



00343 6  
2ey  
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

APROXIMACION A LA FILOGENIA DE Tamandua  
(Myrmecophagidae: Xenarthra)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA ANIMAL)  
PRESENTA  
RITA DE CASSIA SIRIANO MASCARENHAS

1996

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

DIRECTOR DE TESIS: M. en C. Jorge Enrique Llorente Bousquets

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

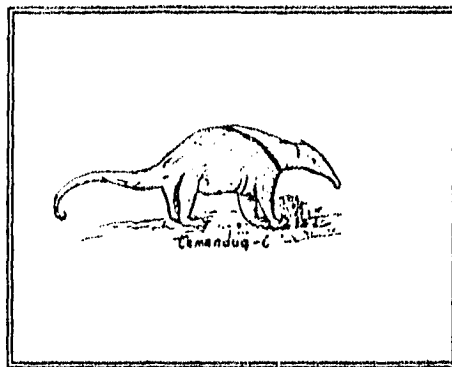
*A Bolívar  
por su fuerza.*

*A mis suegros  
por su apoyo  
incondicional.*

*A Douglas y Caio  
la razón de todo  
mi esfuerzo.*

*A mis  
Amigos*

*A la  
familia Angeles  
González*



*"Tamandua... Longitudo corporis unius pedis; Colli duorum: capitis quinque: caudae decem: crurum quodlibet quatuor digitos longum: aures erectas unum circiter digitum longas... cauda longioribus pilis praedita est quam dorsum: extremitas illius calva... Color pilorum totius corporis ex albo flavescens, suntque pili ad tactum duri et splendent. Per dorsum autem usque ad caudae pilositatem majorem et ad crura posteriora, ut et in infimo ventre maxima pars nigricantibus pilis est permixta; quemadmodum et duae lineae crassae nigrae, utrinque ad latera a collo supra scapulas tendunt ad dorsum et in fine illius coeunt"*

Mercgraf

Historia Naturalis Brasiliae  
(1610-1644) p. 228

## ÍNDICE

i

	Páginas
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	2
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	3
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	8
<b>4. MATERIAL y MÉTODOS</b> .....	9
4.1. Análisis cladístico .....	9
4.2. Pasos metodológicos .....	9
4.2.1. Grupo interno .....	11
4.2.2. Grupo externo .....	11
4.2.3. Información utilizada .....	12
4.2.4. Caracteres .....	12
4.3. Aplicación de Hennig86 .....	15
4.3.1. Índices .....	16
4.3.2. Consenso .....	17
4.4. Software .....	17
4.5. Elaboración de los mapas .....	17
<b>5. RESULTADOS</b> .....	19
5.1. Aplicación de Hennig86 .....	19
5.1.1. Resultados de la ponderación .....	19
5.2. Hipótesis de la filogenia .....	25
5.2.1. Descripción de los caracteres .....	27
5.3. Mapas .....	30
5.3.1. Patrones del chaleco .....	32
<b>6. DISCUSIÓN</b> .....	41
6.1. Información utilizada .....	41
6.2. Cladogramas .....	42
6.2.2. Índices .....	42
6.3. Hipótesis de la filogenia .....	43
6.3.1. Descripción de los caracteres .....	46
6.4. Mapas .....	46
<b>7. CONCLUSIÓN</b> .....	47
<b>8.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	50

## APÉNDICES

APÉNDICE I. CLASIFICACIONES PARA XENARTHRA .....	56
APÉNDICE II. DIAGNÓSTICO DEL ORDEN .....	57
APÉNDICE III. EJEMPLARES REVISADOS .....	59
APÉNDICE IV. LISTA DE CARACTERES .....	63
APÉNDICE V. CLAVE TAXONÓMICA .....	66
APÉNDICE VI. DESCRIPCIONES .....	67

## CUADROS

Cuadro 1. Secuencia metodológica .....	10
Cuadro 2. Matriz codificada .....	15
Cuadro 3. Análisis .....	19
Cuadro 4. Descripción del cladograma 0 .....	20
Cuadro 5. Descripción del cladograma 1 .....	21
Cuadro 6. Descripción del cladograma 2 .....	22
Cuadro 7. Descripción del cladograma 3 .....	23
Cuadro 8. Descripción del cladograma 4 .....	24
Cuadro 9. Descripción del cladograma hipotético de la filogenia .....	26
Cuadro 10. Ajuste de los caracteres .....	27
Cuadro 11. Descripción de los terminales .....	29

## FIGURAS

Figura 1. Ilustración de Mentzel .....	4
Figura 2. Ilustración de Azara .....	5
Figura 3. Caracteres 20, 21 y 22 .....	14
Figura 4. Cladograma 0 de la tercera análisis .....	20
Figura 5. Cladograma 1 de la tercera análisis .....	21
Figura 6. Cladograma 2 de la tercera análisis .....	22
Figura 7. Cladograma 3 de la tercera análisis .....	23
Figura 8. Cladograma 4 de la tercera análisis .....	24
Figura 9. Cladograma de de consenso de la tercera análisis .....	25
Figura 10. Cladograma hipotético de la filogenia .....	25
Figura 11. Distribución de los caracteres .....	28
Figura 12. <i>Tamandua mexicana mexicana</i> .....	33
Figura 13. <i>Tamandua mexicana hesperia</i> .....	34
Figura 14. <i>Tamandua mexicana chiriquensis</i> .....	35
Figura 15. <i>Tamandua mexicana instabilis</i> .....	36
Figura 16. <i>Tamandua mexicana punensis</i> .....	37
Figura 17. <i>Tamandua tetradactyla longicaudata</i> .....	38
Figura 18. <i>Tamandua tetradactyla tetradactyla</i> .....	39
Figura 19. <i>Tamandua tetradactyla straminea</i> .....	40

## Mapas

Mapa 1. Mapa de Wetzel (1985) .....	30
Mapa 2. Distribución geográfica del género <i>Tamandua</i> .....	31

## RESUMEN

Los comedores de hormigas neotropicales, pertenecientes a la categoría linneana de Género - *Tamandua*-, que según Wetzel (1975) es poliespecífico-politípico, con diez subespecies todos los cuales fueron considerados como los taxones terminales del presente análisis.

Para el análisis cladístico, se generó una lista con 27 caracteres macromorfológicos, (binarios y multiestados; desordenados); del análisis resultó un cladograma con 90% de resolución, al no considerar en la topología la ubicación de *Tamandua tetradactyla quichua*, por la falta de información a cerca de sus estados de carácter.

Con base en los cladogramas más parsimoniosos, se reconocen seis taxones naturales, donde los grandes clados se encuentran separados por los tres patrones generales del chaleco.

## 1. INTRODUCCIÓN

El orden Xenarthra comprende animales de distribución neártica-neotropical, pero la mayoría de sus especies son exclusivamente neotropicales. Su monofilétismo es determinado por la presencia del proceso *xenarthrus* -articulación accesoria en las vértebras-, más evidente en la región lumbar (Engelmann, 1985).

Según Wetzel (1982), este orden comprende cuatro familias en el que se encuentran los perezosos, los armadillos y los osos hormigueros. Estos últimos son los únicos representantes completamente desdentados del orden y pertenecen a la familia Myrmecophagidae, distribuida entre los paralelos 20°N y 32°S, dispersos en diversos tipos de hábitats, se encuentran desde las selvas húmedas hasta los bosques tropicales secos y espinosos, limitados por el factor altitud, pues, no pasan los 1 800 m (Silveira, 1968).

La familia Myrmecophagidae, contiene tres géneros: *Myrmecophaga* -oso hormiguero gigante- *M. tridactyla*; *Tamandua* -brazo fuerte- *T. tetradactyla* y *T. mexicana*, y *Cyclopes* -miquito dorado- *C. didactylus* (Wetzel, 1982).

Wetzel (1975) fue el último en hacer una revisión taxonómica del género *Tamandua*, y lo determinó como poliespecífico y politípico, cuyas dos especies están constituidas por cinco subespecies cada una.

La marcada diferenciación en los patrones de color del pelaje y de la vestidura negra en el tronco en las distintas poblaciones del grupo, sugiere que algunas de estas subespecies pueden constituir unidades naturales, según el método filogenético. Por lo tanto, con el presente estudio se pretende realizar un análisis filogenético del género, utilizando como terminales las subespecies que sugiere Wetzel (1975) y los pasos metodológicos del cladismo de Amorim (1994).

El presente trabajo se enmarca dentro de la necesidad de promover un conocimiento más detallado de la sistemática de estos edentados, el cual puede fomentar bases para sentar prioridades de uso y conservación de los recursos naturales bien como estudios biogeográficos y ecológicos.

El cladograma fue generado utilizando caracteres macro-morfológicos extraídos de la bibliografía y de pieles depositadas en museos.



## 2. ANTECEDENTES

Los Xenarthra son un grupo cuya composición taxonómica ha pasado por muchos cambios desde la clasificación de Linnaeus; hasta hoy han pasado por un periodo de inclusión y exclusión de grupos fósiles y vivientes (Glass, 1985).

Algunas de las clasificaciones principales del orden, desde Linnaeus hasta las actuales, se ubican en el apéndice I. Glass (1985) propuso que los Edentata cambiasen por el nombre de Xenarthra, que es más descriptivo, pues no todos los integrantes del orden carecen de dientes; aquellos provistos de dientes presentan homodoncia, reducción de la fórmula y pérdida del esmalte. Así, el nombre Xenarthra es más apropiado, ya que el término xenarthra se refiere a un proceso articular único para el grupo en las vértebras, donde una articulación sobresaliente llamada cigapófisis se evidencia en las vértebras lumbares, lo que constituye una de las sinapomorfias que forma la raíz del árbol genealógico del grupo (Engelmann, 1985).

Algunas otras estructuras que permiten reconocer al orden Xenarthra, a la familia Myrmecophagidae y sus grupos de nivel género, están presentes en el apéndice II. El género *Tamandua*, o comedor de hormigas, es el mirmecófago más ampliamente distribuido en América. Los primeros registros de este género son de sudamérica y se citan de la tercera expedición de Cristóbal Colón (1498) por Vicente Yañes Pinzón en Venezuela (Hershkovitz, 1987). Otros registros subsecuentes se mencionan a continuación:

1. Oviedo (1526), en su Sumario de la Natural Historia de las Indias, lo cita como "oso hormiguero" comparándolo con los osos de España.
2. Marcgraf Georg (1610-1644) fue un naturalista pre-linneano quien probablemente elaboró la primera ilustración de *Tamandua* para Brasil, lo llamó tamandua-i (Hershkovitz, 1987).
3. Mentzel Cristian (1644) realizó una ilustración en Theatrum Rerum Naturalium Brasiliae, Brasil (Fig.1) (Mentzel, 1644).
4. Stedman Jonh Gabriele (1744-1797) lo registró para Guyanas como *Tamandua tetradactyla* Linnaeus (Hershkovitz, 1987).
5. Azara. (1746-1811) lo registró en Brasil y Paraguay como *Tamandua tetradactyla* Linnaeus (Fig.2) (Hershkovitz, 1987).

6. Rodrigues Ferreira (1756-1815), en Brasil, lo denominó con el nombre en portugués tamandua - mirim (Hershkovitz, 1987).

7. Schomburgk Robert Herman (1804-1865) y Richard Schomburg (1811-1891), citan para Guyanas a *Tamandua tetradactyla* Linnaeus (Hershkovitz, 1987).

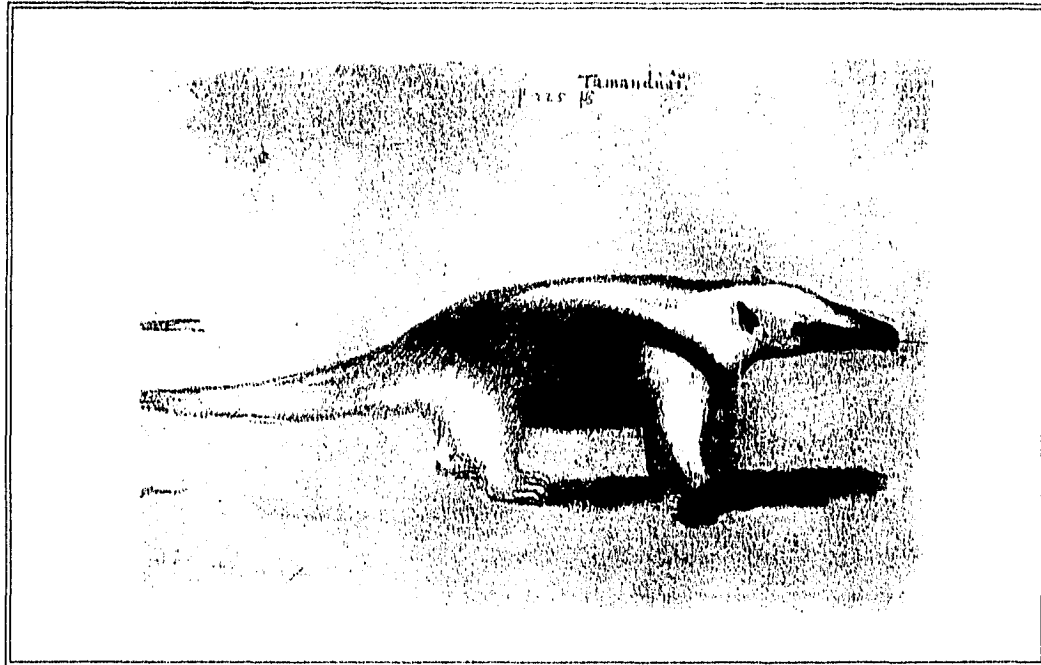


Figura 1. Ilustración de Mentzel (Brasil-Holandés).

8. Tschudi Johann Jacob. (1818-1889) lo registró para Perú como *Tamandua tetradactyla* Linnaeus, de acuerdo con Hershkovitz (1987).

9. Wied-Neuwied (1826) lo registró como *Tamandua tetradactyla* Linnaeus (Hershkovitz, 1987).

10. Spix y Martius (1828) usaron los nombres científicos de Linnaeus, y lo citan nuevamente en sus relatos de campo en Brasil como *Tamandua tetradactyla* Linnaeus (Hershkovitz, 1987).

11. Buffon (1852), lo cita en su Historia Natural como caiguaré en la familia de los edentados longirostris y género hormiguero.

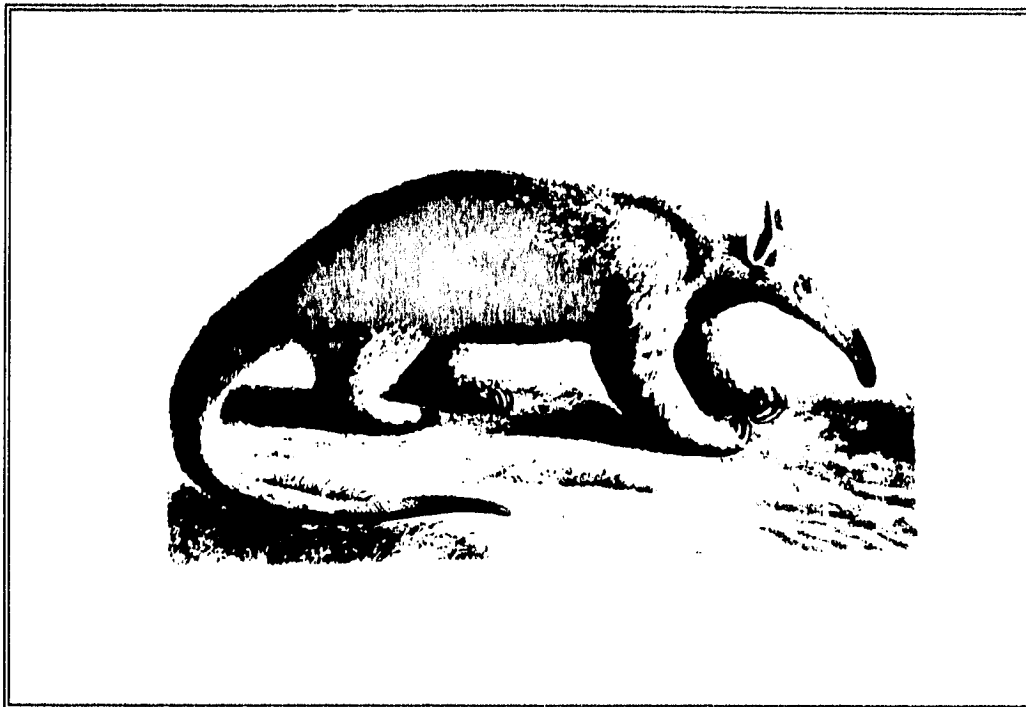


Figura 2. Ilustración de Azara.

12. Gray (1873) lo registró en Colombia como *Tamandua tetractyla* var. *leucopygia* según Wetzel (1975).
13. True (1884) lo incluyó dentro del género de los osos hormigueros gigantes como *Myrmecophaga quadridactyla* siguiendo Wetzel (1975).
14. Wetzel (1975) señaló que, Cope (1889) lo registró en Honduras como *Myrmecophaga sellata*.
15. Allen (1904) mencionó para Colombia a la subespecie *Tamandua tetradactyla instabilis* y para México a *Tamandua tetradactyla tenuirostris*.
16. La descripción del Género *Tamandua* fue hecha por Gray (1825), teniendo varios sinónimos posteriores tales como:  
*Tamanduas* F.Cuvier, 1829:501; Wetzel, 1975.  
*Uroleptes* Wangler, 1830:36; Palmer, 1899:73; Wetzel, 1975.  
*Dryoryx* Gloger, [1841]:112; Wetzel, 1975.

Ese género fue considerado por la mayoría de los autores (Allen, 1904; Goldman, 1920; Krumbiegel, 1940; Reeve, 1942 y Simpson, 1945) como monoespecífico-politípico, conteniendo la especie *T. tetradactyla* y un número variable de subespecies distribuidas desde el sur de México en dirección al norte de Argentina (Silveira, 1968).

Estos comedores de hormigas presentan gran variación en los patrones de color del pelaje así como en las proporciones de las medidas craneales (Krumbiegel, 1940; Reeve, 1942).

En México y América Central las formas siempre son "vestidas"; es decir, presentan un chaleco negro o café oscuro en la región dorso-ventral del tronco. En los especímenes encontrados en América del Sur el patrón varía desde formas unicolores (negras, cafés o doradas) hasta parcialmente vestidas a totalmente vestidas. Lo anterior llevó a Wetzel (1975) a realizar una revisión del género, en la cual divide a las especies en grupos diagnosticables por el patrón de color y distribución de la vestidura sobre el pelaje como sigue:

-Formas "vestidas" (chaleco completo): Presentan un área oscura en el tronco, desde los hombros en dirección a las caderas circundando el dorso y el vientre. Ese chaleco se presenta rodeado por pelaje claro, canela o dorado, el cual está presente en todas las demás partes del cuerpo, además, de dividir en la espalda el chaleco en dos bandas formando lo que se llama raya dorsal.

-Formas "no-vestidas" (sin chaleco): En estos el pelaje es uniformemente claro en casi todos los especímenes, algunos lo presentan dibujado en las raíces del pelo, las cuales están débilmente más oscuras que en las puntas.

-Formas "parcialmente vestidas": El chaleco en estos ejemplares está parcialmente dibujado en la región de los hombros como manchas oscuras sobre el pelaje claro.

-Formas melánicas: Comprende especímenes completamente negros o de pelaje oscuro.

