

**SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN Y ADAPTACIONES DE LOS CAENOLESTIDAE VIVIENTES
(MAMMALIA, MARSUPIALIA, PAUCITUBERCULATA)**

POR: BALTAZAR GONZÁLEZ CHÁVEZ

**TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES**

DIRECTORES:

DR. GABRIEL M. MARTIN

DR. FRANCISCO J. GOIN

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA, ARGENTINA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

2024



C I E M E P

"Si un joven naturalista comienza el estudio de un grupo de organismos bastante desconocido para él, estará perplejo para determinar cuales diferencias se deben considerar como específicas y cuales de variedades, ya que no conoce nada de la cantidad de variación propia del grupo. Esto muestra cuán común y frecuente existe variación. Pero si él centra su atención a una clase, en un lugar determinado, pronto se hará a la idea de como clasificar la mayoría de formas dudosas"

Charles. Darwin
On the Origin of Species

"Quizá yo solo sea un racionalista incurable, pero ¿no es la fascinación tan reconfortante como el consuelo? ¿No resulta inconmensurablemente más interesante la naturaleza por sus complejidades, por su falta de congruencia con nuestros deseos? ¿No resulta la curiosidad tan maravillosa y fundamentalmente humana como la compasión?"

Stephen Jay Gould
Ocho cerditos

DEDICATORIA

Quiero dedicarle esta tesis a mi familia; mi madre, mi abuela y mi hermano que me vieron partir y embarcarme en este proyecto, quizá sin conocer el detalle de lo que implicaba y la distancia que nos acontecería, pero sin una duda en sus ojos y su manera de brindarme apoyo. Mi madre, que a diario me dedicó un saludo, una canción, una frase, acompañándome en su generosa manera de amar. Mi madre que a la distancia se mantuvo tan cerca, con la tenacidad que la caracteriza y que vi mientras crecía, y que solo ahora entiendo el tipo de persona que se necesita ser para siquiera acercarse a la mitad de esa tenacidad. Dedico esta tesis también a mis amigos y amigas, familia extendida que forma el otro pilar de mi vida y que mas que nadie conocen a detalle las peripecias de este proyecto que ahora culmina.

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, Gabriel Martín y Francisco Goin quienes me acompañaron durante este proceso. Especialmente a Gabo con quien las incontables charlas acerca de la evolución de este singular grupo de marsupiales promovieron el interés y la curiosidad constante. Y a Pancho por sus incisivas charlas acerca de la evolución del orden en el contexto fósil, que conoce más que nadie a detalle y dieron luz a tantas partes de este trabajo.

A Bruce Patterson y Adam Ferguson del Field Museum of Natural History que permitieron tomar moldes de la dentición del material bajo su cuidado. Material que fue clave para la presente tesis. Estos moldes no los hubiera podido tomar sin la gran ayuda [y deliciosos cafés compartidos] de Akiko Shinya del Field, a quien agradezco por su paciencia, buen humor y hospitalidad.

A Bruce Patterson, Adam Ferguson, Robert Voss, Darin Lunde, María Alejandra Abello, Guillermo D'Elía, Darin Lunde, Don E. Wilson, Sergio Solari, Hugo López, Oscar Murillo, Santiago Burneo, Alejandra Camacho, Valentina Posse y Juan Pablo Carrera, curadores y curadoras y personal administrativo de las colecciones que me dieron acceso a revisar el material que forma el núcleo de observaciones de esta tesis.

A María Elena Soria, Sandra Hurtado, Ángela López, Ricardo Quiroga, Alejandra Pardo, Olmo Aguirre, Juliana Hoyos, Olga Bedoya, la familia Yanez y el incontable número de personas que de tantas maneras me ayudaron en los viajes y visitas a colecciones durante esta tesis.

A Daniela Arenas quien además de acompañarme en las peripecias compartidas de hacer un doctorado, me ayudó en parte de los análisis filogenéticos. A Sebastián Montoya amigo y compañero de ciencia quien me brindó su ayuda para análisis estadísticos y más.

A mi círculo más cercano; especialmente a Lu, compañera incansable que me apoyó durante este proceso y las largas jornadas de escritura y el “humor de tesis”, a mi madre, Zayiri, Male, Sebas, Fede y tantas otras amistades que en el vaivén del doctorado brindaron apoyo incondicional, de una u otra forma.

A Vladimir Rojas, Hugh Tyndale-Biscoe y Gabo que al inicio de mi carrera como biólogo me brindaron incentivo para estudiar la evolución de este particular grupo de animales.

Esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo de todas estas personas que de inicio a fin de este proceso me acompañaron en el desarrollo de la misma.

Finalmente, agradezco a CONICET por brindarme la beca doctoral con la que pude dedicarme de lleno a esta tarea de hacer ciencia y al CIEMEP (Esquel), mi lugar de trabajo durante estos años.

PREFACIO

En 2013, Vladimir Rojas, mi profesor de mastozoología en la Universidad del Valle (Cali), salió de su habitual estilo lacónico para dar clases y dedicó un particular y extendido tiempo a explicar la diversidad, aunque baja, supremamente interesante del orden de marsupiales Paucituberculata. Una fracción minúscula dentro de la diversidad actual de marsupiales, pero que acarrea una afinidad especial con los Andes, esa cadena montañosa que despliega su mayor diversidad en Colombia y que al norte, de sus más de 7.000 km de longitud en el continente, encuentra las condiciones únicas para incubar el singular ambiente donde estos, ya particulares animales, habitan: los páramos. Los páramos, el único ecosistema Andino de donde se conoce más de una especie del grupo. Como estudiante, mi atención se quedó fijada en este grupo y el de las musarañas de la familia Soricidae, con quien comparte ambientes y similitudes externas, aunque lejano filogenéticamente. Sin embargo, no fue si no después de que Vladimir nos enviara a leer para discutir el famoso trabajo de Kirsch (1977) “*The six-percent solution*” que decantó en mi el interés por este raro grupo de marsupiales. Instigado por la particular morfología de sus incisivos inferiores en forma de daga, que Kirsch sugería era adaptado para cazar de manera voraz crías de mamíferos, huevos de aves y cuanto se atravesara en su camino, pensé que este grupo no había recibido ni de cerca la atención que ameritaba. Así, las musarañas Soricidae pasaron a parecerme insulsas automáticamente, pues al lado de estos predadores diminutos, las musarañas -insectívoras en su mayoría- no estaban a la altura de semejante fenómeno de la evolución, de nuevo en mi ingenuidad pensé. Así es como me decidí a decirle a Vladimir que me guiara para hacer una tesis de pregrado sobre este grupo, haciendo hincapié en mi deseo de ir al campo a capturarlos en vivo, pues no me podía perder conocer de primera mano el comportamiento de depredación de estos animales y verlos en su ambiente natural.

Tras algunos tumbos, logramos hacer un plan para estudiar parámetros demográficos en un gradiente altitudinal de una de las especies del grupo. En mi interés por el grupo, preparándome con la curiosidad científica que surge al encontrar un tema que nos apasiona, empecé a buscar toda la información que existía del grupo, desde su primera mención en 1860 por Tomes, pasando por notas a pie de página respecto a problemas nomenclaturales, compilaciones en libros sobre su biología y cuánta información pude encontrar sobre sus representantes vivos. Para mi sorpresa, una larga lista de, en ocasiones también largas publicaciones, material disponible, al que me dediqué a leer y anotar cuidadosamente, pues la rigurosidad de Vladimir -y su memoria al parecer infalible para los detalles- me ejercía una especie de presión positiva a revisar el tema como quien se dispone a realizar una monografía. Así, terminando el 2013 y previo a iniciar trabajo de campo en 2014, había devorado la mayoría de trabajos que hablaban sobre sus especies vivientes.

Ya familiarizado con la literatura y habiendo realizado un par de campañas a páramos de la Cordillera Central en Colombia, durante el inicio de 2014 había colectado una cantidad considerable de materiales de este grupo. Sin embargo, adeudaba tomar datos para análisis de morfometría que me iban a permitir describir algunos parámetros morfológicos y demográficos de mi población de estudio. Aún familiarizándome con la forma en que la ciencia funciona entre colegas que aún no se conocen, y en la costumbrista verticalidad en que Colombia funciona para estas cosas, escribí un correo que derivaría, sin aún saberlo en esta tesis de doctorado. Escribí de la manera más formal un correo, iniciando con “*Buenas noches Doctor Martin*” y luego de la usual presentación de quien era el remitente, preguntaba “*Si tiene el tiempo y qué pena la molestia me gustaría saber si usted podría indicarme donde puedo encontrar una imagen de las medidas craneales que usted toma pues no la encontré en Osgood (1921) ni en Voss & Jansa (2003).*”. Nada me hubiera anticipado al sorpresivo desarrollo de dicha interacción en tan solo un par de semanas, pues del otro lado, Gabriel -que tenía tanta o más pasión por estudiar este grupo- leyéndome por vez primer el 3 de junio de 2014, y cortando con el costumbrismo colombiano de la verticalidad escribiendo “*antes que nada, podés*

llamarme Gabriel y obviar el Dr. Martin”, tras una correspondencia intensa, el 23 de junio del mismo año había comprado pasajes para Colombia y así realizar nuestra primera colaboración al estudiar el comportamiento de este grupo. En tan solo 20 días habíamos discutido rutas, temperatura y clima diario, cronograma de trabajo y un sin fin de minucias que luego me daría cuenta, hacen parte del detallista trabajo que Gabo hace en todo a lo que se aplica.

Con el respeto científico de no interferir con la toma de datos de mi proyecto de tesis de pregrado, planeamos una investigación simultánea pero en paralelo. Un año después, dándome tiempo para terminar mi tesis de pregrado, publicamos sobre el comportamiento en cautiverio del grupo. Por un lado, encontramos que el comportamiento voraz con sus dientes en forma de daga para apuñalar a sus presas, descrito en Kirsch, no era observable en nuestros estudios, y por el otro, era claro que sobre este grupo, lo que había era preguntas por responder. De aquí en adelante, la idea de realizar un proyecto de doctorado con Gabo para resolver las cuestiones básicas se fue consolidando, a lo largo de una correspondencia que llena más de 2000 correos (;algunos con más de 50 idas y vueltas!) en mi bandeja de entrada. Correspondencia en la que hemos discutido evolución, filosofía, ciencia, pero también música y viajes -ya que la fortuna de haber escrito ese correo el 3 de junio conllevó a esta larga y fructífera relación con Gabo, quien para mi orgullo, dirigió esta tesis. No solo trayendo consigo a Francisco Goin, a quién yo leía desde Colombia sin entender aún nada o casi nada de paleontología, como el gigante que es en este ámbito y quien le dio a esta tesis el atisbo de generalidades que en ocasiones intenté lograr, gracias a su mirada integradora; pero también Gabo, ejerciendo y ofreciendo honesta e incansablemente la tarea de ser un mentor en ciencia. A quien estoy profundamente agradecido y esta tesis es parte de su legado como mentor.

Volviendo al 2015, la decisión de realizar un doctorado de mínimo 5 años sobre este grupo era tentadora, pero como recién graduado de la carrera y con 23 años, pocas certezas se suelen tener en el tintero. Y es aquí donde mi fortuna en las correspondencias dio el toque final para decidirme. De nuevo, escudriñando entre las profundidades del mar de literatura científica, topé con un trabajo de 1980 sobre reproducción en este grupo, de Hugh Tyndale-Biscoe, eminencia en biología de marsupiales. Sin saber donde contactarlo, me dediqué a escribir correos que encontré en sus publicaciones más recientes e incluso a colegas suyos que en artículos recientes estaban como autores de correspondencia, pues al estar jubilado no encontraba un correo institucional. Así, sin vergüenza alguna escribí a un par de colegas suyos hasta que David Lindemayer tuvo la gentileza de rebotar mi correo al mismo Hugh. De esta correspondencia, no solamente tuve el placer de recibir el manuscrito que buscaba, si no de leer de primera mano otro apasionado por las particularidades de este grupo de marsupiales. Mi fortuna fue tal, que Hugh decidió, además de contarme su experiencia, enviarme en físico todo lo que tenía en su biblioteca personal sobre mamíferos de Colombia. Un gesto que significó mucho para mí, de recibir la atención de un científico en el culmen de su carrera al otro lado del mundo, depositando en un estudiante en formación su conocimiento y entusiasmo por el estudio de marsupiales. En medio de esta literatura, recibí la monografía de Osgood (1921) sobre *Caenolestes*, sin lugar a dudas el texto que más leí sobre este grupo.

Es así como de alguna manera, decantó en mí ya no solo el entusiasmo de estudiar un particular grupo de animales, si no también una especie de responsabilidad por haber contado con la confianza de Vlachó, Gabo y Hugh. Desde realizar una tesis de pregrado costosa económicamente por las largas campañas a campo, desde proyectos paralelos con Gabo mientras lográbamos el ingreso al doctorado, hasta las entusiastas charlas con Hugh sobre la biología de estos marsupiales en que el interés científico difuminaba cualquier diferencia cultural o de edad. Esta tesis es resultado de mi esfuerzo en canalizar de la mejor manera la mentoría de estas tres personas, con quien tuve la fortuna cruzarme en estos años de formación, y a quienes debo no solamente la motivación para llevarla a cabo si no la posibilidad misma de haberme inmerso en el reto que conllevó intentar desenmarañar la historia evolutiva de los representantes actuales de este grupo.

CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
PREFACIO.....	4
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10
CAPÍTULO I: TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES	12
INTRODUCCIÓN.....	12
Breve recuento historiográfico.....	12
Paucituberculata: un marco conceptual.....	14
Género <i>Caenolestes</i>	17
Género <i>Lestoros</i>	19
Género <i>Rhyncholestes</i>	20
Problema e hipótesis.....	21
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
Definiciones clave.....	23
Morfología y anatomía.....	24
Morfometría lineal y geométrica.....	26
Filogenia y taxonomía.....	32
Establecimiento de terminales e inclusión de taxones.....	32
Datos morfológicos y moleculares.....	33
Análisis filogenéticos.....	34
Contexto taxonómico actual.....	36
RESULTADOS.....	37
Familia Caenolestidae.....	37
Generalidades.....	37
Descripción de cráneo y mandíbula.....	40
Descripción de la dentición.....	62
Morfometría.....	68
Taxonomía y sistemática de la familia Caenolestidae.....	80
Grupos hipótesis.....	80
Recuento taxonómico.....	110
Resultados filogenéticos.....	171
DISCUSIÓN.....	184
Clado Caenolestidae y grupo corona.....	187
Clado <i>Lestoros</i> y <i>Rhyncholestes</i>	188
Clado <i>Caenolestes</i>	189
Clado <i>Caniventer</i> y <i>Convelatus</i>	189
Clado <i>Fuliginosus</i>	192
CONCLUSIONES.....	194
CAPÍTULO II: BIOGEOGRAFÍA DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES.....	195
INTRODUCCIÓN.....	195
Modelado de nicho.....	196
Análisis espaciales ecológicos.....	196
Análisis ambientales ecológicos.....	197
Biogeografía histórica.....	197
Objetivos e hipótesis.....	198
MATERIALES Y MÉTODOS.....	198
Ocurrencias y localidades.....	198
Áreas de distribución.....	198
Modelado de nicho.....	199
Presencias y pseudo-ausencias.....	199
Áreas de modelado.....	199
Variables ambientales.....	200
Ajuste y evaluación de los modelos.....	201

Nicho climático.....	202
Ecología y conservación.....	204
Dispersión y vicarianza.....	204
RESULTADOS.....	205
Ocurrencias.....	205
Áreas de distribución.....	206
Modelado de nicho.....	210
Nicho climático.....	229
Ecología y conservación.....	231
Dispersión y vicarianza.....	235
DISCUSIÓN.....	238
Nicho ecológico y distribuciones.....	238
Nicho climático.....	242
Ecología y conservación.....	243
Historia evolutiva en los Andes del Norte.....	245
CONCLUSIONES.....	248
CAPÍTULO III: ADAPTACIONES DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES.....	250
INTRODUCCIÓN.....	250
Evolución de caracteres.....	250
Método comparativo y modelos evolutivos.....	251
Caracteres ecológicos.....	252
Objetivos e hipótesis.....	252
MATERIALES Y MÉTODOS.....	253
Variables ecológicas.....	253
Masa corporal.....	254
Señal filogenética.....	256
Pruebas de hipótesis.....	257
Modelos evolutivos.....	257
RESULTADOS.....	261
Variables ecológicas.....	261
Masa corporal.....	261
Señal filogenética.....	266
Pruebas de hipótesis.....	272
Modelos evolutivos.....	276
DISCUSIÓN.....	279
CONCLUSIONES.....	283
CONCLUSIONES GENERALES.....	285
RECOMENDACIONES.....	286
LITERATURA CITADA.....	287
APÉNDICES.....	303
Apéndice I.....	303
Material reciente.....	303
Material fósil.....	307
Apéndice II.....	308

RESUMEN

Los Caenolestidae, únicos representantes vivos de los marsupiales del orden Paucituberculata, están incluidos en la superfamilia Caenolestoidea y, junto con Palaeothentoidea, representan los grupos principales del orden. Palaeothentoidea, el clado más diverso, presenta una gama variada de formas y hábitos alimenticios, conocido únicamente por especies extintas; mientras que Caenolestoidea, muestra menor especialización morfológica con una baja riqueza taxonómica y es conocido tanto de fósiles como actuales.

El estudio de su contraparte fósil ha sido más extenso. Dentro de estos grupos, Palaeothentoidea presenta una distribución geográfica más amplia respecto a Caenolestoidea, pero ambos con una historia evolutiva principalmente en la Patagonia. El registro fósil del orden va desde el Eoceno hasta el Plioceno Temprano, con Caenolestidae conocido desde el Mioceno Temprano al Plioceno Temprano. La distribución actual del grupo se limita a la cordillera de los Andes, mientras que sus fósiles provienen de localidades de la Patagonia, lo que hace de este grupo un interesante caso de estudio para comprender una historia evolutiva exclusivamente en América del Sur y la relevancia del levantamiento andino. Sin embargo, a la fecha no existe una revisión sistemática de su variación, taxonomía y biogeografía.

A pesar de que Bublitz (1987) estudió la taxonomía del grupo, lo hizo desde una perspectiva fenética y algunas de sus conclusiones han sido cuestionadas, mientras que otras no se han evaluado con métodos filogenéticos actualizados. La descripción de nuevas especies de *Caenolestes* ha ampliado el conocimiento de su variación morfológica y biogeografía, pero sin una revisión exhaustiva, gran parte de la evolución morfológica permanece sin explorar y algunas distribuciones de especies parecen contradecir el conocimiento actual sobre especies de alta montaña.

