



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Estado taxonómico del conejo andino *Sylvilagus
andinus* (Thomas, 1897) en el Perú**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Bióloga con mención en
Zoología

AUTOR

Silvia Ruby DIAZ PEÑA

ASESOR

Dr. Victor PACHECO TORRES

Lima, Perú

2022



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Diaz, S. (2022). *Estado taxonómico del conejo andino Sylvilagus andinus (Thomas, 1897) en el Perú*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Silvia Ruby Diaz Peña
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	70445358
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0002-9344-4991
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Víctor Raúl Pacheco Torres
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	06651155
URL de ORCID	0000-0002-1005-135X
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	César Augusto Aguilar Puntriano
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	06667817
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	Oscar Diego Evangelista Vargas
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	46626302
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Edith Arias Arone
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	40947585
Datos de investigación	

Línea de investigación	A.1.1.2. Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas terrestres
Grupo de investigación	Diversidad de mamíferos y sus parásitos y su implicancia en enfermedades zoonóticas emergentes – DIMAPA
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Proyectos de Investigación para Grupos de Investigación. B21100031-PCONFIGI. Perú. Asociación de Mastozoólogos del Perú. Beca de Investigación Víctor Pacheco. VP002-2020.
Ubicación geográfica de la investigación	Edificio: Departamento de Mastozoología, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Jesús María Calle: Av. Arenales 1256 Latitud: -12.077364 Longitud: -77.036762
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2020 - 2022
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, Ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11 Biología (teórica, matemática, térmica, criobiología, ritmo biológico), Biología evolutiva https://purl.org/perepo/ocde/ford#1.06.15 Otros temas de biología https://purl.org/perepo/ocde/ford#1.06.16



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)**

Siendo las 11:06 horas del 23 de noviembre de 2022, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del Jurado formado por los profesores que suscriben, se inició la sesión para optar al **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** de **SILVIA RUBY DIAZ PEÑA**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° UNMSM-20220066096, la titulando expuso su tesis: **ESTADO TAXONÓMICO DEL CONEJO ANDINO *Sylvilagus andinus* (THOMAS, 1897) EN EL PERÚ**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota **20**, calificativo: **Aprobado con máximos honores**.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** a **SILVIA RUBY DIAZ PEÑA** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 12:50 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 23 de noviembre de 2022.

Dr. CESAR AGUILAR PUNTRIANO
(PRESIDENTE)

Dr. VICTOR PACHECO TORRES
(ASESOR)

Mg. OSCAR EVANGELISTA VARGAS
(MIEMBRO)

Mg. EDITH ARIAS ARONE
(MIEMBRO)



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

INFORME DE EVALUACION DE ORIGINALIDAD

ESCUELA PROFESIONAL : CIENCIAS BIOLÓGICAS

DIRECTOR DE LA ESCUELA PROFESIONAL : DR. PABLO SERGIO RAMÍREZ ROCA

OPERADOR DEL PROGRAMA INFORMATICO DE SIMILITUDES: Feedback Studio

DOCUMENTO EVALUADO* : **Estado taxonómico del conejo andino *Sylvilagus andinus* (Thomas, 1897) en el Perú**

AUTOR DEL DOCUMENTO** : DIAZ PEÑA SILVIA RUBY

FECHA DE RECEPCIÓN DEL DOCUMENTO : 20/octubre/2022

FECHA DE APLICACIÓN DEL SISTEMA INFORMATICO : 20/octubre/2022

SOFTWARE UTILIZADO :
TURNITIN (X)
ITHENTICATE ()
OTRO

CONFIGURACION DEL PROGRAMA DE SIMILITUDES

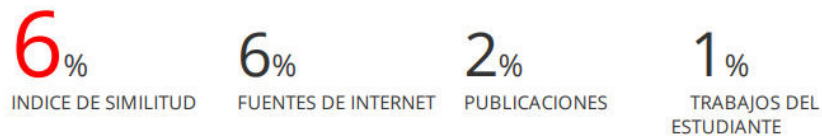
Excluye textos entrecomillados (X)
Excluye bibliografía (X)
Excluye cadenas menores a 40 palabras (X)
Otro criterio () (especificar)

PORCENTAJE DE SIMILITUDES *** : SEIS (06%)

FUENTES ORIGINALES DE LAS SIMILITUDES ENCONTRADAS **** :

Estado taxonómico del conejo andino *Sylvilagus andinus*
(Thomas, 1897) en el Perú

INFORME DE ORIGINALIDAD



FUENTES PRIMARIAS

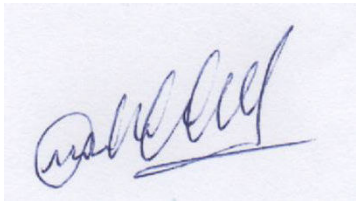
1	www.researchgate.net Fuente de Internet	1%
2	hdl.handle.net Fuente de Internet	1%
3	public.pensoft.net Fuente de Internet	1%

OBSERVACIONES: Ninguna

CALIFICACION DE ORIGINALIDAD:

- Documento cumple criterios de originalidad sin observaciones (x)
- Documento cumple criterios de originalidad con observaciones ()
- Documento no cumple criterios de originalidad ()

FECHA DEL INFORME 20/octubre/2022



FIRMA DEL EVALUADOR



Firmado digitalmente por RAMIREZ
ROCA Pablo Sergio FAU
20148092282 soft
Motivo: Soy el autor del documento
Fecha: 21.10.2022 14:40:05 -05:00

FIRMA DEL DIRECTOR EP

- * Tesis para grado o título de pregrado
- ** Apellidos y nombres completos
- *** En letras y números
- **** Indicarlas en orden decreciente y su respectivo porcentaje



*Con todo mi amor para
mi madre Silvia Peña y
mi abuelo Francisco Peña†*

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, Dr. Víctor Pacheco, por introducirme al maravilloso mundo de la mastozoología peruana, permitirme hacer uso de las muestras de la colección, por sus enseñanzas, revisiones y persistente motivación en las actividades científicas. Asimismo, a los miembros del jurado evaluador, Dr. César Aguilar, M.Sc. Diego Evangelista y Mg. Edith Arias, por sus revisiones y sugerencias.

Al Dr. José Serrano-Villavicencio de la Universidade de São Paulo, por su apoyo en el análisis estadístico y sugerencias. Al Dr. Luis A. Ruedas de Portland State University, por cederme amablemente las fotografías de los materiales tipos. A Idea Wild non-profit organization, por la donación de equipos para la realización del presente trabajo.

A mis amigos Elizabeth Escobar, Laura Graham y Ricardo Ballón, por su motivación, sugerencias y absolución de algunas dudas. De igual manera, a mis compañeros del Departamento de Mastozoología del MHN-UNMSM por haber hecho ameno el ambiente de trabajo y haber compartido conocimientos y experiencias en los viajes de trabajo.

A mi madre, Silvia Peña, por su comprensión, apoyo incondicional y motivación; y a mi difunto abuelo Francisco Peña, quien siempre estuvo orgulloso de que pertenezca a esta casa de estudios y me brindó todo su amor y confianza. Del mismo modo, a mi abuela Ylida Aguayo, a mi tío Jorge Luyo, a mi padre Absalón Díaz y demás familiares por su apoyo constante.

Esta investigación fue financiada por la Universidad Nacional Mayor de San Marcos – RR N° 2021-05753 con código de proyecto B21100031 y la Asociación de Mastozoólogos del Perú – Carta N° 002-AMP-2021 con código de proyecto VP002.

EXENCIÓN DE RESPONSABILIDAD SEGÚN EL ARTÍCULO 8.2 DEL ICZN

Esta investigación, aunque trata temas que pueden afectar la taxonomía de ciertos taxones involucrados, no se publica explícitamente con el propósito de modificar ningún aspecto de la nomenclatura zoológica y no pretende poner a disposición nuevos nombres ni contener ningún otro acto nomenclatural.

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	ii
ÍNDICE GENERAL.....	v
ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. MARCO TEÓRICO.....	3
El Orden Lagomorpha.....	3
La Familia Leporidae.....	4
El género <i>Sylvilagus</i> Gray, 1867.....	4
Historia taxonómica del grupo " <i>andinus</i> ".....	6
III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	10
3.1. Hipótesis.....	10
3.2. Objetivos.....	10
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
4.1. Materiales.....	11
4.2. Métodos.....	11
V. RESULTADOS.....	21
5.1. Análisis cualitativo.....	21
5.2. Análisis cuantitativo.....	29
5.3. Análisis filogenético.....	34
5.4. Estado taxonómico.....	35
VI. DISCUSIÓN.....	42
La evidencia morfológica.....	42
La evidencia morfométrica.....	43
El enfoque biogeográfico.....	44
VII. CONCLUSIONES.....	45
VIII. RECOMENDACIONES.....	46
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46
X. ANEXOS.....	54

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Principales arreglos taxonómicos propuestos del grupo " <i>andinus</i> " en orden cronológico.....	9
Tabla 2. Categorías de las edades relativas.....	11
Tabla 3. Lista de los grupos a priori y los departamentos asociados.....	13
Tabla 4. Abreviatura y significado de las medidas cráneo-dentales utilizados en el análisis cuantitativo.....	14
Tabla 5. Caracteres morfológicos para el Análisis de Parsimonia. P2, segundo premolar superior; P3, tercer premolar superior; p3, tercer premolar inferior. Tomado de Ruedas (1998) y Ruedas et al. (2017).	18
Tabla 6. Diferencias morfológicas el grupo "andinus Perú" los holotipos de <i>S. andinus</i> y <i>S. capsalis</i>	25

ÍNDICE DE FIGURAS

<p>Figura 1. Vista posterior de los cráneos de <i>Sylvilagus floridanus</i>. La flecha muestra los cambios en la sutura exoccipital-supraoccipital en las categorías de edades detalladas en la Tabla 2. Modificado de Hoffmeister y Zimmerman (1967). Escala = 1 cm.....</p>	12
<p>Figura 2. Cráneo de <i>Sylvilagus</i> en vista dorsal, ventral y lateral mostrando medidas usadas en este trabajo.</p>	16
<p>Figura 3. Nomenclatura estándar utilizada para evaluar los caracteres dentales del tercer premolar inferior (arriba) y segundo premolar superior (abajo) utilizados en el Análisis de Parsimonia. Tomado de Ruedas et al. (2019).....</p>	18
<p>Figura 4. Variación geográfica en la coloración del pelaje dorsal de las poblaciones de <i>Sylvilagus</i> en el Perú. La estrella anaranjada representa al holotipo de <i>S. andinus</i> (NHMUK 1897.11.7.54) y la amarilla al holotipo de <i>S. capsalis</i> (NHMUK 1900.3.15.29). Los círculos amarillos respresentan al grupo “andinus Perú” (MUSM no catalogado, 55796, 7507) y los triángulos negros al grupo “brasiliensis Perú” (MUSM 14865, 16811, 2072). Para información de las localidades ver Anexo 1.</p>	22
<p>Figura 5. Principales diferencias morfológicas externas (arriba) y craneales (abajo) entre los grupos a posteriori “andinus Ecuador” (A, D), “andinus Perú” (B, E) y “brasiliensis Perú” (C, F). Las abreviaturas corresponden a: pb, pelaje basal; em, espina masetérica; pp, proceso postorbital; fn, sutura frontonasal.</p>	23
<p>Figura 6. Morfología del paladar de especímenes de <i>Sylvilagus</i> en el Perú. A) Especímen asignado a “andinus Perú” (MUSM 55361) mostrando principales partes bucales: ip, incisivos primarios; is, incisivos secundarios; pi, papilla incisiva; pd, paladar duro; pb, paladar blando; P2-4, premolar superior 2-4; M1-3, molar superior 1-3; rp, rugosidad palatina. B) Especímen asignado a “andinus Perú” (MUSM 46735) y C) a “brasiliensis Perú” (MUSM 35688) mostrando las diferencias entre ambos grupos: sl, surco longitudinal del paladar blando; e, espacio entre las rugosidades palatinas N° 10.....</p>	24
<p>Figura 7. Comparación morfológica externa de especímenes adultos de A) <i>S. andinus</i> (NHMUK 1897.11.7.54, holotipo); B) <i>S. capsalis</i> (NHMUK 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). Escala = 10 cm.....</p>	27
<p>Figura 8. Comparación morfológica craneal de especímenes adultos de A) <i>S. andinus</i> (NHM 1897.11.7.54, holotipo); B) <i>S. capsalis</i> (NHM 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). Primera, segunda y tercera fila representan las vistas dorsal, ventral y lateral, respectivamente; pp, proceso postorbital; fn, sutura frontonasal; pa, proceso antorbital; nf, proceso nasal frontal; ho, hoyuelos; fp, foramen premolar; fo, foramen ovale; fi, foramen incisivo; fb, foramen en el hueso basisfenoideo; ep, espina palatal; dv, desviación ventral del arco zigomático. Escala = 5 cm.</p>	28
<p>Figura 9. Comparación dental de especímenes adultos de A) <i>S. andinus</i> (NHM 1897.11.7.54, holotipo); B) <i>S. capsalis</i> (NHM 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). La primera fila representa el tercer premolar</p>	

inferior y la segunda fila el segundo premolar superior. La abreviaturas corresponden a: pa, parafléxico; pr, protofléxico; an, anterofléxico; hp, hipoflexo; pf, paraflexo..... 29

Figura 10. Boxplots de las 17 medidas craneales seleccionadas de los grupos a priori “andinus Ecuador”, “andinus Perú” y “brasiliensis Perú”. Ver Tabla 4 para la definición de cada una de las variables. 30

Figura 11. Gráfico de dispersión resultante del Análisis de Componentes Principales de las 17 medidas craneales seleccionadas de los grupos a priori andinus “Ecuador”, andinus “Perú” y brasiliensis “Perú”. 31

Figura 12. Boxplot usando los coeficientes de los Componentes Principales por individuo clasificados por grupos a priori. Arriba los valores en el PC1, en el medio los valores del PC2 y abajo los valores del PC3. Las líneas horizontales de los boxplots representan las medianas. 33

Figura 13. Diagrama del único árbol parsimonioso obtenido del análisis de 34 caracteres cráneo-dentales (CI = 0.534, RI = 0.578, 58 pasos). Los números arriba y debajo de las ramas muestran los valores de soporte de bootstrap y jackknife, respectivamente..... 34

Figura 14. Distribución geográfica de *Sylvilagus andinus capsalis* y sus congéneres *S. andinus andinus* y *S. brasiliensis* s.l. Los registros de cada especie están representados por círculos y los holotipos por estrellas..... 41

RESUMEN

Sylvilagus andinus es un conejo silvestre conocido para los páramos de Ecuador, pero recientemente su distribución ha sido extendida al nor-occidente del Perú por la inclusión de *S. capsalis* como sinónimo junior, cuya localidad tipo se encuentra en San Pablo, Cajamarca, en base un modelamiento de nicho ecológico, pero sin revisión de especímenes peruanos. Anterior a esto, se reconocía a *S. brasiliensis* como el único lagomorfo del Perú que habitaba tanto la vertiente occidental como oriental de los Andes. Con la inclusión de *S. capsalis* como sinónimo de *S. andinus*, las poblaciones occidentales del Perú pasaron a nominarse *S. andinus* quedando pendiente una revisión de especímenes que permita diferenciarlas de las orientales. Este estudio evaluó por primera vez características morfológicas, morfométricas y las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *Sylvilagus* de ambos lados de los Andes del Perú en base a caracteres morfológicos. Los principales resultados de este trabajo fueron: 1) existen al menos dos especies diagnosticables de conejos silvestres en el Perú, una en los bosques tropicales del lado oriental de los Andes y la otra en la vertiente occidental y bosques interandinos del norte oriental de los Andes; 2) las poblaciones orientales corresponden a *Sylvilagus brasiliensis* sensu lato aunque aún están pendientes mayores estudios que incluyan una comparación con especímenes provenientes de la localidad tipo; y 3) *S. capsalis* es un taxón válido a nivel subespecífico diferenciable de *S. andinus* que incluye a las poblaciones de la vertiente occidental y bosques interandinos del Perú.