En la revisión de Wetzel (1975), así como en el trabajo de Krumbiegel (1940), no se determinó metamorfismo en el patrón de coloración en relación con la edad y el sexo de los especímenes examinados, aunque los jóvenes presentan los pelos dorsales más largos que los adultos, y entre los especímenes con chaleco los pelos del mismo son mezclados con pelos dorados. Con respecto a la variación sexual sólo en los especímenes parcialmente vestidos, los machos casi siempre son más oscuros.

Finalmente Wetzel (1975) concluyó que el género es politípico-poliespecífico separando las especies y las subespecies con base en los patrones de coloración y medidas craneales como sigue:

*Tamandua tetradatyla* Linnaeus, 1758.

Área de distribución: América del Sur, este de los andes de Venezuela hasta el estado del Rio Grande do Sul en Brasil, Uruguay y Argentina.

*Tamandua t. tetradactyla* Allen, 1904. (Guyanas)

*Tamandua t. longicaudata* Pittier y Tate, 1932. (Amazonas, Brasil)

*Tamandua t. straminea* Krumbiegel, 1940. (Brasil Central)

*Tamandua t. quicha* Thomas, 1927. (Peru)

*Tamandua t. kriegi* Krumbiegel, 1940. (Paraguay)

*Tamandua mexicana* Saussure, 1860.

Área de distribución: México, Sanluis Potosi, Guerrero, noroeste de Oaxaca, América Central hacia noroeste de Venezuela, oeste de Colombia, Ecuador y noroeste de Peru.

*Tamandua m. mexicana* Allen, 1904. (México)

*Tamandua m. hesperia* Davis, 1955. (México)

*Tamandua m. chiriquensis* Allen, 1904. (Panamá)

*Tamandua m. instabilis* Allen, 1904. (Venezuela y Colombia)

*Tamandua m. punensis* Allen, 1916. (Ecuador y Peru)

Wetzel (1975) argumentó que el aislamiento llevó a la separación de diez subespecies en América del Sur, por eventos ocurridos en la región de los Andes. Tales eventos ocurrieron en el final del Cretácico, el cual marca el inicio de movimientos de la cresta que resultará en el posterior surgimiento de grandes cadenas de montaña que afectaron América del Norte y América del Sur, eso es conocido como la Revolución Laramidiana. Fue la época de doblamientos, fallas y elevaciones de crosta desde el Alaska hasta México, y de más de 5,000 millas del cinturón andino desde Colombia hasta Cabo Horn (Moore, 1945).

Esto promovió el surgimiento de tres centros de aislamiento, uno a lo largo del oeste del cinturón andino, otro en tierras altas de las Guyanas y el último en las tierras altas de Brasil al norte del Rio Amazonas.

Estudios paleontológicos y paleoclimáticos del final del cretácico, indican que los cambios generados en este periodo fueron causantes de las grandes modificaciones en la composición de la fauna de mamíferos en América del Sur (Pascual y Ortiz, 1990). En este lapso de tiempo, América del Sur se encontraba aislada de otras masas de tierra; con el surgimiento del Istmo de Panamá hace aproximadamente 3 M. a., los registros fósiles presentan una mezcla de la fauna de América del Norte y América del Sur (Pascual, 1986).

Los primeros registros fósiles para los Xenarthra, son conocidos de depósitos de la edad casamayorensis (Paleoceno), entre 55 y 50 M. a., con fósiles de *Utaetus* (un armadillo primitivo). No se ha encontrado registros fósiles para *Tamandua*, solo un espécimen encontrado en la edad santacruciana (Mioceno), en Argentina, entre 20 y 15 M. a., indica un animal de tamaño intermedio entre *Tamandua* y *Cyclopes* (Pascual, 1986).

Para *Myrmecophaga* el género hermano de *Tamandua*, hay registros de la edad monthermosense de Catamarca (Plioceno), Argentina (Patterson y Pascual, 1972). Otro registro se da para América del Norte en Sonora, México de la edad Irvingtoniana (inicio del Pleistoceno), registrando un metacarpal idéntico a lo de los actuales *Myrmecophaga* (Shaw & McDonald, 1987).

La mayor abundancia de registros fósiles para los Xenarthra, es prácticamente restringida para América del Sur con excepción de unos pocos para América del Norte, América Central y Caribe, lo que fomenta la hipótesis de que el grupo haya surgido en uno de los periodos en que América del Sur se encontraba aislada de otras masas de tierra, durante el Terciario, donde se diversificó hasta el surgimiento del Istmo de Panamá en el final del Terciario, lo que promovió su dispersión a otras áreas (Engelmann, 1985).

### 3. OBJETIVOS

1. Realizar un análisis filogenético de las especies del género *Tamandua*.
2. Determinar los patrones geográficos de distribución del chaleco
3. Proponer hipótesis, cuando sea posible, que se considere a las subespecies como especies filogenéticas.

Así se pretende comprobar que:

- 3.1.  $H_0$  = Los taxones no presentan autapomorfías, por lo tanto no son especies filogenéticas.
- 3.2.  $H_1$  = Los taxones presentan autapomorfías que los indica como especies filogenéticas.

## 4. MATERIAL Y MÉTODOS

**4.1. Análisis cladístico.** El principal objetivo de esta escuela de pensamiento taxonómico es el de reconstruir la historia evolutiva de los organismos con base en las relaciones de parentesco ("consanguinidad") existentes entre ellos, o sea la genealogía (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991). Esos principios metodológicos fueron desarrollados primeramente por Hennig (1966, *in* Wiley 1981), quien afirmaba que los grupos a estudiar en sistemática deben conformar grupos naturales (=monofiléticos), cuya naturalidad es dada por las relaciones de ancestría-descendencia y el principio de la parsimonia que significa escoger de entre todas las posibles explicaciones para un hecho la que requiere el menor número de suposiciones (Espinosa y Llorente, 1993).

Esa relación está determinada por compartir homologías especiales -sinapomorfias-, caracteres que son generados a partir de la modificación de los caracteres "primitivos" en un ancestro común inmediato y exclusivo para ese grupo (Wiley, 1981; Amorim, 1994).

Lo que resulta con este método es una hipótesis de interrelación genealógica entre los taxones, en la forma de cladogramas (Wiley, 1981; Espinosa y Llorente, 1993).

**4.2. Pasos metodológicos.** Los pasos metodológicos que deben seguirse para la realización de un análisis filogenético están presentes en el siguiente cuadro:

Cuadro 1. Secuencia metodológica para un análisis cladístico (tomado de Amorim, 1994:223-224).

- 1) Delimite el grupo a analizar (especie, grupos de especies, un género, un grupo de géneros, un grupo de familias, etc.).
- 2) Procure determinar si hay una hipótesis razonable que indique al grupo elegido como monofilético.
- 3) Defina cuáles son los taxones terminales del grupo (taxones considerados "poblaciones", especies, grupos definidos en la literatura).
- 4) Elija el mayor conjunto de especies externas para el grupo delimitado, para utilizar en la polarización de los caracteres. (Nixon y Carpenter (1993), proponen que se debe seleccionar uno o más grupos externos que comparten el mayor número de sinapomorfías con el grupo interno).
- 5) Determine el tipo de información a utilizar.
- 6) Aplique la técnica escogida en la búsqueda de información para los taxones terminales y los grupos externos (u obtenga la información sobre los taxones terminales en la literatura).
- 7) Busque caracteres individuales que se presenten en los taxones terminales, es decir, caracteres que difícilmente van a subdividirse.
- 8) Describa con precisión en una lista las condiciones encontradas de cada uno de los caracteres.
- 8) Verifique (en los especímenes o en la literatura) la condición del carácter en todos los taxones terminales.
- 8) Cree una matriz de taxones *versus* caracteres, donde la información encontrada sea primaria, es decir, no-polarizada.
- 9) Polarice los caracteres descritos, comparando las condiciones encontradas en el grupo interno con las del grupo externo.
- 10) Procure establecer cual es la serie de transformación más razonable para cada carácter del grupo interno, determinando en caso de haber más de una apomorfia cual fue la manera por la cual la condición plesiomórfica inicial pasó a las distintas condiciones apomórficas.
- 11) Construya una matriz polarizada con los caracteres elegidos.



continuació n...

- 12) Reuna el conjunto de taxones terminales que comparten la condición apomórfica de cada paso de la serie de transformación del grupo monofilético (en varios dendogramas cortos).
- 13) Verifique la congruencia entre los caracteres encontrados (a partir del segundo carácter).
- 14) En caso de haber incongruencia entre los caracteres, vuelva al paso 8, verificando si los procedimientos fueron correctos.
- 15) Si no hubiera errores en los procedimientos anteriores, dibuje los cladogramas representando cada una de las posibles decisiones en cuanto a la homología y homoplasia de las condiciones apomórficas compartidas.
- 16) Retorne a la etapa 8 cuantas veces se haga necesario, hasta agotar los caracteres disponibles.
- 17) Si persiste la incongruencia, examine los diferentes cladogramas alternativos, incluyendo aquellos con menor número de pasos y los que contienen un número de pasos ligeramente superior. Procure comprender claramente lo que diferencia cada hipótesis.
- 18) Defina los criterios aceptables de parsimonia.
- 19) Tome decisiones al respecto de los caracteres homoplásticos.
- 20) Presente las hipótesis preferidas tanto como las alternativas, las diferencias entre cada una y los justificantes para la elección.
- 21) Utilice un método numérico filogenético para analizar la misma matriz de datos polarizados, compare las conclusiones, revise los datos primarios buscando errores de análisis e intente describir las diferencias entre los cladogramas tomados como más parsimoniosos; tome las decisiones finales.

**4.2.1. Grupo interno.** El grupo interno está integrado por las especies y subespecies del género *Tamandua*, este grupo monofilético está unido por la sinapomorfia "*palmis tetradactylus*" (Linnaeus, 1758). Las dos especies y sus subespecies correspondientes definen los taxones terminales del análisis. La delimitación del grupo interno y su reconocimiento como monofilético corresponden a los pasos 1 y 2 del cuadro metodológico de Amorim (1994).

**4.2.2. Grupo externo.** Como grupo externo fueron usadas dos especies, *Myrmecophaga tridactyla* (monotípica) y *Cyclopes didactylus* (politépica), pertenecientes a los géneros hermanos del grupo en estudio (Engelmann, 1985), que conforman el grupo monofilético Myrmecophagidae en un mayor nivel de universalidad.

La mayoría de los filogenetistas usan el grupo externo como un criterio para determinar la polaridad o la dirección evolutiva de los estados de caracteres cuando están construyendo una matriz polarizada; no obstante el software para los algoritmos seguidos en Hennig86 y Paup usan el grupo externo como una forma de distribuir parsimoniosamente los caracteres en los cladogramas, lo que resulta árboles más cortos (con el menor número de pasos). Afirmando que en cladismo se requiere del uso de caracteres direccionados y que los métodos que no utilizan hipótesis de direccionalidad de los caracteres es fenético (Meacham, 1984). Pero él afirma que la polarización de los caracteres anteriores al análisis, tiene como principio la creación de un ancestro hipotético, por la especificación de los estados ancestrales y que la no polarización *a priori*, no indica que no se está haciendo inferencia a los procesos evolutivos, por lo tanto no es justificable considerar el análisis no polarizado como método fenético.

Como argumentan Nixon y Carpenter (1993), el desconocimiento de la filogenia completa torna imposible producir informaciones exactas con respecto a la verdadera filogenia. Por ello, afirmar que un carácter más antiguo es el más primitivo, nunca será conocido con certeza, acordando que también con la aplicación del principio de parsimonia, que no es una ley de la evolución sino un principio metodológico, jamás se conocerá la verdadera filogenia de los organismos, así nosotros no podremos afirmar lo que realmente sucedió.

Por lo tanto, el grupo externo debe constituir una forma de distribuir más parsimoniosamente los caracteres en un árbol sin que se proponga inicialmente una dirección de la evolución de los caracteres. Justificados por la posibilidad de extinciones, paralelismos o reversiones, datos de los cuales no se posee información (Watrous y Wheeler, 1981), el modo de empleo del grupo externo en este trabajo no se siguió la indicación de los pasos 3 y 4 de Amorim (1994).

**4.2.3. Información utilizada.** Todos los ejemplares consultados provienen de las colecciones del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias e Instituto de Biología de la UNAM, de material fotográfico de cuarenta ejemplares que representan ocho subespecies, las cuales están depositadas en la colección de mastozoología del American Museum of Natural History (Nueva York).

Se encuentran en una lista (Apéndice III), donde los señalados con un "\*" corresponden a ejemplares cuya información fue obtenida solamente de la literatura; paso 6 del cuadro metodológico de Amorim (1994).

**4.2.4. Caracteres.** Caracteres son cualquier conjunto de cosas que hacen parte de los organismos examinados; y estados de carácter son las varias manifestaciones de un carácter en diferentes organismos o taxones (Stevens, 1980). Un carácter filogenético es un atributo de dos o más organismos que se supone son homólogos. Para determinar esa homología hay que comparar los organismos en

un mismo nivel holomorfológico y por la presencia del carácter en el ancestro común de tales organismos (Wiley, 1981).

Sólo se utilizaron caracteres macromorfológicos. Según Espinosa y Llorente (1993), éstos son cualitativos y desordenados, codificados en forma binaria o multiestado. Como carácter desordenado se considera a aquellos en los cuales no se especifica la relación que guarda uno con el otro (Wiley *et al.*, 1991). Además, todos los caracteres son activos, es decir, todos fueron considerados en la producción de los cladogramas.

Para este análisis los estados de carácter no fueron polarizados, únicamente codificados. Siguiendo la recomendación de Nixon y Carpenter (1993) de que no es correcto afirmar lo que es "primitivo" o "derivado" antes de realizar el análisis; que no coincide con los pasos 9, 10 y 11 de la secuencia metodológica de Amorim (1994).

Para la descripción de los estados de carácter, con frecuencia se hizo alusión a los nombres vulgares usados en mastozoología, y otras veces se aplicaron nombres objetivos para describir la característica. Donde se encuentra (?) en la matriz significa dato faltante (Cuadro 2).

Parte de los caracteres por estar asociados a los patrones de coloración, son justificados según la Regla de Metacromismo de Hershkovitz (1968, 1970). El metacromismo es conocido como el principio de saturación (oscurecimiento), blanqueamiento (tonos más claros) y eliminación (albinización) de la melanina presente en el pelaje, en la piel y ojos de los mamíferos.

Al proceso de saturación se denomina EUMELANINA, que va del primitivo patrón aguti en dirección a un aumento de la producción de melanina que resulta en un tegumento de tonos cafés o negros. Al proceso de eliminación llamado FEOMELANINA, el cual también se deriva del patrón aguti, va en dirección a patrones de color rojizos o amarillos.

Estos dos procesos, al través de diferentes vías, van en dirección a la disminución o la pérdida de la melanina, que es el pigmento más importante en la determinación del tegumento en los mamíferos (Hershkovitz, 1970).

Metacromismo es un proceso universal dentro de mamíferos, llamándose sucesión cromática. Las tasas de cambio son controladas tanto por el medio como por fuerzas génicas, que pueden acelerar, retrasar o parar el proceso. Para Hershkovitz, el principio del metacromismo es una buena herramienta en la reconstrucción de filogenias y análisis de distribución. Además sugiere que asociado a la metacromía está la tendencia a la pérdida del pelaje o depilación en algunas partes del cuerpo o al delongamiento del pelaje o hipertriquia.

Se obtuvo una lista de 27 caracteres y sus estados (Apéndice 4). Los caracteres 20, 21 y 22 fueron extraídos de Wetzel (1975) representados en la figura 3. El carácter 25 fue obtenido de la descripción de Allen (1904) y del trabajo de Krumbiegel (1940).

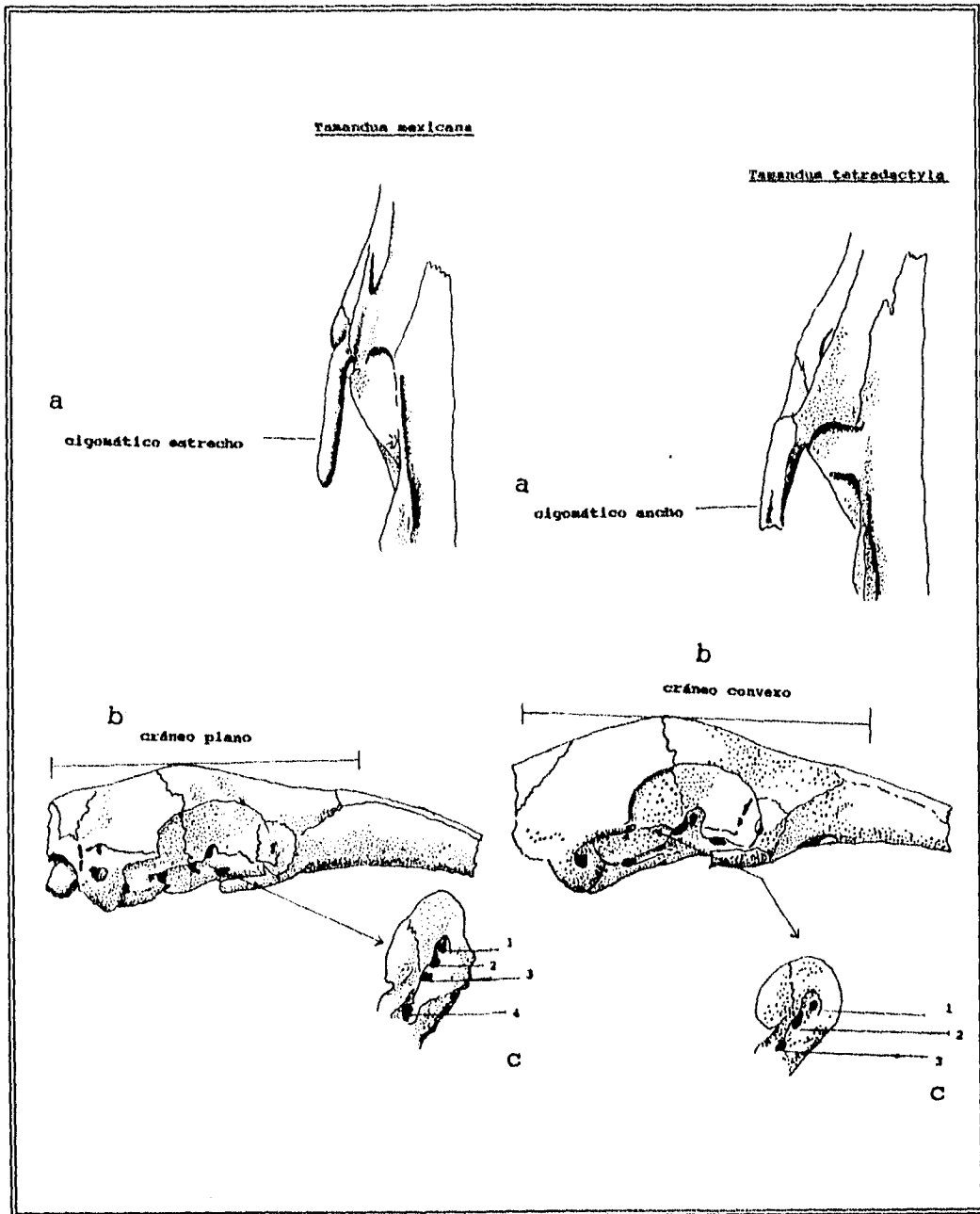


Figura 3. Caracteres 20, 21 y 22. a) arco cigomático; b) forma del cráneo; c) número de forámenes interorbitales.