En este trabajo, revisé en detalle la morfología del grupo, especialmente la anatomía craneodental, fundamental para reconstruir su evolución. Tras examinar ejemplares de museo y realizar análisis morfométricos, identifiqué grupos y especies morfológicamente distintos, no considerados en la taxonomía previa, proponiendo una nueva clasificación sustentada en diferencias dentales, estructuras craneales inéditas y variaciones en tamaño y forma de forámenes, entre otros. Esto implicó un aumento en la riqueza taxonómica del grupo, que pasaría a componerse por 13 especies, en lugar de las siete previamente reconocidas. De estas, 11 especies pertenecen al género *Caenolestes*, dentro del cual tres grupos son diferenciables morfológicamente; el grupo *Caniventer*, *Convelatus* y *Fuliginosus*. Utilizando esta nueva taxonomía y caracteres identificados, actualicé la matriz de caracteres morfológicos más reciente del grupo (Abello et al., 2021) y generé hipótesis filogenéticas mediante métodos de parsimonia y máxima verosimilitud, combinando datos genéticos. Sobre las hipótesis más sólidas, discutí la evolución de los taxa y sus características en el contexto del grupo. Además, analicé la biogeografía del grupo en tres niveles: ecológico, de conservación e histórico. Los modelos de nicho indican, por un lado, que cada especie presenta particularidades

ecológicas asociadas a los lugares donde habitan y, por el otro, una limitación común de estas especies hacia elevaciones bajas, incluso para *R. raphanurus* (la única especie con presencia extra andina), lo que tiene implicancias en su dispersión y evolución. Los análisis de conservación demuestran que las áreas protegidas actuales no cubren adecuadamente la distribución de estas especies, las cuales están presentes en pocas o incluso una sola ecorregión. Los análisis históricos de reconstrucción de eventos mediante DIVA, evidencian un patrón de dispersión sur-norte para el género *Caenolestes*, que vinculo al levantamiento andino, surgencia de nuevos hábitats y cambios climáticos desde el Mioceno.

Finalmente, examiné la radiación adaptativa de los géneros y especies respecto a características ecológicas mediante métodos comparativos filogenéticos, revelando patrones evolutivos relacionados al clima. Dentro de estos, variables de precipitación en nodos profundos del árbol filogenético y de temperatura en nodos más recientes de su evolución, son los que mejor explican la diversificación de las especies actuales. Esta patrón evolutivo, además, está asociado a diferencias en tamaño corporal, con especies más pequeñas en hábitats más húmedos y fríos, inverso a la regla de Bergman. La señal filogenética fue baja para la mayoría de conjuntos de datos, sugiriendo una evolución morfológica con bajos niveles de selección. Esto encuentra también soporte en los análisis de modelos evolutivos a diferentes escalas que realizo aquí. En general, tanto los modelos evolutivos como las reconstrucciones estocásticas de peso corporal predicen en todos los casos un ancestro común del grupo dos veces más grande que la especie más grande actualmente registrada, coincidiendo con las reconstrucciones previas.

Estos análisis demuestran que la riqueza taxonómica es mayor de lo previamente reconocido, que los géneros representan linajes independientes y que *Caenolestes*, con su evolución reciente en los Andes, presenta especies ecológicamente particulares y geográficamente aisladas. Además, sugieren que el grupo proviene de un ancestro generalizado, divergiendo morfológicamente en los géneros actuales al parecer en un escenario sin presiones selectivas fuertes, permitiéndole colonizar los Andes y dividir el espacio climático y geográfico actual.

ABSTRACT

The Caenolestidae, the sole living representatives of the marsupial order Paucituberculata, belong to one of the two main groups within the order: Palaeothentoidea and Caenolestoidea. Palaeothentoidea, the most diverse clade, exhibit a varied range of forms and feeding habits, known only from the fossil record, while Caenolestoidea, less morphologically diverse, exhibits lower morphological specialization with low taxonomic richness and is known from both fossils and living species.

Extensive analysis of its fossil counterpart has been done, with Palaeothentoidea having a broader geographical distribution compared to Caenolestoidea, but both primarily having a history in Patagonia. The fossil record of the order spans from the Eocene to the early Pliocene, with fossil Caenolestidae known from the early Miocene to the early Pliocene. The current distribution of the crown group is limited to the Andes mountain range, while their fossils come from locations in Patagonia, making this group an interesting case study to understand an evolutionary history exclusively in South America and the relevance of the Andean uplift. To date, the group has been extensively reviewed for its fossil diversity but lacks a thorough review of the taxonomic and biogeographical variation within the crown group.

Although Bublitz (1987) studied the taxonomy of the crown group, it was approached from a phenetic perspective, and some of its conclusions have been questioned, while others have not been evaluated with updated phylogenetic methods. The description of new *Caenolestes* species has expanded the knowledge of their morphological variation and biogeography, yet without a comprehensive review, a significant part of the morphological evolution remains unexplored, and some species distributions seem to contradict current knowledge about high-altitude species.

In my research, I extensively reviewed the morphology of the group, especially craniodental data, fundamental for reconstructing its evolution. After examining museum specimens and conducting morphometric analyses, I identified morphologically distinct groups not considered in previous taxonomies, proposing a new classification based on dental differences, previously unrecorded cranial structures, and variations in the size and shape of foramina, among other features. This led to an increase in the taxonomic richness of the group, which now comprises 13 species compared to the previously recognized 7. Among these, 11 species belong to the genus *Caenolestes*, within which three groups are morphologically distinguishable: the *Caniventer*, *Convelatus*, and *Fuliginosus* groups. Using this new taxonomy and identified characters, I updated the matrix of the most recent morphological characters (Abello et al., 2021) and generated phylogenetic hypotheses using parsimony and maximum likelihood methods, combining genetic data. Based on the most robust hypotheses, I discussed the evolution of the taxa and their characteristics in the context of the crown group.

Furthermore, I analyzed the biogeography of the group at three levels: ecological, conservation, and historical. Niche models indicate that each species presents ecological peculiarities associated with their habitats, as well as a common limitation of these species towards lower elevations, even for *R. raphanurus* (the only extra-Andean species), which has implications for their dispersion and evolution. Overlap analyses demonstrate that current conservation areas inadequately cover the distributions of these species, which are restricted to a few or even a single specific ecoregion. Historical analyses, reconstructing events through DIVA, reveal a south-to-north dispersal pattern for the genus *Caenolestes*, linked to the Andean uplift, the emergence of new habitats, and climatic changes since the Miocene.

Finally, I examined the adaptive radiation of species to their environments using comparative phylogenetic methods, revealing climatic patterns related to precipitation in deep nodes of the evolutionary tree and temperature in more recent nodes of their evolution. These changes are also associated with differences in body size, with smaller species in wetter and colder habitats, contrary to Bergmann's rule. On the other hand, the phylogenetic signal was low for most datasets, suggesting morphological evolution with low levels of selection. This finding is also supported by evolutionary model analyses at different scales conducted here. Overall, both evolutionary models and stochastic reconstructions of body weight predict in all cases a common ancestor of the crown group twice as large as the largest species currently recorded, aligning with previous reconstructions.

These analyses demonstrate that taxonomic richness is greater than previously recognized, that the genera represent independent lineages, and that *Caenolestes*, with its recent evolution in the Andes, presents ecologically particular and geographically isolated species. Furthermore, they suggest that the group originated from a generalized ancestor, morphologically diverging into the current genera, seemingly in a scenario without strong selective pressures, allowing it to colonize the Andes and divide the current climatic and geographical space.

CAPÍTULO I: TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES

INTRODUCCIÓN

La historia sobre lo que se conoce de la familia Caenolestidae y sus integrantes ha sido recopilada en repetidas ocasiones, con mayor o menor detalle (Abello et al., 2021; Bublitz, 1987; Goin et al., 2016; Marshall, 1980; Martin, 2008; Patterson, 2015). En esta introducción me concentraré en lo que se ha publicado acerca de sus especies vivientes, ya que su contraparte fósil ha sido más ampliamente estudiada y recopilada (Abello, 2007; Abello et al., 2021; Goin et al., 2016; Marshall, 1980). En las siguientes secciones introductorias expondré brevemente la idea de que existe una paridad entre el interés en el grupo por su “potencial” de explicar la división entre los marsupiales americanos y los australianos y el volumen y diversidad de trabajos publicados sobre las relaciones de sus integrantes. Interés que, a medida que menguó o se resolvió hacia la hipótesis evolutiva actual (i.e., un linaje independiente y no intermedio dentro de los linajes de marsupiales vivientes), resultó en una disminución de la cantidad de estudios sobre el grupo. Este interés inicial sobre las relaciones con otros grupos de marsupiales y su resolución, sostengo aquí, llevó al actual estado de conocimiento limitado de sus integrantes vivientes, incluyendo aspectos básicos como sus relaciones sistemáticas (entre e intra géneros), su diversidad taxonómica y otros aspectos de su biología (e.g., ecología, biogeografía, adaptaciones). Aspectos sobre los cuales aportaré información a lo largo de esta tesis.

BREVE RECUENTO HISTORIOGRÁFICO

El descubrimiento de este grupo fue realizado por Tomes en 1860, quien tras revisar los mamíferos recolectados por el señor Fraser en Ecuador, encontró un pequeño mamífero de apariencia de musaraña, al cual por la más afortunada (y aún inexplicada) observación, reconoce su naturaleza no placentar: la presencia de un marsupio rudimentario (Tomes, 1860, p. 213). Afortunada porque esta observación clasificó de manera acertada el nuevo animal dentro de marsupiales, pero inexplicada porque ningún otro colector o revisor, en lo que restó de la historia del estudio de este grupo, ha logrado encontrar en otro individuo o en el material tipo dicho marsupio rudimentario. Luego de esta mención, Tomes (1863, p. 50-51) ofreció la primera descripción formal para el grupo, describiéndolo como un marsupial, sin referir opinión sobre las afinidades de este con otros marsupiales. Recién en 1895, con la descripción de la segunda especie conocida para la familia por Thomas (1895, p. 368), se reconoce la afinidad de este grupo con los fósiles de la familia Epanorthidae (nombre inválido incluido posteriormente en Paucituberculata) provenientes de Santa Cruz, que habían sido recientemente descritos por Ameghino (1894).

Debido a la gran novedad que representó el descubrimiento de especies recientes de un orden tan antiguo (situados en el Eoceno por F. Ameghino 1894), completamente desconocidos hasta la fecha y que presentaban caracteres particulares, pero a su vez afines a marsupiales americanos y australianos, llevó a Thomas a catalogar este suceso como uno de los eventos más importantes en la

mastozoología del momento (Thomas, 1895). Es así como, a pesar del poco material disponible, las primeras décadas de discusión sobre las relaciones filogenéticas de estos animales estuvo enfocada en las afinidades a nivel de orden y familia, y su relevancia respecto a la evolución de marsupiales americanos y australianos (Bensley, 1903; Broom, 1911; Dederer, 1909; Gregory, 1910). Incluso, muchos de estos estudios utilizaron los mismos ejemplares pero llegando a hipótesis contrarias en algunos casos: Paucituberculata más cercano a Poliprotodontia o Diprotodontia.

Hasta este momento y habiendo sido Caenolestidae reconocida como una familia válida de marsupiales con representantes vivos y fósiles del orden Paucituberculata (Trouessart, 1898), la riqueza conocida se limitaba a dos especies: *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863), cuya descripción se basó en un solo ejemplar (al parecer juvenil) y *C. obscurus* (Thomas, 1895), descrita a partir de ejemplares colectados en Colombia alrededor de la ciudad de Bogotá, pero que posteriormente fue sinonimizada bajo el nombre de *C. fuliginosus* por Bublitz (1987) y considerada como una subespecie de la misma (*C. f. obscurus*) (pero véase más abajo la discusión sobre este taxón). En los años posteriores, a principios del siglo XX y por un corto periodo de tiempo, tres especies de *Caenolestes* fueron descritas por Anthony (1921, 1924, 1923) basadas en colectas suyas y de G. H. Tate en Ecuador: *Caenolestes caniventer* Anthony, 1921, *Caenolestes tatei* (Anthony, 1923) y *Caenolestes convelatus* Anthony, 1924. De estas, *C. tatei* fue posteriormente sinonimizada con *C. fuliginosus* por Bublitz (1987). Entre tanto, con ejemplares recolectados en los alrededores de Machu Picchu por el naturalista Edmund Heller, un nuevo género y especie de la familia fue descrito como *Orolestes inca* (Thomas, 1917), cuyo nombre genérico cambió primero a *Cryptolestes* y finalmente a *Lestoros* Oesher (1934), debido a que estos dos nombres no estaban disponibles de acuerdo al código de nomenclatura zoológica. Finalmente, un nuevo género a más de 3000 km al sur fue descrito para la familia Caenolestidae: el género *Rhyncholestes* y su única especie *R. raphanurus* Osgood, 1924. Así, tras casi cinco décadas del descubrimiento de las primeras dos especies, en menos de dos décadas la riqueza de la familia pasó de dos a siete, ocupando de manera discontinua los Andes sudamericanos, continente al que se limita la historia evolutiva de este orden en su totalidad (Abello et al., 2018).

Durante este periodo inicial, especialmente las primeras cuatro décadas del siglo XX, numerosos trabajos fueron publicados sobre el grupo, incluyendo observaciones generales sobre su captura (Tate, 1931), estudios sobre su morfología y afinidades (Abbie, 1937; Dederer, 1909; Gregory, 1922; Lönnberg, 1921; Osgood, 1921), anatomía (Abbie, 1937; Baxter, 1935; Broom, 1926; Herrick, 1921; Obenchain, 1925) y un trabajo de revisión (Osgood, 1924). Diverso interés que, en su mayoría, buscó explicar el “tándem” de características morfológicas que presentan estos animales, e.g., una dentición inferior “gliriforme” o diprotodonte (con un par de incisivos procumbentes), junto con una dentición superior más afín a los marsupiales americanos (poliprotodonte). Aún más, otros caracteres como número reducido de mamas, morfología de las manos y patas, morfología espermática y caracteres postcraneales, generaron dudas sobre la afinidad de estos marsupiales con las formas americanas o australianas conocidas (Baxter, 1935; Biggers & DeLamater, 1965; Gregory,

1922; Lönnberg, 1921; Osgood, 1921). Sobre esta cuestión de las afinidades de los Paucituberculata con los demás órdenes de marsupiales, se centró la fase inicial del conocimiento del grupo y descontando los descubrimientos de nuevas especies, Osgood (1924) fue quizás el único durante esta etapa que discutió sobre las relaciones entre las especies vivientes.

En este sentido, la revisión de la evolución de los marsupiales australianos de Ride (1962) fue un punto de inflexión al recopilar evidencia de que la característica procumbente del primer incisivo inferior en los marsupiales australianos (i3) provenía de incisivos no homólogos a la presentada por los Caenolestidae (i1 o i2) (p. 299), siendo referido en adelante como “pseudodiprotodonte” (e.g., Goin et al., 2009), para diferenciarlos de los “reales” diprotodontes del clado australiano. Conclusión que consecutivamente sería apoyada por estudios serológicos que mostraban que Paucituberculata se diferenciaba tanto de los marsupiales australianos como de los americanos, al parecer habiéndose escindido del tronco principal de marsupiales antes de la división entre marsupiales australianos y demás marsupiales (Hayman et al., 1971; Kirsch, 1977).

A excepción de la descripción de dos nuevas especies (Albuja & Patterson, 1996; Ojala-Barbour et al., 2013) y un análisis taxonómico del grupo (Bublitz, 1987), el estudio de las especies vivientes de Paucituberculata se centró principalmente en su historia natural (Bublitz, 1983; González-Chávez et al., 2019; Martin & González-Chávez, 2016; Patterson et al., 1989; Kelt & Martínez, 1989), morfología y anatomía (Brito et al., 2022; González et al., 2020; Flores et al. 2015; Martin, 2008, 2013; Olivera, 2022), genética (Gallardo & Patterson, 1987; Hayman et al. 1971), distribución y conservación (Martin, 2011) y solo dos trabajos discutieron cuestiones taxonómicas específicas del especies individualmente (Martin, 2008, 2013). Evidenciando el viraje en interés por este grupo de un foco inicial en sus relaciones superordinales hacia a un foco más ecológico y descriptivo, que dejó de lado la indagación de las relaciones sistemáticas dentro del grupo, con excepciones como Ojala-Barbour et al. (2013) con la primera filogenia completa del grupo, Martin (2013) demostrando la diferenciación de *Lestoros* en cuanto a *Caenolestes* (contrastando la hipótesis de sinonimia de estos géneros adelantada por Bublitz (1980)) y finalmente la reciente revisión de Abello et al. (2021) que, aunque concentrada en fósiles, discute la relación filogenética de los géneros vivientes y sus autapomorfías.

Es así como, desde un punto de vista historiográfico, la gran diversidad de estudios sobre morfología y anatomía del grupo y sus caracteres compartidos con otros marsupiales estructuró la primera etapa de conocimiento del grupo. Foco que, una vez resuelto y despojando de poder explicativo para entender la escisión entre marsupiales australianos y americanos, desembocó en estudios descriptivos que dejaron de lado la pregunta base de cómo son las relaciones internas de los Caenolestidae vivientes, tema central de la presente tesis. Para esto, a continuación, presento una compilación de lo que se conoce acerca del grupo en cuanto a sus representantes vivientes.

PAUCITUBERCLATA: UN MARCO CONCEPTUAL

El fósil más antiguo conocido del orden proviene de la localidad La Barda (provincia del

Chubut, Argentina, Eoceno Temprano-Medio) (Goin et al., 2009) y, separando a los Paucituberculata basales (*Riolestes*, *Bardalestes*, *Evolestes*, *Fieratherium*), se han reconocido dos grandes linajes: Caenolestoidea y Palaeothentoidea. Sin embargo, es de notar que la inclusión de *Riolestes* dentro de los Paucituberculata ha sido discutida tanto desde el punto de vista morfológico (Beck 2023) como filogenético (Abello et al. 2018). La superfamilia Palaeothentoidea exhibe la mayor disparidad morfológica del grupo con un abundante número de especies y una amplia distribución geográfica, que abarca una distribución temporal desde el Eoceno Tardío al Mioceno Temprano/Medio (Abello et al., 2018; Engelman et al., 2017). La superfamilia Caenolestoidea, que incluye todos los representantes vivientes y algunos taxones extintos, tiene un origen estimado en el Eoceno Medio (Abello et al. 2018), con un amplio hiato sin fósiles conocidos. Dentro de esta superfamilia, el clado que agrupa los representantes vivientes, se estima que tiene un origen a partir del Oligoceno Tardío (ca. 25 ma) (Abello et al., 2018; Mitchell et al., 2014).

Los representantes vivientes de Caenolestidae están divididos en 3 géneros y 7 especies. El género *Caenolestes* Thomas, 1895, con 5 especies actualmente reconocidas: *C. fuliginosus* (Tomes, 1863), *C. caniventer* Anthony, 1921, *C. convelatus* Anthony, 1924, *C. condorensis* Albuja & Patterson, 1996 y *C. sangay* Ojala-Barbour et al. 2013; el género *Lestoros* Oehser 1934, con una única especie: *L. inca* (Thomas, 1917); y el género *Rhyncholestes* Osgood, 1924 con una única especie: *R. raphanurus* Osgood, 1924 (Figura 1). La variación morfológica ha sido estudiada en todos los géneros (González et al., 2020; Martin, 2013; Osgood, 1921); sin embargo las relaciones entre las diferentes especies y géneros del grupo permanece poco clara, y la única revisión taxonómica (Bublitz, 1987) fue previa a la descripción de dos nuevos taxones y no utilizó métodos filogenéticos.