Palabras clave: Andes, morfología, Lagomorpha, vertiente occidental.

ABSTRACT

Sylvilagus andinus is a cottontail rabbit known from the paramos of Ecuador, but its distribution has been recently extended to northwestern Peru by the inclusion of *S. capsalis* as a junior synonym, which type locality is in San Pablo, Cajamarca, based on an ecological niche modeling, but without reviewing Peruvian specimens. Prior to this, *S. brasiliensis* was recognized as the only lagomorph in Peru inhabiting both the western and eastern slopes of the Andes. With the recognition of *S. capsalis* as a synonym of *S. andinus*, the western populations of Peru were renamed as *S. andinus*, pending the review of specimens that allow them to be differentiated from the eastern ones. This study presents for the first time morphological and morphometric characters and a phylogenetic analysis based on morphological characters of specimens from both sides of the Peruvian Andes. The main results of this study were: 1) there are at least two diagnosable species of cottontails in Peru, one in the tropical forests of the eastern side of the Andes and the another in the western slope and inter-Andean forests of the eastern north of the Andes; 2) the eastern populations correspond to *S. brasiliensis* sensu lato pending for further studies that should include a comparison with specimens coming from the type locality; and 3) *S. capsalis* is a valid distinguishable taxon, at subspecific level, from *S. andinus* that includes the populations of the western slope and inter-Andean forests of Peru.

Keywords: Andes, Lagomorpha, morphology, western slope.

I. INTRODUCCIÓN

El Orden Lagomorpha representa el 1.59% de especies dentro de la clase Mammalia que incluye 2 familias, 12 géneros y 103 especies válidas (Chapman & Flux 2008, Ruedas et al. 2019). Dentro de Lagomorpha, el género *Sylvilagus* Gray, 1867, con especies conocidas como conejos cola de algodón (Leporidae: *Sylvilagus*), es el más especioso. Las especies de este género son encontradas desde el sur de Canadá hasta el sur de Sudamérica (Nelson 1909).

Los actuales miembros de *Sylvilagus* fueron inicialmente clasificados en el género *Lepus* Linnaeus, 1758. Posteriormente, Gray (1867) propuso los géneros *Sylvilagus* y *Tapeti* para los conejos cola de algodón; sin embargo, Trouessart (1898) consideró que ambos nombres podrían ser tratados como subgéneros de *Lepus*. Finalmente, Nelson (1909) siguió la propuesta subgenérica de Trouessart (1898) tratando a *Sylvilagus* y *Tapeti* como subgéneros de *Sylvilagus*, manteniéndose así este arreglo taxonómico en años posteriores. Cabe resaltar que la validez de *Tapeti* como subgénero ha sido refutada por evidencia molecular (Silva et al. 2019), dejando a *Sylvilagus* sin subgéneros reconocidos.

La taxonomía de *Sylvilagus* ha sido materia de reciente discusión y según las últimas revisiones del género, actualmente 29 especies serían válidas (Ruedas 2017; Ruedas et al. 2017, 2019; Diersing & Wilson 2017). Ruedas et al. (2017) ejecutaron una revisión del género en Sudamérica la cual tuvo como principales conclusiones: 1) la formal designación de un neotipo para *Sylvilagus brasiliensis* (Linnaeus, 1758) y la subsecuente restricción de su localidad tipo al Municipio de Paudalho (Pernambuco, Brasil); 2) el reconocimiento como especies plenas de *S. tapetillus* Thomas, 1913 y *S. andinus* (Thomas, 1897) y 3) la inclusión de las poblaciones de *Sylvilagus* de la parte nor-occidental del Perú dentro de *S. andinus*.

Adicionalmente, Ruedas et al. (2017) propusieron que *Sylvilagus capsalis* Thomas, 1913, con localidad tipo “San Pablo, Cajamarca, Pacific slope of N. Peru” (= San Pablo, Cajamarca, Vertiente del Pacífico del norte del Perú), represente únicamente un sinónimo de *S. andinus*. Esta propuesta se basó en la elevación y hábitat en donde las poblaciones andinas de *Sylvilagus* se distribuyen; sin embargo, estos autores no realizaron una revisión directa de especímenes del Perú. Por ende, queda aún por probar si *S. capsalis* es realmente un sinónimo de *S. andinus* o un taxón diferente, y según Ruedas et al. (2017) habría al menos dos especies de *Sylvilagus* en el Perú, *S. brasiliensis* sensu lato y *S. andinus*.

Con relación a la historia taxonómica de *Sylvilagus* en Perú, Tschudi (1845), en la primera lista de los mamíferos del Perú, presentó a *Lepus brasiliensis* como la única especie de conejo silvestre presente en nuestro país basándose en observaciones realizadas por E.F. Poeppig en Maynas (Loreto, Perú) y el bajo río Marañón (Serrano-Villavicencio et al. 2020). Más adelante, Hershkovitz (1950), reconoció cuatro subespecies para el Perú: *S. b. defilippi* (Cornalia, 1850), *S. b. capsalis* (Thomas, 1882), *S. b. inca* Thomas, 1913 y *S. b. peruanus* Hershkovitz, 1950, propuesta que fue seguida por diversos autores (e.g. Soukup 1961, Tovar 1971).

En los últimos años, Pacheco et al. (1995, 2009) consideraron al conejo tropical *Sylvilagus brasiliensis* como el único lagormofo presente del Perú habitando tanto la parte occidental como oriental de los Andes. Recientemente, Pacheco et al. (2020, 2021) y Diaz y Pacheco (2022) reconocieron los registros de la parte occidental como *S. andinus* siguiendo la propuesta de Ruedas et al. (2017) resaltando que hasta el momento no se han ejecutado estudios de variabilidad morfológica y/o moleculares en poblaciones peruanas de *Sylvilagus*.

II. MARCO TEÓRICO

El Orden Lagomorpha

Lagomorpha comprende mamíferos herbívoros de pequeño a mediano tamaño, conocidos comúnmente como conejos, liebres (lepóridos) o pikas (ocotónidos) caracterizados por poseer extremidades anteriores digitígradas y posteriores plantígradas, cola pequeña o ausente; rostrum fenestrado, dos pares de incisivos superiores sin esmalte en la cara anterior, el segundo par más pequeño sin bordes cortantes y localizado detrás del primer par, y dientes hipsodontes (Chapman & Flux 2008, Tirira 2007, Lacher et al. 2016).

De todas las especies de mamíferos actualmente conocidos (6495 especies) y en comparación con los especiosos roedores (2552, 39.29%) , este orden es poco diverso con 103 especies (1.59%) distribuidas en las familias Ochotonidae Thomas, 1896 (pikas), monotípico con *Ochotona* Link, 1975 como único género reciente, y Leporidae Fischer, 1867 (conejos y liebres) y sus 11 géneros recientes: *Brachylagus* Miller, 1900; *Bunolagus* Thomas, 1929; *Caprolagus* Blyth, 1845; *Lepus* Linnaeus, 1758; *Nesolagus* Forsyth-Major, 1899; *Oryctolagus* Lilljeborj, 1873; *Pentalagus* Lyon, 1904; *Poelagus* St. Leger, 1929; *Pronolagus* Lyon, 1904; *Romerolagus* Merriam, 1896 y *Sylvilagus* Gray, 1867 (Burgin et al. 2018, Lacher et al. 2016, Ruedas et al. 2019).

A pesar de esta baja diversidad, el éxito evolutivo de los lagomorfos se ve reflejado en su adaptación a numerosas partes del planeta, habiendo colonizado todos los continentes excepto la Antártica e incluso las islas Nueva Zelanda y Australia en donde fueron introducidos ocasionando daños ecosistémicos (Chapman & Flux 2008, Rauco 2021). Los lagomorfos se han adaptado a una gran diversidad de hábitats que incluyen tundra, estepas, pantanos y bosques tropicales, desde el nivel del mar hasta los 5000 m (Lacher et al. 2016). Este Orden es diverso

en otras partes del planeta, mientras que en América está representado solo por sólo tres géneros: *Romerolagus*, *Brachylagus* y *Sylvilagus* (Schai-Braun & Hackländer 2016).

La Familia Leporidae

Los miembros de la familia Leporidae se caracterizan por tener orejas más largas que anchas y extremidades posteriores más largas que las anteriores (Tirira 2007). Esta familia incluye a la liebre europea *Lepus europaeus* Pallas, 1778 y al conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) quienes han sido ampliamente introducidos y domesticados por el hombre; así como a los conejos cola de algodón agrupados en el género *Sylvilagus*.

El género *Sylvilagus* Gray, 1867

El género de los conejos cola de algodón, *Sylvilagus*, es endémico de América con una distribución que va desde el sur de Canadá hasta el sur de Sudamérica (Nelson 1909). Los miembros de este género fueron incluidos dentro de *Lepus* hasta que Gray (1867) describió los géneros *Sylvilagus* y *Tapeti* e incluyó a todas estas especies de conejos cola de algodón en ellos. Gray (1867) definió al politípico *Sylvilagus* por la presencia de un cráneo muy convexo y arqueado en la parte posterior, rostrum más largo que alto, cola muy corta y extremidades posteriores tan largas como la cabeza; mientras que el monotípico *Tapeti*, que solo incluía a *T. brasiliensis*, estaba caracterizado por una muesca supraorbitaria angosta, el borde inferior del cigoma dilatado, apertura nasal estrecha, orejas cortas y ausencia de cola.

Trouessart (1898) propuso que *Sylvilagus* y *Tapeti* sean tratados como subgéneros de *Lepus*; posteriormente, este mismo autor incluyó a las formas centroamericanas dentro del primero y a las sudamericanas dentro del segundo (Trouessart 1905). Nelson (1909) siguió esta propuesta subgenérica pero incluyendo

estos subgéneros en *Sylvilagus*, la cual fue ampliamente aceptada y utilizada, alcanzando trabajos contemporáneos (ver Nelson 1909, Tate 1933, Corbet 1983, Gureev 1964, Hershkovitz 1950, Wilson & Reeder 2005). Actualmente, la validez de *Tapeti* como subgénero ha sido refutada debido a que las filogenias moleculares no recuperan a sus miembros como un grupo monofilético (Ruedas et al. 2017, 2019; Silva et al. 2019).

Sylvilagus es el género más especioso de la Familia Leporidae que contiene varios taxones cuyas relaciones filogenéticas son aún poco claras (Davis & Roth 2008; Ruedas et al. 2017, 2019; Silva et al. 2019). Este género ha sido objeto de estudio en las últimas décadas, como resultado, se han descrito dos nuevas especies: *S. varynaensis* Durant & Guevara 2001 y *S. parentum* Ruedas 2017; se han elevado a nivel de especie a siete subespecies: *S. robustus*, *S. andinus*, *S. tapetillus*, *S. salentus*, *S. surdaster*, *S. incitatus* y *S. daulensis* (Ruedas 1998; Ruedas et al. 2017, 2019) y se han revalidado cuatro especies: *S. sanctaemartae*, *S. apollinaris*, *S. nicefori* y *S. fulvescens* (Diersing & Wilson 2017, Ruedas et al. 2019), reconociéndose actualmente 29 especies válidas.

De todas estas especies, el conejo tropical *Sylvilagus brasiliensis* ha sido recientemente revisado debido a su particular extensa distribución desde México hasta Argentina (Hoffmann & Smith 2005), numerosas subespecies (± 37 , Ruedas et al. 2017), localidad tipo imprecisa y material tipo inexistente. Por ello, Ruedas et al. (2017) formalmente designaron un neotipo para *S. brasiliensis* s.s. y restringieron su localidad tipo a "Brazil: State of Pernambuco, Municipality of Paudalho, Mata da Privativa". Además, en base a evidencia morfológica y molecular, elevaron a nivel de especie a *S. tapetillus* y *S. andinus*, distribuidas en Brasil y Ecuador, respectivamente.

Adicionalmente, Ruedas et al. (2017) realizaron un análisis de modelamiento de nicho ecológico de *Sylvilagus andinus*, con localidad tipo “W. slope of Cayambé Mountain, Eastern Cordillera of Ecuador, altitude 4000 metres” (= Ladera occidental de la montaña Cayambé, Cordillera Oriental del Ecuador, altitud 4000 metros), y obtuvieron una distribución potencial de esta especie que incluiría la parte norte de la vertiente occidental de los Andes del Perú. Por este motivo, estos autores consideraron a *S. capsalis*, con localidad tipo “San Pablo, Cajamarca, Pacific slope of N. Peru” (= San Pablo, Cajamarca, Vertiente del Pacífico del norte del Perú), como sinónimo junior de *S. andinus*, recomendando mayores estudios que incluyan la revisión de especímenes tanto de Ecuador como de Perú.

El conejo andino (*Sylvilagus andinus*), recientemente elevada al nivel de especie, está caracterizado por tener una forma rechoncha, con el dorso fuertemente jaspeado con negro y el vientre blanquecino; rabadilla con una coloración rojiza que se extiende hasta las patas, las cuales tienen abundante pelaje; y relativas orejas largas (Cabrera 1913, Tirira 2007). La historia natural sobre esta especie es escasa, pero se conoce que su ecología es distinta a la de sus congéneres por ser especies diurnas propias de hábitats de elevaciones altas como los páramos (Cabrera 1913, Hershkovitz 1938).

Historia taxonómica del grupo “*andinus*”

Sylvilagus andinus fue descrita por Thomas (1897) en base a un espécimen (NHMUK 1897.11.7.54) proveniente de la Montaña Cayambe, Pichincha, Ecuador. Más adelante, el mismo autor Thomas (1913) propuso el grupo “*andinus*” que incluía a las especies: *S. andinus andinus* Thomas, 1897; *S. a. chimbanus* Thomas, 1913; *S. a. canarius* Thomas, 1913; y *S. capsalis* Thomas, 1913. Esta propuesta fue seguida por Cabrera (1913) y Hershkovitz (1938) que añadieron a este grupo a sus

nuevos taxones como *S. nivicola* Cabrera, 1913; *S. a. carchensis* Hershkovitz, 1938 y *S. a. chotanus* Hershkovitz, 1938 (ver Tabla 1).

Posteriormente, las especies del grupo “*andinus*” fueron injustificadamente sinonimizadas con *S. brasiliensis* (ver Hoffmann & Smith 2005, Schai-Braun & Hackländer 2016) o tratadas como subespecies de *S. brasiliensis* en base a evidencia morfológica (Hershkovitz 1950). Este último arreglo fue seguido por más de 50 años hasta que Ruedas et al. (2017) revalidaron a *S. andinus* como especie plena resucitando al grupo “*andinus*” de Thomas (1913).

Diersing y Wilson (2017) ejecutaron un análisis morfométrico con especímenes provenientes de Centroamérica, Colombia, Ecuador y Perú, donde no encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de *S. andinus* del lado occidental y *S. defillippi* del lado oriental de los Andes de Ecuador y Perú. Por esta razón, estos autores prefirieron seguir la clasificación de Hershkovitz (1950) y mantuvieron ambos taxones como subespecies de *S. brasiliensis*. Esto pendiente a futuros estudios que esclarezcan las relaciones filogenéticas y distribución de *S. andinus* y los nombres asociados.

Consecuentemente, Ruedas et al. (2019) proporcionaron más evidencia para sostener su decisión anterior de mantener a *S. andinus* como especie plena adicionando secuencias de cyt-b. Siguiendo esta línea de evidencia, *S. andinus* sensu Ruedas et al. (2017) estaría emparentado con todas las otras especies de *Sylvilagus* y no directamente con *S. brasiliensis*, aunque cabe resaltar que el soporte de este nodo era bajo (< 50%). Adicionalmente, estos autores propusieron los nombres *S. meridensis* Thomas, 1904 (de Venezuela); *S. andinus chimbanus* Thomas, 1913; *S. a. canarius* Thomas, 1913; *S. a. carchensis* Hershkovitz, 1938; *S. a. chotanus* Hershkovitz, 1938; *S. nivicola* Cabrera, 1913; *S. kelloggi* Anthony, 1923;

S. chillae Anthony, 1923 (todas de Ecuador) y *S. capsalis* Thomas, 1913 (de Perú) como sinónimos junior de *Sylvilagus andinus*.