Cuadro 2 Matriz codificada

Grupo interno						
<i>mexicana</i>	01100	00112	00101	11030	11001	?2
<i>chiriquensis</i>	01100	00111	00100	02121	11001	22
<i>instabilis</i>	01100	00112	00131	02130	11001	12
<i>straminea</i>	01101	00112	00020	11130	10111	02
<i>longicaudata</i>	01010	10110	11111	11100	00110	?2
<i>hesperia</i>	01100	00112	00101	11030	11000	12
<i>punensis</i>	01100	00112	00110	12130	11001	?2
<i>tetradactyla</i>	01010	10110	11031	02101	10110	?2
<i>quichua</i>	1????	?010?	?00?0	??111	10110	?2
<i>kriegi</i>	01101	00112	00120	02131	10111	12
Grupo externo						
<i>didactylus</i>	1????	?110?	?2001	00020	1?011	01
<i>tridactyla</i>	00????	?000?	?0000	00000	0?700	20

Al contrario de lo citado en los pasos 10 y 11 del cuadro de la secuencia metodológica de Amorim (1994), no se elaboró una matriz polarizada, solamente una de caracteres codificados. Los pasos 12 al 21 de la secuencia metodológica fueron ejecutados en el programa Hennig86. A partir de los resultados obtenidos se interpretaron los datos de acuerdo con los principios de parsimonia, conceptos de distribución geográfica y la distribución de los caracteres usando el programa Clados.

**4.3. Aplicación de Hennig86.** La matriz codificada fue procesada utilizando métodos exactos (Farris, 1988), con la opción *ie\**, la cual genera todos los árboles posibles y los retiene de acuerdo con la memoria permitida. Se usó esa opción porque el número de taxones bajo análisis la hace práctica en términos de tiempo (Forey *et al.*, 1992).

Después se aplicó ponderación sucesiva (**xs w**), que consiste en una "valoración" de los caracteres los cuales reciben valores más altos o más bajos, de acuerdo con sus índices de consistencia y retención anteriores a la ponderación, lo que los llevará a jugar un papel distinto en la decisión de cual cladogénesis representa la filogenia del grupo (la más parsimoniosa) (Farris, 1969; Forey *et al.*, 1992). Posteriormente se aplicó la opción **xs hcml** que calcula: número de pasos de cada carácter por árbol; número de pasos total del árbol; índices de consistencia y retención por carácter y cladograma; ajustes de cada carácter en los árboles y el estado de los caracteres de cada ancestro hipotético en cada uno de los árboles. En Hennig86 se generó un archivo de árboles que al someterlo al programa Clados (Nixon, 1992) determinó a través de diferentes colores como se están comportando los caracteres en los internodos y ramas terminales.

**4.3.1. Índices.** El Índice de consistencia (**CI**) fue introducido por Kluge y Farris (1969, *in* Klassen *et al.*, 1991), para medir el grado por el cual un árbol filético o un cladograma se desvía de un ajuste perfecto (parsimoniosamente); se obtiene al dividir el número mínimo de pasos requeridos para explicar un determinado conjunto de datos, entre el número efectivo de pasos observados en los resultados. Su intervalo de valores va de 0 a 1, y cuanto más alto es el valor, mejor es el ajuste de los datos del cladograma. Implícitamente ese Índice revela el valor de homoplasias del cladograma, en caso de que los valores del Índice sean muy bajos significa que el Índice de homoplasia es muy alto, lo contrario indica poca homoplasia (Klassen *et al.*, 1991).

Para calcular el CI se aplicó la siguiente ecuación:

$$CI = \frac{m}{s}$$

donde **CI** es el Índice de consistencia, **m** es el número mínimo de pasos que un carácter o un conjunto de caracteres pueden exhibir en un cladograma y **s** es el número efectivo de pasos presentados en la evolución del carácter en el cladograma (Amorim, 1994).

Al calcular el CI para todo el árbol se usa la misma ecuación del Índice por carácter cambiando los símbolos a mayúsculas, correspondiendo **M** a la  $\Sigma m$  y **S** a la  $\Sigma s$  (Wiley *et al.*, 1991).

El Índice de consistencia recalculado es el índice obtenido después de la ponderación sucesiva (datos pesados por el CI, después de una corrida con los datos sin ponderación) (Forey *et al.*, 1992).

El Índice de retención (**RI**) indica la cantidad de sinapomorfías verdaderas con respecto a las aparentes, es decir, si estas últimas son homoplasias determinadas como autapomorfías, o cuando el paralelismo corresponde a una verdadera sinapomorfía (Amorim, 1994).

Ese Índice se calculó de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$RI = \frac{g-s}{g-m}$$

donde **g** es el número máximo posible del surgimiento de un carácter en un determinado cladograma. De la misma manera se efectuó la sumatoria de (**g-s**) y (**g-m**) para obtener el RI de todo el árbol (Espinosa y Llorente, 1993; Amorim, 1994).

**4.3.2. Consenso.** Sobre los árboles obtenidos se aplicó un método de consenso, que consiste en decidir cuál de estos árboles refleja la verdadera hipótesis de la filogenia del grupo. Generalmente se aplica consenso en los casos donde hay gran número de caracteres que corresponden a homoplasias, o debido a un gran número de taxones.

Las tres técnicas más usadas en la elaboración de árboles de consenso: 1. El consenso de Adams consiste en usar en el cladograma final el grupo monofilético de un cladograma que no causó conflicto con otros grupo monofiléticos en los demás cladogramas. 2. El consenso estricto es el que emplea en el cladograma final solamente los grupos monofiléticos que están presentes y resueltos en todos los cladogramas obtenidos (Forey *et al.*, 1992). 3. El consenso de mayoría expresa en el cladograma final los grupos monofiléticos presentes en la mayoría de los cladogramas, incluso si existe conflicto entre ellos (Wiley *et al.*, 1991; Amorim, 1994). Hennig86 sólo permite el consenso estricto.

**4.4. Software.** Los datos morfológicos fueron manejados mediante el sistema Delta (DEscriptive Language for TAXonomy) (Dallwitz, 1980), que permite construir claves taxonómicas, descripciones en lenguaje natural (Apéndice 5 y 6 respectivamente), además de convertir los datos al formato necesario para ser leídos por varios de los programas creados para estudios taxonómicos y filogenéticos. El ingreso de los datos en Delta se hizo en el manejador de datos DData (Gouda, 1994).

Los datos digitalizados en los archivos ITEMS (taxones), CHARS (caracteres y sus estados) y SPECS (especificaciones) es sometida a CONFOR de Delta para producir una matriz de caracteres codificados, al formato deseado según el programa utilizado para el análisis sistemático.

En este caso, como se usó el programa Hennig86 para Taxonomía (Farris, 1988), fueron convertidos mediante el comando TOHEN. El programa Hennig86 de análisis filogenético es interactivo y de tamaño pequeño (49 Kb), lo que le permite ser utilizado en computadoras de poca memoria, capaz de manejar gran número de datos con rapidez. Trabaja los datos ordenados linealmente (aditivos) o como desordenados o no aditivos, (enumera los caracteres y los cladogramas a partir de cero).

**4.5. Elaboración de los mapas.** Se define un mapa como la representación convencional de la configuración superficial de la Tierra, de forma proporcional o en escala, esto es, estar en una cierta relación de tamaño con el objeto que se está representando.

Se utilizó el método de representación de la escala llamado escala gráfica, que representa las distancias en el terreno sobre una línea recta graduada (Raisz, 1985).

El mapa fue construido a partir de aquellos presentes en los trabajos de Wetzel (1975 y 1982), los cuales representan la distribución del grupo de acuerdo con los patrones de presencia y ausencia de la vestidura (=chaleco).

Los mapas de Wetzel (Mapa 1) y el que aquí se presenta (Mapa 2) fueron construidos por métodos indirectos, dando como resultado el área "potencial" de distribución (Davis *et al.*, 1990). Sobre ésta se dibujó el área ocupada por medio del patrón de vestidura.



## 5. RESULTADOS

**5.1. Aplicación de Hennig86.** Anterior a la aplicación del programa Hennig86, se cumplieron los pasos metodológicos (1-11) determinados en Amorim (1994), con algunas modificaciones en lo que se refiere a la utilización del grupo externo y a la construcción de una matriz polarizada, esas modificaciones fueron realizadas siguiendo las indicaciones de (Stuessy y Crisci (1984), Meacham (1984) y Nixon y Carpenter (1993). Del paso 12 en adelante los datos fueron sometidos al análisis en la computadora.

Se efectuaron tres análisis con los datos, tales como se presentan, con aplicación de ponderación sucesiva, donde los resultados de cada una está en el cuadro 3 a continuación:

Cuadro 3. Análisis.

	1	2	3
Nº de árboles	1	3	2
Nº de pasos	59	256	252
CI	61	83	84
RI	61	83	84

**5.1.1. Resultados de la ponderación.** Los resultados de la tercera análisis, al aplicar ponderación sucesiva (**xs w; ie\*; cc;**), son presentados en las figuras de la 4-10 respectivamente, acompañados de sus descripciones.

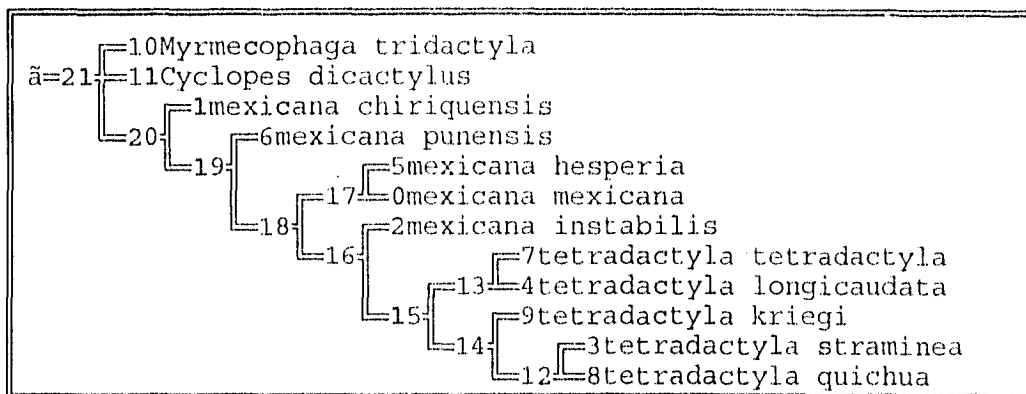


Figura 4. Cladograma 0 de la tercera análisis.

Cuadro 4. Descripción del cladograma 0.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100
c02	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c03	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c04	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50
c09	2	0	2	0	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100
c12	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	33	50
c13	2	3	2	3	3	0	0	0	0	0	4	75	66
c14	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3	33	60
c15	01	01	01	01	01	1	01	01	0	0	4	25	25
c16	12	2	2	2	2	1	2	2	2	0	4	50	50
c17	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	2	50	66
c18	3	0	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66
c19	01	01	01	01	0	0	0	0	0	0	4	25	0
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0
c21	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c22	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c23	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	50	80
c24	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	4	25	25
c25	01	1	1	1	1	1	1	12	2	2	3	66	50
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100

\* c1-c26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

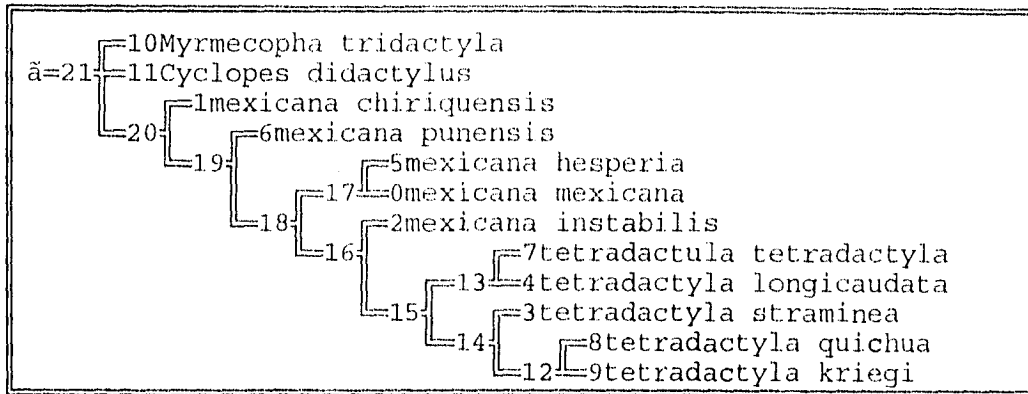


Figura 5. Cladograma 1 de la tercera análisis.

Cuadro 5. Descripción del cladograma 1.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100
c02	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c03	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c04	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50
c09	2	0	2	0	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100
c12	01	01	01	01	1	1	1	1	1	0	4	25	25
c13	2	3	2	3	3	0	0	0	0	0	4	75	66
c14	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3	33	60
c15	01	01	01	01	01	1	01	01	0	0	4	25	25
c16	2	2	2	2	2	1	2	2	2	0	4	50	50
c17	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	2	50	66
c18	3	0	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66
c19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	33	33
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0
c21	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c22	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c23	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	50	80
c24	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	4	25	25
c25	1	1	1	1	1	1	1	12	2	2	3	66	50
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100

\* c1-c26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

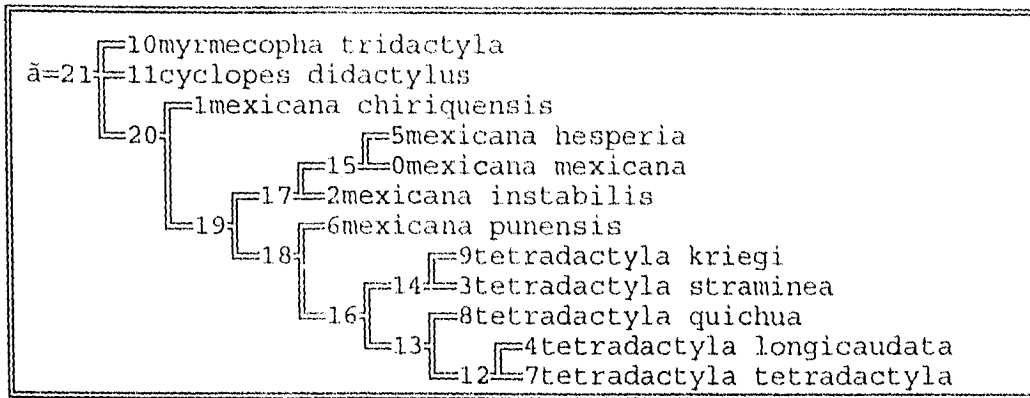


Figura 6. Cladograma 2 de la tercera análisis.

Cuadro 6. Descripción del cladograma 2.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI	
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0	
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100	
c02	1	01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c03	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c04	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c05	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50	
c09	0	02	2	0	2	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	1	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100	
c12	01	01	01	1	01	1	1	1	1	0	4	25	25	
c13	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	4	75	66	
c14	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	33	60	
c15	01	01	01	1	01	01	01	01	0	0	4	25	25	
c16	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	4	50	50	
c17	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	50	66	
c18	0	013	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66	
c19	01	01	01	0	01	0	0	0	0	0	4	25	0	
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0	
c21	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c22	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	100	100	
c23	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	50	80	
c24	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	3	33	50	
c25	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	66	50	
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100	

\* c1-c26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter;  
P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

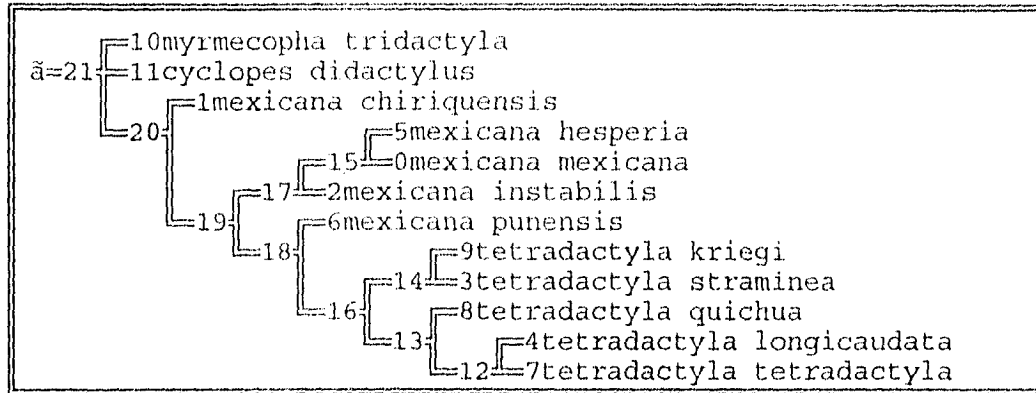


Figura 6. Cladograma 2 de la tercera análisis.

Cuadro 6. Descripción del cladograma 2.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI	
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0	
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100	
c02	1	01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c03	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c04	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c05	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50	
c09	0	02	2	0	2	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	1	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100	
c12	01	01	01	1	01	1	1	1	1	0	4	25	25	
c13	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	4	75	66	
c14	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	33	60	
c15	01	01	01	1	01	01	01	01	0	0	4	25	25	
c16	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	4	50	50	
c17	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	50	66	
c18	0	013	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66	
c19	01	01	01	0	01	0	0	0	0	0	4	25	0	
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0	
c21	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c22	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	100	100	
c23	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	50	80	
c24	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	3	33	50	
c25	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	66	50	
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100	

\* c1-c26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

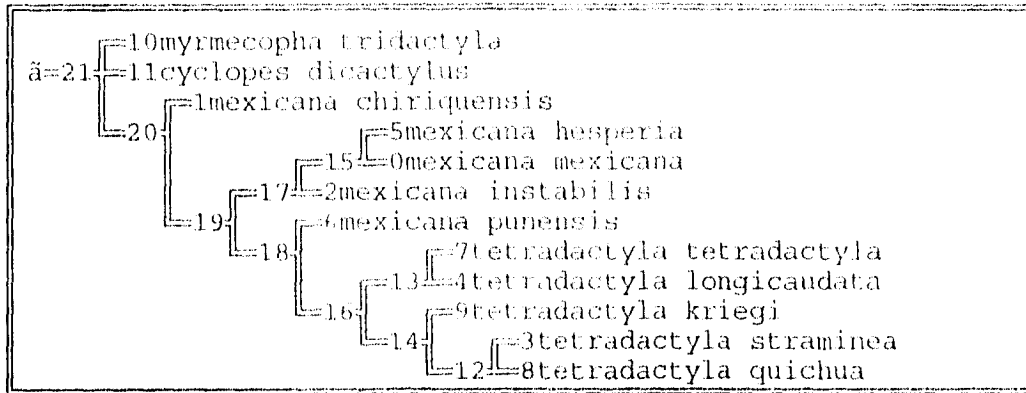


Figura 7. Cladograma 3 de la tercera análisis.