Recientemente, diferentes análisis que han combinado datos de morfología y genética, han recuperado topologías alternativas, por ejemplo, con *Lestoros* como la especie hermana de los otros dos géneros (Beck et al., 2023) o *Lestoros* + *Rhyncholestes* formando un clado hermano a *Caenolestes* (Ojala-Barbour et al., 2013; Abello et al. 2021). Dos estudios han tratado las relaciones filogenéticas del grupo de manera exhaustiva. Ojala-Barbour et al. (2013) utilizó dos marcadores moleculares, citocromo oxidasa I (COI) y citocromo b (CYTB), junto con 36 caracteres morfológicos, para estudiar la sistemática del grupo. Estos autores encontraron algunas discrepancias entre sus análisis según el tipo de datos utilizados (moleculares o combinación de moleculares y morfológicos). Como resultado en común se encuentra la separación del clado *Lestoros* + *Rhyncholestes* como grupo hermano de *Caenolestes*, tanto para datos moleculares como para moleculares y morfológicos. Sin embargo, dentro de *Caenolestes* las relaciones recuperadas variaron según el conjunto de datos. Con los datos moleculares recuperaron dos clados, uno compuesto por *C. fuliginosus* + *C. convelatus* y el otro por *C. caniventer* + *C. sangay* (no incluyeron a *C. condorensis* por no contar con datos moleculares). Con la combinación de datos morfológicos y moleculares recuperaron a *C. convelatus* como la especie más basal del género *Caenolestes*, seguida de *C. fuliginosus* como grupo hermano del clado que incluyó al resto de las especies (*C. condorensis* + (*C. sangay* + *C. caniventer*)). Abello et

al. (2021), usaron 100 caracteres morfológicos en un contexto fósil amplio y los marcadores moleculares CYTB + COI (basados en la matriz de Ojala-Barbour et al. (2013), pero, además, usando la matriz en su forma de aminoácidos), encontrando mediante el uso de ambas fuentes de datos la misma topología que Ojala-Barbour et al. (2013) solo con datos moleculares. Además, recuperaron a *Lestoros* y *Rhyncholestes* como clado hermano del género *Caenolestes*, dentro del cual se recuperaron dos clados: por un lado, *C. fuliginosus* + *C. convelatus*; por el otro, *C. condorensis* + (*C. sangay* + *C. caniventer*). En el análisis solo con datos morfológicos, el clado compuesto por *Lestoros* + *Rhyncholestes* fue recuperado, pero las relaciones dentro de *Caenolestes* no fueron resueltas.

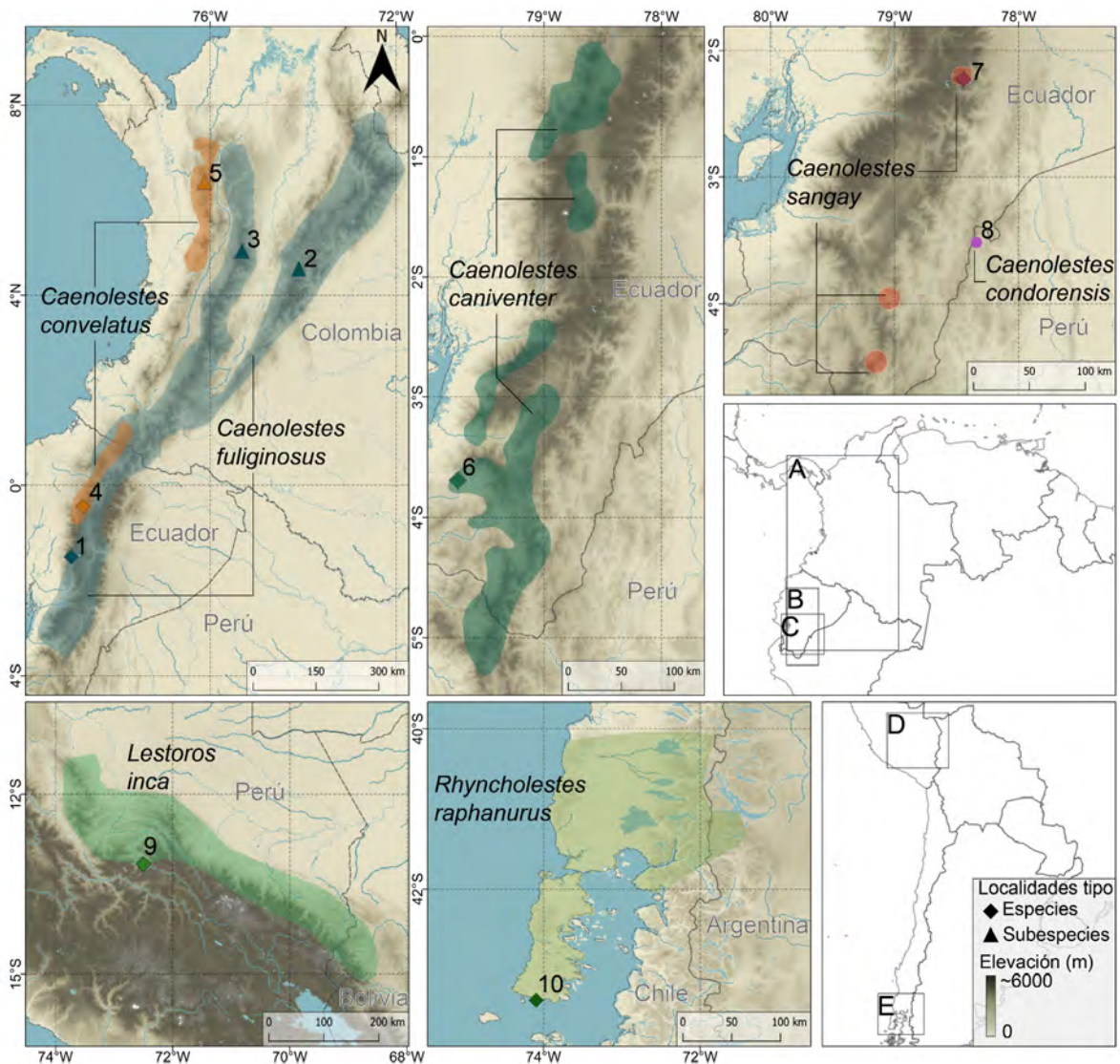


Figura 1. Rangos de distribución (áreas sombreadas) y localidades tipo de especies (rombos) y subespecies (triángulos) actualmente reconocidas de Caenolestidae. Los rangos provienen de las categorizaciones de la *International Union for the Conservation of Nature* (IUCN). Los números de las localidades coinciden con localidades tipo listadas en Contexto taxonómico actual.

Respecto a su distribución, los géneros se encuentran de manera discontinua a lo largo de la Cordillera de los Andes. Al sur, la especie *R. raphanurus* habita desde el nivel del mar hasta 1200 m aproximadamente, en Chile continental y en la isla de Chiloé, y en Argentina en una única localidad

conocida, en Puerto Blest, provincia de Río Negro (Martin, 2011; Vásquez-Ibarra et al., 2023). Más al norte, en Perú y Bolivia, la especie *L. inca* se distribuye desde el Valle de Urubamba, hacia el sur por la cara oriental de la Cordillera, con una única localidad conocida en Bolivia, en Llamachaqui, a 5 km NE de Pelechuco (Martin, 2013; Myers & Patton, 2007; Tarifa & Bernal, 1999). Finalmente, el género *Caenolestes* habita zonas medias y altas (~1800 a 4300 m s.n.m.) de los Andes desde el norte del Perú hasta el extremo occidental de Venezuela, incluyendo Ecuador y Colombia. *Caenolestes caniventer* tiene una distribución en el centro y sur de Ecuador hasta el norte del Perú; *C. condorensis* es conocida únicamente de una pequeña serie de individuos recolectados en su localidad tipo en la Cordillera del Cóndor, Ecuador, pero presumiblemente habiten también en Perú, ya que ésta es una localidad limítrofe entre estos países; *C. sangay* está distribuida en la Cordillera Oriental de Ecuador; *C. convelatus* tiene una distribución disyunta, con dos subespecies, *C. convelatus convelatus* en Ecuador y *C. c. barbarensis* en el norte de la Cordillera Occidental de Colombia. Finalmente, *C. fuliginosus* tiene una distribución continua y amplia que incluye la distribución de las tres subespecies, de las cuales no se conoce claramente los límites geográficos y va desde el volcán Cotopaxi en Ecuador, incluyendo la cara oriental de la Cordillera Occidental y la Cordillera Oriental, hacia el norte incluyendo toda la Cordillera Central y Oriental de Colombia hasta el límite con Venezuela en esta última (Patterson, 2015; Brown, 2004).

En cuanto a sus características externas, las especies vivientes de Paucituberculata se caracterizan por presentar una coloración del pelaje oscuro en tonos de gris o marrón, un hocico alargado, orejas prominentes (i.e., no reducidas como en otros grupos simpátricos, por ejemplo, musarañas del género *Cryptotis*) y ojos reducidos. La cola varía en largo, pero suele ser ligeramente mayor o menor a la longitud del cuerpo. La cola y patas son semidesnudas con escamas redondeadas. Las manos y patas presentan cinco dígitos, pero la posterior con un hallux notoriamente reducido. En general, su peso corporal varía entre 20 y 55 g, siendo las especies de *Caenolestes* relativamente más grandes que la de los otros géneros (Patterson, 2015). Respecto a su morfología, algunas de las características típicas de estas especies son el rostro alargado y generalmente grácil, cráneos de tamaño pequeño (largo máximo de cráneo < 36 mm), con vacuidades antorbitales normalmente desarrolladas e incisivos inferiores procumbentes (Patterson, 2015).

No se conocen fósiles o subfósiles de los géneros vivientes, pero existe un abundante registro fósil del orden, provenientes de formaciones desde el Eoceno Temprano al Mioceno Medio de Patagonia Argentina y Chilena, Brasil, Bolivia, Perú y Colombia (Abello et al., 2018, 2021; Goin et al., 2016; Marshall, 1980).

A continuación, presento un contexto sintetizado de lo conocido para cada género viviente y sus particularidades.

Género *Caenolestes*

Este género, en parte por su mayor riqueza taxonómica y en parte por ser el primero descubierto para el orden, ha sido el más estudiado. Entre sus especies, *C. fuliginosus* es la especie

más ampliamente distribuida del orden y con más información disponible. En el estado actual de conocimiento, las especies de *Caenolestes*, se propone, se diferencian de la de los demás géneros por la combinación de los siguientes caracteres morfoanatómicos: constricción postorbital indentada y en forma de U, primer incisivo inferior no en forma de pala, cúspide posterior del segundo y primer incisivos superiores presente y como una pequeña cúspula, y cuarto incisivo superior sin dicha cúspide y con el borde ventral liso, dP1 y dP2 de tamaño subigual y foramen infraorbital anteriormente dirigido (Abello et al., 2021; Timm & Patterson, 2007).

La variación morfológica del género es la más amplia dentro de la familia, tanto en tamaño como en diversidad de caracteres cualitativos. Por ejemplo, en adultos, sus medidas corporales como largo total de cuerpo y cola varían desde 200 mm hasta 276 mm, su peso puede ir desde 20 g a 53 g, y la longitud cóndilo-incisivo del cráneo varía entre 27,6 mm a 37,6 mm (Albuja & Patterson, 1996; González-Chávez et al., 2019; Ojala-Barbour et al., 2013; Osgood, 1921; Patterson, 2015). Respecto a sus caracteres externos, existe variación entre sus especies respecto al pelaje, pudiendo presentar o no contraste dorso ventral en coloración o presencia de puntos blancos en el pecho; respecto al cráneo, las vacuidades anteorbitales abiertas o cerradas y hay diferencias en el desarrollo del foramen suprameatal; en cuanto a la dentición, los incisivos superiores pueden presentar o no presentar cúspides accesorias, entre otros (Abello et al. 2021; Ojala-Barbour et al. 2013).

La distribución del género se restringe a rangos medios a altos de elevación del norte de los Andes, en Perú, Ecuador, Colombia y occidente de Venezuela, entre los 1100 m (*C. convelatus convelatus*) y más de 4100 m (*C. fuliginosus fuliginosus* y *C. convelatus barbarensis*) (Patterson, 2015). El taxón más austral del género, *C. caniventer* llega hasta los 6° S, aproximadamente, al sur de la depresión de Huancabamba en Perú, mientras que el taxón distribuido más al norte, *C. fuliginosus obscurus*, llega hasta los 7° N, aproximadamente, en Colombia y Venezuela, en la Cordillera de Tama (Patterson, 2015). Estos taxa ocupan variados hábitats, desde bosques húmedos y de niebla a subpáramos y páramos húmedos en todas las vertientes de la Cordillera de los Andes (Patterson, 2015; Timm & Patterson, 2008).

En cuanto a su reproducción, se conoce relativamente poco. Se ha estudiado la anatomía del sistema reproductivo de hembras y machos del género (Baxter, 1935; Brito et al., 2022; Osgood, 1921) y la morfología espermática (Biggers & DeLamater, 1965). Recientemente, se describió el primer embrión conocido para el orden, proveniente de la especie *C. fuliginosus* (González et al., 2020). En general, machos reproductivos (bajo la evidencia de un epidídimo engrandecido) y hembras con tejido lactante se han capturado durante todo el año; los machos sin ningún patrón temporal aparente y las hembras al parecer con dos picos reproductivos, uno entre abril y mayo, y otro entre noviembre y diciembre (González et al., 2020; González-Chávez et al., 2019; Tyndale-Biscoe, 2005). El tamaño de camada parece estar limitado por el número de mamas (n=4) disponibles en la hembra (González et al., 2020; Kirsch & Waller, 1979) y se desconoce su comportamiento en cuanto a la camada (i.e., nidífugas o nidícolas).

Respecto a su ecología, se ha observado que son principalmente escansoriales y hábiles trepadores (Bublitz, 1983; Kirsch & Waller, 1979; Martin & González-Chávez, 2016). Su dieta es principalmente animalívora, compuesta de ranas, planarias, insectos, entre otros, y también son carroñeros oportunistas (Barkley & Whitaker, 1984; Martin & González-Chávez, 2016). Son principalmente nocturnos y, en cautiverio, cuando múltiples individuos son puestos juntos, forman grupos para descansar (Martin & González-Chávez, 2016). La abundancia relativa está sesgada a un mayor número de machos en general y se ha observado un aumento en abundancia durante la transición seca a lluviosa en Colombia, pero más datos son necesarios para conocer si esto es una característica de la especie, ya que esta información proviene de estudios puntuales y de solo dos localidades (González-Chávez et al., 2019; Lopez-Arevalo et al., 1993). Las especies de *Caenolestes* son frecuentemente atrapadas junto con roedores de los géneros *Thomasomys*, *Microrzomys*, *Chilomys*, *Akodon*, *Oryzomys*, *Nepheleomys*, *Rhipidomys*, *Heteromys* y *Reithrodontomys* y, comúnmente, junto con individuos del género de musarañas *Cryptotis* y marsupiales del género *Marmosa* y *Marmosops* (Barnett, 1991; Brito, Tinoco, et al., 2022; González-Chávez et al., 2019; Lopez-Arevalo et al., 1993; González & Martin, datos inéditos).

Hasta recientemente, lo que se conocía sobre su comportamiento provenía de observaciones fortuitas (Bublitz, 1983; Kirsch & Waller, 1979; Lönnberg, 1921; Tyndale-Biscoe, 1980). Martin & González (2016) estudiaron el comportamiento de 17 individuos de *C. fuliginosus centralis* en cautiverio, describiendo patrones estereotipados de alimentación, aseo y descanso, locomoción y comportamiento agonístico. *Caenolestes fuliginosus*, como otros marsupiales americanos (Martin & Sauthier, 2011; Niño-Reyes et al., 2020), utiliza las patas delanteras para manipular su alimento y como contra fuerza para desgarrar pedazos de elementos grandes (e.g., cadáver de ratón). Respecto al aseo, utiliza su lengua directamente sobre el pelaje y saliva sobre las patas delanteras para acicalar cabeza y cuello. En cautiverio, forma grupos de descanso con individuos congéneres pero no con roedores, aunque se desconoce si este comportamiento se replica cuando no está en cautiverio. A diferencia de otros marsupiales en cautiverio, *C. fuliginosus* no utilizó materiales puestos a su disposición para armar nidos o refugios (Martin & González-Chávez, 2016; Martin & Sauthier, 2011).

Género *Lestoros*

Descrito a partir de una serie grande de ejemplares colectados en el valle de Urubamba (n=18), Machu Picchu (Perú), *Lestoros* fue identificado como externamente muy similar a *Caenolestes*, con algunos caracteres diagnósticos de la dentición premolar y el cráneo. En específico, la forma diferente del último incisivo de la serie superior, la doble raíz del canino superior en ambos sexos, la reducción del primer premolar superior, la presencia de nasales “inflados” y la base alta del cigoma anterior lo separan de *Caenolestes* fácilmente (Martin, 2013; Osgood, 1921; Thomas, 1917, 1920).

Se ha estudiado la variación morfológica de la única especie hasta ahora aceptada para el género, *L. inca*, la cual representa, por lo tanto, la variación del género (Martin, 2013). Su longitud total varía de 191 mm a 245 mm contando la longitud de la cola, su cráneo presenta una longitud

máxima entre 27,86 mm a 32,36 mm y su peso varía entre 20 a 35 g (Patterson, 2015; Martin, 2013). Se registró dimorfismo sexual en medidas externas y, para algunas localidades, en medidas craneodentarias (Martin, 2013).

Su distribución se restringe al sur del Perú y una única localidad al norte de Bolivia, desde los ~13° S en Perú hasta los ~15° S en Bolivia, cerca al límite norte con Perú, en la zona de Llamachaquí a 3600 m s.n.m. (Tarifa & Bernal, 1999). Esta especie habita bosques enanos y pajonales de altura en la vertiente oriental de los Andes peruanos y bolivianos, en elevaciones entre los 2000 m a 3700 m (Patterson, 2015; Martin, 2013).

En cuanto a su reproducción, se conoce poco. Hembras lactantes han sido capturadas en noviembre y marzo. A diferencia de *Caenolestes*, una quinta mama abdominal ha sido registrada en algunas hembras de este género (Patterson, 2015).

Esta especie ha sido abundantemente capturada en el ecotono entre bosques enanos de altura y pajonales (Myers & Patton, 2007), y se conoce como hospedadora de diferentes parásitos entre los que se incluyen el piojo *Cummingsia maculata* y el nemátodo *Pterygodermatites hymanae* (Jiménez & Patterson, 2012; Timm & Price, 1988).

