de publicaciones que mencionan o incluyen alguna de las especies de marsupiales patagónicos; primeros registros entre 1800 y 1850, y después ordenado por décadas desde 1851 hasta 2010.

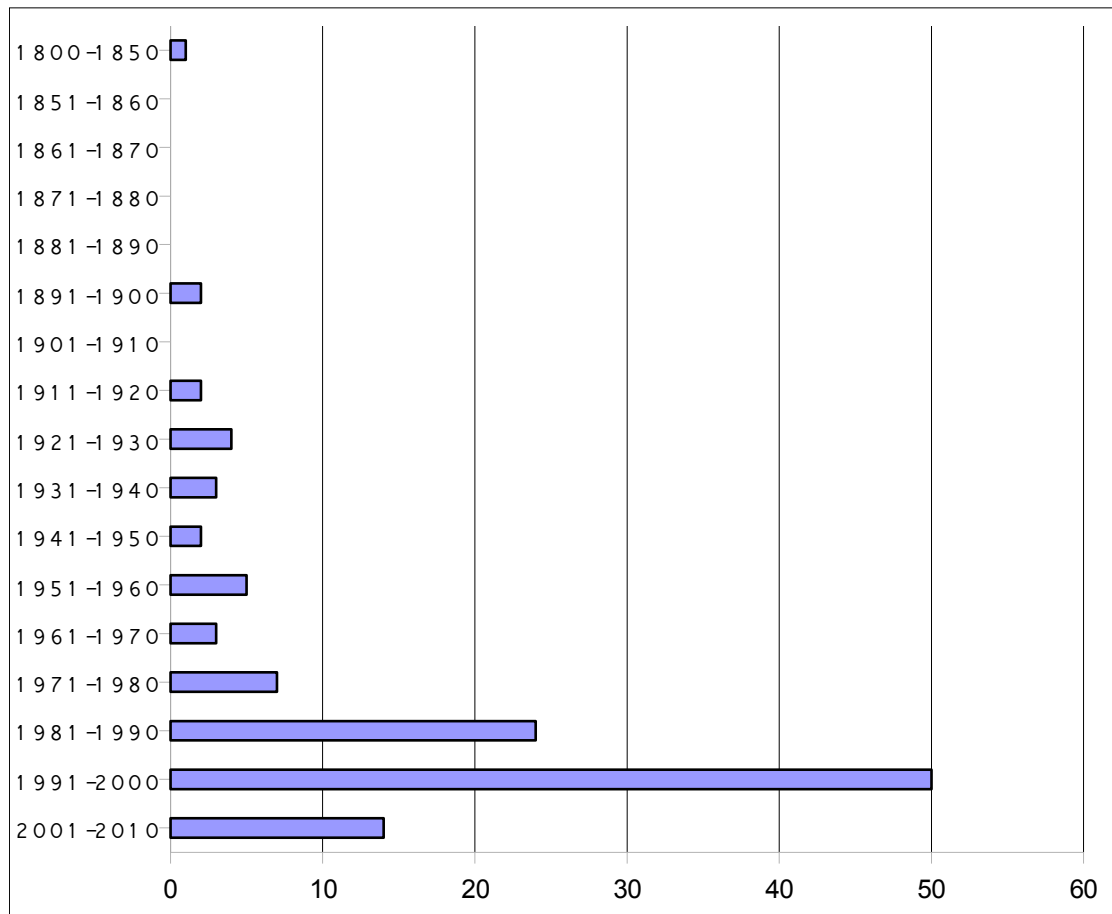


Figura 4.1a: Vista lateral de la cabeza de *D. gliroides* indicando la ubicación y disposición de las vibrisas (*sensu* Ade, 1993). Recuadro superior: misticiales: filas A, B, C, D, E; superciliares (o supraoculares): S; genales: G. Recuadro inferior: submentales: SM; interramales: IM.

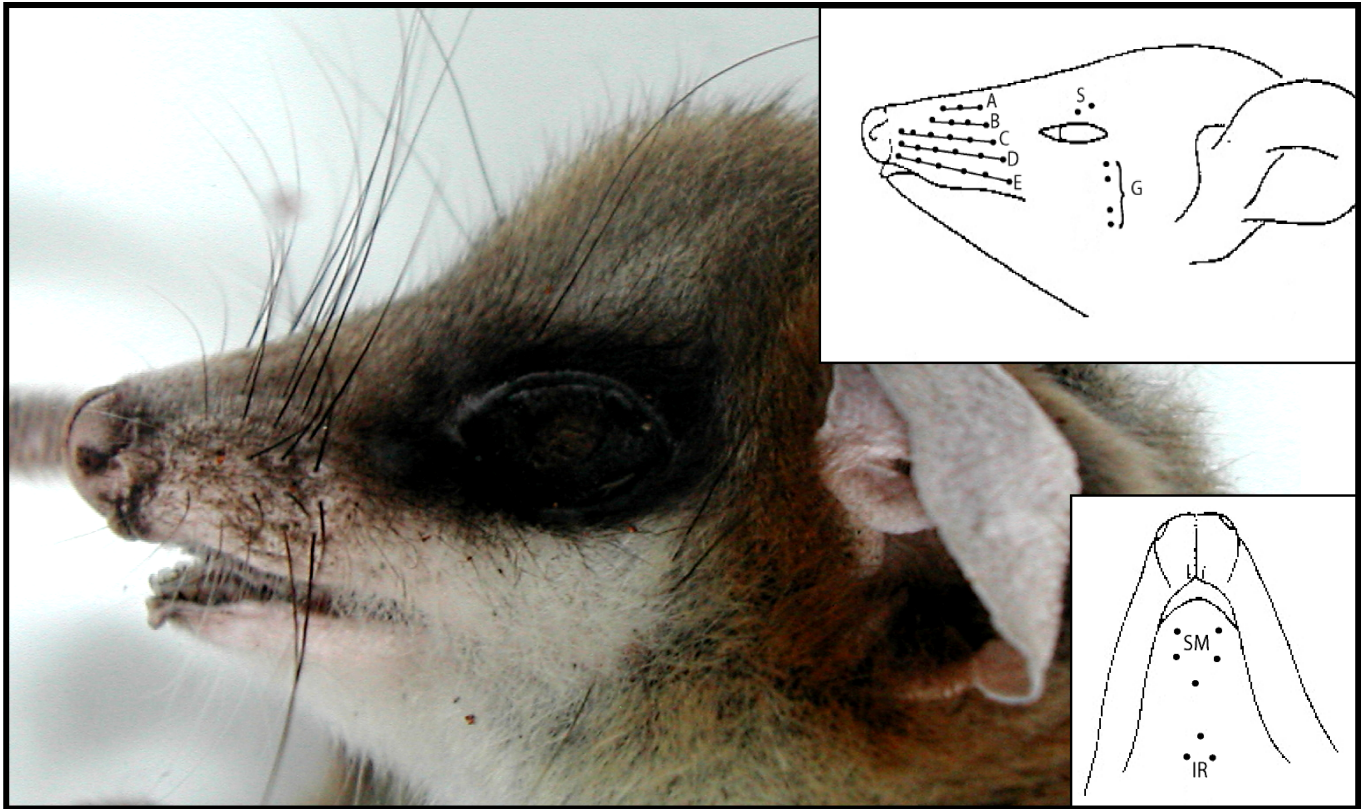


Figura 4.1b: Superficie plantar de los miembros anteriores (manos) de *D. gliroides* indicando la disposición de las almohadillas (*sensu* Brown y Yalden, 1973). Pollex (Px); almohadillas interdigitales (1 a 4); almohadillas metacarpales: hipotenar (h).

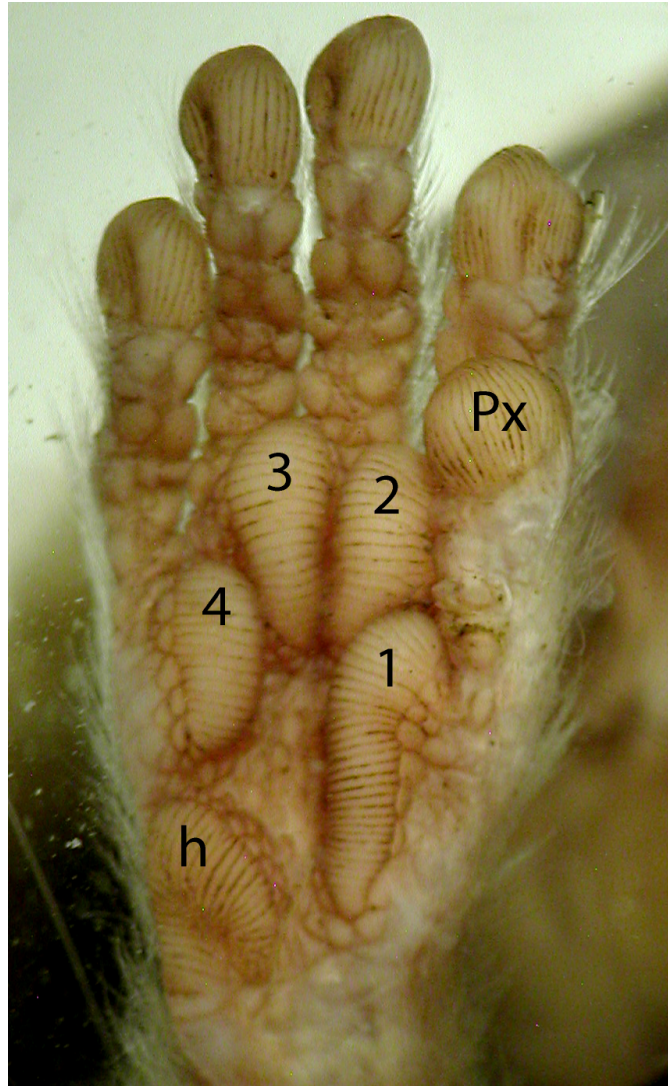


Figura 4.1c: Superficie plantar de los miembros posteriores (pies) de *D. gliroides* indicando la disposición de las almohadillas (*sensu* Brown y Yalden, 1973). Hallux (Hx); almohadillas interdigitales (1 a 4); almohadilla metatarsales: hipotenar (h); A = zona central.

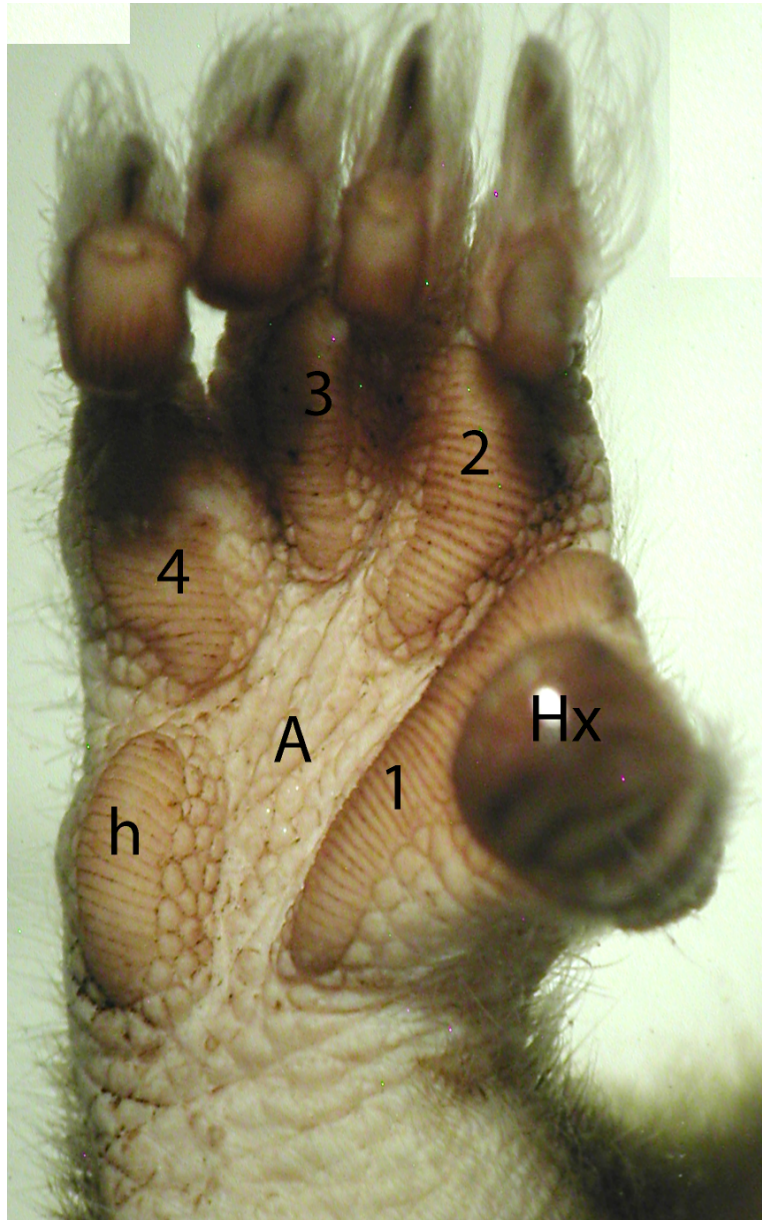


Figura 4.3a: Vista lateral de la cabeza de *L. halli* indicando la ubicación y disposición de las vibrisas (*sensu* Ade, 1993). Recuadro superior: misticiales: filas A, B, C, D, E; superciliares (o supraoculares): S; genales: G.

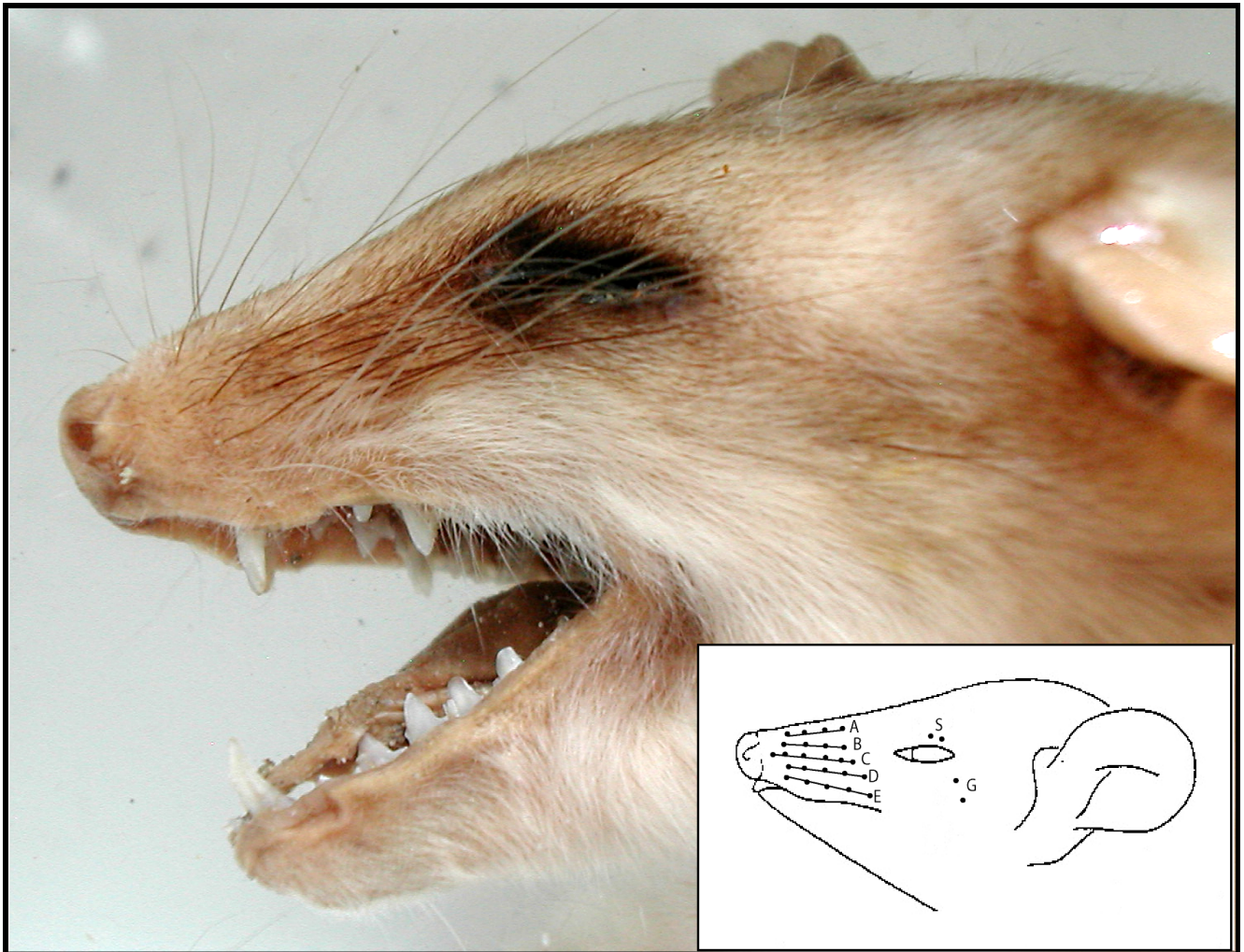


Figura 4.3b: Superficie plantar de los miembros posteriores (pies) de *L. halli* indicando la disposición de las almohadillas (*sensu* Brown y Yalden, 1973). Hallux (Hx); almohadillas interdigitales (1 a 4); almohadilla metatarsal (mt); tenar (t); hipotenar (h).

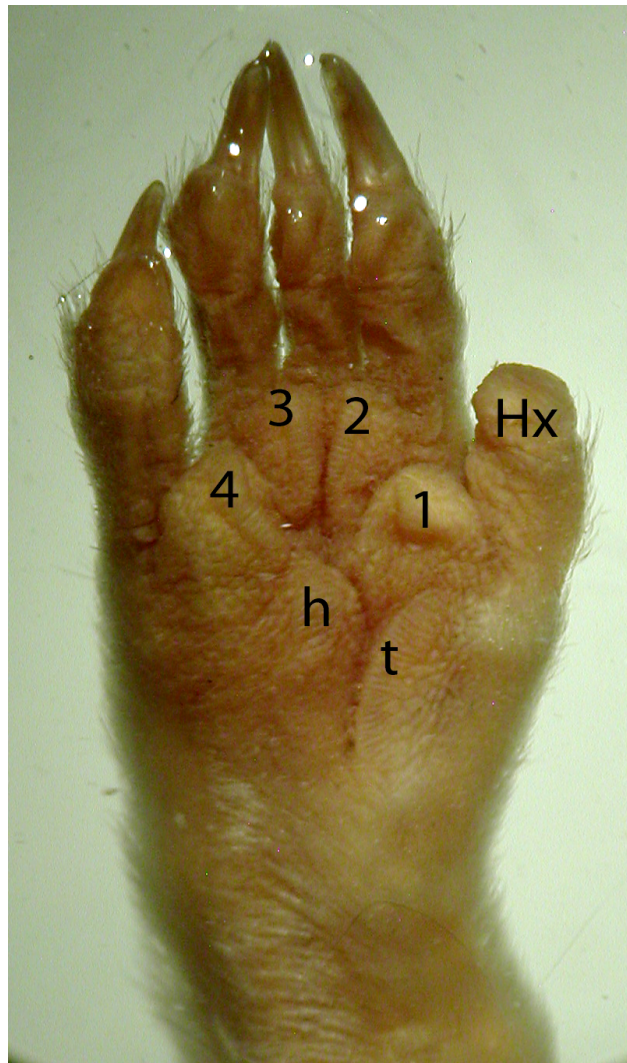


Figura 4.3c: Vista lateral (A), oclusal (B) y frontal (C) del segundo incisivo (I_2) procumbente en *L. halli*.



Figura 4.3d: premolares decíduos inferiores (A, vista oclusal; B, vista labial) y superiores (C, vista oclusal; D, vista labial) en *L. halli*.

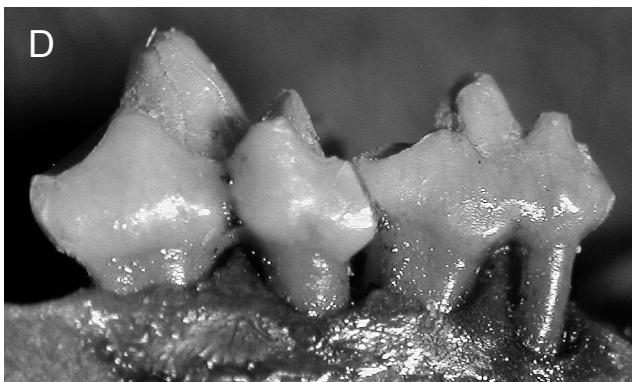
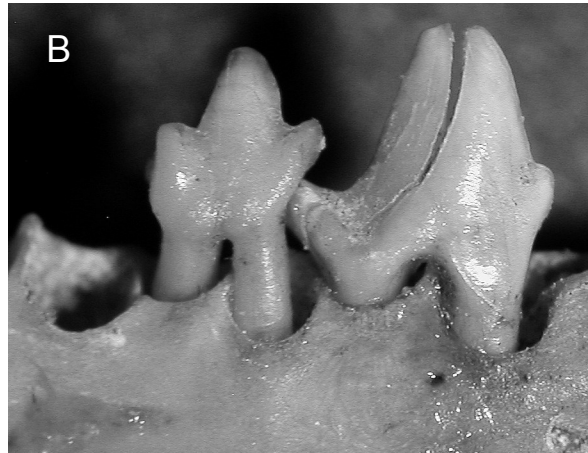
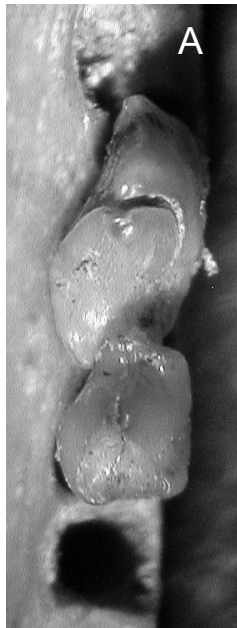


Figura 4.4a: Vista lateral de la cabeza de *T. pallidior* indicando la ubicación y disposición de las vibrisas (*sensu* Ade, 1993). Recuadro superior: misticiales: filas A, B, C, D, E; superciliares (o supraoculares): S; genales: G. Recuadro inferior: interramales: IM.

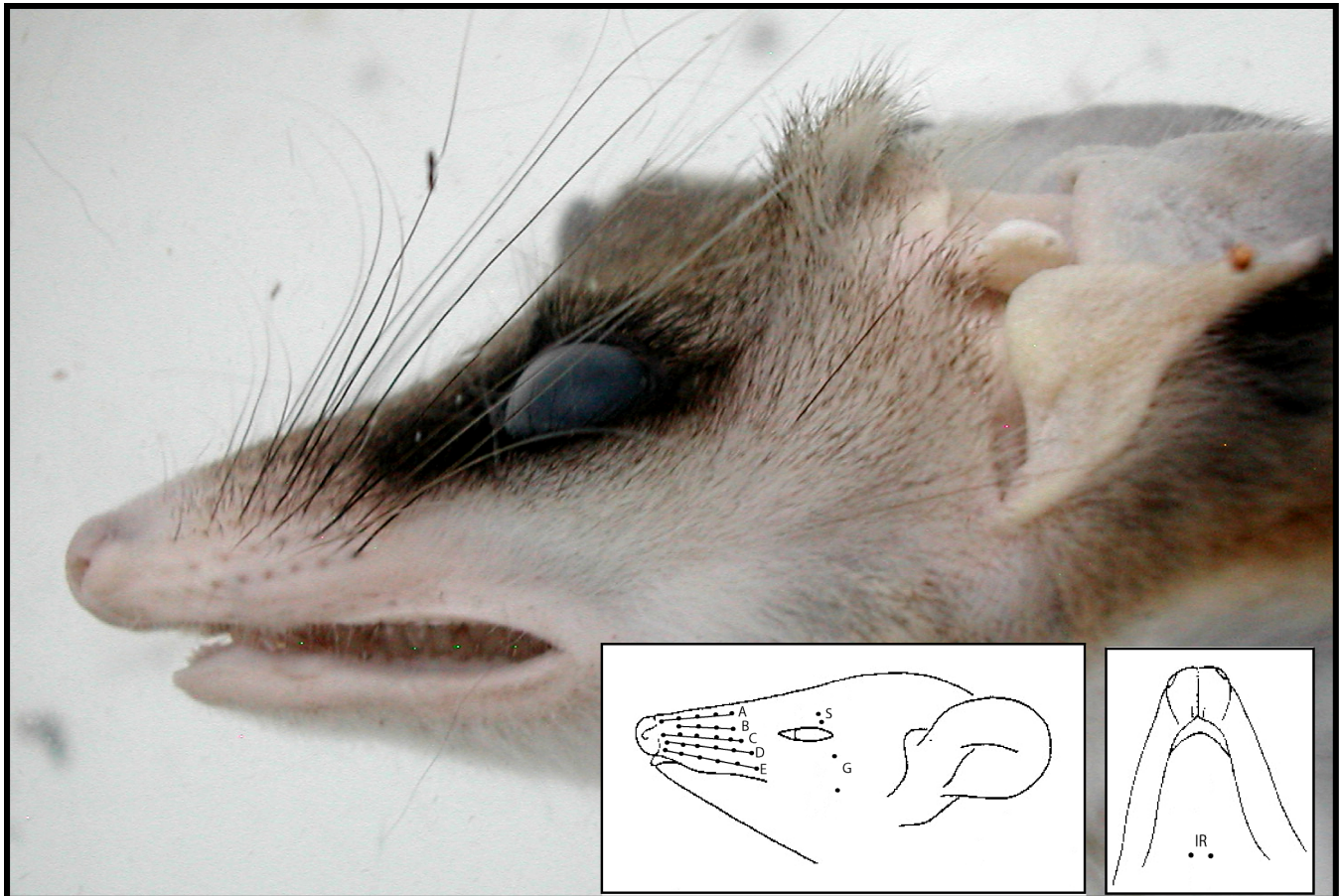


Figura 4.4b: Superficie plantar de los miembros anteriores (manos) de *T. pallidior* indicando la disposición de las almohadillas (*sensu* Brown y Yalden, 1973). Pollex (Px); almohadillas interdigitales (1 a 4); almohadilla metacarpal (mc); tenar (t); hipotenar (h).

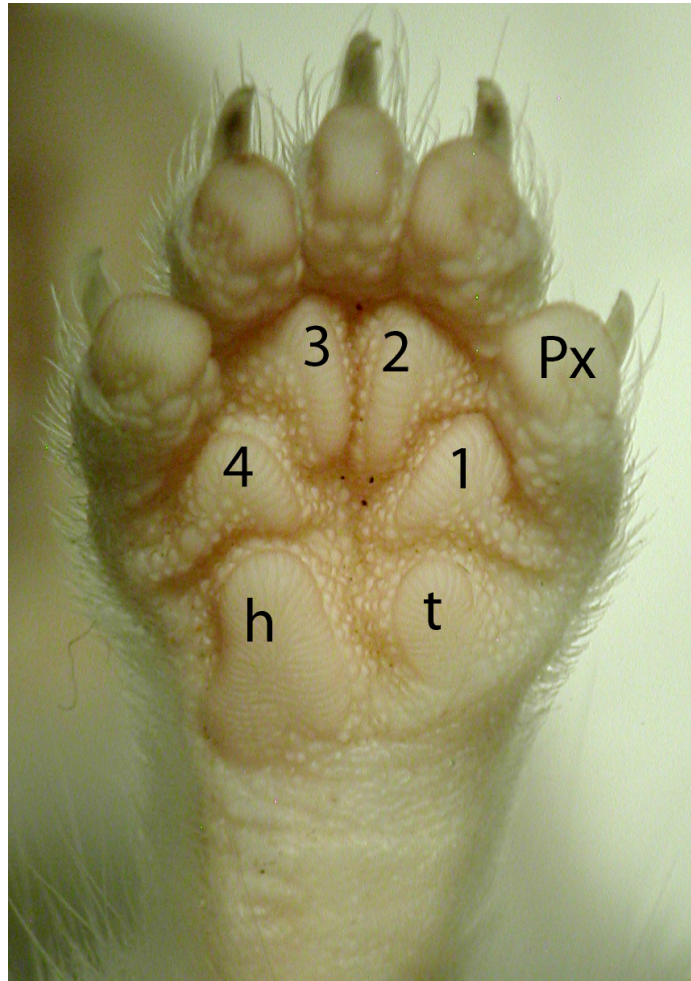


Figura 4.4c: Superficie plantar de los miembros posteriores (pies) de *T. pallidior* indicando la disposición de las almohadillas (*sensu* Brown y Yalden, 1973). Hallux (Hx); almohadillas interdigitales (1 a 4); almohadilla metatarsal (mt); tenar (t); hipotenar (h).

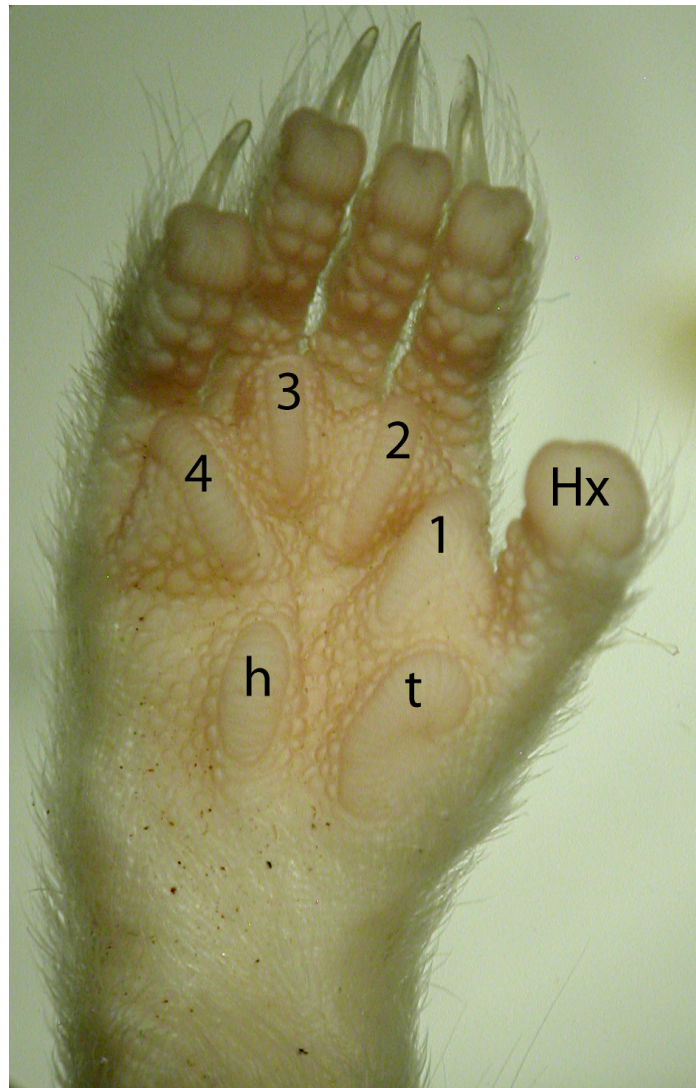


Figura 4.4d: Premolares decíduos de *T. pallidior* en vista lingual de machos (arriba) y hembras (abajo). Premolar decíduo 3 (dP₃), premolar decíduo 2 (dP₂), primer molar (M₁).

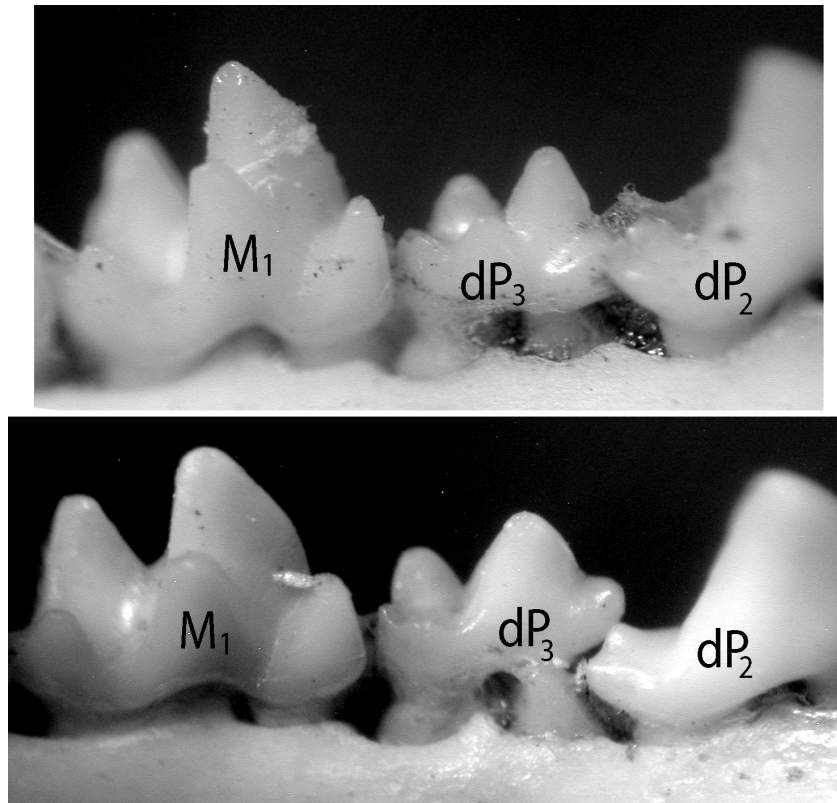


Figura 4.4e: Análisis de componentes principales (PCA) entre todos los ejemplares de *T. pallidior* en toda su distribución. Las medidas (P1-M4, M1-M4) usadas presentaron los menores valores de CV (véase Tabla 4.4b). 1 (arriba): relación entre las medidas y la latitud. 2 (abajo): relación entre las medidas y la longitud.

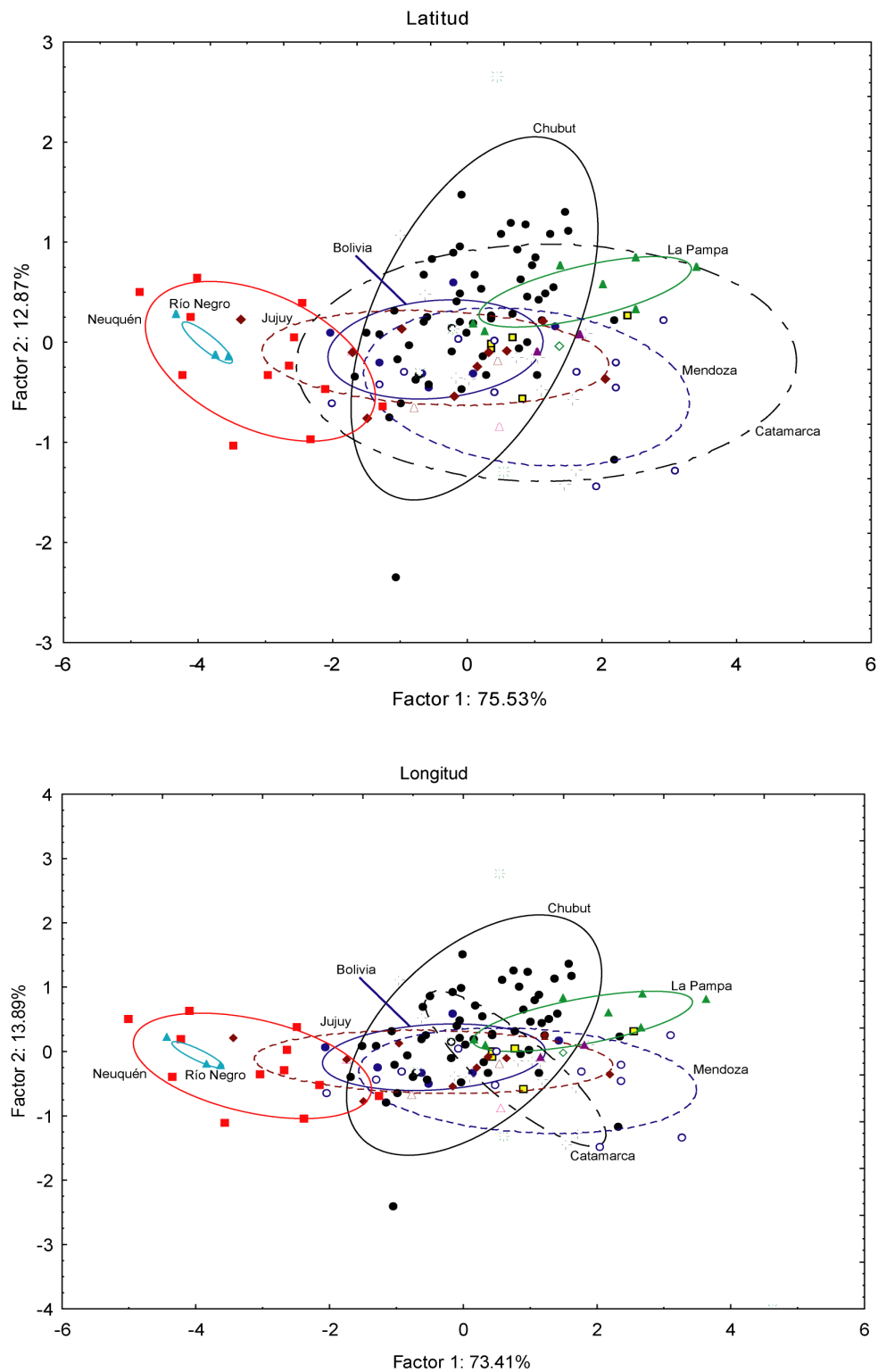


Figura 4.5: ejemplar de *D. gliroides* consumiendo un trozo de manzana. Nótese como usa los incisivos generando una depresión (arriba), que será usada luego para una mejor manipulación (abajo).



Figura 5.1: Mandíbulas en vistas lingual de *Thylamys pallidior* (A), y labial de *T. citellus* (B) y *T. venustus*.

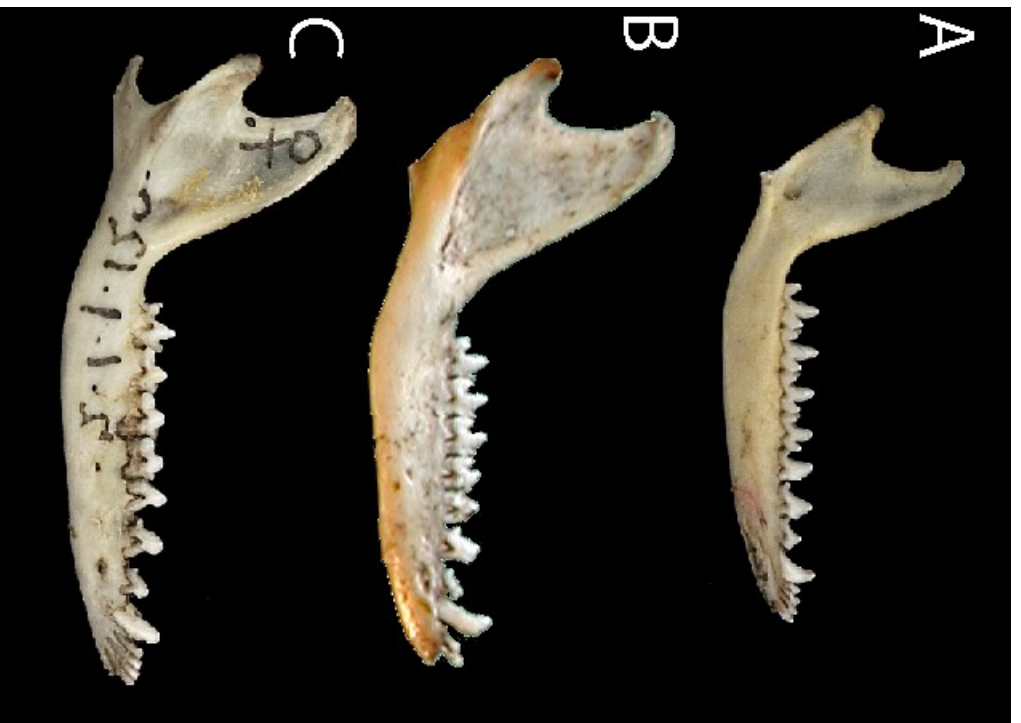


Figura 5.2: Nasales en vista dorsal de *Thylamys citellus* (A), *T. fenestrae* (B), *T. pallidior* (C), *T. pulchellus* (D) y *T. venustus* (E).

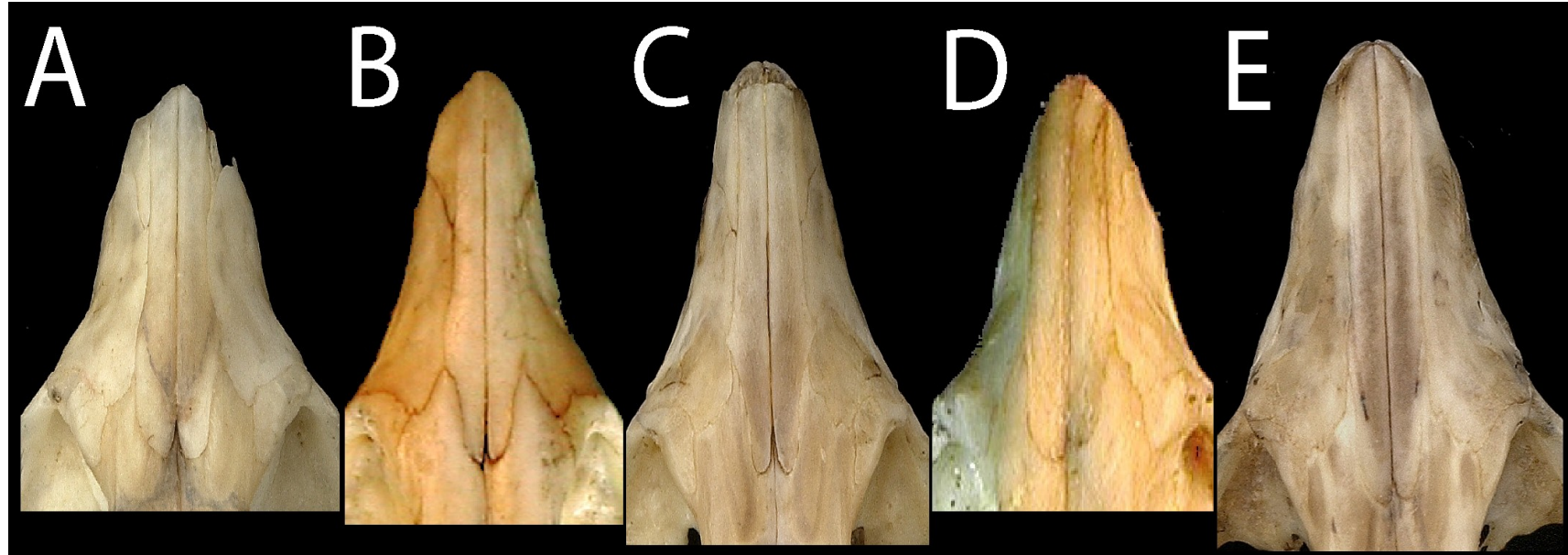


Figura 6.0. Ocurrencia histórica de registros por décadas para *D. gliroides*, *R. raphanurus*, *L. halli* y *T. pallidior*, basados en las referencias bibliográficas que se detallan en las Tablas 6.1a, 6.2a, 6.3a y 6.4a, respectivamente.

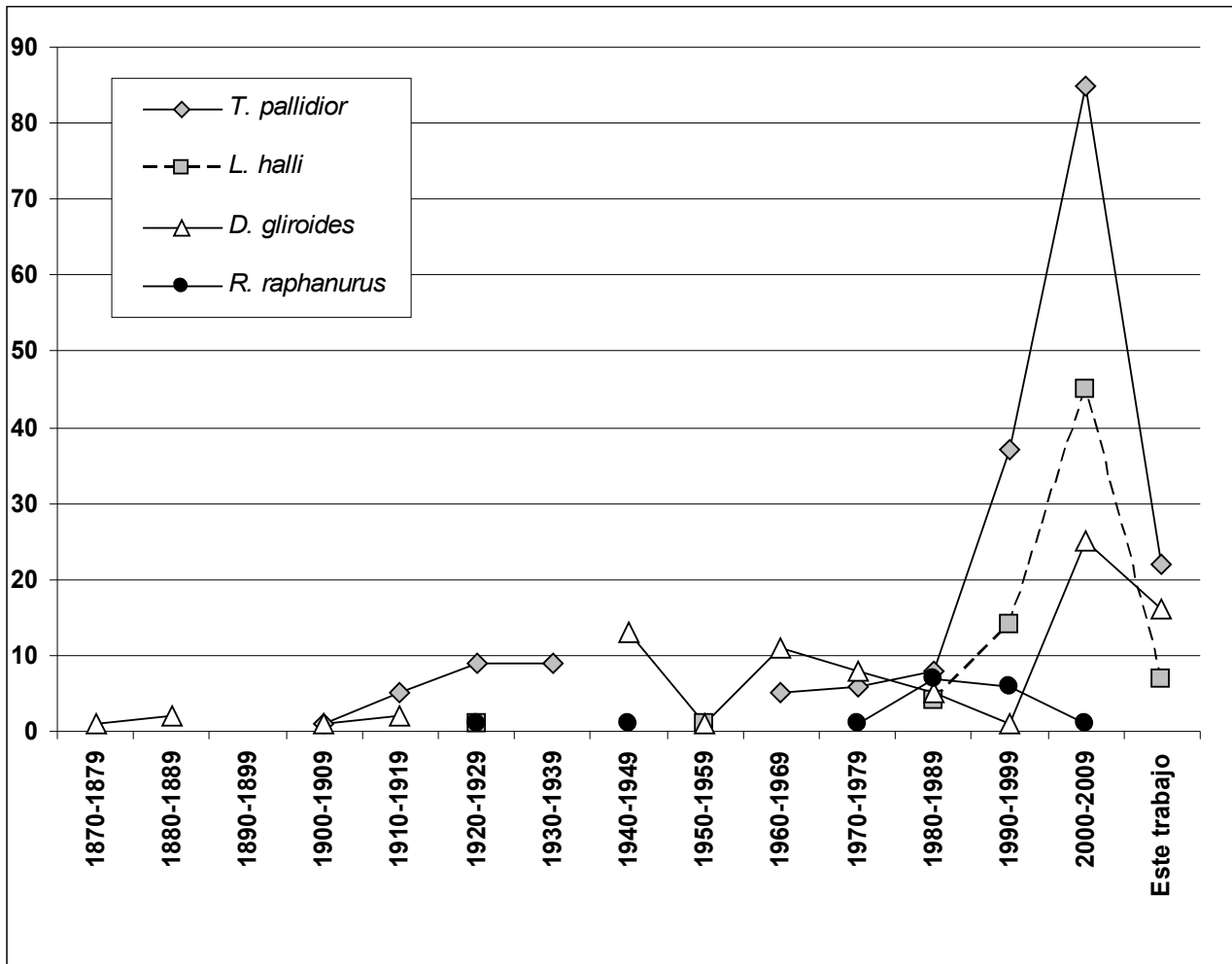


Figura 6.1a: Localidades de registro para *Dromiciops gliroides* Thomas. Véase Tabla 6.1a por referencias.