Cuadro 7. Descripción del cladograma 3.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100
c02	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c03	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c04	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50
c09	2	0	2	0	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100
c12	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	3	33	50
c13	2	1	2	0	1	0	1	0	0	0	4	75	66
c14	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	3	33	60
c15	01	01	01	1	01	01	01	01	01	0	4	25	25
c16	12	2	2	1	2	2	2	2	2	0	4	50	50
c17	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	50	66
c18	3	0	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66
c19	01	01	01	0	01	0	0	0	0	0	4	25	0
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0
c21	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	100	100
c22	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	100	100
c23	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	50	80
c24	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	4	25	25
c25	01	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	66	50
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100

\* c1-c26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

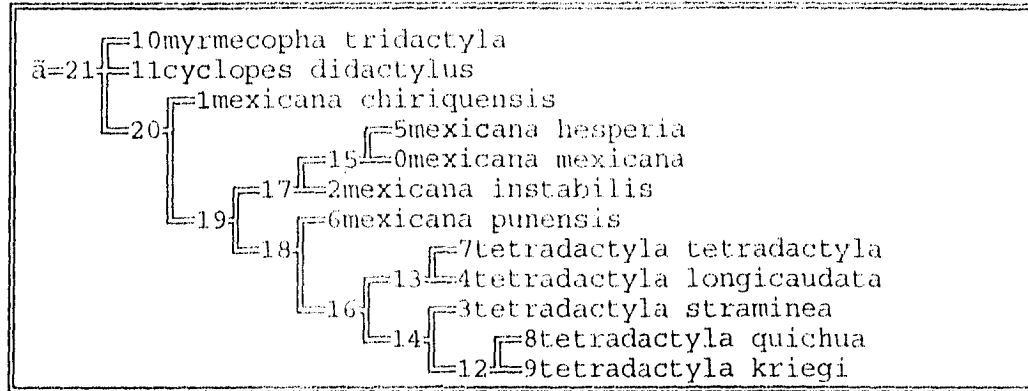


Figura 8. Cladograma 4 de la tercera análisis.

Cuadro 8. Descripción del cladograma 4.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI	
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0	
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100	
c02	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c03	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c04	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100	
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50	
c09	2	0	2	0	2	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100	
c11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100	
c12	01	01	01	1	01	1	1	1	1	0	4	25	25	
c13	2	1	2	0	1	0	1	0	0	0	4	75	66	
c14	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	3	33	60	
c15	01	01	01	1	01	01	01	01	0	0	4	25	25	
c16	2	2	2	1	2	1	2	2	2	0	4	50	50	
c17	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	50	66	
c18	3	0	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66	
c19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	33	33	
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0	
c21	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	100	100	
c22	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	100	100	
c23	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	50	80	
c24	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	4	25	25	
c25	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	66	50	
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100	

\* c1-c26= caracteres; 12-20= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

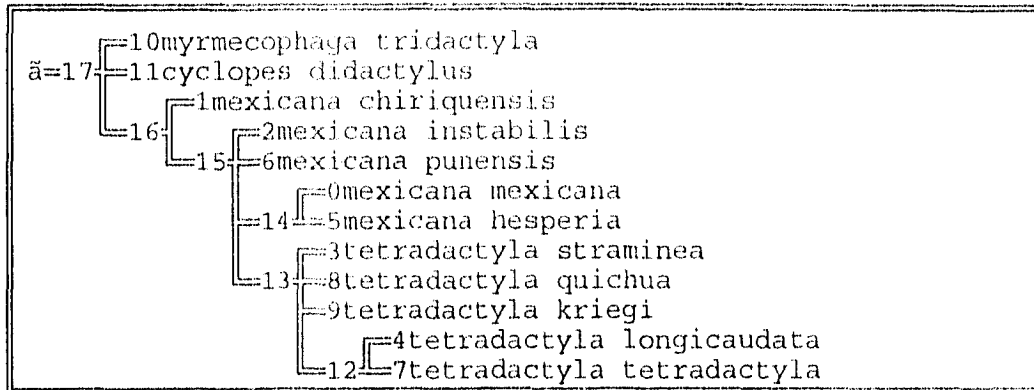


Figura 9. Cladograma de consenso de la tercera análisis.

**5.2. Hipótesis de la filogenia.** El cladograma seleccionado como la hipótesis filogenética, presenta 10 nodos o 90% de resolución, es decir, cladogénesis dicotómica; está representado en la figura 10 y descrito en el cuadro 9 a continuación:

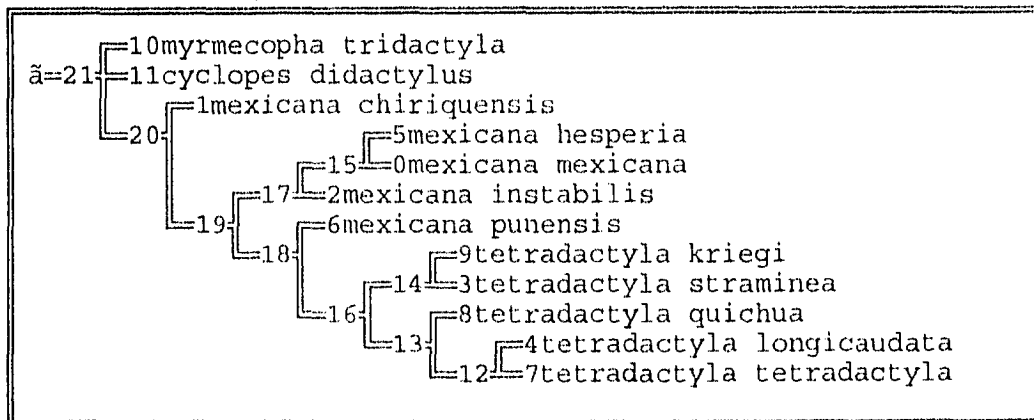


Figura 10. Cladograma hipotético de la filogenia.



Cuadro 9. Descripción del cladograma hipotético de la filogenia.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	P	CI	RI
c00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0
c01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	01	1	100	100
c02	1	01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c03	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c04	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c05	0	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c07	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c08	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	50	50
c09	0	02	2	0	2	2	2	2	12	12	2	100	100
c10	1	01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100	100
c11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	100	100
c12	01	01	01	1	01	1	1	1	1	0	4	25	25
c13	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	4	75	66
c14	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	33	60
c15	01	01	01	1	01	01	01	01	0	0	4	25	25
c16	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	4	50	50
c17	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	50	66
c18	0	013	3	3	3	3	3	3	2	2	4	75	66
c19	01	01	01	0	01	0	0	0	0	0	4	25	0
c20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	50	0
c21	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	100	100
c22	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	100	100
c23	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	50	80
c24	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	3	33	50
c25	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	66	50
c26	2	2	2	2	2	2	2	2	2	012	2	100	100

\* c1- 26= caracteres; 12-21= ancestros hipotéticos y sus estados de carácter; P= número de pasos; CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

Cuadro 10. Ajustes de los caracteres.

	Mejores			Peores		
	P	CI	RI	P	CI	RI
c00	2	50	0	2	50	0
c01	1	100	100	1	100	100
c02	1	100	100	1	100	100
c03	1	100	100	1	100	100
c04	1	100	100	1	100	100
c05	1	100	100	1	100	100
c06	1	100	100	1	100	100
c07	1	100	100	1	100	100
c08	2	50	50	2	50	50
c09	2	100	100	2	100	100
c10	1	100	100	1	100	100
c11	2	100	100	2	100	100
c12	3	33	50	4	25	25
c13	4	75	66	4	75	66
c14	3	33	60	3	33	60
c15	4	25	25	4	25	25
c16	4	50	50	4	50	50
c17	2	50	66	2	50	66
c18	4	75	66	4	75	66
c19	3	33	33	4	25	25
c20	2	50	0	2	50	50
c21	1	100	100	1	100	100
c22	1	100	100	1	100	100
c23	2	50	80	2	50	50
c24	3	33	50	4	25	25
c25	3	66	50	3	66	66
c26	2	100	100	2	100	100

\* c1- 26= caracteres; P= número de pasos;  
 CI= Índice de Consistencia; RI= Índice de Retención.

**5.2.1. Descripción de los caracteres.** La figura ae seguir representa la distribución de los caracteres y sus estados para el cladograma de la hipótesis de la filogenia generados por el programa Clados (Nixon, 1992).

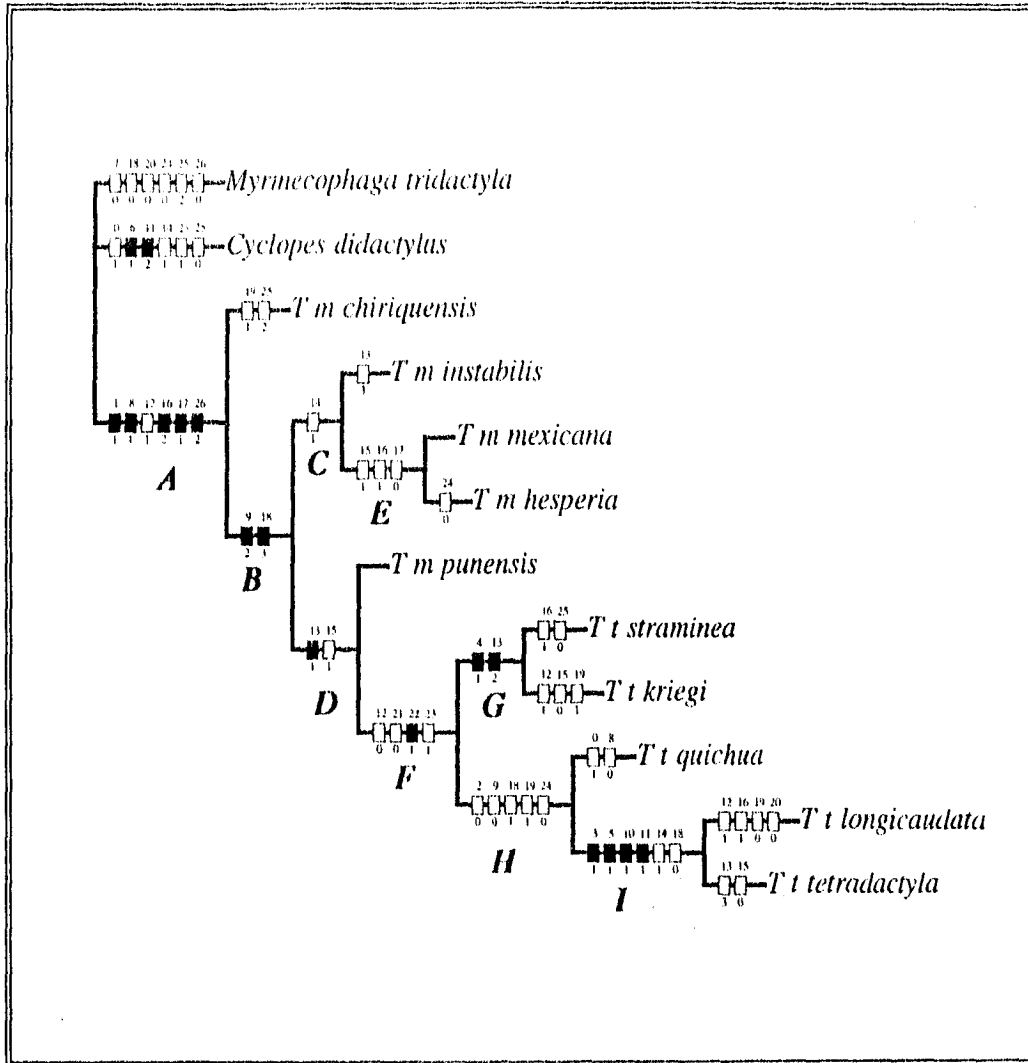


Figura 11. Distribución de los caracteres. ■ = no-conflictivos; □ = conflictivos. Parte superior del rectángulo nº del carácter, parte inferior estado del carácter, A-I internodos.

Internodo A: carácter 1 (0 ⇒ 1), carácter 8 (0 ⇒ 1), carácter 12 (0 ⇒ 1), carácter 16 (0 ⇒ 2), carácter 17 (0 ⇒ 1), carácter 26 (0,1 ⇒ 2).

Internodo B: carácter 9 (1 ⇒ 2), carácter 18 (0,2 ⇒ 3).

Internodo C: carácter 14 (0 ⇒ 1).

Internodo D: carácter 13 (0 ⇒ 1), carácter 15 (0 ⇒ 1).

Internodo E: carácter 15 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 16 (2  $\Rightarrow$  1), carácter 17 (1  $\Rightarrow$  0).

Internodo F: carácter 12 (1  $\Rightarrow$  0), carácter 21 (1  $\Rightarrow$  0), carácter 22 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 23 (0  $\Rightarrow$  1).

Internodo G: carácter 4 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 13 (1  $\Rightarrow$  2).

Internodo H: carácter 2 (1  $\Rightarrow$  0), carácter 9 (2  $\Rightarrow$  0), carácter 18 (3  $\Rightarrow$  1), carácter 19 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 24 (1  $\Rightarrow$  0).

Internodo I: carácter 3 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 5 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 10 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 11 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 14 (0  $\Rightarrow$  1), carácter 18 (1  $\Rightarrow$  0).

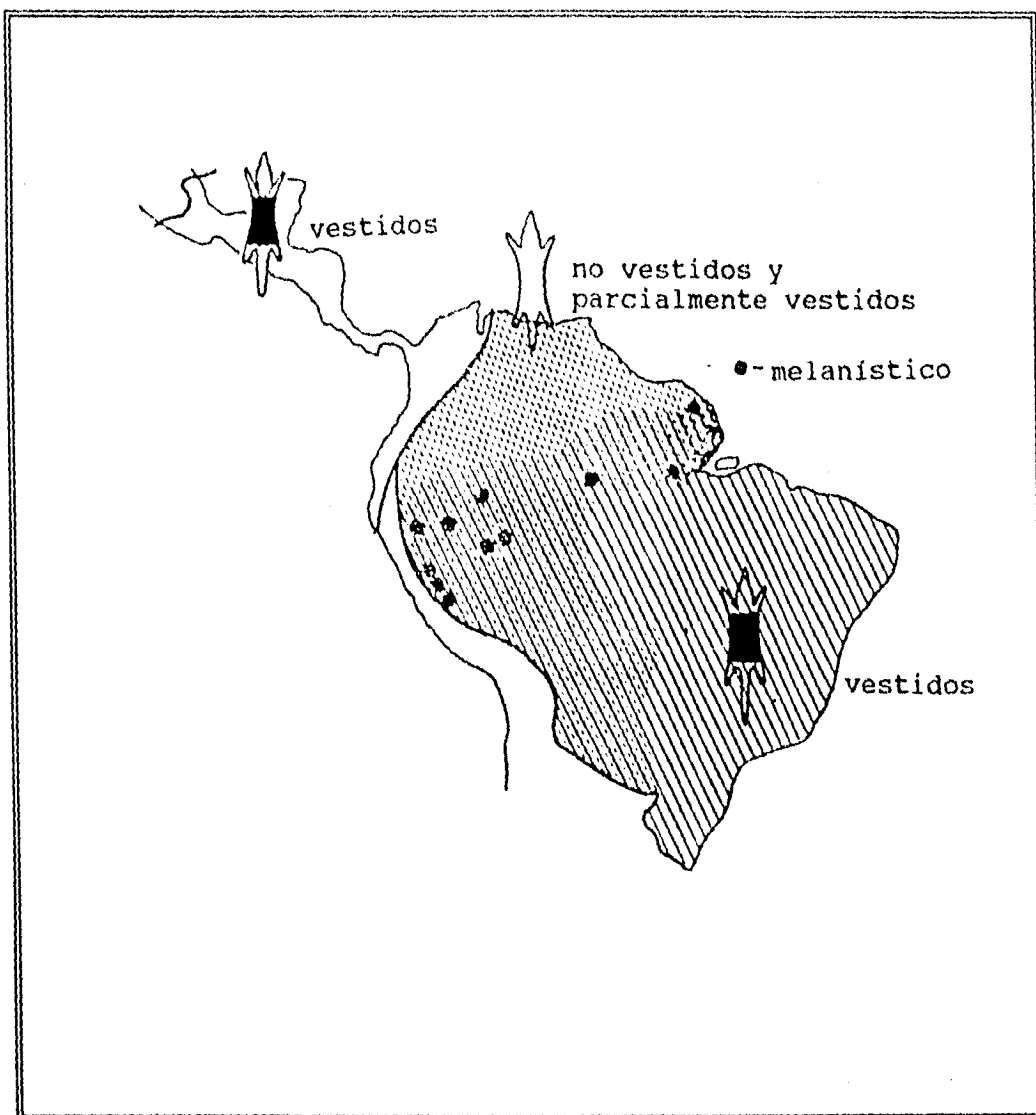
Las autapomorfías de los terminales son presentadas en el cuadro a seguir acompañado de sus cambios a lo largo del árbol.

Cuadro 11. Descripción de los terminales.

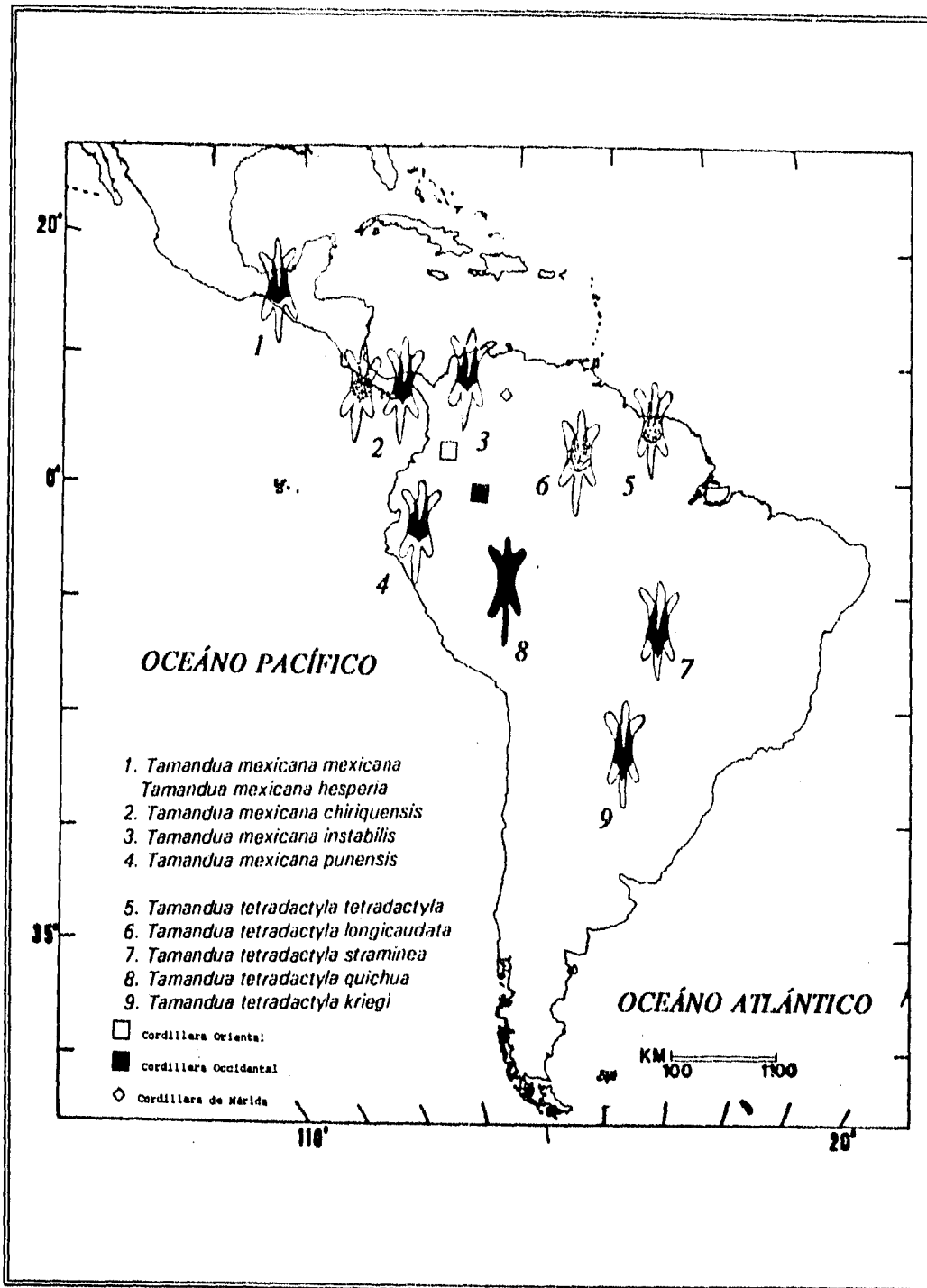
Taxón	Ca	Ec	TC
<i>T. m. chiriquensis</i>	19	1	HP con en IN H
<i>T. m. instabilis</i>	13	3	HP con Te 9
<i>T. m. mexicana</i>	NP	NP	NP
<i>T. m. hesperia</i>	24	0	HR con OG
<i>T. m. punensis</i>	NP	NP	NP
<i>T. t. straminea</i>	16 25	1 0	HR con IN E y Te 8 HR con OG
<i>T. t. kriegi</i>	12 15 19	1 0 1	HP con IN del IG HR con IN del IG HP con Te 0, 6 y IN H
<i>T. t. quichua</i>	0 8	1 0	HP con Te 7 HR con OG
<i>T. t. longicaudata</i>	12 16 19 20	1 1 0 0	HR con IG y Te 6 HR con IN E y Te 6 HR con IG HR con OG
<i>T. t. tetradactyla</i>	13 15	3 0	HP con Te 1 HR con IN IG y Te 6

Ca=carácter, Ec= estado de carácter, TC= tipo de carácter,  
 NP= no presenta, IN=internodo, Te= terminal,  
 HP= homoplasia por paralelismo, HR= homoplasia por reversión,  
 IG= grupo interno, OG= grupo externo.