Género *Rhyncholestes*

El género *Rhyncholestes* y su única especie actualmente reconocida, *R. raphanurus*, ha sido objeto de una revisión (Patterson & Gallardo, 1987) y su variación morfológica ha sido estudiada recientemente (González et al., 2020). Bublitz (1987) propuso en su revisión taxonómica que este género se dividía en dos especies: *R. raphanurus* restringida a la isla de Chiloé y *R. continentalis* representando las poblaciones continentales. Sin embargo, esta hipótesis fue rechazada inicialmente por Martin (2008) y recientemente también por otros autores (González et al. 2020; Olivera et al. 2022). Este género presenta un cráneo de rostro particularmente delgado y alargado, comparado con el de otros géneros de la familia, *Lestoros* y *Caenolestes*. Los incisivos superiores (excepto el primero) presentan dos cúspides conspicuas, de las cuales la anterior es más grande y en forma de cuchilla y la posterior más pequeña y curva, separadas la primera de la segunda por una muesca profunda. Presenta dimorfismo en la forma del canino, similar a *Caenolestes*, con machos de caninos grandes, curvos, cónicos y unirradiculares y hembras con caninos premolariformes con doble raíz, de sección transversal alargada (González et al. 2020; Patterson & Gallardo, 1987). Exteriormente y comparado con los otros géneros de la familia, el pelaje de este género es relativamente más largo, sedoso y sin contraste dorso ventral de color. La cola es más corta y presenta acumulación estacional de grasa, como adaptación a los climas en donde habita (Martin, 2011; Patterson & Gallardo, 1987).

Su variación morfológica fue recientemente estudiada (González et al., 2020), encontrándose una amplia variación poblacional, aunque sin distinciones morfológicas o morfométricas entre las poblaciones de la Isla Chiloé y las continentales. Su tamaño corporal, incluyendo el largo de la cola, varía de 215 mm a 159 mm, mientras que el largo máximo del cráneo va desde 35,2 mm a 30 mm. A diferencia de la forma del canino, no se ha encontrado dimorfismo sexual en medidas externas o

cráneodontarias (González et al., 2020; Patterson & Gallardo, 1987).

Rhyncholestes se distribuye en Chile y Argentina, principalmente en la región de la Selva Valdiviana, entre los 40° S y los 43° S de latitud, con una sola localidad conocida para la Argentina (Martin, 2011; Vásquez-Ibarra et al., 2023). Recientemente, estudios de trampas cámara en Chile ampliaron la distribución norte de este género (Vásquez-Ibarra et al. 2023), en áreas anteriormente predichas por modelos de nicho (Martin, 2011). A su vez, estos modelos sugieren requerimientos ecológicos específicos respecto al tipo de bosque en que suelen encontrarse. Su distribución altitudinal varía desde 0 m a los 1200 m s.n.m., con un pico de abundancia cercano a los 500 m (Patterson et al., 1989).

Rhyncholestes es el único género de la familia con número elevado de mamas, presentando siete en total divididas en un conjunto de cinco mamas abdominales y dos anteriores (Patterson et al., 1989). Hembras lactantes han sido capturadas en la localidad de La Picada durante el verano (Enero-Marzo), mientras que machos con testículos escrotales han sido capturados durante todo el año (Meserve et al., 1982).

En cuanto a su ecología, esta especie parece estar restringida a hábitats de bosques lluviosos templados en la ecorregión Valdiviana de Chile y Argentina (Martin, 2011; Patterson & Gallardo, 1987). Esta especie ha sido atrapada junto a géneros de mamíferos pequeños terrestres como *Geoxus*, *Abrothrix*, *Oligoryzomys*, *Loxodontomys*, *Irenomys*, *Aconaemys* (Osgood, 1924, 1943; Merserve et al., 1982).

PROBLEMA E HIPÓTESIS

Debido al temprano interés en temas filogenéticos del grupo a nivel supraordinal y al relativamente bajo número de ejemplares (a excepción de la serie de *L. inca* de Edmun Heller), mucha información fue producida respecto a características morfológicas y las implicancias que estas tenían en la filogenia de los marsupiales. Sin embargo, este mismo interés provocó que temas de base, como la taxonomía y las relaciones intrafamiliares, tuvieran comparativamente mucha menos atención e información. La última revisión taxonómica del grupo (Bublitz, 1987) fue realizada en un contexto fenético no sistemático y muchas de sus conclusiones han sido refutadas por subsiguientes estudios, incluyendo la separación de *Rhyncholestes* en dos especies, la separación de *Lestoros* en dos especies y la pertenencia de *Lestoros* al género *Caenolestes* (González et al., 2020; Martin, 2013). Por otro lado, hipótesis supraespecíficas acerca de la presencia de grupos diferentes dentro de *Caenolestes* (Anthony, 1924) han pasado prácticamente desapercibidas, estudiadas directamente solo por Ojala-Barbour et al. (2013).

Esta falta de información acerca de sus relaciones taxonómicas intrafamiliares, toma mayor relevancia en el contexto del género *Caenolestes* que habita zonas de gran variación geográfica tanto altitudinal como de hábitats en la región altoandina y de páramos de los Andes del norte, con una alta diversidad biológica y tasas evolutivas, incluyendo grupos como aves, insectos y pequeños mamíferos (Brito et al., 2022; Flantua et al., 2019; Madriñán et al., 2013). Sin embargo, aunque *Lestoros* y

Rhyncholestes han sido taxonómicamente revisados (González et al., 2020; Martín, 2013), sus relaciones filogenéticas y variación en el contexto entero de la familia es susceptible de nuevas interpretaciones a la luz de una revisión completa incluyendo a *Caenolestes*.

Resulta indispensable, entonces, una revisión sistemática, completa y actualizada que tenga en cuenta la variación en las especies extintas y de representantes de taxones vivos, tal que permita comprender la historia evolutiva a diferentes niveles. Desde las relaciones entre especies, como de géneros y entre grupos del orden.

Los objetivos de la presente tesis son:

- Revisar la sistemática y taxonomía de los representantes vivos del orden Paucituberculata (Capítulo I).
- Explorar los patrones biogeográficos, ecológicos e históricos del orden en el contexto de los Andes (Capítulo II).
- Estudiar la radiación adaptativa de este grupo a los ambientes en los que se encuentran, a través de sus características morfológicas (Capítulo III).

Por todo lo anterior, la hipótesis de trabajo del presente capítulo y que a su vez guiará los capítulos posteriores es:

- Los Caenolestidae vivos representan un clado monofilético, conformado actualmente por tres géneros: *Caenolestes*, *Lestoros* y *Rhyncholestes*.

A partir de esta hipótesis, y teniendo en cuenta la falta de información sobre la variación morfológica del grupo, en especial para el género *Caenolestes*, la siguiente hipótesis subsidiaria guiará el trabajo específico de los géneros:

- Los géneros de la familia Caenolestidae representan linajes monofiléticos
- Existe una mayor diversidad taxonómica previamente no reconocida

MATERIALES Y MÉTODOS

Para este trabajo revisé material de los ejemplares disponibles tanto en colecciones secas como húmedas de Caenolestidae. Además, revisé otros marsupiales de los órdenes de marsupiales americanos Didelphimorphia y Microbiotheria incluidos como grupos externos en los análisis sistemáticos (Apéndice I). En cuanto a fósiles, revisé material de Paucituberculata incluyendo especies basales, Palaeothentoidea y Caenolestoidea (ver abajo). Este estudio incluye información de especímenes de las siguientes colecciones mastozoológicas y paleontológicas: **Argentina:** Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Universidad San Juan Bosco de la Patagonia (LIEB-UNSJBP), Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” (MEF), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MLP); **Chile:** Universidad de Valdivia (UACH); **Colombia:** Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV), Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA), Instituto de Ciencias Naturales (ICN); **Ecuador:** Colección de Mamíferos de la Pontificia Universidad

Católica del Ecuador (PUCE), Museo de Mamíferos de la Universidad Politécnica Nacional del Ecuador (M-EPN); **Estados Unidos:** American Museum of Natural History (AMNH), Field Museum of Natural History (FMNH), National Museum of Natural History (NMNH-SI); **Inglaterra:** British Museum of Natural History (BMNH). Otra información de los ejemplares revisados se encuentra en el Apéndice I.

DEFINICIONES CLAVE

Para esta tesis, las siguientes definiciones y conceptos serán usados para guiar el trabajo y poner a prueba las diferentes hipótesis anteriormente enunciadas:

Linaje: línea única y directa de ancestría y descendencia (de Queiroz, 1998)

Especie: uso aquí el concepto filogenético de especie (Cracraft, 1983) también referido como el “método diagnóstico”. Una especie es el grupo reconocible más reducido de organismos individuales que comparten un mismo patrón de ancestría y descendencia. Para aplicar este concepto, utilizo el *criterio de diagnosticabilidad*: es necesario que las entidades identificadas como especies presenten “combinaciones únicas de caracteres tanto primitivos como derivados” (Cracraft, 1983:170).

Caracteres: atributos que no varían entre organismo de edad, sexo y otros estados ontogenéticos comparables (Nixon & Wheeler, 1990).

Variación y variabilidad: uso el término variación para definir diferentes estados de caracteres entre diferentes taxones. Uso el término variabilidad para definir la variedad de estados (generalmente continuos o de grado) de un carácter dentro de una misma especie (Yablokov, 1974).

Neomórfico e isomórfico: uso aquí estos términos para referirme a la forma divergente (neo-) o no divergente (iso-) en una serie de estructuras subiguales. Por ejemplo, los incisivos superiores I2-5, suelen ser isomórficos en Didelphidae, pero en Paucituberculata (excluyendo el I5 que está ausente), el I4 es neomórfico respecto a I2-3 en *Lestoros* pero isomórfico en *Rhyncholestes*. Notar también que en esta definición no asumo estados plesio o apomórficos.

Grupos hipótesis: una parte clave en trabajos taxonómicos y sistemáticos, tanto con taxa fósiles como recientes, es el establecimiento de límites entre especies. Especialmente en grupos de morfología similar y poco estudiados, con gran solapamiento morfológico y morfométrico como los Paucituberculata vivientes (Patterson, 2015). En este sentido, el establecimiento de grupos hipótesis mediante el criterio de especies arriba establecido, puede ser comparado al concepto de unidad operacional taxonómica (OTU, por sus siglas en inglés). Para estudios basados principalmente en morfología, y a diferencia de métodos de coalescencia y establecimiento algorítmico de límites de especies mediante árboles de genes (Douglas & Bouckaert, 2022), dicha definición recae en la capacidad del taxónomo y la información disponible acerca del grupo para establecer dichos límites entre grupos y poner a prueba su validez como especies (Zachos, 2016). Esto es clave para estudios filogenéticos basados principalmente en matrices morfológicas en sus análisis y con limitada información molecular, dado que tanto el establecimiento de grupos, especies, caracteres y sus estados afecta los resultados sistemáticos (Yu et al. 2021; Brocklehurst & Benevento, 2020, Zachos, 2016,

Sereno 2007). El caso de Paucituberculata es particular, con un gran registro fósil estudiado ampliamente, pero restringido al material disponible, principalmente dentición (Abello et al., 2021; Goin et al., 2016).

En este trabajo, el establecimiento de grupos hipótesis sigue la metodología de Martin (2013), replicada en otros trabajos y para otros grupos (do Prado & Percequillo, 2018; González et al., 2020). Esta metodología consiste en el estudio de la variabilidad desde las localidades tipo, incluyendo progresiva y comparativamente ejemplares de otras localidades cercanas para entender la variación de los taxa, estableciendo así un orden de comparación geográfico. Este método permite establecer grupos hipótesis u OTUs, que fueron la base de los análisis aquí empleados y que se condice con el concepto de especie y criterio de diagnosticabilidad que uso aquí.

Finalmente, para investigar y establecer la propuesta taxonómica del grupo utilizo la llamada *Open Nomenclature* (Nomenclatura Abierta), especialmente para taxa con afinidades dudosas o material muy limitado (Sigovini et al., 2016). En este caso, previo a la propuesta final de taxonomía actualizada usaré *sensu stricto* (s.s.) para hablar de una especie y su variabilidad intraespecífica restringida a la localidad tipo (variabilidad intrapoblacional), usaré *sensu lato* (s.l.) para referirme a una especie y su variación bajo la taxonomía actualmente aceptada (variación geográfica). Finalmente, grupos de individuos que por sus particularidades o limitada muestra no pudieron ser asignados a ninguna especie serán incluidos como *confer* (*cf.*) para señalar comparación con el taxón conocido más similar e *incertae sedis* cuando individuos son asignables a dado taxón bajo la diagnosis actual, pero presenta incongruencias biogeográficas o particularidades no resueltas durante este estudio.

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA

Para nomenclatura y homología de huesos del cráneo, mandíbula y forámenes sigo a Wible (2003). Para nomenclatura de nervios, venas y arterias sigo a Evans & Miller (2013) y Wible (1990). Para nomenclatura y homología de cúspides y estructura dentales sigo a Abello (2013) (Figura 2). Para la homología dental sigo a Lockett & Hong (2000); para la designación de dientes, letras mayúsculas refieren a dentición superior y minúsculas a inferior (e.g., M1: primer molar superior; m1, primer molar inferior). La fórmula dental asumida para este grupo es: I4/C1/P3/M4 y i1/ui4/p2/m4, donde I/i son incisivos, C/c son caninos, P/p son premolares (incluyendo deciduos a los que me refiero aquí, por ejemplo, como dP2/dp2), M/m son molares y ui son dientes unicuspidales, llamados *incisor-like* por Martin (2013) o *unicuspid* por Lockett & Hong (2000). Esto último debido a que no es clara la homología para los dientes inferiores entre el primer incisivo procumbente y el primer premolar diferenciable (dp2) (Abello, 2013; Lockett & Hong, 2000; Martin, 2013). La nomenclatura de almohadillas de las manos y patas sigue a Martin (2019).

La metodología de estudio consistió en una revisión exhaustiva y detallada de la morfología de ejemplares tipo y topotipos (i.e., misma localidad que el tipo) de acuerdo a análisis de variación previos del grupo (González et al., 2020; Martin, 2013; Osgood, 1921, 1924). Se utilizaron

principalmente caracteres cráneo-mandibulares y dentarios. A partir de aquí, se utilizaron las distribuciones actualmente conocidas de las especies para estudiar otras poblaciones con múltiples especímenes colectados para establecer la variabilidad de caracteres observados en el tipo y serie tipo (nivel poblacional), respecto a las demás poblaciones de la especie (nivel geográfico). Finalmente, incluí las observaciones de ejemplares de localidades únicas o por fuera de las distribuciones conocidas asignándoles una identidad provisoria; en este caso la pertenencia a uno u otro grupo hipótesis (ver abajo). Esta metodología se basa en el principio de diagnosticabilidad (ver Definiciones clave), empleado para delimitar los grupos de individuos para los grupos hipótesis que fueron usados para los análisis abajo detallados.

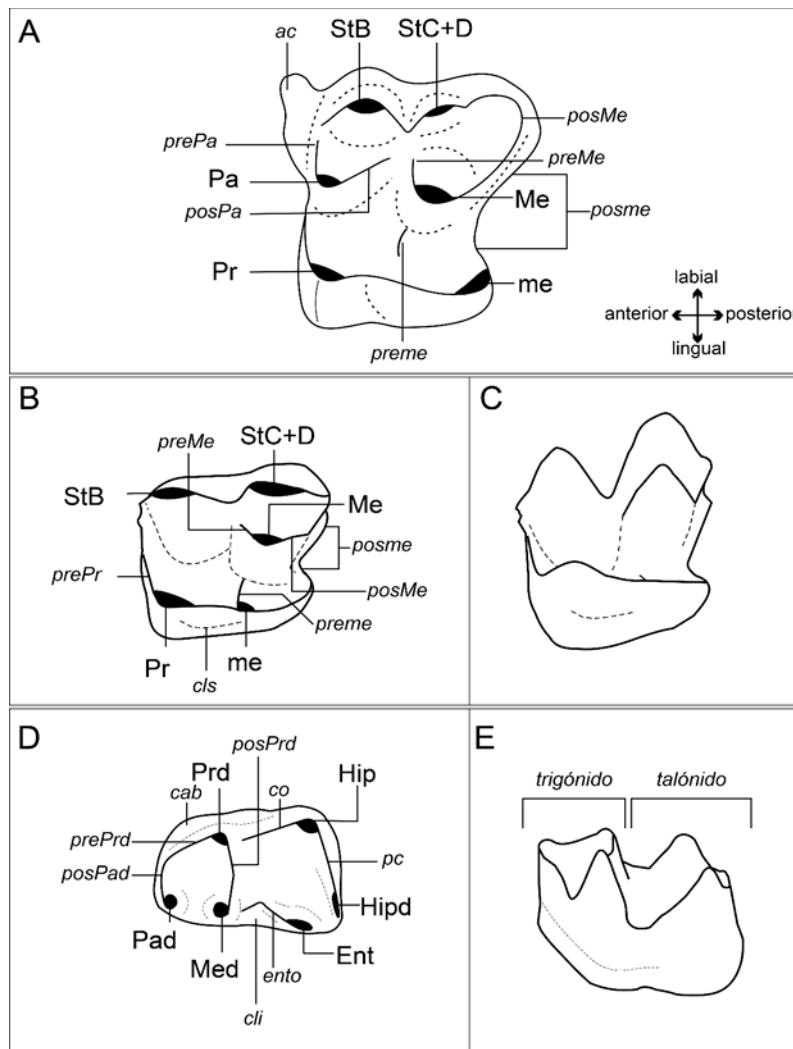


Figura 2. Esquema de la morfología dental utilizada en este trabajo, mostrando la morfología dental superior en Caenolestidae fósiles (A) y superior (B y C) e inferior (D y E) en Caenolestidae vivientes basado en la especie *Lestoros inca*. Basado y modificado de Martin (2013) y Abello (2007). Abreviaturas: entocónido (Ent), hipocónido (Hip), hipoconúlido (Higd), metacono (Me), metaconido (Med), paracono (Pa), paracónido (Pad), protocono (Pr), protocónido (Prd), cúspide estilar B (StB), cúspide estilar C+D (StC+D), cíngulo anterior (ac), cíngulo lingual inferior (cli), cíngulo lingual superior (cls), crístida oblicua (co), entocrístida (ento), metaconulo (me), poscrístida (pc), posmetacrística (posMe), posparacrística (posPa), posparacrístida (posPad), posprotocrístida (posPrd), cresta posmetaconular (posme), premetacrística (preMe), preparacrística (prePa), preprotocrística (prePr), preprotocrístida (prePrd), cresta premetaconular (preme). La referencia espacial en A aplica para todos los esquemas. Dibujos no a escala.

MORFOMETRÍA LINEAL Y GEOMÉTRICA

Para explorar la variación del grupo de forma integral, usé técnicas de medición lineales y de morfometría geométrica. Para morfometría lineal usé medidas previamente usadas por otros autores para explorar la variación en el grupo (González et al. 2020; González et al. 2019; Flores et al. 2015; Martin, 2013), centrado en medidas cráneo dentarias. Para complementar esto, utilicé morfometría geométrica para explorar la variación del grupo respecto a su forma, centrado en cráneo y mandíbula. Estas metodologías permiten explorar la variación respecto a tamaños y proporciones (morfometría lineal) en el espacio morfológico uni- y multivariado y la forma (morfometría geométrica).