Recientemente, Pacheco et al. (2020, 2021), siguiendo la propuesta de Ruedas et al. (2017), listaron por primera vez a *Sylvilagus andinus* en el Perú basados en los registros de los Andes del norte de Perú hechos por Grimwood (1969). Asimismo, Diaz y Pacheco (2022) presentaron nuevos registros de *S. andinus* extendiendo la distribución de la especie hasta el centro del Perú, en el departamento de Ancash. Estos últimos autores encontraron cierto grado de variabilidad en los especímenes que examinaron y recomendaron una revisión exhaustiva de las poblaciones peruanas de *S. andinus* incluyendo una mayor cantidad de especímenes.

Tabla 1. Principales arreglos taxonómicos propuestos del grupo “*andinus*” en orden cronológico.

Thomas 1913	<i>S. a. andinus</i>	<i>S. a. chimbanus</i>	<i>S. a. canarius</i>	<i>S. capsalis</i>							
Cabrera 1913	<i>S. a. andinus</i>	<i>S. a. chimbanus</i>	<i>S. a. canarius</i>	<i>S. capsalis</i>	<i>S. nivicola</i>						
Herskovitz 1938	<i>S. a. andinus</i>	<i>S. a. chimbanus</i>	<i>S. a. canarius</i>	<i>S. capsalis</i>	<i>S. nivicola</i>	<i>S. a. chotanus</i>	<i>S. a. carchensis</i>				
Herskovitz 1950	<i>S. b. andinus</i>	<i>S. b. chimbanus</i>	<i>S. b. canarius</i>	<i>S. b. capsalis</i>	<i>S. b. nivicola</i>	<i>S. b. chotanus</i>	<i>S. b. carchensis</i>				
Hoffmann & Smith 2005	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>	<i>S. brasiliensis</i>				
Schai-Braun & Hackländer 2016	<i>S. b. andinus</i>	<i>S. b. chimbanus</i>	<i>S. b. canarius</i>	<i>S. b. capsalis</i>	<i>S. b. nivicola</i>	<i>S. b. chotanus</i>	<i>S. b. carchensis</i>				
Ruedas et al. 2017	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>
Diersing & Wilson 2017	<i>S. b. andinus</i>	<i>S. b. canarius</i>	<i>S. b. canarius</i>	<i>S. b. capsalis</i>	<i>S. b. nivicola</i>	<i>S. b. chotanus</i>	<i>S. b. chotanus</i>	<i>S. fulvescens</i>	<i>S. apollinaris</i>		
Ruedas et al. 2019	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. andinus</i>	<i>S. fulvescens</i>	<i>S. apollinaris</i>	<i>S. salentus</i>	<i>S. nicefori</i>

III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. Hipótesis

Las poblaciones de *Sylvilagus andinus* del Perú son diferenciables de las poblaciones de *S. andinus* de Ecuador.

3.2. Objetivos

3.2.1. General

Determinar el estado taxonómico de *Sylvilagus andinus* en el Perú.

3.2.2. Específicos

- Ejecutar un análisis cualitativo utilizando caracteres morfológicos externos y craneales en las poblaciones de *Sylvilagus* del Perú y las poblaciones de *S. andinus* de Ecuador.
- Ejecutar un análisis cuantitativo craneal basado en morfometría lineal en las poblaciones de *Sylvilagus* del Perú y las poblaciones de *S. andinus* de Ecuador.
- Determinar en base a caracteres cráneo-dentales las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *S. andinus* del Perú respecto a las otras especies de *Sylvilagus*.
- Establecer el estado taxonómico de las poblaciones peruanas de *Sylvilagus andinus*.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Materiales

Se examinó un total de 22 pieles y 27 cráneos de especímenes previamente identificados como *S. brasiliensis* de la colección del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (MUSM) provenientes de 11 departamentos del Perú. Las fotografías de los holotipos de *S. andinus* y *S. capsalis*, depositados en el National History Museum, Londres (NHMUK), fueron cedidas por L. A. Ruedas. Adicionalmente, se incluyeron datos merísticos de 10 especímenes de *S. andinus* depositados en la University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor (UMMZ) tomados de Ruedas et al. (2017). Todos los especímenes incluidos en los análisis se encuentran listados en el Anexo 1.

4.2. Métodos

En primer lugar, los especímenes fueron clasificados en 4 grupos de acuerdo con el grado de osificación de suturas occipitales siguiendo el criterio de Hoffmeister y Lee (1963) y Hoffmeister y Zimmerman (1967) (Tabla 2, Fig. 1) para facilitar las comparaciones en los análisis cualitativos y cuantitativos.

Tabla 2. Categorías de las edades relativas.

Edad	Clase	Descripción
Juvenil	1	La sutura exoccipital-supraoccipital se encuentra abierta y no hay evidencia de fusión en ninguna parte a lo largo de ella.
Adulto joven	2	La sutura exoccipital-supraoccipital y es claramente visible, pero hay fusión en un extremo o en alguna parte a lo largo de ella.
Sub-adulto	3	La sutura exoccipital-supraoccipital puede ser discernida solo a través lupa o estereoscopio.
Adulto	4	La sutura exoccipital-supraoccipital se encuentra completamente osificada y no es discernible.

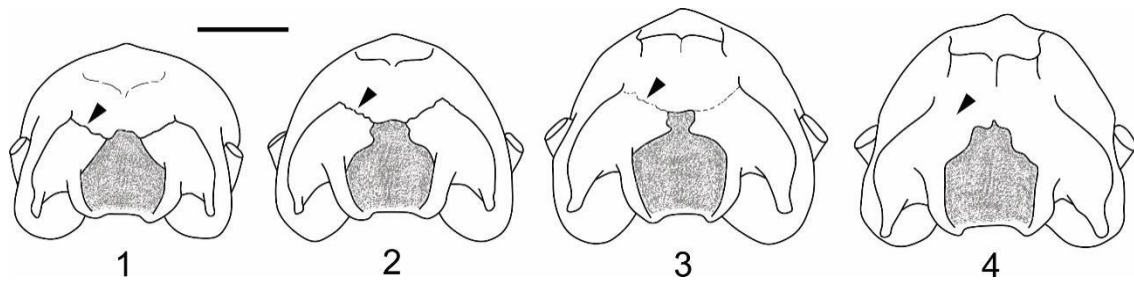


Figura 1. Vista posterior de los cráneos de *Sylvilagus floridanus*. La flecha muestra los cambios en la sutura exoccipital-supraoccipital en las categorías de edades detalladas en la Tabla 2. Modificado de Hoffmeister y Zimmerman (1967). Escala = 1 cm.

Tomando en cuenta los grupos de especies andinus y brasiliensis reportados en la literatura (Thomas 1913, Ruedas et al. 2017), los especímenes fueron integrados en tres grupos a priori: “andinus Perú”, “andinus Ecuador” y “brasiliensis Perú” (Tabla 3). Este último incluye a las poblaciones orientales del Perú y fue incluido para probar si sólo las poblaciones occidentales del Perú corresponden al grupo “*andinus*”, considerando a la Cordillera de los Andes como barrera geográfica (Pacheco 2002). Para la determinación de los grupos a priori, se siguió el criterio de Pacheco y Patterson (1992) que consiste en similitud morfológica y proximidad geográfica para evaluar variación no geográfica (intrapoblacional) y geográfica (interpoblacional).

Tabla 3. Lista de los grupos a priori y los departamentos asociados.

Grupo a priori	No. de especímenes	Departamentos	No. de pieles	No. de cráneos
andinus Ecuador	10	Pichincha	1	10
andinus Perú	6	Cajamarca	6	3
	1	Lambayeque	1	1
	2	La Libertad	1	1
		Ancash	1	0
brasiliensis Perú	2	Amazonas	2	2
	1	San Martín	1	1
	1	Huánuco	1	1
	8	Junín	2	2
		Cuzco	4	4
Madre de Dios		2	2	
Total	31		22	27

4.2.1. Análisis cualitativo

Se evaluaron caracteres externos del pelaje y cráneo que incluyen patrones de coloración de pelaje, los cuales se determinaron siguiendo las terminologías empleadas por Thomas (1897, 1913), Hershkovitz (1938, 1950) y Ruedas et al. (2017, 2019).

4.2.2. Análisis cuantitativo

Se tomaron 23 medidas cráneo-dentales definidas por Ruedas (1998) y Ruedas et al. (2017) (Tabla 4). Para la toma de medidas se utilizó un calibrador iGaging® de precisión 0.01 mm. Todas las medidas se expresaron en milímetros (mm). El análisis de variación no geográfica para evaluar el efecto de la edad y sexo en cada grupo a priori no fue sujeto a pruebas estadísticas debido a la poca cantidad de especímenes, por lo que se agrupó a hembras y machos de las edades 3 y 4 para análisis posteriores (Ruedas et al. 2017). Los datos de las

23 medidas tomadas fueron sujetas a una prueba de Shapiro-Wilkins para evaluar si los datos presentaban una distribución normal, donde se retuvieron a 17 de ellas (Anexo 2, Fig. 2). Estas medidas seleccionadas fueron usadas en análisis univariadas para visualizar la dispersión de los datos por variable mediante gráficos de boxplot. Estas fueron sujetas a un análisis de variación geográfica mediante un análisis de componentes principales para visualizar la dispersión de la variabilidad entre los grupos a priori. Todas las pruebas estadísticas fueron ejecutadas en R (R Development Core Team) con la interfaz Rstudio 1.2.5001 (RStudio Team 2020).

Tabla 4. Abreviatura y significado de las medidas cráneo-dentales utilizados en el análisis cuantitativo.

N°	Abreviatura	Medida cráneo-dental
1	GLS	Longitud mayor del cráneo
2	NSL	Longitud mayor rostrocaudal del hueso nasal
3	ZBS	Ancho cigomático medido en la espina cigomática
4	ZB	Ancho cigomático
5	ZL	Longitud cigomática
6	DZ	Profundidad dorsoventral del arco zigomático
7	BOB	Ancho de la caja craneal
8	WOC	Ancho del cráneo en los huesos exoccipitales
9	LBU	Longitud de la bulla auditiva
10	WBU	Ancho de la bulla auditiva
11	IOB	Ancho interorbital
12	HR	Alto del rostrum
13	WR	Ancho del rostrum

14	LIF	Longitud rostrocaudal de los forámenes incisivos
15	WIF	Ancho de los forámenes incisivos
16	PAL	Longitud rostrocaudal del puente palatino
17	CHO	Ancho de las coanas en el primer molar superior
18	BAC	Ancho de la constricción alisfeniodea
19	AML	Longitud alveolar de la fila de dientes maxilar
20	DIA	Longitud alveolar del diastema superior I2-P1
21	DTR	Longitud de la fila de dientes
22	HD1	Alto mayor de la mandíbula desde la inflexión anterior de la línea masetérica (justo caudal a su inserción en el cuerpo mandibular) hasta el punto más dorsal del proceso condilar.
23	HD2	Longitud desde la inflexión anterior de la línea masetérica hasta el punto más distal en la tuberosidad pterigoidea

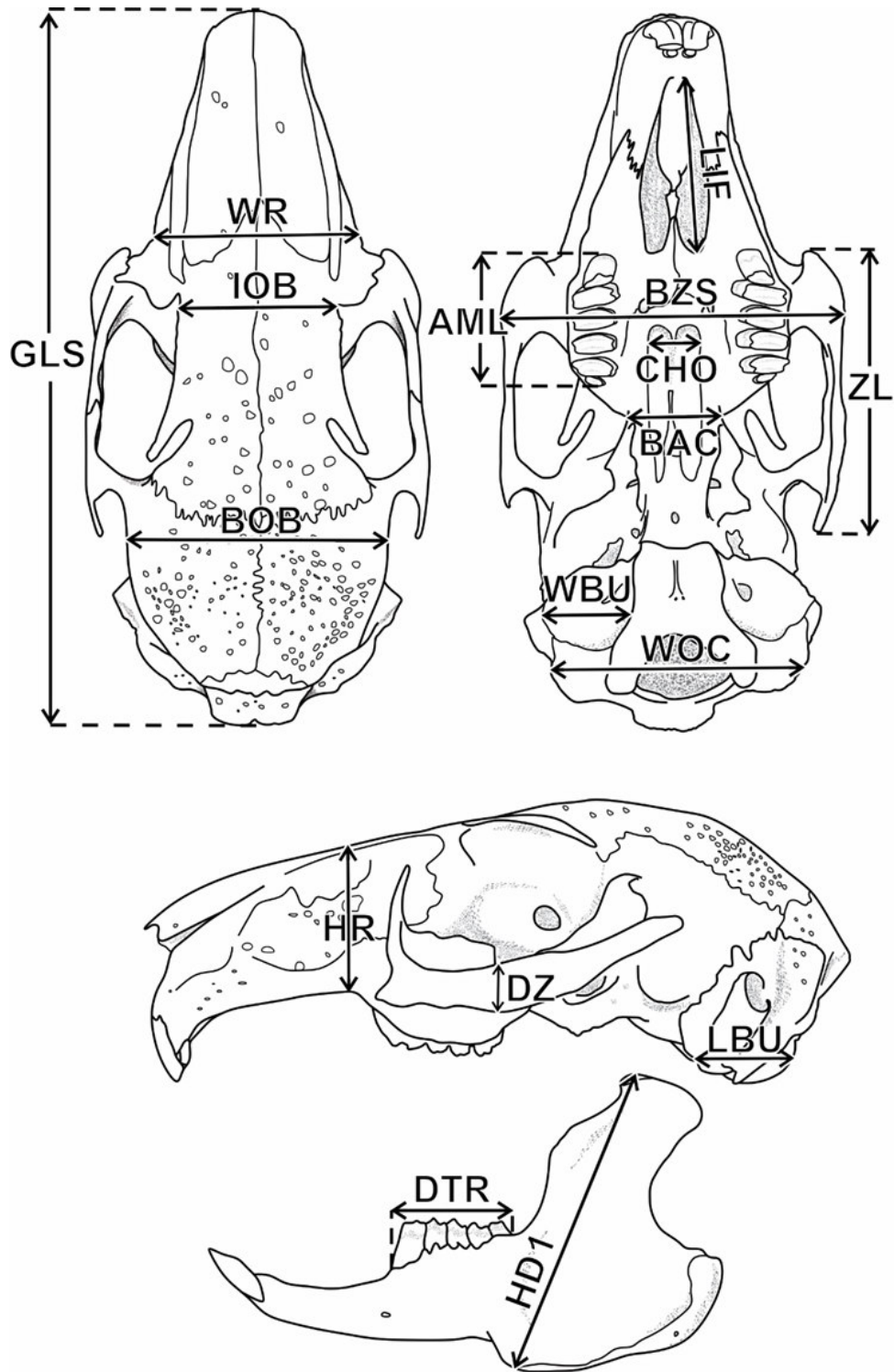


Figura 2. Cráneo de *Sylvilagus* en vista dorsal, ventral y lateral mostrando medidas usadas en este trabajo.