**5.3. Mapas.** El mapa 1 representa la distribución del chaleco determinada por Wetzel (1975). En el mapa 2 se representa la distribución del género *Tamandua* con base en la configuración y coloración del chaleco.



Mapa 1. Distribución geográfica del chaleco, modificado de Wetzel (1975).



Mapa 2. Distribución geográfica del género *Tamandua* con base en la distribución del chaleco.

**5.3.1. Patrones del chaleco.** Los patrones de chaleco encontrados están descritos a continuación:

*T. mandua mexicana mexicana*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la cintura pélvica con final en "V". Figura 12.

*T. m. hesperia*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la cintura pélvica con final en "V". Figura 13.

*T. m. chiriquirensis*: Chaleco siempre presente, poco o muy evidente extendido hasta la cintura pélvica en forma de "V". Figura 14.

*T. m. instabilis*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la cintura pélvica con final en "V". Figura 15.

*T. m. punensis*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la cintura pélvica con final en "V". Figura 16.

*T. tetradactyla longicaudata*: Chaleco siempre presente, poco evidente extendido hasta la cintura pélvica con final redondeado. Figura 17.

*T. t. tetradactyla*: Chaleco siempre presente, poco evidente extendido hasta la cintura pélvica con final redondeado. Figura 18.

*T. t. straminea*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la base de la cola en forma de "V". Figura 19.

*T. t. kriegi*: Chaleco siempre presente, muy evidente extendido hasta la base de la cola en forma de "V".

*T. t. quichua*: Chaleco ausente.

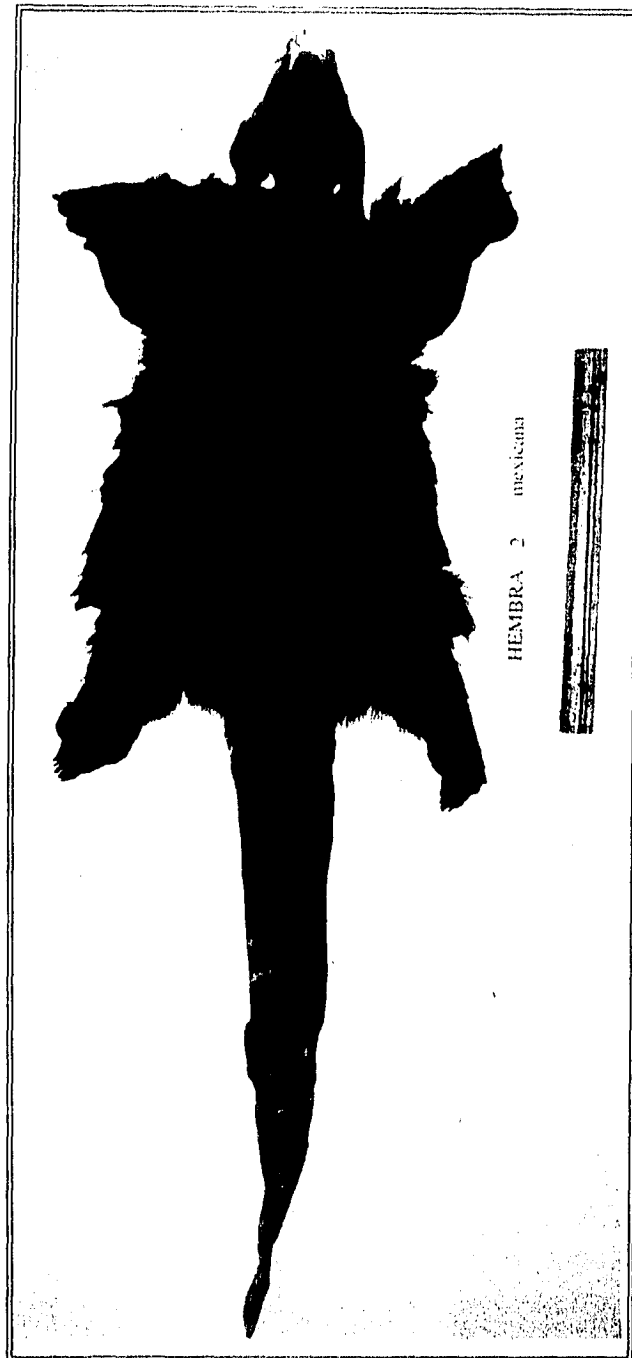


Figura 12. *Tamandua mexicana mexicana*.



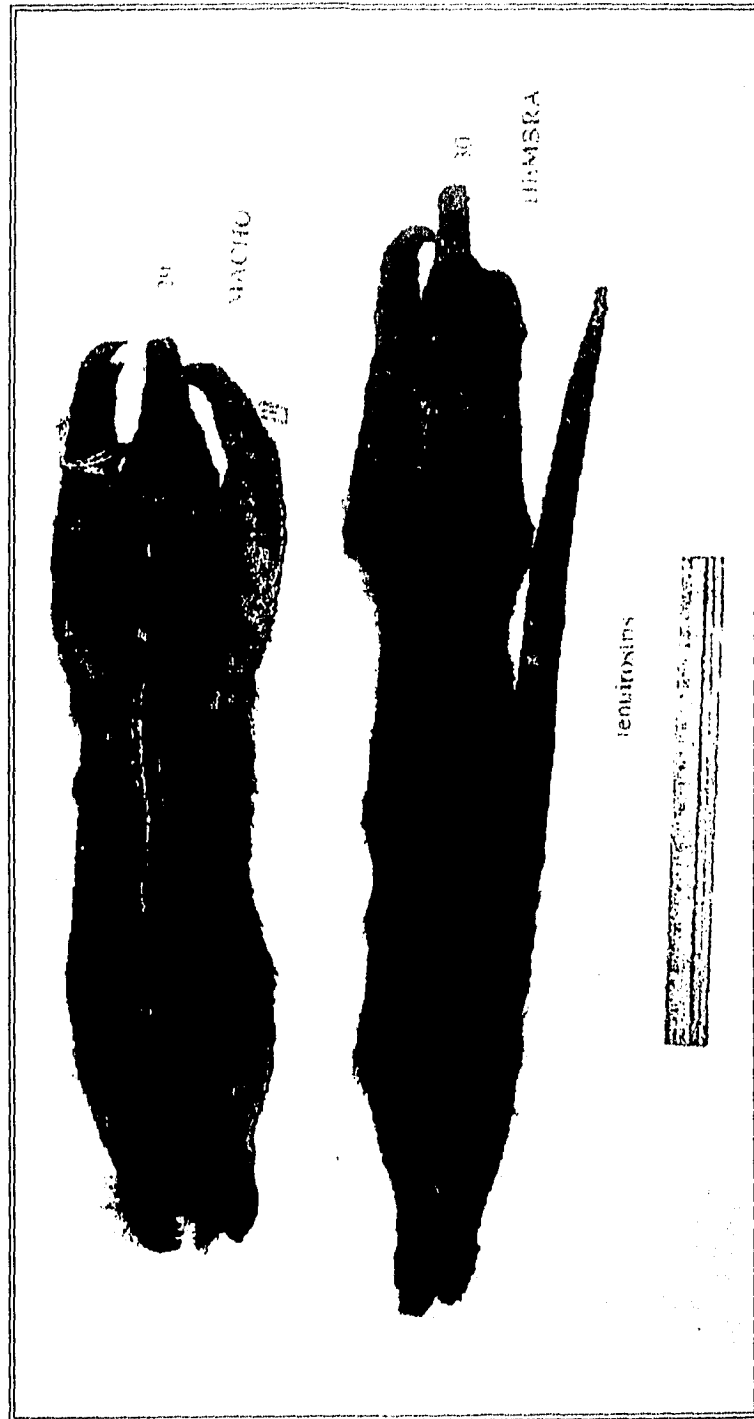


Figura 13. *Tamandua mexicana hesperia*.



Figura 14. *Tamandua mexicana chiriquensis*.

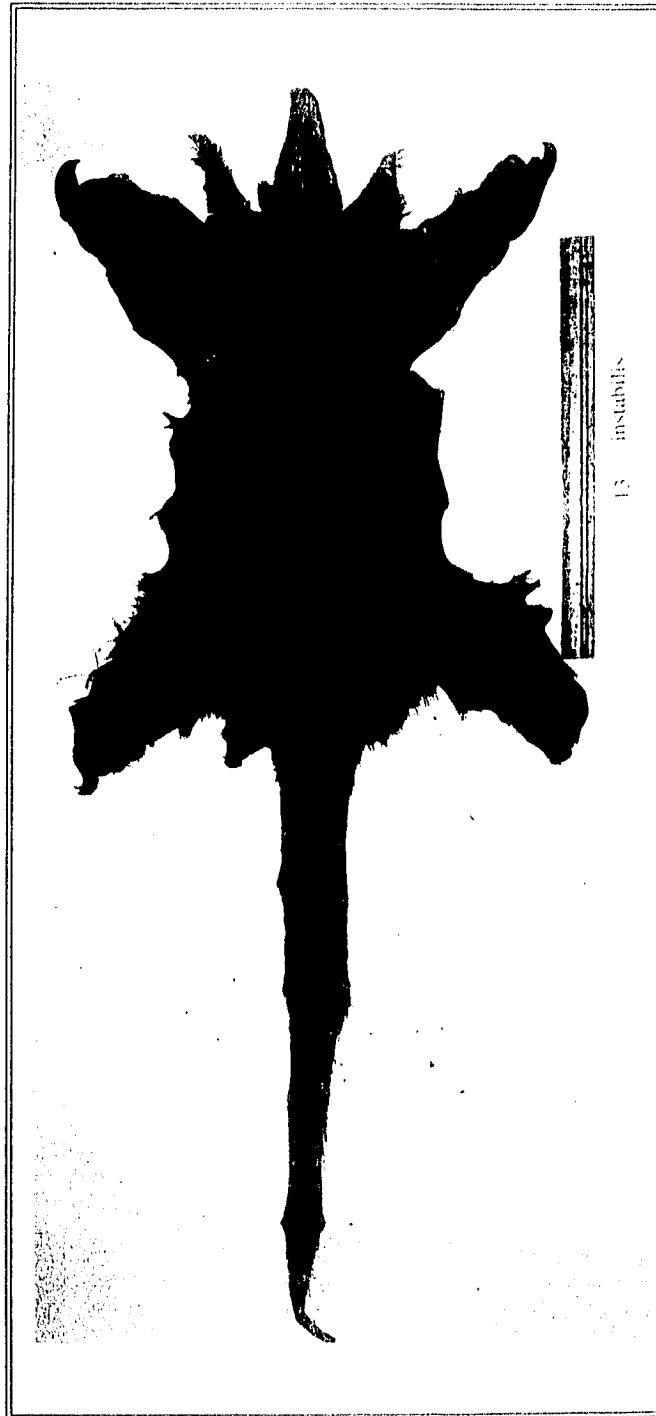


Figura 15 *Tamandua mexicana instabilis*.



Figura 16. *Tamandua mexicana punensis*

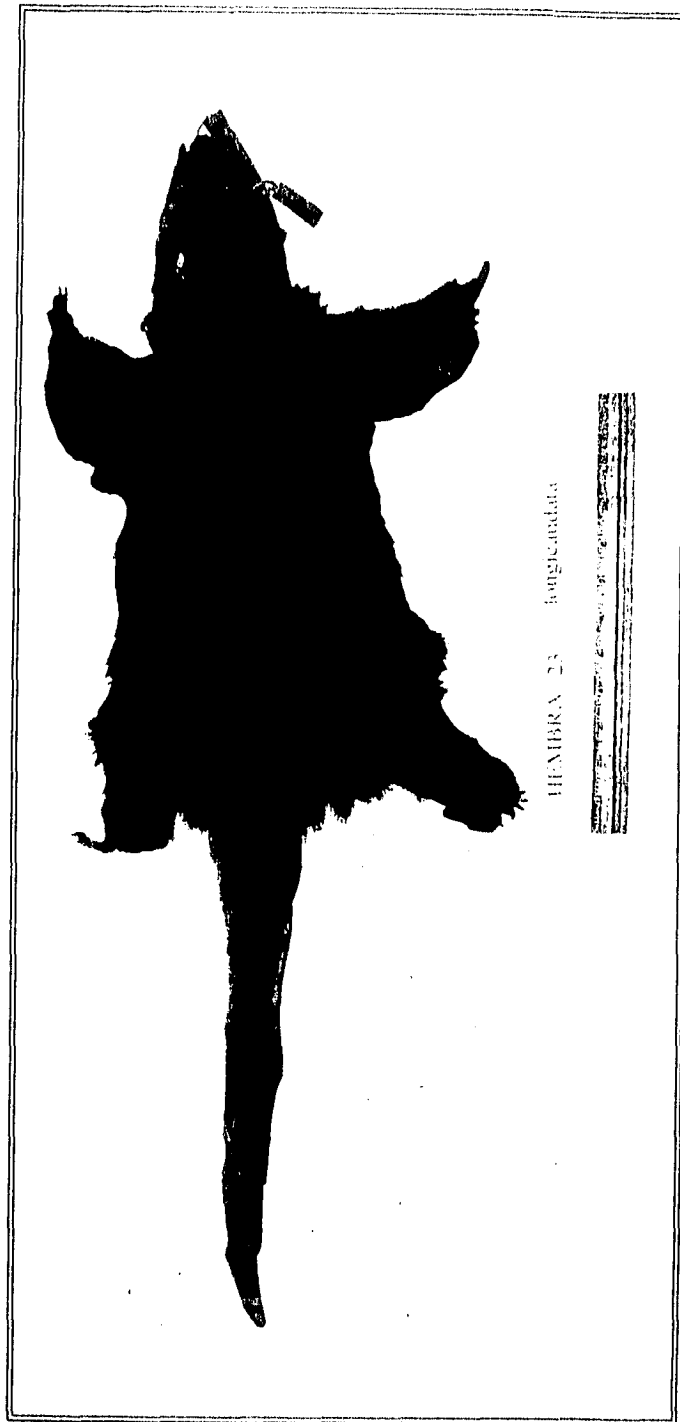


Figura 17. *Tamandua tetradactyla longicaudata*.



Figura 18. *Tamandua tetradactyla tetradactyla*.



Figura 19. *Tamandua tetradactyla straminea*

## 6. DISCUSIÓN

**6.1. Información utilizada.** El género *Tamandua* ha sido reconocido en su composición de especies y subespecies de modo distinto por varios autores; para algunos es monoespecífico y politípico, para otros como Wetzel (1975), presenta dos especies politípicas, discriminadas por la distribución de la vestidura en un patrón uniforme y único, es decir, "... a vivid black area on the trunk, continuous from black shoulder stripes posteriorly to the rump and widening behind the shoulders to encircle the body. ... Such pelaje is found in all specimens from the northwestern portion of the range of the genus... ...from the lower Amazon basin south to Uruguay..." Esta revisión encuentra que la determinación del patrón de chaleco dada por Wetzel (1975), no mencionó las variaciones en su extensión y forma.

Además, Wetzel citó a *T. mexicana chiriquensis* completamente vestida como todas las formas norteñas; sin embargo, el material revisado en este análisis reveló la presencia de los dos patrones de vestimenta que presentan la subespecie del alto Amazonas (*T. tetradactyla tetradactyla*).

Para las otras subespecies *T. m. instabilis* y *T. m. punensis* el chaleco está bien dibujado, extendiéndose hasta la cintura pélvica.

Cuando Wetzel (1975), determinó que *Tamandua* presenta dos especies, de las cuales presentó un cuadro comparativo, utilizó características muy variables dentro de los mamíferos, como el largo de la oreja, el número de vértebras en la cola, entre otras. Estas características son consideradas ecogeográficas (Regla de Bergmann, Regla de Gloger y Regla de Allen, Mayr, 1969); evaluar la validez de éstas no es el objetivo del presente trabajo.

En el mismo cuadro comparativo, el autor citó el número de forámenes interorbitales y anexa que ese estado de carácter fue encontrado en la mayoría de los cráneos analizados y citó dos ejemplares como típicos; entretanto no especificó en qué parte de la distribución geográfica del grupo están solapados los dos patrones o si eso no ocurre, además de no determinar en cuantos cráneos está presente cada uno de los estados.

Los resultados encontrados en el presente estudio, difieren en muchos puntos de los de Wetzel (1975), aunque en ambos trabajos utilizamos el patrón de coloración y la distribución del chaleco

La vestidura analizada en este trabajo, determina que el carácter "formas vestidas", está dividido en dos estados: el primero con el chaleco terminado en la cintura pélvica, y el segundo terminado en la base de la cola, caracterizando los dos extremos del área de distribución. Para el carácter "parcialmente vestidos" el chaleco termina en la cintura pélvica en forma redondeada.

Los patrones de la vestidura encontrados en este trabajo, pueden ser confirmados revisando los dibujos presentados por Emmons (1990:33), donde se puede observar que el patrón de vestidura completa es distinto entre *Tamandua mexicana* y *T. tetradactyla*, sin embargo ellos llegaron a las



mismas conclusiones que Wetzel (1982) de que las dos formas son externamente idénticas diferenciándose por caracteres del cráneo.

**6.2. Cladogramas.** Los cladogramas obtenidos presentan, con excepción del de consenso, 10 nodos con 90% de los terminales resueltos en la forma de dicotomías, lo cual significa que de los 34,459,425 cladogramas posibles sin politomías, en un análisis con 10 taxones terminales, los aquí representados constituyen los más resueltos y parsimoniosos de todos (Amorim, 1994).

En el cladograma de la tercera análisis la topología es muy similar. Los cambios más evidentes son los presentados por los taxones *T. m. instabilis* y *T. m. punensis*, que se presentan como hermanos de los taxones 5 y 6 (*T. m. hesperia* y *T. m. mexicana*), y a veces como taxones más externos en el nodo de *T. tetradactyla*.

En todos los cladogramas de menor longitud encontrados las relaciones entre los taxones son distintas de aquellas propuestas por Wetzel (1975), al referirse a al monofiletismo de las cinco subespecies de cada una de las especies que él reconoció. Estos cladogramas sugieren un clado monofilético formado por seis terminales y otro parafilético formado por cuatro terminales.