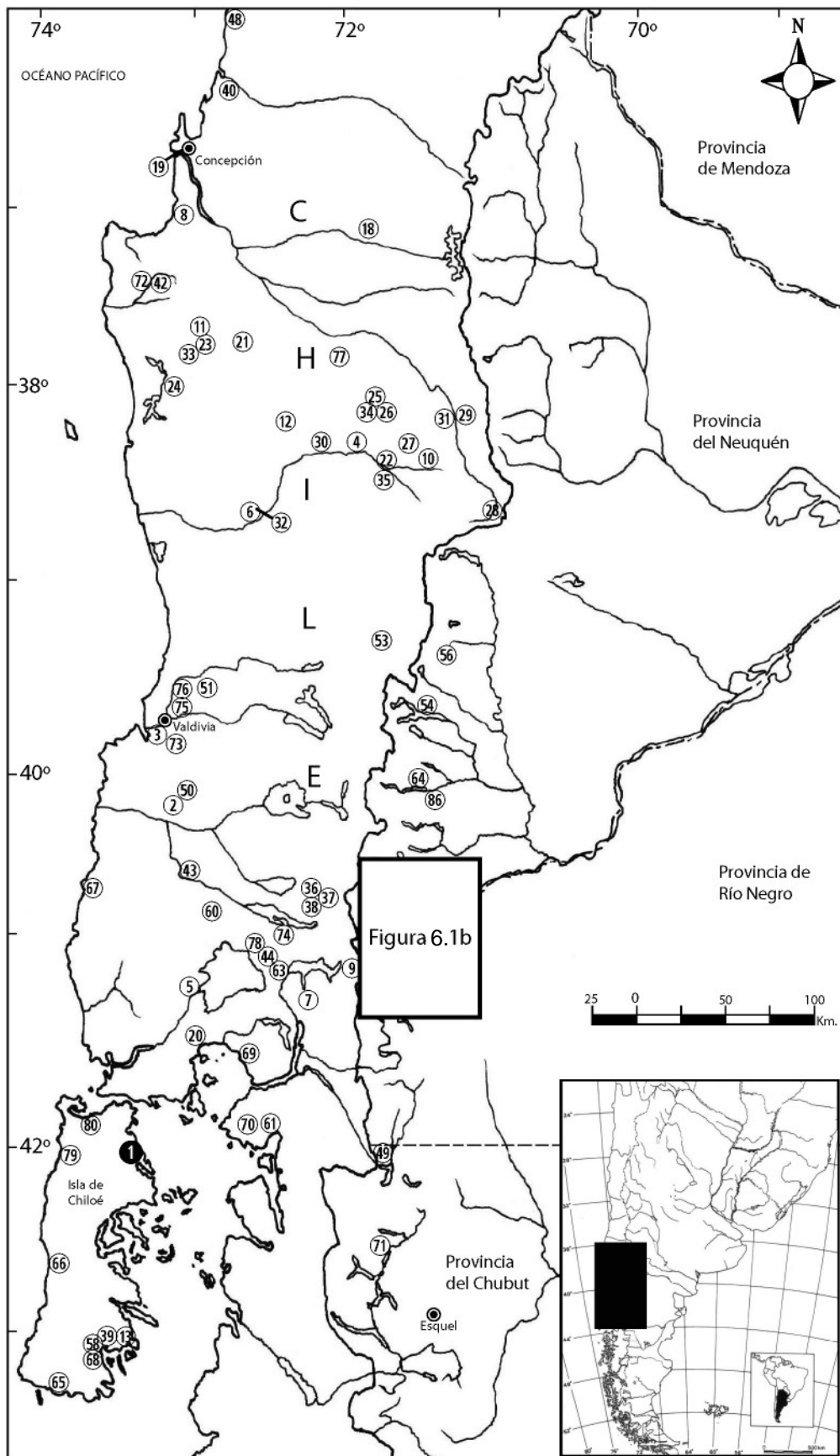


Figura 6.1b: Detalle de localidades de registro para *D. gliroides* en los alrededores del lago Nahuel Huapi, Río Negro. Véase Tabla 6.1a por referencias.

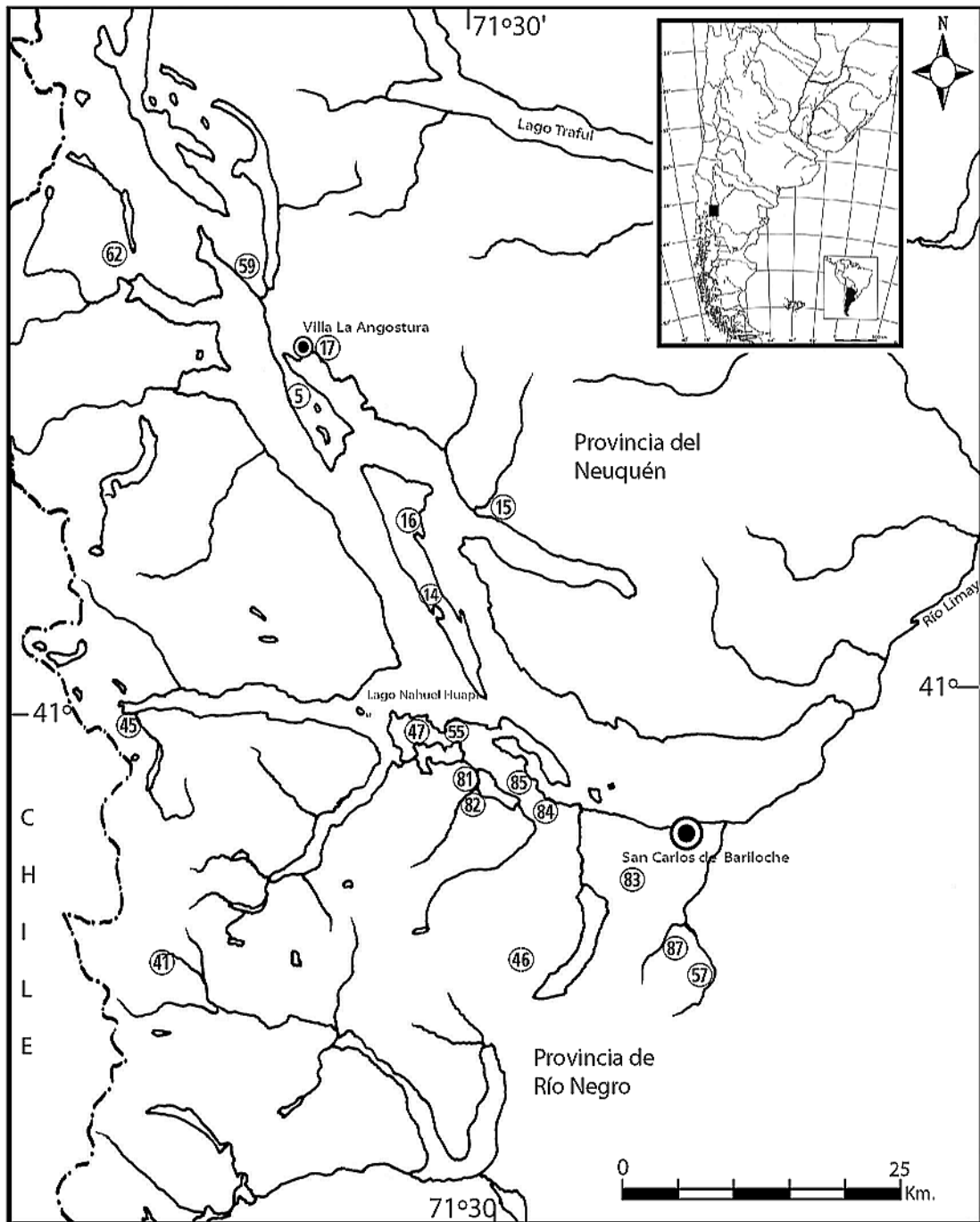
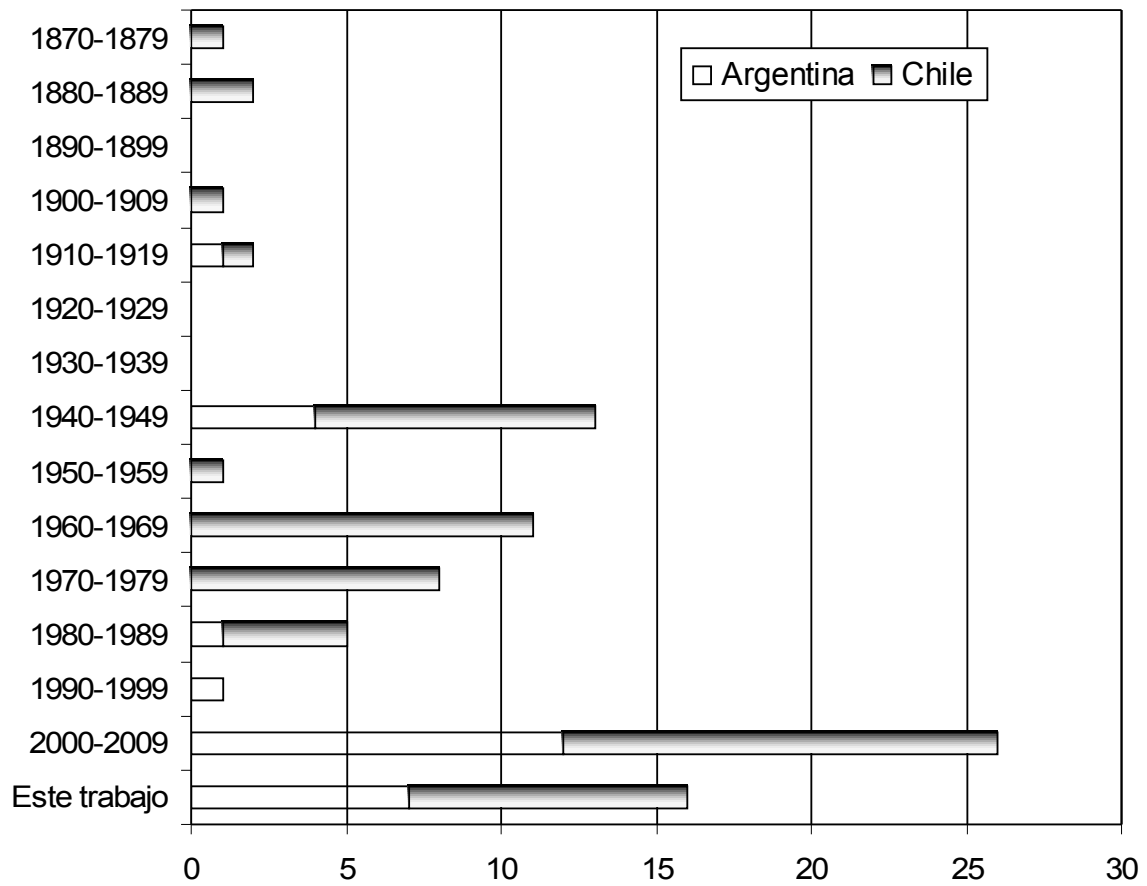
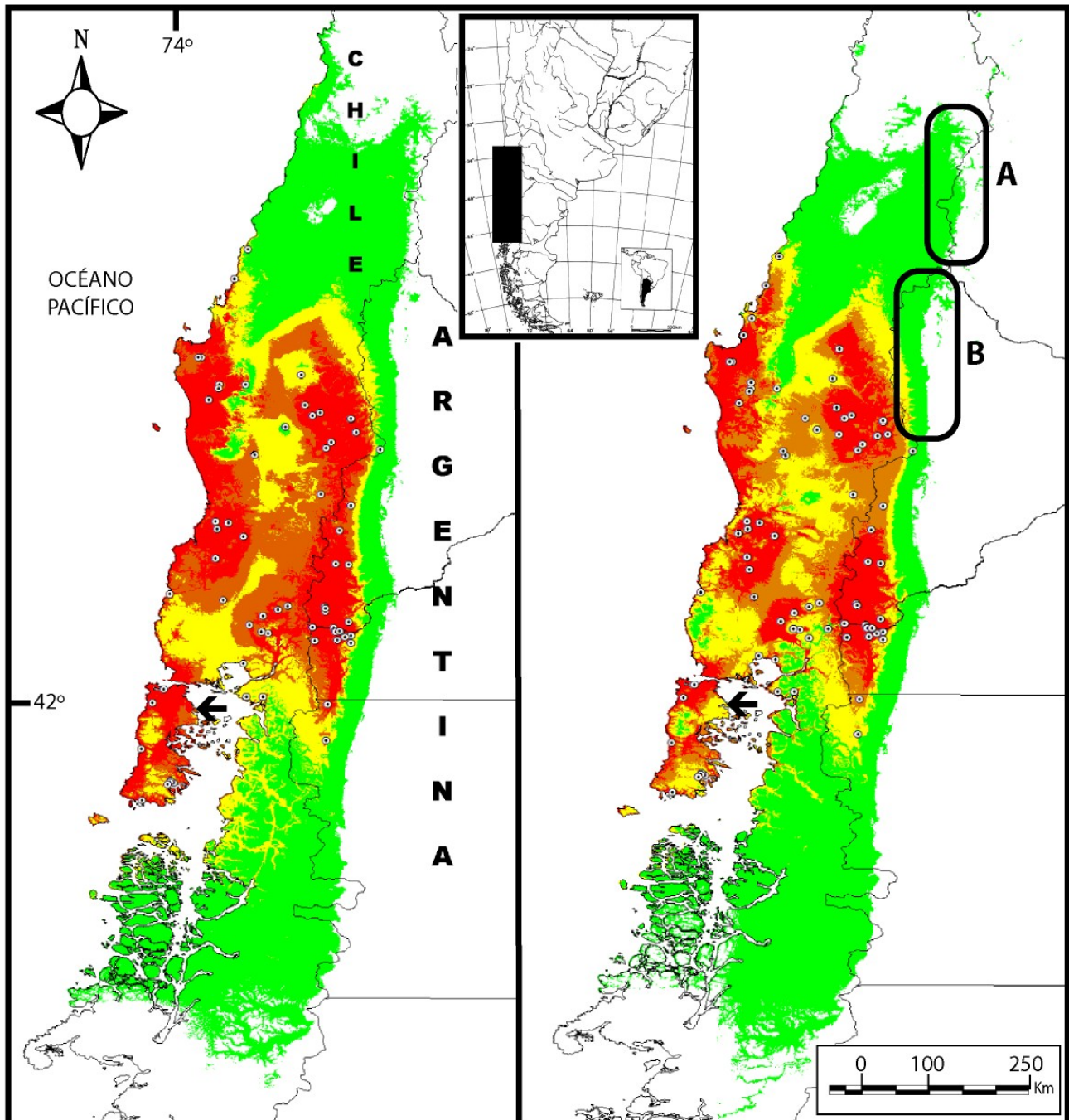


Figura 6.1c: Registros históricos para *D. gliroides* ordenados por década y país.

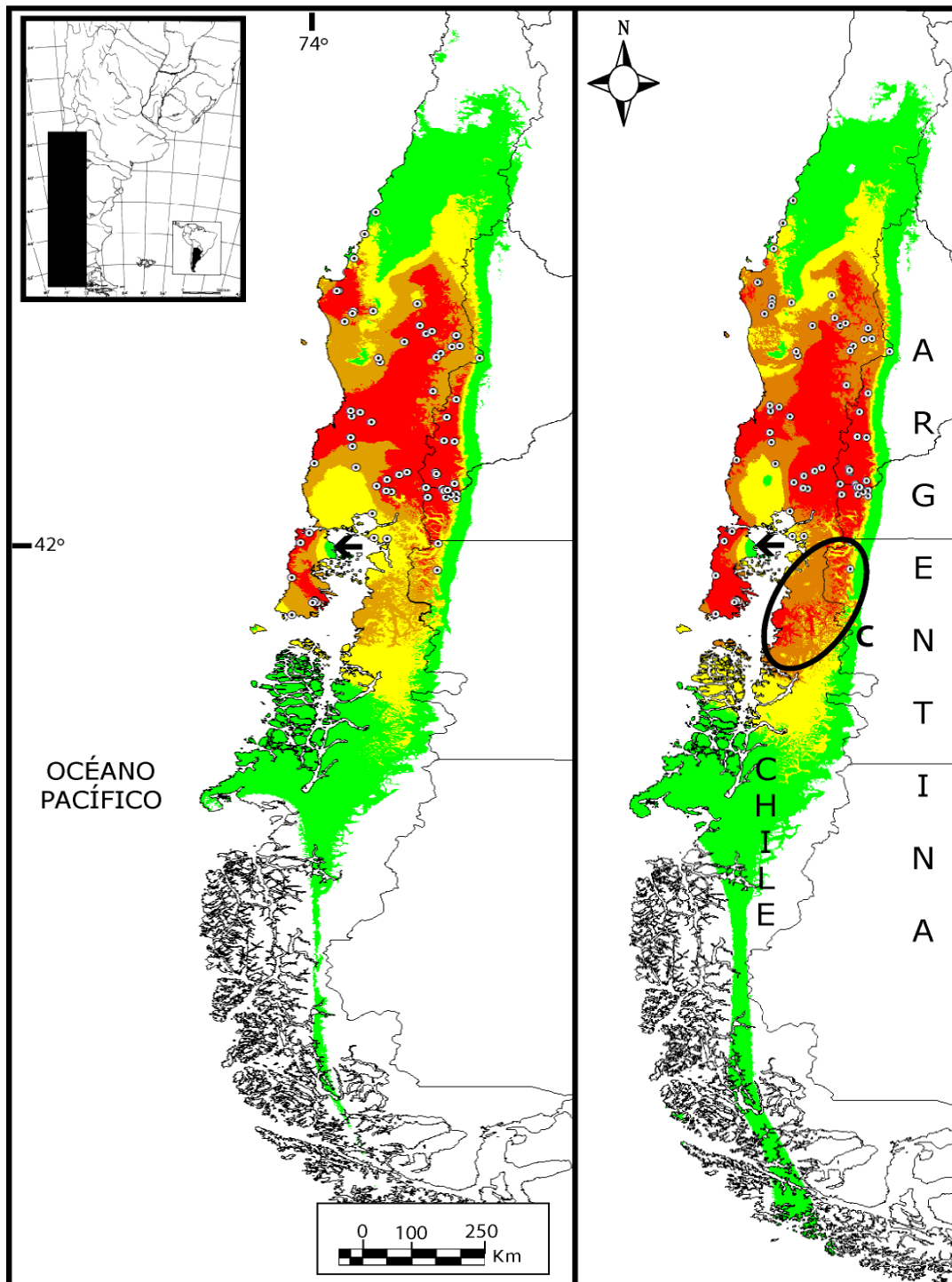


Figuras 6.1d (izquierda) y 6.1e (derecha): Distribución geográfica potencial para *D. gliroides* generadas a partir de todas las variables climáticas y los datos desde 1955 (izq.), y todas las variables climáticas y todos los datos de registro (der.). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.1f (izquierda) y 6.1g (derecha): Distribución geográfica potencial para *D.*

gliroides generadas a partir de las variables climáticas seleccionadas y los datos desde 1955 (izq.), y las variables climáticas seleccionadas y los datos desde 1955 sin extremos norte de distribución (der.). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.1h: Distribución geográfica potencial para *D. gliroides* generadas a partir de las variables climáticas seleccionadas y los datos desde 1955, sin incluir los extremos al sur de la distribución (i.e., Chiloé y Chubut). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).

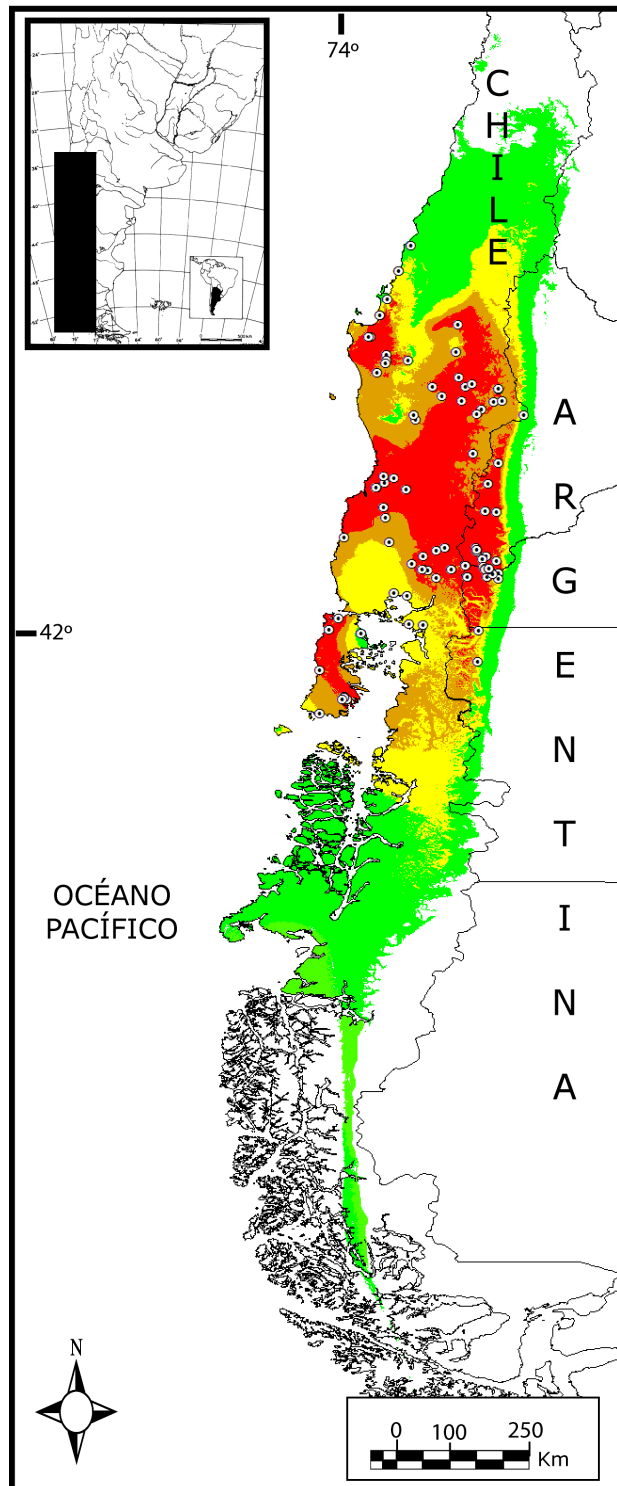


Figura 6.1i (izquierda) y 6.1j (derecha): valores de ganancia (“*training gain*”) de cada una de las variables bioclimáticas usadas para modelar la distribución de *D. gliroides*, teniendo en cuenta todos los datos de registro (izquierda) y los datos desde 1955 (derecha).

Véase la Tabla 6.0 en referencia a las variables bioclimáticas.

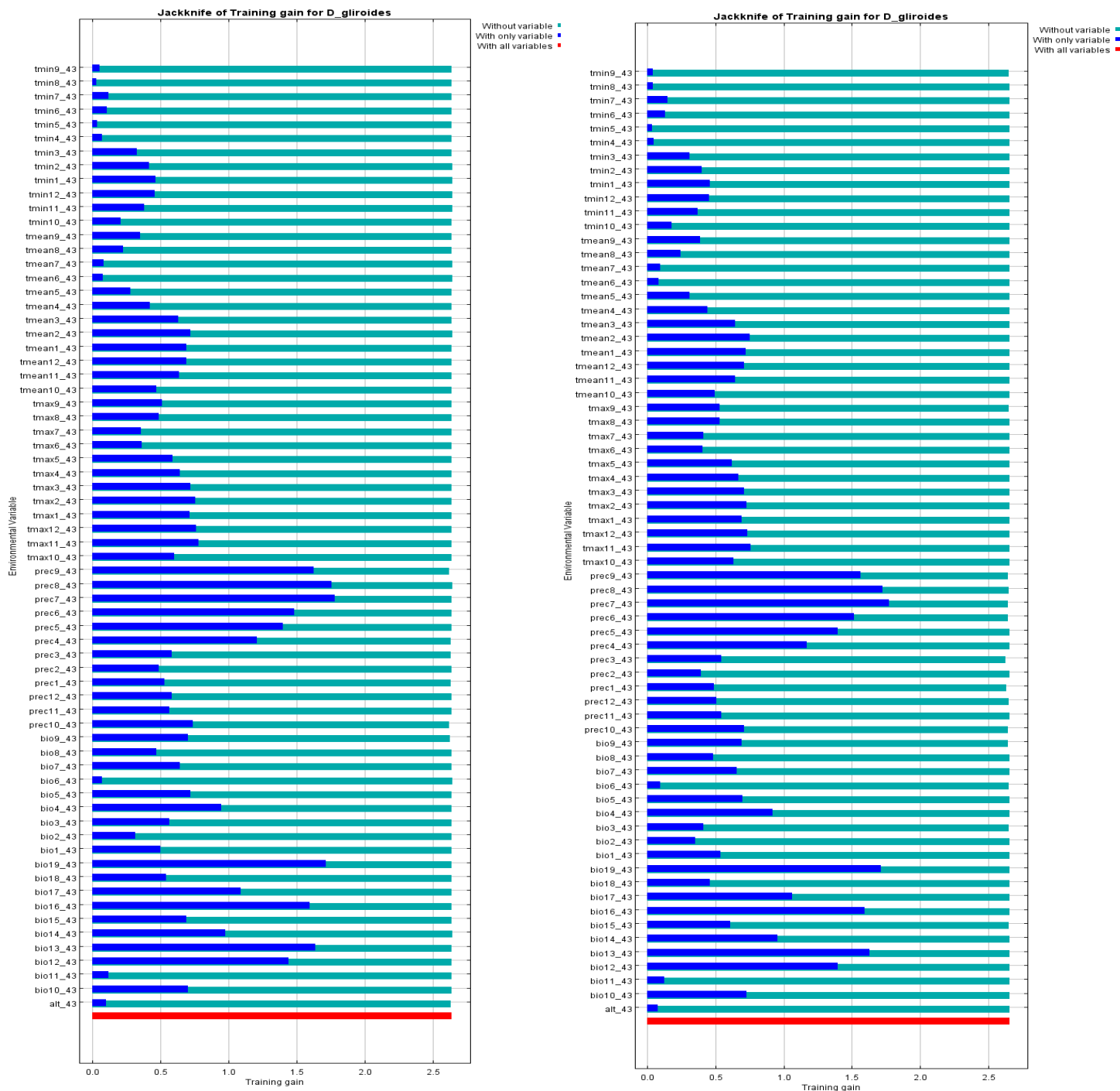


Figura 6.2a: Localidades de registro para *Rhyncholestes raphanurus* Osgood. Véase Tabla 6.2a por referencias.

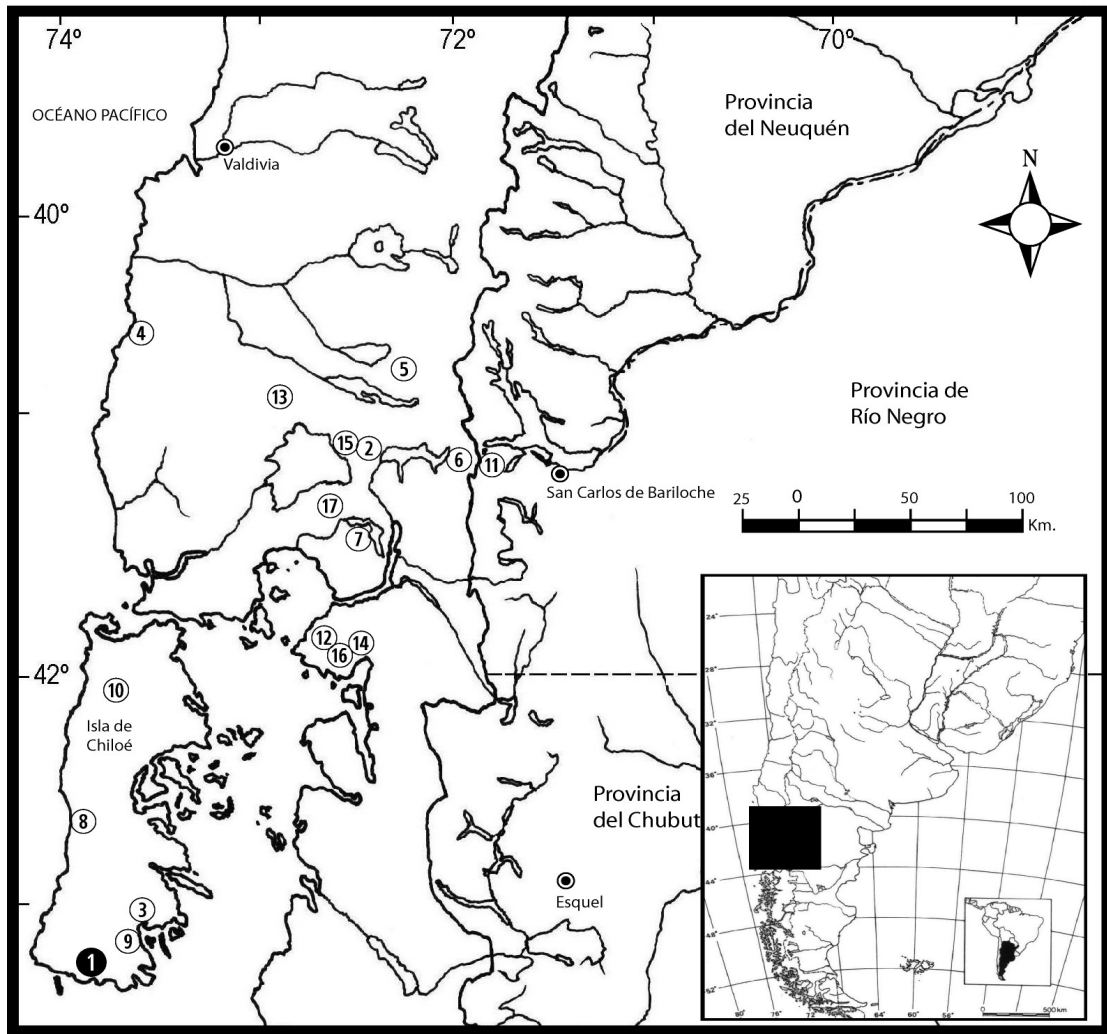
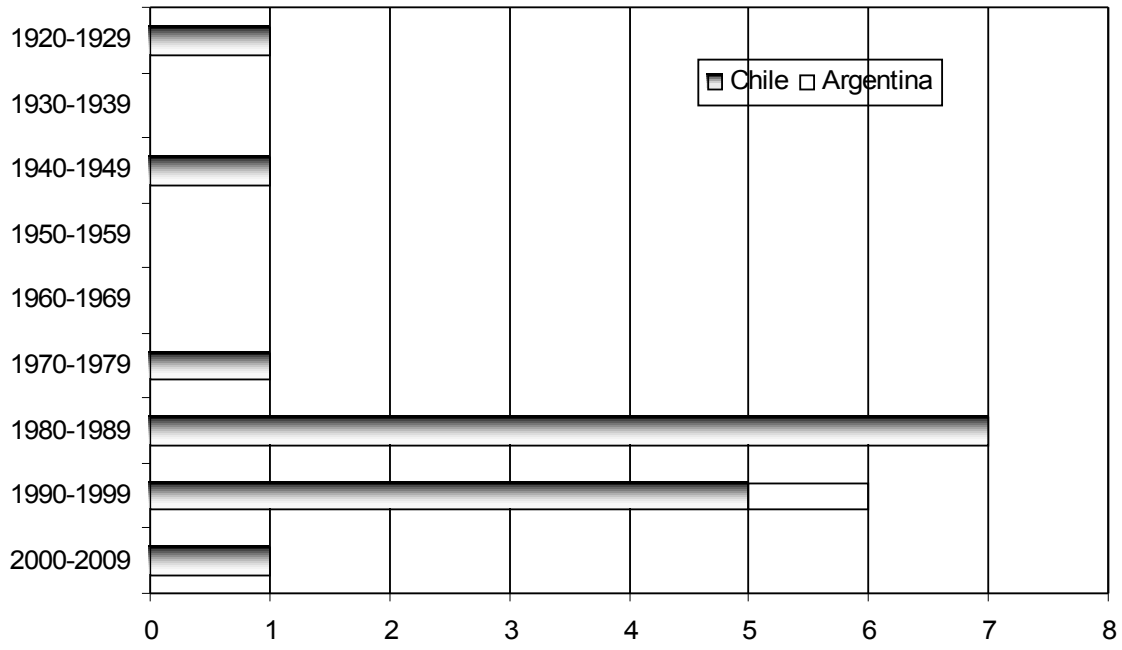
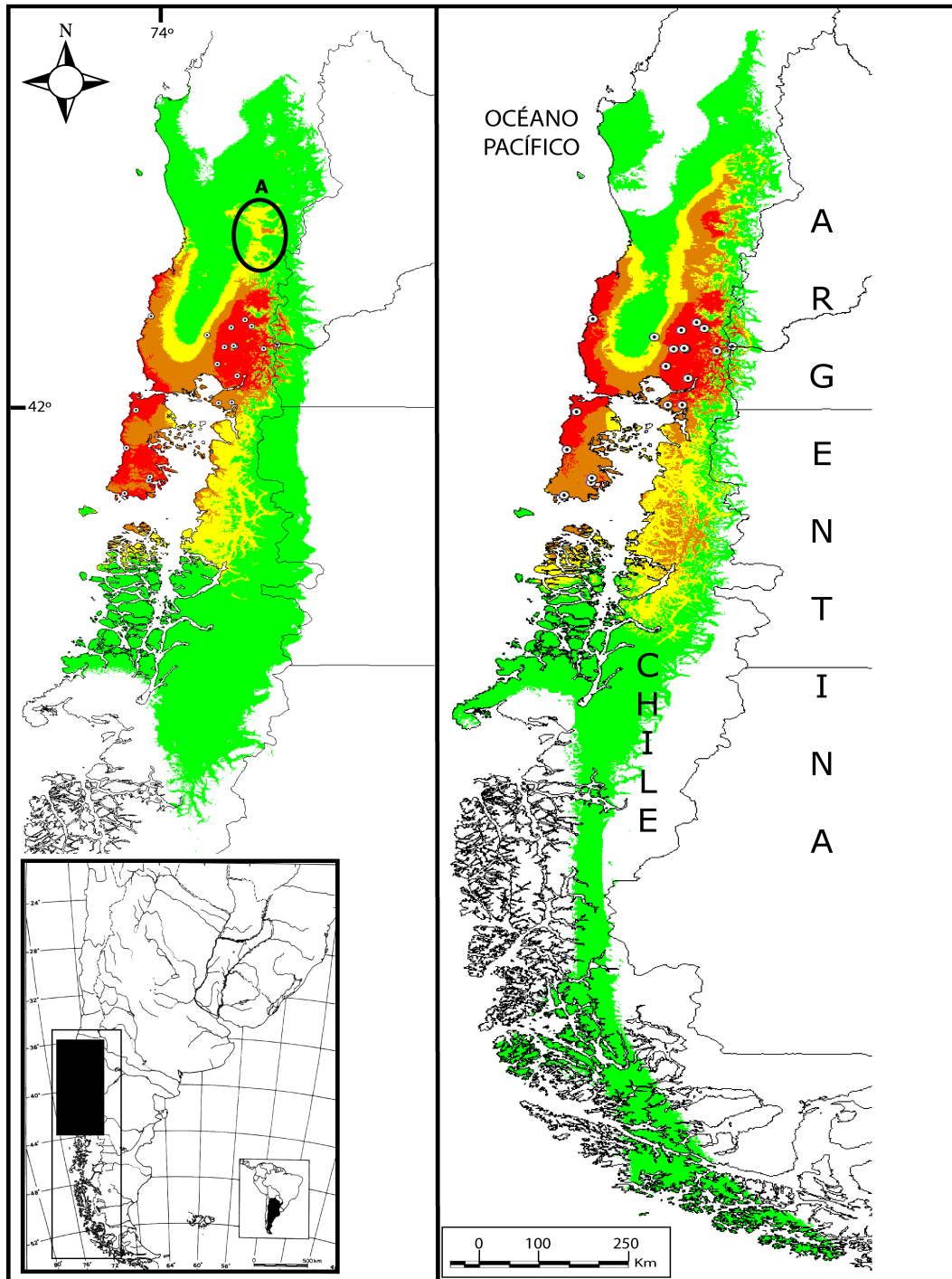


Figura 6.2b: Registros históricos para *R. raphanurus* ordenados por década y país.



Figuras 6.2c (izquierda) y 6.2d (derecha): Distribución geográfica potencial para *R. raphanurus* generadas a partir de todas las localidades (19 registros) y todas las capas climáticas (izq), y usando clima seleccionado pero con 19 registros (derecha). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.2e (izquierda) y 6.2f (derecha): Distribución geográfica potencial para *R.*

raphanurus generadas a partir de localidades posteriores a 1950 (15 registros) y capas climáticas seleccionadas (der.), y usando clima seleccionado pero con 19 registros (izq.). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).

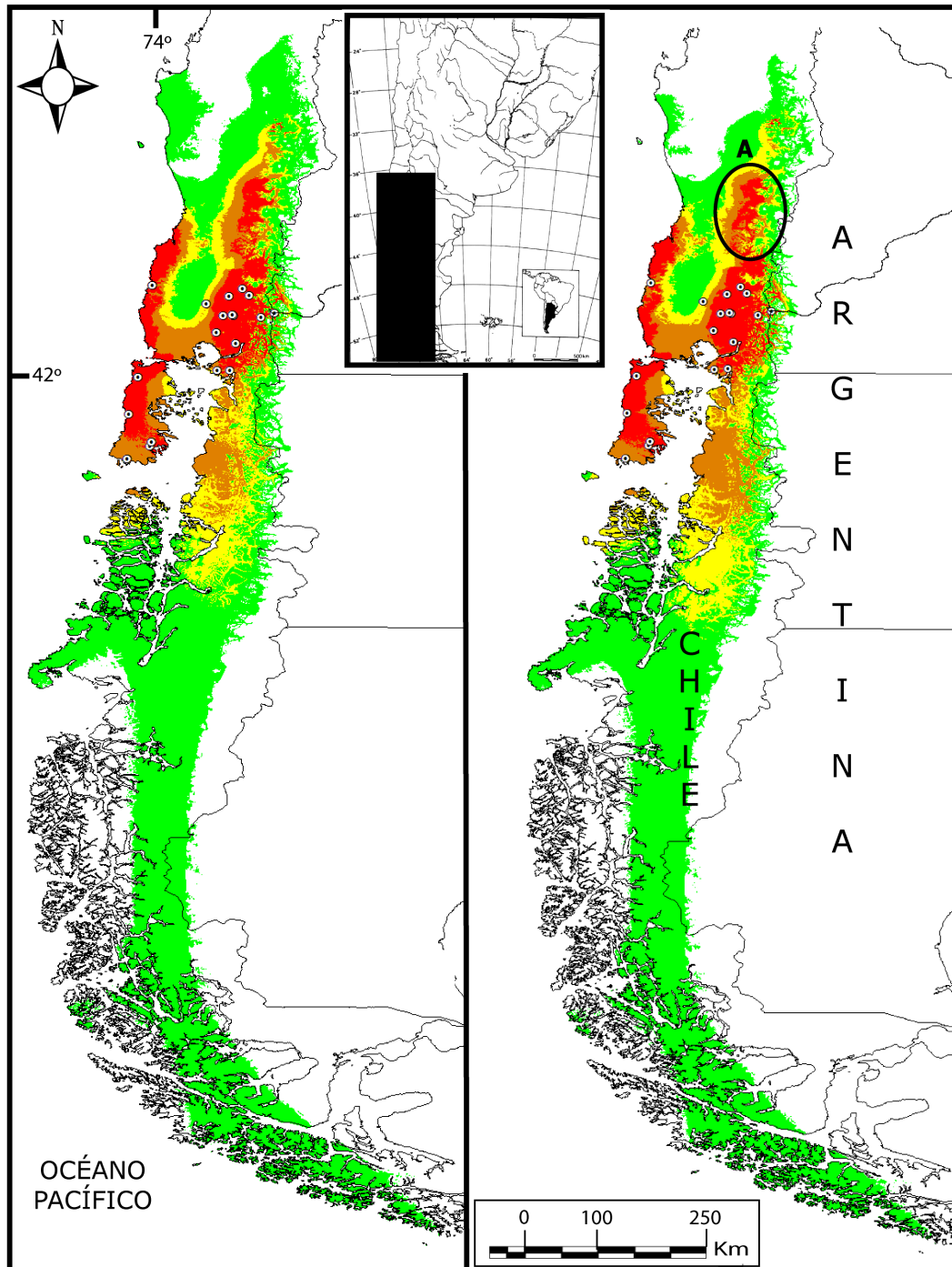


Figura 6.2g: valores de ganancia (“*training gain*”) de cada una de las variables bioclimáticas usadas para modelar la distribución de *R. raphanurus*, teniendo en cuenta todos los datos de registro. Véase la Tabla 6.0 en referencia a las variables bioclimáticas.

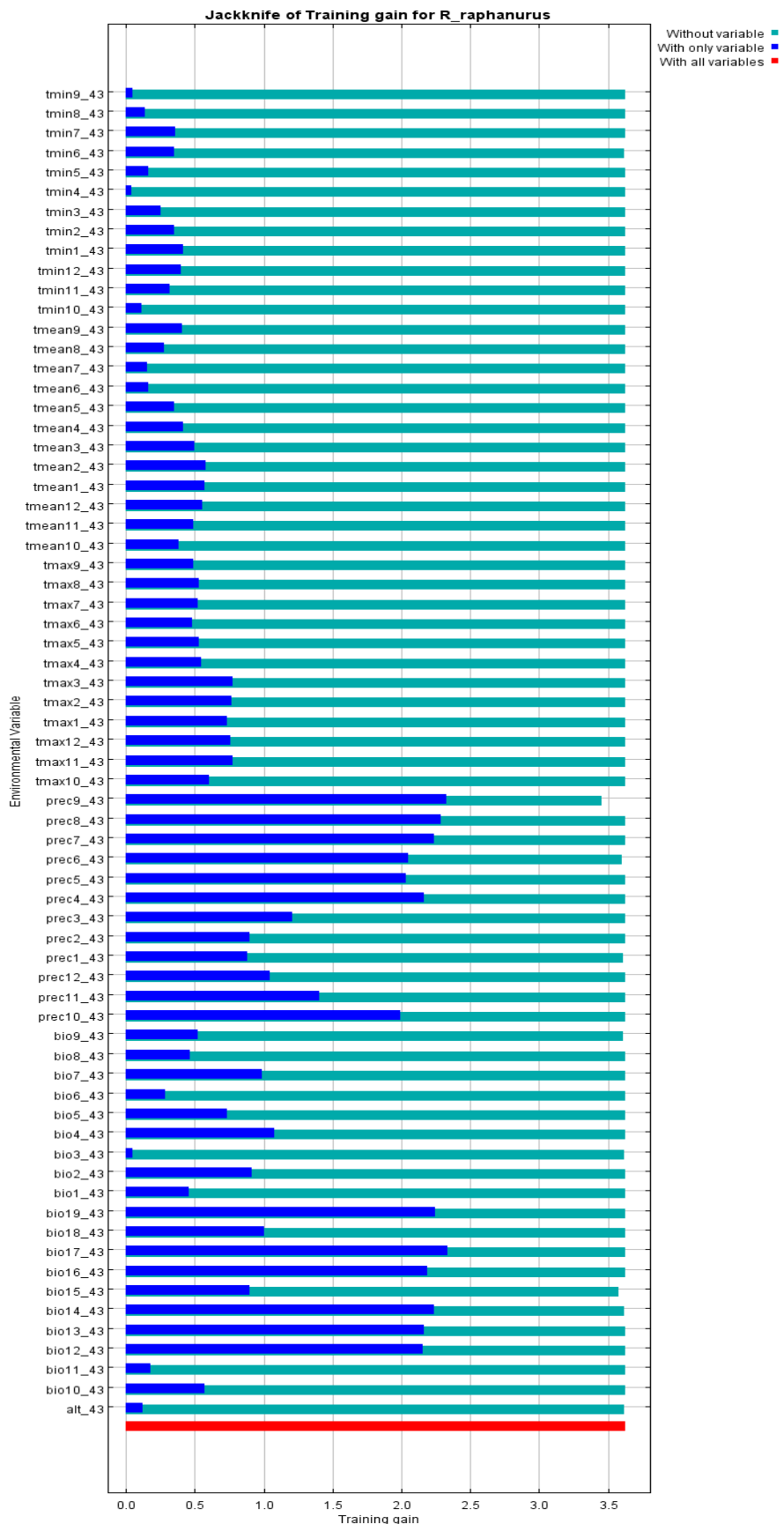


Figura 6.3a: Localidades de registro para *Lestodelphys halli* (Thomas). Véase Tabla 6.3a por referencias.