4.2.3. Análisis filogenético

Se elaboró una matriz de 34 caracteres cráneo-dentales definidos por Ruedas (1998) y Ruedas et al. (2017) (Tabla 5, Fig. 3) en Mesquite 3.70 (build 940, Maddison & Maddison 2015), la cual se encuentra detallada en el Anexo 3. El análisis de parsimonia fue ejecutado en PAUP* 4.0a169 (Swofford 2003) considerando a *Lepus californicus* como grupo externo. Dado que el grupo interno estuvo conformado por 11 taxa (Ruedas et al. 2017), se optó por ejecutar el método de búsqueda exhaustiva para encontrar los árboles con el menor número de pasos, calcular las estadísticas de los árboles y construir el árbol de consenso. Para los análisis de soporte de bootstrap y jackknife se especificó el método de branch-and-bound explorando 1000 replicaciones. La edición de los árboles fue ejecutada en FigTree 1.4.4 (Rambaut 2016). La reconstrucción de caracteres ancestrales se ejecutó en Mesquite 3.70 (build 940, Maddison & Maddison 2015).

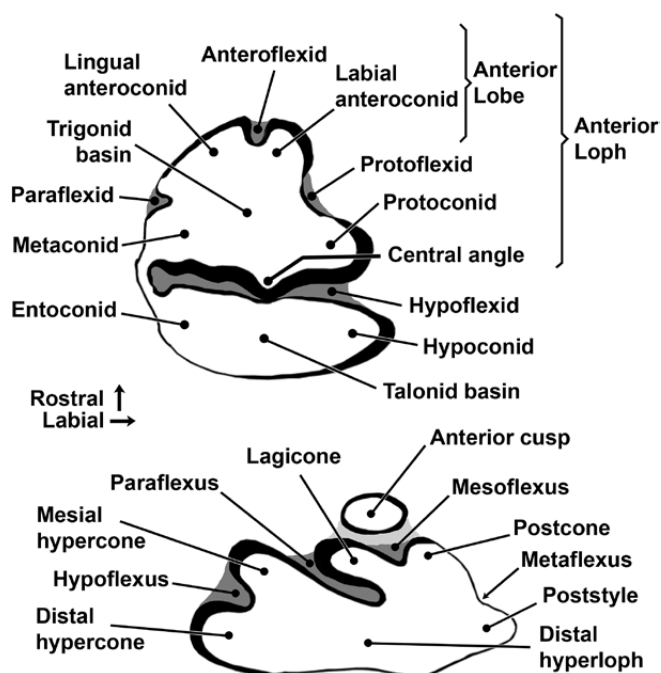


Figura 3. Nomenclatura estándar utilizada para evaluar los caracteres dentales del tercer premolar inferior (arriba) y segundo premolar superior (abajo) utilizados en el Análisis de Parsimonia. Tomado de Ruedas et al. (2019).

Tabla 5. Caracteres morfológicos para el Análisis de Parsimonia. P2, segundo premolar superior; P3, tercer premolar superior; p3, tercer premolar inferior. Tomado de Ruedas (1998) y Ruedas et al. (2017).

N°	Caracter cráneodental	Estados
i	P2, reentrante anteroexterno (EAR) o mesoflexo	Profundo (0) Superficial (1) Ausente (2)
ii	P2, condición del esmalte que constituye el margen del EAR	Delgado (0) Grueso (1)
iii	P2, esmalte de la cara labial del reentrante anterior principal (MAR) o paraflexo	Grueso (0) Delgado (1)
iv	P2, morfología de la cara labial del MAR	Liso (0) Almenado (1)
v	P2, esmalte de la cara lingual del MAR	Delgado (0) Grueso (1)
vi	P2, morfología de la cara lingual del MAR	Almenado (0) Liso (1)
vii	P2, reentrante anterointerno (IAR) o hipoflexo	Profundo (0) Superficial (1) Ausente (2)
viii	P2, condición del esmalte en el IAR	Delgado, presente en alguna porción del IAR (0) Grueso, continuo en todo el IAR (1)
ix	p3, reentrante anterior (AR) o anterofléxido	Múltiple (0) Único o doble (1) Ausente (2)
x	p3, esmalte grueso en el AR	Ausente (0) Presente (1)
xi	p3, reentrante anterointerno (AIR) o parafléxido	Ausente (0) Presente (1)

xii	p3, reentrante anteroexterno (AER) o protofléxico	Único (0) Múltiple (1)
xiii	p3, esmalte del AER	Delgado (0) Grueso (1)
xiv	p3, condición del esmalte de la pared rostral del reentrante posteroexterno (PER) o hipofléxico	Capa continua de esmalte grueso (0) Capa discontinua de esmalte grueso (1)
xv	p3, ángulo central (CA) del PER	Reflejado respecto al eje principal del PER (0) No muy reflejado respecto al eje principal del PER (1)
xvi	p3, CA del PER	Forma una laguna en la porción media del PER (0) No forma una laguna en el PER (1)
xvii	p3, condición del esmalte en la pared rostral del PER	Liso (0) Almenado (1)
xviii	p3, condición del esmalte en la pared caudal del PER	Almenado (0) Liso (1)
xix	P3, tipo y distribución del esmalte de la pared craneal del reentrante interno (RI)	Esmalte grueso en todo el RI (0) Esmalte grueso distribuido en parches (1) Esmalte delgado en todo el RI (2)
xx	P3, conformación de la superficie del esmalte de la pared craneal del RI	Almenada o rugosa (0) Lisa (1)
xxi	P3, tipo de esmalte de la pared caudal del RI	Grueso (0) Delgado (1)
xxii	P3, conformación de la superficie del esmalte de la pared caudal del RI	Almenada o rugosa (0) Lisa (1)
xxiii	P3, laguna terminal del RI	Ausente, sin expansión en el terminal labial de IR (0) Presente, con una superficie de esmalte lisa, no muy expandida (1) Presente, bien desarrollada, con la superficie del esmalte

		de la pared de la laguna rugosa o almenada (2)
xxiv	p3, remanente lacunar del parafléxico o AIR	Presente (0) Ausente (1)
xxv	Picadura de la caja craneal	Ausente (0) Presente (1)
xxvi	Proceso antorbital	Presente (0) Ausente (1)
xxvii	Proceso postorbital	Fusionado al cráneo (0) Libre (1)
xxviii	Parte caudal del proceso postorbital	Redondeado (0) Puntiagudo (1)
xxix	Fosa cigomática	Presente (0) Ausente (1)
xxx	Sutura frontoparietal	Interdigitada (0) Lisa (1)
xxxi	Forma de la sutura frontonasal	Forma de "V" (0) Forma de "U" (1)
xxxii	Proceso nasal frontal	Largo (0) Corto (1)
xxxiii	Foramen en el hueso basisfenoideo	Único (0) Múltiple (1)
xxxiv	Foramen premolar	Ausente (0) Presente (1)

4.2.4. Estado taxonómico

Para determinar el estado taxonómico de las poblaciones peruanas de *S. andinus*, se siguió el concepto unificado de especies según de Queiroz (2007) y el concepto de subespecies según Patton y Conroy (2017), las cuales se adecuan a los resultados de los análisis cuantitativos, cualitativos y filogenético.

4.2.5. Distribución geográfica

Se elaboró un mapa de distribución de las poblaciones peruanas de *Sylvilagus* en ArcMap 10.4.1 (ESRI, Redlands, CA, USA) a partir de los puntos de distribución de los especímenes incluidos en los análisis y otros registros indirectos en el mismo rango de distribución (Anexo 1).

V. RESULTADOS

5.1. Análisis cualitativo

Los resultados revelaron que el grupo “andinus Perú” se encuentra conformado no solo por las poblaciones que habitan la parte occidental de la Cordillera de los Andes, sino también por aquellos que habitan la parte andina oriental (incluyendo los especímenes de Amazonas y San Martín). Los patrones de coloración del pelaje representan uno de los principales caracteres para definir cada grupo a posteriori donde los miembros de “andinus Perú” tienen una coloración dorsal jaspeada con crema pálido; el grupo “andinus Ecuador” tiene un coloración más oscura y saturada y “brasiliensis Perú” tiene una coloración jaspeada anaranjada tendiendo a formar una tenue franja oscura (Fig. 4).

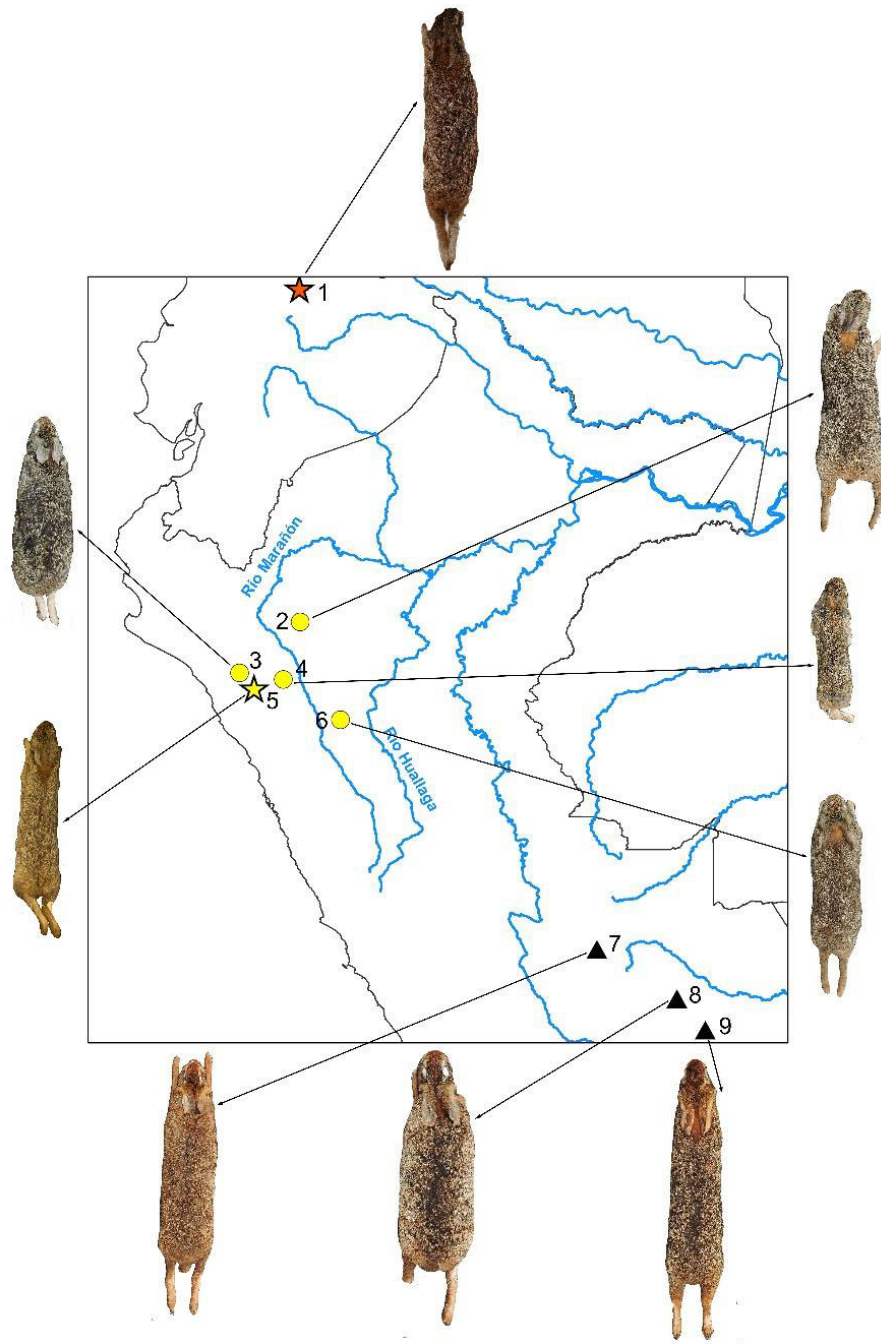


Figura 4. Variación geográfica en la coloración del pelaje dorsal de las poblaciones de *Sylvilagus* en el Perú. La estrella anaranjada representa al holotipo de *S. andinus* (NHMUK 1897.11.7.54) y la amarilla al holotipo de *S. capsalis* (NHMUK 1900.3.15.29). Los círculos amarillos representan al grupo “andinus Perú” (MUSM no catalogado, 55796, 7507) y los triángulos negros al grupo “brasiliensis Perú” (MUSM 14865, 16811, 2072). Para información de las localidades ver Anexo 1.

Se identificaron también características que permitieron distinguir al grupo “brasiliensis Perú” de “andinus Perú” y “andinus Ecuador” que incluyen un pelaje basal gris claro, sutura frontonasal en forma de “U”, espina masetérica poco prominente y procesos postorbitales redondeados y fusionados al cráneo; a diferencia de “andinus Perú” y “andinus Ecuador” quienes tienen un pelaje basal gris oscuro, la coloración de las patas en claro, la sutura frontonasal tiene forma de “V”, espina masetérica prominente y los procesos postorbitales son puntiagudos y libres (Fig. 5).

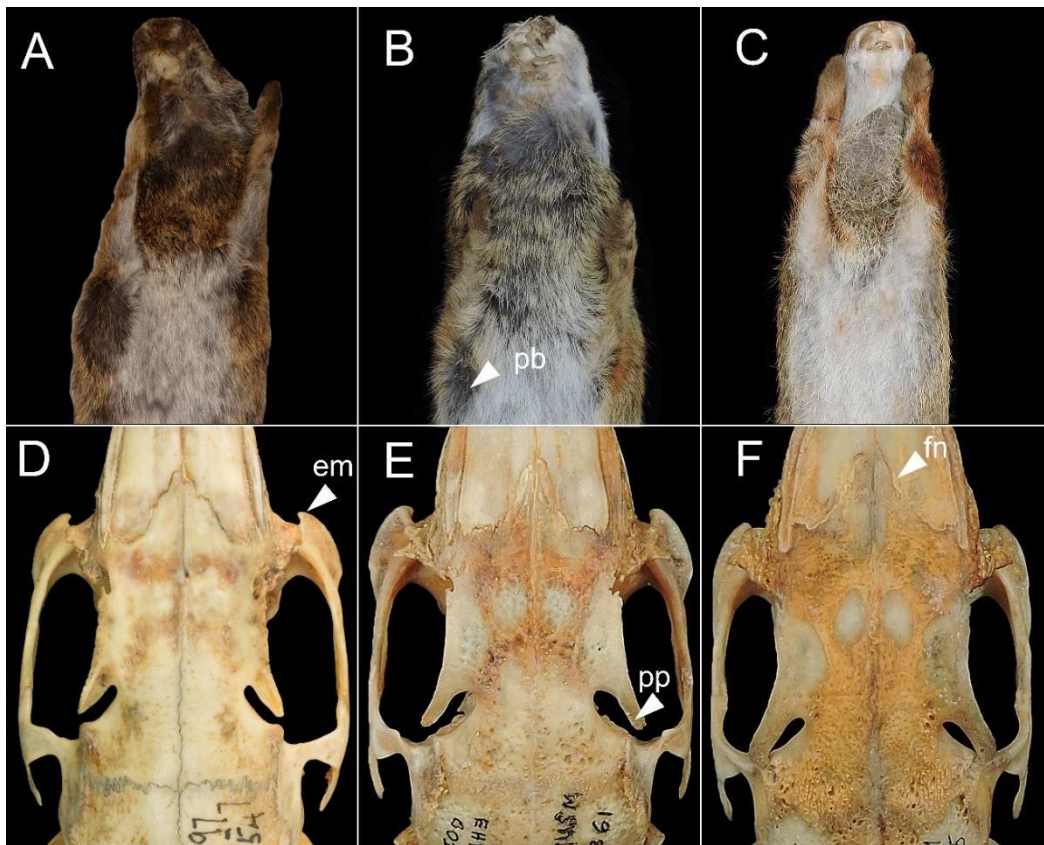


Figura 5. Principales diferencias morfológicas externas (arriba) y craneales (abajo) entre los grupos a posteriori “andinus Ecuador” (A, D), “andinus Perú” (B, E) y “brasiliensis Perú” (C, F). Las abreviaturas corresponden a: pb, pelaje basal; em, espina masetérica; pp, proceso postorbital; fn, sutura frontonasal.