**6.2.2. Índices.** Los índices de consistencia (CI) por carácter muestran que 13 de los 27 caracteres, presentaban el número mínimo de pasos por árbol, indicando que representan las homologías con mejores ajustes (Klassen *et al.*, 1991). Eso se obtiene al observar la distribución de cada carácter en el árbol y contar los pasos que éste presenta en todas las ramas a partir del estado ancestral. Se trata de los caracteres que no presentan cambios en las ramas a partir del estado ancestral. Consecuentemente esos caracteres son los indicados como no homoplásticos, y son indicados por Hennig86 por un CI= 100.

Los demás caracteres presentan cambios en los estados y también, en algunos casos, surgen independientemente entre los taxones (autapomorfías homoplásticas), por lo tanto se consideran homoplásticos y el número de pasos que efectúan en el árbol es superior a 1 (Wiley *et al.*, 1991).

La suma de todos los índices individuales de cada carácter revela el CI del árbol, lo que se llama Índice de Consistencia Ensamblado (Forey *et al.*, 1992).

Asociado al CI está el índice de retención (RI), que indica, al través de cálculos matemáticos, la confiabilidad del carácter como verdadera homología o si éste surgió de manera independiente en los taxones (Farris, 1989).

Los RI individuales demuestran que trece caracteres son sinapomorfías verdaderas, en la medida que los demás son admitidos como homoplásticos. Para el árbol total el RI= .64 significa que

la suma de sinapomorfias del árbol es alta. Eso explica cuantos y cuales caracteres surgieron debido al monofiletismo del grupo, a partir del estado del ancestro, y cuales surgieron de manera independiente.

Además de los valores matemáticos presentados por esos índices, existe una asociación de sus valores y la cantidad de caracteres utilizados en el análisis y las posibles falla en la interpretación del carácter, por eso, Amorim (1994), en los pasos 13 y 14 de su secuencia metodológica, indica que se debe retornar cuantas veces sea necesario a los caracteres para intentar eliminar posibles incongruencias que permiten tomar decisiones con respecto a las homologías u homoplasias de las condiciones apomórficas.

**6.3. Hipótesis de la filogenia.** El cladograma de la figura 10 no coincide con la determinación del número de taxones naturales para cada una de las especies que distinguió Wetzel en su trabajo de 1975. Al considerar dos grandes ramas, clado 20 y 16, el 20 forma un grupo parafilético, es decir, forma un grupo donde no están incluidos todos los descendientes del ancestro común inmediato, en este caso no contiene el grupo hermano de *T. m. punensis*, esto lleva a plantear que las especies propuestas por Wetzel (1975) no constituyen grupos monofiléticos de dos especies con cinco terminales (las subespecies), sino que el grupo está constituido por diferentes especies que presentan esa topología como hipótesis de relación de ancestría-descendencia.

La consolidación de la Cordillera de los Andes como barrera efectiva en un periodo más reciente, coincide con la edad relativa de este grupo y el surgimiento del Istmo de Panamá; ésta puede ser una hipótesis para explicar que la subespecie *T. m. punensis* que Wetzel (1975) considera como perteneciente a *T. mexicana*, esté más relacionada a los taxones del alto Amazonas y centro-sur de Brasil.

El clado 16 forma un grupo monofilético donde están incluidos taxones de América del Sur, distribuidos desde el norte de la Cordillera de Mérida (Venezuela) y este de la Cordillera Oriental (Colombia), en dirección al noroeste de Brasil hasta Uruguay. Este clado sugiere a lo menos dos especies filogenéticas: una en las Guayanas alto Amazonas *T. t. tetradactyla* + *T. t. longicaudata*, la segunda en la región centro-sur de Brasil y Paraguay *T. t. straminea* + *T. t. kriegi*. Con respecto a esta última, la imposibilidad de haber consultado material depositado en colecciones, los estados de carácter fueron obtenidos de la literatura, por lo tanto, cualquier afirmación con respecto a su filogenia, más allá de que es un taxón muy relacionado con los osos hormigueros del centro-sur de Brasil sería precipitado. Además su área de distribución es continua al área de *T. t. straminea*. Los dos taxones tienen el mismo patrón de chaleco extendido hasta la base de la cola, a pesar de que existen autapomorfias que los separe, éstas surgieron de forma homoplástica, aquí se los sugiere como un único taxón hasta que nuevos datos sean aportados para confirmar o rechazar esa hipótesis.

*T. t. tetradactyla* y *T. t. longicaudata* en el noroeste de Brasil y Guyanas, tienen el mismo patrón del chaleco, sus áreas de distribución según Wetzel (1975) no son completamente simpátricas sino alelopátricas, presentando una intergradación en la cuenca amazónica. Aunque las autapomorfías que presentan las podría sugerir como taxones filogenéticos distintos en este trabajo la propuesta es de que son un único taxón. El clado formado por estos dos taxones está sostenido por cuatro sinapomorfías, y cada uno de ellos presenta autapomorfías que son paralelas con las de otros taxones, estas autapomorfías son características que pueden cambiar a partir de muy distintos estados dentro de los grupos, lo que puede indicar que están estar funcionando como caracteres multiestado en la población y no como autapomorfías.

El taxón *T. t. quichua* presenta gran parte de sus estados de carácter indeterminados lo que aporta inconsistencia en sus relaciones filogenéticas con sus grupos hermanos en la topología presentada. Geográficamente no se encontró barreras separándolo de los taxones del centro-sur de América del Sur; sin embargo, está separado de los taxones del alto Amazonas por el Río Amazonas, el Río Negro y el Río Solimões y se separa de *T. t. punensis* por los Andes. Este taxón representa la forma melánica de *Tamandua*, pero, sería necesario examinar material depositado en colecciones para poder determinar si el chaleco está realmente indeterminado o si está presente de manera camuflajeada como lo hacen otros grupos de mamíferos melánicos.

El grupo hermano del clado 16, *T. m. punensis*, se distribuye en el lado oeste de la Cordillera de los Andes en Ecuador (región de los Puna), este taxón con base en los caracteres estudiados, no presenta ninguna autapomorfía. Su ubicación en la topología presentada lo sugiere como el taxón más externo del clado 18 donde están los taxones del grupo *Tamandua tetradactyla*. Este puede haber sido uno de los primeros taxones en quedarse separado de los demás, debido a su distribución geográfica. Al presentarse como grupo hermano de *Tamandua tetradactyla*, se refuta el monofilismo de las dos especies que determinó Wetzel (1975), pues el cladograma quedaría con un clado monofilético y otro parafilético.

El clado 17 representa los taxones mexicanos (*T. m. mexicana* y *T. m. hesperia*), estos dos taxones son totalmente simpátricos, el primero no presenta autapomorfía alguna y el segundo presenta una reversión al estado 0 del carácter 24; esto plantea que las dos subespecies constituyen un taxón único. Para confirmar esta hipótesis se hace necesario el aporte de nueva información, uso de nuevas técnicas para descripción de caracteres como por ejemplo, búsqueda de caracteres moleculares. Aislada de los taxones del alto Amazonas por la barrera altitudinal de cerca de 3960 m (Reader's Digest, 1987), el taxón *T. m. instabilis*, al oeste de la Cordillera Occidental en Colombia, es el grupo hermano de los taxones arriba citados, presenta una autapomorfía del tipo homoplástica en el carácter 13 con estado 3, lo que puede determinar un taxón natural. Su área es continua con la de *T. m. chiriquensis* en

Panamá, la cual presenta dos autapomorfias en los caracteres 19 y 25; este taxón presenta un patrón variable en lo que se refiere a la conspicuidad del chaleco, algunos ejemplares tienen este patrón en común con los osos hormigueros del alto Amazonas, de los cuales se encuentra geográficamente aislado. Este patrón de vestidura distinto, las autapomorfias y la distribución geográfica permite que el grupo sea distinguido como una especie filogenética.

*T. m. chiriquensis* es el grupo hermano de todas las demás especies del grupo interno, trabajos anteriores como el de Goldmann (1920) y de Krumbiegel (1940) lo citaron como un tamandúa de tres dedos, pero la revisión de materiales depositados en museos indica cuatro dedos en las manos. Se une al internodo del grupo interno con los caracteres 1, 8, 12, 16, 17 y 26. Estos caracteres garantizan el monofiletismo de los taxones terminales de este análisis.

Los grupos externos *Myrmecophaga tridactyla* y *Cyclopes didactylus* constituyen los taxones externos funcionales y taxonómicos (FOG y TOG) de *Tamandua* (Engelmann, 1985). Alrededor del 12% de los caracteres presentan los dos estados encontrados en el grupo interno, incapacitando la aplicación de la regla que afirma que el estado encontrado en el grupo externo sea el más plesiomórfico (Maddison *et al.*, 1984). Por lo tanto no se usó el grupo externo como una argumentación *a priori* de evolución de caracteres ni para resolver las relaciones del grupo interno en una red sin raíz. A estos caracteres, una asignación de "primitivo", a los caracteres del grupo interno se le denomina resolución equivocada. Los grupos externos fueron usados aquí como la resolución más parsimoniosa de la distribución de los caracteres en el cladograma, donde se eligen los cladogramas más parsimoniosos, de acuerdo con la posición de los caracteres en los grupos internos y externos simultáneamente. Es decir, a un principio los caracteres no fueron considerados como plesio o apomórficos, sólo se los codificó y, al efectuar los análisis, con el programa Hennig86, fueron distribuidos en el cladograma siguiendo el principio de parsimonia. Esto significa entonces que los estados fueron ubicados en las ramas del árbol donde presentan el menor número de pasos.

A pesar de la presencia de 90% de bifurcaciones resueltas en el cladograma que constituye la hipótesis de la filogenia para *Tamandua*, es necesario el aporte de nuevos ejemplares, incorporación de mayor cantidad de datos, *v. gr.* moleculares, distribucionales y flujo génico entre las poblaciones que permitan contrastarla.

Las poblaciones de *chiriquensis* presentan el patrón de chaleco completo y el de chaleco somero, que es una característica de *T. t. tetradactyla* y *T. t. longicaudata* (información no presentada por Wetzel, 1975).

**6.3.1. Descripción de los caracteres.** Los internodos A, B, D, F, G e I presentan caracteres no conflictivos sosteniendo sus ramas, sin embargo el internodo C está sostenido por un carácter homoplástico, que sufre varios cambios independientes entre los internodos.

Las autapomorfías de la mayoría de los terminales son del tipo homoplásticas, es decir, surgieron de manera independiente.

**6.4. Mapas.** El mapa 1 modificado de Wetzel (1985) representa la distribución del patrón de forma del chaleco, según los datos encontrados en Wetzel (1975 y 1982). Los dos extremos de la distribución representada por el patrón de chaleco completo: México y América Central, extremo sur de América del Sur y centro-sur Brasil y Paraguay, y la parte central de la distribución que varían entre parcialmente vestidos a totalmente desvestidos. El mapa 2 fue construido con base en los ejemplares consultados. En los extremos de la distribución, cuyo patrón es de formas completamente vestidas el chaleco es negro, termina en forma de V y las extremidades del cuerpo son claras. Para los taxones del extremo norte la vestidura está extendida hasta la cintura pélvica; para los taxones del extremo sur la vestidura termina en la base de la cola.

Para los organismos de distribución central, en el patrón que se denomina parcialmente vestidos, el chaleco es pardo, se extiende hasta la cintura pélvica terminando en forma redondeada, con las extremidades del cuerpo más oscuras; lo que hace el chaleco poco evidente o parcialmente presente. Para la forma melánica no se consultó ningún ejemplar, por lo tanto se representa conforme a la indicación de Wetzel (1975, 1985).

Los dos mapas presentados concuerdan en lo que se refiere a la presencia total y parcial del chaleco; sin embargo, el mapa 2 determina la presencia de más de un patrón en cuanto la extensión del chaleco para los dos extremos de la distribución, y respecto a la forma como se termina el chaleco para todos los taxones.

En relación con la biogeografía de los osos hormigueros, Engelmann (1985) sugirió que el grupo era exclusivo para América del Sur hasta el Terciario tardío, con la conformación del Istmo de Panamá expandió su área hacia América Central y el sur de México, es decir, *Tamandua* era endémico a América del Sur; los primeros eventos orogénicos lograron separar subespecies a lo largo del oeste y este de la cordillera de los Andes esta barrera también sirvió para impedir la comunicación entre las subespecies del alto Amazonas y centro-sur de Brasil que supuestamente eran alelopátridas en la región de Perú y Ecuador. La formación de la Cordillera Oriental (Colombia) y Cordillera de Mérida (Venezuela) aisló otro (*T. m. instabilis*). El primer grupo en quedarse aislado al oeste de la Cordillera de los Andes pudo ser el que expandió su área a través del Istmo de Panamá, hasta alcanzar la distribución actual del grupo en México.

## 7. CONCLUSIÓN.

Los comedores de hormigas neotropicales, pertenecientes al género *Tamandua*, son un grupo poco estudiado en sus aspectos taxonómicos, de ellos también se conoce poco de aspectos ecológicos, conductuales y reproductivos. Así, aún faltan muchos estudios respecto a su historia evolutiva, taxonomía y biogeografía. Es necesario efectuar trabajos de campo más completos y/o extensos para determinar mejor las áreas de distribución de los grupos que Wetzel y otros autores consideran subespecies, por ejemplo flujo génico entre ellas y sus implicaciones filogenéticas, los patrones del chaleco, etc., con el propósito de obtener resultados más consistentes en las relaciones filogenéticas y biogeográficas del grupo.

En esto se fundamentó los objetivos de este trabajo, que es fomentar nuevos conocimientos, crear nuevas hipótesis que sean útiles al desarrollo de nuevas investigaciones taxonómicas, biogeográficas y ecológicas para el género.

Wetzel (1975) revisó bastante material, pero no buscó establecer relaciones genealógicas entre los organismos; los reunió en grupos de acuerdo con las similitudes presentadas en el patrón de vestidura, medidas craneales y distribución geográfica; no consideró importantes los diferentes patrones de coloración y de distribución del chaleco en la determinación de los taxones y en sus relaciones filogenéticas.

En esta revisión se aplicó un método filogenético a las categorías de subespecie, determinadas por Wetzel (1975, 1982), siguiendo la mayoría de los pasos metodológicos citados por Amorim (1994).

Se puede considerar esta revisión como un primer aporte a la historia filogenética del grupo y debe ser considerada limitada en muchos aspectos:

1. La falta inconsistencia de la descripción de los estados de carácter a partir de la revisión bibliográfica, como en el caso de *Tamandua tetradactyla quichua*, que dificulta cualquier afirmación con la filogenia del mismo. A pesar de que Krumbiegel (1940) citó que los mamíferos de esta región presentan la tendencia al melanismo es necesario detectar si realmente se percibe la vestidura.
2. Es necesario reconocer si existe flujo génico entre *T. mexicana chiriquensis* y *T. mexicana instabilis* o si están completamente aisladas este flujo debe analizarse en términos de sus implicaciones filogenéticas.
3. El análisis de la relación filogenética entre las subespecies de *Tamandua* usando como caracteres principales los patrones de coloración del chaleco y el principio del METACROMISMO, deben estar

acompañados de estudios de nivel molecular buscando los cambios genéticos responsables por el fenómeno del metacromismo y sus relaciones eco-geográficas.

Sostenida por la distribución geográfica y las barreras que aíslan estas subespecies en varios puntos de la distribución, la presencia de autapomorfías en muchas de los taxones terminales y los distintos patrones de la vestidura completa (datos no mencionados por Wetzel, 1975), representados en el mapa 2 se sugiere que *Tamandua* no está formado por diez subespecies como lo determinó Wetzel (1975) sino por seis taxones naturales que se los propone aquí ser reconocidos como especies filogenéticas, sin mencionar a *T. t. quichua* que presenta un patrón de coloración muy distintos a los demás taxones estudiados, para argumentar algo con respecto a su relación de ancestría-decendencia, se hace necesario la consulta de material depositado en museos.

1. Uno en el extremo norte: *T. m. mexicana* + *T. m. hesperia*.
2. El segundo de distribución centro-norteña: *T. m. chiriquensis*.
3. El tercero en la región oeste de Venezuela: *T. m. instabilis*.
4. El cuarto para la región de la puna en Perú *T. m. punensis*.
5. El quinto para la Cuenca Amazónica entre el Río Amazonas y las Guyanas *T. t. longicaudata* + *T. t. tetradactyla*.
6. Y el último, más sureño, para el centro-sur de Brasil y Uruguay: *T. t. kriegi* + *T. t. straminea*.

Cabe señalar que el cladograma no sostiene dos clados monofiléticos donde se pudiera corroborar las dos especies propuestas por Wetzel (1975), la presencia de *T. m. punensis*, como grupo hermano de *Tamandua tetradactyla* infiere inconsistencia al número de subespecies para *Tamandua*. Revisando las barreras que separan a estos grupos se puede suponer que el grupo originalmente era exclusivo de América del Sur, y la conformación de la Cordillera de los Andes separó grupos, uno de ellos localizado al oeste de ésta logró expandirse a partir del surgimiento del Istmo de Panamá llegando hasta México.

*T. m. chiriquensis* bajo la regla del metacromismo puede considerarse más apomórfico en lo referente al patrón de vestidura, considerando que las formas menos derivadas presentan el patrón agutí. *T. t. longicaudata* y *T. t. tetradactyla* se incluyen en la misma categoría, es decir, están pasando por el

proceso de eumelanismo (adquisición de tonos más oscuros en el pelaje) a partir del patrón aguti (bandeado) determinado por el chaleco.

El chaleco parece constituir una característica muy importante para el grupo, dentro de los Pilosa (osos hormigueros y perezosos) existe una tendencia a presentar manchas oscuras en el dorso de forma bien marcada y constante en las especies. Los índices de consistencia y retención presentados por los caracteres asociados al chaleco son los más altos en toda la matriz, lo que permite decir que representan las verdaderas homologías de los terminales. Además, si la presencia del chaleco fuera una característica sólo de origen eco-geográfico, no era de esperarse que animales como éstos, -con áreas de distribución muy distintas desde México hasta el sur de América del Sur - presentasen de manera tan constante y similar esta mancha. Sería muy interesante la realización de estudios más profundos sobre los patrones de coloración en los mamíferos, con el objetivo de ayudar a reconocer el significado filogenético de tales caracteres.



## RECONOCIMIENTOS

De una manera muy especial agradezco al M. en C. Jorge E. Llorente Bousquets por su dirección durante la realización de esta tesis.

A los integrantes del comité tutorial: M. en C. Livia León Paniagua por el apoyo que me ha brindado en mi formación académica y personal; M. en C. David Nahum Espinosa Organista y Dr. José Ramírez Pulido por sus valiosas contribuciones.

También agradezco de forma especial al M. en C. Alejandro Espinosa por tomar la diapositivas de los ejemplares depositados en el AMNH.

A los miembros del jurado: Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dr. Manuel A. Balcázar Lara y Dr. Joaquin Arroyo Cabrales por sus importantes sugerencias.

Al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, especialmente a su coordinador M. en C. Armando Luis Martínez y a la M. en C. Livia León Paniagua por brindar el espacio y material técnico necesarios para el trabajo de gabinete.

Agradezco al Programa de Intercambio Cultural y Educativo de la Secretaría de Relaciones Exteriores de México (DIAB) por la beca que permitió mi estancia en México y la posterior realización de ésta.

Al proyecto de DGAPA IN 207995 (Áreas de Endemismo del Trópico de México), cuyos responsable y corresponsable son respectivamente M. en C. Jorge E. Llorente Bousquets y M. en C. David Nahum Espinosa Organista.