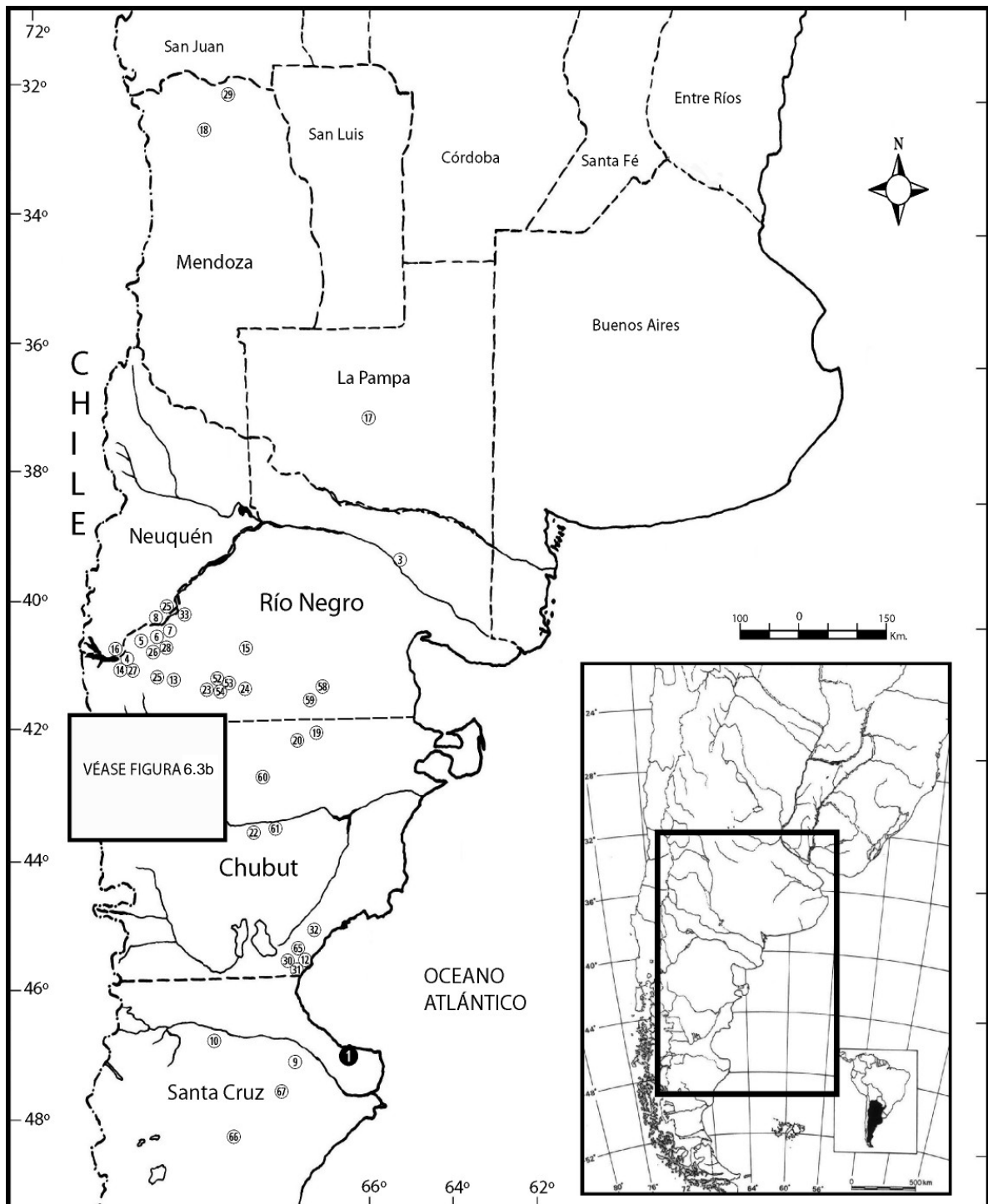


Figura 6.3b: Detalle de localidades de registro para *L. halli* en el noroeste del Chubut.

Véase Tabla 6.3a por referencias.

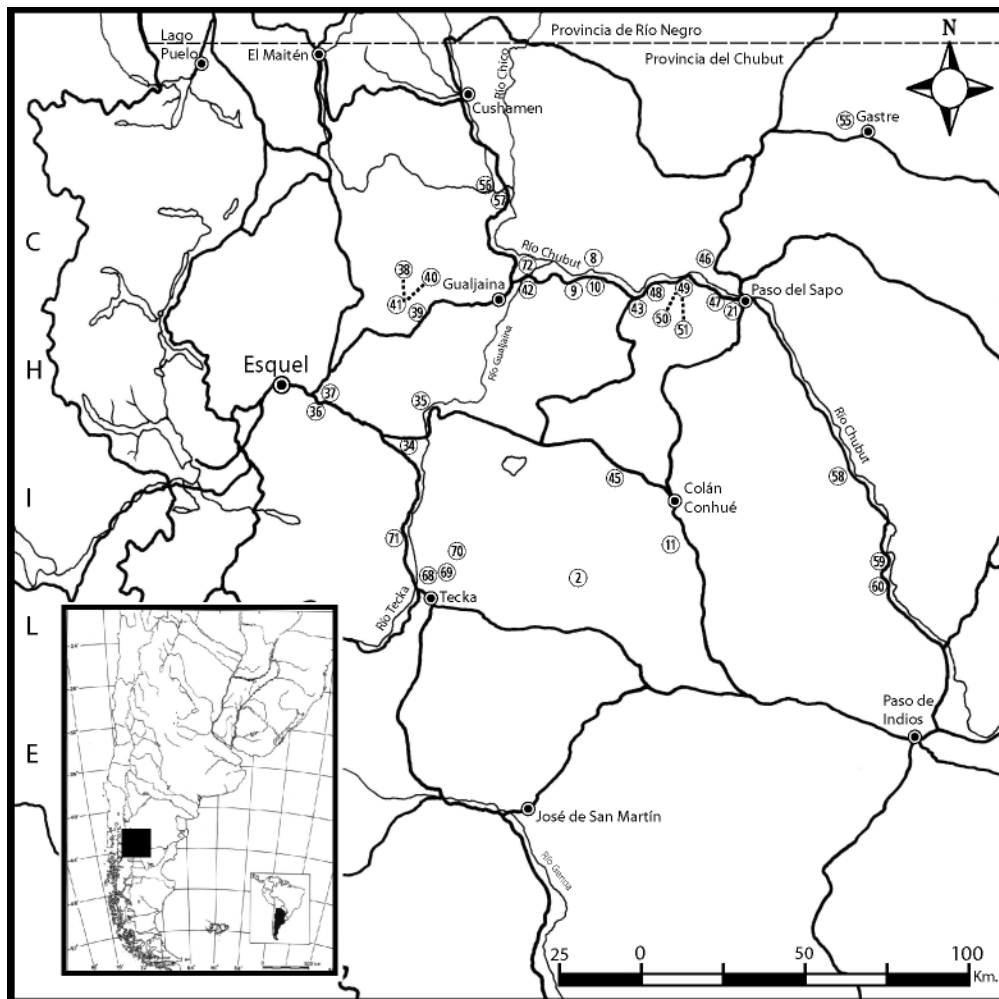


Figura 6.3c: Registros históricos para *L. halli* ordenados por década y país (todos los registros corresponden a Argentina).

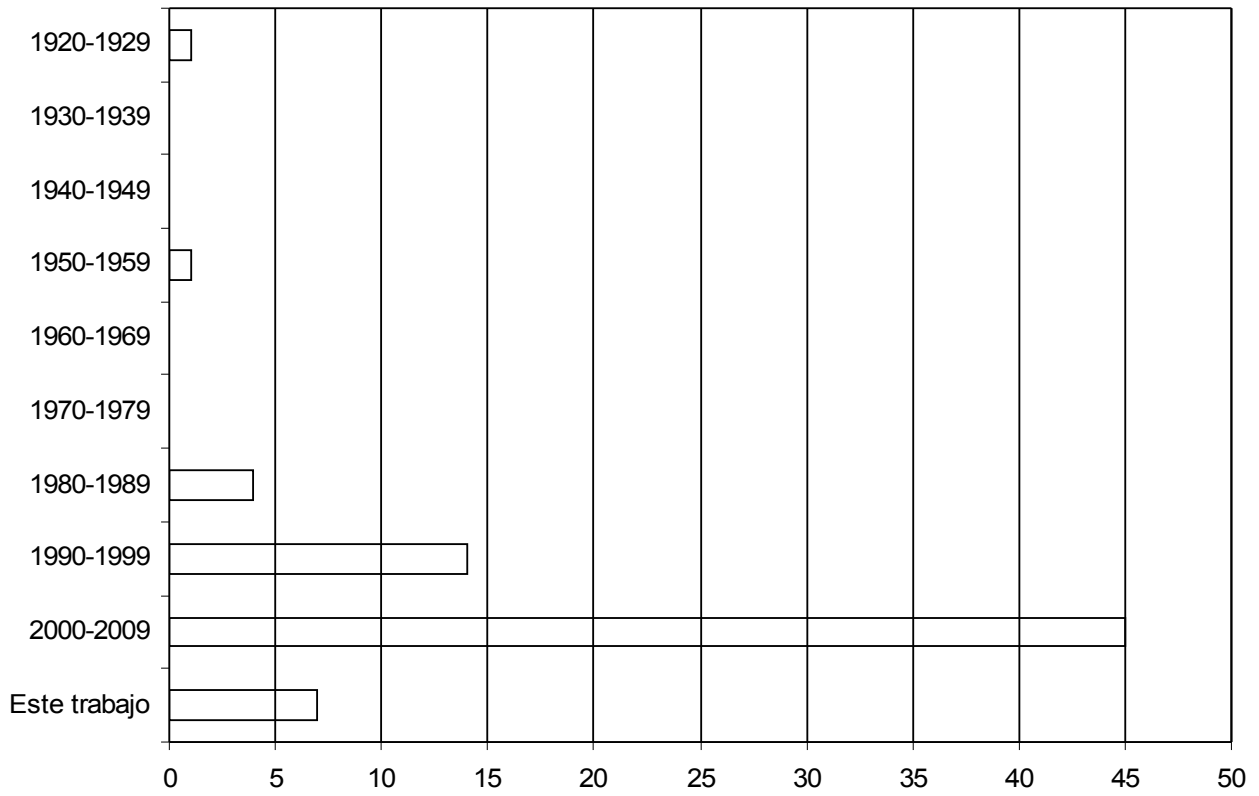
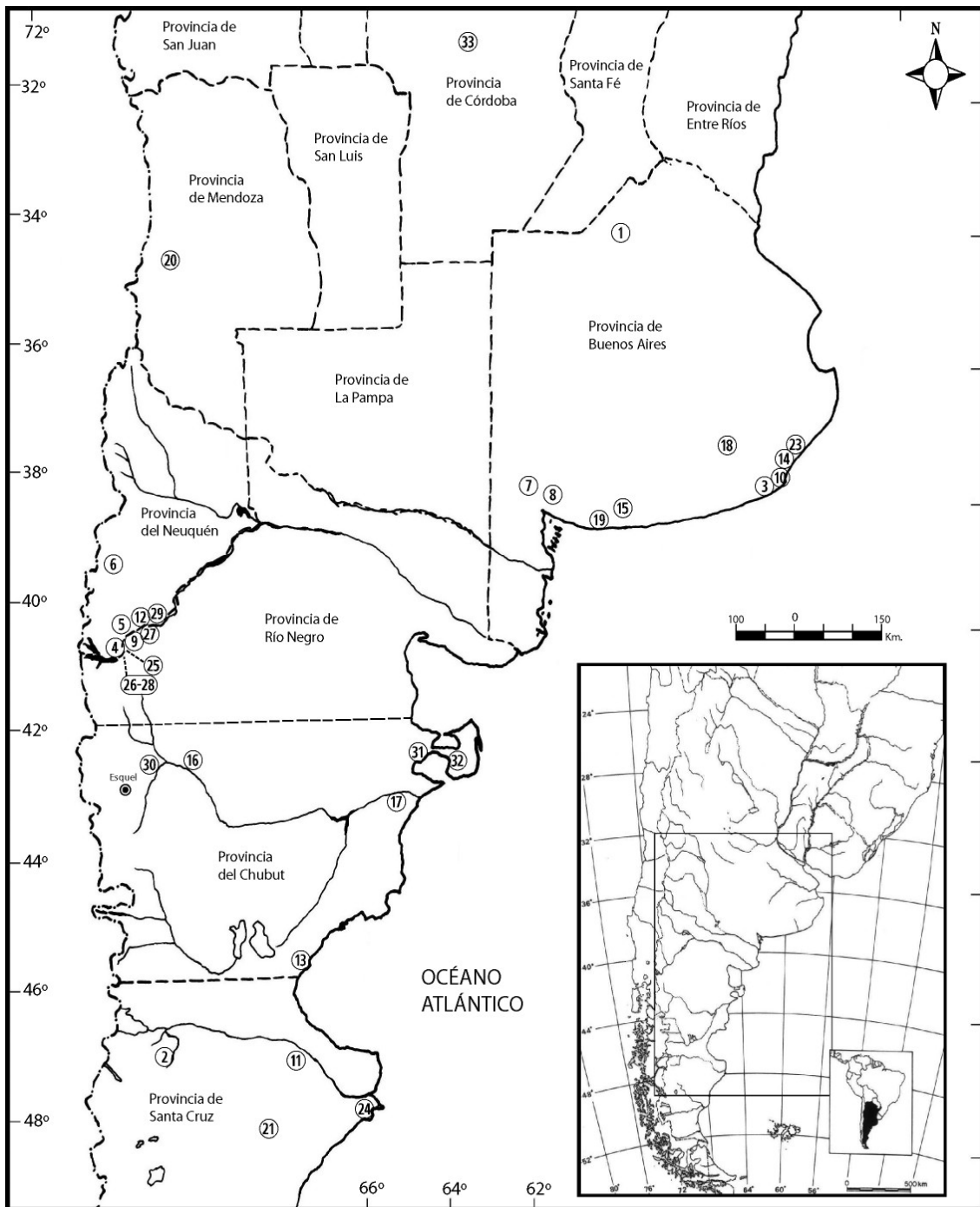
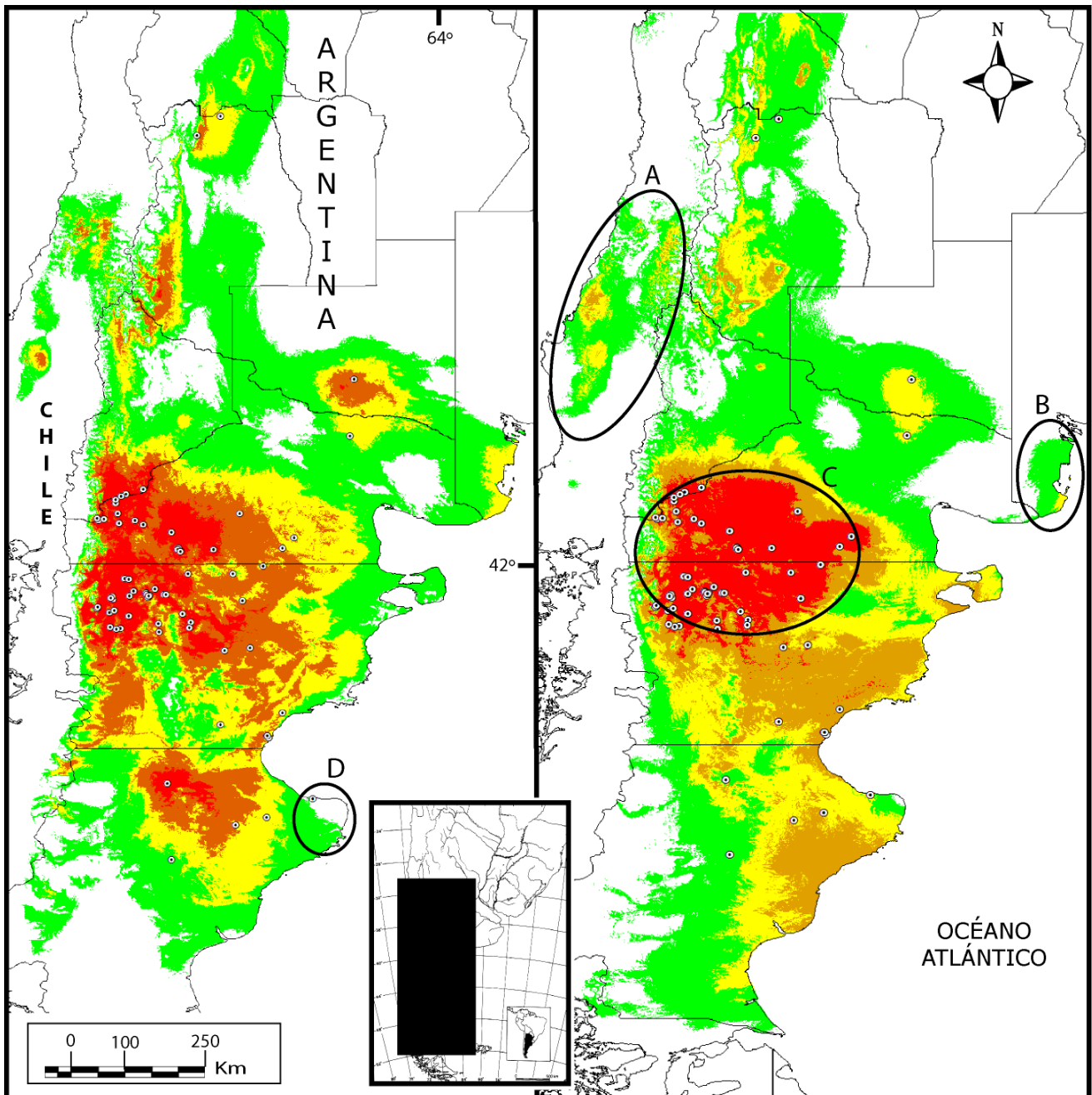


Figura 6.3d: Localidades de registro con restos fósiles para el género *Lestodelphys*.

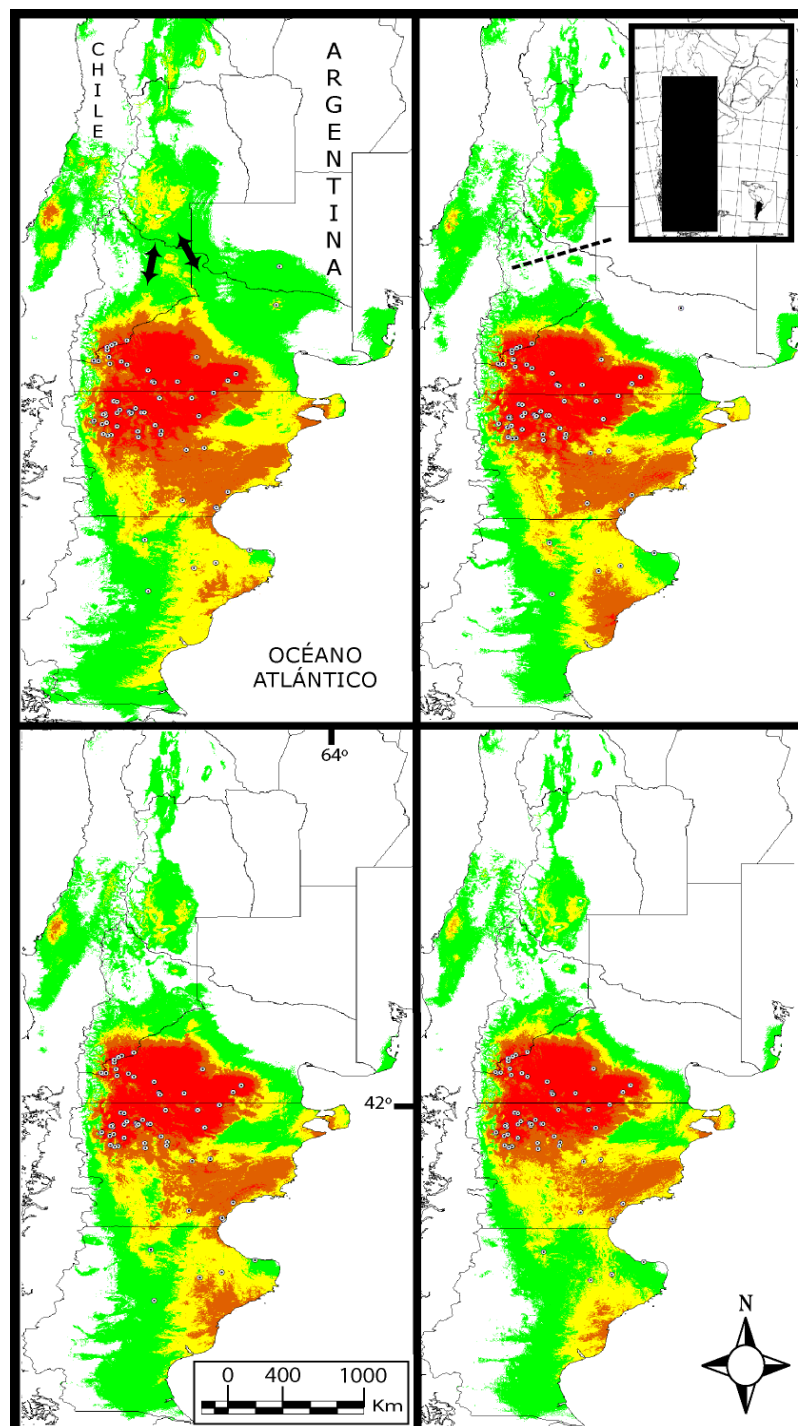
Véase Tabla 6.3b por referencias.



Figuras 6.3e y 6.3f: Distribución geográfica potencial para *L. halli* generadas a partir de todas las localidades y todas las capas climáticas (izquierda); y todos los datos pero con variables climáticas seleccionadas (derecha). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.3g, 6.3h, 6.3i y 6.3j: Distribución geográfica potencial para *L. halli* generadas a partir de capas climáticas seleccionadas y todas las localidades sin Mendoza (izquierda arriba); todas las localidades sin Mendoza y La Pampa (derecha arriba); todas las localidades sin Mendoza, La Pampa y el este de Río Negro (izquierda abajo); y todas las localidades sin Mendoza, La Pampa, este de Río Negro y Santa Cruz (derecha abajo). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.3k y 6.3l: Distribución geográfica potencial para *L. halli* generadas a partir de capas climáticas seleccionadas y las localidades de captura solamente (izquierda) y todas las localidades sin extremos (Mendoza, La Pampa, este de Río Negro y Santa Cruz) (derecha). Las flechas indican una distribución potencial restringida al este de Santa Cruz. Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).

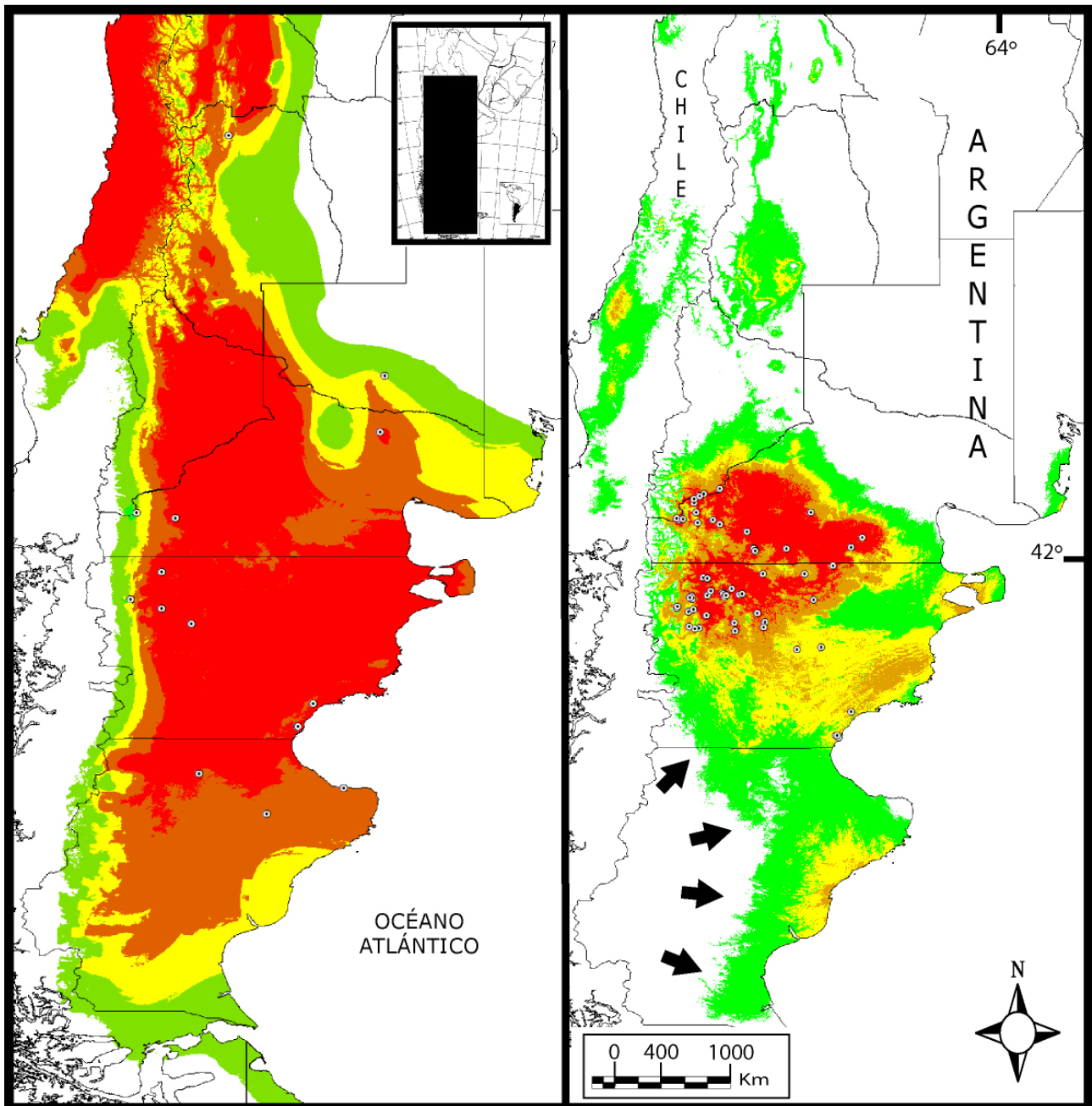


Figura 6.3m: valores de ganancia (“*training gain*”) de cada una de las variables bioclimáticas usadas para modelar la distribución de *L. halli*, teniendo en cuenta todos los datos de registro. Véase la Tabla 6.0 en referencia a las variables bioclimáticas.

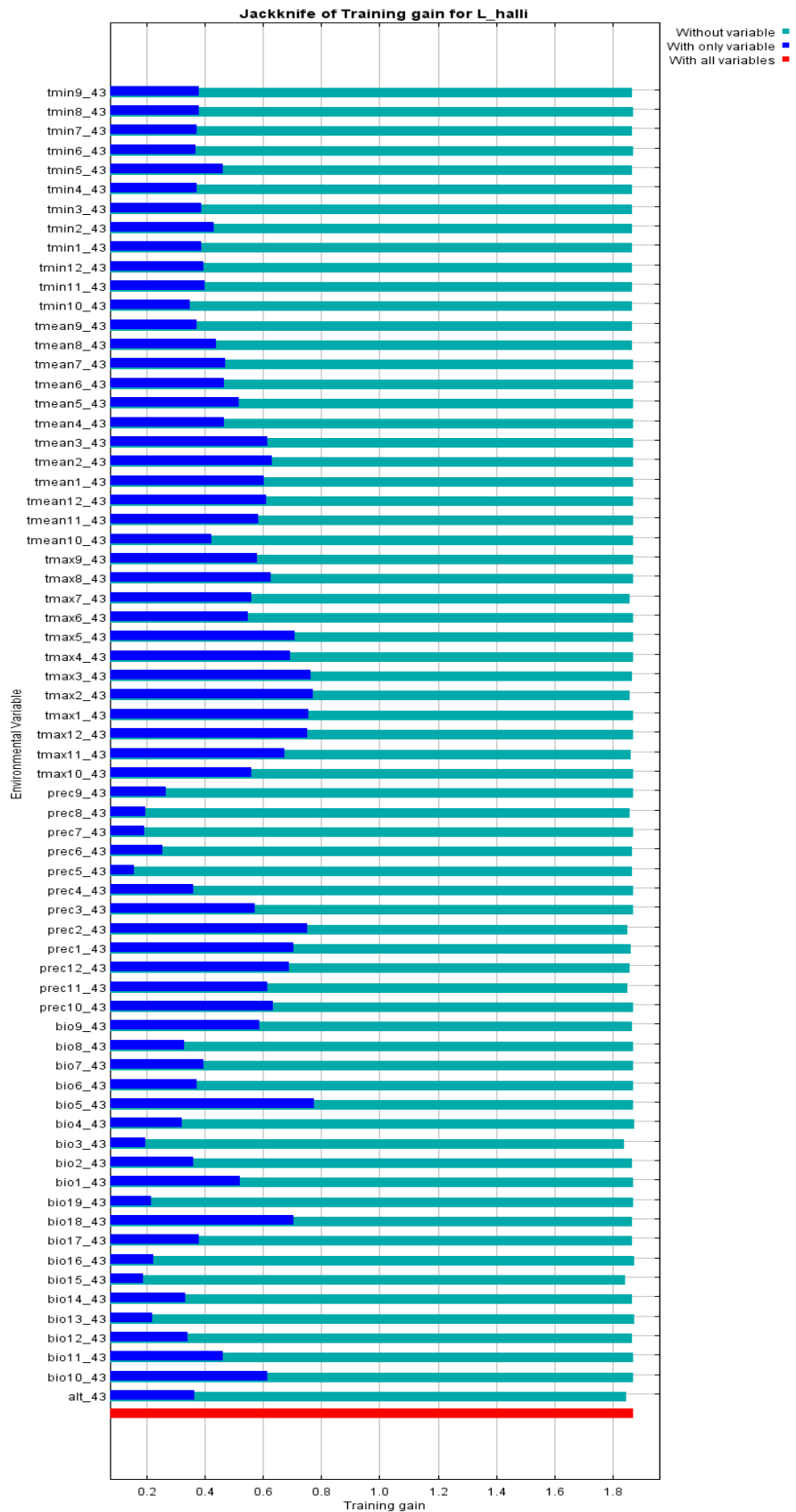


Figura 6.4a: Localidades de registro para *Thylamys pallidior* Thomas en la porción norte de su distribución. Véase Tabla 6.4a por referencias.

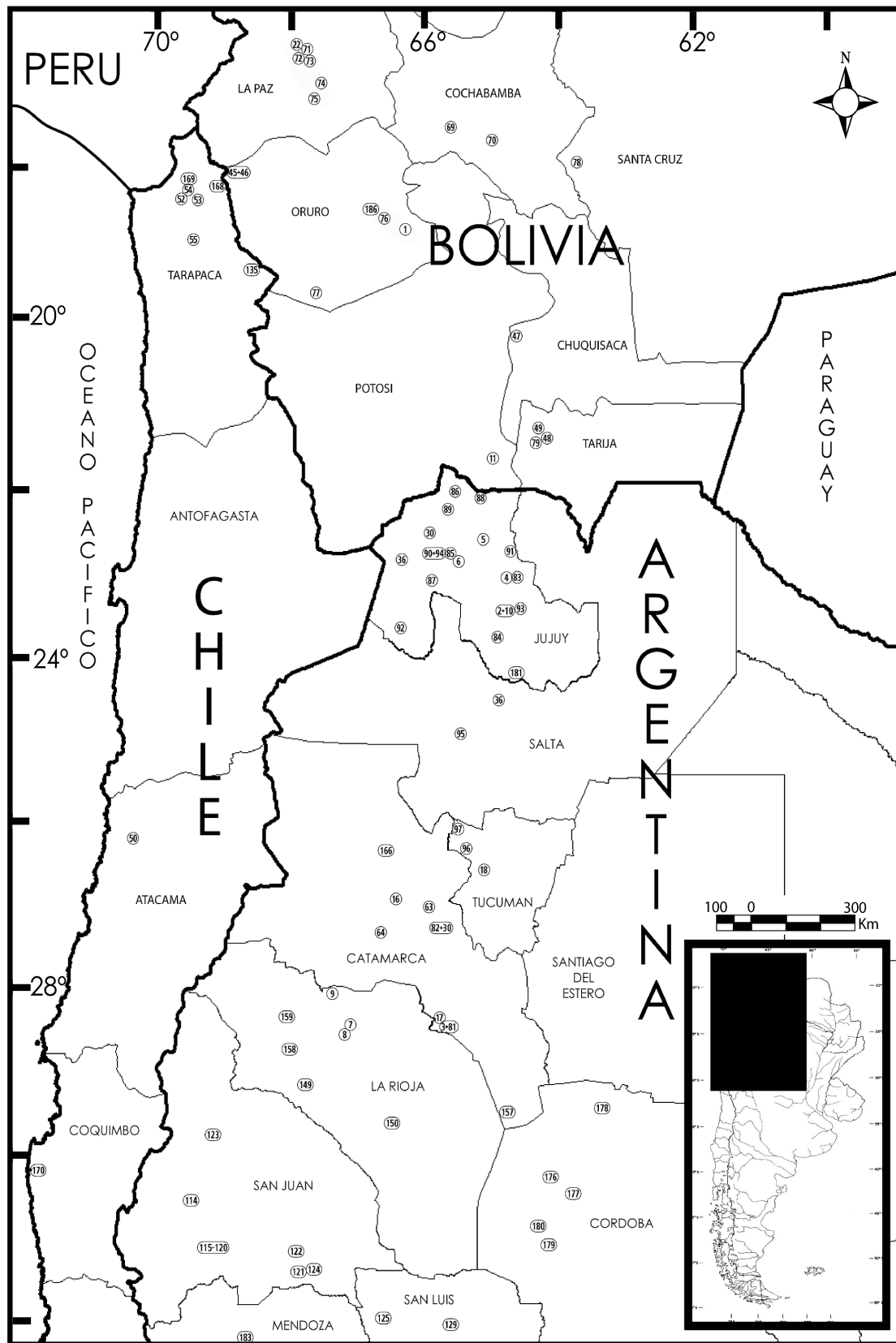


Figura 6.4b: Localidades de registro para *T. pallidior* en la porción sur de su distribución.

Véase Tabla 6.4a por referencias.

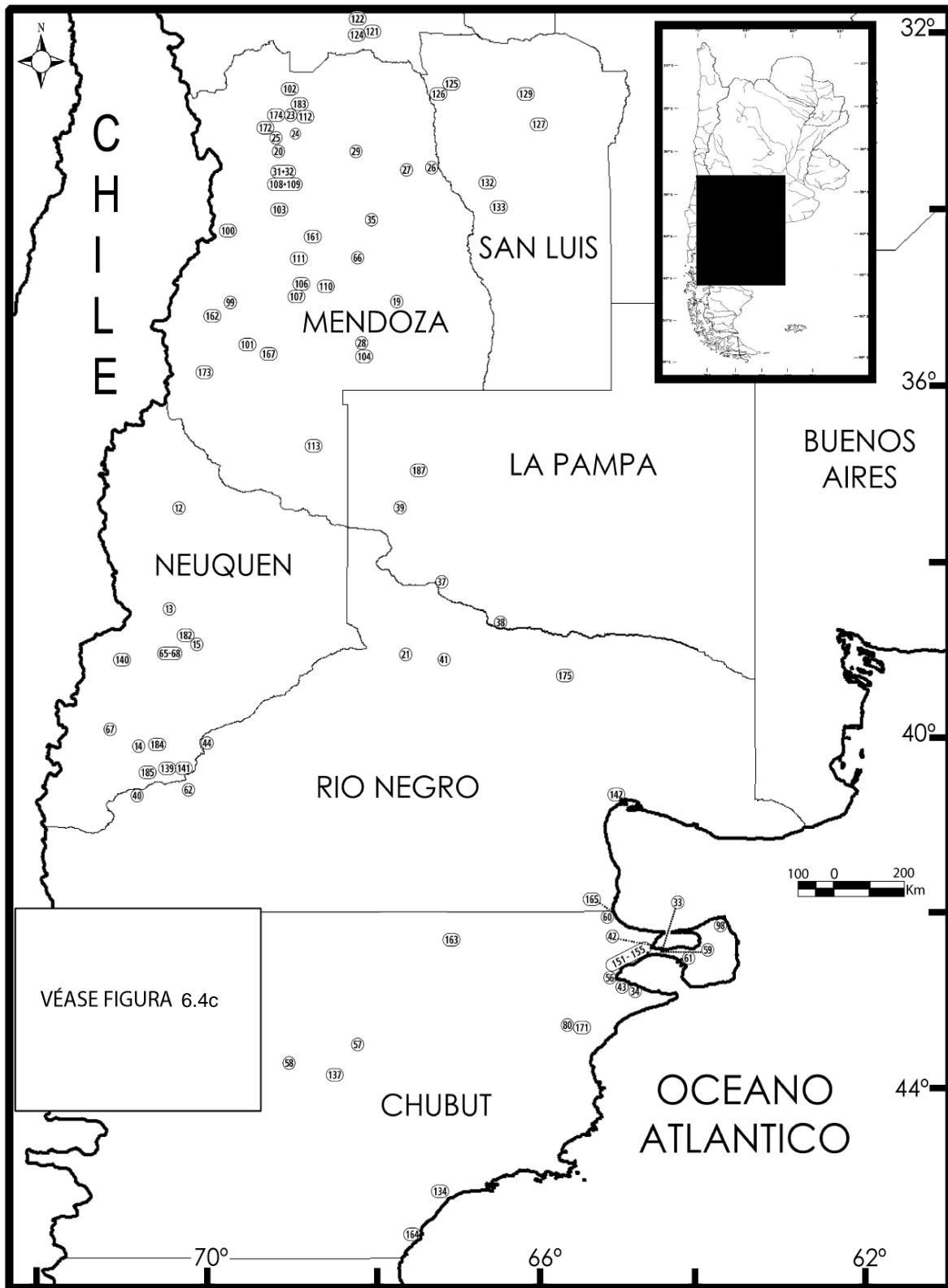


Figura 6.4c: Detalle de localidades de registro para *T. pallidior* en el noroeste del Chubut.

Véase Tabla 6.4a por referencias.

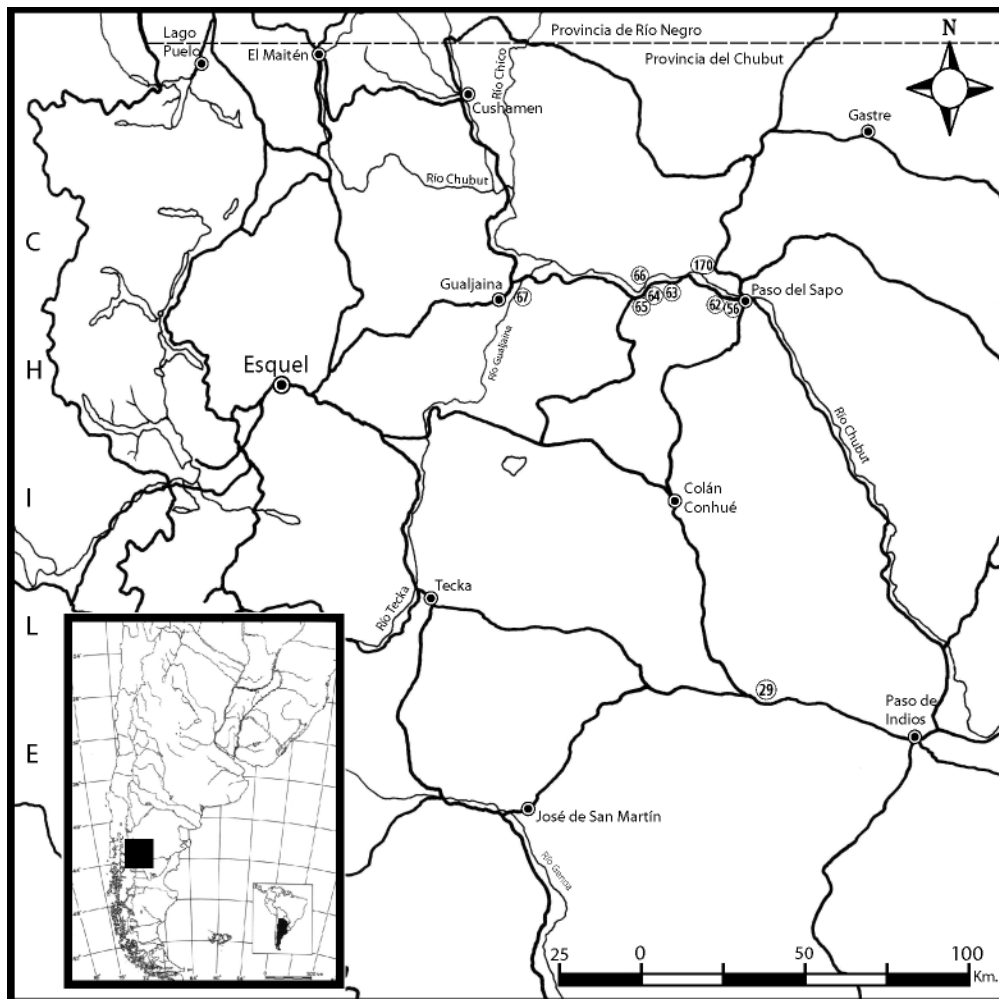


Figura 6.4d: Registros históricos para *T. pallidior* ordenados por década y país.