Para morfometría lineal tomé 35 medidas cráneo dentarias con un calibre digital Mitutoyo de precisión 0,01 mm y registré cinco medidas corporales, tomadas de las etiquetas de los especímenes. Las medidas corporales fueron longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de la pata (LP), longitud de la oreja (LO) y peso corporal en gramos (P). La longitud del cuerpo (LCU) fue calculada como $LT-LC$. Las medidas cráneo dentarias fueron: longitud máxima del cráneo (LMC), ancho cigomático (ACI), largo de paladar (LPA), ancho del paladar a la altura de los caninos (APC), ancho del paladar a la altura del P3 (APP3), ancho del paladar a la altura del M1 (APM1), ancho del paladar a la altura del M3 (APM3), constricción orbital posterior (COP), longitud del hueso nasal (LNA), ancho de caja craneana (ACC), longitud cóndilo incisiva (LCI), distancia interna entre bulas auditivas (DBA), longitud máxima entre dP1 y M3 (dP1-M3), longitud máxima entre dP1 y M4 (dP1-M4), longitud máxima entre P3 y M3 (P3-M3), longitud máxima entre P3 y M4 (P3-M4), longitud máxima entre M1 y M3 (M1-M3), longitud máxima entre M1 y M4 (M1-M4), largo y ancho del M1 (LM1 y AM1, respectivamente), largo y ancho del M3 (LM3 y AM3, respectivamente), altura del canino superior (ACA), ancho alveolar del canino superior (AAC), grosor mandibular a la altura del m3 (GMm3), alto mandibular a la altura del m3 (AMm3), alto mandibular a la altura del p3 (AMp3), longitud máxima entre dp2 y m3 (dp2-m3), longitud máxima entre dp2-m4 (dp2-m4), longitud máxima entre p3 y m3 (p3-m3), longitud máxima entre p3 y m4 (p3-m4), longitud máxima entre m1 y m3 (m1-m3), longitud máxima entre m1 y m4 (m1-m4), longitud y ancho del m1 (Lm1 y Am1, respectivamente) (Figura 2).

Para explorar la dispersión de datos y relaciones entre medidas para morfometría lineal, analicé la relación pareada de todas las medidas para identificar posibles diferencias entre las diferentes escalas taxonómicas y demográficas utilizadas. Posteriormente, exploré los datos mediante un análisis de componentes principales (ACP), eliminando medidas con alto número de ausencias (e.g., ancho cigomático debido a estar dañado frecuentemente en los ejemplares). Se exploró la dispersión de datos en el morfoespacio bivariado para los primeros componentes principales (CP) según el porcentaje de varianza explicada. Además, estimé la calidad, magnitud y dirección de representación de las variables en cada CP mediante la técnica del coseno cuadrado (\cos^2) (Abdi & Williams, 2010). Esta técnica permite determinar simultáneamente la dirección de la correlación de las variables originales con los CP graficados (eigenectores) con la magnitud de la correlación

(cos2). De esta manera, al graficar los eigenvectores, el mayor número de cos2 para dada variable señala que la variabilidad de ésta se encuentra bien representada en dado CP, mientras que valores bajos señala que la variación no está bien representada en dado CP.

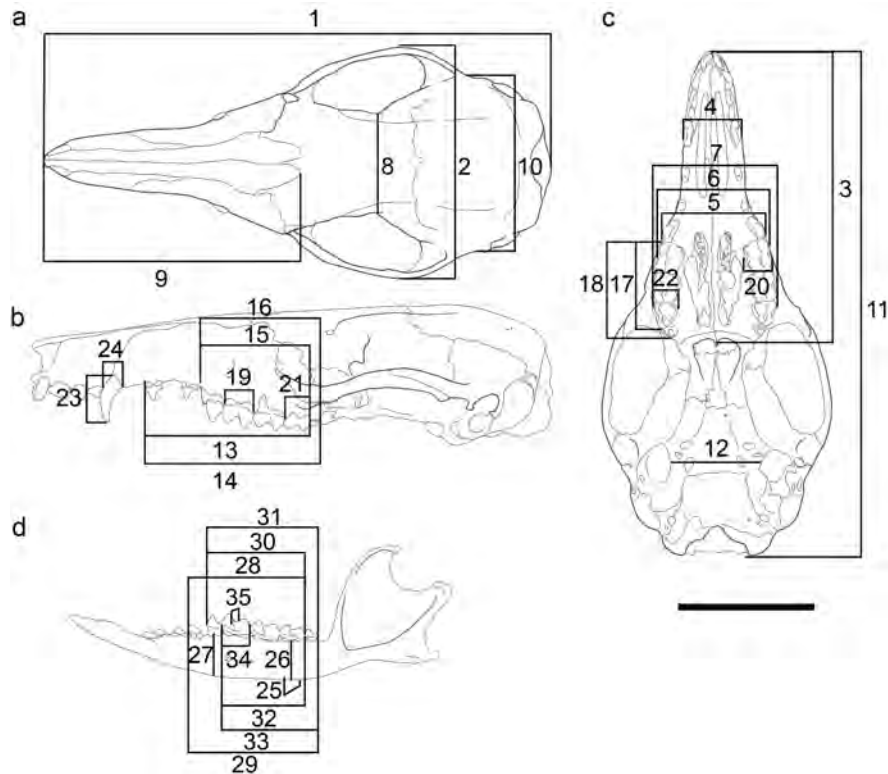


Figura 3. Dibujo esquemático del cráneo y mandíbula de *Caenolestes convelatus* (AMNH 64462 ♂) con las diferentes medidas tomadas marcadas y numeradas (ver texto para detalles de las medidas). Vista dorsal (a), lateral (b) y ventral (d) del cráneo y mandíbula lateral (c). Medidas: 1: LMC; 2: ACI; 3: LPA; 4: APC; 5: APP3; 6: APM1; 7: APM3; 8: COP; 9: LNA; 10: ACC; 11: LCI; 12: DBA; 13: dP1-M3; 14: dP1-M4; 15: P3-M3; 16: P3-M4; 17: M1-M3; 18: M1-M4; 19: LM1; 20: AM1; 21: LM3; 22: AM3; 23: ACA; 24: AAC; 25: GMm3; 26: AMm3; 27: AMp3; 28: dp2-m3; 29: dp2-m4; 30: p3-m3; 31: p3-m4; 32: m1-m3; 33: m1-m4; 34: Lm1; 35: Am1. Las abreviaturas están definidas en el texto. Barra: 10 mm.

Debido a que los ACP son un algoritmo no supervisado de reducción de dimensionalidad que maximiza la varianza sin tener en cuenta clasificaciones de las observaciones, utilicé además análisis discriminantes lineales (ADL) para las mismas escalas taxonómicas. Para los ADL, cuando el grupo a explorar tenía más de 20 observaciones, utilicé un subconjunto de datos de entrenamiento de modelo con un 80% de las observaciones y el 20% restante como datos para testear la precisión del ADL (i.e., validación cruzada, basado en las medidas e individuos de entrenamiento del modelo, qué tan precisamente puede el análisis predecir la clasificación de individuos no incluidos). Para los casos con menos de 20 observaciones por grupo, el ADL se realizó para el total de la muestra. Para este análisis y cuando había más de 2 grupos, utilicé una exploración gráfica en el espacio bivariado utilizando las dos primeras funciones discriminantes y utilizando la escala taxonómica de cada análisis para delimitar grupos de observaciones (polígono convexo mínimo). Para el caso de dos grupos, representé

la dispersión de los gráficos de la única función discriminante en un solo eje a manera de histograma. Las dos técnicas analíticas anteriores (ACP y ADL), fueron utilizadas para las medidas craneodentarias (todas las medidas), craneomandibulares (excluyendo medidas dentarias) y solo dentarias.

El siguiente paso fue explorar diferencias estadísticas para el conjunto de medidas tomadas. Mediante un análisis exploratorio mediante el test the Shapiro-Wilk para normalidad y el test de Lavene para homogeneidad de varianzas, encontré que muchas medidas no tienen distribución normal, especialmente para el género *Caenolestes* (Tabla 1) y las distribuciones entre grupos no provienen de varianzas homogéneas entre grupos (Tabla 1), por lo que no se pudieron utilizar métodos paramétricos de prueba de hipótesis.

Tabla 1. Análisis de normalidad para las variables lineales de morfometría geométrica para cada género de Paucituberculata viviente, señalando los casos donde se cumple o no distribución normal de la misma y análisis de Lavene para homogeneidad de varianzas entre grupos para cada variable.

Variable	<i>Caenolestes</i>		<i>Lestoros</i>		<i>Rhyncholestes</i>		Test de Lavene	
	Normal	p valor	Normal	p valor	Normal	p valor	Homogenia	p valor
LPA	Si	0,06	Si	0,21	No	0,03	No	<0,001
APC	No	<0,001	Si	0,36	Si	0,82	No	<0,001
APP3	No	<0,001	Si	0,4	Si	0,52	No	<0,001
APM1	No	<0,001	Si	0,79	Si	0,25	No	<0,001
APM3	No	<0,001	Si	0,9	Si	0,21	No	<0,001
COP	Si	0,58	Si	0,37	Si	0,73	No	<0,001
LNA	No	<0,001	No	0,01	Si	0,2	No	<0,001
ACC	No	<0,001	Si	0,91	Si	0,93	No	<0,001
DBA	No	<0,001	Si	0,76	Si	0,62	No	<0,001
dP1-M3	No	<0,001	Si	0,08	Si	0,42	No	<0,001
dP1-M4	No	<0,001	Si	0,29	Si	0,53	No	<0,001
P3-M3	No	<0,001	No	0,01	Si	0,45	No	<0,001
P3-M4	No	<0,001	No	0,04	Si	0,4	No	<0,001
M1-M3	No	<0,001	No	0,02	Si	0,99	No	<0,001
M1-M4	No	<0,001	Si	0,61	Si	0,07	No	<0,001
LM1	No	<0,001	Si	0,22	Si	0,73	No	<0,001
AM1	No	<0,001	Si	0,18	Si	0,21	No	<0,001
LM3	No	<0,001	Si	0,1	Si	0,71	No	<0,001
AM3	No	<0,001	No	0,02	No	0,05	No	<0,001
GMm3	No	<0,001	No	0,02	No	0,04	No	<0,001
AMp3	No	<0,001	Si	0,68	Si	0,32	No	<0,001
AMm3	No	<0,001	Si	0,26	No	0,03	No	<0,001
dp2-m3	No	<0,001	Si	0,5	Si	0,8	No	<0,001
dp2-m4	No	0,01	Si	0,06	Si	0,68	No	<0,001
p3-m3	No	<0,001	Si	0,06	Si	0,72	No	<0,001
p3-m4	No	<0,001	No	0,04	No	0,01	No	<0,001
m1-m3	No	<0,001	Si	0,29	No	0,01	No	<0,001
m1-m4	No	<0,001	Si	0,27	Si	0,3	No	<0,001
Lm1	Si	0,13	Si	0,15	Si	0,28	No	<0,001
Am1	No	<0,001	Si	0,24	Si	0,75	No	<0,001

Por lo anterior, utilicé técnicas no paramétricas para estimar si existieron diferencias estadísticas entre las diferentes escalas taxonómicas y demográficas arriba descritas y cada una de las

variables utilizadas. Usé el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis con la corrección de p -valor de Holm-Bonferroni o Bonferroni secuencial, para comparar estadísticamente las medidas y probar la hipótesis nula general “no existen diferencias significativas entre las medidas de los diferentes grupos”. Para los casos de más de dos grupos (e.g., comparación de géneros y especies en *Caenolestes*), utilicé un análisis post hoc de Dunn para comparación pareada, utilizando de nuevo la corrección de p -valor de Holm-Bonferroni. Es de notar que estas condiciones (Tabla 1) también afectan los ADL, sin embargo, debido a que el número de individuos empleado aquí contiene la mayoría o incluso, en algunos casos, la totalidad de individuos disponibles de cada taxón en museos, aumentar los n muestrales no es posible. Las conclusiones de los ADL, por lo tanto, deben y son interpretadas de manera cautelosa y provisoria, hasta que nuevos materiales se colecten y que permitan resolver la violación de algunos de estos supuestos. Sin embargo, es de notar que los ADL, incluso en condiciones de no normalidad, son una alternativa robusta para la clasificación de grupos (Xanthopoulos et al., 2013; Pohar et al., 2004). En este caso, el ADL fue acompañado siempre de validación cruzada (como se explica arriba) (Kovarovic et al., 2011).

Para morfometría geométrica (MG), tomé fotos de la vista dorsal, ventral y lateral del cráneo y lateral de la mandíbula usando una cámara Nikon D7200 con un lente 18-55 mm posicionado a 55 mm (máximo acercamiento), una apertura de diafragma de $f/13$ y una distancia entre lente objeto de ~25 cm. Para orientar los cráneos en vista dorsal y ventral, usé como referencia la dentición para situar el plano de oclusión de manera paralela a la mesa de fotografía; en vista lateral, usé el eje longitudinal del arco cigomático para ubicar este eje de forma paralela a la mesa de fotografía; para mandíbula, usé el eje longitudinal del cuerpo mandibular para orientar de manera paralela la mandíbula a la mesa de fotografía. Tomando como base estudios previos sobre marsupiales (Astúa, 2010; Astúa et al., 2000; Chemisquy et al., 2021), posicioné 19 *landmarks* en vista dorsal del cráneo, 22 *landmarks* en vista lateral, 48 *landmarks* en vista ventral y 11 *landmarks* en vista lateral de la mandíbula (Figura 4). Para el caso de la mandíbula, debido a que la unión inter mandibular es débil en este grupo y la mayoría de ejemplares de museo presentan la mandíbula desarticulada, se usó únicamente la vista labial de la mandíbula izquierda. Para *landmarks* pareados (posicionados en ambos lados de la estructura con simetría bilateral), los números pares corresponden al lado izquierdo y los impares al lado derecho. Los *landmarks* fueron posicionados en los puntos que se detallan a continuación para cada vista y los números entre paréntesis corresponden con la Figura 4.

Cráneo en vista lateral – extremo anterior del premaxilar (1); unión anterior premaxilar y nasal (2); extremo posterior de la espina dorsal del premaxilar (3); unión del frontal y maxilar en la vacuidad anteorbital (4); unión maxilar, frontal y lagrimal (5); unión frontal, parietal y alisfenoides (6); unión parietal, alisfenoides y escamoso (7); punto más dorsal posterior del contacto entre el escamoso y el proceso mastoideo del petroso (8); proceso postimpánico (9); proceso postglenoideo (10); proceso glenoideo del yugal (11); punto más dorsal del contacto yugal escamoso del proceso cigomático (12); contacto ventral entre premaxilar y maxilar (13); protuberancia lateral del torus

posterior palatino (14); apertura de la fisura esfenorbital (15); borde posterior a la altura alveolar del M4 (16); borde anterior a la altura alveolar del M1 (17); borde anterior a la altura alveolar del dP1 (18); borde posterior a la altura alveolar del I4 (19); borde anterior a la altura alveolar del I1 (20); contacto dorsal entre frontal y parietal (21); punto más dorsal de la cresta lambdoidea (22).

Cráneo en vista dorsal – contacto anterior entre premaxilar y nasal (1, 2); extremo dorsal posterior de la espina dorsal del premaxilar (3, 4); punto de contacto entre el frontal y el maxilar en la vacuidad anteorbital (5, 6); extremo posterior del nasal (7, 8); punto de contacto dorsal entre yugal y lacrimal (9, 10); punto de mayor estrechamiento o constricción post orbital anterior (11, 12); punto de mayor estrechamiento o constricción post orbital posterior (13, 14); unión medial de los huesos parietales y frontales (15); punto más anterior y dorsal del origen lateral del proceso cigomático del escamoso (16, 17); punto medial cresta lambdoidea (18); punto más posterior del complejo occipital (19).

Cráneo en vista ventral – contacto más anterior medial de los huesos premaxilares (1); punto medial del torus posterior del palatino (2); punto medial del contacto entre presfenoides y basiesfenoides (3); punto medial del contacto entre basiesfenoides y basioccipital (4); punto más anterior de la escotadura del foramen mágnum (5); punto más posterior de la apertura del foramen magnum (6); extremo anterior de los forámenes incisivos (7, 9); extremo posterior de los forámenes incisivos (8, 10); extremo anterior de los forámenes maxilopalatinos (11, 13); extremo posterior de los forámenes maxilopalatinos (12, 14); extremos laterales del torus posterior del palatino (15, 16); extremo posterior craneal del pterigoides (no ala del pterigoides) (17, 18); forámenes carotídeos (19, 20); punto más lateral y posterior del foramen oval (21, 22); extremo anterior del surco para el seno petroso inferior (23, 24); proceso timpánico rostral del petroso (25, 26); foramen yugular (27, 28); escotadura entre cóndilo occipital superior e inferior (29, 30); proceso glenoideo del yugal (31, 32); proceso postglenoideo (33, 34); foramen postglenoideo (35, 36); punto de mayor estrechamiento de la constricción post orbital posterior (37, 38); punto más lateral del contacto del proceso mastoides del petroso y el escamoso (39, 40); punto más lateral del contacto del proceso mastoides del petroso y el complejo occipital (41, 42); ancho del paladar a la altura de los caninos (43, 44); ancho del paladar a la altura del contacto entre P3 y M1 (45, 46); ancho del paladar a la altura del contacto entre M3 y M4 (47, 48).

Mandíbula en vista lateral – foramen mentoniano anterior (1); foramen mentoniano posterior (2); punto más posterior a la altura alveolar del m4 (3); punto más anterior a la altura alveolar del m1 (4); punto más anterior a la altura alveolar del dp2 (5); punto más anterior a la altura alveolar del i2 (6); extremo más anterior ventral del alvéolo del i1 procumbente (7); extremo posterior del proceso angular (8); extremo dorsal de la articulación mandibular (9); ápice del proceso coronoides (10); vértice entre cresta inferior masetérica y cresta del coronoides (11).

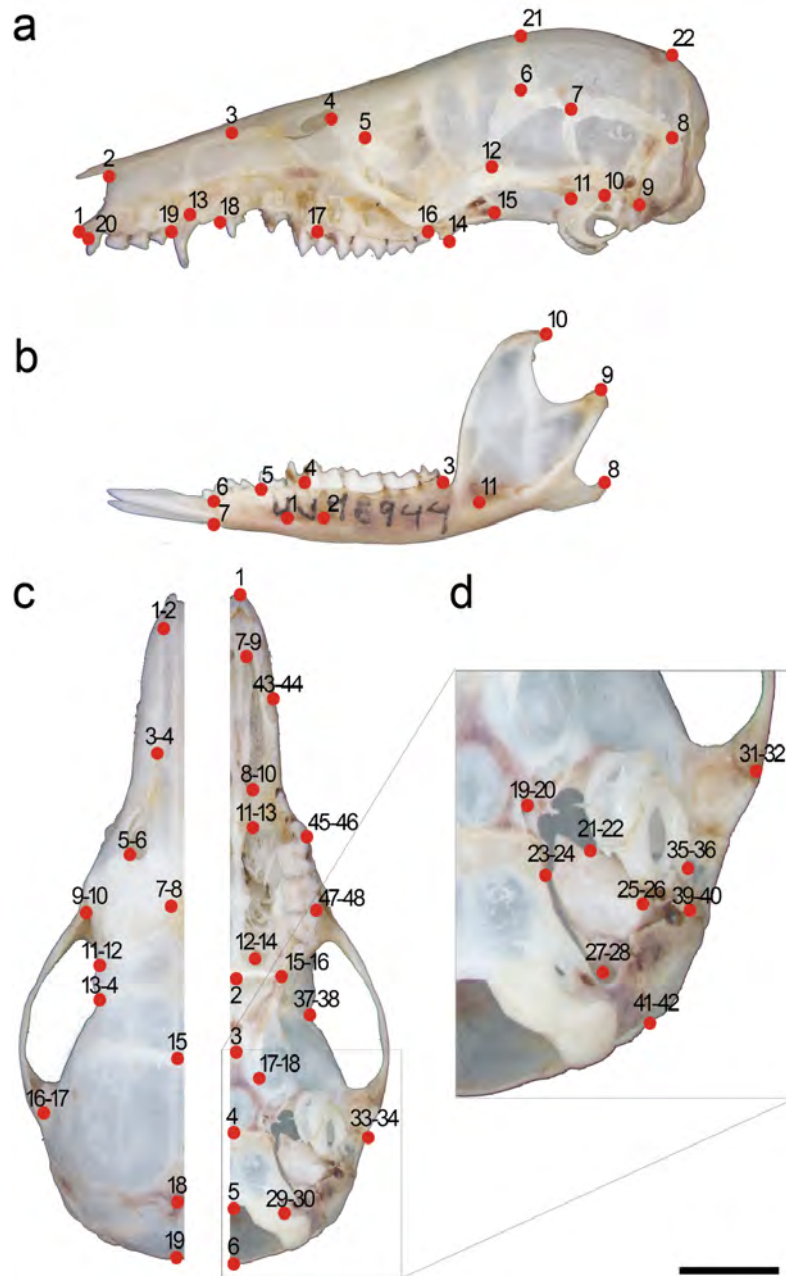


Figura 4. Posición y orden de los *landmarks* utilizados para los análisis de morfometría geométrica. Ver texto para la definición de los *landmarks*. Vista lateral del cráneo (a) y mandíbula (b), y vista dorsal (c, izquierda) y ventral (c, derecha), detallando la región timpánica (d). Fotos de *C. cf. fuliginosus* (UV 15944 ♂). Barra: 5 mm (a-c); 2,5 mm (d).