Las características de “brasiliensis Perú” la acercan más a *S. brasiliensis* s.s. por lo que, sugiriendo su pertenencia al grupo “*brasiliensis*” (sensu Ruedas et al. 2019), fueron descartadas para análisis posteriores sobre el grupo “*andinus*” (sensu Thomas 1913). Adicionalmente, se presenta por primera vez morfología del paladar de dos especímenes de “andinus Perú” y uno de “brasiliensis Perú” encontrándose un par de diferencias entre ambos grupos: “andinus Perú” tiene el surco longitudinal del paladar blando marcado y no tiene espacio entre las rugosidades palatinas N° 10; mientras que “brasiliensis Perú” no tiene el primero, pero sí el segundo carácter (Fig. 6).

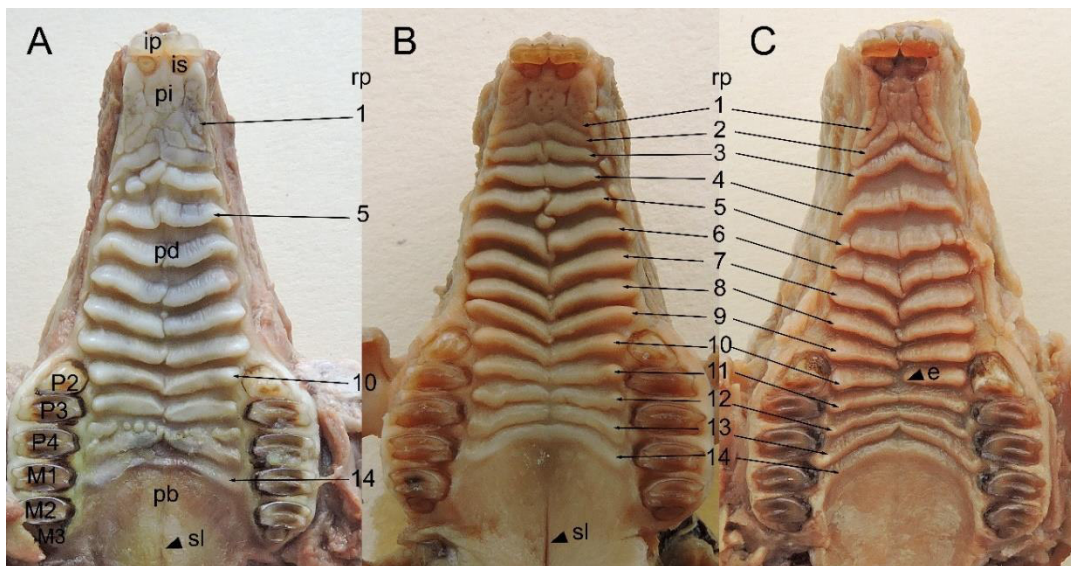


Figura 6. Morfología del paladar de especímenes de *Sylvilagus* en el Perú. A) Especímen asignado a “andinus Perú” (MUSM 55361) mostrando principales partes bucales: ip, incisivos primarios; is: incisivos secundarios; pi, papilla incisiva; pd, paladar duro; pb, paladar blando; P2-4, premolar superior 2-4; M1-3, molar superior 1-3; rp, rugosidad palatina. B) Especímen asignado a “andinus Perú” (MUSM 46735) y C) a “brasiliensis Perú” (MUSM 35688) mostrando las diferencias entre ambos grupos: sl, surco longitudinal del paladar blando; e, espacio entre las rugosidades palatinas N° 10.

Posteriormente, especímenes del grupo “andinus Perú” fueron contrastados con los holotipos de *S. andinus* y *S. capsalis*, donde se observó que algunos caracteres morfológicos descritos para *S. andinus*, y nuevos caracteres identificados en este trabajo, coinciden totalmente en todos los especímenes revisados; pero sí con la mayoría de los caracteres definidos para *S. capsalis* (Tabla 7; Fig. 7, 8, 9).

Tabla 6. Diferencias morfológicas entre el grupo “andinus Perú” los holotipos de *S. andinus* y *S. capsalis*.

N°	Caracteres	<i>S. andinus</i> (holotipo)	<i>S. capsalis</i> (holotipo)	“andinus Perú”
1	Pelaje dorsal	Oscuro	Crema pálido	Crema pálido
2	Pelaje de la rabadilla	Rufo	Crema pálido	Crema pálido
3	Pelaje en las patas	Blanco	Crema pálido	Crema pálido
4	Parte basal del proectote	Gris	Pardo rojizo	Canela
5	Parte terminal del proectote	Pardo rojizo	Oscuro	Oscuro
6	Metentote	Crema	Blanquecino	Blanquecino
7	Pelaje frontal	Marrón	Canela	Canela
8	Parche nual	Rufo	Canela	Canela
9	Parche nostral	Blanco grisáceo	Blanco	Crema pálido
10	Proceso antorbital	Presente	Ausente	Presente
11	Hoyuelos	Ausente	Presente	Presente

12 Forámenes incisivos	Estrecho, bordes rectos	Ancho, bordes curvos	Ancho, bordes curvos
13 Foramen premolar	Presente	Ausente	Ausente
14 Espina palatal	Pequeño	Grande	Grande
15 Foramen ovale	Grande	Pequeño	Pequeño
16 Foramen basisfenoideo	Único	Único	Único/múltiple
17 Canal óptico	Tapado por el arco zigomático	No tapado por el arco zigomático	No tapado por el arco zigomático
18 Desviación ventral del arco zigomático	Ausente	Presente, tenue	Presente, tenue



Figura 7. Comparación morfológica externa de especímenes adultos de A) *S. andinus* (NHMUK 1897.11.7.54, holotipo); B) *S. capsalis* (NHMUK 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). Escala = 10 cm.



Figura 8. Comparación morfológica craneal de especímenes adultos de A) *S. andinus* (NHM 1897.11.7.54, holotipo); B) *S. capsalis* (NHM 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). Primera, segunda y tercera fila representan las vistas dorsal, ventral y lateral, respectivamente; pp, proceso postorbital; fn, sutura frontonasal; pa, proceso antorbital; nf, proceso nasal frontal; ho, hoyuelos; fp, foramen premolar; fo, foramen ovale; fi, foramen incisivo; fb, foramen en el hueso basisfenoideo; ep, espina palatal; dv, desviación ventral del arco zigomático. Escala = 5 cm.

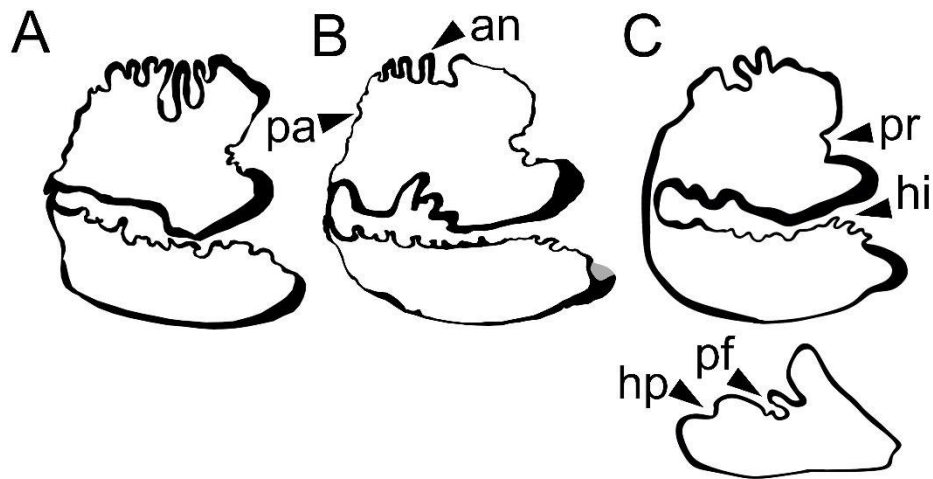


Figura 9. Comparación dental de especímenes adultos de A) *S. andinus* (NHM 1897.11.7.54, holotipo); B) *S. capsalis* (NHM 1900.3.15.29, holotipo); C) “andinus Perú” de occidente (MUSM 55796). La primera fila representa el tercer premolar inferior y la segunda fila el segundo premolar superior. La abreviaturas corresponden a: pa, parafléxido; pr, protofléxido; an, anterofléxido; hp, hipoflexo; pf, paraflexo.

5.2. Análisis cuantitativo

Usando las 17 variables que presentaron una distribución normal se elaboraron gráficos de boxplot en donde se pudo observar la distribución de los datos independientemente por variable. Los resultados univariados mostraron una tendencia a la separación entre el grupo “andinus Ecuador” esto basado en 11 variables (BZS, WOC, LBU, IOB, HR, WR, LIF, CHO, BAC, AML, HD1) en donde no hubo sobreposición de las medianas entre este grupo y los otros dos grupos, “andinus Perú” y “brasiliensis Perú”. Con relación a estos dos últimos grupos, en al menos seis variables (ZL, BOB, WBU, BAC, AML, HD1) no hubo sobreposición de medianas lo que nos daría un indicio de separación entre estas poblaciones peruanas de *Sylvilagus* (Fig. 10).

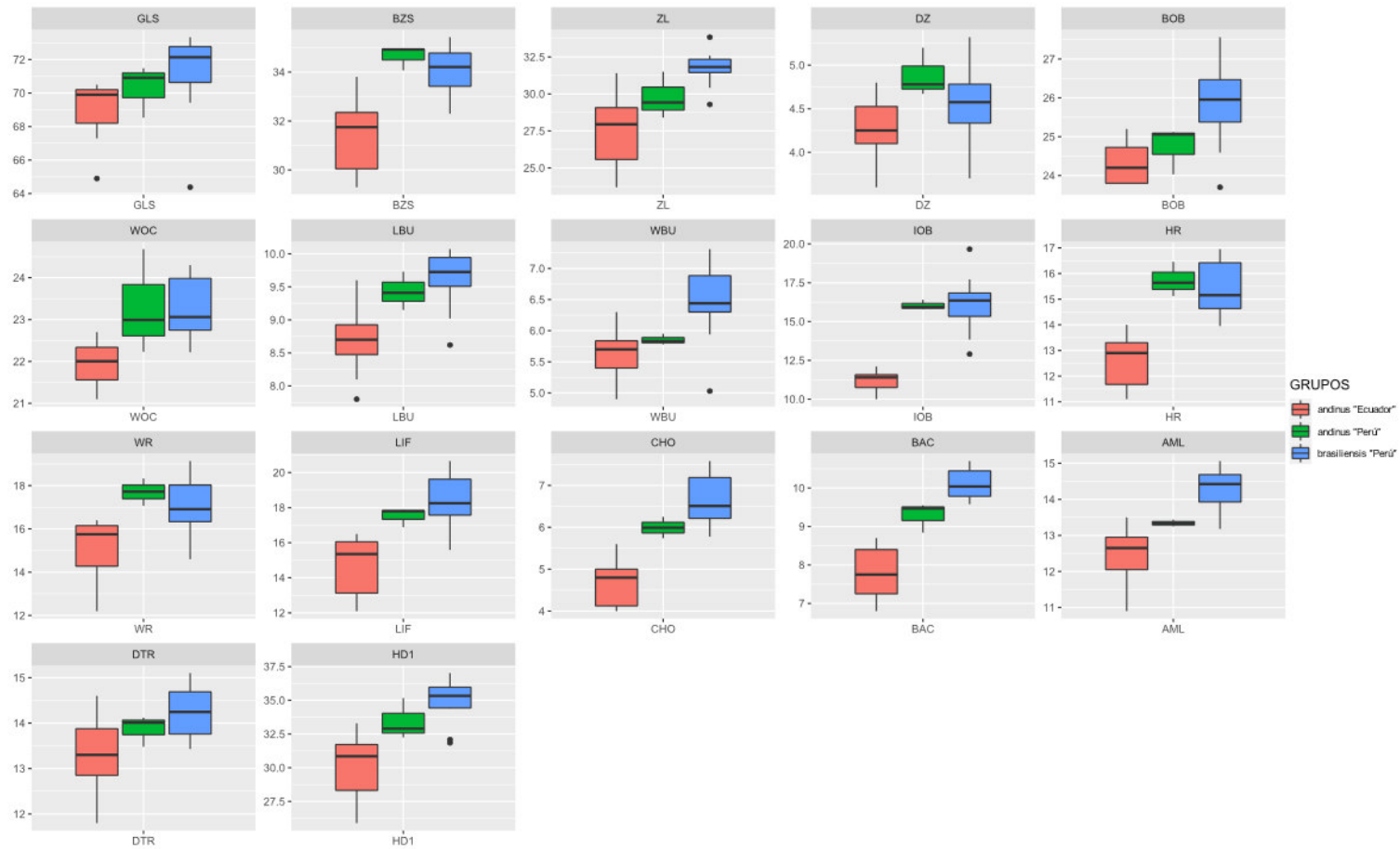


Figura 10. Boxplots de las 17 medidas craneales seleccionadas de los grupos a priori “andinus Ecuador”, “andinus Perú” y “brasiliensis Perú”.

Ver Tabla 4 para la definición de cada una de las variables.

En el espacio multivariado, el Análisis de Componentes Principales basado en las 17 medidas craneales mostró también separación entre los individuos pertenecientes al grupo “andinus Ecuador” y los otros dos grupos que contienen a las poblaciones peruanas. Los individuos del grupo “andinus Perú” se distribuyeron entre los grupos “andinus Ecuador” y “brasiliensis Perú”. El PC1 explicó el 65.45% de la varianza mientras que el PC2 el 7.59% de la misma (Fig. 11).

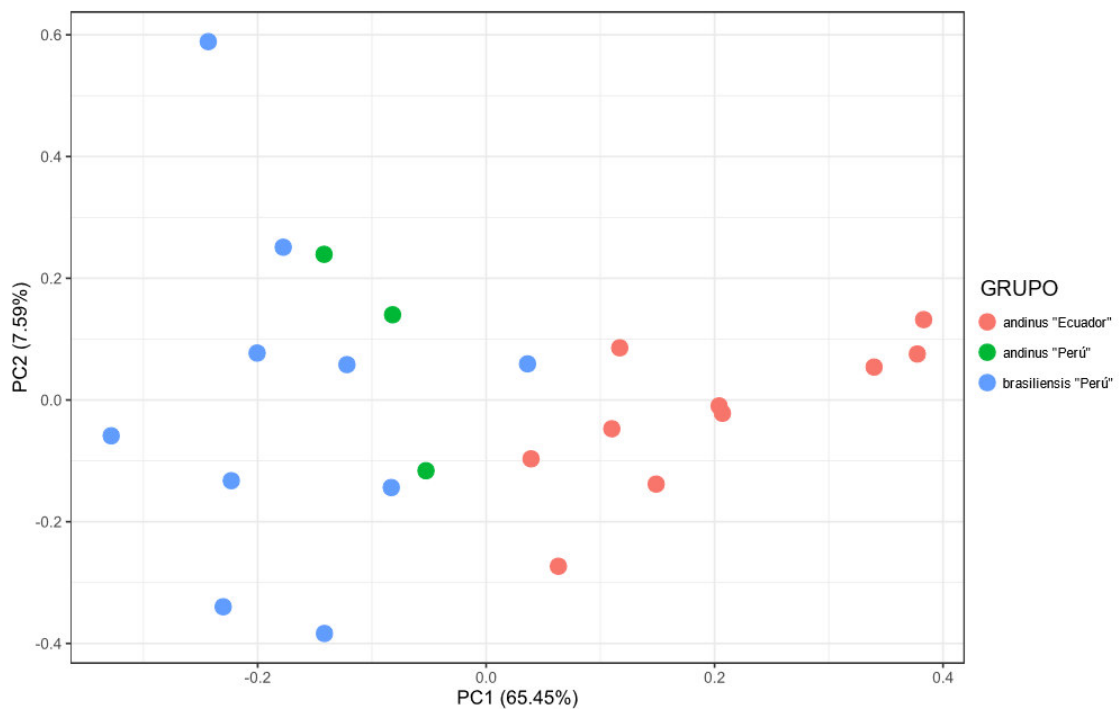


Figura 11. Gráfico de dispersión resultante del Análisis de Componentes Principales de las 17 medidas craneales seleccionadas de los grupos a priori “andinus Ecuador”, “andinus Perú” y “brasiliensis Perú”.