Al Dr. Manuel A. Balcázar Lara y M. en C. David Nahum Espinosa Organista por enseñarme a manejar los paquetes de computo utilizados en la metodología.

Al Biól. Ubaldo Guzmán por la ayuda en la elaboración de figuras.

Agradezco a la M. en C. Maria Nazaré Stevaux, por la ayuda en la elaboración del anteproyecto.

Al Dr. Fernando Cervantes curador de la colección de mamíferos del IBUNAM.

A Adolfo Navarro por la bibliografía sugerida.

Al personal del laboratorio de Mastozoología de la UAM-I.

Al Dr. Mario de Vivo y Dr. Dalton S. Amorim por la obtención de parte de la literatura.

A mis compañeros del Museo por la amistad que me ofrecieron, durante esos dos años de convivencia.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, J. A. 1904. The *Tamandua* anteaters. Bulletin American Museum of Natural History. 20:385-398.
- Allen, J. A. 1916. New South American Mammals. Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. 35:83-87.
- Amorim, D. S. 1994. Elementos Básicos de Sistemática Filogenética. Sociedade Brasileira de Entomologia. São Paulo. pp.1-314.
- Azara, F. de. 1801. Essais sur l'histoire naturelle des quadrupèdes de la Province du Paraguay. Charles Pougens. Paris.
- Buffon, G. 1852. Los Tres Reinos de la Naturaleza- Museo Pitoresco de Historia Natural. Tomo II. Imprenta de Gaspar y Roig (eds.). Madrid. España.
- Carroll R. L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman and Company. New York.
- Cope, E.D. 1889. On the mammalian obtained by naturalist exploring expedition to southern Brazil. American Naturalist. 23:128-150.
- Cuvier, G. 1798. Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Bandoin, Paris.
- Cuvier, F. 1829. Mammalogie, list of genera. In Dictionnaire des Science Naturelles. Vol. 59. LeNormant, Paris.
- Dalquest, W.W. 1953. Mammals of the Mexican State of San Luis Potosí. Lousiana State University Press.
- Dalwitz, M. J. 1980. Delta System. CSIRO Division of Entomology, G.P.O. Box 1700, Canberra. A.C.T. 2601. Australia.
- Davis, W. B. 1955. A New four-toed anteaters from Mexico. Journal of Mammalogy. 36:557-559.
- Davis, F. W. , D. M. Stoms, J. E. Estes, J. Scepan and J.M. Scott. 1990. A information systems approach to the preservation of biological diversity. Int. J. Geographical Information Systems, 4(1):55-78.
- Eisenberg, J. F. 1989. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. I. The University of Chicago Press Ltd. London.
- Emmons, L. H. 1990. Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide. The University of Chicago Press Ltd. London and Chicago.
- Engelmann G. F. , 1985. The Phylogeny of the Xenarthra. In the evolution and ecology of armadillos, sloths and vermillinguas. G. G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.
- Espinosa, D. y J. E. Llorente-Bousquets. 1993. Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas. UNAM. Coordinación de Servicios Editoriales- Museo de Zoología, Facultad de Ciencias.

- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. Syst. Zool., 18:374-385.
- 1988. Hennig86. Version 1.5. Program and Documentation. Prt Jefferson Station, New York. [Software].
- 1989. The Retention Index and Homoplasy Excess. Syst. Zool. 38:406-407.
- Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. Scotland, D. J. Siebert, & D. M. Williams. 1992. Cladistics. A practical course in systematics. The Systematics Association. Publication N° 10. Oxford University Press Inc., New York.
- Gaudin, T.J. 1996. Reexamination of the Morphological Evidence for the Cohort Epitheria (Mammalia, Euteria). Journal of Mammalian Evolution. 3(1):31-79.
- Glass B. P., 1985. History of Classification and Nomenclature in Xenarthra (Edentata). In: The evolution and ecology of armadillos, sloths and anteaters. G.G. Montgomery (ed.) Smithsonian Institution.
- Gloger, C. W. L. [1841] 1842. Hand-und Hilfsbuch der Naturgeschichte. Aug. Schulz. Breslau.
- Goldman, E. A. 1920. Mammals of Panama. Smithsonian Miscelaneous Collection, 69:61-64.
- Gouda, E. J. 1994. Ddata. Delta Maintenance System. Ver. 1.0 (c). [Software].
- Gray, J.E. 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribus and families, with a list of the genera. Ann. Philos. New Serie. 10:337-344.
- Hall, E.R. 1981. The mammals of North America I. The Ronald Press Company. New York.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. Urbana.
- Hershkovitz, P. 1968. Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary color. Evolution, 22:556-575.
- 1970. Metachromism like it is. Evolution, 24(3):644-648.
- 1987. A History of the Recent Mammalogy of Neotropical Region from 1492 to 1850. Fildediana:Zoology. New Series 39:11-98.
- Huxley, T.H. 1872. A manual of the Anatomy of Vertebrated Animals. New York. D. Appleton and Co.
- Jenkins, F.A. 1970. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. J. Mammal., 51(2):288-301.
- Jong, W. W., A. Zweers, K.A. Joysey, J.T. Gleaves, & D. Boulter. 1985. Protein sequence analysis applied to xenarthran and pholidote Phylogeny. pp.65-75. In: The evolution and ecology of armadillos, slouths and vermiguas. G.G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.
- Klassen, G. J., R. D. Mooi, & A. Locke. 1991. Consistency Indices and Random Data. Syst. Zool., 40(4):446-457.

- Kluge, A.G. & J.S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool., 18:1-32.
- Krumbiegel, V. I. 1940. Die Säugetier der Sudamerika-Expeditionen Prof. Dr. Kriegs. Zoologischer Anzeiger, 131(8):161-189.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae, etc. 10th. ed. Stockholm, Laurentii Salvii.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue, & D. R. Maddison. 1984. Outgroup Analysis and Parsimony. Syst. Zool., 33(1):83-103.
- Marcgraf, G. de L. 1648. Historiae rerum naturalium Brasiliae. Amstelodami, Lud, Elizevirium, Leiden.
- Matthews, W.D. 1918. A revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part.V.Insectivora, Glires, Edentata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 38:565-657.
- McNab, B. K. 1982. Energetics, body size, and the limits to endothermy. J. Zool., London, 199: 1-29.
- 1983. Physiological convergence amongst ant-eating and termite-eating mammals. J. Zool., London, 203:485-510.
- 1985. Energetics, Population Biology, and Distribution of Xenarthrans, Living and Extinct. In: The evolution and ecology of armadillos sloths and vermilinguas. G.G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.
- Mayr, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. NY McGraw-Hill.
- Meacham, C.A. 1984. The Role of Hypothesized Direction of Characters in the Estimation of Evolutionary History. Taxon, 33(1):26-32.
- Mentzel, C. 1644. Theatrum Rerum Naturalium Brasiliae. Ducht-Brasil. Icones Animalium. Tomo II. Editora Index. São Paulo.
- Montgomery G. G. 1979. El grupo alimenticio (Feedingguild) del osos hormigueros. Convivencia y especialización de las presas de sustento de los osos hormigueros neotropicales (Edentata, Mymercophagidae). Conciencia, 6(1):3-6.
- G.G. 1985a. Impact of Vermilinguas (Cyclopes, Tamandua: Xenarthra = Edentata) on arboreal populations. In: The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. G.G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.
- 1985b. Moviments foraging and food habits of the four extant especies of Neotropical Vermilingua. In: The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. G.G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.
- Moore, R. C. 1945. Introduction to Historical Geology. McGraw-Hill Company INC. New York, Toronto, London.
- Nixon, C. K. 1992. Clados. Version 1.5. Program and Documentation. Trumansburg, New York. [Software].

- Nixon, K. C. and J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. Cladistics, 9:413-426.
- Novacek, M.J. & A.R. Wyss. 1986. Higher-Level relationships of the recent Eutherian order. Morphological Evidence. Cladistics, 2(3):257-287.
- Oviedo, G. F. 1526. Sumario de la Historia Natural de las Indias. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica (1996).
- Palmer, T. S. 1899. Notes on *Tatoua* and other genera of edentates. Proc. Biol. Soc. Wash. 13:71-73.
- Pascual, R. & E. O. Jaureguizar. 1990. Evolving climates and animal faunas in cenozoic South America. Journal of Human Evolution. 19:23-60.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: Sumario de los Principales Hitos. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 2. Mendoza.
- Patterson, B. & R. Pascual. 1972. The Fossil Mammal Fauna of Southern Continents. Allen Keast, Frank C. Erk & Benthey Glass eds. State of New York Press.
- Pittier, H. y H. H. Tate. 1932. Sobre la fauna venezolana. Bol. Soc. Venez. Cien. Nat. 1:249-278.
- Raisz, E. 1985. Cartografía. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- Reader's Digest, 1987. Atlas Universal. Rand McNally & Co.
- Reeve, C. E. R. 1942. A Estatistical Analysis of Taxonomic Differences within the Genus *Tamandua* Gray (Xenarthra). Proc. Zool. Soc. London. 111a:279-302.
- Rodrigues, F.A. 1972. Viagem filosófica pelas capitánias do Grão-Pará, Rio Negro Mato Grosso e Cuiabá. Incografia. Vol.2. Zoologia. Conselho Federal de Cultura, Rio de Janeiro. Editora Monumento S.A., São Paulo. Artes Gráficas Gomes de Souza S.A. Rio de Janeiro.
- Rose, K.D. & R.J. Emry. 1993. Relationships of Xenarthra, Pholidota and fossil "Edentates" The Morphological Evidence. In: Mammal Phylogeny:Placentals. F.S. Szalay, M.J. Novacek & M.C. McKenna (ed.). Springer, Verlag, New York.
- Saussure, H. de 1860. Notes sur quelques mammifères du Mexique. Rev. Mag. Zool., (2)12:3-11.
- Schomburgk, R.H. 1804. A description of British Guiana, Geographical And Statistical. Marshall and Co. London.
- Shaw, C.A. & G. McDonald. 1987. First Record of Giant Anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America. Science, 236:186-188.
- Silveira, E.K.P. 1968. Notas sobre a historia natural do tamanduá-mirim (*Tamandua tetradactyla chiriquensis* J. A. Allen 1904, Myrmecophagidae), com referencias à fauna do Istmo do Panamá. Vellozia, 6:
- Silveira, E.K.P. 1969. Historia natural do tamanduá-bandeira, *Myrmecophaga tridactyla* Linn. 1758, Myrmecophagidae. Vellozia 7:

- Simpson, G. G. 1945. The Principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, 85:1-350.
- Spix, J.B.V. & C. F. V. Martius. 1823-1831. Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestat Maximilian Joseph I, Königs von Baiern, in den Jahren 1817 bis 1820. M. Lindauer, MUnich, vol.1 1823, vol.2 1828, vol.3 1831.
- Stedman, J.G. 1796. Narrative of a Five Years' Expedition Against the Revolted Negroes of Suriname in Guyana on the Wild Coast of South America, from the year 1772 to 1777. J. Johnson and J. Edwards. London.
- Stevens, P.F. 1980. Evolutionary Polarity of Characters States. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11:333-358.
- Stuessy, T. F. and J.V. Crisci. 1984. Problems in the determination of evolutionary directionality of character state change for phylogenetic reconstruction. pp.71-92. In: Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history. T. Duncan and T.F. Stuessy (eds.). Columbia Univ. Press. New York.
- Thomas, O. 1927. The Godman-Thomas expedition to Peru. V. Ann. Mag. Nat. Hist.(9)19:361-375.
- Tschudi, J. J. 1844. Mammalium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraque observata vel collecta sunt in itinere. Archiv für Naturgeschichte, 10(1):244-255.
- True, F.W. 1884. A provisional list of the mammals of North and Central America, and the West India Island. Proc. U.S. Nat. Mus. 7:587-611.
- Wangler, J. 1830. Natürliches System der Amphibien, Mit Vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel. J. G. Cotta Schen, Munich.
- Walker, E. P. 1979. Mammals of the world. John Hopkins Press. Baltimore.
- Watrous, L.E. & Q. D. Wheeler. 1981. The out-group method of character analysis. Syst. Zool., 30(1):1-11.
- Weber, M. 1904. Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. Jena. Gustav Fischer.
- Weber, M. 1928. Die Säugetiere. Gustav Fischer. Jena.
- Wetzel, R. M. 1975. The species of *Tamandua* Gray (Edentata, Myrmecophagidae). Proceedings of Biological Society of Washington, 88(11):95-112
- 1982. Systematics, distribution, Ecology and Conservation of South American edentates. In: M.A. Mares & H.H. Genoways (eds.). Mammals Biology of South America Special Publication Science. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburg. 6:345-375.
- Wetzel, R. M. 1985. The identification and distribution of recent Xenarthra (= Edentata). pp.5-21. In: The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermiliguas. G.G. Montgomery (ed.). Smithsonian Institution.

- Wied-Neuwied, Maximilian A. P., Prinz von. 1820. Ueber ein noch unbeschriebenes Sägethier aus der Familie der Nager. Isis (Oken's), 1:43.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetics Systematics. New York. John Wiley & Sons.
- Wiley, E.O., D. S. Causey, D.R. Brooks, & V.A. Funk. 1991. The Compleat Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. Museum of Natural History. The University of Kansas. Lawrence.
- Windle, B.C.A., & Parsons, F.G. 1899. On the myology of the Edentata. Part.I Muscles of the head, neck, and forelimb. Proc. Zool. Soc. London, 1899:314-339.

APÉNDICE I  
 CLASIFICACIONES PARA XENARTHRA

Linnaeus (1758)

- Orden Bestia (armadillos, puercos y algunos insectívoros)
- Orden Bruta (elefantes, comedores de hormigas, manatíes perezosos y pangolines)

Cuvier (1798)

- Orden Edentata (Perezosos, comedores de hormigas, armadillos, pangolines, y aadvarkes)

Huxley (1872)

- Orden Edentata (perezosos, comedores de hormiga y armadillos)
- Orden Tubulidentata (aardvakes)
- Orden Squamata (pangolines)

Weber (1904)

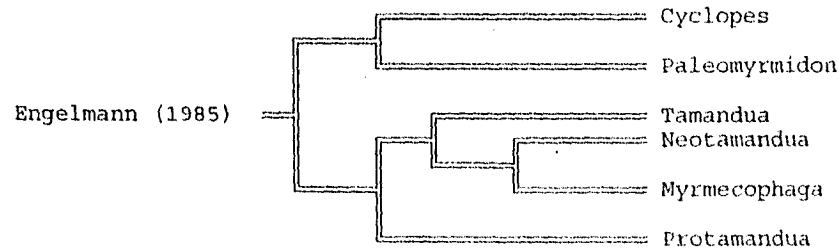
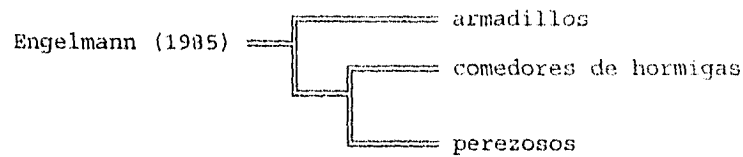
- Orden Edentata (perezosos, comedores de hormigas y armadillos)
- Orden Tubulidentata (aardvakes)
- Orden Pholidota (pangolines)

Matthews (1918)

- Orden Edentata (palaenodontes, armadillos, glyptodontes, perezosos y comedores de hormigas)

Simpson (1945)

- Orden Edentata
  - Suborden
    - Infraorden Cingulata
    - Infraorden Pilosa





APÉNDICE II  
DIAGNÓSTICO DEL ORDEN

AUTAPOMORFÍAS DEL ORDEN XENARTRHA

Xenartría (Engelmann, 1985).  
 Costillas expandidas (Jenkins, 1970).  
 Articulación entre el isquio y la columna vertebral (Glass, 1985).  
 Temperatura corporal baja en relación con los demás mamíferos placentarios (MacNab, 1982).  
 Habilidad para ponerse de pie apoyado en las patas traseras y la cola (Carroll, 1988).  
 Localización de los testículos dentro de la cavidad pélvica (Weber, 1928 en Engelmann, 1985).  
 Presencia de una cabeza del *flexor crucis lateralis* en el fémur (Windle & Parson, 1899 en Engelmann, 1985).  
 Pérdida del parietal (Rose y Emry, 1993).  
 Pérdida del *pars tuberalis* de la hipófisis (Engelmann, 1985).  
 Premaxila reducida y arco zigomático incompleto (Engelmann, 1985).  
 Diverticulum alantoide pequeño, rudimentario (Novacek and Wyss, 1986).  
 Fenestra escapular inmediatamente abajo del proceso coracoide en la escápula (Engelmann, 1985).  
 Desplazamiento de los riñones para el interior de la cavidad pélvica (Engelmann, 1985).  
 Región sacra con número mayor de vértebras y más fuertemente osificada (Rose and Emry, 1993).  
 Secuencia diferente de las proteínas oculares del alfa-cristalino A (Jong *et al.*, 1985).  
 Falta de la arteria estapedial en los adultos (Gaudin *et al.*, 1996).

AUTAPOMORFÍAS DE LA FAMILIA MYRMECOPHAGIDAE (Engelmann, 1985).

Ausencia completa de dientes.  
 Costillas expandidas.  
 Bula auditiva osificada.

DIAGNÓSTICO DEL Género *Myrmecophaga*.

Cuerpo marrón de aproximadamente 35 kg, con rayas negras bordeadas por rayas blancas desde el cuello hasta la mitad de la espalda (Eisenberg, 1989).  
 Patas delanteras extremadamente fuertes con el tercer dígito prominente (Hall, 1981).  
 Muñecas claras con rayas oscuras antes de las manos que son curvadas hacia adentro (Eisenberg, 1989).  
 Cola ancha, larga y peluda con la cual se cubre al dormir (Hall, 1981).  
 Desdentado, boca tubular con lengua larga y retráctil (Walker, 1979).  
 Glándulas salivales grandes con mucho moco (Eisenberg, 1989).  
 190 días de gestación, cuidado con la cría que carga por un año en la espalda (Silveira, 1969).  
 Tasa metabólica baja, supuestamente correlacionada con el hábito alimentario de hormigas y termitas (McNab, 1982; 1983, 1985).  
 Audición y visión reducidas (Wetzel, 1982).  
 Hábitos solitarios, no emiten sonidos (Wetzel, 1982).

DIAGNÓSTICO DEL Género *Tamandua*

Pelos poco densos con color variable de los que presentan chaleco, intermedios y completamente sin chaleco (Wetzel, 1975).  
Cola prénsil, auxiliar para trepar en los árboles por alimento y abrigo (Dalquest, 1953)  
Dieta compuesta tanto de termitas como hormigas u otros artrópodos atrapados en sus nidos sin destruirlos (Montgomery, 1979).  
Dificultad en mantener la temperatura corporal (McNab, 1983).  
Preferencialmente diurnos (Montgomery, 1985b).  
Tasa de crecimiento, natalidad y período de gestación controlados por el bajo metabolismo (Silveira, 1969 y McNab, 1985).  
Poca visión y audición (Wetzel, 1982).  
Jóvenes más claros que los adultos (Wetzel, 1975).  
130-150 días de gestación (Silveira, 1968).