El posicionamiento de los *landmarks* se realizó con el software TPSdig. Para todas las vistas, usé los primeros 100 ejemplares para posicionar todos los *landmarks* dos veces y estimar el error humano. Debido a que dicho error no fue significativo (i.e., los cuadrados mínimos del error fueron, en todos los casos, menor a los cuadrados mínimos de los individuos), realicé el posicionamiento de los demás *landmarks* para el total de especímenes. Se realizó deslizamiento de *landmarks* mediante un análisis generalizado de Procrustes (GPA, por sus siglas en inglés) (Goodall, 1991; Rohlf, 1999) y se analizaron los datos mediante un análisis de componentes principales (ACP). Posterior al posicionamiento de *landmarks*, todos los análisis fueron realizados en R v. 4.2.2 (R Core Team, 2022)

mediante el paquete *geomorph* v. 4.0.4 (Adams et al., 2022). Para *landmarks* faltantes (i.e., partes rotas en algún ejemplar) estos fueron estimados utilizando la posición promedio de el o los landmarks faltantes por especie, y posteriormente fueron analizados según la escala del análisis (grupo hipótesis, género, especie).

El análisis de datos de morfometría se divide en tres componentes: (i) descriptivo, con el cual acompaño la revisión morfológica general del grupo, con énfasis en la variación a nivel de géneros; (ii) analítico para grupos hipótesis, siguiendo la línea metodológica establecida en **Definiciones clave** para establecer grupos, utilizo los análisis para explorar las diferencias entre grupos geográfica y morfológicamente divergentes dentro de uno o varios taxa; y (iii) analítico taxonómico, con el que acompaño los resultados a nivel especie en la sección de **Recuento taxonómico**. En este sentido, con los primeros dos componentes estudio el grado de solapamiento morfológico a diferentes escalas y, con el tercero, una vez la delimitación de taxones ha sido establecida y presentada, caracterizo los diferentes taxa mediante estos datos.

Todos los análisis y gráficos fueron realizados en R v. 4.2.2 (R Core Team, 2022) mediante los siguientes paquetes: *tidyverse* (Wickham et al., 2019), *MASS* (Venables & Ripley, 2002), *rstatix* (Kassambara, 2023), *patchwork* (Pedersen, 2022) y *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2020), a través de la interfaz gráfica Rstudio 2023.06.1 (Rstudio Team, 2020). Los mapas fueron procesados en QGIS (QGIS.org, 2021).

FILOGENIA Y TAXONOMÍA

Establecimiento de terminales e inclusión de taxones

Basado en el estudio de la variabilidad morfológica detallado arriba y de estudios previos (González et al., 2020; Martin, 2007, 2013; Osgood, 1921; Patterson & Gallardo, 1987), establecí grupos hipótesis usando el principio de diagnosticabilidad mediante la siguiente línea metodológica: (1) establecí la variabilidad poblacional de la serie tipo y topotipos, esto es, ejemplares colectados en la misma localidad o muy cercanas al material tipo (~50 km lineales y ausencia de barreras biogeográficas fuertes); (2) identifiqué poblaciones con diferencias morfológicas basándome en los caracteres estudiados, especialmente para taxa actualmente bajo el mismo nombre, esto es, para especies con subespecies reconocidas verifiqué la variación de los caracteres estudiados y para especies sin subespecies reconocidas, estudie las poblaciones conocidas más lejanas (una aproximación similar fue utilizada por Martin (2013) para estudiar *Lestoros*; ver más abajo en Definiciones clave); y (3) revisé la variabilidad de estos caracteres (si la hubiese) en las poblaciones intermedias para identificar patrones geográficos y descartar grupos hipótesis si la variación fuera por un gradiente, por ejemplo. Además, esto fue acompañado de una exploración de potenciales barreras geográficas conocidas para fauna andina (e.g., aislamiento por valles, depresiones intracordilleranas) (Flantua et al., 2019; Hazzi et al., 2018). Estos grupos fueron clasificados para los caracteres abajo descritos y, cuando disponible, se usaron secuencias moleculares para análisis combinados. En este trabajo, el término grupos hipótesis es transitivo para la evaluación de especies bajo el concepto

utilizado aquí y es usado de forma similar al concepto de OTU (ver **Definiciones clave**).

Los materiales revisados incluyen materiales de las colecciones y museos antes nombrados y corresponden a especímenes bajo los nombres actualmente aceptados (la taxonomía del material fósil para rangos suprafamiliares sigue a Abello et al. 2018):

Material reciente:

- Género *Caenolestes*: *C. fuliginosus* (n=378), *C. convelatus* (n=68), *C. caniventer* (n=39), *C. sangay* (n=7) y *C. condorensis* (n=5).
- Género *Lestoros*: *L. inca* (n=135)
- Género *Rhyncholestes*: *R. raphanurus* (n=74)

Material fósil:

- Superfamilia Caenolestoidea: *Stilotherium dissimile* (n=2), *Stilotherium parvum* (n=3), *Pliolestes tripotamicus* (n=5), *Gaimanlestes pascuali* (n=2), y *Caenolestoides miocaenicus* (n=1).
- Superfamilia Palaeothentoidea: *Phonocdromus gracilis* (n=2), *Palaeothentes minutus* (n=2) y *Adestis owenii* (n=2).

Grupo externo:

- *Dromiciops gliroides* (n=5) (Microbiotheria: Microbiotheridae), *Didelphis albiventris* (n=5) (Didelphimorphia: Didelphidae) y *Monodelphis brevicaudata* (n=6) (Didelphimorphia: Didelphidae).

Se incluyeron además los Paucituberculata basales *E. hadrommatos*† y *B. hunco*† y los Palaeothentoidea *P. minimus*† y *P. venetus*† como se clasificaron originalmente en la matriz de Abello et al. (2021) y los nuevos caracteres fueron extraídos (cuando la información disponible lo permitió) de las descripciones originales (Goin et al., 2007, 2009; Marshall, 1980). El Apéndice I detalla el material revisado y referido a cada uno de estas especies.

Datos morfológicos y moleculares

Construí una matriz de datos morfológicos discretos usando una combinación de caracteres previamente publicados y caracteres nuevos resultado del estudio de la morfología durante el desarrollo del presente trabajo. Un total de 121 caracteres morfológicos forman la base de datos analizada, incluyendo caracteres de cráneo, mandíbula, dentición y anatómicos nuevos y previamente utilizados (Abello et al., 2021; Flores, 2009; Horovitz & Sánchez-Villagra, 2003; Ojala-Barbour et al., 2013). En la sección de **Caracteres usados** se presentan los cambios y alteraciones a caracteres previamente propuestos y los nuevos caracteres. La matriz fue compuesta a nivel de especie, por lo que cuando un carácter fue variable intraespecíficamente, el mismo fue codificado como polimórfico, excepto cuando el carácter fue considerado teratológico (e.g., dientes supernumerarios, deformidades óseas). Los caracteres polimórficos fueron codificados como, por ejemplo, 0&1 en Mesquite (ver abajo).

Adicionalmente, se recopiló la información disponible sobre citocromo b (CYTB) de la base

de datos de GenBank para explorar hipótesis filogenéticas del grupo. Se utilizaron datos disponibles para las especies de Caenolestidae y para los grupos externos, pero algunas de las especies o grupos hipótesis (ver arriba) no pudieron ser incorporadas debido a la ausencia de datos. Los números de acceso de las secuencias utilizadas y el largo de la secuencia en pares de base (bp) por cada taxon fueron: *Caenolestes fuliginosus* (AJ508400.1, 1145 bp); *Caenolestes convelatus* (KF418782.1, 759 bp); *Caenolestes sangay* (KF418781.1, 825 bp); *Caenolestes caniventer* (KF418780.1, 825 bp); *Lestoros inca* (U34681.1, 1146 bp); *Rhyncholestes raphanurus* (NC_005829.1, 1145 bp); *Dromiciops gliroides* (NC_005826.1, 1145 bp); *Didelphis albiventris* (KM071410.1, 1149 bp); y *Monodelphis brevicaudata* (KM071464.1, 1149 bp). Las secuencias del grupo corona, fueron incorporadas comparando el material voucher de la misma con el material revisado para garantizar la identidad de los individuos durante los análisis (i.e., que las secuencia correspondan al taxón correcto). Secuencias sin datos de voucher o de material no revisado no fueron incorporadas.

Análisis filogenéticos

Debido a que diferentes datos pueden acarrear diferente información filogenética (Huelsenbeck et al., 1996; Yu et al., 2021) y que el grupo cuenta, mayormente, con filogenias basadas en caracteres morfológicos (debido al mayor conocimiento de su contraparte fósil) (Abello, 2013; Abello et al., 2018, 2021; Engelman et al., 2017) analicé en dos pasos el conjunto de datos aquí compilado. Para explorar las relaciones filogenéticas de estos grupos y permitir una comparación directa con filogenias del grupo previamente publicadas, primero utilicé únicamente caracteres morfológicos. Luego combiné los caracteres morfológicos y moleculares, lo que permitió comparar con la filogenia más completa del grupo que combina ambas fuentes de datos (Abello et al. 2021). Estos análisis fueron realizados mediante aproximaciones de máxima parsimonia y máxima verosimilitud para comparar la congruencia bajo diferentes métodos (Brooks et al., 2007), como se describe más abajo.

Antes de realizar los análisis, se eliminaron caracteres invariables (i.e., todos los taxa presentan el mismo estado para dado carácter) para la matriz morfológica. Para analizar la base de datos morfológica, utilicé el método de máxima parsimonia (MP) implementado en el software TNT v 1.6 (Goloboff & Catalano, 2016). Para esto, realicé búsquedas tradicionales heurísticas, empezando con 500 secuencias al azar y utilizando el algoritmo de reorganización de ramas *Tree Bisection Reconnection* (TBR), almacenando los 10 mejores árboles por cada réplica. El análisis se llevó a cabo utilizando pesos implicados para los caracteres (i.e., reduciendo el peso de las homoplasias). Dado que el uso de pesos implicados requiere de la variable de concavidad k , realicé un proceso heurístico de búsquedas con $k=3, 5, 10$ y 15 , donde valores bajos de k implican una mayor penalidad (menos peso) a caracteres reconstruidos como homoplásicos y viceversa (Goloboff, 2013). Basado en lo que se conoce de la evolución morfológica del grupo y lo propuesto por Abello et al. (2021), se utilizó el modelo de parsimonia ordenado para los siguientes caracteres: tamaño del paracónido del m1, muesca en la protocristida del m1, orientación de la postparacristida en m2, tamaño del metacónulo en M1,

altura del metacónulo respecto al protocono en M1-M2, tamaño relativo de StB y StC+D, y tamaño relativo y proximidad del paracono y StB en M1-M2. Cuando más de un árbol de máxima parsimonia fue recuperado, se utilizó el consenso estricto para resumir la información común de cada una de las hipótesis filogenéticas para el conjunto de datos utilizado.

El soporte de las topologías encontradas para este método fue calculado mediante dos estadísticos: *bootstrap* con remuestreo con reemplazo o *bootstrap* estándar (B), *bootstrap* con remuestreo sin reemplazo (J) (Farris et al., 1996; Felsenstein, 1985) y diferencias de frecuencias de grupo (GC) usando un remuestreo simétrico ($P=0.33$) y 500 réplicas (Goloboff et al., 2003). Para el remuestreo sin reemplazo, utilicé el valor por defecto de probabilidad ($p=0,36$) de que un carácter esté ausente de cualquier réplica (Farris et al., 1996). Estas medidas dan una idea de qué tan robustas son las hipótesis filogenéticas mediante el muestreo (con o sin reemplazo) de caracteres de la matriz un número determinado de veces ($n=1000$), contando la frecuencia con la que dado grupo aparece en las diferentes repeticiones (Farris et al., 1996, Felsenstein, 1985), que aquí expreso en forma de porcentaje. Para ambas métricas se utilizaron búsquedas tradicionales con los mismos parámetros antes mencionados. Adicionalmente, como medida de estabilidad del árbol y los grupos recuperados, usé el soporte absoluto de Bremer (Bremer, 1994), para el cual utilicé el algoritmo TBR, permitiendo árboles de hasta 4 pasos más que los de máxima parsimonia (Goloboff & Catalano, 2016).

Para los datos moleculares, la alineación se realizó en Mesquite mediante el algoritmo Muscle v. 3.8.1 usando los parámetros establecidos por defecto (Edgar, 2004). Posterior a la alineación, se exploró la distribución de los caracteres, dada la diferencia en las longitudes de las secuencias y la presencia de vacíos en la especie *C. convelatus*. De dicha exploración se decidió cortar en 957 bp las secuencias, límite en que la mayoría (6 de 9) de las especies de Paucituberculata presenta información. Aunque se considera que los datos faltantes no generan grandes imprecisiones, incluso con hasta ~85% de datos faltantes (Wiens & Morrill, 2011), para este caso ninguna de las especies objeto de estudio presentó información a partir de la posición 957 del CYTB, por lo que estas áreas no iban a ser informativas para resolver las relaciones de interés. Con estas secuencias se procedió a la selección de modelos evolutivos mediante el software IQ-tree v. 2 y el módulo *ModelFinder* del mismo (Minh et al., 2020), lo cual permite establecer el o los mejores modelos de evolución molecular y morfológica explícitos para cada subconjunto de datos, que son pasos críticos a la hora de construir filogenias mediante este método (Brooks et al., 2007). Para esto, la alineación fue dividida en tres partes (una por cada posición de codón), permitiendo que el programa encuentre modelos adecuados para cada una de las posiciones del codón, las cuales pueden evolucionar de manera diferencial (López et al., 2002). De manera similar, para los datos discretos morfológicos se utilizó el módulo *ModelFinder* para encontrar el modelo de evolución morfológica más óptimo para el subconjunto de datos.

Estos dos conjuntos de datos (morfológicos y moleculares) fueron analizados mediante máxima verosimilitud (ML) utilizando el mismo software IQ-tree v. 2 con las opciones por defecto y

utilizando el algoritmo de *UFBoot* (n=1000) para estimar el soporte de los nodos (Hoang et al., 2018). Este algoritmo permite calcular de manera rápida y robusta el soporte de los nodos y reduce el sesgo de los soportes comparado con el *bootstrap* estándar para este método (Hoang et al. 2018). Finalmente, se utilizó el programa WINCLADA ver. 1.61 (Nixon, 1986) para realizar la optimización de caracteres en las hipótesis filogenéticas.

CONTEXTO TAXONÓMICO ACTUAL

La taxonomía de referencia que uso aquí es la más recientemente aceptada para los representantes vivientes. Esta proviene en parte de la revisión de Bublitz (1987) para el género *Caenolestes*, pero sin la inclusión de *Lestoros* en este género, rechazada por Timm y Patterson (2007) y Myers y Patton (2007), y más recientemente también por Martin (2013) y Patterson (2015). Tampoco se sigue la propuesta de Patterson (2015) para *Rhyncholestes*, considerando al género como monotípico, siguiendo a González et al. (2020). A continuación, se listan las especies, subespecies y las localidades tipo (traducidas) siguiendo el orden cronológico de su descripción. Números en paréntesis coinciden con las localidades tipo en Figura 1:

Género *Caenolestes* (Figura 1a-b):

- *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863). Localidad tipo: Sinche (1° 30' 18" S, 78° 59' 20" O), Volcán Chimborazo. Ecuador, 3380 m.
 - *C. f. fuliginosus* (Tomes, 1863). Localidad tipo: Sinche (1° 30' 18" S, 78° 59' 20" O), Volcán Chimborazo. Ecuador, 3380 m. (1)
 - *C. f. obscurus* (Thomas, 1895). Localidad tipo: Bogotá (4° 33' 48" N, 74° 5' 42" O). Colombia, 2650 m. (3)
 - *C. f. centralis* Bublitz, 1987. Localidad tipo: Río Termales (4° 56' N, 75° 19' O), Manizales, Caldas. Colombia, 2700 m. (2)
- *Caenolestes caniventer* Anthony, 1921. Localidad tipo: El Chiral (3° 39' S, 79° 43' O) Andes Occidentales, Provincia del Oro. Ecuador, 1630 m. (6)
- *Caenolestes convelatus* Anthony, 1924. Localidad tipo: Las Máquinas (0° 26' 15" S, 78° 44' 26" O), Andes Occidentales, en camino de Alóag a Santo Domingo de los Colorados, Pichincha. Ecuador, 2133 m.
 - *C. c. convelatus* Anthony, 1924. Localidad tipo: Las Máquinas (0° 26' 15" S, 78° 44' 26" O), Andes Occidentales, en camino de Alóag a Santo Domingo de los Colorados, Pichincha. Ecuador, 2133 m. (4)
 - *C. c. barbarensis* Bublitz, 1987. Localidad tipo: Santa Bárbara (6° 23' 0" N, 76° 7' 30" O) Antioquia. Colombia, 3100 m. (5)
- *Caenolestes condorensis* Albuja & Patterson, 1996. Localidad tipo: 'Achupallas' (3° 27' 03" S, 78° 21' 39" O) campamento en la meseta alta de la Cordillera del Cóndor, Morona-Santiago. Ecuador, 2080 m. (8)
- *Caenolestes sangay* Ojala-Barbour et al., 2013. Localidad tipo: Tinguichaca (2° 13' 48,72" S,

78° 26' 42,14" O), en la vertiente este de los Andes, Parque Nacional Sangay, Morona-Santiago. Ecuador, 2795 m. (7)

Género *Lestoros* (Figura 1c)

- *Lestoros inca* (Thomas, 1917). Localidad tipo: Torontoy (13° 10' S 72° 30' W), Cuzco. Perú, 4200 m. (9)

Género *Rhyncholestes* (Figura 1d)

- *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924. Localidad tipo: Boca del Río Linio, punta sur de la Isla de Chiloé (43°23' 21,1"S 74°05' 39,7"W). Chile, < 50 m.