Finalmente, en los boxplots resultantes de los coeficientes de los tres primeros Componentes Principales de cada uno de los individuos se puede visualizar que el Componente Principal 1, por ser el componente que explica la mayor cantidad de varianza en el análisis, separa los 3 grupos definidos a priori repitiéndose la tendencia vista en el análisis univariado, con el grupo “andinus Ecuador” claramente separado de los otros dos. En el boxplot elaborado con los coeficientes del PC2 no hubo separación entre los grupos mientras que en el caso del PC3 el grupo “andinus Perú” se separa de los otros dos grupos (Figura 12).

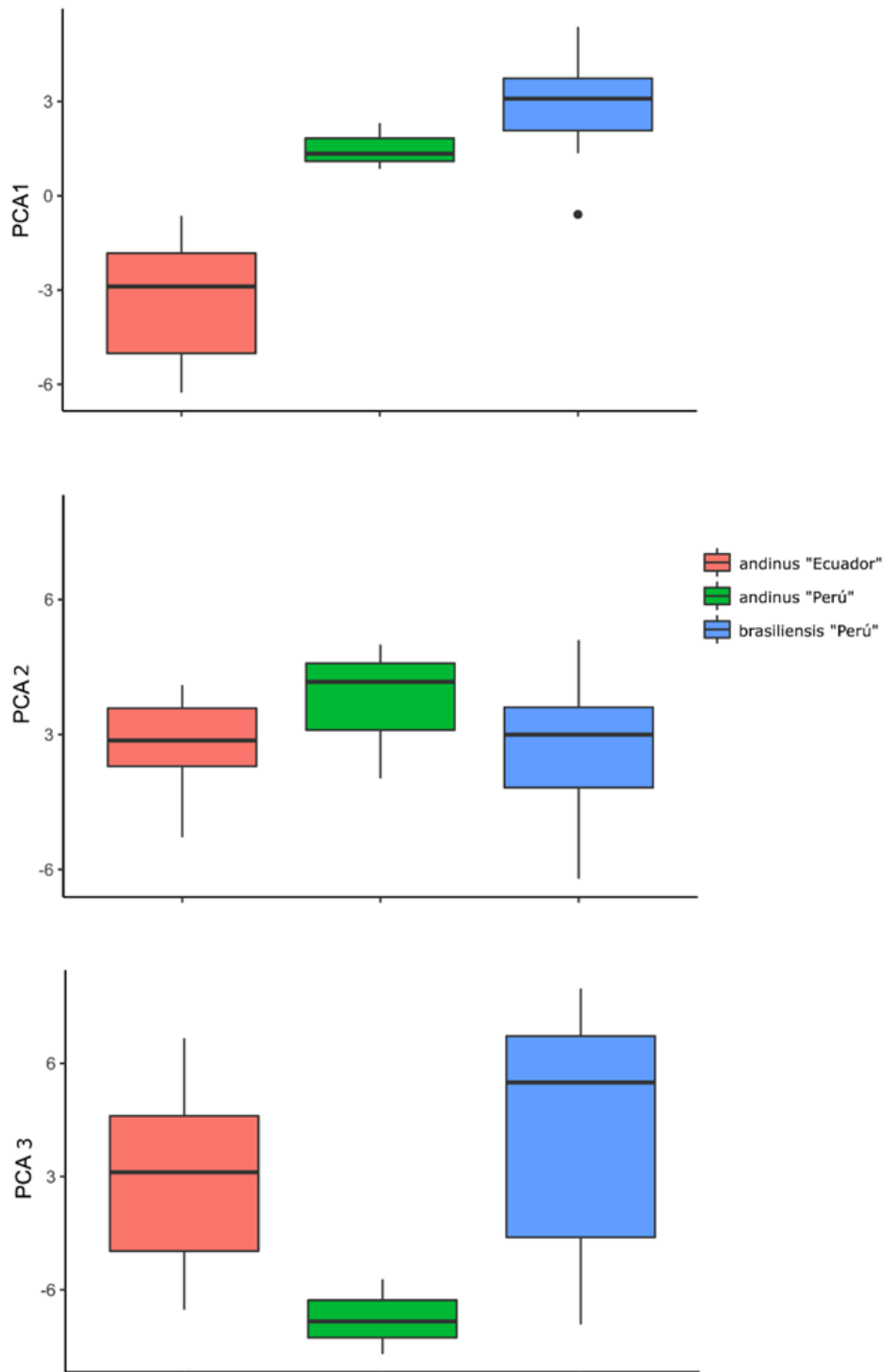


Figura 12. Boxplot usando los coeficientes de los Componentes Principales por individuo clasificados por grupos a priori. Arriba los valores en el PC1, en el medio los valores del PC2 y abajo los valores del PC3. Las líneas horizontales de los boxplots representan las medianas.

5.3. Análisis filogenético

La búsqueda exhaustiva usando 34 caracteres cráneo-dentales resultó en 1 árbol parsimonioso de 58 pasos (CI = 0.534, RI = 0.578), cuyos valores de bootstrap y jackknife se muestra en la Figura 13. La monofilia de *Sylvilagus* fue sostenida con valores de soporte menores a 50%, teniendo a *S. nuttalli* como la rama más basal. Dentro de *Sylvilagus*, resaltan dos grupos con valores de soportes moderados: uno formado por *S. tapetillus* y *S. floriandus*; y el otro formado por *S. andinus* (holotipo) y el grupo “andinus Perú”.

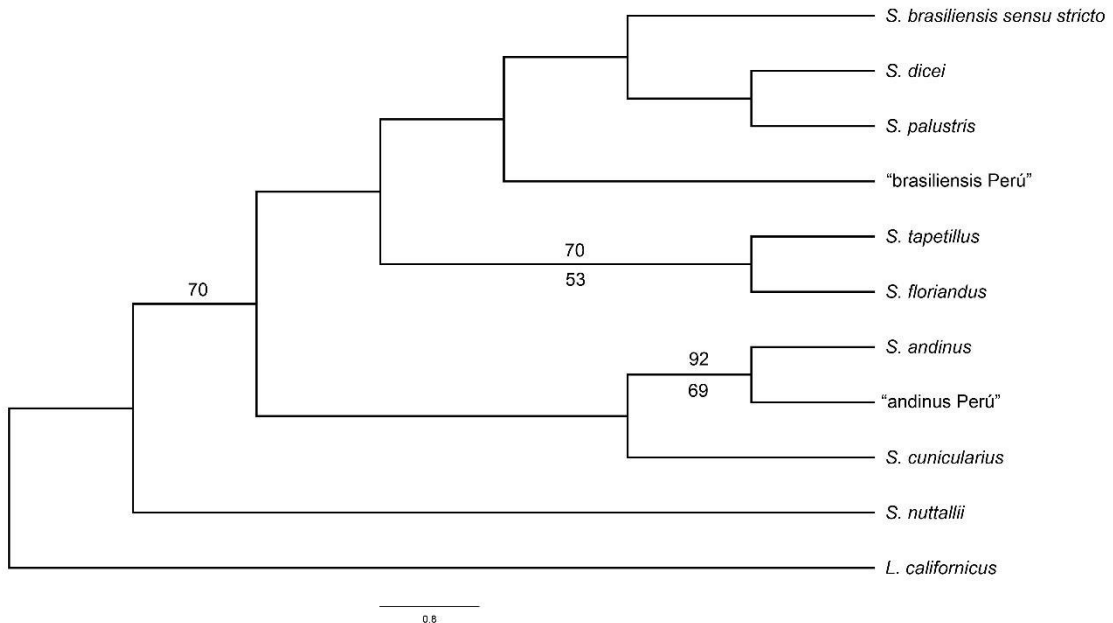


Figura 13. Diagrama del único árbol parsimonioso obtenido del análisis de 34 caracteres cráneo-dentales (CI = 0.534, RI = 0.578, 58 pasos). Los números arriba y debajo de las ramas muestran los valores de soporte de bootstrap y jackknife, respectivamente.

La reconstrucción de caracteres ancestrales reveló que la sinapomorfía de *S. andinus* con “andinus Perú” está definida por la condición del esmalte en la pared rostral del hipoflexido (carácter xvii) el cual es almenado. La condición de tener procesos postorbitales no fusionados al cráneo (carácter xxvii) parece ser también una sinapomorfía, pero desarrollado también en *S. nuttalli* como homoplasia.

5.4. Estado taxonómico

Se siguió el concepto unificado de especies según de Queiroz (2007), el cual indica que las especies son linajes divergentes de metapoblaciones, donde sus propiedades distintivas (e.g. diferenciación morfológica, genética, ecológica, etc.) son niveles del proceso de especiación. En base a ello, el grupo “brasiliensis Perú” constituye un linaje metapoblacional divergente con características diferenciables de “andinus Perú” y “andinus Ecuador” pero similares a *S. brasiliensis* s.s., por lo que es pertinente incluirlo en el grupo “*brasiliensis*” (Ruedas et al. 2019, Silva et al. 2019).

En cuanto a las poblaciones de “andinus Perú”, los resultados revelaron que tienen algunas similitudes con el holotipo de *S. andinus* (e.g. pelaje basal gris, procesos postorbitales libres), tienen una mayor congruencia en los estados de caracteres con el holotipo de *S. capsalis* (sinónimo junior). En base a ello, se hipotetiza que el grupo “andinus Perú” es el taxón *capsalis* y constituye un linaje metapoblacional en algún nivel de divergencia (probablemente avanzado) de *S. andinus*. Según Patton y Conroy (2017), las subespecies constituyen unidades coordinadas en el espacio con historias independientes cuyos atributos fenotípicos (morfológicos o moleculares) tienen un trasfondo genético subyacente. En base a ello, se propone revalidar el taxón *capsalis* a nivel de subespecie de *S. andinus*.

***Sylvilagus andinus capsalis* Thomas, 1913**

“El conejo de Cajamarca”

Lepus brasiliensis: Thomas, 1882:101. No *Lepus brasiliensis* Linneus, 1758.

Sylvilagus capsalis: Thomas, 1913:213. Localidad tipo “San Pablo, Cajamarca, Pacific slope of N. Peru. Alt. 2000 m.”.

Sylvilagus brasiliensis capsalis: Hershkovitz, 1950:364. Combinación de nombre.

Sylvilagus andinus: Ruedas et al., 2017:54.

Holotipo.—Hembra adulta NHMUK 1900.3.15.29 colectada el 8 de noviembre de 1899 por P. O. Simons.

Localidad tipo.—San Pablo, Cajamarca, Pacific slope of N. Peru. Alt. 2000 m.

Etimología.—El epíteto *capsalis* proviene del latín “capsa” que significa “caja”, en referencia al departamento donde el holotipo fue colectado.

Re-diagnosis.—Presenta un pelaje dorsal de aspecto jaspeado, los pelos de guardia son de tipo agutí con bandas de color negro y crema pálido. El pelaje ventral y el collar presentan un aspecto blanquecino grisáceo debido a que los pelos de guardia son blancos y los de abajo son de color gris oscuro. El pelaje de la rabadilla, patas y penacho ungueal presentan una coloración crema pálido. El pelaje frontal y parche nugal tienen un color canela. El proectote presenta una coloración canela en la parte basal y oscura en la terminal; mientras que el metentote presenta una coloración blanquecina. La vibrisa mistacial mayor es larga llegando a topar la base de la oreja. La parte dorsal del cráneo presenta numerosos hoyuelos; pequeños procesos antorbitales; procesos postorbitales no fusionados al cráneo y una sutura frontonasal en forma de “V”. La parte lateral del cráneo presenta una desviación del arco zigomático y el foramen óptico es tapado por el arco zigomático. La parte ventral del cráneo presenta un foramen ovale relativamente pequeño; una espina palatina relativamente larga; uno o múltiples forámenes basisfenoidales y un foramen premolar ausente. El paladar blando presenta una línea media marcada.

Descripción.—Cuerpo de tamaño medio. Vibrisas mistaciales mayores llegan a la base de la oreja. El proectote es de color canela en la parte basal y oscura en la terminal; mientras que el metentote presenta una coloración blanquecina. Pelaje suave y denso. Pelaje dorsal de tipo agutí con bandas negras y crema pálido (como referencia, “buff”) dando una apariencia jaspeada (Fig. 5). La longitud del pelaje dorsal es de 30 mm aproximadamente. El pelaje lateral presenta una coloración la pálida que el dorsal debido a la menor cantidad de bandas oscuras en los pelos de guardia. El pelaje ventral y del collar presentan un aspecto de blanco grisáceo debido a que los pelos de guardia son blancos y los pelos de abajo son gris oscuro. El pelaje ventral presenta una longitud de 17 mm aproximadamente a la altura del ombligo. El pelaje de la rabadilla es de color crema cálido, similar al dorso. El pelaje de las patas presenta una coloración crema pálido que cubre las garras y presenta un penacho ungual del mismo color. El pelaje frontal y nucal son de color canela (como referencia, “cinnamon”). El parche supraorbital y nostral presentan una coloración crema muy pálido (como referencia, “pale horn color”). La parte dorsal del cráneo presenta numerosos hoyuelos tanto en los huesos parietales como frontales; pequeños procesos antorbitales; procesos postorbitales relativamente largos con la punta en forma puntiaguda no fusionada a la caja craneal; sutura frontoparietal interdigitada; sutura frontonasal en forma de “V”; nasales son ligeramente cóncavos, no sobrepasan el proceso posterodorsal de la premaxila, y forman un borde anterior redondeado; proceso nasal frontal corto; fosa cigomática presente. La parte lateral del cráneo presenta una desviación en el arco cigomático y este no cubre el canal óptico. La parte ventral del cráneo presenta forámenes incisivos anchos con bordes curvos; uno o múltiples forámenes en el hueso basisfeniideo; foramen ovale relativamente pequeño y una espina palatal relativamente larga. El segundo premolar superior tiene un mesoflexo superficial con esmalte grueso; un paraflexo con

esmalte delgado de forma almenada; y un hipoflexo superficial con esmalte grueso continuo. El tercer premolar inferior tiene múltiples anteroflécidos y protoflécidos y paraflécidos con esmalte delgado; hipoflécido almenado con pared rostral de esmalte grueso continua y que forma un ángulo central reflejado respecto al eje principal. En el paladar duro presenta 14 rugosidades discontinuas divididas por un surco longitudinal (raphe palati), excepto la última que es continua. Las 5 primeras rugosidades tienen una forma horizontal, las subsiguientes tienen una forma de "V" y las 4 últimas tienen una forma horizontal, tendiendo a "V" invertida. En el paladar blando presenta un surco longitudinal conspicuo.

Hábitat.—Habita en matorrales, pastizales altoandinos y bosques interandinos del norte de ambos lados de los Andes del Perú.

Historia natural.—*Sylvilagus andinus capsalis* es una subespecie poco conocida. A partir de los especímenes examinados se puede concluir que los juveniles tienen una coloración similar a la de los adultos. Son huidizos y generalmente no caen en trampas convencionales, pero un par de juveniles fueron capturados en trampas Victor®. La mayoría de los especímenes revisados fueron registrados durante la época húmeda.