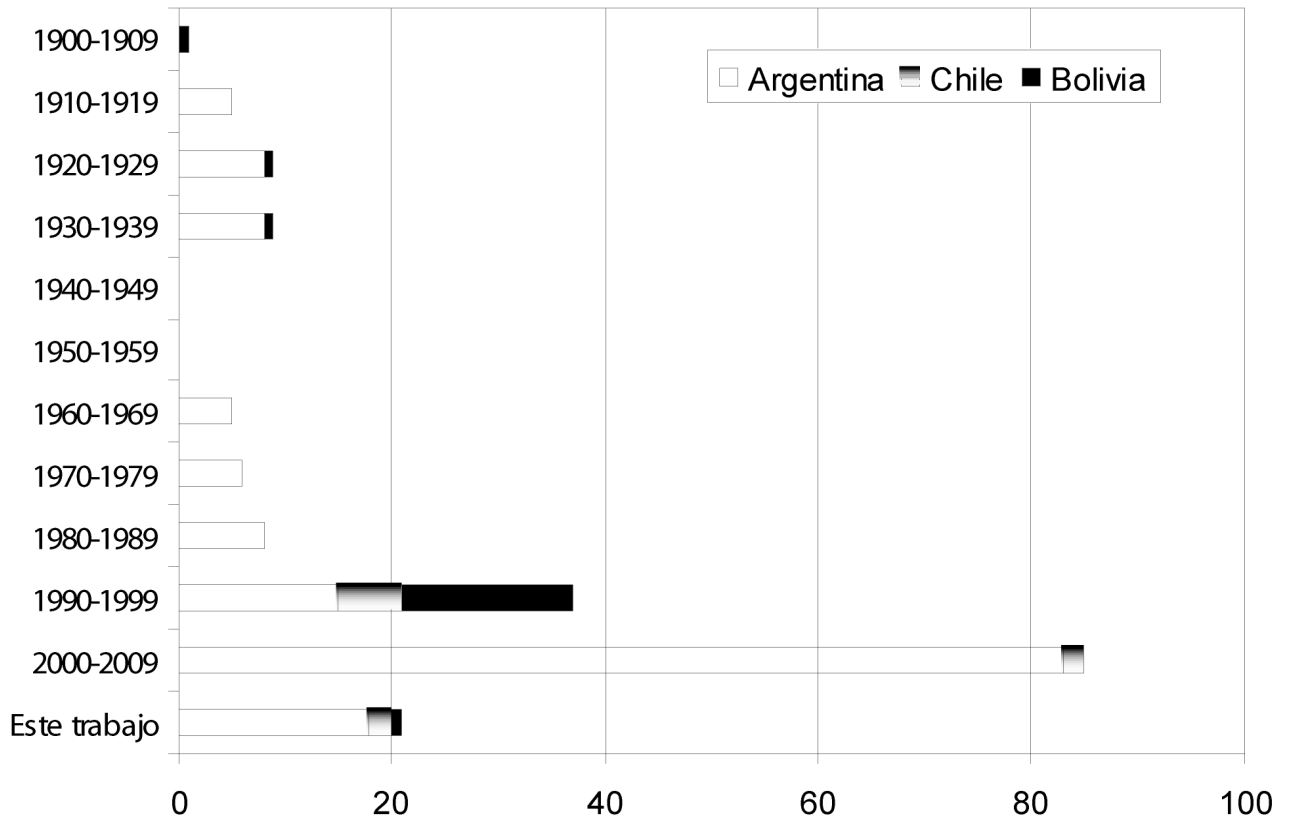
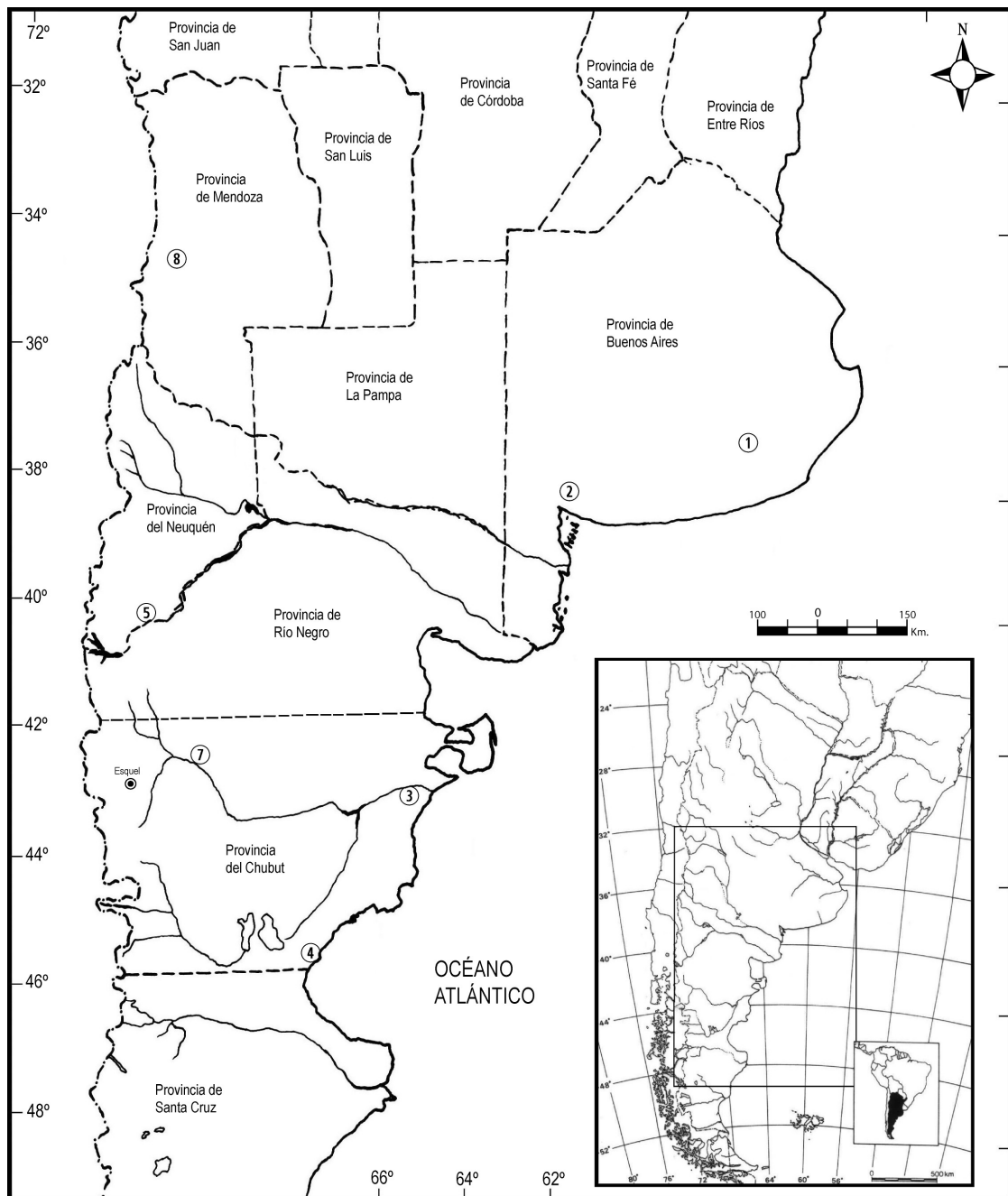
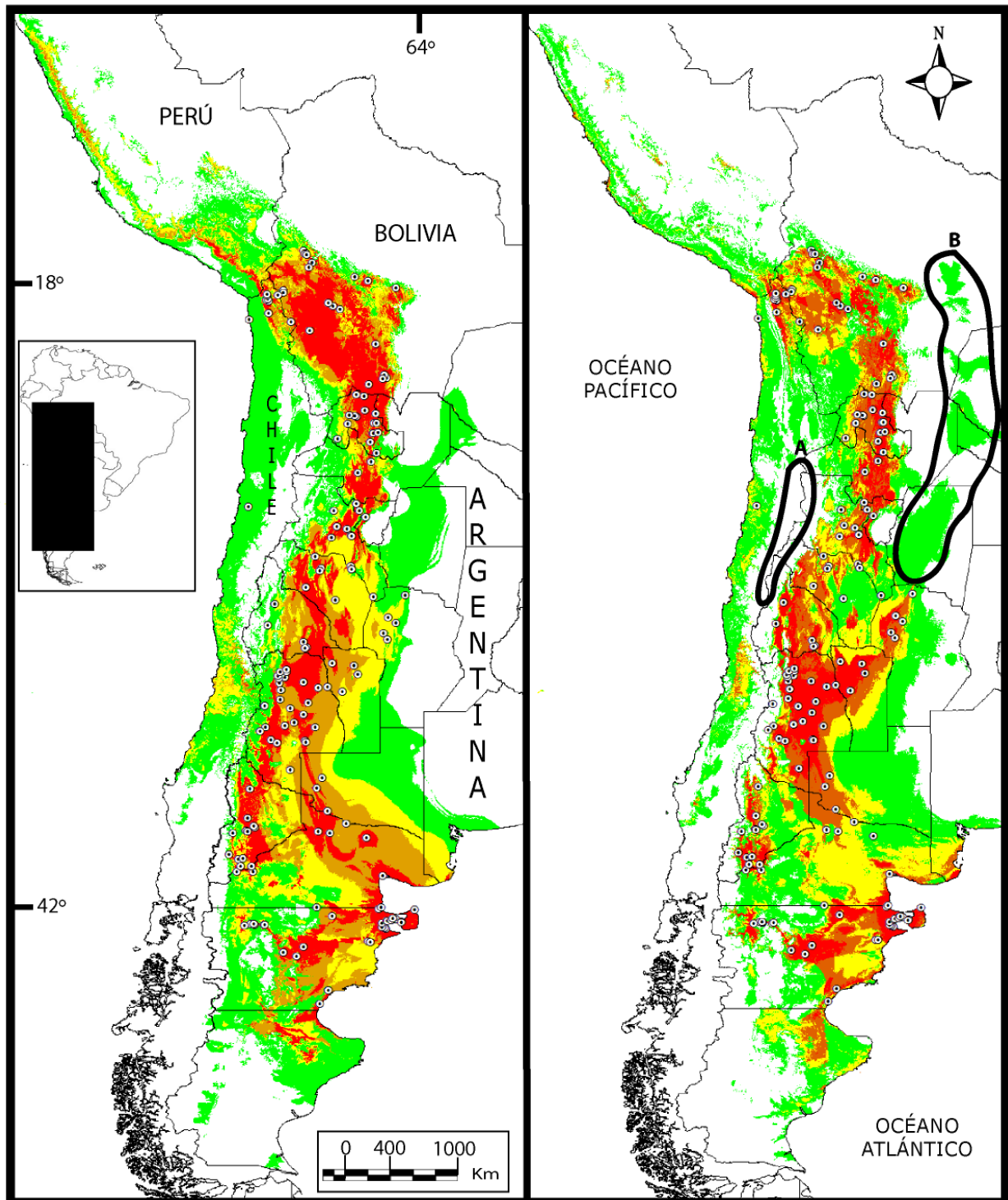


Figura 6.4e: Localidades de registro con restos fósiles para el género *Thylamys* en Patagonia y provincia de Buenos Aires. Véase Tabla 6.4b por referencias.



Figuras 6.4f (izquierda) y 6.4g (derecha): Distribución geográfica potencial para *T. pallidior* generadas a partir de todas las localidades desde 1965 y capas climáticas seleccionadas y (izq), y usando todas las capas climáticas (derecha). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).



Figuras 6.4h (izquierda) y 6.4i (derecha): Distribución geográfica potencial para *T. pallidior* generadas a partir de las capas climáticas seleccionadas y solo las localidades patagónicas sin mendoza (con la pampa y río negro) (izq) y todas las localidades desde Mendoza hacia el sur (derecha). Véase el texto por referencias. MaxEnt produce predicciones con valores continuos entre 0 y 100, que corresponden por color a cinco niveles de predicción: rojo (100-51); naranja (50-26); amarillo (25-11); verde (10-2); blanco (1-0).

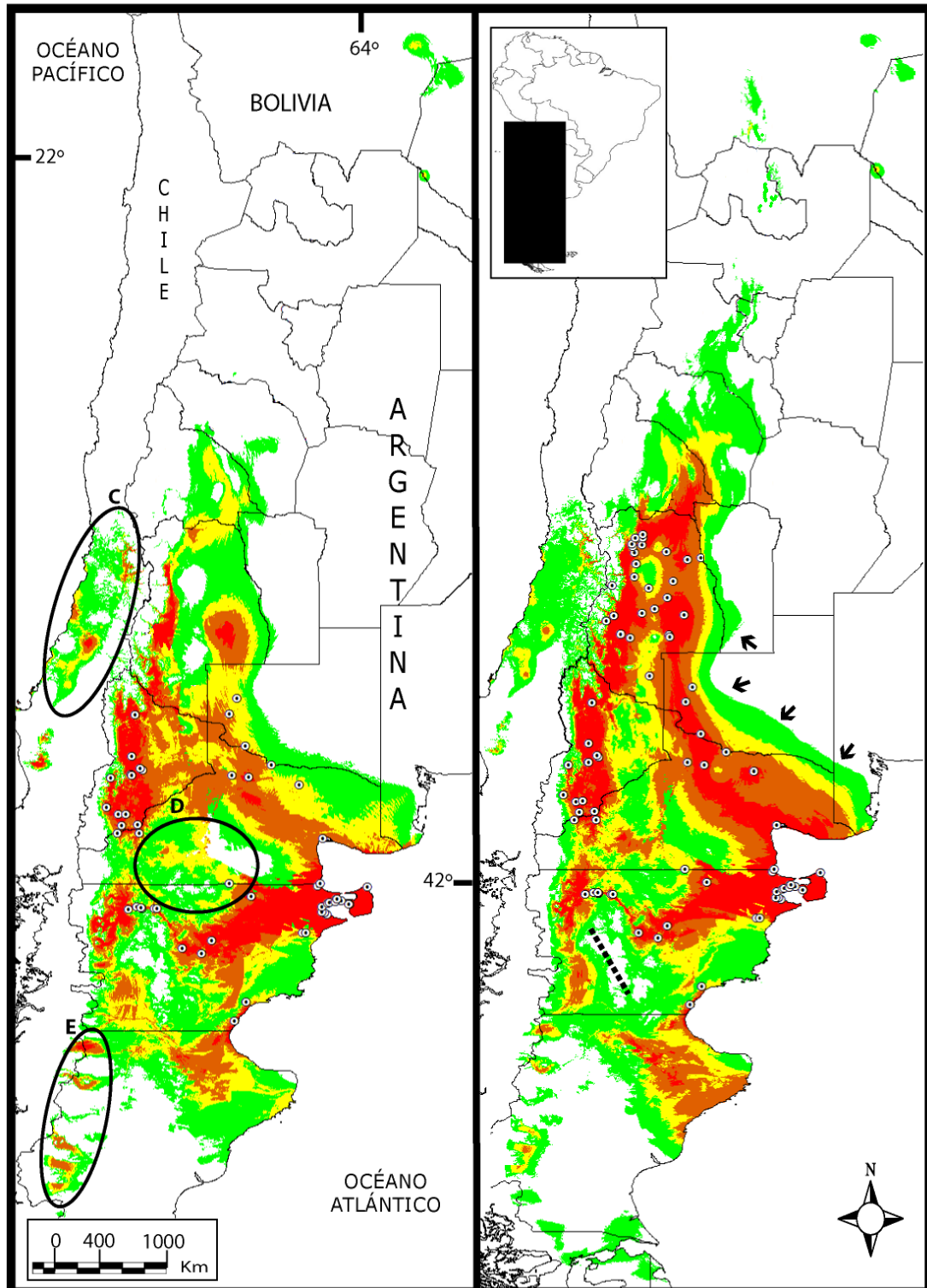


Figura 6.4j: valores de ganancia (“*training gain*”) de cada una de las variables bioclimáticas usadas para modelar la distribución de *T. pallidior*, teniendo en cuenta todos los datos de registro desde 1965. Véase la Tabla 6.0 en referencia a las variables bioclimáticas.

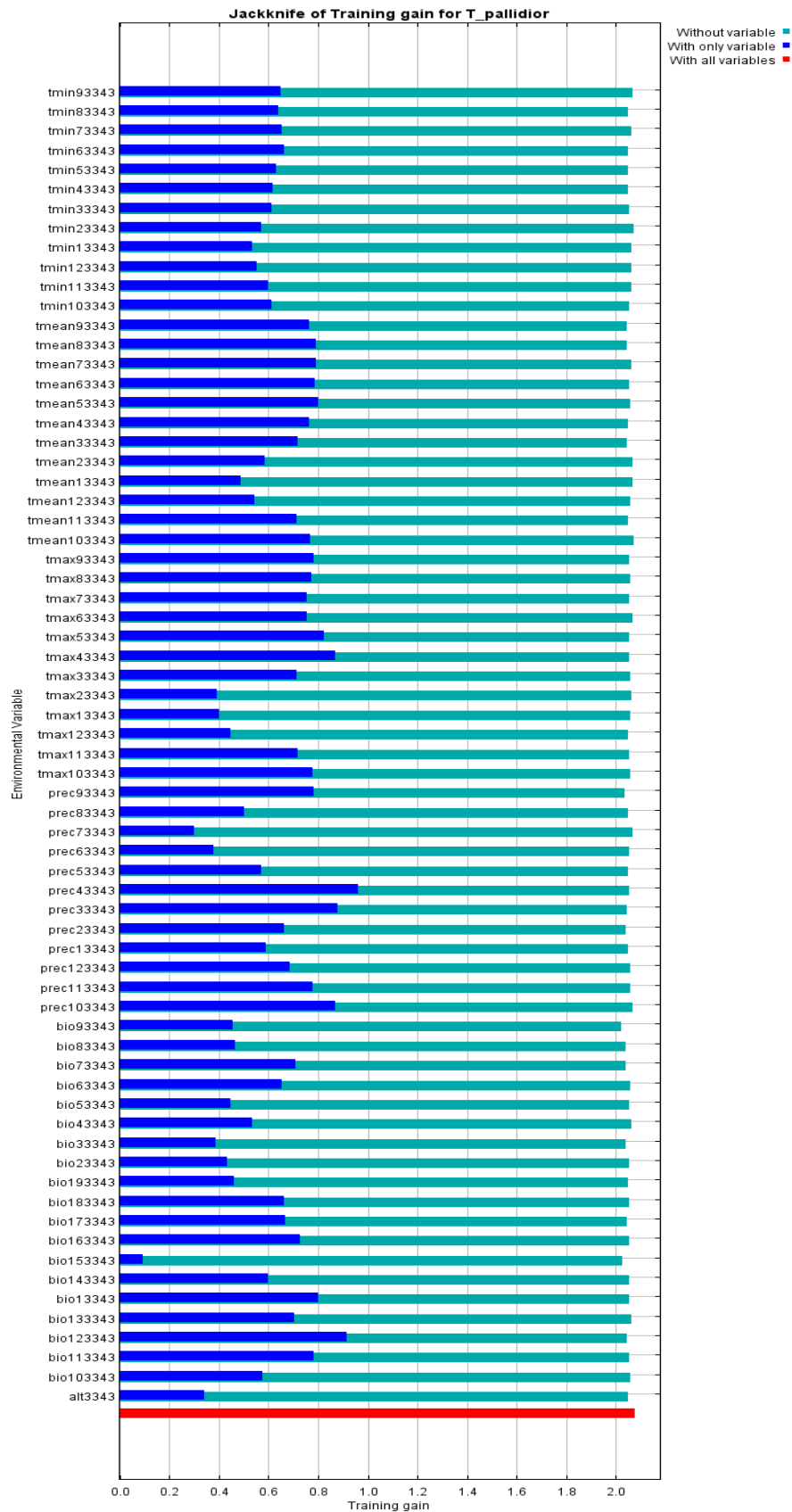


Figura 6.5: Áreas a prospectar para detectar la presencia o no de *D. gliroides* (A) y *R. raphanurus* (B). Las flechas indican zonas potenciales de avance de las especies, desde las zonas de mayor valor predictivo (rojo). Véase el texto por referencias.

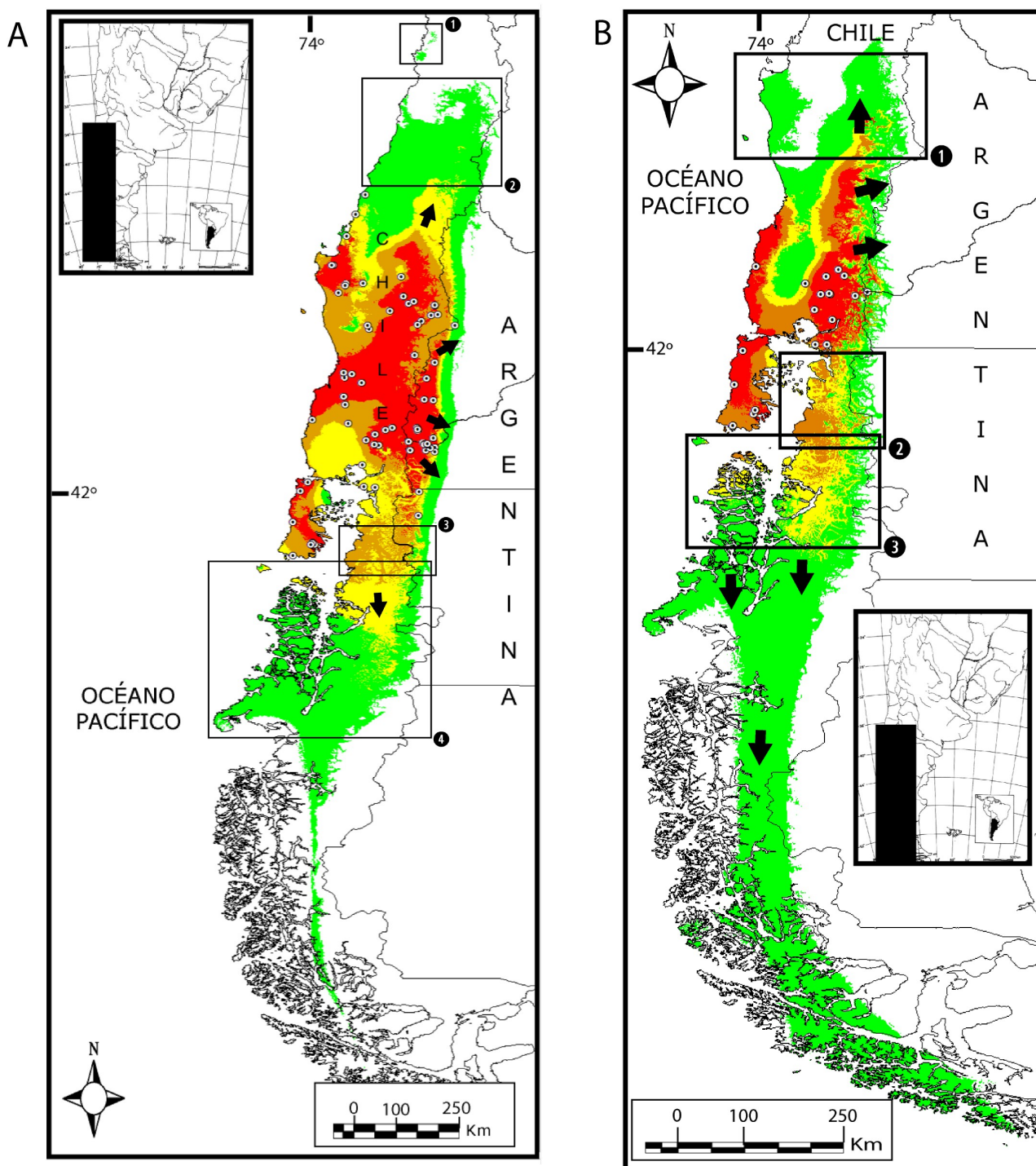


Figura 6.6: Áreas a prospectar para detectar la presencia o no de *L. halli* (A) y *T. pallidior* (B). Las flechas indican zonas potenciales de avance de las especies, desde las zonas de mayor valor predictivo (rojo). Véase el texto por referencias.

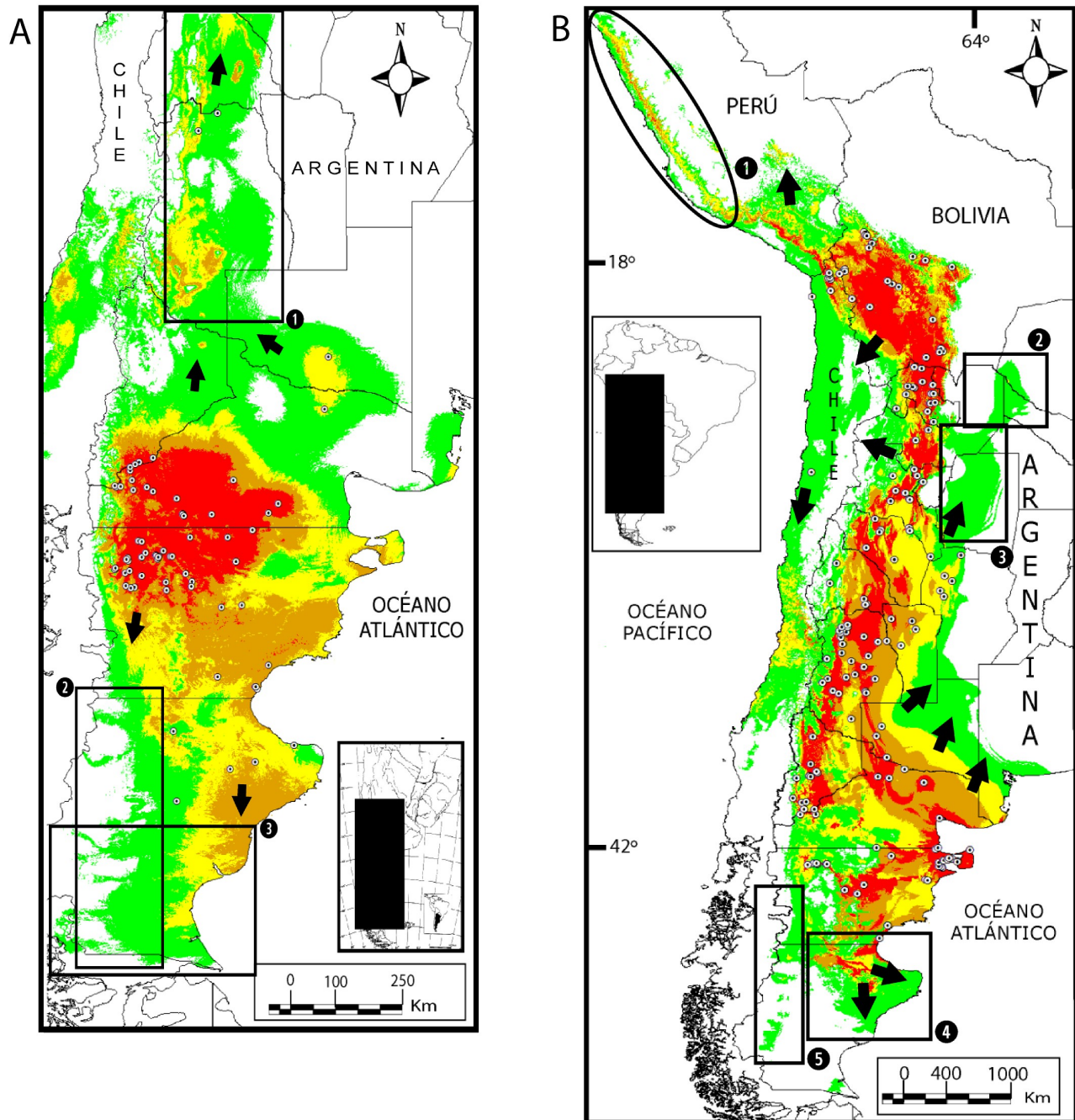


Figura 7.1a: Distribución de *D. gliroides* en función del esquema de Ecoregiones (Osion et al., 2001). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

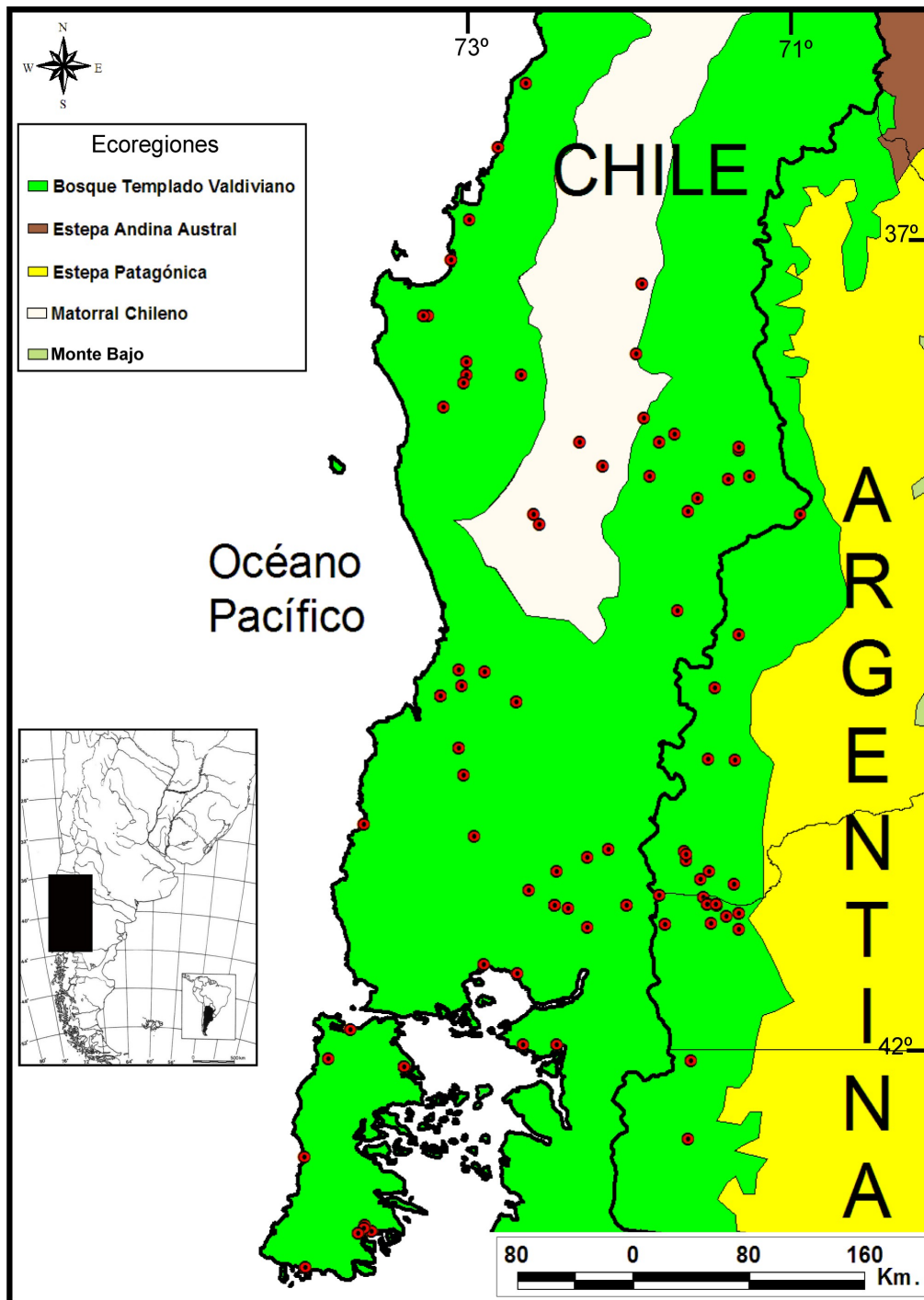


Figura 7.1b: Distribución de *D. gliroides* en función del esquema de Tipos Forestales para la Eco región Valdiviana zona norte (Lara et al., 1999). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

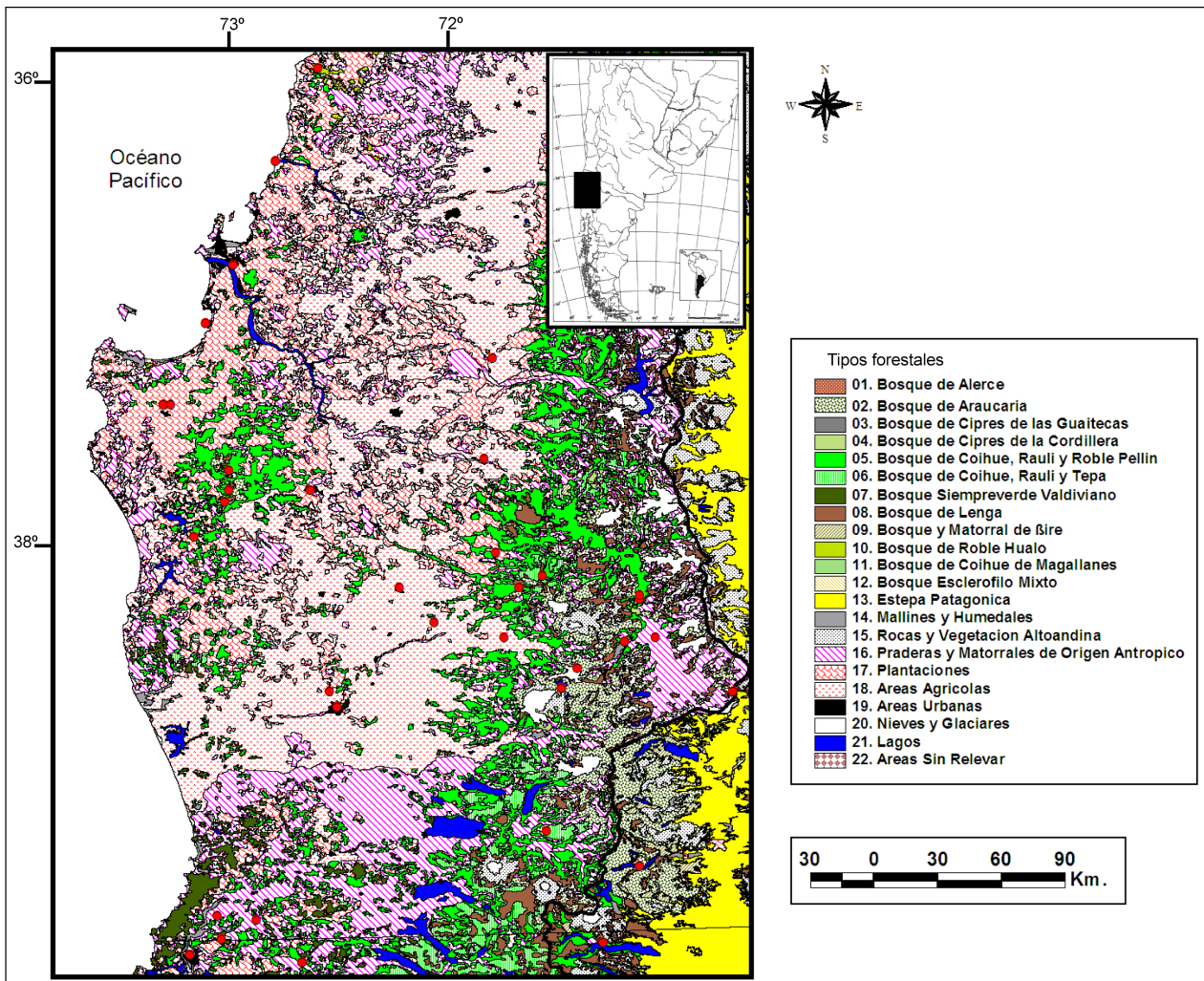


Figura 7.1c: Distribución de *D. gliroides* en función del esquema de Tipos Forestales para la Eco región Valdiviana zona centro (Lara et al., 1999). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

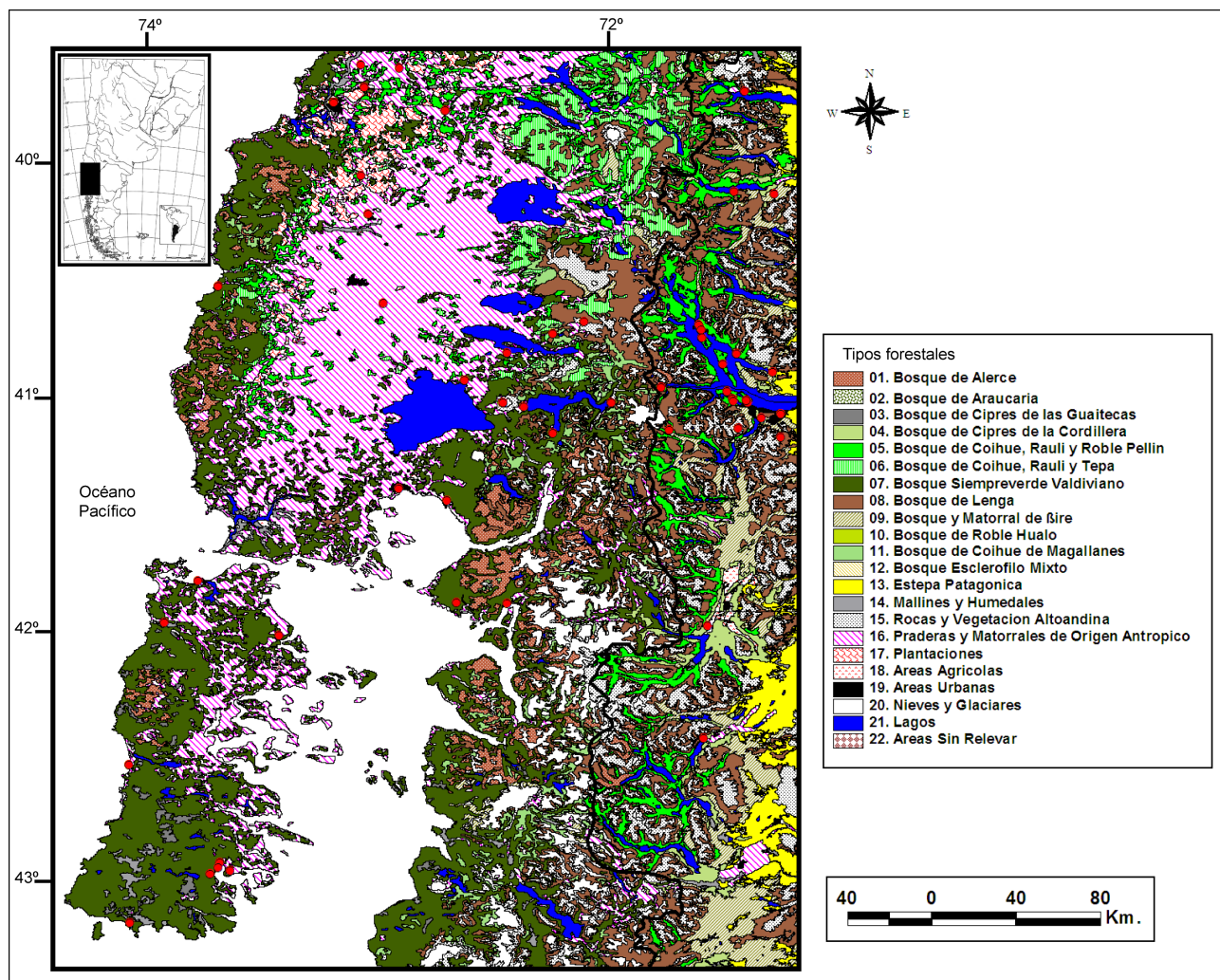


Figura 7.1d: Localidades de registro para *D. gliroides* y áreas protegidas de Argentina (amarillo) y Chile (violeta). Con círculos se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

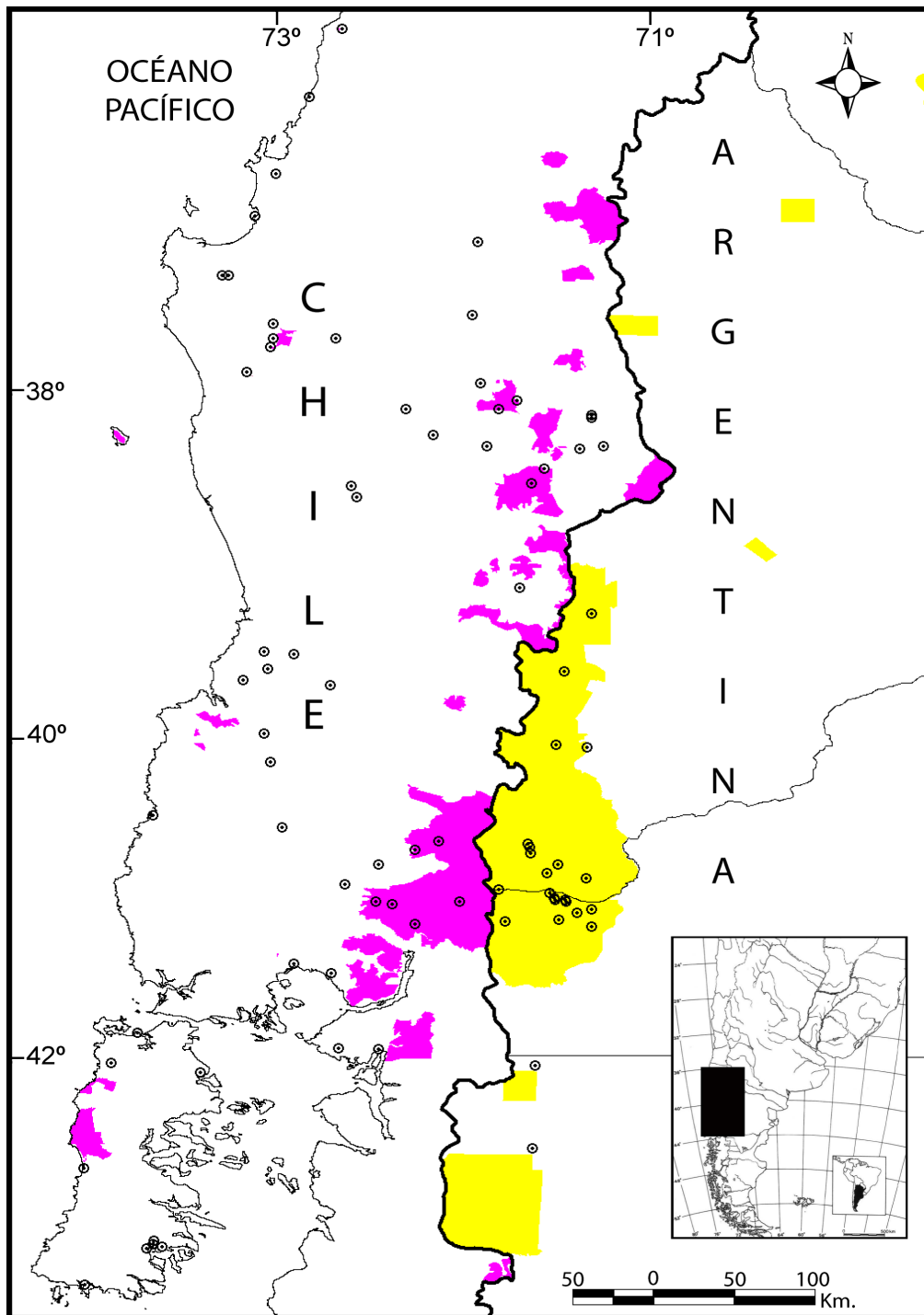


Figura 7.2a: Distribución de *R. raphanurus* en función del esquema de Ecoregiones (Osion et al., 2001). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

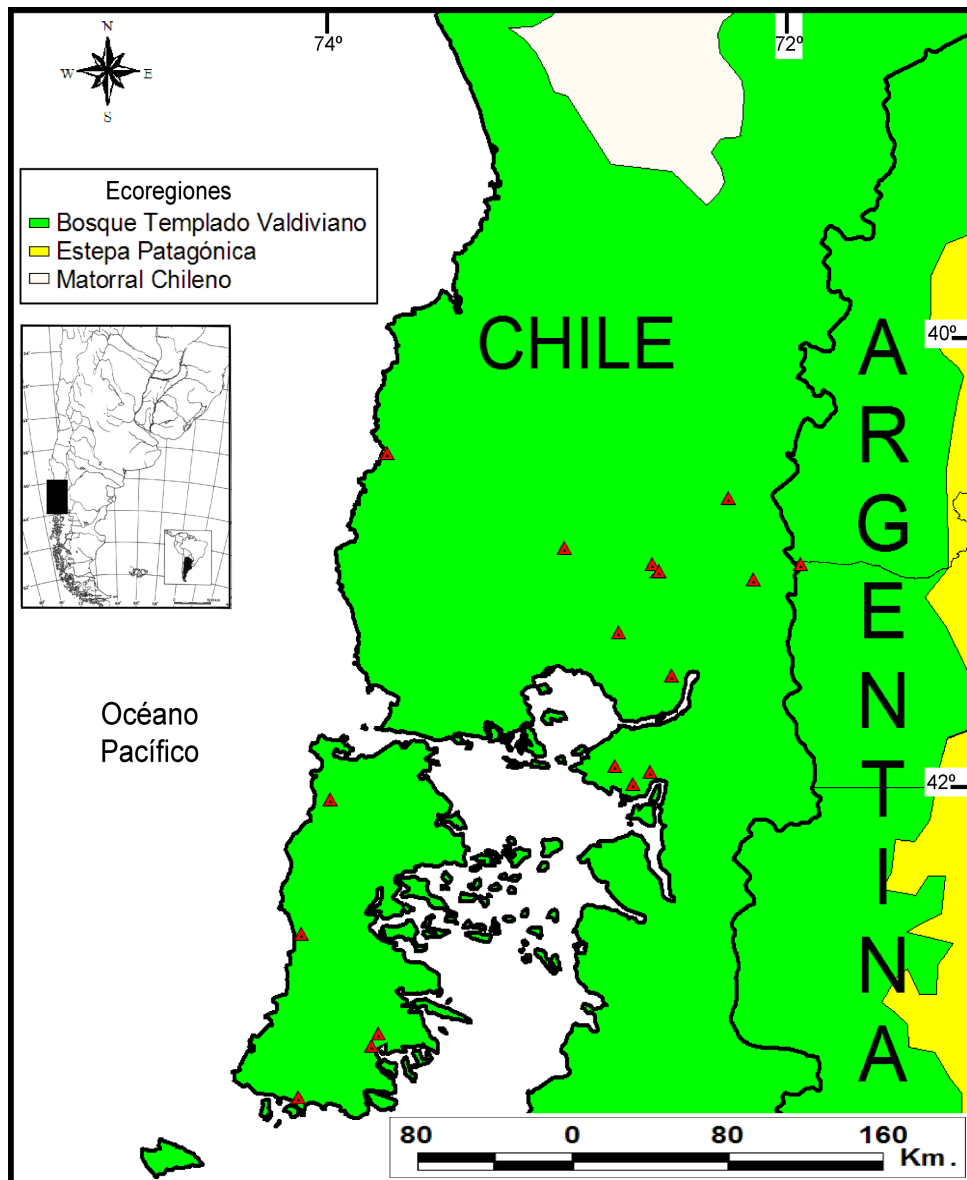


Figura 7.2b: Distribución de *R. raphanurus* en función del esquema de Tipos Forestales para la Ecoregión Valdiviana zona centro (Lara et al., 1999). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

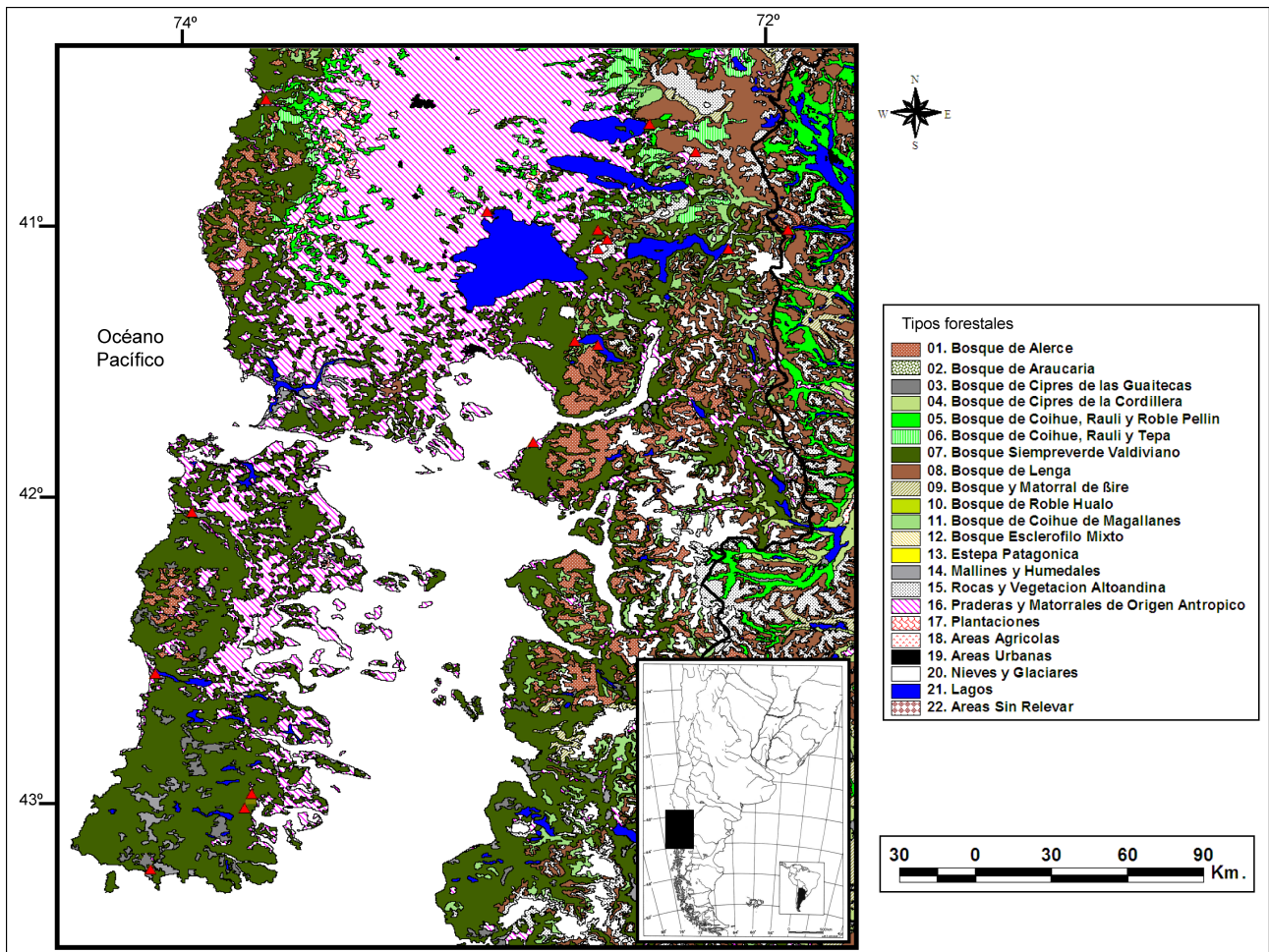


Figura 7.2c: Localidades de registro para *Rhyncholestes raphanurus* y áreas protegidas de Argentina (amarillo) y Chile (violeta). Se detallan con cuadrados las localidades de acuerdo a la Tabla 6.2a.