A continuación, presento una descripción cráneodentaria detallada y exhaustiva de Caenolestidae señalando la variabilidad y variación dentro del grupo. En donde lo descrito coincide con los caracteres o estados usados para la matriz filogenética, lo señalé como (Ca. 1¹), donde Ca. es abreviatura para Carácter, el número corresponde al número del carácter y el superíndice al estado del mismo. Debido a que cerca del 90% de los datos provienen de material de museo con diferentes grados de envejecimiento o deterioro, la descripción externa se presenta de manera breve. Seguido de esto, presento un análisis de los grupos hipótesis aquí establecidos, una propuesta taxonómica actualizada y el análisis sistemático. Finalmente, presento una discusión general y conclusiones del presente capítulo, especialmente respecto a las hipótesis de trabajo propuestas.

RESULTADOS

FAMILIA CAENOLESTIDAE

Generalidades

El *bauplan* de Caenolestidae ha sido descrito como similar a las musarañas del continente americano (e.g., familia Soricidae) (Thomas, 1895; Tomes, 1863), con las que sin duda, comparte un número importante de similitudes. Por ejemplo, el rostro alargado, la reducción de los ojos, extremidades relativamente cortas, pelaje oscuro y opaco en general en tonos grises y un tamaño relativamente pequeño en comparación con otros micromamíferos simpátricos (e.g., *Akodon*, *Microryzomys*, *Thomasomys*). Sin embargo, existen diferencias importantes como, en los cenolestidos, el desarrollo de la pinna, cola larga (casi igual que la longitud corporal), pelo más hirsuto y opaco, entre otros (Figura 5).

Los pelos de Caenolestidae son generalmente de tres colores: en la base, una coloración gris oscura predomina en todo el cuerpo, ocupando una franja muy delgada cercana a la piel; en el medio y ocupando la mayoría y en ocasiones todo el pelo una capa más clara que varía entre tonos de grises y en ocasiones un gris casi marrón (*Rhyncholestes*); y en la punta, un jaspeado gris más claro en algunos pelos, que da un aspecto brillante a algunas especies (e.g., *C. caniventer*), pero existe una alta variabilidad inter e intraespecífica. Por ejemplo, en una misma localidad de Colombia (Páramo de Letras, Manizales) ejemplares de *C. fuliginosus* han sido capturados con pelajes de aspecto grisáceo y grisáceo marrón. Al parecer, esto tiene que ver con cuestiones ambientales o de estados ontogénicos

de los individuos. De manera similar, la presencia de contraste del pelaje entre la parte dorsal y ventral parece ser variable, al menos en la población mencionada, donde existe gran variación intraespecífica. De manera característica, *C. convelatus*, *C. sangay* y *C. condorensis* presentan un fuerte contraste dorsoventral (Ca. 1¹), mientras que en *C. fuliginosus* s.s. este contraste puede estar ausente o ser leve (Ca. 1^{0,1}). De manera similar, la subespecie *C. convelatus barbarensis* presenta dicho contraste no solo en la región ventral del cuerpo, sino también en la región gular, carácter único dentro de la familia. En las especies *L. inca*, *R. raphanurus* y algunas poblaciones de *C. fuliginosus* s.l. no hay contraste (Ca. 1⁰), mientras que algunas especies de *Caenolestes* (e.g., *C. sangay*, *C. caniventer*, *C. c. barbarensis*) pueden presentar un punto blanco o gris claro en el pecho (Ca. 2¹).



Figura 5. Aspecto general de *Caenolestes fuliginosus centralis* (arriba) comparado con *Cryptotis* sp. (abajo) de la misma localidad. Individuos capturados en Manizales, Cordillera Central de Colombia durante una salida de campo en 2015. Fotos: Gabriel Martín ©.

Las especies de Caenolestidae poseen un cuerpo alargado y grácil que en promedio mide 106 mm (longitud sin cola) y varía desde 80 a 146 mm, siendo las especies de *Caenolestes* las que presentan estos extremos, mientras que *Lestoros* y *Rhyncholestes* varían de 90 a 115 y 90 a 125 mm, respectivamente. La cola presenta menor densidad de pelos en todos los géneros, pero los mismos son más duros que el pelaje general, siendo más queratinosos en apariencia y ordenados hacia el extremo distal, de tal manera que poco de la dermis es visible a simple vista. La longitud de la cola varía entre

grupos, separando a *Rhyncholestes* de los demás géneros, siendo este el único que presenta una cola más corta que el cuerpo, mientras que en *Lestoros* y *Caenolestes* la cola es aproximadamente igual o ligeramente más larga que el cuerpo (ver **Morfometría**).

El aspecto de las extremidades es grácil y suele presentar una región dorsodistal semidesnuda, que en las extremidades anteriores empieza a la altura de la articulación cúbitoradial y en las extremidades posteriores aproximadamente a partir de la porción media de la tibia y fibula hacia el extremo distal. En la región ventral de las manos (i.e., superficie de tracción) presentan la piel totalmente desnuda, la que en las manos tiene un aspecto más liso en *Caenolestes*, pero notoriamente escamada en *Lestoros* y *Rhyncholestes*. En las patas, esta región es igualmente semidesnuda, pero en todos los géneros presenta escamas bien diferenciadas y abundantes (Figura 6).

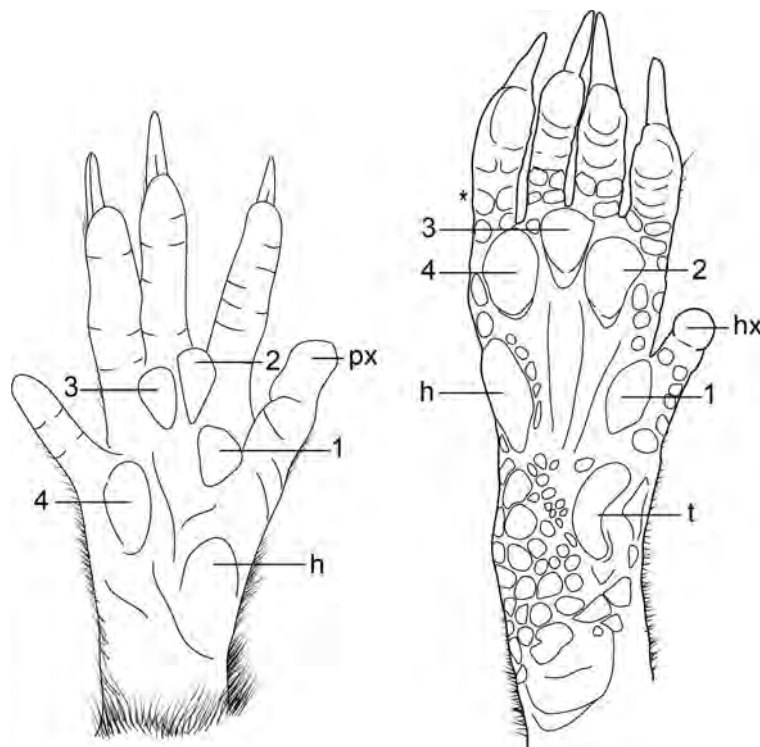


Figura 6. Esquema del aspecto ventral de mano izquierda de *Caenolestes fuliginosus centralis* (izquierda; fotografiado en campo) y pata derecha de *Caenolestes convelatus barbarensis* (CTUA 3519; derecha) detallando las principales estructuras morfológicas. Abreviaturas: almohadilla hipotenar (h), tenar (t), almohadillas interdigitales (1-4), pollex (px), hallux (hx), escamas interfalanges (*). Dibujos no a escala.

No encontré variabilidad marcada entre las estructuras de las manos, por lo que la descripción disponible de Osgood (1921) parece ser suficiente para todos los géneros. Las manos son gráciles, con cinco almohadillas distinguibles: la más proximal (hipotenar) es grande y redondeada, en la base de la palma de la mano; hacia la porción distal, la almohadilla interdigital 4 se ubica lateral a esta y en la base del quinto dígito; la almohadilla interdigital 1 es la siguiente hacia el extremo distal, ubicada medial y anterior a la base del hallux, siendo redondeada y más pequeña que la hipotenar y 4; finalmente, las almohadillas interdigitales 2 y 3 se ubican en la base de los dígitos 2-3 y 3-4,

respectivamente, siendo subiguales en tamaño y más anchas distalmente que proximalmente (Figura 6). El pollex y el quinto dígito no presentan garra y son de menor tamaño que los 2-4, los cuales presentan sendas garras, alargadas y comprimidas lateralmente.

Las almohadillas palmares y plantares en Caenolestidae están bien diferenciadas y varían en tamaño, forma y posición entre los géneros y especies. En las patas, la dermis está recubierta por pequeñas escamas de aspecto circular y de color gris o café oscuro. Esto es variable, ya que algunos ejemplares presentan pieles más oscuras (*C. convelatus* s.l. CTUA 3519) y otros pieles más claras, pero con las escamas de color oscuro (*C. fuliginosus* s.l. BGC 060). La almohadilla tenar es la más proximal y puede estar desarrollada y tener un aspecto oblongo con bordes rectos (*C. fuliginosus*), u oblongo cóncavo medialmente (*C. convelatus* s.l.), o reducida e irregular (*Lestoros*). Su posición respecto a la primera almohadilla interdigital puede ser posterior y separada de esta (*Caenolestes*, *Lestoros*) (Ca. 3⁰) o casi en contacto con esta (*Rhyncholestes*) (Ca. 3¹). Distal a la almohadilla tenar, la primera almohadilla interdigital es ovalada y ubicada en la base del hallux. La segunda, tercera y cuarta almohadillas interdigitales son subiguales en forma y con un tamaño similar, siendo la tercera en ocasiones ligeramente más pequeña (más conspicuo en *Lestoros*). La posición y forma de la almohadilla hipotenar es variable y separa grupos incluso dentro de *Caenolestes*. La hipotenar puede estar desarrollada y cercana a la cuarta interdigital (*C. convelatus* s.l., *C. caniventer*, *C. sangay*, *C. condorensis*) (Ca. 4¹) o separada de la cuarta interdigital, pudiendo estar bien desarrollada (*C. fuliginosus* s.l.) o reducida, pero separada de la interdigital (*L. inca*) y ubicada proximal (Ca. 4⁰). En esta región, los dígitos presentan estructuras como anillos, que en su centro presentan comúnmente dos escamas (Figura 6). El hallux no presenta uña, los demás dedos sí.

Descripción de cráneo y mandíbula

Dado que el cráneo de los Paucituberculata vivientes es delgado, la manera en que los huesos del cráneo se articulan entre sí es visible en la mayoría de los casos (e.g., Figura 7c). En este sentido, empleo los términos plana y biselada o escamosa para describir el tipo de articulación. Plana se refiere a que los bordes de los huesos en contactos están en línea uno con otro (e.g., sutura internasal), mientras que escamosa o biselada se refiere a que la articulación presenta un contacto amplio en donde un hueso continúa por el lado interno y el otro por el lado externo (e.g., sutura escamosoparietal). Además, para describir la forma en que dichas suturas discurren a lo largo de su contacto, utilizo los términos recto, curvo o denticulado.

El cráneo de Caenolestidae presenta una región craneal globosa con poco a moderado desarrollo de crestas de inserción muscular (e.g., cresta lambdaidea o sagital), con suturas mayormente planas con bordes rectos a curvos. Como se dijo arriba, una particularidad de Caenolestidae es que en las suturas frontoparietal, alisfenoides-escamoso y escamosoparietal, el acople entre los huesos se da en una sutura de tipo escamosa o biselada muy notoria, que por la delgadez de dichos huesos, permite ver hasta donde se superponen entre sí. La región basioccipital es la única parte de aspecto recto en la región craneana. Presenta una bula timpánica incompleta (proceso

timpánico del alisfenoides), con el petroso expuesto ventralmente (Ca. 5⁰). La región facial de los cenoléstidos es alargada y su longitud varía entre géneros, siendo la más alargada y diferente en *Rhyncholestes*, seguido por *Caenolestes* y, por último, aunque no muy diferente del anterior, en *Lestoros*. La región facial se angosta desde la zona lagrimal hacia anterior de manera progresiva, terminando en un extremo redondeado agudo en la proyección anterior del nasal que forma el techo de la apertura nasal. La línea dental superior ocupa desde la parte más anterior del premaxilar hasta un poco posterior al inicio del cigoma en el maxilar, con una fórmula dentaria que incluye cuatro incisivos, un canino, tres premolares y cuatro molares, con diastemas variables (ver abajo) (Figura 7).

La mandíbula de Caenolestidae es, en general, poco variable entre géneros y especies comparado con el cráneo. La rama mandibular es relativamente ancha, con una fosa masetérica bien desarrollada y un proceso coronoides alto y terminando en punta hacia posterior. El aspecto dorsal del proceso condilar es aproximadamente cuadrangular. En la base anterior del ramus, un pequeño espacio retromolar está presente separando el m4 de la cresta anterior de la fosa masetérica. Algunos ejemplares y en todos los géneros, presentan un foramen retromolar de forma ovalada o redonda; en *Caenolestes* y *Lestoros*, este foramen suele estar muy reducido y en los ejemplares revisados parece superficial; en *Rhyncholestes*, algunos ejemplares (e.g., FMNH 124002 ♀) presentan un foramen retromolar más grande y profundo, al parecer relacionado con un canal retromolar o retrodental (Beck, 2017). El cuerpo de la mandíbula es mayormente recto, orientado perpendicular al eje mayor del ramus y delgado. En su parte anterior alberga el alvéolo de gran tamaño para el i1 procumbente y presenta de 2 a 3 forámenes mentonianos. La sínfisis mandibular es débil y comprimida ventrodorsalmente. La fórmula dental inferior es incierta y la expreso aquí de la siguiente manera: i1 ui4 p2 m4, donde solo el primer incisivo (procumbente) es diferenciable, seguido de 4 unicuspidales de homología incierta. Los diastemas inferiores son variables entre especies y géneros (ver abajo) (Figura 7).

Premaxilar – el par de huesos premaxilares recubren la región lateral y ventral anterior del cráneo. Son de aspecto alargado y están delimitados anteriormente por la abertura nasal anterior, dorsalmente por los huesos nasales, posteriormente por el maxilar y ventralmente, en el paladar, se juntan entre sí.

En vista lateral, el borde anterior que forma la abertura nasal anterior varía en su ángulo, siendo en su región dorsal principalmente perpendicular al eje longitudinal del cráneo en *Caenolestes* y *Lestoros*, e inclinado de posterodorsal a anteroventral en *Rhyncholestes*, pero en todos los casos inclinado en esta misma dirección en su región ventral (piso de la abertura nasal anterior) (Figura 8). El borde superior limita en una sutura plana y recta con el nasal, y su largo es siempre mayor que el largo ventral, por cuenta de una espina posterodorsal bien desarrollada (Ca. 15¹). Dicha espina varía en longitud y desarrollo entre taxones (ver descripción en géneros). El borde posterior limita en una sutura plana con el maxilar y es comúnmente cóncava hacia posterior, con el extremo dorsal más posterior que el extremo ventral. En el borde ventral y en vista lateral, el extremo posterior limita

anteriormente el alvéolo del canino, menos en *Lestoros* en que el alvéolo del canino parece estar totalmente contenido en el maxilar. Hacia anterior continúa recto hasta formar el extremo más anterior del cráneo, donde se une con su par en la línea medial. Anterior al canino, el premaxilar contiene la totalidad de los dientes incisivos.

En vista ventral, el par de huesos premaxilares se juntan entre sí en una sutura plana medial, que se extiende al menos hasta la altura de los caninos en *Caenolestes* y *Lestoros* (Ca. 16¹), pero anterior al canino en *Rhyncholestes* (Ca. 16⁰). En el premaxilar, dos tercios de las fenestras incisivas ocupan la mayor parte de la región palatina de estos huesos, las cuales están divididas por un tabique igualmente formado en sus dos tercios partes anteriores por los premaxilares. La forma de dichas fenestras y el tabique es variable (ver descripción de géneros) (Figura 7 y Figura 9).

Nasal – el par de huesos nasales recubren el techo de la cavidad nasal y forman en su totalidad el borde dorsal de la región facial del cráneo. Se proyectan anteriormente con una espina dorsal en la abertura anterior nasal, posterior a esta espina y lateroventralmente limitan con los premaxilares en anterior, en su porción posterior limitan con los maxilares y posteriormente limitan con el frontal. Aproximadamente en la cuarta parte posterior, la mayoría presenta una vacuidad anteorbital (VAC) (Figura 10 y Figura 12), de desarrollo variable entre géneros y especies.

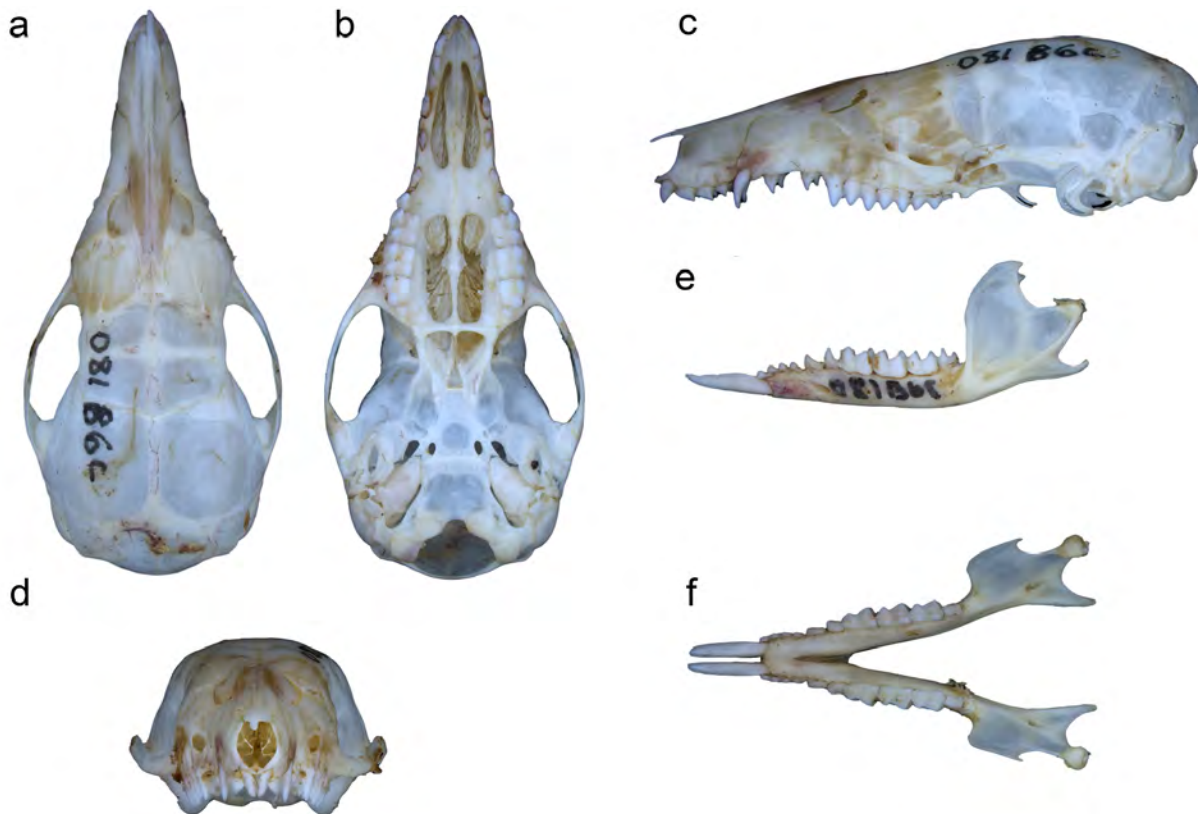


Figura 7. Aspecto general del cráneo y mandíbula de Caenolestidae (*Caenolestes fuliginosus centralis* UV 15127 ♂) en vista dorsal (a), ventral (b), lateral (c), frontal (d) del cráneo y lateral (e) y oclusal (f) de la mandíbula. Barra 5 mm.