DIAGNÓSTICO DEL Género *Cyclopes*

Todo el cuerpo recubierto de pelaje denso dorado (Eisenberg, 1989).  
Pelos dorsales plateados (Krumbiegel, 1940).  
Estrictamente arborícola (Montgomery, 1979).  
Preferencia por hormigas Montgomery, 1985a).  
Pequeña masa corporal (Hall, 1981).  
Bajo metabolismo (McNab, 1985).  
Reproducción poco conocida con los dos parentales responsables por el cuidado con las crías (Wetzel, 1982).  
Más sensible a sonidos que los demás mirmecófagos (Wetzel, 1982).  
Actividad nocturna (Montgomery, 1979).

## APÉNDICE III

## EJEMPLARES REVISADOS

\**Tamandua mexicana* CONN 16875, Panamá.

*Tamandua mexicana mexicana*. Oaxaca, Rancho Aguascalientes, 9Km W Salinas Cruz. Fernando Cervantes. 5-Febrero-1981. IB-UNAM 17474.

*Tamandua mexicana mexicana*. Oaxaca, Rancho Aguascalientes. 9Km W Salinas Cruz. Fernando Cervantes. 28-Enero-1981. IB-UNAM 17471.

*Tamandua mexicana mexicana*. Yucatán, Cercanía de Motul. 30-Junio-1988. Bernardo Billa. IB-UNAM 4198.

*Tamandua mexicana mexicana*. Quintana Roo, 12 KM N Cancún. W.L. Forment. 29-Agosto-1977.

*Tamandua mexicana mexicana*. Chiapas, El Espinal, Ocozocoautla. M. Álvarez del Toro. 15-Agosto-1953. ♀. IB-UNAM 3568.

*Tamandua mexicana mexicana*. Oaxaca, Laguna Guellaguchí, 15 Km W Salinas Cruz. Fernando Cervantes. 17-October-1980. IB-UNAM 17470.

*Tamandua mexicana mexicana*. Oaxaca. Puerto Eligio Km 62 Tuxtepec-Oaxaca, Municipio Valle Nacional 750m. Jesús Martínez. 02-Septiembre-1990. ♂. 1012-580-95-55.5500g. IB-UNAM 29977.

*Tamandua mexicana mexicana*. Tabasco, 10Km W Lázaro Cardenas. W.L. Forment. 02-NOVIEMBRE-1976. IB-UNAM 16522.

*Tamandua mexicana mexicana*. Tabasco. ♀ IB-UNAM 27174.

*Tamandua mexicana mexicana*. Chiapas, Jiquilipas. Bernardo Villa. 15-Agosto-1973. IB-UNAM 7043.

*Tamandua mexicana mexicana*. Oaxaca, 2 Km W Salinas de Marqués, Salina Cruz. Fernando Cervantes. 22-NOVIEMBRE-1990. IB-UNAM 17472.

*Tamandua mexicana mexicana*. México, 20 mi. NE de la Ventosa Oaxaca. M.D. Tuttle. 15-julio-1962. ♀. 1122-570-95-38. AMNH 190192.

*Tamandua mexicana mexicana*. México, 20 mi. NE de la Ventosa Oaxaca. M.D. Tuttle. 11-julio-1962. ♀. 1130-574-96-37. AMNH 190190.

*Tamandua mexicana mexicana*. México, Oaxaca río Sarabia 18 mi. N Matías Romero. W. J. Schaldash. Enero-1961. AMNH 186408.

*Tamandua mexicana mexicana*. México, Oaxaca Tapanepec. J. Darmall. 27-enero-1956. ♀. 965-560-90-50. AMNH 172179.

*Tamandua mexicana mexicana*. México, Oaxaca Tapanepec. J. Darmall. 29-enero-1956. ♂. 1100-570-100-45. AMNH 172178.

\**Tamandua tetradactyla chiriquensis*. 18883, ♀, Boqueron, Chiriquí, Panamá. 16-octubre-1901. J.H. Batty.

*Tamandua mexicana chiriquensis*. Panamá, Chepigana. W. B. Richardson 5-diciembre-1914. ♂. AMNH 37630.

*Tamandua mexicana chiriquensis*. Panamá, Isla San José, Pearl Islands. R. C. Murphy. 11-noviembre-1945. ♂. AMNH 144474.

*Tamandua mexicana chiriquensis*. Nicaragua, Muy Muy. 28-julio-1908. ♀. AMNH 28945.

*Tamandua mexicana chiriquensis*. Nicaragua, Ocotal. W.B. Richardson 7-Mayo-1908. ♂. AMNH 28479.

*Tamandua mexicana chiriquensis*. Panamá, Rancho Maxim. H.E. Anthony. 12-Febrero-1914. ♀. 1085-565-95. AMNH 36704.

\**Tamandua tetradactyla instabilis*. 23420. ♀. Bonda. 7-abril-1899. Herbert H. Smith.

*Tamandua mexicana instabilis*. Colombia, Magdalena, Bonda. H.H. Smith. 27-Junio-1901. ♀. 1085-565-95. AMNH 23428.

*Tamandua mexicana instabilis*. Colombia, Magdalena, Bonda. H.H. Smith. 10-Junio-1899. ♀. AMNH 23427.

*Tamandua mexicana instabilis*. Colombia, Magdalena, Bonda. H.H. Smith. 12-Abril-1901. AMNH 23432.

*Tamandua mexicana instabilis*. Colombia, Paine. Niceforo Maria. Julio-1925. AMNH 71362.

*Tamandua mexicana instabilis*. Colombia, Magdalena, Bonda. H.H. Smith. 14-Mayo- 1899. ♀. AMNH 23423.

\**Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). 369. ♀. Chapada, Mato Grosso, Brasil. Julio 1885; Herbert H. Smith.

*Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). Brasil, Rio Tocantins. A.M.Olalla. 12-Noviembre-1931. ♀. 990-445-101. AMNH 96283.

*Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). Brasil, Rio Tocantins. A.M.Olalla. 10-Noviembre-1931. ♂. 1130-541-108. AMNH 96278.

*Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). Brasil, Rio Tocantins. A.M.Olalla. 9-Noviembre-1931. ♂. 935-435-98. AMNH 96276.

*Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). Brasil, Rio Tocantins. A.M.Olalla. 8-Noviembre-1931. ♀. 1120-549. AMNH 96273.

*Tamandua tetradactyla chapadensis* (=straminea). Brasil, Rio Tocantins. A.M.Olalla. 11-Noviembre-1931. ♀. 1125-459-88. AMNH 96282.

*Tamandua tetradactyla longicaudata*. Brasil, Rio Amazonas, Faro. A.M.Olalla. 2-Febrero-1931. ♀. 1085-540-105. AMNH 94214.

*Tamandua tetradactyla longicaudata*. Brasil, Rio Amazonas, Villa B. Imperatriz. A. M. Olalla. 16-Agosto-1930. ♀. AMNH 93057.

*Tamandua tetradactyla longicaudata*. Brasil, Mt. Roraima. Tate y Carter. 14-Diciembre-1927. ♀. 895-428-88. AMNH 75550.

*Tamandua tetradactyla longicaudata*. Brasil, Rio Amazonas, Faro, R. Jamunda Maracana. A. M. Olalla. 4-Febrero-1931. ♂. 1050-542-100. AMNH 94216.

*Tamandua tetradactyla longicaudata*. Brasil, Rio Amazonas, Villa B. Imperatriz. A. M. Olalla. 16-Agosto-1930. ♀. 820-430-80. AMNH 93058.

\**Tamandua tetradactyla tenuirostris* (=hesperia). 17272, hembra, Pasa Nueva, Veracruz, México. 11-abril-1901. A. E. Colburn.

*Tamandua mexicana tenuirostris* (=hesperia). México, Veracruz, Pasa Nueva. A. E. Colburn. 16-Marzo-1901. ♀. AMNH 17269.

*Tamandua mexicana tenuirostris*. México, Veracruz, Pasa Nueva. A. E. Colburn. 10-Marzo-1901. ♀. AMNH 17270.

*Tamandua mexicana tenuirostris*. México, Veracruz, Pasa Nueva. A. E. Colburn. 10-Abril-1901. ♀. AMNH 17273.

*Tamandua mexicana tenuirostris*. Nicaragua, Matagalpa. W. B. Richardson. 30-Septiembre-1911. ♂. AMNH 33192.

*Tamandua mexicana tenuirostris*. México, Veracruz, Pasa Nueva. A. E. Colburn. 2-Abril-1901. ♀. AMNH 17271.

*Tamandua mexicana punensis*. Ecuador, San Ramón. G. H.H. Tate. 24-Diciembre-1923. ♀. 1175-585-110. AMNH 67082.

*Tamandua mexicana punensis*. Ecuador, San Ramón. G. H.H. Tate. 24-Diciembre-1923. ♂. 1130-535-103. AMNH 67083.

*Tamandua mexicana punensis*. Ecuador, Guayaquil. W. B. Richardson. 26-Marzo-1923. 1070-540-90. AMNH 36453.

*Tamandua tetradactyla tetradactyla*. British Guiana, Kartabo. Wm. Beebe. 1924. AMNH 142988.

*Tamandua tetradactyla tetradactyla*. British Guiana, Kartabo. Wm. Beebe. 31-Marzo-1924. AMNH 142987.

*Tamandua tetradactyla tetradactyla*. British Guiana, Kartabo. Wm. Beebe. 2-Septiembre-1920. AMNH 42862.

*Tamandua tetradactyla tetradactyla*. British Guiana, Kartabo. Wm. Beebe. 1-Julio-1920. ♀. AMNH 42865.

*Tamandua tetradactyla tetradactyla*. British Guiana, Kartabo. Wm. Beebe. 4-Agosto-1920. ♀. AMNH 42864.

\**Tamandua tetradactyla*. CONN 16831, Km 285, Trans-Chaco autopista, Paraguay.

\**Tamandua tetradactyla Kriegi*. Krunbiengel. 1940:171 ZSM 1931\_284, Paraguay, Estancia Zanja Moroti

\**Tamandua tetradactyla quichua* Thomas, 1927:371; Reeve 1942:300; Cabrera 1958:205. BMNH 27.1.1.156, Perú, San Martín, Yacac Yacu.

\**Tamandua tetradactyla kriegi*. Paraguay, Zanja Moroti. Kriegi ♂ 9-Noviembre-1921.284.

\**Myrmecophaga tridactyla*. ♀ 214.; ♂ 172; ♀ 139, ? 1470.

*Cyclopes didactylus mexicanus*. Tabasco, Lázaro Cárdenas. R. Medellín. 14-Mayo-1974. ♀ (bebé) 206.0-181.0-34.0. IB-UNAM 15582.

*Cyclopes didactylus mexicanus*. Tabasco, Lázaro Cárdenas. W.López Forment. 14-Mayo-1974. ♀ (lact.) 423-235-38.7. IB-UNAM 14576.

*Cyclopes didactylus mexicanus*. Pichucalco, Chiapas. M.Alvarez del Toro. Diciembre-1949. ♀. 7689.

*Cyclopes didactylus mexicanus*. Tabasco, Cercanía de Teapa. Bernado Villa R. 5-Marzo-1973. ♀ (2 felos). 431.0-239.0-31.4. IB-UNAM 13503.

\*dato de origen bibliográfico.

APÉNDICE IV  
LISTA DE CARACTERES

- #0(1). Dibujo dorsal <en el tronco>/  
0. presente/  
1. ausente/
- #1(2). Forma <de la mancha>/  
0. mancha en los hombros/  
1. chaleco/
- #2(3). Conspicuidad <chaleco>/  
0. poco marcada/  
1. bien marcada/
- #3(4). Final <chaleco>/  
0. en forma de V/  
1. redondeado/
- #4(5). Extensión <chaleco>/  
0. cintura pélvica/  
1. base de la cola/
- #5(6). Manga <Evidencia de la manga del chaleco>/  
0. evidente/  
1. poco evidente/
- #6(7). Raya dorsal oscura/  
0. ausente/  
1. presente/
- #7(8). Raya blanca <en la parte inferior de la mancha oscura>/  
0. presente/  
1. ausente/
- #8(9). Línea clara <dividiendo el chaleco>/  
0. ausente/  
1. presente/
- #9(10). <Evidencia de la línea clara>/  
0. casi nula <estrecha y sinuosa>/  
1. somera <muy delgada>/  
2. evidente <ancha y larga>/
- #10(11). Línea clara <hasta donde se extiende>/  
0. región lumbar/  
1. cintura pélvica/

- #11(12). Vientre <color>/  
0. totalmente negro/  
1. parcialmente negro/  
2. claro/
- #12(13). Máscara <en el hocico y alrededor de los ojos>/  
0. ausente/  
1. presente/
- #13(14) Cola <en relación largo total>/  
0. muy larga/  
1. larga/  
2. mediana/  
3. corta/  
4. muy corta/
- #14(15). Con la base <color del pelaje en la base de la cola>/  
0. oscura/  
1. clara/
- #15(16). Con pelos <circunda o es solo dorsal>/  
0. circundando/  
1. región dorsal/
- #16(17). Cobertura de pelos <en la cola>/  
0. total/  
1. mitad/  
2. primer tercio/
- #17(18). Pelos negros en las piernas/  
0. ausente/  
1. presente/
- #18(19). Color pelo sin el chaleco/  
0. café/  
1. gris/  
2. negro/  
3. dorado/  
4. ocre/
- #19(20). Pelos negros en los brazos/  
0. ausente/  
1. presente/
- #20(21). Pelos grises en los hombros/  
0. presente/  
1. ausente/
- #21(22). Cigomático <anchura>/  
0. ancho/  
1. estrecho/



#22(23). <Número de forámenes interorbitales>/

- 0. 4 forámenes interorbitales/
- 1. 3 forámenes interorbitales/

#23(24). Caja craneana <forma>/

- 0. plana/
- 1. convexa/

#24(25). Garganta <color>/

- 0. oscura/
- 1. clara/

#25(26). Rostro <largo relación ancho>/

- 0. corto/
- 1. largo/
- 2. muy largo/

#26(27). <Dedos en las manos número>/

- 0. 3 dedos en las manos/
- 1. 2 dedos en las manos/
- 2. 4 dedos en las manos/

APÉNDICE V  
CLAVE TAXONÓMICA

Género *Tamandua*  
\*\*\*\*\*

KEY version 2.08 MSDOS

Nº de caracteres: 27 (27 incluidos, 6 en clave).

Taxones: 10 (10 en clave).

Caracteres de confiabilidad: 1,3 2,2 3-6,3

- 1(0).Color pelaje sin dibujo negro  
café ..... 2  
    Color pelaje sin dibujo negro  
griz ..... *Tamandua m. punensis*  
    Color pelaje sin dibujo negro  
negro ..... *Tamandua t. quichua*  
    Color pelaje sin dibujo negro  
dorado ..... *Tamandua t. straminea*  
    Color pelaje sin dibujo negro  
ocre ..... 3
- 2(1).Largo línea dorsal  
región lumbar ..... *Tamandua t. tetradactyla*  
    Largo línea dorsal  
cintura pélvica ..... *Tamandua t. longicaudata*
- 3(1).Base de la cola  
oscura ..... 4  
    Base de la cola  
clara ..... 5
- 4(3). Se presenta la línea clara  
somera ..... *Tamandua m. chiriquensis*  
    Se presenta la línea clara  
evidente ..... *Tamandua t. Kriegi*
- 5(3). Pelos negros en las piernas  
ausente ..... 6  
    Pelos negros en las piernas  
presente ..... *Tamandua t. instabilis*
- 6(5). Garganta  
oscura ..... *Tamandua m. hesperia*  
    Garganta  
clara ..... *Tamandua m. mexicana*

APÉNDICE VI  
DESCRIPCIONES

*Tamandua m. mexicana*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V, extensión cintura pélvica, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente, raya blanca ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA muy larga, Con la base clara, con pelos región dorsal, cobertura de pelos mitad.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS ausente.

COLOR PELO SIN CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS NEGROS EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO estrecho.

4 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA plana.

GARGANTA clara.

4 dedos en las manos.

*Tamandua m. chiriquensis*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V, extensión cintura pélvica, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente, raya blanca ausente.

LÍNEA CLARA presente, somera, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA muy larga, Con la base oscura, con pelos circundando, cobertura de pelos primer tercio.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN CHALECO dorado.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS presente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO estrecho.

4 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA plana.

GARGANTA clara.

ROSTRO muy largo.

4 dedos en las manos

*Tamandua l. instabilis*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V, extensión cintura pélvica, manga evidente.

RAYA DORSAL oscura ausente, raya blanca ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA corta, con la base clara, con pelos circundando, cobertura de pelos primer tercio.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO estrecho.

4 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA plana.

GARGANTA clara.

ROSTRO largo.

4 dedos en las manos.

*Tamandua t. straminea*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V. extensión base de la cola, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente, raya blanca ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA ausente.

COLA mediana, con la base oscura, con pelos región dorsal, cobertura de pelos mitad.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO ancho.

3 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA convexa.

GARGANTA clara.

ROSTRO corto.

4 dedos en las manos.

*Tamandua t. longicaudata*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad poco marcada, final redondeado.  
extensión cintura pélvica, manga poco evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente.

RAYA BLANCA ausente.

LÍNEA CLARA presente, casi nula, cintura pélvica.

VIENTRE parcialmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA larga, con la base clara, con pelos región dorsal, cobertura de pelos mitad.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente

COLOR PELO SIN EL CHALECO café.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS presente.

CIGOMÁTICO ancho.

3 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA convexa.

GARGANTA oscura.

4 dedos en las manos.

*Tamandua m. hesperia*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V.  
extensión cintura pélvica, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente.

RAYA BLANCA ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA muy larga, con la base clara, con pelos región dorsal, cobertura de pelos mitad.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS ausente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO estrecho.

4 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA plana.

GARGANTA oscura.

ROSTRO largo.

4 dedos en las manos.



*Tamandua m. punensis*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V, extensión cintura pélvica, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente.

RAYA BLANCA ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA larga, con la base oscura, con pelos región dorsal, cobertura de pelos primer tercio.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS ausente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente

CIGOMÁTICO estrecho.

4 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA plana.

GARGANTA clara.

4 dedos en las manos.

*Tamandua t. tetradactyla*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad poco marcada, final redondeado, extensión cintura pélvica, manga poco evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente.

RAYA BLANCA ausente.

LÍNEA CLARA presente, casi nula, cintura pélvica.

VIENTRE parcialmente negro.

MÁSCARA ausente.

COLA corta, con la base clara, con pelos circundando, cobertura de pelos primer tercio.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO café.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS presente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente.

CIGOMÁTICO ancho.

3 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA convexa.

GARGANTA oscura.

4 dedos en las manos.

*Tamandua t. quichua*

DIBUJO DORSAL ausente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente

RAYA CLARA ausente.

LÍNEA CLARA ausente.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA ausente.

COLA con la base oscura.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO negro.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS presente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente

CIGOMÁTICO ancho.

3 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA convexa.

GARGANTA oscura.

*Tamandua t. kriegi*

DIBUJO DORSAL presente, forma chaleco, conspicuidad bien marcada, final en forma de V. extensión base de la cola, manga evidente.

RAYA DORSAL OSCURA ausente.

RAYA BLANCA ausente.

LÍNEA CLARA presente, evidente, region lumbar.

VIENTRE totalmente negro.

MÁSCARA presente.

COLA mediana, con la base oscura, con pelos circundando, cobertura de pelos primer tercio.

PELOS NEGROS EN LAS PIERNAS presente.

COLOR PELO SIN EL CHALECO ocre.

PELOS NEGROS EN LOS BRAZOS presente.

PELOS GRISES EN LOS HOMBROS ausente

CIGOMÁTICO ancho.

3 forámenes interorbitales.

CAJA CRANEANA convexa.

GARGANTA clara.

ROSTRO largo.

4 dedos en las manos.