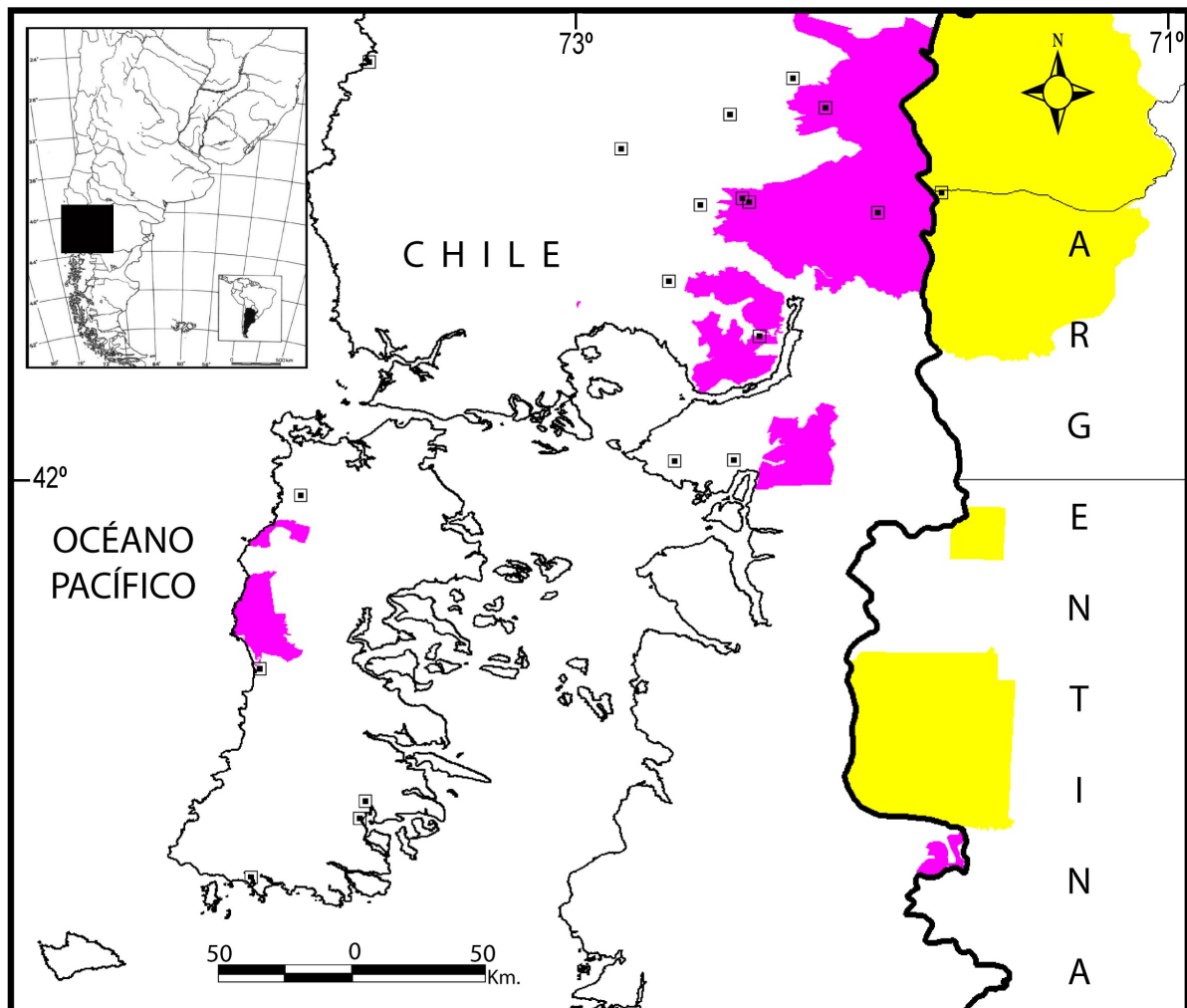


Figura 7.3a: Distribución de *L. halli* en función del esquema de Ecoregiones (Oslon et al., 2001). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.3a.

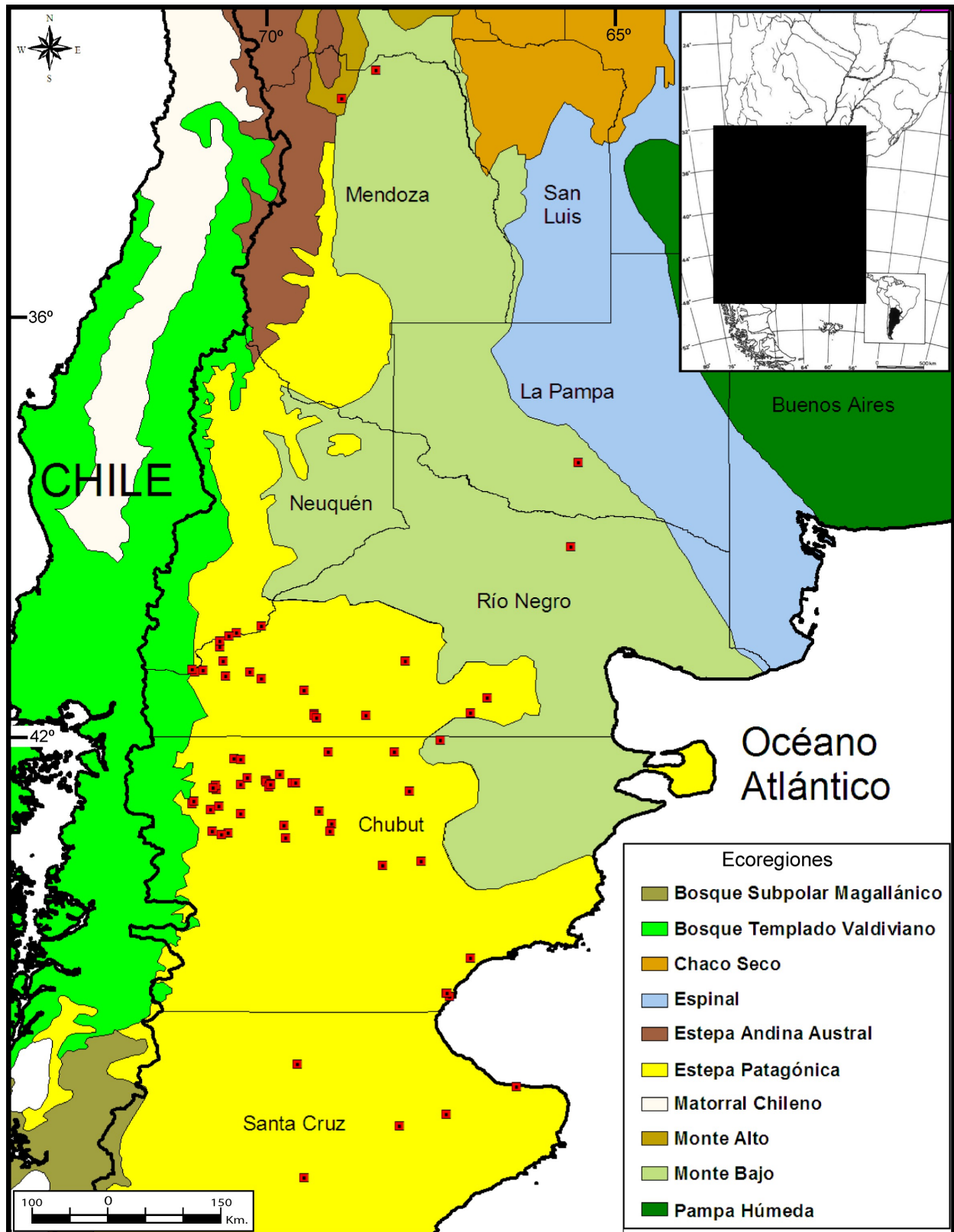


Figura 7.3b: Distribución de *L. halli* en función del esquema de Unidades de Vegetación extra andina (León et al., 1998). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.3a.

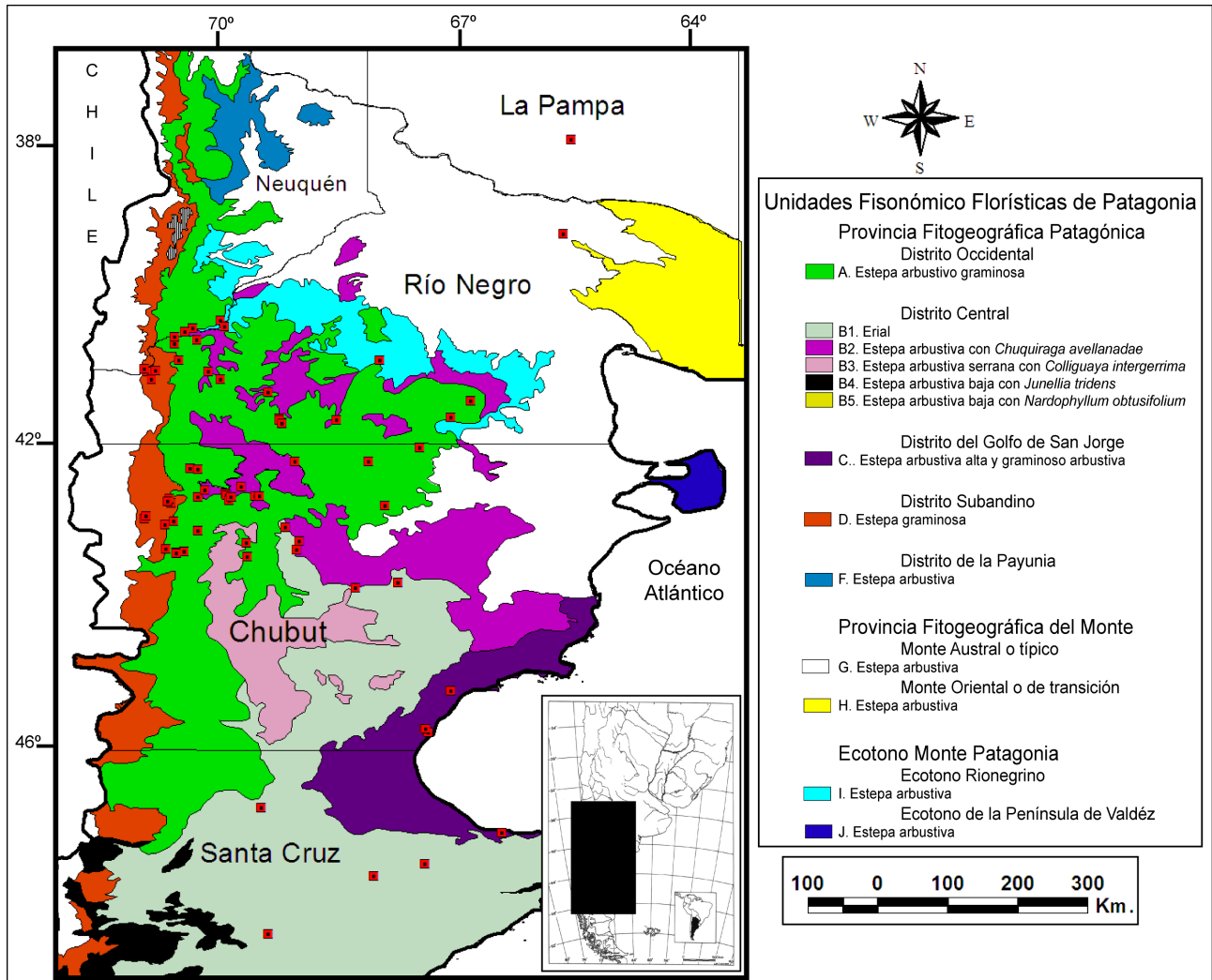


Figura 7.3c: Localidades de registro para *Lestodelphys halli* y áreas protegidas de Argentina (amarillo) [y Chile (violeta)]. Se detallan con asteriscos las localidades de acuerdo a la Tabla 6.3a.

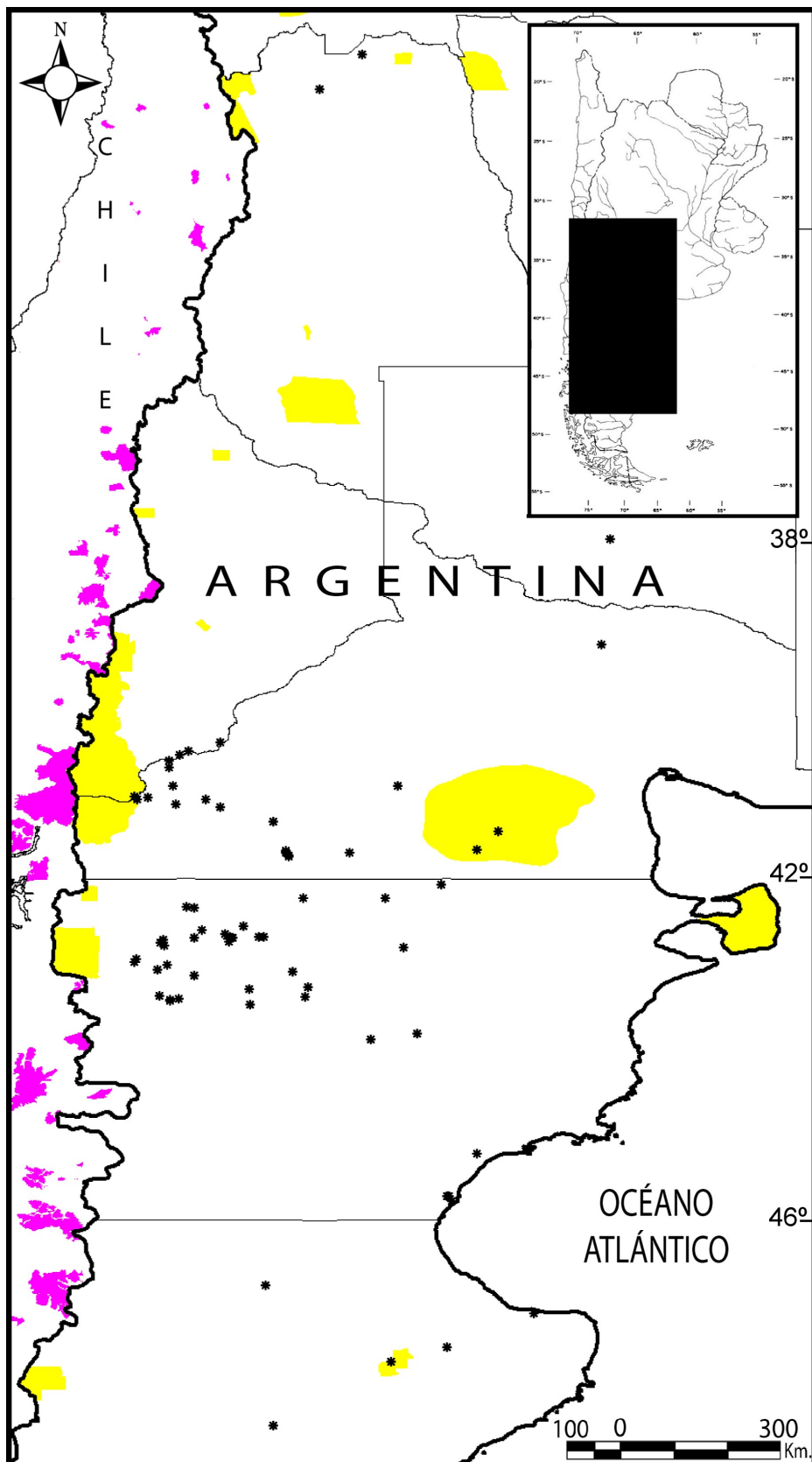


Figura 7.4a: Distribución de *T. pallidior* en función del esquema de Ecoregiones (Osion et al., 2001). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.4a.

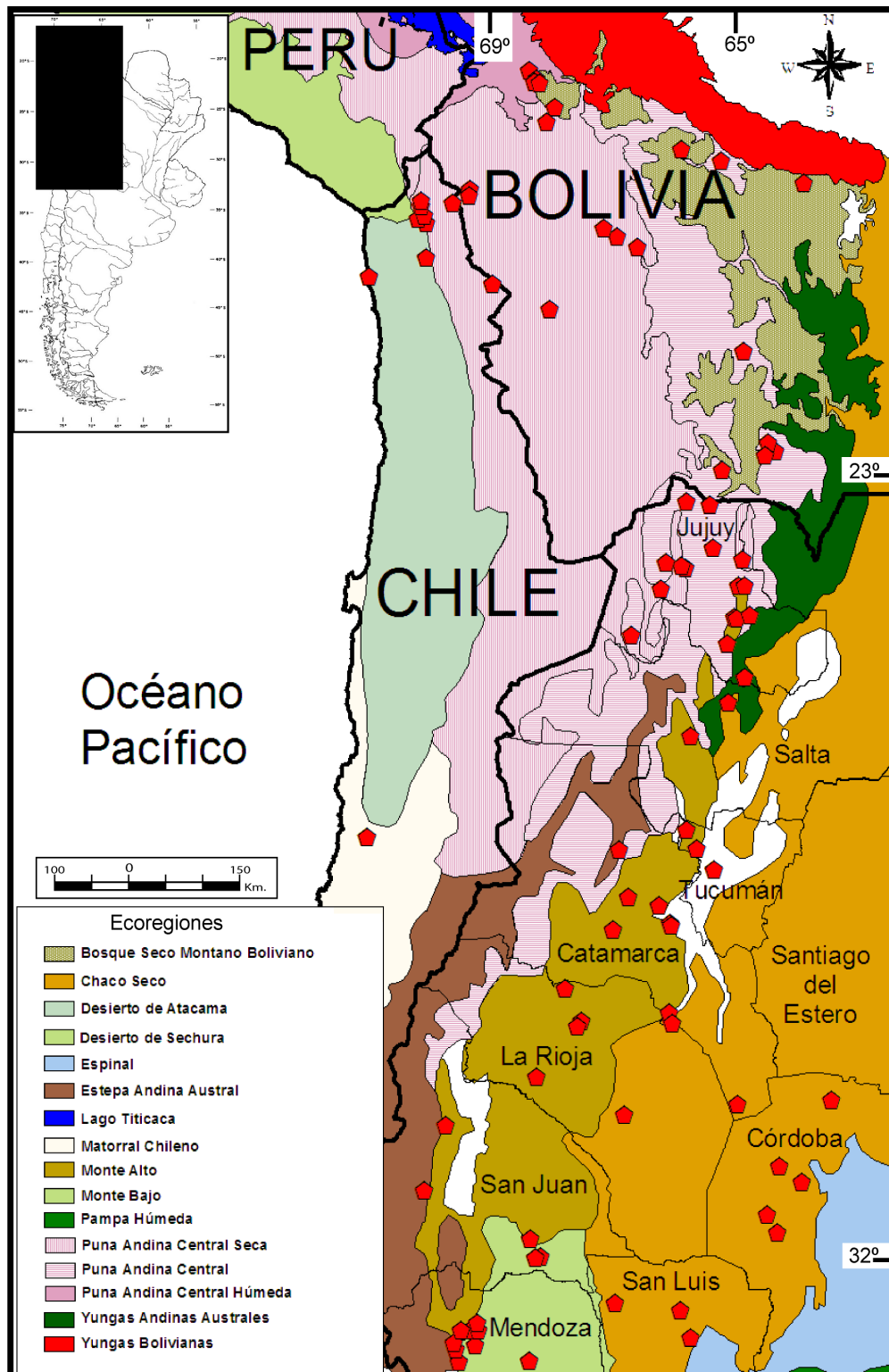


Figura 7.4b: Distribución de *T. pallidior* en función del esquema de Ecoregiones (Osion et al., 2001). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.4a.

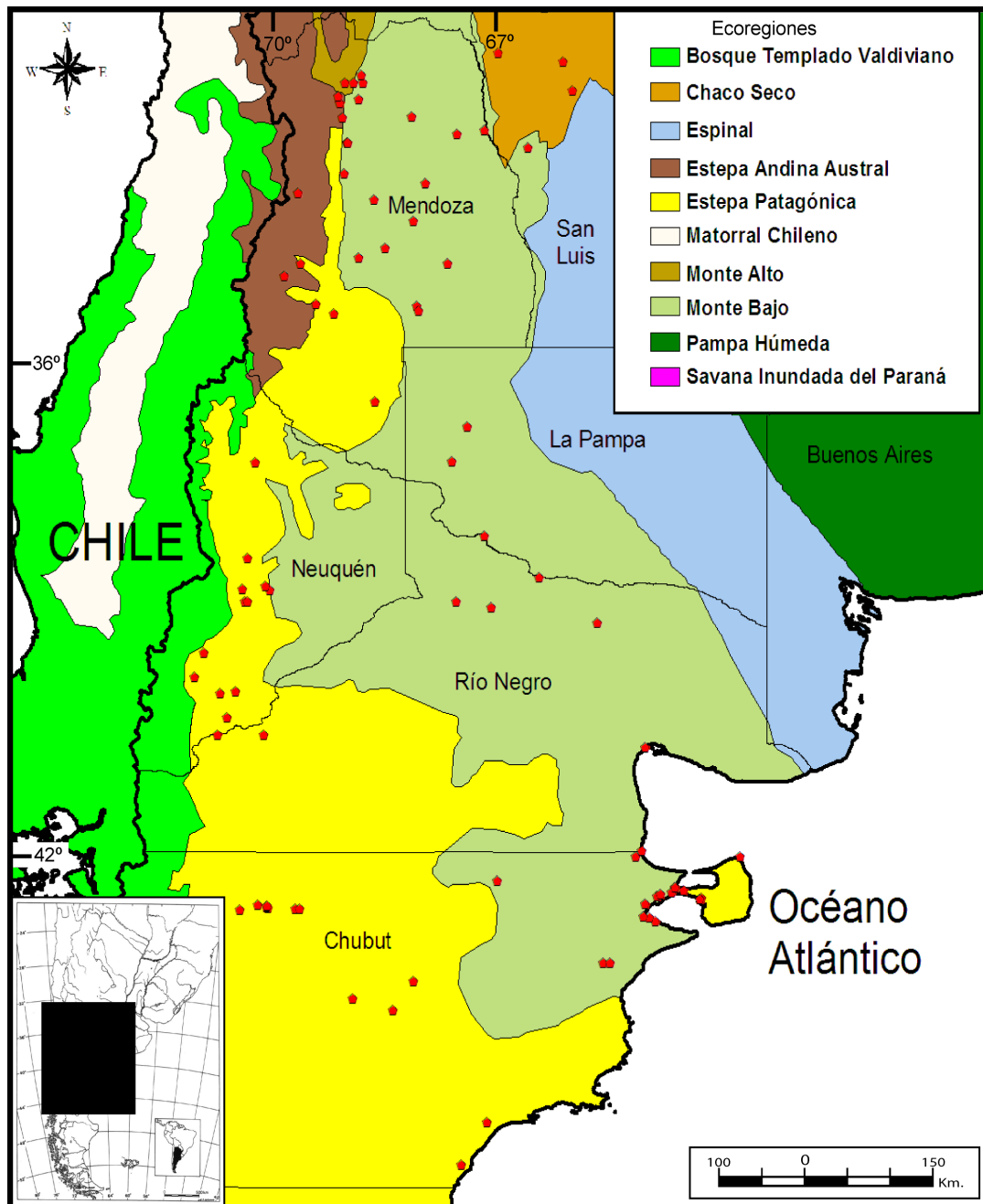


Figura 7.4c: Distribución de *T. pallidior* en función del esquema de Unidades de Vegetación extra andina (León et al., 1998). En rojo se detallan las localidades de acuerdo a la Tabla 6.4a.

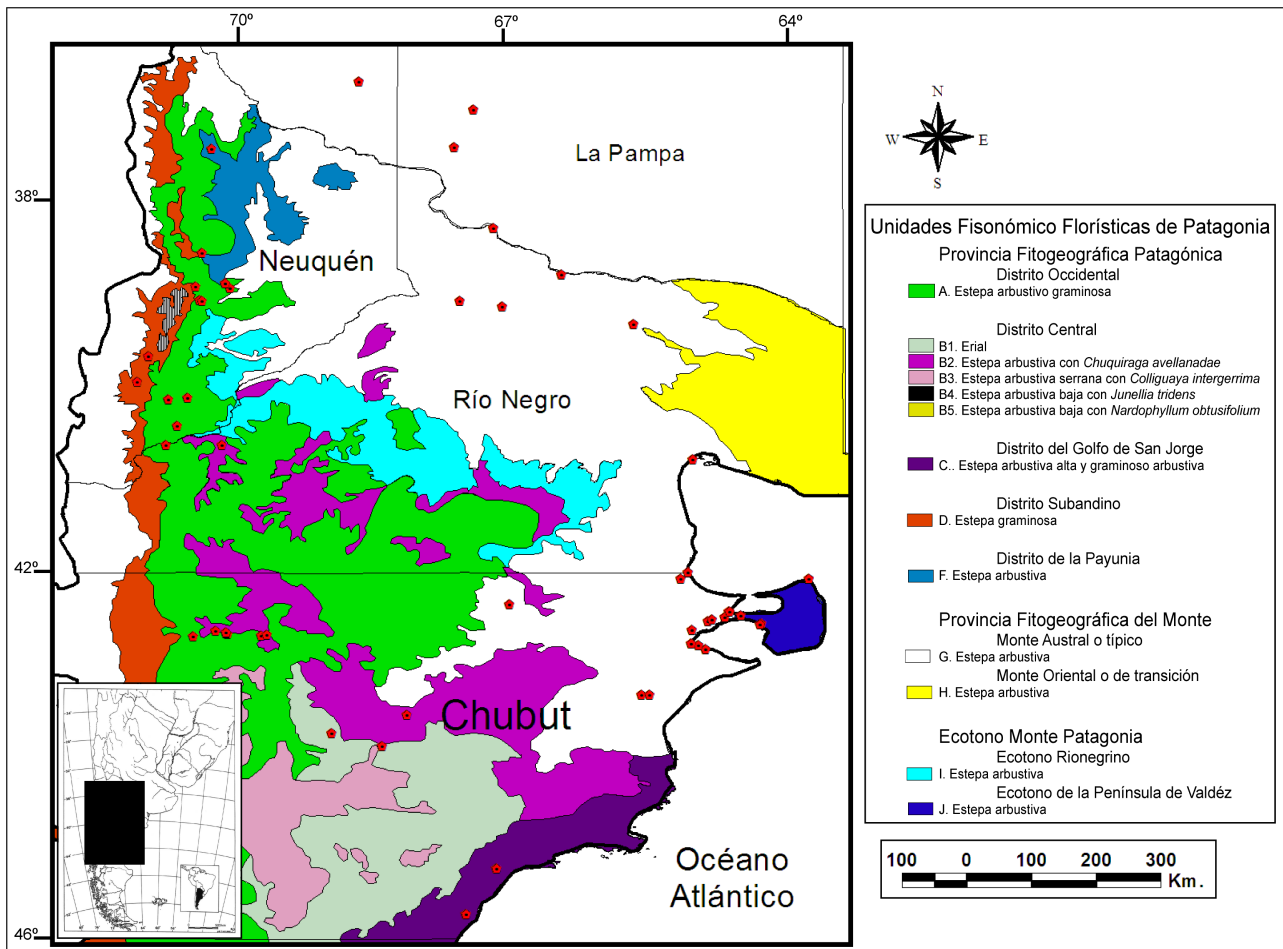


Figura 7.4a (izquierda) y 7.4b (derecha): Localidades de registro para *Thylamys pallidior* y áreas protegidas de Argentina (amarillo) Bolivia (verde) y Chile (violeta). Se detallan con rombos las localidades de acuerdo a la Tabla 6.4a.

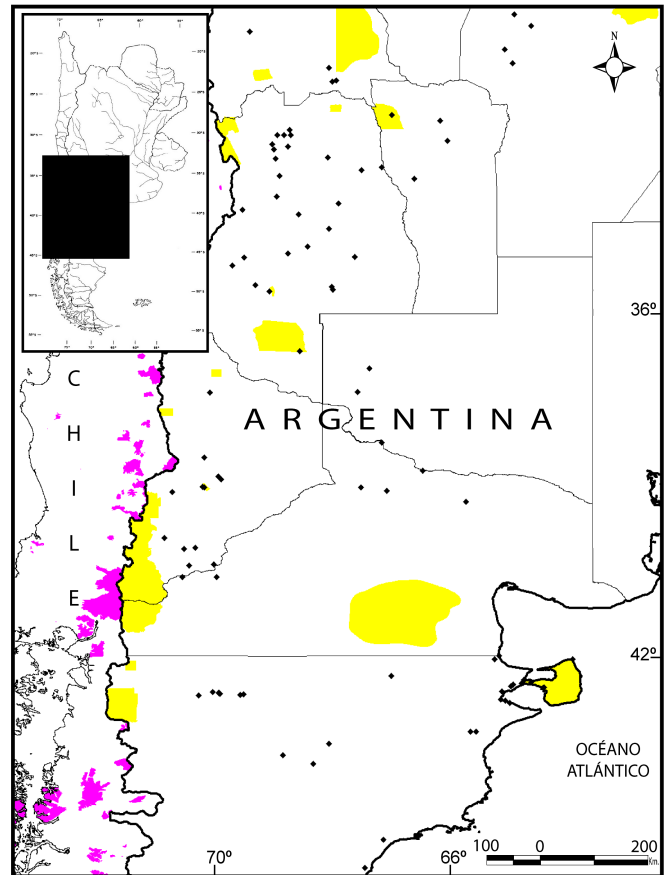
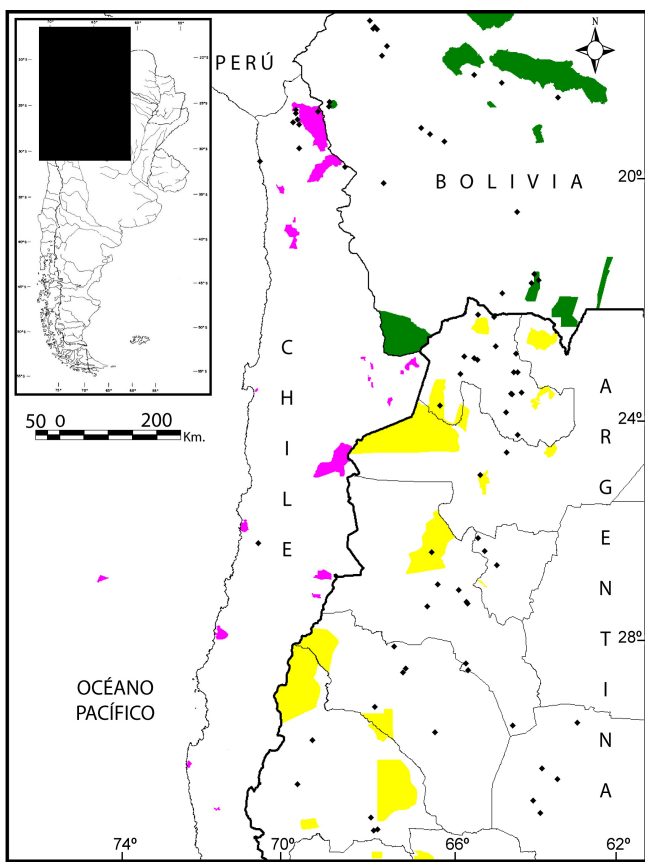


Figura 7.5a: Distribución de las especies del género *Thylamys* y ecoregiones de la porción norte de Argentina.

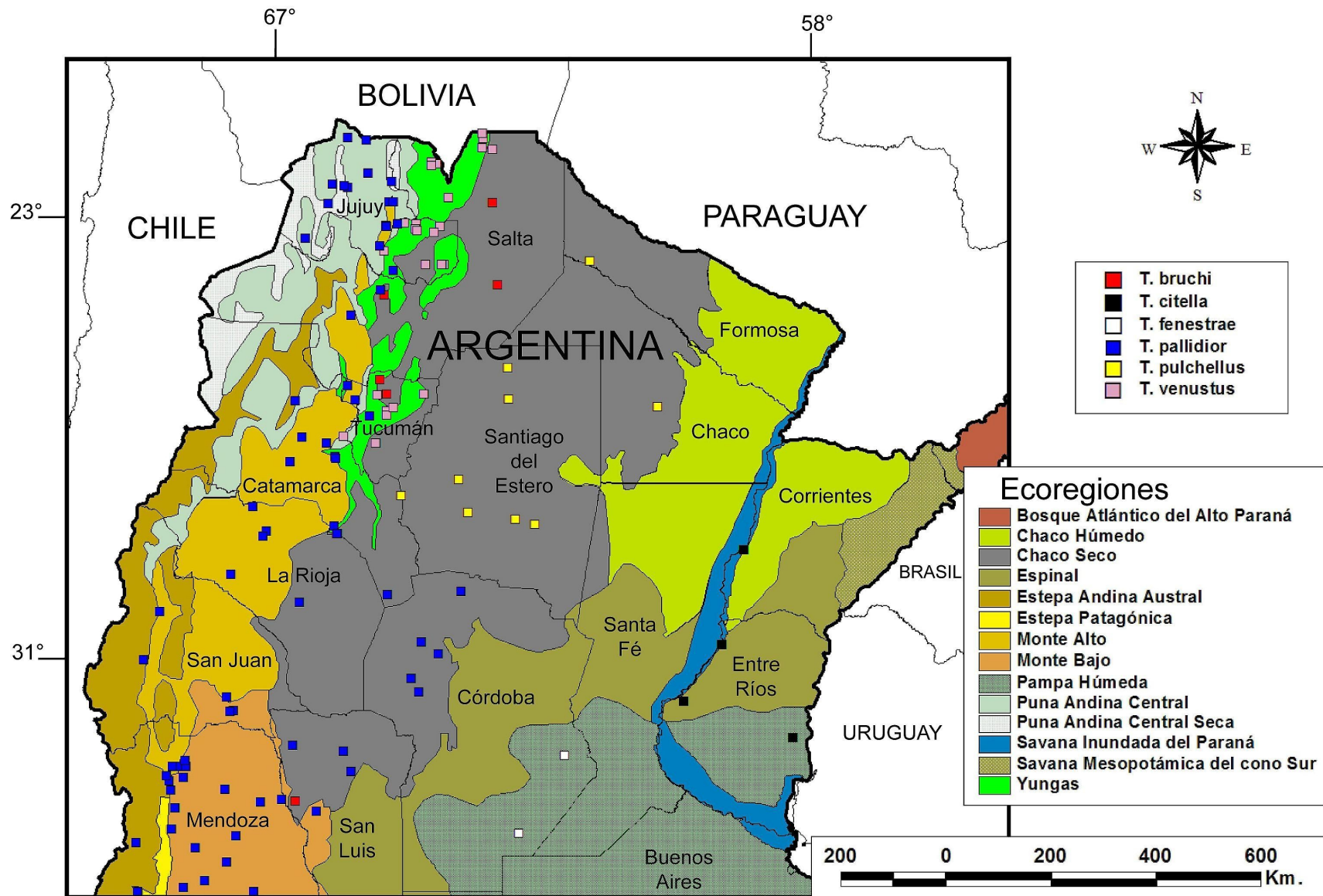


Figura 7.5b.: Distribución de las especies del género *Thylamys* y ecoregiones de la porción sur de Argentina.

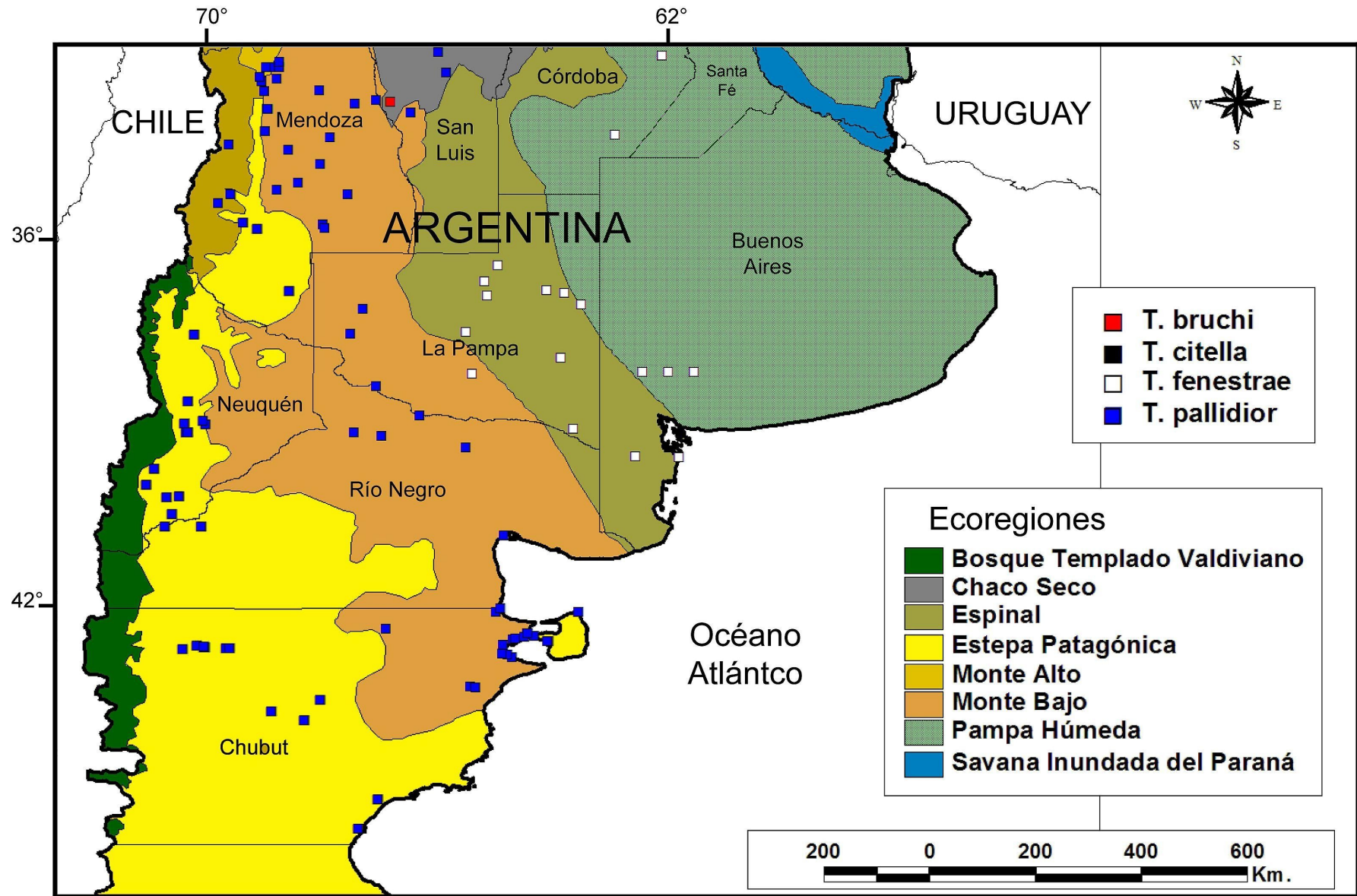


Tabla 3.1.: Esquemas de clasificación para Didelphimorphia.

Simpson, 1945	Ride, 1964	Kirsch, 1977	Szalay, 1982
Infraclass Metatheria	Infraclass Metatheria	Superorden Marsupialia	Infraclass Metatheria
Orden Marsupialia	Superorden Marsupialia	Orden Polyprotodontia	Cohorte Ameridelphia
Superfamilia Didelphoidea	Orden Marsupicarnivora	Suborden Didelphimorphia	Orden Didelphidae
Familia Didelphidae	Superfamilia Didelphoidea	Superfamilia Didelphoidea	Suborden Didelphiformes
Familia Carolameghiniidae	Familia Didelphidae	Familia Didelphidae	Familia Didelphidae
Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Stagodontidae	Familia Microbiotheriidae	Familia Pediomyidae ¹
Familia Borhyaenidae	Familia PEDIOMYIDAE	Familia Stagodontidae	Suborden Borhyaeniformes
Superfamilia Dasyuroidea	Superfamilia Borhyaenoidea	Familia PEDIOMYIDAE	Superfamilia Borhyaenoidea
Familia Dasyuridae	Familia Borhyaenidae	Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Borhyaenidae
Familia Notoryctidae	Familia Thylacosmilidae	Familia Borhyaenidae	Familia Thylacosmilidae
Superfamilia Perameloidea	Familia Necrolestidae	Familia Thylacosmilidae	Superfamilia Caenolestoidea ²
Familia Peramelidae	Superfamilia Dasyuroidea	Familia Necrolestidae	Superfamilia Argyrolagoidea
Superfamilia Caenolestoidea	Familia Dasyuridae	Familia Thylacinidae	Familia Argyrolagidae
Familia Caenolestidae	Familia Thylacinidae	Suborden Dasyuromorphia	Cohorte Australidelphia
Familia Polydolopidae	Orden Paucituberculata	Superfamilia Dasyuroidea	Orden Dromiciopsia
Superfamilia Phalangeroidea	Familia Caenolestidae	Familia Dasyuridae	Familia Microbiotheriidae
Familia Phalangeridae	Familia Polydolopidae	Familia Myrmecobiidae	Orden Dasyurida
Familia Thylacoleonidae	Familia Groeberidae	Suborden Peramelemorphia	Familia Myrmecobiidae
Familia Vombatidae	?Paucituberculata	Superfamilia Perameloidea	Familia Thylacinidae
Familia Macropodidae	Familia Argyrolagidae	Familia Peramelidae	Orden Syndactyla
Familia Diprotodontidae	Orden Peramelina	Familia Thylacomyidae	Suborden Syndactyliformes
	Familia Peramelidae	Suborden Notoryctemorphia	Superfamilia Notoryctoidea
	Orden Diprotodontia	Superfamilia Notoryctoidea	Familia Notoryctidae
	Superfamilia Phalangeroidea	Familia Notoryctidae	Suborden Perameliformes
	Familia Phalangeridae	Orden Paucituberculata	Suborden Phalangeriformes
	Familia Argyrolagidae	Superfamilia Caenolestoidea	Superfamilia Vombatoidea
	Familia Thylacoleonidae	Familia Caenolestidae	Superfamilia Phalangeroidea
	Familia Vombatidae	Superfamilia Polydolopidea	Superfamilia Macropodoidea
	Familia Macropodidae	Familia Polydolopidae	Superfamilia Diprotodontoidea
	Familia Diprotodontidae	?Paucituberculata	
Marsupialia <i>incertae sedis</i>		Superfamilia Groeberoidea	
Familia Notoryctidae		Familia Groeberidae	
?Marsupialia		Superfamilia Argyrolagoidea	
Familia para <i>Gashternia</i>		Familia Argyrolagidae	
		Orden Diprotodontia	
		Superfamilia Vombatoidea	
		Familia Vombatidae	
		Familia Phascolarctidae	
		Superfamilia Phalangeroidea	
		Familia Phalangeridae	
		Familia Thylacoleonidae	
		Familia Ektopodontidae	
		Familia Petauridae	
		Familia Macropodidae	
		Familia Diprotodontidae	
		Familia Burramyidae	
		Superfamilia Tarsipedoidea	
		Familia Tarsipedidae	
		Superfamilia Wynyardioidea	
		Familia Wynyardiidae	

1 Incluyendo Stagodontidae, Glasbiinae, Peradectinae y PEDIOMYINAE

2 ?incluyendo Polydolopidae, Caenolestidae y Groeberidae

Tabla 3.2.: Esquemas de clasificación para Microbiotheria y taxones incluidos desde su designación original.