Comparaciones.—Se asemeja a *S. a. andinus* por presentar una coloración gris oscura del pelaje basal; metentote de color blanquecina; parche supraorbital y nostral de color crema muy pálido; procesos antorbitales pequeños; procesos postorbitales puntiaudos y libres; segundo premolar superior con un mesoflexo superficial con esmalte grueso, paraflexo con esmalte delgado de forma almenada, hipoflexo superficial con esmalte grueso continuo; tercer premolar inferior con múltiples anteroflécidos y protoflécidos y paraflécidos con esmalte delgado, hipoflécido almenado con una pared rostral

de esmalte grueso. Se diferencia de *S. a. andinus* por presentar un pelaje dorsal pálido, proectote de color canela en la parte basal y oscura en la terminal, pelaje de la rabadilla similar al dorso, pelaje frontal y nugal de color canela, hoyuelos en la parte dorsal del cráneo, ausencia de foramen premolar, forámenes incisivos son anchos y con bordes curvados, foramen ovale pequeño, desviación ventral del arco zigomático; mientras que *S. a. andinus* presenta un pelaje dorsal oscuro saturado, proectote gris en la parte basal y pardo rojizo en la parte terminal, pelaje de la rabadilla pardo rojizo, pelaje frontal y nugal rufo, ausencia de hoyuelos en la parte dorsal del cráneo, presencia del foramen premolar, forámenes incisivos estrechos y con bordes rectos, foramen ovale relativamente grande y ausencia de desviación ventral del arco zigomático.

Por otro lado, se asemeja a *S. brasiliensis* s.l. por presentar hoyuelos en la parte dorsal del cráneo y la ausencia del foramen premolar. Se diferencia de *S. brasiliensis* s.l. por la presencia de la vibrisa mistacial mayor relativamente larga llegando a la base de la oreja, parte terminal del proectote oscura, metentote blanquecino, pelos de guardia relativamente más largos, pelaje basal ventral gris oscuro, pelaje dorsal crema pálido, pelaje de la rabadilla crema, pelaje de las patas crema pálido y cubre las garras, penacho ungueal del mismo color que el pelaje de las patas, pelaje frontal y nugal de color canela, parche supraorbital y nostral crema muy pálido (como referencia, "pale horn color"), presencia de procesos antorbitales, procesos postorbitales son libres y terminan en forma punteaguda; mientras que *S. brasiliensis* s.l. presenta vibrisa mistacial mayor relativamente corta que no llega a la base de la oreja, parte terminal del proectote crema cálido (como referencia, "warm buff"), metentote crema, pelos de guardia relativamente más cortos, pelaje basal ventral gris claro, pelaje dorsal anaranjado tendiendo a formar una franja

oscura, pelaje de la rabadilla crema cálido, pelaje de las patas crema fuerte (como referencia, "buff") que no cubre las garras, penacho ungueal marrón, pelaje frontal y nugal de color pardo rojizo, parche supraorbital crema y nostral blanco, ausencia de procesos antorbitales, procesos postorbitales redondeados y fusionados al cráneo.

Dentalmente es muy similar *S. a. andinus* pero diferente a *S. brasiliensis* s.l. por la presencia de un paraflexus almenado, múltiples anteroflexidos, parafléxidos y protofléxidos; y una pared rostral del hipofléxido almenado; que en *S. brasiliensis* s.l. el paraflexus es liso, tiene un dos anterofléxidos, un parafléxido y un protofléxido; y una pared rostral del hipofléxido lisa. Las rugosidades del paladar duro son casi del mismo tamaño y tiene un surco longitudinal en el paladar blando, a diferencia de *S. brasiliensis* s.l. donde las rugosidades N° 10 son relativamente más pequeñas dejando notar un espacio entre ellas y no tiene un surco longitudinal en el paladar blando.

Distribución.—Se distribuye en altas elevaciones (1085 a 3580 m) de ambos lados de los Andes del Perú, desde el sur de la depresión de Huancabamba en Piura, hasta los valles de Conchucos, en Ancash (Fig. 14).

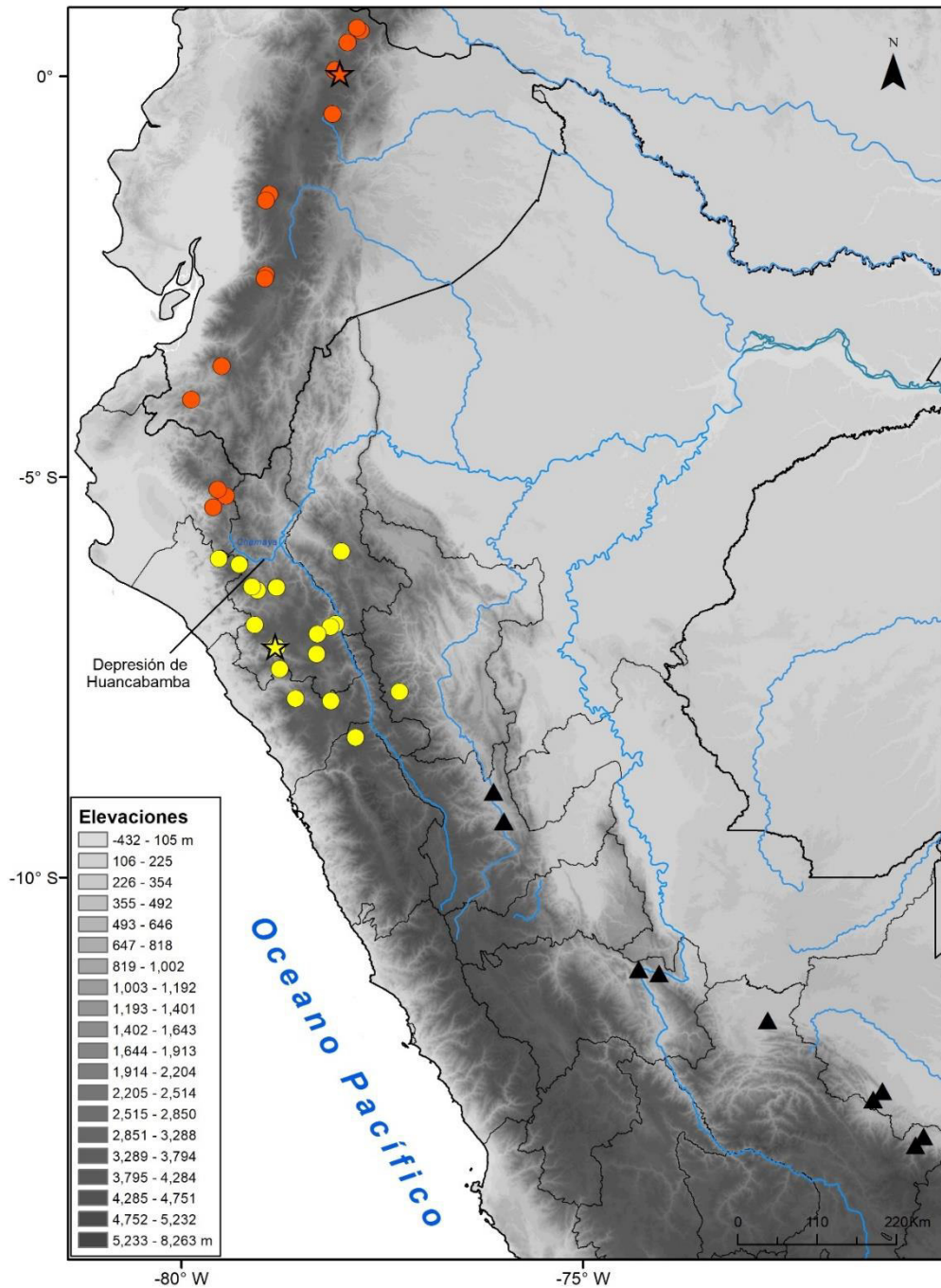


Figura 14. Distribución geográfica de *Sylvilagus andinus capsalis* y sus congéneres *S. andinus andinus* y *S. brasiliensis* s.l. Los registros de cada especie están representados por círculos amarillos, círculos anaranjados y triángulos negros, respectivamente; y los holotipos por estrellas (Anexo 1).

VI. DISCUSIÓN

Este estudio logró determinar el estado taxonómico las poblaciones peruanas de *S. andinus* en base a una revisión morfológica de especímenes, diferenciándolas formalmente de las poblaciones peruanas de *Sylvilagus* del lado oriental. Aunque algunos estudios indicaron que las poblaciones andinas del Perú constituyen subespecie o sinónimo de *S. brasiliensis* (i.e. Diersing & Wilson 2017, Hoffmann & Smith 2005), los resultados obtenidos coinciden con lo postulado por Ruedas et al. (2017) de que *S. andinus* es un complejo de especies. Los resultados sugieren que las poblaciones peruanas de *S. andinus* corresponde al taxón *S. andinus capsalis*.

Evidencia morfológica

Se identificaron este estudio diferencias morfológicas que permitieron distinguir por primera vez a *S. brasiliensis* s.l. de las poblaciones peruanas y ecuatorianas de *S. andinus* (Fig. 4, 5), corroborando la pertenencia de *S. brasiliensis* al grupo “*brasiliensis*” (Ruedas et al. 2019, Silva et al. 2019) y resaltando la necesidad de una revisión más profunda que incluya la comparación con el neotipo.

Ruedas et al. (2017) elevaron a nivel de especie a *S. andinus* a partir de caracteres cráneo-dentales y moleculares, mas no establecieron caracteres morfológicos externos; además, incluyó a las poblaciones nor-altoandinas del Perú a esta especie, pero sin revisión de especímenes peruanos. En este estudio se observaron patrones de coloración de pelaje en especímenes peruanos que permitieron distinguir a las poblaciones andinas del Perú de las de Ecuador.

Las poblaciones refereridas como *S. andinus* del Perú sensu Ruedas et al. (2017) cumplen con algunas características cráneo-dentales claves para la especie propuestas por Ruedas et al. (2017), como procesos postorbitales libres y la sutura nasal en forma de “V” y dentalmente son muy similares (Fig. 9). Sin embargo, en

esta investigación se identificaron más caracteres craneales y morfológicos externos que revelaron una mayor afinidad con el holotipo de *S. capsalis*.

Thomas (1913) definió a *S. capsalis* principalmente por un pelaje pálido en comparación con el saturado *S. andinus*, atribuyendo esto a la influencia del clima seco de la vertiente occidental. Asimismo, resaltó que esta especie estaría más emparentada con el grupo “*brasiliensis*” por su coloración lateral más clara que la dorsal, ligera línea supraorbital y la base de las orejas de color pardo rojizo. Estos caracteres fueron confirmados en las poblaciones peruanas de *S. andinus* añadiendo la presencia de hoyuelos y ausencia del foramen premolar.

El foramen premolar es un carácter de importancia filogenética en la sistemática de lagomorfos (Fostowicz-Frelik & Meng 2013), lo que da soporte a la diferenciación de *S. capsalis* con *S. andinus* y lo acerca a *S. brasiliensis* s.l (sensu Thomas 1913). Cabe resaltar que el espécimen proveniente de Cañaris, Lambayeque (MUSM 55249) presenta un foramen premolar en el lado izquierdo, al cual debido a la escasez de muestras se le atribuye una variabilidad individual (Diaz & Pacheco en prensa).

Las características morfológicas provienen de una base genética que requiere de un tiempo de divergencia sustancial para que se desarrollen diferencias morfológicas diagnosticables entre distintos linajes evolutivos (Gascon et al. 2000). A partir de esta premisa, las poblaciones *S. andinus capsalis* constituye una metapoblación lo suficientemente divergente de *S. andinus* para adquirir atributos morfológicos diagnosticables.

Evidencia morfométrica

La evidencia morfométrica que, a pesar de estar basada en pocos individuos, muestra una clara tendencia observada tanto en los resultados de los análisis

univariados como en los multivariados. Esta tendencia separa claramente a las poblaciones ecuatorianas de *Sylvilagus* (correspondientes a las poblaciones de *S. andinus* sensu stricto) de las poblaciones peruanas. Según los resultados de los análisis univariados se pudo observar que las poblaciones amazónicas que se distribuyen en latitudes más altas presentarían un mayor tamaño. Esto es particularmente interesante ya que, aumentando el número de muestras, podríamos corroborar si *Sylvilagus* presenta un patrón de tamaño asociado a su distribución latitudinal.

Enfoque biogeográfico

En la coloración del pelaje dorsal de las poblaciones de *S. a. capsalis* y *S. brasiliensis* s.l. distribuidos en la vertiente occidental y bosque tropical respectivamente, se puede ver reflejada la regla de Gloger (Rensch 1929) que propone que la coloración melánica se ve favorecida por la selección natural en hábitats tropicales, mientras que la coloración pálida en hábitats secos y fríos (Eppert et al. 2022, VanderWerf 2012, Delhey 2019).

En el análisis filogenético de caracteres cráneo-dentales, *S. a. capsalis* (=“andinus Perú”) resultó estar alejado del grupo “*brasiliensis*” s.l. (=“brasiliensis Perú”), y más emparentado con *S. andinus* (=“andinus Ecuador”) (Fig. 10). *S. andinus* ha sido reportada como una especie propia de los páramos ecuatorianos en altitudes que van desde los 3400 a 4900 m (Vallejo 2022); mientras que los especímenes peruanos han sido registrados desde los 1085 a 3580 m. Esto sugiere, hasta el momento, que *S. a. capsalis* se encuentran a menores altitudes que *S. a. andinus*; sin embargo, es necesario mayores muestreos a mayores altitudes para comprobarlo. La depresión de Huancabamba podría representar una barrera entre las poblaciones de *S. andinus* y *S. capsalis* como lo es en otras especies de plantas (Quintana et al. 2017) y otros mamíferos como las musarañas (Vivar et al. 1997).

Los registros de *S. andinus capsalis* en este estudio provienen de la vertiente occidental de los Andes y de los bosques interandinos del lado oriental. Estos, pese a estar separados por la Cordillera de los Andes, constituyen una sola región (Pacheco 2002). Este patrón de distribución ha sido comprobado también en otros mamíferos como roedores (Pearson 1982, Pacheco 2015), paucituberculados (Lunde & Pacheco 2002) y murciélagos (Koopman 1978). Probablemente, la depresión de Huancabamba sea utilizada como corredor para *S. capsalis* como ha sido sugerida para otras especies (Quintana et al. 2017, Torres-Carvajal et al. 2020, Patterson et al. 1992, Pacheco 2015).

Indudablemente, se hace necesario mayores estudios con herramientas moleculares que permitan dar un mayor soporte a la propuesta de la validez de *S. capsalis* y den a conocer el nivel de flujo génico en las poblaciones de ambos lados de los Andes.

VII. CONCLUSIONES

- En el Perú existen al menos dos especies de conejos silvestres: *S. andinus* y *S. brasiliensis* s.l., esta última forma parte del grupo “*brasiliensis*”.
- Los resultados morfológicos sugieren que las poblaciones peruanas de *S. andinus* tienen una mayor congruencia en los estados de carácter con el holotipo *S. capsalis* que con el holotipo de *S. andinus*.
- El análisis filogenético en este estudio indica que *S. capsalis* constituye un taxón válido a nivel subespecífico en base a evidencia morfológica y criterios biogeográficos.

VIII. RECOMENDACIONES

Se recomienda la ejecución de análisis moleculares a cada uno de los grupos aquí estudiados para comprobar la correcta categoría taxonómica. Asimismo, se recomienda la ejecución de estudios sobre su historia natural que incluyan colecta de muestras tanto al norte como el sur de la depresión de Huancabamba para determinar los límites de distribución entre las subespecies de *S. andinus*.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL, et al. 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99(1):1–14.

Cabrera A. 1913. Dos mamíferos nuevos de la fauna Neotropical. *Trabajos del Museo de Ciencias Naturales, Serie Zoológica* 9: 3–15.

Chapman JA, Flux JE. 2008. Introduction to the Lagomorpha. In: PC Alves, PC Ferrand, K Hackländer, eds. *Lagomorph Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-72446-9_1

Corbet GB. 1983. A review of classification of the family Leporidae. *Acta Zoologica Fennica* 174: 11–15.

Davis CM, Roth VL. 2008. The evolution of sexual size dimorphism in cottontail rabbits (*Sylvilagus*, Leporidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(1), 141–156.

de Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic biology* 56(6) 879–886.