Ameghino, 1887	Ameghino, 1904 ²	Ringuelet, 1953 ²	Reig, Kirsch y Marshall, 1987
Marsupialia	Microbiotheriidae	Microbiotheriinae	Polyprotodontia
Microbiotheriidae	<i>Clenia minuscula</i>	<i>Clenia minuscula</i>	Didelphimorphia
<i>Microbiotherium tehuelchum</i>	<i>Eodidelphys famula</i>	<i>Eodidelphys acicula</i>	Microbiotheroidea
<i>Microbiotherium patagonicum</i>	<i>Eodidelphys fortis</i>	<i>Eodidelphys famula</i>	Microbiotheriidae
<i>Stilotherium dissimilae</i> ¹	<i>Hadorhynchus conspicuus</i>	<i>Eodidelphys fortis</i>	Microbiotheriinae
	<i>Hadorhynchus tortor</i>	<i>Eodidelphys obtusa</i>	<i>Dromiciops</i>
	<i>Hadorhynchus torvus</i>	<i>Eodidelphys pavita</i>	<i>Microbiotherium</i> ⁴
	<i>Ideodelphys microscopicus</i>	<i>Eodidelphys praecursor</i>	
Ameghino, 1889	<i>Microbiotherium forticulum</i>	<i>Microbiotherium (Microbiotherium) acclinum</i>	Marshall, 1987
Microbiotheria	<i>Microbiotherium patagonicum</i>	<i>Microbiotherium (Microbiotherium) gallegosense</i>	Microbiotheriinae
Microbiotheriidae	<i>Microbiotherium tehuelchum</i>	<i>Microbiotherium (Microbiotherium) patagonicum</i>	<i>Mirandatherium</i>
<i>Microbiotherium tehuelchum</i>	<i>Oligobiotherium divisum</i>	<i>Microbiotherium (Microbiotherium) tehuelchum</i>	<i>Microbiotherium</i>
<i>Microbiotherium patagonicum</i>	<i>Pachybiotherium acclinum</i>	<i>Microbiotherium (Hadorhynchus) conspicuus</i>	<i>Eomicrobiotherium</i>
<i>Stilotherium dissimilae</i> ¹	<i>Prodidelphys acicula</i>	<i>Microbiotherium (Hadorhynchus) tortor</i>	<i>Pachybiotherium</i>
	<i>Prodidelphys obtusa</i>	<i>Microbiotherium (Hadorhynchus) torvus</i>	<i>Dromiciops</i>
	<i>Prodidelphys pavita</i>	<i>Microbiotheridion hermandezi</i>	
Ameghino, 1891	<i>Proteodidelphys praecursor</i>	<i>Ideodelphys microscopicus</i>	Hershkovitz, 1999
Microbiotheria	<i>Stylognathus diprodontoides</i>		Cohorte Microbiotheriomorphia
Microbiotheriidae			Familia Microbiotheriidae
<i>Eodidelphys famula</i>			<i>Microbiotherium acicula</i>
<i>Eodidelphys fortis</i>	Simpson, 1945 ²		<i>Microbiotherium divisum</i>
<i>Hadorhynchus conspicuus</i>	Marsupialia	Microbiotheriidae	<i>Microbiotherium gallegosense</i>
<i>Hadorhynchus tortor</i>	Didelphoidea	<i>Microbiotherium acicula</i>	<i>Microbiotherium patagonicum</i>
<i>Hadorhynchus torvus</i>	Didelphidae	<i>Microbiotherium divisum</i>	<i>Microbiotherium praecursor</i>
<i>Microbiotherium forticulum</i>	Microbiotheriinae	<i>Microbiotherium gallegosense</i>	<i>Microbiotherium tehuelchum</i>
<i>Microbiotherium tehuelchum</i>	<i>Ideodelphys</i>	<i>Microbiotherium patagonicum</i>	<i>?Pachybiotherium acclinum</i>
<i>Microbiotherium patagonicum</i>	<i>Microbiotherium</i> ³	<i>Microbiotherium praecursor</i>	<i>?Eomicrobiotherium gaudryi</i>
<i>Stilotherium dissimilae</i> ¹		<i>Microbiotherium tehuelchum</i>	<i>Pucadelphys andinus</i> ⁵
<i>Prodidelphys acicula</i>		<i>Dromiciops australis</i>	<i>Khasia cordillerensis</i>
<i>Prodidelphys obtusa</i>			<i>Mirandatherium alipioi</i>
<i>Prodidelphys pavita</i>			<i>Microbiotherium sp.</i>
<i>Stylognathus diprodontoides</i>			<i>Dromiciops gliroides</i>
1 Paucituberculata			
2 <i>Dromiciops</i> dentro de Didelphidae			
3 Incluyendo <i>Proteodidelphys</i> y <i>Pachybiotherium</i>			
4 Incluyendo <i>Oligobiotherium</i> , <i>Clenia</i> , <i>Clenialites</i> , <i>Microbiotheridion</i> , <i>Hadorhynchus</i> , <i>Eodidelphys</i> , <i>Prodidelphys</i> , <i>Proteodidelphys</i> , <i>Stylognathus</i> , <i>Phonocromus</i>			

Tabla 3.3.: Esquemas de clasificación para Didelphidae y taxones incluidos desde su designación original.

Reig, 1981; Reig, Kirsch y Marshall, 1987	Goin, 1991	Hershkovitz, 1992	Gardner, 1993	McKenna y Bell, 1997	Gardner, 2005
Superfamilia Didelphoidea	Superfamilia Didelphoidea	Superfamilia Didelphoidea	Familia Didelphidae	Familia Didelphidae	Familia Didelphidae
Familia Didelphidae	Familia Didelphidae	Familia Didelphidae	Subfamilia Didelphinae	Subfamilia Didelphinae	Subfamilia Didelphinae
Subfamilia Didelphinae	Subfamilia Didelphinae	Subfamilia Didelphinae	<i>Philander</i>	Tribu Didelphini	<i>Chironectes</i>
Tribu Didelphini	Tribu Didelphini	<i>Philander</i>	<i>Didelphis</i>	<i>Philander</i>	<i>Didelphis</i>
<i>Philander</i>	<i>Philander</i>	<i>Didelphis</i>	<i>Chironectes</i>	<i>Didelphis</i>	<i>Gracilinanus</i> ⁵
<i>Didelphis</i>	<i>Didelphis</i>	<i>Chironectes</i>	<i>Lutreolina</i>	<i>Chironectes</i>	<i>Hyladelphys</i>
<i>Chironectes</i>	<i>Chironectes</i>	<i>Lutreolina</i>	<i>Gracilinanus</i> ³	<i>Lutreolina</i>	<i>Lestodelphys</i>
<i>Lutreolina</i>	<i>Lutreolina</i>	Familia Marmosidae	<i>Marmosops</i>	Tribu Monodelphini	<i>Lutreolina</i>
Tribu Marmosini	Tribu Metachirini	Subfamilia Marmosinae	<i>Marmosa</i> ⁴	Subtribu Monodelphina	<i>Marmosa</i>
<i>Marmosa</i> ¹	Metachirus	<i>Gracilinanus</i> ³	<i>Micoureus</i>	<i>Marmosa</i> ⁴	<i>Marmosops</i>
<i>Micoureus</i>	Subfamilia Marmosinae	<i>Marmosops</i>	<i>Thylamys</i>	<i>Gracilinanus</i> ³	<i>Metachirus</i>
<i>Thylamys</i> ²	Tribu Marmosini	<i>Marmosa</i> ⁴	<i>Lestodelphys</i>	<i>Monodelphis</i>	<i>Micoureus</i>
<i>Lestodelphys</i>	<i>Gracilinanus</i> ³	<i>Micoureus</i>	<i>Metachirus</i>	<i>Thylatheridium</i>	<i>Monodelphis</i>
<i>Monodelphis</i>	<i>Marmosops</i>	Subfamilia Thylamyinae	<i>Monodelphis</i>	<i>Thylamys</i>	<i>Philander</i>
Tribu Metachirini	<i>Marmosa</i> ⁴	<i>Thylamys</i>	Subfamilia Caluromyidae	<i>Lestodelphys</i>	<i>Thylamys</i>
Metachirus	<i>Micoureus</i>	Subfamilia Lestodelphyinae	<i>Caluromys</i>	<i>Micoureus</i>	<i>Tlacuatzin</i>
Subfamilia Caluromyinae	<i>Thylamys</i>	<i>Lestodelphys</i>	<i>Caluromysiops</i>	Subtribu Zygolestina	Subfamilia Caluromyinae
<i>Caluromys</i>	<i>Lestodelphys</i>	Subfamilia Metachirinae	<i>Glironia</i>	Tribu Metachirini	<i>Caluromys</i>
<i>Caluromysiops</i>	Tribu Monodelphini	<i>Metachirus</i>		<i>Metachirus</i>	<i>Caluromysiops</i>
<i>Glironia</i>	<i>Monodelphis</i>	Subfamilia Monodelphinae		Subfamilia Caluromyinae	<i>Glironia</i>
	Familia Caluromyidae	<i>Monodelphis</i>		<i>Caluromys</i>	
	<i>Caluromys</i>	Familia Caluromyidae		<i>Caluromysiops</i>	
	<i>Caluromysiops</i>	Subfamilia Caluromyinae		<i>Glironia</i>	
	<i>Glironia</i>	<i>Caluromys</i>			
		Familia Caluromysiopsinae			
		<i>Caluromysiops</i>			
		Familia Glironiidae			
		<i>Glironia</i>			

1 Incluye *Marmosops* y *Tlacuatzin canescens*

2 Incluye *Gracilinanus*, *Hyladelphys*, *Cryptonanus* y *Chacodelphys*

3 Incluye *Hyladelphys*, *Cryptonanus* y *Chacodelphys*

4 Incluye *Tlacuatzin canescens*

Tabla 4.1a: Número de especímenes analizados (*n*) de *D. gliroides* discriminados por localidad y sexo.

Localidad	<i>n</i> (%)	Machos	Hembras	Indet.
La Picada, Comuna Puerto Octay, Chile	49 (38,3)	25	24	
Fundo San Martín, Chile	14 (10,9)	10	4	
Comuna Valdivia, Chile	10 (7,8)	7	3	
Chiloé, Chile	7 (5,5)	4	2	1
S.C. de Bariloche, Argentina	5 (3,9)	2		3
Fundo Santa Rosa, Chile	5 (3,9)	4	1	
Piedras Negras, Rupanco, Chile	4 (3,1)		4	
Villa La Angostura, Argentina	3 (2,3)	1		2
Llao-Llao, Argentina	3 (2,3)	1	2	
Catamutún, Comuna La Unión, Chile	3 (2,3)	2	1	
Contao, Palena, Chile	2 (1,6)	2		
Valdivia, Chile	2 (1,6)	2		
Puerto Octay, Chile	2 (1,6)	2		
Comuna Curanilahue, Chile	2 (1,6)		2	
Beatriz (Península Quetrihué), Argentina	2 (1,6)	1	1	
Santa Bárbara, Chile	1 (0,8)	1		
Colonia Suiza, Argentina	1 (0,8)			1
Piscicultura Beveraggi, Colonia Suiza, Argentina	1 (0,8)	1		
4.5 Km N 0.5 Km E C° Falkner, Argentina	1 (0,8)	1		
Cajón de Aguas Negras, Chile	1 (0,8)		1	
Río Negro, Palena, Chile	1 (0,8)	1		
Río Colorado, Malleco, Chile	1 (0,8)			1
Santo Domingo, Comuna Valdivia, Chile	1 (0,8)	1		
Fundo Los Guindos, Chile	1 (0,8)	1		
Tres Bocas, Comuna Valdivia, Chile	1 (0,8)	1		
Huellehue, Comuna Valdivia, Chile	1 (0,8)		1	
Va. Arelauquen, Ladera Sur C° Otto, Argentina	1 (0,8)	1		
Lago Moreno, Colonia Suiza, Argentina	1 (0,8)	1		
P.N. de Tolhuaca, Chile	1 (0,8)		1	
Isla Victoria, Argentina	1 (0,8)	1		
TOTAL	128 (100)	73 (57)	47 (36.7)	8 (6.3)

Tabla 4.1b: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *D. gliroides* para todos los ejemplares analizados. Los asteriscos indican valores bajos (< 7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm, salvo Peso que es en gr.

Medidas	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>SD</i>	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	94	205.1	17.25	258	165	93	8.41
LCC	94	99.51	12.33	138	70	68	12.39
LC	96	105.68	10.83	140	82	58	10.25
P	93	17.21	6.92	75	7	68	40.18
O	95	15.93	2.53	20	8	12	15.86
Peso	87	22.58	9.04	68	10	58	40.03
LCr	65	27.75	1	29.8	25	4.8	3.59 *
AZ	67	15.68	0.63	17.2	14	3.2	4.05 *
LP	66	13.47	0.63	15.1	12.2	2.9	4.71 *
AP	69	9.09	0.36	9.8	7.9	1.9	3.96 *
CIMin	70	4.92	0.21	5.4	4.4	1	4.3 *
AR	70	5.17	0.28	5.9	4.4	1.5	5.5 *
ACr	70	12.28	0.41	12.9	11.2	1.7	3.31 *
LN	67	10.29	0.6	11.7	9.1	2.6	5.85 *
LCb	63	24.42	1.05	26.5	21.9	4.6	4.31 *
EB	68	3.34	0.45	4.2	2.6	1.6	13.42
AB	55	4.08	0.27	4.7	3.5	1.2	6.58 *
LB	55	6.87	0.3	7.7	6.15	1.55	4.41 *
AnM	71	1	0.07	1.2	0.8	0.4	7.26
AIM	71	2.28	0.18	2.7	1.9	0.8	7.78
M ₁₋₄	71	5.71	0.19	6.1	5.1	1	3.38 *
dP ₁ -M ₄	71	8.51	0.28	9.1	7.7	1.4	3.25 *
LM ₃	70	1.37	0.09	1.6	1.2	0.4	6.41 *
AM ₃	71	0.85	0.06	0.9	0.6	0.3	6.87 *
dP ¹ -M ⁴	71	7.8	0.3	8.5	6.9	1.6	3.9 *
M ¹⁻⁴	71	5	0.23	5.5	4.1	1.4	4.65 *
LM ³	71	1.44	0.08	1.7	1.1	0.6	5.69 *
AM ³	71	1.7	0.08	2	1.5	0.5	4.87 *

Tabla 4.1c: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *D. gliroides* separadas por sexo, y resultados del ANOVA para el dimorfismo sexual en *D. gliroides*. El asterisco marca las medidas con valores bajos de CV (< 7 ; *sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm, excepto Peso que es en gr.

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	59	205.93	15.63	258	180	78	7.59	33	204.61	20	251	165	86	9.78	0.123593	0.725992
LCC	59	99.76	12.12	138	70	68	12.15	33	99.62	13	127	80	47	13.05	0.002683	0.958803
LC	59	106.63	10.87	140	88	52	10.2	35	104.48	10.92	130	82	48	10.45	0.858236	0.356657
P	57	16.23	3.84	22	7	15	23.69	34	18.86	10.19	75	7.3	67.7	54.01	3.082674	0.082571
O	59	15.74	2.65	19	8	11	16.82	35	16.44	1.96	20	8	12	11.95	1.815282	0.181185
Peso	54	22.99	8.22	49.5	12	37.5	35.75	32	22.17	10.42	68	10	58	46.98	0.162465	0.687921
Lcr	36	27.76	0.9	29.8	26.5	3.3	3.26*	25	27.78	1.03	29.8	25.6	4.2	3.73*	0.006701	0.935034
AZ	38	15.69	0.6	16.9	14	2.9	3.8*	26	15.64	0.71	17.2	14.3	2.9	4.51*	0.092674	0.761825
LP	37	13.51	0.64	15.1	12.5	2.6	4.75*	25	13.47	0.63	14.8	12.2	2.6	4.7*	0.047797	0.827684
AP	39	9.08	0.37	9.6	7.9	1.7	4.08*	26	9.09	0.32	9.8	8.3	1.5	3.54*	0.001860	0.965738
CIMin	40	4.93	0.21	5.4	4.4	1	4.19*	26	4.93	0.22	5.4	4.6	0.8	4.44*	0.001574	0.968474
AR	40	5.12	0.28	5.7	4.4	1.3	5.42*	26	5.23	0.28	5.9	4.8	1.1	5.26*	2.702134	0.105118
Acr	40	12.24	0.4	12.9	11.2	1.7	3.3*	26	12.33	0.38	12.9	11.4	1.5	3.04*	1.011889	0.318239
LN	39	10.28	0.58	11.4	9.1	2.3	5.69*	26	10.36	0.63	11.7	9.2	2.5	6.06*	0.307938	0.580913
LCB	36	24.38	0.96	26.5	22.9	3.6	3.92*	25	24.54	1.19	26.5	21.9	4.6	4.83*	0.336240	0.564216
EB	40	3.36	0.45	4.2	2.7	1.5	13.3	26	3.31	0.47	4.2	2.6	1.6	14.33	0.186758	0.667081
AB	33	4.06	0.26	4.7	3.5	1.2	6.46*	21	4.13	0.25	4.6	3.7	0.9	6.13*	1.033071	0.314144
LB	33	6.85	0.32	7.7	6.15	1.55	4.69*	21	6.91	0.28	7.5	6.45	1.05	4.1*	0.546437	0.463101
AnM	40	1	0.07	1.2	0.8	0.4	7.16	26	1	0.07	1.1	0.8	0.3	7.23	0.045260	0.832203
AIM	40	2.27	0.17	2.6	1.9	0.7	7.28	26	2.3	0.2	2.7	2	0.7	8.84	0.329491	0.567971
M ₁₋₄	40	5.71	0.21	6.1	5.1	1	3.76*	26	5.73	0.16	6	5.4	0.6	2.74*	0.180403	0.672452
dP ₁ -M ₄	40	8.51	0.27	9.1	7.7	1.4	3.23*	26	8.49	0.29	9	7.7	1.3	3.43*	0.081227	0.776562
LM ₃	39	1.35	0.08	1.6	1.2	0.4	6.09*	26	1.39	0.09	1.6	1.2	0.4	6.71*	3.475862	0.066930

Tabla 4.1c. Continuación

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
AM ₃	40	0.84	0.06	0.9	0.6	0.3	7.45	26	0.86	0.05	0.9	0.8	0.1	5.87*	2.421460	0.124615
dP ¹ -M ⁴	40	7.78	0.31	8.3	6.9	1.4	3.93*	26	7.85	0.31	8.5	7.1	1.4	3.93*	0.942314	0.335338
M ¹⁻⁴	40	4.97	0.27	5.5	4.1	1.4	5.36*	26	5.05	0.17	5.3	4.5	0.8	3.46*	2.128579	0.149465
LM ³	40	1.45	0.1	1.7	1.1	0.6	6.64*	26	1.43	0.05	1.5	1.4	0.1	3.29*	0.492859	0.485200
AM ³	40	1.69	0.1	2	1.5	0.5	5.81*	26	1.72	0.06	1.8	1.6	0.2	3.3*	1.888073	0.174213

Tabla 4.1d: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *D. gliroides* y resultados del ANOVA para analizar si existen diferencias significativas de acuerdo a su procedencia (registros continentales y de Chiloé). El asterisco marca diferencias significativas para valores con una corrección de Bonferroni de $p < 0.0023$. Todas las medidas son en mm, excepto Peso que es en gr.

Medidas	Continentales							Chiloé							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	88	204.5	17.3	258.0	165.0	93.0	8.5	6.0	214.7	15.0	233.0	190.0	43.0	7.0	1.99040	0.161671
LCC	88	99.1	12.4	138.0	70.0	68.0	12.5	6.0	106.0	9.6	117.0	90.0	27.0	9.1	1.79108	0.184092
LC	90	105.5	11.0	140.0	82.0	58.0	10.4	6.0	108.7	7.9	120.0	100.0	20.0	7.3	0.48533	0.487736
P	88	17.2	7.1	75.0	7.0	68.0	41.0	5.0	17.0	4.0	20.0	10.0	10.0	23.5	0.00486	0.944581
O	89	16.0	2.4	19.0	8.0	11.0	14.8	6.0	15.3	4.6	20.0	9.0	11.0	30.2	0.35204	0.554399
Peso	82	22.2	9.1	68.0	10.0	58.0	40.9	5.0	29.5	5.3	35.0	22.0	13.0	17.9	3.18609	0.077835
Lcr	62	27.7	1.0	29.8	25.0	4.8	3.5	3.0	29.0	0.9	29.8	28.1	1.7	2.9	5.01334	0.028692
AZ	63	15.6	0.6	17.2	14.0	3.2	3.9	4.0	16.6	0.1	16.7	16.5	0.2	0.6	10.95217	0.0015 *
LP	63	13.5	0.6	15.1	12.2	2.9	4.8	3.0	13.8	0.4	14.3	13.5	0.8	3.0	1.00682	0.319445
AP	65	9.1	0.4	9.8	7.9	1.9	4.0	4.0	9.4	0.1	9.5	9.3	0.2	0.9	3.15183	0.080383
CIMin	66	4.9	0.2	5.4	4.4	1.0	4.1	4.0	5.2	0.2	5.4	5.0	0.4	3.3	9.64388	0.002770
AR	66	5.2	0.3	5.9	4.4	1.5	5.6	4.0	5.4	0.1	5.5	5.3	0.2	1.5	2.81128	0.098196
Acr	66	12.3	0.4	12.9	11.2	1.7	3.3	4.0	12.7	0.1	12.9	12.6	0.3	1.1	4.76324	0.032531
LN	63	10.2	0.6	11.7	9.1	2.6	5.8	4.0	11.0	0.2	11.2	10.8	0.4	1.6	6.88221	0.010836
LCB	60	24.4	1.0	26.5	21.9	4.6	4.2	3.0	25.6	0.9	26.5	24.7	1.8	3.5	3.92910	0.051967
EB	64	3.4	0.5	4.2	2.6	1.6	13.6	4.0	3.1	0.2	3.4	2.9	0.5	7.1	0.98811	0.323835
AB	51	4.1	0.3	4.7	3.5	1.2	6.7	4.0	4.3	0.1	4.4	4.1	0.3	3.0	1.85598	0.178851
LB	51	6.9	0.3	7.7	6.2	1.6	4.2	4.0	7.2	0.4	7.5	6.9	0.6	4.8	5.40575	0.023932
AnM	66	1.0	0.1	1.2	0.8	0.4	7.2	5.0	1.0	0.1	1.1	0.9	0.2	8.2	0.34859	0.556840
AIM	66	2.3	0.2	2.7	1.9	0.8	7.4	5.0	2.5	0.2	2.7	2.3	0.4	5.9	11.08914	0.0014 *
M ₁₋₄	66	5.7	0.2	6.1	5.1	1.0	3.5	5.0	5.8	0.1	5.9	5.7	0.2	1.7	1.11875	0.293876
dP ₁ -M ₄	66	8.5	0.3	9.1	7.7	1.4	3.4	5.0	8.6	0.1	8.7	8.5	0.2	1.0	0.19523	0.659979

Tabla 4.1d. Continuación

Medidas	Continenciales							Chiloé							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LM ₃	65	1.4	0.1	1.6	1.2	0.4	6.5	5.0	1.4	0.1	1.5	1.3	0.2	6.6	0.05071	0.822503
AM ₃	66	0.9	0.1	0.9	0.6	0.3	6.9	5.0	0.9	0.0	0.9	0.8	0.1	5.1	1.65227	0.202949
dP ¹ -M ⁴	66	7.8	0.3	8.5	6.9	1.6	4.0	5.0	7.9	0.1	8.1	7.8	0.3	1.7	0.76671	0.384274
M ¹⁻⁴	66	5.0	0.2	5.5	4.1	1.4	4.8	5.0	5.1	0.1	5.2	5.0	0.2	1.7	0.63415	0.428567
LM ³	66	1.4	0.1	1.7	1.3	0.4	4.9	5.0	1.4	0.2	1.6	1.1	0.5	13.4	1.25150	0.267145
AM ³	66	1.7	0.1	1.8	1.5	0.3	4.2	5.0	1.7	0.2	2.0	1.5	0.5	11.2	0.31067	0.579071

Tabla 4.2a: Número de especímenes analizados (*n*) de *R. raphanurus* discriminados por localidad y sexo.

Localidad	<i>n</i> (%)	Machos	Hembras	Indet.
El Venado, Palomar, Chile	9 (18)	7	2	
La Picada, Comuna Pto. Octay, Chile	31 (62)	24	7	
P.N. Vicente Pérez Rosales, Chile	3 (6)	2	1	
Puerto Carmen, Chile	2 (4)		2	
Chonchi, Chile	1 (2)	1		
Entre Lagos, Chile	3 (6)	3		
Puerto Blest, Argentina	1 (2)			1
TOTAL	50 (100)	37	12	1

Tabla 4.2b: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *R. raphanurus* para todos los ejemplares analizados. Los asteriscos indican valores bajos (< 7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm, salvo Peso que es en gr.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	50	188.19	15.13	230	159	71	8.041
LCC	50	104.63	11.55	130.5	79	51.5	11.04
LC	50	83.561	8.378	105	52.5	52.5	10.03
P	49	21.375	1.535	25	17	8	7.182
O	50	12.194	0.934	15	10	5	7.663
Peso	49	25.344	7.56	45	13	32	29.83
LCr	23	32.152	1.316	35.2	30	5.2	4.092 *
AZ	24	13.138	0.611	14.7	12.3	2.4	4.648 *
LP	24	18.983	0.885	20.9	17.7	3.2	4.662 *
APM ¹	24	6.072	0.179	6.4	5.8	0.6	2.951 *
APM ³	24	6.816	0.182	7.2	6.4	0.8	2.668 *
CIMin	24	6.928	0.213	7.3	6.5	0.8	3.077 *
CIMax	24	7.7417	0.238	8.2	7.3	0.9	3.069 *
AR	24	3.064	0.163	3.4	2.8	0.6	5.32 *
ACr	23	11.517	0.313	12	10.8	1.2	2.718 *
LN	24	16.752	1.022	18.7	15	3.7	6.1 *
LCb	22	29.459	1.406	32.8	27.6	5.2	4.772 *
EB	23	5.2667	0.199	5.7	4.9	0.8	3.784 *
AnM	24	1.048	0.1	1.3	0.9	0.4	9.59
AIM	24	2.028	0.149	2.3	1.8	0.5	7.33
dP ₁ -M ₃	24	8.32	0.257	8.8	7.6	1.2	3.084 *
dP ₁ -M ₄	24	9.096	0.27	9.6	8.4	1.2	2.968 *
M ₁₋₃	24	5.384	0.217	6.1	5.1	1	4.037 *
M ₁₋₄	24	6.192	0.24	6.8	5.8	1	3.87 *
P ₃ -M ₃	24	7.12	0.242	7.6	6.7	0.9	3.392 *
P ₃ -M ₄	24	6.312	0.215	6.7	5.9	0.8	3.402 *
LM ₃	24	1.836	0.086	2	1.7	0.3	4.685 *
AM ₃	24	0.902	0.062	1	0.8	0.2	6.879 *
dP ¹ -M ³	24	9.564	0.437	10.2	8.3	1.9	4.566 *
dP ¹ -M ⁴	24	9.964	0.463	10.6	8.6	2	4.643 *

Tabla 4.2b. Continuación

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
P ³ -M ³	24	6.354	0.299	6.7	5.3	1.4	4.699 *
P ³ -M ⁴	24	6.77	0.33	7.2	5.65	1.55	4.88 *
M ¹⁻³	24	5.088	0.211	5.4	4.6	0.8	4.143 *
M ¹⁻⁴	24	5.532	0.227	5.9	5	0.9	4.1 *
LM ³	24	1.844	0.126	2.1	1.6	0.5	6.838 *
AM ³	24	1.428	0.084	1.6	1.2	0.4	5.901 *

Tabla 4.2c: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *R. raphanurus* separadas por sexo, y resultados del ANOVA para el dimorfismo sexual en ejemplares continentales. El asterisco marca las medidas con valores bajos de CV (< 7 ; *sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm, excepto Peso que es en gr.

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	29	189.4	15.32	215	159	56	8.09	8	185.75	11.41	200	169	31	6.14 *	0.281777	0.598892
LCC	29	106.21	12.32	130.5	79	51.5	11.6	8	106	8.5	118	92	26	8.02	0.004425	0.947342
LC	29	83.19	8.68	98	52.5	45.5	10.43	8	79.75	3.92	83	72	11	4.91 *	0.721073	0.401563
P	28	21.64	1.61	25	19	6	7.44	8	20.5	1.93	23	17	6	9.4	2.874545	0.099131
O	29	12.26	0.89	15	10.5	4.5	7.28	8	12.13	1.22	13.5	10	3.5	10.04	0.176805	0.676704
Peso	28	26.36	5.78	45	15.3	29.7	21.92	8	27.55	9.57	38	13.4	24.6	34.72	—	—
LCr	15	32.24	1.56	35.2	30	5.2	4.84 *	6	32.33	0.37	32.8	31.8	1	1.13 *	0.017084	0.897381
AZ	16	13.19	0.71	14.7	12.3	2.4	5.38 *	6	13.15	0.24	13.4	12.8	0.6	1.85 *	0.018775	0.892383
LP	16	19.05	1	20.9	17.7	3.2	5.27 *	6	19.13	0.38	19.7	18.6	1.1	2 *	0.253773	0.619935
APM ¹	17	6.1	0.18	6.4	5.8	0.6	2.96 *	6	6.03	0.2	6.3	5.8	0.5	3.26 *	1.135214	0.298764
APM ³	17	6.88	0.15	7.2	6.6	0.6	2.15 *	6	6.75	0.16	7	6.6	0.4	2.43 *	4.190957	0.053356
CIMin	17	6.92	0.21	7.3	6.5	0.8	3.09 *	6	6.95	0.26	7.3	6.6	0.7	3.72 *	0.024870	0.876197
CIMax	17	7.79	0.25	8.2	7.3	0.9	3.17 *	5	7.66	0.18	7.9	7.5	0.4	2.37 *	1.530187	0.230413
AR	17	3.11	0.18	3.4	2.8	0.6	5.67 *	6	2.98	0.04	3	2.9	0.1	1.37 *	3.869192	0.062532
ACr	16	11.54	0.33	12	10.8	1.2	2.88 *	6	11.58	0.19	11.8	11.3	0.5	1.68 *	0.116054	0.736907
LN	17	16.91	1.1	18.7	15.2	3.5	6.52 *	6	16.78	0.39	17.2	16.2	1	2.34 *	0.482363	0.494967
LCb	14	29.66	1.65	32.8	27.6	5.2	5.55 *	6	29.5	0.46	30	28.8	1.2	1.55 8	0.303434	0.588510
EB	16	5.28	0.2	5.7	4.9	0.8	3.8 *	6	5.3	0.18	5.6	5.1	0.5	3.38 *	0.052843	0.820523
AnM	17	1.06	0.11	1.3	0.9	0.4	9.93	6	1.03	0.08	1.1	0.9	0.2	7.98	0.041965	0.839658
AIM	17	2.04	0.16	2.3	1.8	0.5	7.95	6	2.05	0.1	2.2	1.9	0.3	5.12 *	0.059780	0.809218
dP ₁ -M ₃	17	8.31	0.29	8.8	7.6	1.2	3.53 *	6	8.33	0.18	8.6	8.1	0.5	2.1 *	0.445725	0.511643
dP ₁ -M ₄	17	9.1	0.32	9.6	8.4	1.2	3.54 *	6	9.1	0.09	9.2	9	0.2	0.98 *	0.119941	0.732544
M ₁₋₃	17	5.43	0.23	6.1	5.1	1	4.21 *	6	5.32	0.17	5.6	5.1	0.5	3.24 *	1.216224	0.282581

Tabla 4.2c. Continuación

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	<i>X</i>	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	<i>X</i>	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
M ₁₋₄	17	6.26	0.24	6.8	5.8	1	3.83 *	6	6.1	0.17	6.3	5.9	0.4	2.74 *	2.967120	0.099670
P ₃ -M ₃	17	7.18	0.24	7.6	6.8	0.8	3.4 *	6	7.03	0.22	7.3	6.7	0.6	3.07 *	1.235807	0.278846
P ₃ -M ₄	17	6.33	0.21	6.7	6	0.7	3.29 *	6	6.33	0.22	6.6	6	0.6	3.41 *	0.031735	0.860318
LM ₃	17	1.84	0.1	2	1.7	0.3	5.45 *	6	1.83	0.05	1.9	1.8	0.1	2.82 *	0.009005	0.925296
AM ₃	17	0.92	0.05	1	0.8	0.2	5.76 *	6	0.86	0.05	0.9	0.8	0.1	5.73 *	9.264340	0.006172
dP ¹ -M ³	17	9.65	0.38	10.2	8.8	1.4	3.93 *	6	9.65	0.12	9.7	9.4	0.3	1.27 *	0.479737	0.496130
dP ¹ -M ⁴	17	10.04	0.4	10.6	9.1	1.5	3.95 *	6	10.08	0.16	10.2	9.8	0.4	1.59 *	0.347766	0.561673
P ³ -M ³	17	6.43	0.21	6.7	6	0.7	3.3 *	6	6.38	0.13	6.6	6.2	0.4	2.08 *	0.757514	0.393948
P ³ -M ⁴	17	6.85	0.26	7.2	6.3	0.9	3.73 *	6	6.8	0.13	7	6.7	0.3	1.86 *	0.655953	0.427075
M ¹⁻³	17	5.15	0.15	5.4	4.8	0.6	3 *	6	5.08	0.17	5.4	4.9	0.5	3.39 *	1.683002	0.208598
M ¹⁻⁴	17	5.58	0.19	5.9	5.1	0.8	3.48 *	6	5.55	0.15	5.8	5.4	0.4	2.73 *	0.723620	0.404555
LM ³	17	1.86	0.12	2.1	1.7	0.4	6.55 *	6	1.85	0.1	2	1.7	0.3	5.67 *	0.297422	0.591249
AM ³	17	1.46	0.06	1.6	1.4	0.2	4.14 *	6	1.35	0.08	1.4	1.2	0.2	6.2 *	9.695457	0.005254

Tabla 4.2d: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *R. raphanurus* separadas por sexo, y resultados del ANOVA para el dimorfismo sexual (solo para medidas exosomáticas) en ejemplares de Chiloé. El asterisco marca las medidas con valores bajos de CV (< 7 ; *sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm, excepto Peso que es en gr.

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	8	188.25	20.5	230	174	56	10.9	4	184.3	11.7	198	174	24	6.37	0.106914	0.750427
LCC	8	100.38	11.7	125	91	34	11.7	4	99	10.5	114	90	24	10.6	0.028151	0.870098
LC	8	87.88	10.7	105	78	27	12.2	4	85.25	4.99	92	80	12	5.86	0.181998	0.678700
P	8	21.5	0.76	22	20	2	3.52	4	21	0.82	22	20	2	3.89	1.187891	0.301322
O	8	12.13	0.64	13	11	2	5.29	4	12	1.41	13	10	3	11.8	0.094488	0.764853
Peso	8	22.5	10.6	40	13	27	47.1	4	19.5	5.45	27	14	13	27.9		
LCr	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	30.95	0.21	31.1	30.8	0.3	0.69		
AZ	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	12.7	0.57	13.1	12.3	0.8	4.45		
LP	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	18	0	18	18	0	0		
APM ¹	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.95	0.07	6	5.9	0.1	1.19		
APM ³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	6.5	0.14	6.6	6.4	0.2	2.18		
CIMin	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	6.9	0.14	7	6.8	0.2	2.05		
CIMax	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	7.55	0.21	7.7	7.4	0.3	2.81		
AR	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	2.9	0	2.9	2.9	0	0		
ACr	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	11.1	0.14	11.2	11	0.2	1.27		
LN	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	15.3	0.42	15.6	15	0.6	2.77		
LCb	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	27.95	0.35	28.2	27.7	0.5	1.26		
EB	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.05	0.21	5.2	4.9	0.3	4.2		
AnM	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	0.95	0.07	1	0.9	0.1	7.44		
AIM	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	1.9	0.14	2	1.8	0.2	7.44		
dP ₁ -M ₃	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	8.35	0.21	8.5	8.2	0.3	2.54		
dP ₁ -M ₄	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	9.05	0.21	9.2	8.9	0.3	2.34		
M ₁₋₃	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.2	0.14	5.3	5.1	0.2	2.72		

Tabla 4.2d. Continuación

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
M ₁₋₄	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.9	0.14	6	5.8	0.2	2.4		
P ₃ -M ₃	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	6.9	0.14	7	6.8	0.2	2.05		
P ₃ -M ₄	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	6.1	0.28	6.3	5.9	0.4	4.64		
LM ₃	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	1.8	0	1.8	1.8	0	0		
AM ₃	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	0.9	0.14	1	0.8	0.2	15.7		
dP ¹ -M ³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	8.6	0.42	8.9	8.3	0.6	4.93		
dP ¹ -M ⁴	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	8.95	0.49	9.3	8.6	0.7	5.53		
P ³ -M ³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.65	0.49	6	5.3	0.7	8.76		
P ³ -M ⁴	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	6.03	0.53	6.4	5.65	0.75	8.8		
M ¹⁻³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	4.6	0	4.6	4.6	0	0		
M ¹⁻⁴	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	5.05	0.07	5.1	5	0.1	1.4		
LM ³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	1.65	0.07	1.7	1.6	0.1	4.29		
AM ³	0	sd	sd	sd	sd	sd	sd	2	1.35	0.07	1.4	1.3	0.1	5.24		

Tabla 4.2e: Medidas exosomáticas de *R. raphanurus* separados por procedencia (ejemplares continentales y Chiloé) y resultados del ANOVA sobre esas medidas.

Medidas	Registros Continentales							Chiloé							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Maximo	Minimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Maximo	Minimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	37	188.61	14.50	215.00	159.00	56.00	7.69	12	186.92	17.58	230.00	174.00	56.00	9.41	0.119712	0.730891
LCC	37	106.16	11.49	130.50	79.00	51.50	10.83	12	99.92	10.87	125.00	90.00	35.00	10.88	2.874031	0.096635
LC	37	82.45	7.97	98.00	52.50	45.50	9.67	12	87.00	9.01	105.00	78.00	27.00	10.35	2.417441	0.126700
P	37	21.39	1.72	25.00	17.00	8.00	8.06	12	21.33	0.78	22.00	20.00	2.00	3.65	0.010440	0.919060
O	37	12.23	0.95	15.00	10.00	5.00	7.80	12	12.08	0.90	13.00	10.00	3.00	7.45	0.249670	0.619639

Tabla 4.3a: Número de especímenes analizados de *Lestodelphys halli* de acuerdo al tipo de resto craneomandibular y dentario, cantidad total y número mínimo de individuos, discriminados por localidad.

Localidades	Rml	RmD	Mxl	MxD	NISP	MNI
Mayoco	103	93	35	26	257	103
Arroyo Pescado	29	25	10	11	75	29
Nahuel Pan	4	3	3	3	13	4
Piedra Parada	-	4	-	-	4	4
La Buitrera	1	-	1	-	2	1
Cañadón Del Loro	1	4	1	1	7	4
Conlan Conhue	20	27	10	10	67	27
Gualjaina	1	1	-	-	2	1
Paso del Sapo	1	3	-	-	4	3
San Carlos	7	5	6	11	29	11
Clemente Onelli	4	2	-	-	6	4
TOTAL	171	167	66	62	466	171

Tabla 4.3b: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *L. halli* para todos los ejemplares analizados. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	8	220.25	12.38	236	197	39	5.62 *
LCC	8	132.25	6.112	141	123	18	4.62 *
LC	8	88	8.519	99	74	25	9.68
P	9	20.611	1.38	22.9	18	4.9	6.69 *
O	9	16.489	0.952	18	15.6	2.4	5.77 *
Lcr	8	33.36	1.75	36.10	31.00	5.10	5.25 *
AZ	20	21.49	0.93	22.80	19.10	3.70	4.32 *
LP	11	19.67	5.73	36.70	15.80	20.90	29.15
AP	23	11.14	0.42	11.99	10.30	1.69	3.77 *
CIMin	25	5.80	0.20	6.25	5.50	0.75	3.52 *
AR	21	6.52	0.41	7.32	5.50	1.82	6.22 *
Acr	19	13.66	0.43	14.22	12.78	1.45	3.13 *
LN	14	13.29	0.90	15.20	12.00	3.20	6.75 *
LCB	7	31.57	1.53	33.60	28.90	4.70	4.84 *
EB	26	4.42	0.26	5.00	4.00	1.00	5.80 *
AnM	179	1.67	0.15	2.05	1.30	0.75	9.10
AIM	179	3.65	0.38	4.80	2.63	2.17	10.42
M ₁₋₄	164	8.01	0.28	8.78	7.19	1.59	4.98 *
LM ₁	164	1.74	0.11	2.00	1.39	0.61	1.08 *
LM ₂	118	1.96	0.10	2.16	1.74	0.42	1.66 *
LM ₃	109	2.11	0.10	2.45	1.88	0.57	1.94 *
LM ₄	107	2.47	0.11	2.79	2.07	0.72	2.31 *
AM ₁	161	1.08	0.07	1.32	0.87	0.45	0.67 *
AM ₂	118	1.28	0.06	1.42	1.05	0.37	1.08 *
AM ₃	109	1.40	0.05	1.52	1.28	0.24	1.28 *
AM ₄	107	1.36	0.06	1.52	1.07	0.45	1.27 *
ArM ₁	161	1.87	0.20	2.38	1.35	1.03	1.16 *
ArM ₂	118	2.48	0.31	2.93	0.00	2.93	12.50
ArM ₃	105	2.95	0.22	3.55	2.56	0.99	7.46
ArM ₄	107	3.35	0.36	4.02	0.25	3.77	10.75
M ¹⁻⁴	74	7.14	0.23	7.56	6.51	1.05	3.26 *
dP ¹ -M ⁴	57	11.47	0.37	12.30	10.78	1.52	3.21 *
LM ¹	62	2.09	0.12	2.35	1.80	0.55	5.70 *
LM ²	52	2.21	0.10	2.39	1.91	0.48	4.31 *
LM ³	73	2.30	0.12	2.56	2.00	0.56	5.36 *

Tabla 4.3b. Continuación

Medidas	<i>n</i>	<i>X</i>	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LM ⁴	50	1.15	0.11	1.27	0.60	0.67	9.65
AM ¹	50	1.77	0.09	2.00	1.54	0.46	5.05 *
AM ²	53	2.32	0.10	2.53	2.11	0.42	4.38 *
AM ³	73	2.65	0.11	2.90	2.40	0.50	3.98 *
AM ⁴	48	2.92	0.11	3.13	2.69	0.44	3.61 *
ArM ¹	50	1.85	0.15	2.10	1.45	0.65	7.90
ArM ²	53	2.57	0.15	2.90	2.26	0.65	6.00 *
ArM ³	73	3.06	0.21	3.53	2.47	1.05	6.97 *
ArM ⁴	48	1.66	0.20	1.93	0.85	1.09	12.10

Tabla 4.4a: Número de especímenes analizados (*n*) de *T. pallidior* discriminados por localidad y sexo.

Localidad	<i>n</i> (%)	Machos	Hembras	Indet.
Punta Este, Chubut, Argentina	66 (30,4)			66
Laguna Blanca, Chubut, Argentina	36 (16,6)			36
CasadePiedra, La Pampa, Argentina	18 (8,3)			18
Challapata, Bolivia	6 (2,8)	2.0	4	
Tafi, Tucumán, Argentina	6 (2,8)			6
Pampa de Achala, Córdoba, Argentina	5 (2,3)			5
Las Coloradas, Neuquén, Argentina	5 (2,3)			5
Chumbiche, Catamarca, Argentina	4 (1,8)	4.0		
Laguna Blanca, Catamarca, Argentina	4 (1,8)	3.0	1.0	
Abra Pampa, Jujuy, Argentina	4 (1,8)	1.0	3.0	
Chos Malal, Neuquén, Argentina	4 (1,8)	4.0		
Casabindo, Jujuy, Argentina	3 (1,4)		3.0	
Las Lajas, Neuquén, Argentina	3 (1,4)	1.0	2.0	
Choele Choel, Río Negro, Argentina	3 (1,4)			3
San Juan, Argentina	3 (1,4)	1.0	2.0	
Belen, Catamarca, Argentina	2 (0,9)	2.0		
Otro Cerro, Catamarca, Argentina	2 (0,9)	2.0		
Comuna Putre, Chile	2 (0,9)	1.0		1
Maimara, Jujuy, Argentina	2 (0,9)	1.0		1
Laguna de los Pozuelos, Jujuy, Argentina	2 (0,9)			2
Santa Catalina, Jujuy, Argentina	2 (0,9)		2.0	
Famatina, La Rioja, Argentina	2 (0,9)	2.0		
Potreriillo, La Rioja, Argentina	2 (0,9)	1.0		1
Las Heras, Mendoza, Argentina	2 (0,9)	1.0	1.0	
Ñacunán, Mendoza, Argentina	2 (0,9)		2.0	
San Luis, Argentina	2 (0,9)	2.0		
Yuruma, Bolivia	1 (0,5)		1.0	
Hualfín, Catamarca, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Catamarca, Argentina	1 (0,5)			1
C° Avanzado, Chubut, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Cruz del Eje, Córdoba, Argentina	1 (0,5)			1
Cruz Grande, Córdoba, Argentina	1 (0,5)			1

Tabla 4.4a. Continuación

Localidad	n (%)	Machos	Hembras	Indet.
La Paz, Córdoba, Argentina	1 (0,5)			1
Los Hoyos, Córdoba, Argentina	1 (0,5)			1
Tala Canada, Córdoba, Argentina	1 (0,5)			1
Cienaguillas, Jujuy, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Cochinoca, Jujuy, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Humahuaca, Jujuy, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Quichagua, Jujuy, Argentina	1 (0,5)		1.0	
Susques, Jujuy, Argentina	1 (0,5)		1.0	
Tiracci, Jujuy, Argentina	1 (0,5)	1.0		
La Rioja, Argentina	1 (0,5)			1
25 de Mayo, Mendoza, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Cacheuta, Mendoza, Argentina	1 (0,5)			1
Pto Lima, Mendoza, Argentina	1 (0,5)			1
Punta de Agua, Mendoza, Argentina	1 (0,5)		1.0	
Salinas del Diamante, Mendoza, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Trapal, Mendoza, Argentina	1 (0,5)		1.0	
Va. El Salto, Mendoza, Argentina	1 (0,5)			1
Villavicencio, Mendoza, Argentina	1 (0,5)	1.0		
Collon Cura, Neuquén, Argentina	1 (0,5)		1.0	
TOTAL	217	37.0	26.0	154.0

Tabla 4.4b: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *T. pallidior* para todos los ejemplares analizados. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	88	196.34	17.2	246	162	84	8.76
LCC	80	94.78	12.48	152	68	84	13.17
LC	88	102.02	7.99	128	85	43	7.83
P	86	21.31	2.88	26	12	14	13.52
O	85	13.66	2.4	30	10	20	17.54
LCr	68	27.2	1.34	30.4	23.6	6.8	4.92 *
AZ	65	14.38	0.83	16.2	13	3.2	5.77 *
LP	70	14.66	0.75	16.5	12.3	4.2	5.12 *
AP	72	8.23	0.39	9.2	7.4	1.8	4.71 *
CIMin	73	4.34	0.23	5	3.9	1.1	5.27 *
AR	71	4.03	0.31	5.1	3.3	1.8	7.72
Acr	67	10.85	0.5	12.4	9.7	2.7	4.62 *
LN	73	11.05	0.67	12.5	9.5	3	6.07 *
LCB	67	24.66	1.42	28.1	21	7.1	5.77 *
EB	63	3.25	0.22	3.9	2.8	1.1	6.9 *
AnM	170	1.01	0.09	1.2	0.8	0.4	8.67
AIM	170	2.47	0.22	3.1	1.8	1.3	9.07
M ₁₋₄	182	6.1	0.22	6.6	5.6	1	3.54 *
dP ₁ -M ₄	176	9.71	0.3	10.5	8.9	1.6	3.1 *
LM ₃	172	1.59	0.09	1.8	1.3	0.5	5.92 *
AM ₃	172	0.99	0.05	1.1	0.9	0.2	5.18 *
dP ¹ -M ⁴	158	9.33	0.31	10.6	8.1	2.5	3.34 *
M ¹⁻⁴	159	5.56	0.22	6.2	4.5	1.7	3.96 *
LM ³	159	1.6	0.13	1.9	1.3	0.6	7.94
AM ³	153	2.02	0.09	2.2	1.8	0.4	4.5 *

Tabla 4.4c: Medidas exosomáticas, craneomandibulares y dentarias de *T. pallidior* separadas por sexo, y resultados del ANOVA para el dimorfismo sexual en *T. pallidior*.

Medidas	MACHOS							HEMBRAS							ANOVA	
	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV	F-ratio	<i>p</i>
LT	34	199.91	14.53	235	169	66	7.27	26	195	17.35	237	165	72	8.9	1.328207	0.253773
LCC	34	95.62	8.39	115	78	37	8.78	26	94.23	15.03	152	75	77	15.95	0.135079	0.714538
LC	34	104.29	7.99	128	90	38	7.66	26	100.77	7.44	117	85	32	7.38	3.220283	0.077854
P	35	22.08	2.19	26	12	14	9.94	25	21.39	3.31	25	12	13	15.48	0.951160	0.333406
O	35	13.88	1.97	22	11	11	14.2	26	12.88	1.13	15	10	5	8.77	4.826978	0.031891
Lcr	30	27.28	1.21	30	25.3	4.7	4.45	20	26.91	1.58	30.1	23.6	6.5	5.87	0.875712	0.354063
AZ	29	14.54	0.8	16	13.1	2.9	5.52	19	14.23	0.83	16.2	13	3.2	5.82	1.763985	0.190681
LP	31	14.66	0.63	15.9	13.1	2.8	4.27	21	14.52	0.9	16.2	12.3	3.9	6.21	0.144008	0.705904
AP	31	8.21	0.34	8.8	7.5	1.3	4.14	21	8.26	0.36	8.9	7.7	1.2	4.37	0.611567	0.437814
CIMin	31	4.33	0.21	4.7	4	0.7	4.92	21	4.33	0.22	4.7	4	0.7	5.07	0.112189	0.739039
AR	31	3.99	0.28	4.5	3.5	1	6.96	21	4.03	0.34	4.6	3.3	1.3	8.38	0.292653	0.590881
Acr	30	10.83	0.32	11.4	10.3	1.1	2.91	19	10.77	0.46	11.9	10.1	1.8	4.27	0.229222	0.634321
LN	31	11.03	0.59	12.1	9.5	2.6	5.39	21	11.05	0.76	12.5	9.5	3	6.89	0.117988	0.732639
LCB	29	24.87	1.28	27.7	22.6	5.1	5.16	20	24.39	1.64	28.1	21	7.1	6.73	1.340199	0.252848
EB	32	3.23	0.21	3.9	2.8	1.1	6.55	22	3.17	0.19	3.5	2.8	0.7	5.96	1.388073	0.244094
AnM	31	0.99	0.09	1.2	0.9	0.3	8.59	21	1	0.09	1.2	0.9	0.3	9.16	0.325760	0.570673
AIM	31	2.35	0.2	2.8	2	0.8	8.65	21	2.35	0.27	3	1.8	1.2	11.48	0.003570	0.952586
M ₁₋₄	31	6.13	0.2	6.5	5.8	0.7	3.24	21	6.2	0.18	6.6	5.9	0.7	2.93	2.256426	0.139228
dP ₁ -M ₄	31	9.8	0.27	10.4	9.3	1.1	2.71	21	9.8	0.29	10.3	9.1	1.2	3	0.108183	0.743569
LM ₃	31	1.55	0.09	1.7	1.4	0.3	5.73	21	1.55	0.1	1.7	1.3	0.4	6.32	0.000859	0.976733
AM ₃	31	1	0.06	1.1	0.9	0.2	5.77	21	1.01	0.06	1.1	0.9	0.2	6.19	0.318799	0.574855
dP ¹ -M ⁴	31	9.32	0.32	10.1	8.9	1.2	3.42	21	9.3	0.37	10	8.5	1.5	3.94	0.027666	0.868554
M ¹⁻⁴	31	5.52	0.27	6.1	5.1	1	4.85	21	5.6	0.22	6.1	5.1	1	4.02	1.661762	0.203182
LM ³	31	1.62	0.16	1.9	1.3	0.6	9.9	21	1.64	0.14	1.9	1.5	0.4	8.3	0.273973	0.602946
AM ³	31	1.97	0.09	2.1	1.8	0.3	4.57	20	2	0.09	2.2	1.9	0.3	4.59	0.443707	0.508341

Tabla 5.1. Resultados del ANOVA entre medidas dentarias de *L. halli* y *L. juga*.

Medidas	<i>L. halli</i>	<i>L. juga</i>	F	<i>p</i> - valor
M ₁₋₄	7,99	8,46	26,445	0,000001 ^a
LM ₃	2,09	2,2	10,498	0,001507 ^b
ANM ₃	1,39	1,44	7,249	0,008001 ^c
ARM ₃	2,9	3,19	11,321	0,001004 ^a
M ¹⁻⁴	7,13	7,32	0,681	0,413494
LM ³	2,31	2,54	3,850	0,056084
ANM ³	2,64	2,82	0,720	0,400728
ARM ³	3,09	3,48	2,892	0,096091

^a Indica diferencias significativas, corregidas con valores de Bonferroni, para $P < 0.1$, $P < 0.05$ y $P < 0.01$.

^b Indica diferencias significativas, corregidas con valores de Bonferroni, para $P < 0.1$, $P < 0.05$.

^c Indica diferencias significativas, corregidas con valores de Bonferroni, para $P < 0.1$.

Tabla 5.2: Medidas exosomaticas, craneomandibulares y dentarias de *Thylamys bruchi*.

Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000).

Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	12	211.5	28.11	245	141	104	13.29
LCC	12	95.17	11.48	104	62	42	12.06
LC	12	116.33	18.85	141	79	62	16.2
O	12	22.47	2.66	25	15	10	11.85
P	12	13.58	2.45	16.8	9	7.8	18.04
LCr	7	25.73	0.97	26.5	24.2	2.3	3,76 *
AZ	7	14.39	0.55	15.2	13.5	1.7	3,8 *
LP	8	13.16	0.52	14	12.5	1.5	3,94 *
AP	8	7.63	0.18	7.8	7.3	0.5	2,40 *
CIMin	9	3.79	0.18	4	3.5	0.5	4,66 *
AR	9	3.93	0.22	4.3	3.5	0.8	5,68 *
Acr	8	10.61	0.38	11.3	10.1	1.2	3,58 *
LN	9	10.28	0.42	10.8	9.6	1.2	4,09 *
LCB	8	23.3	0.94	24.5	22.1	2.4	4,05 *
EB	6	3.58	0.3	4.1	3.4	0.7	8.36
AnM	9	0.93	0.07	1	0.8	0.2	7.58
AIM	9	2.36	0.16	2.6	2.1	0.5	6,75 *
dP ₁ -M ₄	9	8.96	0.22	9.2	8.6	0.6	2,44 *
M ₁₋₄	9	5.5	0.21	5.8	5.1	0.7	3,74 *
LM ₃	8	1.33	0.07	1.4	1.2	0.2	5,33 *
AM ₃	8	0.8	0.05	0.9	0.7	0.2	6,68 *
dP ¹ -M ⁴	9	8.38	0.2	8.7	8.1	0.6	2,44 *
M ¹⁻⁴	9	4.96	0.24	5.2	4.5	0.7	4,74 *
LM ³	9	1.36	0.09	1.5	1.2	0.3	6,51 *
AM ³	9	1.68	0.1	1.8	1.5	0.3	5,79 *

Tabla 5.3: Medidas exosomaticas, craneomandibulares y dentarias de *Thylamys citellus*.

Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000).

Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	8	217	24.51	259	173	86	11.29
LCC	9	105.89	15.36	132	75	57	14.5
LC	9	111.78	9.27	127	98	29	8.29
O	9	23.17	1.58	25	20	5	6,83 *
P	9	15.06	0.63	16	14	2	4,22 *
LCr	7	28.07	1.62	29.9	25.3	4.6	5,78 *
AZ	7	16.04	1.08	17.6	14.2	3.4	6,73 *
LP	7	14.54	0.87	15.6	13.4	2.2	5,99 *
AP	7	8.3	0.5	9.2	7.5	1.7	5,98 *
CIMin	7	4.17	0.35	4.6	3.7	0.9	8.5
AR	7	4.57	0.5	5.3	3.8	1.5	10.84
Acr	7	11.17	0.28	11.7	10.9	0.8	2,52 *
LN	7	11.04	0.99	12.3	9.7	2.6	8.96
LCB	7	25.73	1.78	27.8	22.6	5.2	6,91 *
EB	6	3.85	0.24	4.1	3.5	0.6	6,31 *
AnM	7	1.06	0.08	1.2	1	0.2	7.44
AIM	7	2.61	0.27	3	2.2	0.8	10.46
dP ₁ -M ₄	7	9.67	0.29	10.1	9.3	0.8	3,03 *
M ₁₋₄	7	6.1	0.14	6.4	6	0.4	2,32 *
LM ₃	7	1.49	0.07	1.6	1.4	0.2	4,64 *
AM ₃	7	0.87	0.05	0.9	0.8	0.1	5,59 *
dP ¹ -M ⁴	7	9.1	0.26	9.5	8.7	0.8	2,91 *
M ¹⁻⁴	7	5.41	0.15	5.7	5.3	0.4	2,70 *
LM ³	7	1.5	0.1	1.7	1.4	0.3	6,66 *
AM ³	7	1.8	0.06	1.9	1.7	0.2	3,21 *

Tabla 5.4: Medidas exosomaticas, craneomandibulares y dentarias de *Thylamys fenestrae*. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (*sensu* Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	16	202.63	23.88	235	160	75	11.78
LCC	16	96.06	14.36	120	77	43	14.95
LC	16	107.25	12.78	136	85	51	11.91
O	15	18.67	5.01	24	10	14	26.84
P	16	14.43	3.52	22	8	14	24.36
LCr	19	26.08	1.88	29.4	24.1	5.3	7.21
AZ	19	13.98	1.17	16.2	12.7	3.5	8.38
LP	21	13.85	0.99	15.8	12.8	3	7.13
AP	21	7.84	0.51	8.7	7.1	1.6	6,54 *
CIMin	21	4.23	0.28	4.9	3.9	1	6,7 *
AR	21	3.86	0.3	4.5	3.5	1	7.89
Acr	21	10.65	0.31	11.2	10.1	1.1	2,89 *
LN	21	10.24	0.85	12.1	9.3	2.8	8.34
LCB	19	23.87	1.76	27.2	22.3	4.9	7.39
AnM	83	0.97	0.09	1.1	0.8	0.3	9.71
AIM	82	2.4	0.19	2.8	2.1	0.7	8.1
dP ₁ -M ₄	68	9.02	0.31	10	8.3	1.7	3,39 *
M ₁₋₄	64	5.64	0.25	6.6	5.1	1.5	4,51 *
LM ₃	64	1.5	0.09	1.7	1.3	0.4	5,87 *
AM ₃	64	0.9	0.04	1	0.8	0.2	4,45 *
dP ¹ -M ⁴	64	8.64	0.31	9.4	8.2	1.2	3,55 *
M ¹⁻⁴	67	5.11	0.22	5.8	4.6	1.2	4,31 *
LM ³	62	1.52	0.11	1.8	1.3	0.5	6,96 *
AM ³	62	1.86	0.08	2.1	1.7	0.4	4,52 *

Tabla 5.5: Medidas exosomaticas, craneomandibulares y dentarias de *Thylamys pulchellus*. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (sensu Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	15	205.21	25.94	245	163	82	12.64
LCC	15	96.07	16.35	139	73	66	17.02
LC	15	109.13	23.98	135	41	94	21.97
O	15	20.88	3.85	25.8	13	12.8	18.42
P	15	13.32	1.82	16.7	11	5.7	13.65
LCr	8	25.78	1.05	27.3	24.3	3	4,07 *
AZ	7	14.5	0.82	15.4	13.4	2	5,63 *
LP	8	13.19	0.45	13.9	12.7	1.2	3,38 *
AP	8	7.61	0.34	8	7.2	0.8	4,41 *
CIMin	8	3.69	0.2	4.1	3.4	0.7	5,51 *
AR	8	3.96	0.3	4.5	3.5	1	7.62
Acr	8	10.46	0.3	10.8	10	0.8	2,89 *
LN	8	10.3	0.63	11	8.9	2.1	6,14 *
LCB	8	23.5	1.01	25.1	22.1	3	4,31 *
EB	5	3.64	0.15	3.8	3.4	0.4	4,17 *
AnM	9	0.89	0.09	1	0.8	0.2	10.44
AIM	9	2.26	0.26	2.8	1.9	0.9	11.54
dP ₁ -M ₄	9	8.64	0.32	9.2	8.3	0.9	3,66 *
M ₁₋₄	9	5.3	0.17	5.6	5.1	0.5	3,13 *
LM ₃	9	1.28	0.07	1.4	1.2	0.2	5,22 *
AM ₃	9	0.74	0.07	0.9	0.7	0.2	9.76
dP ¹ -M ⁴	8	8.16	0.33	8.5	7.5	1	4,03 *
M ¹⁻⁴	8	4.78	0.21	5	4.4	0.6	4,44 *
LM ³	8	1.31	0.11	1.5	1.2	0.3	8.58
AM ³	8	1.59	0.06	1.7	1.5	0.2	4,04 *

Tabla 5.6: Medidas exosomaticas, craneomandibulares y dentarias de *Thylamys venustus*. Los asteriscos indican valores bajos (<7) de CV (sensu Bedian y Mossholder, 2000). Todas las medidas son en mm.

Medidas	<i>n</i>	X	SD	Máximo	Mínimo	Rango	CV
LT	99	221.68	21.04	277	169	108	9.49
LCC	99	97.32	12.19	139	63	76	12.52
LC	101	124.44	11.94	152	86	66	9.59
O	101	21.66	3.01	29	10	19	13.89
P	89	14.31	3.1	23.4	5	18.4	21.64
LCr	143	28.78	1.64	32.3	25	7.3	5,72 *
AZ	143	15.32	1.02	18.3	13	5.3	6,69 *
LP	144	15.2	0.87	17.1	12.9	4.2	5,71 *
AP	147	8.54	0.43	9.9	7.6	2.3	5,08 *
CIMin	147	4.52	0.3	5.4	3.9	1.5	6,61 *
AR	150	4.34	0.34	5.5	3.6	1.9	7.92
Acr	144	11.51	0.63	14.8	10.1	4.7	5,44 *
LN	147	12.02	0.89	14	9.7	4.3	7.38
LCB	144	25.98	1.67	29.7	22.4	7.3	6,42 *
EB	134	4.12	0.3	4.9	3.5	1.4	7.2
AnM	168	1.02	0.1	1.3	0.8	0.5	9.56
AIM	168	2.48	0.25	3.2	2	1.2	10.17
dP ₁ -M ₄	170	10.27	0.36	11	9.4	1.6	3,49 *
M ₁₋₄	170	6.37	0.21	6.8	5.8	1	3,23 *
LM ₃	168	1.57	0.09	1.8	1.3	0.5	5,44 *
AM ₃	168	0.97	0.05	1.1	0.9	0.2	5,18 *
dP ¹ -M ⁴	169	9.68	0.37	10.5	8.7	1.8	3,80 *
M ¹⁻⁴	169	5.82	0.24	6.3	5.2	1.1	4,12 *
LM ³	169	1.63	0.11	1.9	1.4	0.5	6,45 *
AM ³	169	1.99	0.1	2.3	1.7	0.6	5,14 *

Tabla 6.0. Variables bioclimáticas usadas para generar los modelos de distribución.

NOMBRE DE LA VARIABLE	TRADUCCIÓN
BIO1 = Annual Mean Temperature	Temperatura media anual
BIO2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))	Rango medio diario de temperatura (media mensual*(temperatura maxima-temperatura minima))
BIO3 = Isothermality (P2/P7) (* 100)	Isotermalidad (P2/P7)*100
BIO4 = Temperature Seasonality (standard deviation *100)	Estacionalidad de la temperatura (Desviacion estandar * 100)
BIO5 = Max Temperature of Warmest Month	Temperatura maxima del mes mas calido
BIO6 = Min Temperature of Coldest Month	Temperatura minima del mes mas frio
BIO7 = Temperature Annual Range (P5-P6)	Rango anual de temperatura (P5-P6)
BIO8 = Mean Temperature of Wettest Quarter	Temperatura media del cuatrimestre mas humedo
BIO9 = Mean Temperature of Driest Quarter	Temperatura media del cuatrimestre mas seco
BIO10 = Mean Temperature of Warmest Quarter	Temperatura media del cuatrimestre mas calido
BIO11 = Mean Temperature of Coldest Quarter	Temperatura media del cuatrimestre mas frio
BIO12 = Annual Precipitation	Precipitacion anual
BIO13 = Precipitation of Wettest Month	Precipitacion del mes mas humedo
BIO14 = Precipitation of Driest Month	Precipitacion del mes mas seco
BIO15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	Estacionalidad de la precipitacion (Coeficiente de variacion)
BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter	Precipitacion del cuatrimestre mas humedo
BIO17 = Precipitation of Driest Quarter	Precipitacion del cuatrimestre mas seco
BIO18 = Precipitation of Warmest Quarter	Precipitacion del cuatrimestre mas calido
BIO19 = Precipitation of Coldest Quarter	Precipitacion del cuatrimestre mas frio

Tabla 6.1a. Localidades de registro para *Dromiciops gliroides*. Para la ubicación de cada localidad véanse Figs. 6.1a y 6.1b (que abarcan toda la distribución de la especie, y las localidades registradas en los alrededores del lago Nahuel Huapi, respectivamente).

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA/REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD
<i>Didelphys elegans</i>	1	Chile	Chiloé/Los Lagos	Huite, NE isla de Chiloé	Cunningham, 1871	42°05'25"	73°26'46"
<i>Didelphys australis</i>	2	Chile	Valdivia/Los Lagos	Fundo San Juan, cerca de La Unión	F. Philippi, 1893	40°17'	73°05'
<i>Didelphys australis</i>	3	Chile	Valdivia/Los Lagos	Valdivia (colectado por von Lossberg)	F. Philippi, 1893	39°48'	73°14'
<i>Didelphys australis</i>	4	Chile	Cautín/Araucanía	Curacautín	Wolffsohn y Porter, 1908	38°26'	71°53'
<i>Didelphys australis</i>	5 (véase Fig. 6.1b)	Argentina	Neuquén	Beatriz (actual península Quetrihué, P.N. Arrayanes), Lago Nahuel Huapí	Thomas, 1919d:212	40°48'54"	71°38'29"
<i>Dromciops australis</i>	6	Chile	Cautín/Araucanía	Temuco (colectado 1908 por R. M. Middleton)	Thomas, 1919d:212	38°44'	72°36'
<i>Dromciops australis australis</i>	7	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Cayutué (citado como Cayetué), Lago Todos Los Santos	Osgood, 1943	41°14'	72°17'
<i>Dromciops australis australis</i>	8	Chile	Concepción/Bío-Bío	Lota	Osgood, 1943	37°05'	73°10'
<i>Dromciops australis australis</i>	9	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Peulla, Todos los Santos	Osgood, 1943	41°06'	72°02'
<i>Dromciops australis australis</i>	10	Chile	Malleco/Araucanía	Río Colorado, Malleco (vease Villa Portales)	Osgood, 1943	38°27'	71°22'
<i>Dromciops australis australis</i>	11	Chile	Arauco/Bío-Bío	Sierra Nahuelbuta	Osgood, 1943	37°43'	73°04'
<i>Dromciops australis australis</i>	12	Chile	Malleco/Araucanía	Victoria	Osgood, 1943	38°13'	72°20'
<i>Dromciops australis gliroides</i>	13	Chile	Chiloé/Los Lagos	Quellón (especimen recuperado sin craneo de un "nativo")	Osgood, 1943	43°05'26"	73°43'43"
<i>Dromciops australis australis</i>	14 (véase Fig. 6.1b)	Argentina	Neuquén	Estación Forestal Puerto Anchorena, Isla Victoria	Santos Gollan, 1946	Localidad imprecisa	
<i>Dromciops australis australis</i>	15	Argentina	Neuquén	Huemul (localidad)	Santos Gollan, 1946	40°53'10"	71°29'27"
<i>Dromciops australis australis</i>	16 (véase Fig. 6.1b)	Argentina	Neuquén	Puerto Madera (proximidades de la estación zoológica Puerto Radal), Isla Victoria	Santos Gollan, 1946	Localidad imprecisa	
<i>Dromciops australis australis</i>	17	Argentina	Neuquén	Villa Angostura	Santos Gollan, 1946	40°46'55"	71°38'38"
<i>Dromciops australis australis</i>	18	Chile	Bío-Bío/Bío-Bío	Huépil, norte del río Laja	Schneider, 1946	37°14'	71°56'
<i>Dromciops australis australis</i>	19	Chile	Concepción/Bío-Bío	Parque Pedro del Río	Schneider, 1946	36°50'	73°03'
<i>Dromciops australis</i>	20	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Puerto Montt	Mann, 1955	41°28'18"	72°56'13"
<i>Dromciops australis australis</i>	21	Chile	Malleco/Araucanía	Angol	Greer, 1965	37°48'	72°43'
<i>Dromciops australis australis</i>	22	Chile	Malleco/Araucanía	Baños Río Blanco (citado como Termas Río Blanco)	Greer, 1965	38°34'	71°34'
<i>Dromciops australis australis</i>	23	Chile	Malleco/Araucanía	Cerro Nahuelbuta	Greer, 1965	37°48'	73°04'
<i>Dromciops australis australis</i>	24	Chile	Arauco/Bío-Bío	Contulmo	Greer, 1965	38°00'	73°13'
<i>Dromciops australis australis</i>	25	Chile	Malleco/Araucanía	Jauja	Greer, 1965	38°04'	71°55'
<i>Dromciops australis australis</i>	26	Chile	Malleco/Araucanía	Laguna Malleco	Greer, 1965	38°13'	71°49'
<i>Dromciops australis australis</i>	27	Chile	Malleco/Araucanía	Lonquimay	Greer, 1965	38°26'	71°14'
<i>Dromciops australis australis</i>	28	Chile	Malleco/Araucanía	Paso Pino Hachado	Greer, 1965	38°40'	70°54'
<i>Dromciops australis australis</i>	29	Chile	Malleco/Araucanía	Río Ranquil	Greer, 1965	38°16'	71°18'
<i>Dromciops australis australis</i>	30	Chile	Malleco/Araucanía	Selva Oscura	Greer, 1965	38°22'	72°11'

Tabla 6.1a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA/REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD
<i>Dromiciops australis australis</i>	31	Chile	Malleco/Araucanía	Troyo	Greer, 1965	38°15'	71°18'
<i>Dromiciops gliroides</i>	32	Chile	Araucanía	Cerro Nielol	Jimenez y Rageot, 1979	38°40'	72°38'
<i>Dromiciops gliroides</i>	33	Chile	Malleco/Araucanía	P.N. Nahuelbuta	Jimenez y Rageot, 1979	37°51'	73°05'
<i>Dromiciops australis</i>	34	Chile	Cautín/Araucanía	P.N. Tolhuaca	Jimenez y Rageot, 1979	38°10'	71°43'
<i>Dromiciops gliroides</i>	35	Chile	Cautín/Araucanía	P.N. Conguillío	Jimenez y Rageot, 1979	38°39'	71°38'
<i>Dromiciops gliroides</i>	36	Chile	Valdivia/Los Lagos	Antillanca (2km NW del área de ski), P.N. Puyehue	Pine et al., 1979	40°45'	72°09'
<i>Dromiciops australis</i>	37	Chile	Valdivia/Los Lagos	Antillanca (6km NW del área de ski), P.N. Puyehue	Pine et al., 1979	40°45'	72°09'
<i>Dromiciops australis</i>	38	Chile	Valdivia/Los Lagos	Lago Paraíso, P.N. Puyehue	Pine et al., 1979	40°48'	72°17'
<i>Dromiciops australis</i>	39	Chile	Chiloé/Los Lagos	15 km S de Quellón, cerca de la boca del río Yaldad	Pine et al., 1979	43°04'40"	73°44'59"
<i>Dromiciops australis</i>	40	Chile	Bío-Bío/Bío-Bío	Río Itata	Tamayo, Frassinetti y Frassinetti, 1980	36°23'	72°52'
<i>Dromiciops australis</i>	41 (véase Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	5 km NW de Pampa Linda	Pearson y Pearson, 1982	41°13'	71°47'
<i>Dromiciops australis australis</i>	42	Chile	Concepción/Bío-Bío	Concepción (corresponde a algun sitio cerca de Curanilahue)	Patterson y Gallardo, 1987	37°26'	73°19'
<i>Dromiciops australis australis</i>	43	Chile	Osorno/Los Lagos	Osorno	Patterson y Gallardo, 1987	41°06'	72°30'
<i>Dromiciops australis gliroides</i>	44	Chile	Llanquihue/Los Lagos	La Picada	Meserve et al., 1988	41°06'	72°30'
<i>Dromiciops gliroides</i>	45	Argentina	Río Negro	Puerto Blest	Birney et al., 1996b	41°02'	71°49'
<i>Dromiciops gliroides</i>	46 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	2 km E, 1 km S del Cerro Catedral	Mares y Braun, 2000	41°12,58'	71°28,92'
<i>Dromiciops gliroides</i>	47 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Reserva Municipal Llao-Llao	Amico y Aizen 2001	41°03'	71°32'
<i>Dromiciops gliroides</i>	48	Chile	Ñuble/Bío-Bío	Reserva Nacional Los Queules	Saavedra y Simonetti, 2001	35°59'	72°41'
<i>Dromiciops gliroides</i>	49	Argentina	Río Negro	Lago Puelo	Martin, 2003	42°03'52"	71°36'53"
<i>Dromiciops australis</i>	50	Chile	Valdivia/Los Lagos	Catamutún	Brown, 2004	40°07'	73°07'
<i>Dromiciops australis</i>	51	Chile	Valdivia/Los Lagos	Máfil	Brown, 2004	39°39'	72°57'
<i>Dromiciops gliroides</i>	52 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Río Castaño Overo, W de Bariloche (ver mapa 2)	Brown, 2004	41°09'	71°18'
<i>Dromiciops australis</i>	53	Chile	Cautín/Araucanía	Termas de San Luis, 30km E de Pucón	Brown, 2004	39°16'	71°42'
<i>Dromiciops australis</i>	54	Argentina	Neuquén	Arroyo T[í]jerras Coloradas, Lago Huechulafquen, cerca de Cerro del Chico (Castillo?)	Brown, 2004	39°44'54"	71°27'19"
<i>Dromiciops australis</i>	55 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Hotel Tunquelén, 25km E de S. C. de Bariloche (ver mapa2)	Brown, 2004	41°09'	71°20'
<i>Dromiciops australis</i>	56	Argentina	Neuquén	Lago Quillén	Brown, 2004	39°25'	71°18'
<i>Dromiciops gliroides</i>	57 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Refugio Neumeyer, SSW de Bariloche (ver mapa2)	Brown, 2004	41°15'	71°18'
<i>Dromiciops gliroides</i>	58	Chile	Chiloé/Los Lagos	Cocauque, al frente de Yaldad	Brown, 2004	43°06'35"	73°44'06"
<i>Dromiciops gliroides</i>	59	Argentina	Neuquén	Cascada Diana, 16km WNW Villa La Angostura	Brown, 2004	40°45'39"	71°39'19"
<i>Dromiciops gliroides</i>	60	Chile	Osorno/Los Lagos	Osorno, 32 km SSE y Pto. Octay, 14.5 km NNW	Brown, 2004	40°40'	73°01'
<i>Dromiciops australis</i>	61	Chile	Palena/Los Lagos	Río Negro, 12.4 km WNW	Brown, 2004	41°58'	72°29'
<i>Dromiciops gliroides</i>	62	Argentina	Río Negro	Refugio, 3.5 km N y 1.5 km E de Estancia Paso Coihue	Brown, 2004	40°58'	71°20'
<i>Dromiciops gliroides</i>	63	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Lago Todos los Santos	Brown, 2004	41°06'58"	72°24'31"
<i>Dromiciops gliroides</i>	64	Argentina	Río Negro	Lago Lácar, P.N. Lanin	Brown, 2004	40°11'	71°30'
<i>Dromiciops gliroides</i>	65	Chile	Chiloé/Los Lagos	boca del Río Inio	Brown, 2004	43°21'	74°07'

Tabla 6.1a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA/REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD
<i>Dromiciops gliroides</i>	66	Chile	Chiloé/Los Lagos	Cucao	Brown, 2004	42°37'59"	74°06'25"
<i>Dromiciops gliroides</i>	67	Chile	Osorno/Los Lagos	Maicolpué	Brown, 2004	40°35'39"	73°44'5"
<i>Dromiciops gliroides</i>	68	Chile	Chiloé/Los Lagos	Puerto Carmen	Brown, 2004	43°08'15"	73°46'13"
<i>Dromiciops gliroides</i>	69	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Seno Reloncaví (Quillaipe?)	Brown, 2004	41°36'52"	72°50'13"
<i>Dromiciops gliroides</i>	70	Chile	Palena/Los Lagos	Contao, 19.7 km N Río Negro y 26.7 km S Contao	Brown, 2004	41°57'45"	72°42'10"
<i>Dromiciops gliroides</i>	71	Argentina	Chubut	Cholila/Lago Rivadavia	Inédito	42°32'58"	71°37'56"
<i>Dromiciops australis</i>	72	Chile	Arauco/Bío-Bío	Comuna Curanilahue	Inédito	37°26'	73°21'
<i>Dromiciops australis</i>	73	Chile	Valdivia/Los Lagos	Comuna Valdivia, Sto. Domingo	Inédito	39°50'	72°45'
<i>Dromiciops australis</i>	74	Chile	Osorno/Los Lagos	Rupanco, Piedras Negras	Inédito	40°53'	72°29'
<i>Dromiciops australis soricina</i>	75	Chile	Valdivia/Los Lagos	Comuna Valdivia, Huellahue	Inédito	39°44'	73°06'
<i>Dromiciops australis soricina</i>	76	Chile	Valdivia/Los Lagos	Fundo San Martín	Inédito	39°38'	73°07'
<i>Dromiciops australis</i>	77	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Santa Barbara	Inédito	37°40'	71°58'
<i>Dromiciops australis</i>	78	Chile	Osorno/Los Lagos	Osorno, 54 km SSE y Pto. Octay, 13.5 km E	Inédito	41°00'7"	72°40'6"
<i>Dromiciops australis</i>	79	Chile	Chiloé/Los Lagos	Coipomó	Inédito	42°03'	73°58'
<i>Dromiciops australis</i>	80	Chile	Chiloé/Los Lagos	Ancud	Inédito	41°52'11"	73°49'13"
<i>Dromiciops gliroides</i>	81 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Piscicultura Beveraggi, Colonia Suiza	Inédito	41°05'	71°30,5'
<i>Dromiciops gliroides</i>	82 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Lago Moreno, Colonia Suiza	Inédito	41°05,5'	71°30,2'
<i>Dromiciops gliroides</i>	83 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Ladera Sur Cerro Otto, Villa Arelauquen	Inédito	41°10'	71°23'
<i>Dromiciops gliroides</i>	84 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Av. Bustillo km 13, Bariloche	Inédito	41°06'	71°26,6'
<i>Dromiciops gliroides</i>	85 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Río Negro	Av. Bustillo km 14, Bariloche	Inédito	41°05,4'	71°27'
<i>Dromiciops gliroides</i>	86 (vease Fig. 6.1b)	Argentina	Neuquén	4.5 km N y 0.5 km E de Cerro Falkner, Lago Lacar	Inédito	40°11'13"	71°19'12"

Tabla 6.1b. Pruebas umbral dependientes para los modelos de *D. gliroides*. Área potencial, valores de omisión extrínseca y significación estadística de los modelos generados con valores de umbral 1, 5 y 10, respectivamente.

Modelos	Cumulative threshold = 1			Cumulative threshold = 5			Cumulative threshold = 10		
	Área	Omisión extrínseca	p-value	Área	Omisión extrínseca	p-value	Área	Omisión extrínseca	p-value
Modelo y Fig. 6.1d	0.144	0.000	5.04E-015	0.083	0.000	4.21E-019	0.063	0.118	1.10E-016
Modelo y Fig. 6.1e	0.140	0.000	7.90E-018	0.082	0.000	1.76E-022	0.061	0.150	2.14E-018
Modelo y Fig. 6.1f	0.187	0.000	4.26E-013	0.096	0.019	4.65E-018	0.078	0.059	2.67E-017
Modelo y Fig. 6.1g	0.162	0.000	3.68E-014	0.105	0.000	2.22E-017	0.085	0.059	1.08E-016
Modelo 6.1h (sin Chiloé y Chubut)	0.213	0.000	3.93E-010	0.106	0.000	2.29E-014	0.083	0.000	6.77E-016
Promedio	0.169	0.000		0.094	0.004		0.074	0.077	
SD	0.031	0.000		0.012	0.008		0.011	0.058	

Tabla 6.1c. Pruebas umbral independiente para los modelos de *D. gliroides*.

	Fig. 6.1d	Fig. 6.1e	Fig. 6.1f	Fig. 6.1g	Modelo 6.1h
Ganancia regularizada de entrenamiento ("Regularized training gain")	2.652	2.636	2.384	2.390	2.455
Ganancia no regularizada de entrenamiento ("Unregularized training gain")	2.998	2.957	2.613	2.684	2.780
Ganancia no regularizada de prueba ("Unregularized test gain")	2.743	2.754	2.678	2.363	2.972
Área bajo la curva sobre datos de entrenamiento ("Training data AUC")	0.985	0.984	0.975	0.977	0.980
Área bajo la curva sobre datos de prueba ("Test AUC")	0.975	0.974	0.972	0.965	0.976
SD	0.006	0.006	0.007	0.006	0.006
Terminación del algoritmo ("Algorithm termination")	860	1000	480	620	960
Datos de presencia ("Presence data")	53	62	53	52	44
Datos de prueba ("Test data")	17	20	17	17	14
Puntos de fondo usados durante el entrenamiento ("Background points during training")	10053	10062	10053	10052	10044

Tabla 6.2a. Localidades de registro para *Rhyncholestes raphanurus*. Para la ubicación de cada localidad véase la Fig. 6.2a (que abarca toda la distribución de la especie).

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	1	Chile	Chiloé/Los Lagos	Desembocadura del Río Inio	Osgood, 1924	43°20'03"	74°08'08,5"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	2	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Refugio Volcán Osorno	Osgood, 1943	41°04'	72°28'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	3	Chile	Chiloé/Los Lagos	Cerca de la desembocadura del Río Yaldad, 15 SO de Quellón	Pine et al, 1979	43°04'40"	73°44'59"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	4	Chile	Osorno/Los Lagos	Maicolpué	Gallardo y Patterson, 1987b	40°35'47,2"	73°44'14"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	5	Chile	Osorno/Los Lagos	P.N. Puyehue (ver mas abajo)	Gallardo y Patterson, 1987b	40°39'	72°19'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	6	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Peulla	Gallardo y Patterson, 1987b	41°06'	72°02'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	7	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Margen sur del Lago Chapo	Gallardo y Patterson, 1987b	41°31'09.5"	72°25'43.3"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	8	Chile	Chiloé/Los Lagos	Cucao	Gallardo y Patterson, 1987b	42°37'59"	74°06'25"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	9	Chile	Chiloé/Los Lagos	Puerto Carmen	Gallardo y Patterson, 1987b	43°08'15"	73°46'13"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	10	Chile	Chiloé/Los Lagos	Fundo El Venado, 5 km W de Palomar	Gallardo y Patterson, 1987b	42°03'	73°58'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	11	Argentina	Río Negro	Puerto Blest	Birney et al., 1996b	41°02'	71°49'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	12	Chile	Palena/Los Lagos	Contao, 19.7 km N Río Negro y 26.7 km S Contao	Albuja y Patterson, 1996	41°56'19"	72°42'53"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	13	Chile	Osorno/Los Lagos	Osorno, 32 km SSE y Pto. Octay, 14.5 km NNW	Albuja y Patterson, 1996	40°40'	73°01'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	14	Chile	Palena/Los Lagos	Río Negro, 11.1 km WNW	Albuja y Patterson, 1996	41°58'	72°29'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	15	Chile	Osorno/Los Lagos	Osorno, 84 km SSE, 32 km ESE de Pto. Octay	Albuja y Patterson, 1996	41°04'32"	72°37'38"
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	16	Chile	Palena/Los Lagos	Río Negro, 12.4 km WNW	Albuja y Patterson, 1996	41°56'	72°31'
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	17	Chile	Llanquihue/Los Lagos	Lago Chapo, 12.4 km WNW, 19.7 km N	Brown, 2004	41°20'	72°44'

Tabla 6.2b. Pruebas umbral dependientes para los modelos de *R. raphanurus*. Área potencial, valores de omisión extrínseca y significación estadística de los modelos generados con valores de umbral 1, 5 y 10, respectivamente.

Modelos	Cumulative threshold = 1			Cumulative threshold = 5			Cumulative threshold = 10		
	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value
Modelo y Fig. 6.2c	0.180	0.000	0.00E+000	0.039	0.000	0.00E+000	0.028	0.000	0.00E+000
Modelo y Fig. 6.2d	0.108	0.000	0.00E+000	0.049	0.000	0.00E+000	0.035	0.000	0.00E+000
Modelo y Fig. 6.2e	0.116	0.000	2.52E-004	0.060	0.000	9.76E-006	0.038	0.000	1.90E-006
Modelo y Fig. 6.2f	0.126	0.000	1.80E-004	0.056	0.000	1.32E-005	0.037	0.000	2.20E-006
Promedio	0.133	0.000		0.051	0.000		0.035	0.000	
SD	0.033	0.000		0.009	0.000		0.005	0.000	

Tabla 6.2c. Pruebas umbral independiente para los modelos de *R. raphanurus*.

	Fig. 6.2c	Fig. 6.2d	Fig. 6.2e	Fig. 6.2f
Ganancia regularizada de entrenamiento ("Regularized training gain")	3.62	3.292	3.358	3.361
Ganancia no regularizada de entrenamiento ("Ungregularized training gain")	4.26	3.807	4.100	4.079
Ganancia no regularizada de prueba ("Unregularized test gain")			3.620	3.651
Área bajo la curva sobre datos de entrenamiento ("Training data AUC")	0.997	0.994	0.996	0.996
Área bajo la curva sobre datos de prueba ("Test AUC")			0.991	0.991
SD			0.004	0.004
Terminación del algoritmo ("Algorhythm termination")	860	460.000	260	340
Datos de presencia ("Presence data")	19	19	15	15
Datos de prueba ("Test data")			4	4

Tabla 6.3a. Localidades de registro actuales (no fósiles) para *Lestodelphys halli*, ordenados de acuerdo a fecha de publicación. Todos los registros corresponden a Argentina. Tipo de registro: # ejemplar trampeado, * resto recuperado de egagrópilas; Ea. Estancia. Para la ubicación de cada localidad véanse Figs. 6.3a y 6.3b (que abarcan toda la distribución de la especie, y las localidades registradas en el noroeste del Chubut, respectivamente).

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PROVINCIA	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Notodelphys halli</i>	1	Santa Cruz	Cabo Tres Puntas Ea. Madrugada (Localidad tipo)	Thomas, 1921	47° 06'	66° 29'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	2 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Ea. Los Manantiales / Languiñeo	Reig, 1959	43° 18'	69° 50'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	3	Río Negro	Choele Choel	Marshall, 1977	39° 16'	65° 41'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	4	Río Negro	Cerro Leones	Birney et al., 1996b	41° 04'	71° 08'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	5	Río Negro	Pampa de Nestares	Massoia & Pardiñas, 1988 ^a	40° 42'	70° 46'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	6	Río Negro	Cañadón las Coloradas	Massoia & Pardiñas, 1988 ^b	40° 37'	70° 46'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	7	Neuquén	Confluencia	Massoia, 1988	40° 30'	70° 32'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	8	Río Negro	Cerro Castillo/Paso Flores	Pardiñas & Massoia, 1989	40° 33' 56"	70° 38' 12"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	9	Santa Cruz	Piedra Museo	De Santis et al., 1995	47° 30'	67° 30'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	10	Santa Cruz	Meseta el Pedrero	Birney et al., 1996b	46° 46.37'	69° 38.49'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	11 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	30 Km NO Pampa de Agnia	Birney et al., 1996a	43° 28.78'	69° 49.09'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	12	Chubut	Pico Salamanca	Birney et al., 1996b	45° 30'	68° 30'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	13	Río Negro	Comallo	Birney et al., 1996b	41° 04'	70° 20'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	14	Río Negro	10 Km E de Clemente Onelli	Birney et al., 1996b	41° 10'	70° 10'	# *
<i>Lestodelphys halli</i>	15	Río Negro	15 Km SE de Los Menucos	Birney et al., 1996b	40° 55'	68° 05'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	16	Neuquén	Tehuel Malal	Birney et al., 1996b	41° 02'	71° 10'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	17	La Pampa	Lihue Calel	Birney et al., 1996b	38° 02'	65° 35'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	18	Mendoza	Chacras de Coria	Birney et al., 1996b	32° 45'	69° 00'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	19	Chubut	Ea. San Pedro	Pardiñas et al., 2003	42° 04'	67° 34'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	20	Chubut	Sierras de Talagapa	Teta & Andrade, 2002	42° 14'/42° 12'	68° 14'/68° 13'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	21 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Paso del Sapo	Pardiñas et al., 2003	42° 41' 07"	69° 43' 22"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	22	Chubut	Los Altares	Pardiñas et al., 2003	43° 53' 49"	68° 24' 17"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	23	Río Negro	Ea. Calcatreo	Andrade et al., 2002	41° 44'	69° 22'	*

Tabla 6.3a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PROVINCIA	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Lestodelphys halli</i>	24	Río Negro	Ea. Maquinchao	Pardiñas et al., 2003	41° 42'	68° 39'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	25	Río Negro	Ea. Pilcañeu	Pardiñas et al., 2003	41° 48'	70° 41'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	26	Río Negro	Paraje Paso de los Molles	Pardiñas et al., 2003	40° 55'	70° 43'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	27	Río Negro	Perito Moreno	Pardiñas et al., 2003	41° 03' 34"	71° 01' 42"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	28	Río Negro	Ea. Juquiche	Pardiñas 1999	41° 20'	69° 33'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	29	Mendoza	Huayquerías del Oeste	Pardiñas 1999	32° 20'	68° 30'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	30	Chubut	Astra 20 Km N de Comodoro Rivadavia	Pardiñas 1999	45° 44'	67° 30'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	31	Chubut	Comodoro Rivadavia	Martín et. al., en prensa	45° 47'	67° 27'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	32	Chubut	Ea. El Gauchito	Pardiñas et al., 2000	45° 14'	67° 09'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	33	Neuquén	Cañadón del Tordillo	Pardiñas et al., 2003	40° 24'	70° 10'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	34 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cabaña Arroyo Pescado	Martín, 2003	43° 04' 11"	70° 54' 46"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	35 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Río Gualjaina/1000 m O del cruce entre las rutas provinciales 25 y 14	Martín, 2003	43° 01'	70° 47' 48"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	36 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Nahuel Pan	Martín, 2003	42° 59' 15"	71° 10' 59"	# *
<i>Lestodelphys halli</i>	37 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Boquete Nahuel Pan	Martín, 2003	42° 57' 56"	71° 09' 24"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	38 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Arroyo Mayoco N°1	Martín, 2003	42° 45' 06"	70° 52' 12"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	39 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Arroyo Mayoco N°2	Martín, 2003	42° 47'	70° 49'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	40 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Arroyo Mayoco N°3	Martín, 2003	42° 43'	70° 50'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	41 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cueva Watkins / Mayoco	Martín, 2003	42° 45' 01"	70° 52' 25"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	42 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Gualjaina	Martín, 2003	42° 42'	70° 28'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	43 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Piedra Parada N°1	Martín, 2003	42° 39' 32"	70° 06' 34"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	44 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cañadón La Buitrera	Martín, 2003	42° 39' 05"	70° 06' 11"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	45 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Camino a Colan Conhué	Martín, 2005	43° 08' 06.7"	70° 28' 08.4"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	46 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cañadón del Loro	Martín, 2005	42° 33' 38"	69° 53' 58"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	47 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Paso del Sapo N°2	Martín, 2005	42° 40' 54"	69° 39' 49.2"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	48 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Piedra Parada N°2	Martín, 2005	42° 40' 16.8"	70° 05' 13.4"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	49 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cerca de Ea. Cretón	Udrizar et. al., 2007	42°41'44"	70°01'33"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	50 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Ea. Cretón N°1	Udrizar et. al., 2007	42°44'38"	70°03'18"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	51 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Ea. Cretón N° 2	Udrizar et. al., 2007	42°42'	70°02'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	52	Río Negro	Puesto Machín	Udrizar et. al., 2007	41°40'40"	69°24'05"	*

Tabla 6.3a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PROVINCIA	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Lestodelphys halli</i>	53	Río Negro	Cañadón Arroyo Quetrequile	Udrizar et. al., 2007	41°41'49"	69°24'13"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	54	Río Negro	Cañadón del Painemil	Udrizar et. al., 2007	41°44'29"	69°22'05"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	55 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	2 Km NO Gastre	Udrizar et. al., 2007	42°14'	69°12'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	56 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Campo Netchovitch, Fofó Cahuel	Udrizar et. al., 2007	42°19'42"	70°33'40"	# *
<i>Lestodelphys halli</i>	57 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Fofó Cahuel	Udrizar et. al., 2007	42°20'27"	70°28'05"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	58 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cerro Gorro Frigio	Udrizar et. al., 2007	43°05'30"	69°19'23"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	59 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Ea. El Torito	Udrizar et. al., 2007	43°16'35,9"	69°08'29,5"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	60 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Cerca de Cerro Cóndor	Udrizar et. al., 2007	43°23'20"	69°10'13"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	61	Río Negro	Cerro Corona	Udrizar et. al., 2007	41°27'	66°54'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	62	Río Negro	Subida del Naciente	Udrizar et. al., 2007	41°40'	67°09'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	63	Chubut	4 Km S Tres Banderas	Udrizar et. al., 2007	42°48'31"	68°00'56"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	64	Chubut	Cañadón Carbón	Udrizar et. al., 2007	43°49'27"	67°51'04"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	65	Chubut	Ea. Los Manantiales	Udrizar et. al., 2007	45°43'59"	67°28'59"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	66	Santa Cruz	Ea. La Primavera	Martin et. al., en prensa	48° 25'14"	69° 33' 41"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	67	Santa Cruz	Monumento Nacional Bosques Petrificados	Procopio com. pers.	47°40'	68°10'	#
<i>Lestodelphys halli</i>	68 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Sierra de Tecka N°1	Inédito	43°25'47"	70°45'	*
<i>Lestodelphys halli</i>	69 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Sierra de Tecka N°2	Inédito	43°24'	70°44'58"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	70 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Sierra de Tecka N°3	Inédito	43°24'33"	70°44'46"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	71 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Ea. La Mimosa	Inédito	43°22'44"	70°52'54"	*
<i>Lestodelphys halli</i>	72 (véase Fig. 6.3b)	Chubut	Pasarela sobre Río Chubut / confluencia con Río Gualjaina	Inédito	42°36'13"	70°22'28,5"	*

Tabla 6.3b. Localidades de registro fósiles para *Lestodelphys halli* y *Lestodelphys juga*. El nombre de la provincia argentina (entre paréntesis) está indicado por las siguientes iniciales: SC = Santa Cruz, C = Chubut, RN = Río Negro, N = Neuquén, M = Mendoza, BA = Buenos Aires.