- Delhey K. 2019. A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: Definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews* 94(4): 1294–1316. <https://doi.org/10.1111/brv.12503>
- Diaz S, Pacheco V. 2022. Confirmation of the occurrence of Andean cottontail, *Sylvilagus andinus* (Thomas, 1897) (Leporidae, Lagomorpha), in Peru. *Check List* 18(4): 867–873. <https://doi.org/10.15560/18.4.867>
- Diersing VE, Wilson DE. 2017. Systematic status of the rabbits *Sylvilagus brasiliensis* and *S. sanctaemartae* from northwestern South America with comparisons to Central American populations. *Journal of Mammalogy* 98(6): 1641–1656. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx133>
- Eppert AA, Botts RT, Mooring MS. 2022. Selección natural del melanismo en jaguar y tigrillo (Carnivora: Felidae). *UNED Research Journal* 14(S1): e3857. <https://doi.org/10.22458/urj.v14iS1.3857>
- Fostowicz-Frelik L, Meng J. 2013. Comparative morphology of premolar foramen in lagomorphs (Mammalia: Glires) and its functional and phylogenetic implications. *PloS one* 8(11): e79794.
- Gascon C, Malcolm JR, Patton JL, et al. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(25): 13672–13677.
- Gray JE. 1867. Notes on the skulls of hares (Leporidae) and picas (Lagomyidae) in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 3(20): 219–225.
- Grimwood IR. 1969. Notes on the distribution and status of some Peruvian Mammals 1968. Special Publication, American Committee for International Wildlife Protection 21: 1–86.

- Gureev AA. 1964. Зайцеобразные (Lagomorpha). Fauna SSSR Mammals (Млекопитающие) 3(10): 1–276.
- Hershkovitz P. 1938. A review of the rabbits of the andinus group and their distribution in Ecuador. Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 393: 1–15.
- Hershkovitz P. 1950. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 6: rabbits (Leporidae), with notes on the classification and distribution of the South American forms. Proceedings of the United States National Museum 100(3265): 327–375. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.100-3265.327>
- Hoffmann RS, Smith AT. 2005. Order Lagomorpha. Pp. 185–211. In: Wilson E, Reeder DE (Eds.) Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. 3rd edition. Vol. 1. The Johns Hopkins University Press, USA.
- Hoffmeister DF, Lee MR. 1963. Revision of the desert cottontail, *Sylvilagus audubonii*, in the southwest. Journal of Mammalogy 44: 501–518.
- Hoffmeister DF, Zimmerman EG. 1967. Growth of the skull in the cottontail (*Sylvilagus floridanus*) and its application to age-determination. American Midland Naturalist 78(1): 198–206. <https://doi.org/10.2307/2423380>
- Jiménez CF, Quintana H, Pacheco V, et al. 2010. Camera trap survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru. Revista peruana de biología 17(2): 191–196.
- Koopman KF. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. American Museum Novitates 2651: 1–33.
- Lacher TE Jr, Murphy WJ, Rogan J, et al. 2016. Pp. 62–121. Family Leporidae (hares and rabbits). En: DE Wilson, TE Lacher, RA Mittermeier, eds. Handbook

- of the mammals of the world. Vol. 6. Lagomorph and rodents I. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. 987 pp.
- Lunde DP, Pacheco V. 2003. Shrew opossums (Paucituberculata: Caenolestes) from the Huancabamba region of east Andean Peru. *Mammal Study* 28(2): 145–148.
- Maddison WP, Maddison DR. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03.
- Nelson EW. 1909. The rabbits of North America. *North American Fauna* 29: 1–314.
- Osgood WH. 1914. Mammals of an expedition across northern Peru. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 10(12): 143–185.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.2597>
- Pacheco V. 2002. Mamíferos del Perú. Pp. 503-550. En: G Ceballos y JA Simonetti, eds. *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico DF, Mexico. 582 pp.
- Pacheco V. 2015. Genus *Thomasomys* Coues, 1884. Pp. 617–683. En: JL Patton, UFJ Pardiñas, G D’Elia, eds. *Mammals of South America. Volume 2: rodents*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. 1335 pp.
- Pacheco V, Patterson BD. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural* 21: 5–81.
- Pacheco V, de Macedo H, Vivar, et al. 1995. Lista anotada de los mamíferos peruanos. *Occasional Papers in Conservation Biology* 2: 1–35.

- Pacheco V, Cadenillas R, Salas E, et al. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista peruana de biología* 16(1): 5-32.
- Pacheco V, Graham-Angeles L, Diaz S, et al. 2020. Diversidad y distribución de los mamíferos del Perú por departamentos y ecorregiones I. *Revista Peruana de Biología* 27 (3): 289–328. <https://doi.org/10.15381/rpb.v27i3.18356>
- Pacheco V, Diaz S, Graham-Angeles L, et al. 2021. Lista actualizada de la diversidad de los mamíferos del Perú y una propuesta para su actualización. *Revista peruana de biología* 28(4): e21019. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v28i4.21019>
- Patterson BD, Pacheco V, Ashley MV. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos* 21: 189–205.
- Patton JL, Conroy CJ. 2017. The conundrum of subspecies: morphological diversity among desert populations of the California vole (*Microtus californicus*, Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 98(4): 1010–1026.
- Pearson OP. 1982. Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos de Perú. Pp. 263–284. En: P Salina, ed. *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. Merida, Venezuela.
- Quintana C, Pennington RT, Ulloa CU, Balslev H. 2017. Biogeographic barriers in the Andes: is the Amotape—Huancabamba zone a dispersal barrier for dry forest plants?. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 102(3): 542–550.
- Rauco C. 2021. Caracterización espacio-temporal de los daños por conejo y mecanismos de gestión. En: R Mateo y C Gortázar, eds. 2021. *El Papel de la*

Caza en la Gestión de la Sobreabundancia de Especies Cinegéticas. Ediciones de la Universidad de Castilla-La Mancha.

http://doi.org/10.18239/jornadas_2021.30.00

Rambaut A. 2016. FigTree, version 1.4.3. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.

Rensch B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Gebrueder Borntraeger, Berlin.

RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development for R.

<http://www.rstudio.com/>.

Ruedas LA. 1998. Systematics of *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae) from southwestern North America. *Journal of Mammalogy* 79(4): 1355–1378.

Ruedas LA. 2017. A new species of cottontail rabbit (Lagomorpha: Leporidae: *Sylvilagus*) from Suriname, with comments on the taxonomy of allied taxa from northern South America. *Journal of Mammalogy* 98(4): 1042–1059.

Ruedas LA, Silva SM, French JH, et al. 2017. A prolegomenon to the systematics of South American cottontail rabbits (Mammalia, Lagomorpha, Leporidae: *Sylvilagus*): designation of a neotype for *S. brasiliensis* (Linnaeus, 1758), and restoration of *S. andinus* (Thomas, 1897) and *S. tapetillus* Thomas, 1913. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 205: 1–67.

Ruedas LA, Silva SM, French JH, et al. 2019. Taxonomy of the *Sylvilagus brasiliensis* complex in Central and South America (Lagomorpha: Leporidae). *Journal of Mammalogy* 100(5): 1599–1630.

<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz126>

- Schai-Braun SC, Hackländer K. 2016. Family Leporidae (hares and rabbits). Pp. 62–121. En: DE Wilson, TE Lacher, RA Mittermeier, eds. Handbook of the mammals of the world. Vol. 6. Lagomorph and rodents I. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. 987 pp.
- Serrano-Villavicencio JE, Bartoletti T, Bueno C. 2020. Mammals collected by Johann Jakob von Tschudi in Peru during 1838-1842 for the Muséum d'Histoire Naturelle de Neuchâtel, Switzerland. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais 15(3): 905-931.
<https://dx.doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i3.249>
- Silva SM, Ruedas LA, Santos LH, et al. 2019. Illuminating the obscured phylogenetic radiation of South American *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae). Journal of Mammalogy 100(1): 31–44.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy186>
- Soukup J. 1961. Materiales para el catálogo de los mamíferos peruanos. Biota 3: 240–276.
- Swofford DL. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version v. 4.0a169. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Tate GHH. 1933. Taxonomic history of the Neotropical hares of the genus *Sylvilagus*, subgenus *Tapeti*. American Museum Novitates 661: 1–10.
- Thomas O. 1882. On a collection of rodents from north Peru. Proceedings of the Zoological Society of London 50(1): 98–111.
- Thomas O. 1897. Descriptions of new bats and rodents from America. Annals and Magazine of Natural History (Series 6) 20(120): 544–553.
<https://doi.org/10.1080/00222939709487398>

- Thomas O. 1913. Notes on S. American Leporidae. *Annals and Magazine of Natural History (Series 8)* 11(62): 209–214.
<https://doi.org/10.1080/00222931308693309>
- Tirira D. 2007. *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 7. Quito.
- Torres-Carvajal O, Venegas PJ, Nunes PMS. 2020. Description and phylogeny of a new species of Andean lizard (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the Huancabamba depression. *South American Journal of Herpetology* 18(1): 13–23.
- Tovar A. 1971. Catálogo de mamíferos peruanos. *Anales Científico UNA* 9: 18–37.
- Trouessart EL. 1898. *Catalogus Mammalium Tam viventium quam fossilium*.
- Trouessart EL. 1905. *Catalogus Mammalium Tam viventium quam fossilium*.
- Tschudi JJ. 1845. *Untersuchungen über die Fauna Peruana: Ornithologie*. Scheitlin und Zollikofer, St. Gallen.
- Wilson DE, Reeder DM. 2005. *Mammals species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Vallejo AF. 2022. *Sylvilagus andinus* En: J Brito, MA Camacho, V Romero, et al., eds. *Mamíferos del Ecuador*. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
<https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Sylvilagus%20andinus>. Acceso 02/07/2022.

VanderWerf EA. 2012. Ecogeographic patterns of morphological variation in elepaio (Chasiempis spp.): Bergmann's, Allen's, and Gloger's rules in a microcosm. *Ornithological Monographs* 73(1): 1–34.

Vivar E, Pacheco V, Valqui MH. 1997. A new species of *Cryptotis* (Insectivora, Soricidae) from northern Peru. *American Museum Novitates* 3202: 1–15.

X. ANEXOS

Anexo 1. Especímenes examinados (con voucher) y mapeados (sin voucher) en este estudio.

***Sylvilagus andinus andinus* (n = 15):** ECUADOR: **Carchi:** Montufar, cerca de San Gabriel, 1 (Diersing & Wilson 2017); Montufar, a unas 5 millas al suroeste de San Gabriel, 1 (Ruedas et al. 2017). **Imbabura:** Pimampiro, slopes of the Chota Valley, 1 (Ruedas et al. 2017). **Pichincha:** Cayambe, near Cangagua, 9 (UMMZ 77072-73, 77075-80, 77082; Ruedas et al. 2017); Cayambe, W slope of Cayambé Mountain, 1 (NHMUK 1897.11.7.54, holotipo); Pichincha, Volcán Antisana, Cordillera Occidental, 1 (Ruedas et al. 2017). **Chimborazo:** Guano, W slope of Mt. Chimborazo, 1 (Ruedas et al. 2017). **Bolivar:** Guaranda, Sinche, 1 (Diersing & Wilson 2017). **Cañar:** Cañar, San Antonio, 1 (Diersing & Wilson 2017); Cañar, Andes of Ecuador, 1 (Diersing & Wilson 2017). **El Oro:** Chilla, Cordillera de Chilla, 1 (Ruedas et al. 2017). **Loja:** Guachanamá, Guachanamá, 1 (Diersing & Wilson 2017). PERÚ: **Piura:** Huancabamba, Canchaque, 1 (Diersing & Wilson 2017); Huancabamba, Paríamarca Alto, 1 (MUSM2 33); Huancabamba, Huancabamba, 1 (Diersing & Wilson 2017).

***Sylvilagus andinus capsalis* (n = 7):** PERÚ: **Amazonas:** Bongara, Chosgón, 2 (MUSM no catalogados). **Lambayeque:** Lambayeque, Sarismisa 1 (MUSM 34654); Ferreñafe, Cañaris, 1 (MUSM 55249). **Cajamarca:** Chota, Cerro La Paja (MUSM2 no catalogado); Cutervo, Cutervo, 1 (MUSM 2071); Chota, Bosque de Protección

Pagaibamba, 1 (Jiménez et al. 2010); Celendín, Hacienda Limón (Osgood 1914); Santa Cruz, 2 Km E Monteseco, 1 (MUSM 55796); Celendín, Santa Rosa de Milpo; 1 (MUSM 23173); San Pablo, Pacific slope of N Peru, 1 (NHMUK 1900.3.15.29, holotipo); San Pablo, El Civil, 1 (MUSM 55361); Cajamarca, CC.PP. Namora, 1 (MUSM 37972); Contumazá, Bosque Cachil, 1 (Anderson Solis obs.). **San Martín:** Mariscal Cáceres, Vista Florida PN Río Abiseo, 1 (MUSM 7507). **La Libertad:** La Libertad, Hacienda Llagueda, 2 (Osgood 1914); Sánchez Carrión, Sanagorán, 1 (MUSM 46735). **Ancash:** Pallasca, Quebrada Toldobamba Vivero Cumbal, 1 (MUSM 23254).

***Sylvilagus brasiliensis sensu lato* (n = 10):** PERÚ: **Huánuco:** Leoncio Prado, Aucayacu- Monzon, 1 (MUSM 809); Leoncio Prado, Río Huallaga, 1 (Hershkovitz 1950). **Junín:** Satipo, Río Tambo, 1 (MUSM 2079); Satipo, Catipiri, 1 (MUSM 35688). **Cuzco:** La Convención, Camisea San Martín, 3 (MUSM 14863-65); Quispicanchis, Quincemil, 1 (MUSM 2072); Quispicanchis, Cadena (Thomas 1913). **Madre de Dios:** Manu, Quebrada Aguas Calientes a 2.75 Km al Este de Shintuya, 1 (MUSM 16811); Manu, Maskoitania, 13.4 km NNW Atalaya, 1 (MUSM 19831).

Anexo 2. Valores de la prueba de Shapiro-Wilks de normalidad de datos. Valores estadísticamente significativos están resaltados. Estas medidas fueron posteriormente eliminadas y no fueron tomadas en cuenta para los análisis finales.

	W	Valor de P
GLS	0.918	0.061
NSL*	0.831	0.001
BZS	0.924	0.082
ZB*	0.872	0.007
ZL	0.936	0.146
DZ	0.971	0.709
BOB	0.924	0.080
WOC	0.951	0.314
LBU	0.950	0.290
WBU	0.969	0.668
IOB	0.919	0.064
HR	0.962	0.494
WR	0.949	0.283
LIF	0.958	0.421
WIF*	0.893	0.018
PAL*	0.897	0.022
CHO	0.957	0.398
BAC	0.932	0.121
AML	0.954	0.359
DL*	0.904	0.031
DTR	0.952	0.318
HD1	0.926	0.091
HD2*	0.906	0.034

Anexo 3. Matriz de caracteres para 10 especies de *Sylvilagus* y el grupo externo *Lepus californicus*. Esta matriz corresponde a las descripciones y codificación de los caracteres indicados en la Tabla 5.

Especie	i	ii	iii	iv	v	vi	vii	viii	ix	x	xi	xii	xiii	xiv	xv	xvi	xvii	xviii	xix	xx	xxi	xxii	xxiii	xxiv	xxv	xxvi	xxvii	xxviii	xxix	xxx	xxxi	xxxii	xxxiii	xxxiv	
<i>L. californicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. brasiliensis</i> s.s.	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	
<i>S. brasiliensis</i> s.l.	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	
<i>S. andinus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>S. capsalis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0/1	1	0/1	0	
<i>S. tapetillus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	0	
<i>S. dicei</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>S. nuttalli</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	
<i>S. cunicularius</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	
<i>S. palustris</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	?	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>S. floriandus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