ESPECIE	NÚMERO	SITIO / LOCALIDAD	PROVINCIA	LATITUD	LONGITUD	EDAD / UBICACIÓN EN EL PERFIL	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA
<i>Lestodelphys halli</i>	1	Junín	Buenos Aires	34°30'	60°57'	Pleistoceno tardío / Holoceno temprano (time-transgressive, sensu Tonni et al. 1980)	Odreman Rivas y Zetti, 1969
<i>Lestodelphys halli</i>	2	Cueva Grande del Arroyo Feo	Santa Cruz	46°56'	70°30'	Holoceno tardío / 1.660 ± 50 años AP	Silveira, 1979
<i>Lestodelphys juga</i>	3	Punta Hermengo, Miramar	Buenos Aires	38°15'	57°50'	Pleistoceno medio a tardío	Tonni y Fidalgo, 1982
<i>Lestodelphys halli</i>	4	Cueva del Manzano / Cuyín Manzano / A° Corral	Neuquén	40°56'	71°21'	Sin datación	Prado et al., 1985
<i>Lestodelphys halli</i>	5	Paraje Paso de los Molles	Río Negro	40°55'40"	70°43'00"	Holoceno tardío	Prado et al., 1985
<i>Lestodelphys halli</i>	6	Alero IV del Tromen	Neuquén	Localidad sin precisar		Holoceno tardío / 3.560 ± 70 años AP y 2.780 ± 220 años AP	Perrotta y Pereda, 1987
<i>Lestodelphys halli</i>	7	San Martín 1	Buenos Aires	38°10'	62°45'	Sin datación	Oliva et al., 1991
<i>Lestodelphys juga</i>	8	A° Napostá Grande	Buenos Aires	38°21'	62°20'	Holoceno tardío / 1960 ± 100 años AP	Deschamps y Tonni, 1992
<i>Lestodelphys halli</i>	9	Cueva Trafal	Neuquén	40°43'	71°07'	Secuencia ³	Pearson y Pearson, 1993
<i>Lestodelphys halli</i>	10	Mar del Plata, barrancas	Buenos Aires	Localidad sin precisar		Sin datación	De Santis et al., 1995
<i>Lestodelphys halli</i>	11	Piedra Museo, AEP-1 ¹	Santa Cruz	47°53'42" o 47°30'	67°52'04" o 67°30'	Secuencia ⁴	De Santis et al., 1995
<i>Lestodelphys halli</i>	12	Cueva Epullán Grande	Neuquén	40°23'21"	70°11'40"	Secuencia ⁵	Crivelli Montero et al., 1996
<i>Lestodelphys halli</i>	13	Estación Astra	Chubut	45°44'	67°29'	Holoceno tardío	Pardiñas, 1999
<i>Lestodelphys juga</i>	14	Felix Camet / Santa Clara del Mar ²	Buenos Aires	37°49'	57°29'	Pleistoceno tardío	Pardiñas, 1999
<i>Lestodelphys halli</i>	15	Quequén Salado / Indio Rico	Buenos Aires	38°44'54"	59°06'27"	Pleistoceno tardío (Lujanense)	Pardiñas, 1999
<i>Lestodelphys halli</i>	16	Campo Cerda	Chubut	42°37'	70°17'	Secuencia / 2-3 y 3(1a) [580 ± 60 AP]; 5(4a), 5(7a) y 5(8a) [1910 ± 80 AP a 2050 ± 110 AP]	Pardiñas, 1999
<i>Lestodelphys halli</i>	17	Lle-Cul	Chubut	43°20'	65°35'	Holoceno tardío / 1830 ± 70 años AP	Pardiñas et al., 2000
<i>Lestodelphys halli</i>	18	Cueva Tixi	Buenos Aires	37°58'26"	58°03'57"	Secuencia / 10.375 ± 90 AP – 3.255 ± 75 AP	Goin, 2001
<i>Lestodelphys halli</i>	19	Camping Americano	Buenos Aires	38°57'47"	61°22'48"	Holoceno temprano	Pardiñas, 2001
<i>Lestodelphys halli</i>	20	Arroyo Malo 3	Mendoza	34°51'20"	69°53'15"	Secuencia / 2200 ± 60 AP (conjunto A, componente 6) y hasta 3810 ± 100 AP (conjunto B, componente 8, cuspidal)	Neme et al., 2002
<i>Lestodelphys halli</i>	21	Cueva 4 de La Martita	Santa Cruz	48°30'	69°15'	Holoceno tardío / 1.620 ± 90 años AP	Horovitz, 2003
<i>Lestodelphys halli</i>	22	Alero Santo Rosario	Río Negro	41°42'41"	68°39'53"	Holoceno tardío / 2566 ± 37 años AP	Andrade y Teta, 2003
<i>Lestodelphys halli</i>	23	Complejo Ferroviario	Buenos Aires	37°48'57"	57°28'32"	Pleistoceno	Pardiñas, 2004
<i>Lestodelphys halli</i>	24	Punta Medanosa 3	Santa Cruz	48°06'	65°56'	Holoceno tardío / 2.240 ± 80 años AP	Zubimendi et al., 2005

Tabla 6.3b. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO	SITIO / LOCALIDAD	PROVINCIA	LATITUD	LONGITUD	EDAD / UBICACIÓN EN EL PERFIL	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA
<i>Lestodelphys halli</i>	25	Casa de Piedra de Ortega	Río Negro	40°44'	70°42'	Holoceno tardío / 2.710 ± 100 años AP	Teta et al., 2005
<i>Lestodelphys halli</i>	26	Cueva Sarita 1	Río Negro	40°55'40"	70°43'	Holoceno tardío / Entre 2.720 ± 120 años AP y 1980 ± 105 años AP	Teta et al., 2005
<i>Lestodelphys halli</i>	27	Cueva y Paredón Loncomán	Río Negro	40°47'	70°10'	Holoceno tardío / 1960 ± 30 años AP	Teta et al., 2005
<i>Lestodelphys halli</i>	28	Cueva Sarita 2	Río Negro	40°55'40"	70°43'	Holoceno tardío / antes de 1010 ± 90 años AP	Teta et al., 2005
<i>Lestodelphys halli</i>	29	Rincón Chico 2	Neuquén	40°25'	70°10'	Holoceno tardío / Entre 2000 y 1000 años AP	Zubimendi y Bogan, 2006
<i>Lestodelphys halli</i>	30	Cueva Watkins	Chubut	42°45'01"	70°52'25"	Holoceno tardío / Una datación de la Capa 7 (60 cm) arrojó una edad C14 de 800 ± 70 años AP ⁶	Inédito
<i>Lestodelphys halli</i>	31	Puerto Pirámides	Chubut	42°34'	64°17'	Holoceno?	Inédito
<i>Lestodelphys halli</i>	32	Puerto Madryn	Chubut	42°46'27"	65°02'31"	Holoceno?	Inédito
<i>Lestodelphys juga</i>	33	Córdoba	Córdoba	Localidad sin precisar		Pleistoceno	Reig, 1972.

¹ Datos de latitud y longitud difieren según autor.

² Datos de latitud y longitud aproximada, corresponden a Santa Clara del Mar.

³ Resots por encima de capa fechada en 2.230 años A.P.

⁴ Restos en Capa 2, 45 cm de profundidad.

⁵ Restos aparecen en Capa 1, con una edad < 100 años marcada por un límite de guano ovino.

⁶ Más de 70 restos recuperados en todo el perfil, desde niveles superiores hasta una profundidad de 1.20 m.

Tabla 6.3c. Pruebas umbral dependientes para los modelos de *L. halli*. Área potencial, valores de omisión extrínseca y significación estadística de los modelos generados con valores de umbral 1, 5 y 10, respectivamente.

Modelos	Cumulative threshold = 1			Cumulative threshold = 5			Cumulative threshold = 10		
	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value
Modelo y Fig. 6.3e	0.421	0.000	4.07E-007	0.285	0.059	2.40E-008	0.208	0.059	1.68E-010
Modelo y Fig. 6.3f	0.488	0.000	5.10E-006	0.339	0.000	1.03E-008	0.258	0.000	9.69E-011
Modelo y Fig. 6.3g	0.430	0.000	1.37E-006	0.284	0.125	1.45E-006	0.209	0.125	2.36E-008
Modelo y Fig. 6.3h	0.345	0.062	1.24E-006	0.220	0.125	4.72E-008	0.169	0.125	1.29E-009
Modelo y Fig. 6.3.i	0.349	0.000	4.78E-008	0.229	0.000	5.64E-011	0.175	0.000	7.81E-013
Modelo y Fig. 6.3j	0.329	0.000	5.68E-008	0.211	0.000	7.47E-011	0.157	0.000	8.93E-013
Modelo y Fig. 6.3k	0.568	0.000	1.83E-001	0.491	0.000	1.19E-001	0.442	0.000	8.64E-002
Modelo y Fig. 6.3l	0.283	0.000	2.14E-008	0.176	0.000	2.72E-011	0.130	0.000	3.77E-013
Promedio	0.402	0.008		0.279	0.039		0.219	0.039	
SD	0.094	0.022		0.100	0.057		0.098	0.057	

Tabla 6.3d. Pruebas umbral independiente para los modelos de *L. halli*.

	Fig. 6.3e	Fig. 6.3f	Fig. 6.3g	Fig. 6.3h	Fig. 4.i	Fig. 6.3j	Fig. 6.3k	Fig. 6.3l
Ganancia regularizada de entrenamiento ("Regularized training gain")	1.870	1.356	1.576	1.680	1.673	1.788	0.611	1.941
Ganancia no regularizada de entrenamiento ("Ungregularized training gain")	2.312	1.688	1.912	1.999	1.979	2.118	0.691	2.354
Ganancia no regularizada de prueba ("Unregularized test gain")	2.196	1.921	1.709	1.687	2.020	2.031	0.690	2.258
Área bajo la curva sobre datos de entrenamiento ("Training data AUC")	0.953	0.935	0.950	0.955	0.952	0.960	0.793	0.971
Área bajo la curva sobre datos de prueba ("Test AUC")	0.942	0.956	0.929	0.928	0.958	0.955	0.760	0.965
SD	0.024	0.014	0.025	0.029	0.008	0.010	0.014	0.008
Terminación del algoritmo ("Algorithm termination")	1000	560	480	560	540	1000	60	700
Datos de presencia ("Presence data")	51	51	50	49	48	47	12	45
Datos de prueba ("Test data")	17	17	16	16	16	15	3	14
Puntos de fondo usados durante el entrenamiento ("Background points during training")	10051	10051	10050	10049	10048	10047	10012	10045

Tabla 6.4a. Localidades de registro para *Thylamys pallidior* Thomas. Tipo de registro: # ejemplar trampeado, * resto recuperado de egagrópilas. Para la ubicación de cada localidad véanse Figs. 6.4a, 6.4b y 6.4c (que abarcan toda la distribución de la especie, y las localidades registradas en el noroeste del Chubut, respectivamente).

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	1	Bolivia	Oruro	Challapata	Thomas, 1902	18°54'	66°47'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	2	Argentina	Jujuy	Maimará	Thomas, 1913	23°37'	65°28'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	3	Argentina	Catamarca	Chumbicha, 0.5 Km	Thomas, 1919a	28°52'	66°14'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	4	Argentina	Jujuy	Humahuaca	Thomas, 1919b	23°12'	65°21'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	5	Argentina	Jujuy	Abra Pampa	Thomas, 1919b	22°43'	65°42'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	6	Argentina	Jujuy	Casabindo	Thomas, 1919b	22°58'	66°05'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	7	Argentina	La Rioja	cerro [Loma de] Famatina	Thomas, 1920	28°50'	67°27'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	8	Argentina	La Rioja	La Invernada	Thomas, 1920	28°54'36"	67°30'36"	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	9	Argentina	La Rioja	Potrillo ¹	Thomas, 1920	28°25'	67°41'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	10	Argentina	Jujuy	Alfarcito	Thomas, 1921b	23°37'	65°23'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	11	Bolivia	Potosi	Estacion Yuruma	Thomas, 1926a	21°43'	65°34'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	12	Argentina	Neuquen	Chos Malal	Thomas, 1926b	37°23'	70°16'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	13	Argentina	Neuquen	Las Lajas	Thomas, 1926b	38°31'	70°22'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	14	Argentina	Neuquen	Collon Cura	Thomas, 1927a	40°07'	70°44'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	15	Argentina	Neuquen	Zapala	Thomas, 1927b	38°54'	70°04'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	16	Argentina	Catamarca	Hualfin ²	Tate, 1933	27°14'	66°50'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	17	Argentina	Catamarca	Otro Cerro	Tate, 1933	28°44'	66°17'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	18	Argentina	Tucuman	Tafi del Valle	Tate, 1933	26°52'	65°41'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	19	Argentina	Mendoza	Colonia Alvear, Río Atuel ³	Tate, 1933	35°00'	67°40'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	20	Argentina	Mendoza	Tupungato	Tate, 1933	33°16'	69°05'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	21	Argentina	Río Negro	General Roca	Tate, 1933	39°02'30"	67°33'30"	#
<i>Marmosa pallidior</i>	22	Bolivia	La Paz	La Paz	Tate, 1933	16°30'	68°09'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	23	Argentina	Mendoza	El Challao ⁴	Yepes, 1936	32°51'	68°56'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	24	Argentina	Mendoza	Luján de Cuyo	Yepes, 1936	33°03'	68°52'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	25	Argentina	Mendoza	Cacheuta	Roig, 1965	33°06'	69°07'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	26	Argentina	Mendoza	Desaguadero	Roig, 1965	33°25'	67°11'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	27	Argentina	Mendoza	La Paz	Roig, 1965	33°28'	67°33'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	28	Argentina	Mendoza	Punta del Agua	Roig, 1965	35°31'	68°05'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	29	Argentina	Mendoza	Santa Rosa	Roig, 1965	33°15'	68°09'	#

Tabla 6.4a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Marmosa pallidior</i>	30	Argentina	Catamarca	Río Andalgalá, 3 Km N de Andalgalá	Mares, 1973	27°34'	66°16'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	31	Argentina	Mendoza	23 Km O de Tunuyán	Mares, 1973	33°34'	69°01'	#
<i>Marmosa pallidior</i>	32	Argentina	Mendoza	33 Km O de Tunuyán	Mares, 1973	33°34'	69°01'	#
<i>Marmosa pusilla bruchi</i>	33	Argentina	Chubut	Isla de los Pájaros	Daciuk, 1974	42°28'	64°30'	#
<i>Marmosa pusilla bruchi</i>	34	Argentina	Chubut	Península Valdéz, Cañadón Cerro Avanzado ⁵	Crespo, 1974	42°50'	64°53'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	35	Argentina	Mendoza	Ñacuñán	Contreras, 1979	34°03'	67°58'	#
<i>Marmosa elegans pallidior</i>	36	Argentina	Salta	Quebrada San Lorenzo	Mares et al., 1981	24°43'00"	65°28'60"	#
<i>Thylamys pusilla</i>	37	Argentina	La Pampa	Casa de Piedra	Montalvo et al., 1984	38°15'04"	67°11'23"	# *
<i>Thylamys pusilla</i>	38	Argentina	La Pampa	Gobernador Duval	Tiranti, 1988	38°45'05"	66°26'43"	# *
<i>Thylamys pusilla</i>	39	Argentina	La Pampa	Puelén	De Santis et al., 1988	37°22'	67°37'	*
<i>Thylamys elegans</i>	40	Argentina	Río Negro	Cañadón Las Coloradas	Massoia y Pardiñas, 1988b	40°37'	70°46'	*
<i>Thylamys elegans</i>	41	Argentina	Río Negro	Villa Regina	Massoia y Vetrano, 1988	39°06'14"	67°05'29"	*
<i>Thylamys pusilla</i>	42	Argentina	Chubut	Riacho San José	Massoia et al., 1988	42°25'38"	64°37'30"	*
<i>Thylamys pusilla</i>	43	Argentina	Chubut	Laguna Blanca/Punta Este	De Santis y Pagnoni, 1989	42°47'24"	64°57'36"	*
<i>Marmosa pusilla</i>	44	Argentina	Río Negro	75 Km N y 50 Km NE Cueva Trafal I	Pearson y Pearson, 1993	Localidad imprecisa		*
<i>Thylamys pallidior</i>	45	Bolivia	Oruro	9 Km N y 4 Km E de Sajama ⁶	Yensen y Tarifa, 1993	18°03'	68°56'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	46	Bolivia	Oruro	Quebrada Kohuiri	Yensen y Tarifa, 1993	18°08'	68°57'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	47	Bolivia	Chuquisaca	68 Km por ruta N de Camargo	Palma, 1995a	20°09'	65°17'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	48	Bolivia	Santa Cruz	Serranía Sama	Palma, 1995a	21°27'	64°52'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	49	Bolivia	Santa Cruz	1 Km E de Iscayachi, Río Tomayapo	Palma, 1995a	21°20'	64°57'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	50	Chile	Atacama	Mina Altamira, Cordillera Costera de Vallenar	Palma, 1995a	26°27'	70°19'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	51	Chile	Tarapaca	5 Km S de Belén y 1 Km O de Belén ⁷	Palma, 1995a	18°29'	69°31'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	52	Chile	Tarapaca	Río Tignamar, 10 Km SE de Tignamar	Palma, 1995a	18°26'	69°38'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	53	Chile	Tarapaca	Chapiquiña	Palma, 1995a	18°23'	69°33'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	54	Chile	Tarapaca	Zapahuiria, 7 Km SE de Socoroma ⁸	Palma, 1995a	18°16'	69°35'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	55	Chile	Tarapaca	Esquiña, valle Camarones	Palma, 1995a	18°56'	69°31'	#
<i>Thylamys pusilla</i>	56	Argentina	Chubut	Puerto Madryn	De Santis et al., 1996	42°46'27"	65°02'31"	*
<i>Thylamys pusillus</i>	57	Argentina	Chubut	200 Km W de Dolavon	Birney et al., 1996b	43°32.92'	68°07.78'	#
<i>Thylamys pusillus</i>	58	Argentina	Chubut	280 Km W de Dolavon	Birney et al., 1996b	43°45.30'	68°57.17'	#
<i>Thylamys pusillus</i>	59	Argentina	Chubut	Istmo Ameghino	Birney et al., 1996b	42°33.58'	64°15.88'	#
<i>Thylamys pusillus</i>	60	Argentina	Chubut	Puerto Lobos	Birney et al., 1996b	42°03.91'	65°08.97'	#
<i>Thylamys pusillus</i>	61	Argentina	Chubut	Puerto Pirámides	Birney et al., 1996b	42°34'	64°17'	#
<i>Thylamys pusillus</i>	62	Argentina	Río Negro	Estancia María Sofía	Birney et al., 1996b	40°37'	70°09'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	63	Argentina	Catamarca	Minas Capillitas	Mares et al., 1997	27°20'	66°25'	#

Tabla 6.4a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Thylamys pallidior</i>	64	Argentina	Catamarca	Ruta 62, 8 Km E, intersección de rutas 1 y 62, al E de Andalgalá	Mares et al., 1997	27°36'	66°15'	#
<i>Thylamys elegans</i>	65	Argentina	Neuquén	Parque Nacional Laguna Blanca	Massoia y Pastore, 1997	39°02'02"	70°23'59"	*
<i>Thylamys elegans</i>	66	Argentina	Mendoza	Río Seco La Hedionda	Massoia et al., 1997	34°30'	68°08'	*
<i>Thylamys pusilla</i>	67	Argentina	Neuquén	Junín de los Andes	Donazar et al., 1997	39°55'37"	71°04'54"	#
<i>Thylamys elegans</i>	68	Argentina	Neuquen	Parque Nacional Laguna Blanca ⁹	Heinonen y Chebez, 1997	39°02'25"	70°21'55"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	69	Bolivia	Cochabamba	1.3 Km O de Jamachuma	Anderson, 1997	17°32'	66°07'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	70	Bolivia	Cochabamba	7.5 Km SE de Rodeo	Anderson, 1997	17°41'	65°35'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	71	Bolivia	La Paz	Huajchilla	Anderson, 1997	16°37'	68°03'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	72	Bolivia	La Paz	4 Km SO de Haujchilla	Anderson, 1997	16°39'	68°05'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	73	Bolivia	La Paz	Mecapaca	Anderson, 1997	16°40'	68°01'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	74	Bolivia	La Paz	Caracato	Anderson, 1997	16°59'	67°49'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	75	Bolivia	La Paz	Huaraco	Anderson, 1997	17°10'	67°55'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	76	Bolivia	Oruro	10 Km x ruta SO de Pazña	Anderson, 1997	18°40'	66°59'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	77	Bolivia	Oruro	Luca	Anderson, 1997	19°36'	67°53'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	78	Bolivia	Santa Cruz	5 Km por ruta SE de Comarapa	Anderson, 1997	17°58'	64°29'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	79	Bolivia	Tarija	25 SSE de Catamaqui	Anderson, 1997	21°30'	65°00'	#
<i>Thylamys pusilla</i>	80	Argentina	Chubut	Lie Cul	García Esponda et al., 1998	43°20'	65°35'	*
<i>Thylamys pallidior</i>	81	Argentina	Catamarca	Chumbicha, 1.5 Km E de ruta 38 s/ ruta 60	Flores et al., 2000	28°52'	66°14'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	82	Argentina	Catamarca	Belén	Flores et al., 2000	27°39'	67°02'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	83	Argentina	Jujuy	11 Km E de Humahuaca, 2 Km E de Pucará sobre ruta hacia Cianzo	Flores et al., 2000	23°12'	65°16'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	84	Argentina	Jujuy	9 Km NO Barcena	Flores et al., 2000	23°57'	65°30'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	85	Argentina	Jujuy	Cerro Casabindo	Flores et al., 2000	22°56'	66°07'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	86	Argentina	Jujuy	Cuesta del Hurón, 29 Km O de Cieneguillas s/ ruta 64, Santa Catalina	Flores et al., 2000	22°06'	66°03'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	87	Argentina	Jujuy	Curques, 24 Km N de Susques s/ ruta 74	Flores et al., 2000	23°14'	66°23'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	88	Argentina	Jujuy	La Quiaca, 17 Km O, 3 Km S s/ ruta 5	Flores et al., 2000	22°09'	65°44'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	89	Argentina	Jujuy	Laguna de Pozuelo o Laguna de los Pozuelos	Flores et al., 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	90	Argentina	Jujuy	Mina Pirquitas ¹⁰ , 31 Km SE, s/ ruta 74b, Sierra de Quichagua	Flores et al., 2000	22°54'	66°19'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	91	Argentina	Jujuy	Miyuyoc, Dpto. Humahuaca	Flores et al., 2000	22°51'	65°18'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	92	Argentina	Jujuy	Salar Cauchari, 31 Km N de Cauchari, s/ ruta 70	Flores et al., 2000	23°50'	66°47'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	93	Argentina	Jujuy	Sierra de Tilcara	Flores et al., 2000	23°35'	65°12'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	94	Argentina	Jujuy	Sierra de Quichagua	Flores et al., 2000	22°54'	66°19'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	95	Argentina	Salta	Cachi, 30 Km E	Flores et al., 2000	25°09'	66°00'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	96	Argentina	Tucuman	cerca de Amaicha del valle	Flores et al., 2000	26°36'	65°55'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	97	Argentina	Tucuman	Pichaco, Sierra de Quilmes	Flores et al., 2000	26°21'	66°03'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	98	Argentina	Chubut	3Km S Punta Norte, Península Valdéz	Mares y Braun, 2000	42°04'	63°45'	#

Tabla 6.4a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Thylamys pallidior</i>	99	Argentina	Mendoza	El Sosneado, 8 Km NO	Mares y Braun, 2000	35°00.29'	69°38.49'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	100	Argentina	Mendoza	Tre 40, 10,5 Km O s/ ruta a lago Diamante	Mares y Braun, 2000	34°10'	69°41'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	101	Argentina	Mendoza	Malargüe, 12 Km E	Mares y Braun, 2000	35°29.65'	69°26.71'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	102	Argentina	Mendoza	37 Km s/ ruta a Villavicencio, ruta 4?	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	103	Argentina	Mendoza	35 Km S Pareditas, sobre Ruta 40, 3Km al E	Mares y Braun, 2000	33°56'	69°04'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	104	Argentina	Mendoza	2Km S Puesto Punta del Agua	Mares y Braun, 2000	35°34.23'	68°03.59'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	105	Argentina	Mendoza	Refugio Militar Gral. Alvarado, 3 Km O	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	106	Argentina	Mendoza	Salinas del Diamante, estación ferrocarril	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	107	Argentina	Mendoza	Salinas del Diamante	Mares y Braun, 2000	34°56'	68°52'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	108	Argentina	Mendoza	Tunuyán, 31-32 Km O	Mares y Braun, 2000	33°34'	69°01'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	109	Argentina	Mendoza	Tunuyán, 50 Km O de Uspallata, 7 Km S	Mares y Braun, 2000	33°34'	69°01'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	110	Argentina	Mendoza	Dique Valle Grande s/ ruta 73	Mares y Braun, 2000	34°49.02'	68°30.43'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	111	Argentina	Mendoza	25 de Mayo, 402 Km O s/ ruta 150	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	112	Argentina	Mendoza	Las Heras, 7 Km S de Uspallata	Mares y Braun, 2000	32° 51'	68° 49'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	113	Argentina	Mendoza	Lonco Vaca	Mares y Braun, 2000	36° 38' 60"	68° 39'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	114	Argentina	San Juan	Castaño Nuevo, 9 Km NO de Villa Nueva	Mares y Braun, 2000	31° 01' 60"	69° 32' 60"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	115	Argentina	San Juan	2 Km E Complejo astronómico El Leoncito	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	116	Argentina	San Juan	4 Km O Complejo astronómico El Leoncito	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	117	Argentina	San Juan	8 Km O Complejo astronómico El Leoncito	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	118	Argentina	San Juan	9 Km O Complejo astronómico El Leoncito	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	119	Argentina	San Juan	Estancia El Leoncito, 1 Km al O del observatorio astronómico	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	120	Argentina	San Juan	Reserva Natural Estricta El Leoncito ¹¹	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	121	Argentina	San Juan	Jose Martí, 17 Km ESE, s/ ruta a Chañar Seco	Mares y Braun, 2000	31°53.7'	68°02.77'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	122	Argentina	San Juan	Quebrada de Las Flores, 4 Km E y 5 Km N Guayamas	Mares y Braun, 2000	31°40'	68°08'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	123	Argentina	San Juan	Tudcum, Nacedero	Mares y Braun, 2000	30° 11' 52"	69° 15' 55"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	124	Argentina	San Juan	Km 514, 6 Km N s/ ruta 20, cerca de Villa Borjas	Mares y Braun, 2000	31°54.84'	68°04.42'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	125	Argentina	San Luis	3 Km O de Hualtarán, Parque Provincial Sierra de las Quijadas ¹²	Mares y Braun, 2000	32°29.78'	67°00.15'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	126	Argentina	San Luis	Parque Provincial Sierra de las Quijadas	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	127	Argentina	San Luis	1 Km N de Paso del Rey, s/ arroyo de la Cañada Honda	Mares y Braun, 2000	32° 57'	66° 00'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	128	Argentina	San Luis	15 Km N de Paso del Rey	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	129	Argentina	San Luis	Quebrada de López, San Francisco del Monte de Oro	Mares y Braun, 2000	32° 36'00"	66° 07' 60"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	130	Argentina	San Luis	Río Gomes, 7 Km E de San Francisco del Monte de Oro	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	131	Argentina	San Luis	15 Km E Salinas del Bebedero	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	132	Argentina	San Luis	15 Km SE Salinas de Bebedero	Mares y Braun, 2000	33°37.45'	66°35.79'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	133	Argentina	San Luis	12 Km N de Varela (por ruta)	Mares y Braun, 2000	Localidad imprecisa		#

Tabla 6.4a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Thylamys pallidior</i>	134	Argentina	Chubut	Estancia El Gauchito	Pardiñas et al., 2000	45° 14'	67° 09'	*
<i>Thylamys pallidior</i>	135	Chile	Tarapaca	Colchane, Iquique	Palma et al., 2002	19°17'	68°38'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	136	Chile	Tarapaca	Arica, Quebrada Camarones	Palma et al., 2002	19°11'	70°17'	#
<i>Thylamys</i> sp.	137	Argentina	Chubut	Los Altares	Pardiñas et al., 2003	43°53'49"	68°24'17"	*
<i>Thylamys</i> sp.	138	Argentina	Chubut	Paso del Sapo 1	Pardiñas et al., 2003	42°41'07"	69°43'22"	*
<i>Thylamys</i> sp.	139	Argentina	Neuquén	3 Km O de Puente Carreri	Pardiñas et al., 2003	38°53'	70°26'	*
<i>Thylamys</i> sp.	140	Argentina	Neuquén	Pilolil	Pardiñas et al., 2003	39°38'55"	70°57'04"	*
<i>Thylamys</i> sp.	141	Argentina	Neuquén	Puente Carreri	Pardiñas et al., 2003	38°53'14"	70°26'08"	*
<i>Thylamys</i> sp.	142	Argentina	Río Negro	Las Grutas	Pardiñas et al., 2003	40°46'00"	65°01'15"	*
<i>Thylamys</i> sp.	143	Argentina	Chubut	Paso del Sapo 2	Martin, 2003	42°40'52"	69°39'49"	*
<i>Thylamys</i> sp.	144	Argentina	Chubut	Piedra Parada 1	Martin, 2003	42°40'17"	70°05'13"	*
<i>Thylamys</i> sp.	145	Argentina	Chubut	Piedra Parada 2	Martin, 2003	42°39'32"	70°06'34"	*
<i>Thylamys</i> sp.	146	Argentina	Chubut	Piedra Parada 3	Martin, 2003	42°38'17"	70°13'20"	*
<i>Thylamys</i> sp.	147	Argentina	Chubut	Cañadón La Buitrera	Martin, 2003	42°39'05"	70°06'11"	*
<i>Thylamys</i> sp.	148	Argentina	Chubut	Gualjaina	Martin, 2003	42°42'	70°28'	*
<i>Thylamys pallidior</i>	149	Argentina	La Rioja	Pagancillo	Brown, 2004	29°34'	68°03'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	150	Argentina	La Rioja	Patquia	Brown, 2004	30°03'	66°53'	#
<i>Thylamys</i> sp.	151	Argentina	Chubut	Ea. El Doradillo	Nabte, 2004	42° 37.516'	65°01.498'	*
<i>Thylamys</i> sp.	152	Argentina	Chubut	Ea. El Deseado	Nabte, 2004	42°32.015'	64°51.487'	*
<i>Thylamys</i> sp.	153	Argentina	Chubut	Ea. El Desempeño	Nabte, 2004	42°30.620'	64°48.844'	*
<i>Thylamys</i> sp.	154	Argentina	Chubut	Ea. Las Charas	Nabte, 2004	42°29.154'	64°40.032'	*
<i>Thylamys</i> sp.	155	Argentina	Chubut	Ea. El Pampero	Nabte, 2004	42°25.639'	64°36.961'	*
<i>Thylamys pallidior</i>	156	Argentina	Catamarca	17 Km N de Barranca Larga	Braun et al., 2005	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	157	Argentina	Catamarca	Quimilo	Braun et al., 2005	29°55'	65°22'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	158	Argentina	La Rioja	General La Madrid, 14,5 Km N de Villa Unión	Braun et al., 2005	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	159	Argentina	La Rioja	14 Km N de Villa San Jose de Vinchina	Braun et al., 2005	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	160	Argentina	San Juan	17 Km ESE de Jose Martí s/ ruta a Chañar Seco	Braun et al., 2005	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys</i> sp.	161	Argentina	Mendoza	50 Km N de San Rafael	Nabte et al., 2006	34°15'	68°40'	*
<i>Thylamys</i> sp.	162	Argentina	Mendoza	Laguna de la Niña Encantada	Nabte et al., 2006	35°09'	69°52'	*
<i>Thylamys</i> sp.	163	Argentina	Chubut	Telsen	Nabte et al., 2006	42°21'	67°01'	*
<i>Thylamys</i> sp.	164	Argentina	Chubut	Astra	Nabte et al., 2006	45°44'	67°29'	*
<i>Thylamys</i> sp.	165	Argentina	Chubut	Puerto Lobos	Udrizar y Pardiñas, 2006	42°00'03"	65°04'19"	*
<i>Thylamys pallidior</i>	166	Argentina	Catamarca	Laguna Blanca	Inedito	26°37'	66°57'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	167	Argentina	Mendoza	Malargüe, Cerro Trapal	Inedito	35°36'	69°12'	#

Tabla 6.4a. Continuación.

ESPECIE	NÚMERO DE LOCALIDAD	PAÍS	PROVINCIA / REGIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA	LATITUD	LONGITUD	TIPO DE REGISTRO
<i>Thylamys pallidior</i>	168	Chile	Tarapaca	Comuna Putre, Lago Chungará	Inedito	18°13'48"	69°09'36"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	169	Chile	Tarapaca	Comuna Putre, Murmutani	Inedito	18°12'	69°35'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	170	Argentina	Chubut	Cañadón del Loro	Martin, 2005 (para <i>L. halli</i>)	42° 33' 38"	69° 53' 58"	*
<i>Thylamys pallidior</i>	171	Argentina	Chubut	Gaiman	Inedito	43°20'1"	65°29'24"	*
<i>Thylamys pallidior</i>	172	Argentina	Mendoza	Cerro Cacheuta	Inedito	33°01'	69°09'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	173	Argentina	Mendoza	Puesto Lima	Inedito	Localidad imprecisa		#
<i>Thylamys pallidior</i>	174	Argentina	Mendoza	Villa el Salto	Inedito	32°51'	69°03'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	175	Argentina	Río Negro	Choele Choel	Inedito	39°17'35"	65°40'02"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	176	Argentina	Córdoba	Cruz del Eje	Inedito	30°43'48"	64°48'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	177	Argentina	Córdoba	Cruz Grande	Inedito	30°56'	64°30'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	178	Argentina	Córdoba	Los Hoyos	Inedito	29°51'36"	64°06'36"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	179	Argentina	Córdoba	Pampa de Achala	Inedito	31°35'	64°48'49"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	180	Argentina	Córdoba	Tala cañada	Inedito	31°21'	64°58'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	181	Argentina	Jujuy	El Carmen, Río Blanco, 9km E de San Antonio	Inedito	24° 22' 60"	65° 16' 00"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	182	Argentina	Neuquen	7 km NW Zapala	Inedito	38°51'00"	70°07'12"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	183	Argentina	Mendoza	Horno del Gringo	Inedito	32°45'36"	68°49'48"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	184	Argentina	Neuquen	Collon Cura, 16 km SE La Rinconada	Inedito	40°06'	70°31'48"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	185	Argentina	Neuquen	2 km NNW puente s/ Río Collon Cura [Rutas 40 y 237]	Inedito	40°24'36"	70°38'24"	#
<i>Thylamys pallidior</i>	186	Bolivia	Oruro	64,4 Km S Oruro	Inedito	18°33'	67°09'	#
<i>Thylamys pallidior</i>	187	Argentina	La Pampa	Cerro Colón	Inedito	36°57'14"	67°24'36"	#

¹ como Poterillo.

² como Gualfin.

³ como colonia Alocar.

⁴ como Callao.

⁵ como Avezado.

⁶ idem Jincho Asjata Loma.

⁷ tomados juntos como una sola localidad.

⁸ como Socorama.

⁹ distinta localidad de Massoia y Pastore (1997).

¹⁰ como Pirquitos.

¹¹ hoy Parque Nacional El Leoncito.

¹² localidad aproximada.

Tabla 6.4b. Localidades de registro fósiles para *Thylamys*.

ESPECIE	NÚMERO	SITIO / LOCALIDAD	PROVINCIA	LATITUD	LONGITUD	EDAD / UBICACIÓN EN EL PERFIL	REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA
<i>Thylamys</i> sp.	1	Cueva Tixi	Buenos Aires	37°58'26"	58°03'57"	Secuencia / 10.375 ± 90 AP – 3.255 ± 75 AP ¹	Goin, 2001
<i>Thylamys</i> sp.	2	A° Napostá Grande	Buenos Aires	38°21'	62°20'	Holoceno tardío / 1960 ± 100 años AP ¹	Deschamps y Tonni, 1992
<i>Thylamys</i> sp.	3	Lle-Cul	Chubut	43°20'	65°35'	Holoceno tardío / 1830 ± 70 años AP ²	Pardiñas et al., 2000
<i>Thylamys</i> sp.	4	Estación Astra	Chubut	45°44'	67°29'	Holoceno tardío ²	Pardiñas, 1999
<i>Thylamys</i> sp.	5	Cueva Epullán Grande	Neuquén	40°23'21"	70°11'40"	Secuencia ^{2,3}	Crivelli Montero et al., 1996
<i>Thylamys</i> sp.	6	Campo Cerda	Chubut	42°37'	70°17'	Secuencia / 2-3 y 3(1a) [580 ± 60 AP]; 5(4a), 5(7a) y 5(8a) [1910 ± 80 AP a 2050 ± 110 AP] ²	Pardiñas, 1999
<i>Thylamys</i> sp.	7	Arroyo Malo 3	Mendoza	34°51'20"	69°53'15"	Secuencia / 2200 ± 60 AP (conjunto A, componente 6) y hasta 3810 ± 100 AP (conjunto B, componente 8, cuspidal) ²	Neme et al., 2002

¹ Corresponderían a ejemplares de *Thylamys fenestrae* (véase el Capítulo 5).

² Corresponderían a ejemplares de *Thylamys pallidior* (véase el Capítulo 5).

³ Restos aparecen en Capa 1, con una edad < 100 años marcada por un límite de guano ovino.

Tabla 6.4c. Pruebas umbral dependientes para los modelos de *T. pallidior*. Área potencial, valores de omisión extrínseca y significación estadística de los modelos generados con valores de umbral 1, 5 y 10, respectivamente.

Modelos	Cumulative threshold = 1			Cumulative threshold = 5			Cumulative threshold = 10		
	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value	Área	Omisión extrínseca	<i>p</i> -value
Modelo y Fig. 6.4f	0.349	0.000	0.00E+000	0.236	0.007	7.00E-003	0.183	0.037	3.70E-002
Modelo y Fig. 6.4g	0.324	0.029	4.06E-016	0.210	0.059	5.50E-026	0.157	0.088	4.33E-034
Modelo y Fig. 6.4h	0.140	0.000	5.87E-011	0.098	0.000	8.14E-013	0.076	0.083	5.38E-012
Modelo y Fig. 6.4i	0.178	0.000	1.86E-013	0.122	0.000	2.74E-016	0.097	0.000	5.65E-018
Promedio general	0.248	0.007		0.167	0.017		0.128	0.052	
SD	0.104	0.015		0.067	0.029		0.050	0.042	
Promedio 6.4f y 6.4g	0.337	0.015		0.223	0.033		0.170	0.063	
SD	0.018	0.021		0.018	0.037		0.018	0.036	
Promedio 6.4h y 6.4i	0.159	0.000		0.110	0.000		0.087	0.042	
SD	0.027	0.000		0.017	0.000		0.015	0.059	

Tabla 6.4d. Pruebas umbral independiente para los modelos de *T. pallidior*.

	Fig. 6.4f	Fig. 6.4g	Fig. 6.4h	Fig. 6.4i
Ganancia regularizada de entrenamiento ("Regularized training gain")	1.555	2.077	2.631	2.262
Ganancia no regularizada de entrenamiento ("Ungregularized training gain")	1.836	2.732	3.063	2.530
Ganancia no regularizada de prueba ("Unregularized test gain")		1.691	3.150	2.588
Área bajo la curva sobre datos de entrenamiento ("Training data AUC")	0.949	0.981	0.985	0.976
Área bajo la curva sobre datos de prueba ("Test AUC")		0.925	0.986	0.980
SD		0.015	0.006	0.005
Terminación del algoritmo ("Algorhythm termination")	1000	1000	1000	560
Datos de presencia ("Presence data")	136	102	36	54
Datos de prueba ("Test data")		34	12	17
Puntos de fondo usados durante el entrenamiento ("Background points during training")	10136	10102	10036	10054

Tabla 7.1: Ubicación de las localidades de registro (cantidad y porcentaje) para *Dromiciops gliroides* de acuerdo al Tipo Forestal (*sensu* Lara et al., 1999). Todas las localidades corresponden a la ecoregión Valdiviana excepto “Bosque de Roble Hualo (10)”, que corresponde al Matorral Chileno (*sensu* Olson et al., 2001).

Tipo Forestal (Número)	Cantidad de registros (%)
Bosque de Coihue, Raulí y Roble Pellín (5)	17 (19,5%)
Areas Urbanas (19)	14 (16,1%)
Praderas y Matorrales de Origen Antrópico (16)	13 (14,9%)
Bosque Siempreverde Valdiviano (7)	10 (11,5%)
Plantaciones (17)	5 (5,7%)
Rocas y Vegetación Altoandina (15)	4 (4,6%)
Areas Agrícolas (18)	4 (4,6%)
Bosque de Coihue, Raulí y Tepa (6)	3 (3,5%)
Bosque y Matorral de Ñire (9)	3 (3,5%)
Bosque de Lenga (8)	3 (3,5%)
Mallines y Humedales (14)	2 (2,3%)
Bosque de Araucaria (2)	2 (2,3%)
Bosque Ciprés de la Cordillera (4)	2 (2,3%)
Bosque de Roble Hualo (10)	2 (2,3%)
Nieve y Glaciares (20)	2 (2,3%)
Bosque de Alerce (1)	1 (1,1%)

Tabla 7.2: Ubicación de las localidades de registro (cantidad y porcentaje) para *Rhyncholestes raphanurus* de acuerdo al Tipo Forestal (*sensu* Lara et al., 1999). Todas las localidades corresponden a la ecoregión Valdiviana (*sensu* Olson et al., 2001).

Tipo Forestal (Número)	Cantidad de registros (%)
Bosque Siempreverde Valdiviano (7)	8 (47,06)
Mallines y Humedales (14)	3 (17,65)
Bosque de Lenga (8)	2 (11,76)
Bosque de Alerce (1)	1 (5,88)
Bosque de Coihue, Raulí y Roble Pellín (5)	1 (5,88)
Rocas y Vegetación Altoandina (15)	1 (5,88)
Praderas y Matorrales de Origen Antrópico (16) ¹	1 (5,88)

¹ probablemente en un bosquecillo aislado dentro de la matriz de pradera antropizada.

Tabla 7.3: Ubicación de las localidades de registro (cantidad y porcentaje) en Patagonia para *Lestodelphys halli* de acuerdo a las Unidades de Vegetación extraandina (*sensu* León et al., 1998). Todas las localidades se encuentran dentro de la Provincia Fitogeográfica Patagónica excepto: “Estepa arbustiva (I)” que pertenece al Ecotono Monte-Patagonia, y “Estepa arbustiva (G)” que pertenece a la Provincia Fitogeográfica del Monte (*sensu* León et al., op. cit.). Una localidad (Tehuel Malal, Prov. de Río Negro) aparece fuera del esquema de Unidades de Vegetación aquí presentado, y es incluida en la Estepa en el esquema de Tipos Forestales (*sensu* Lara et al., 1999). No están incluidas las localidades extrapatagónicas.

Unidades de Vegetación (Código)	Cantidad de registros (%)
Estepa arbustivo graminosa (A)	29 (45,31)
Estepa arbustiva con <i>Chuquiraga avellanadae</i> (B2)	10 (14,06)
Erial (B1)	8 (12,5)
Estepa graminosa (D)	8 (12,5)
Estepa arbustiva alta/graminoso arbustiva (C)	6 (9,38)
Estepa arbustiva (I)	2 (3,13)
Estepa arbustiva (G)	1 (1,5)

Tabla 7.4: Ubicación de las localidades de registro (cantidad y porcentaje) para *Thylamys pallidior* de acuerdo a las Unidades de Vegetación Extraandina (*sensu* León et al., 1998). Todas las localidades se encuentran dentro de la Provincia Fitogeográfica Patagónica excepto: “Estepa arbustiva (G)” que pertenece a la Provincia Fitogeográfica del Monte, “Estepa arbustiva (I)” y “Estepa arbustiva (J)” que pertenece al Ecotono Monte-Patagonia (*sensu* León et al., op. cit.). No están incluidas las localidades extrapatagónicas.

Unidades de Vegetación (Código)	Cantidad de registros (%)
Estepa arbustiva (G)	18 (36,7)
Estepa arbustivo graminosa (A)	10 (20,4)
Estepa arbustiva con <i>Chuquiraga avellanadae</i> (B2)	9 (18,4)
Estepa arbustiva (J)	4 (8,2)
Erial (B1)	2 (4,1)
Estepa graminosa (D)	2 (4,1)
Estepa arbustiva alta/graminoso arbustiva (C)	2 (4,1)
Estepa arbustiva (I)	1 (2,0)
Estepa arbustiva (F)	1 (2,0)