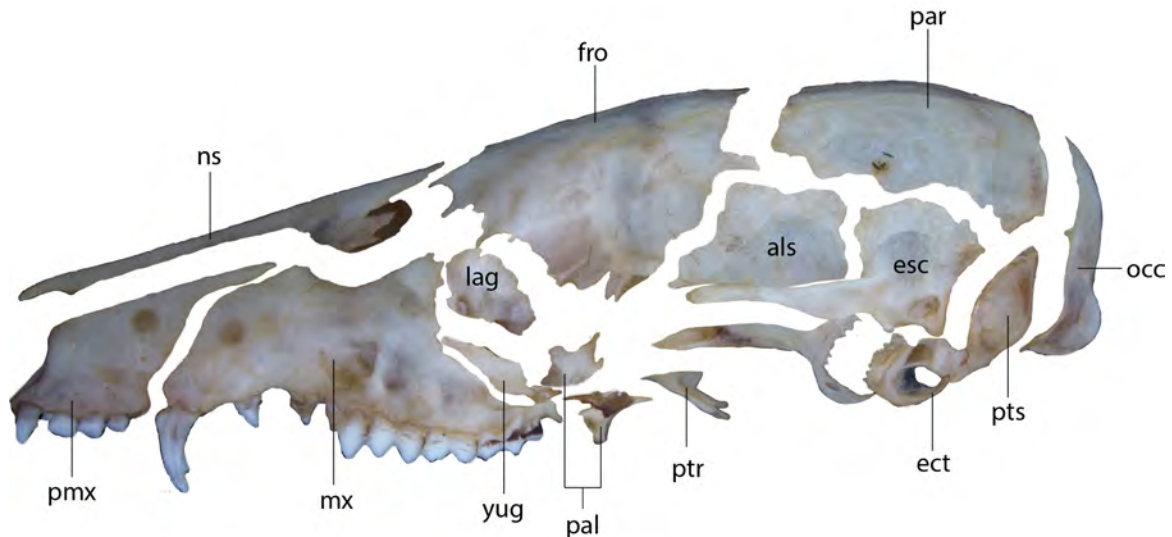


Figura 8. Aspecto lateral de cráneo de Caenolestidae desarticulado (digitalmente) mostrando los diferentes huesos del cráneo y sus suturas, basado en *Caenolestes fuliginosus centralis* (UV 15116 ♂). Abreviaturas: alisfenoides (als), ectotimpánico (ect), escamoso (esc), frontal (fro), lagrimal (lag), maxilar (mx), nasal (ns), occipital (occ), parietal (par), palatino (pal), petroso (pts), premaxilar (pmx), pterigoides (ptr), yugal (yug).

En vista lateral (Figura 8), los nasales forman el techo de la cavidad nasal, siendo de aspecto recto dorsalmente, aunque en algunas especies presentan un ligero abombamiento a nivel de las VAC (*Lestoros*, y una población de *C. f. centralis* del norte de Colombia). Además, se observa su ensanchamiento lateral al nivel de las VAC o justo posterior a la espina posterodorsal del premaxilar.

En vista dorsal, los nasales son de ancho constante o ligeramente creciente hacia posterior, caracterizados por suturas planas entre los huesos limitantes y entre los nasales. El contacto con el maxilar es de extensión variable, desde casi ausente cuando la espina posterodorsal del premaxilar se extiende casi hasta las VAC (e.g., *Rhyncholestes*), de extensión moderada cuando las VAC están presentes y la espina posterodorsal del premaxilar presenta menor desarrollo posterior (e.g., *C. fuliginosus obscurus*) a extensión completa (i.e, sin hiatos en el contacto maxilonasal) cuando las VAC están ausentes o casi ausentes (e.g., *C. convelatus*), estando el nasal y el maxilar en contacto en todo su largo dorsal. En su contacto con las VAC, los huesos nasales se expanden lateralmente, que cuando las VAC están presentes forman una espina lateral, que en algunas ocasiones forman complejos bordes digitiformes orientados hacia posterior. Posterior a este ensanchamiento, los nasales se vuelven a comprimir y terminan redondeados en su extremo posterior. En vista dorsal, en la región del contacto posterior entre los nasales, se forma una escotadura donde ingresa el frontal, la cual está presente en la mayoría de especies.

Maxilar – en el hueso pareado maxilar reconozco tres procesos: el proceso facial, el proceso palatino y el proceso cigomático. El maxilar ocupa lateralmente la región facial proximal, en la región posteroventral, participa en la raíz del cigoma y, ventralmente, forma el paladar posterior. Limita anteriormente con el premaxilar, dorsalmente con el nasal y las VAC. En su extremo posterior limita con el frontal, con el lacrimal y el yugal. En la región orbital limita con el proceso orbital del palatino

y el *torus* postpalatino del mismo hueso en la región palatina. Las suturas de este hueso, incluida la intermaxilar en el proceso palatal, son suturas planas, a excepción del frontal (biselada) y del jugal (ver abajo).

En vista lateral, los maxilares albergan el foramen infraorbitario (uno en cada maxilar), los cuales abren anteriormente con la pared medial, recubriendo la salida del foramen en vista lateral en *Caenolestes* (Ca. 13⁰), mientras que en *Lestoros* y *Rhyncholestes* la pared exterior está ausente o reducida, por lo que el foramen infraorbital en estos géneros abre directamente hacia lateral (Ca. 13¹). Desde esta vista, en su extremo anterior y ventral, el maxilar puede formar toda la pared lateral del alvéolo del canino (*Lestoros*, *C. convelatus* s.l.), la mayoría (*Rhyncholestes*, *C. convelatus*, *C. caniventer*) o la mitad posterior (*C. fuliginosus* s.l.). A excepción de *Lestoros*, el maxilar tiene una pequeña participación en la pared lateral del foramen esfenopalatino. En todos los géneros, el maxilar forma la pared anterolateral del foramen menor palatino. En la región posterior, el maxilar forma la base o raíz del cigoma, formando la porción medial del mismo, lateralmente cubierto por el yugal (Figura 10).

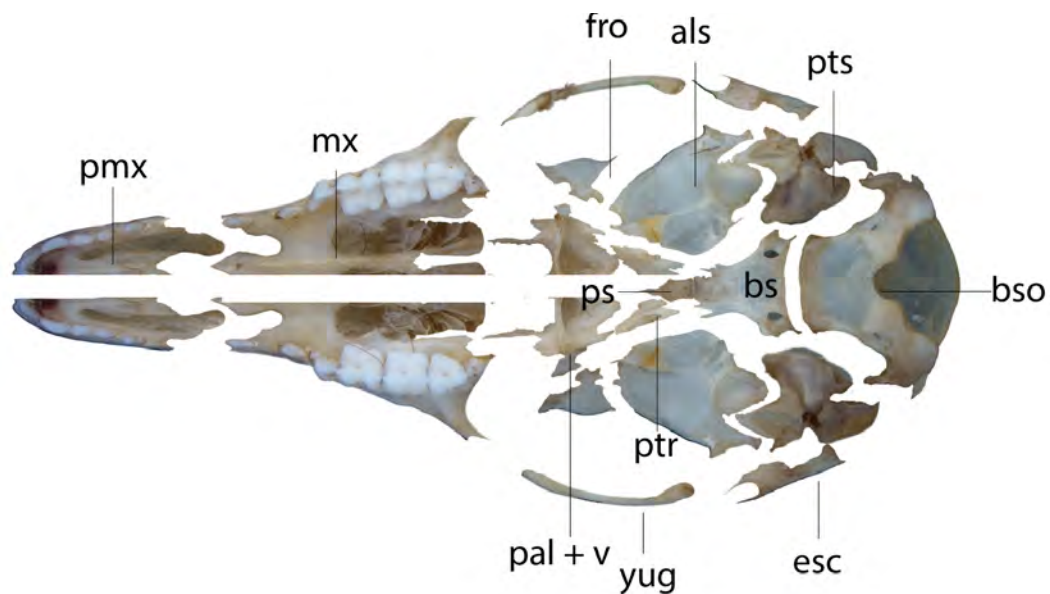


Figura 9. Vista ventral del cráneo de Caenolestidae desarticulado (digitalmente) mostrando los diferentes huesos y suturas, basado en *Caenolestes fuliginosus centralis* (UV 15116 ♂). Abreviaturas: alisfenoides (als), basiesfenoides (bs), basioccipital (bso), escamoso (esc), frontal (fro), maxilar (mx), palatino (pal), petroso (pts), pterigoides (ptr), premaxilar (pmx), presfenoides (ps), yugal (yug), vómer (v).

En vista ventral, los maxilares forman el paladar posterior, desde el canino hasta el palatino. En su extremo anterior, el maxilar forma la porción posterior y medial del alvéolo del canino, siendo la pared anterior formada por el premaxilar. En *Lestoros*, la pared lateral, a la altura de los demás alveolos, está formada por el maxilar, mientras que en los demás géneros el canino está lateralmente expuesto y no es distinguible el borde lateral del alvéolo. En la región medial anterior, se forman las ventanas incisivas, cuya parte posterior está formada por el maxilar. En el tabique o septum que está

entre las fenestras, el maxilar recibe al premaxilar en diferentes formas según el género. En *Rhyncholestes*, el borde anterior del maxilar en el tabique forma una “M” o una “V”, en *Lestoros*, el maxilar forma una “W”, y en *Caenolestes*, aunque con mayor variación entre especies e individuos, suele formar una “V”, menos profunda que en *Rhyncholestes* (Figura 11). En algunos casos este borde del maxilar en el tabique que está entre las fenestras tiene bordes irregulares o asimétricos. Las fenestras incisivas sobrepasan posteriormente el dP1, sin alcanzar el borde anterior del dP2 en *Rhyncholestes* y algunos *Caenolestes* (*C. caniventer*, *C. condorensis*) (Ca. 19⁰). En *Lestoros* y otros *Caenolestes* (*C. convelatus*, *C. fuliginosus* s.l.), el borde posterior de dichas fenestras sobrepasa el dP2 (Ca. 19¹) (Figura 11). El maxilar alberga la totalidad de alvéolos de la dentición post canina (dP1-M4). En la región posterior, el maxilar forma la mayoría de las fenestras maxilopalatinas, las cuales ocupan invariablemente la mayoría del paladar posterior, desde el medio del P3 hasta el M4, con poca variación entre géneros. A diferencia de las fenestras incisivas, el tabique que separa las fenestras maxilopalatinas está formado, generalmente, por el maxilar (mitad anterior) y el palatino (mitad posterior). Este tabique puede ser delgado o ancho pero de composición frágil, ya que se encuentra comúnmente dañado en especímenes de museo, por lo que su variación está poco registrada. En ejemplares con tabiques delgados, en la unión palatino-maxilar el tabique se ensancha. La forma de las fenestras maxilopalatinas es aproximadamente oblonga, con una constricción en su tercio anterior, que coincide con el final de los maxiloturbinales y el inicio de los etmoturbinales. En general, esta constricción es variable en intensidad, siendo *R. raphanurus*, *C. caniventer* y *C. convelatus* s.s. las especies donde esto es más evidente. En esta vista, el proceso cigomático del maxilar es visible lateralmente.

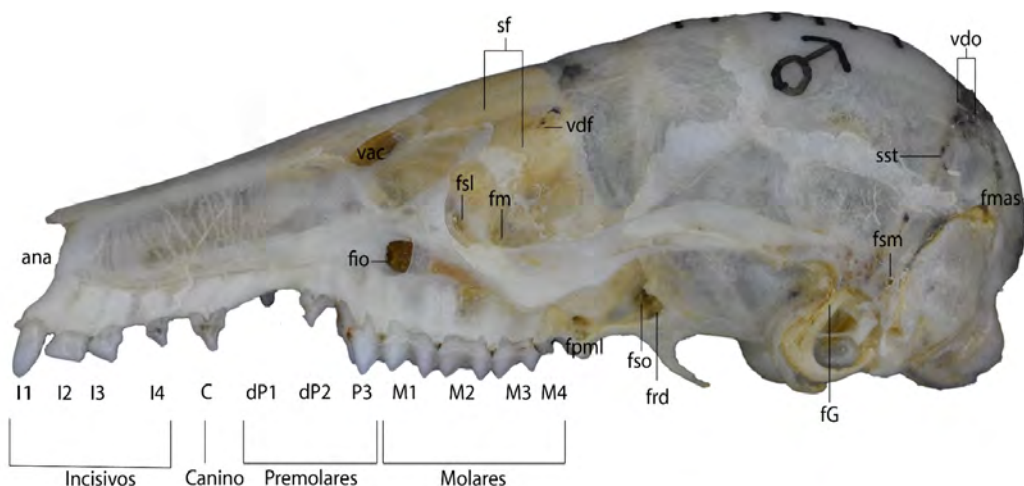


Figura 10. Vista lateral de cráneo de Caenolestidae mostrando diferentes forámenes, fenestras y surcos craneales y dentición, basado en *Lestoros inca* (FMNH 174479 ♂). Abreviaturas: abertura nasal anterior (ana), canino (C), premolares deciduos (dP), fisura glisseriana (fg), foramen infraorbital (fio), fisura maxilar (fm), foramen mastoideo (fmas), foramen palatino menor (fpm), foramen rotundum (fro), fosa para el saco lagrimal (fsl), foramen supraorbitario (fsm), fisura esfenorbital (fso), incisivos (i), molares (M), premolar no deciduo (P), senos frontales (sf), surco seno transversal (sst), seno transversal (st), vacuidades anteorbitales (vac), foramen para vena diploica frontal (vdf), forámenes para venas diploica occipital (vdo).

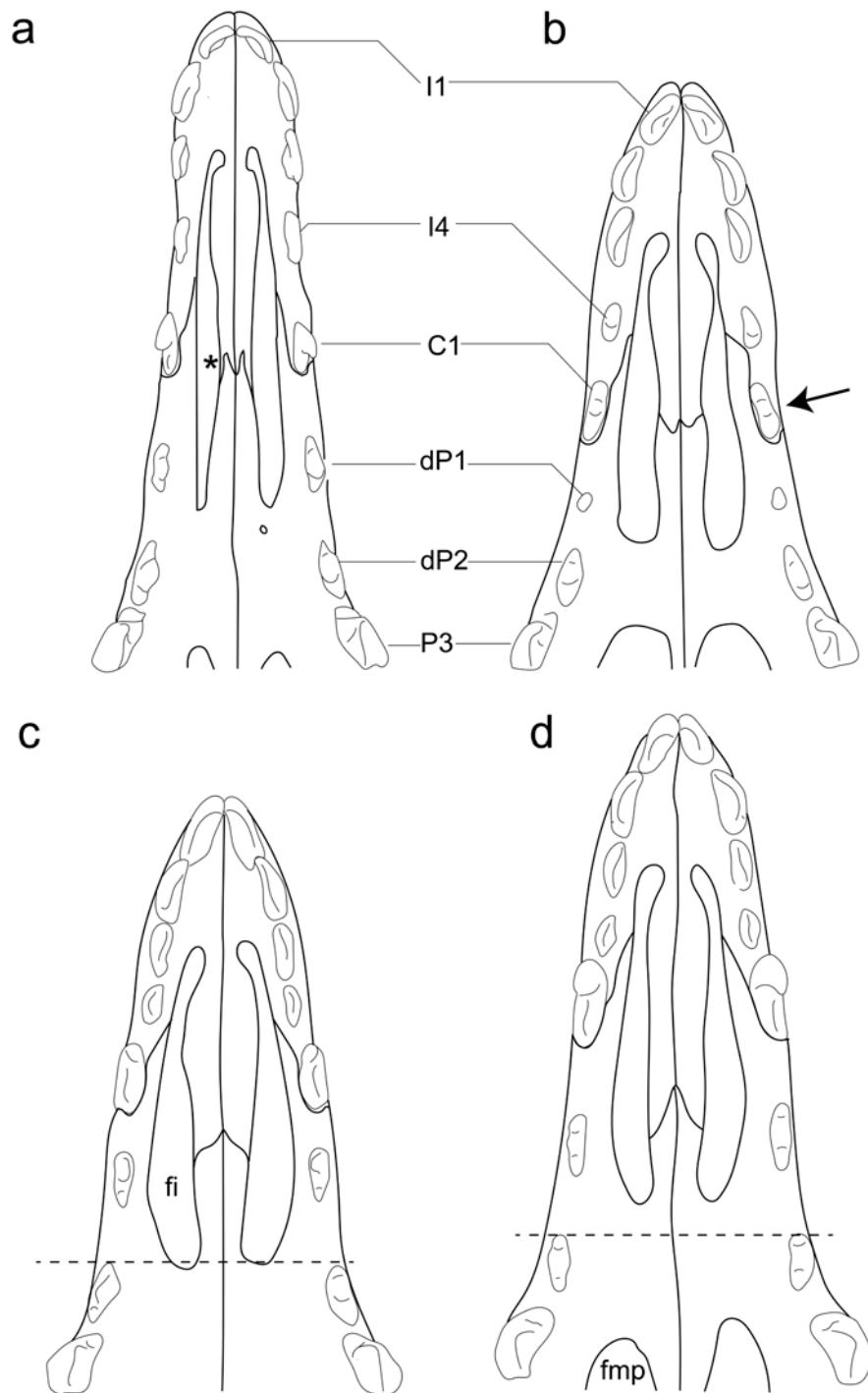


Figura 11. Esquemas de vista ventral del paladar de Caenolestidae vivos señalando la dentición antemolar y las diferencias en forma del tabique (porción maxilar) entre las fenestras incisivas (*) y su extensión posterior respecto a dP2 (línea punteada). La flecha señala la pared lateral del alvéolo del canino. Esquemas basados en *R. raphanurus* FMNH 12747 ♀ (a), *L. inca* FMNH 172052 ♂ (b), *C. fuliginosus* UV 15127 ♂ (c), *C. condorensis* FMNH 152134 ♂ (d). Abreviaturas: caninos (C), incisivos (I), premolares no deciduos (P), premolares deciduos (dP), fenestra incisiva (fi), fenestra maxilopalatina (fmp). Barra: 5 mm.

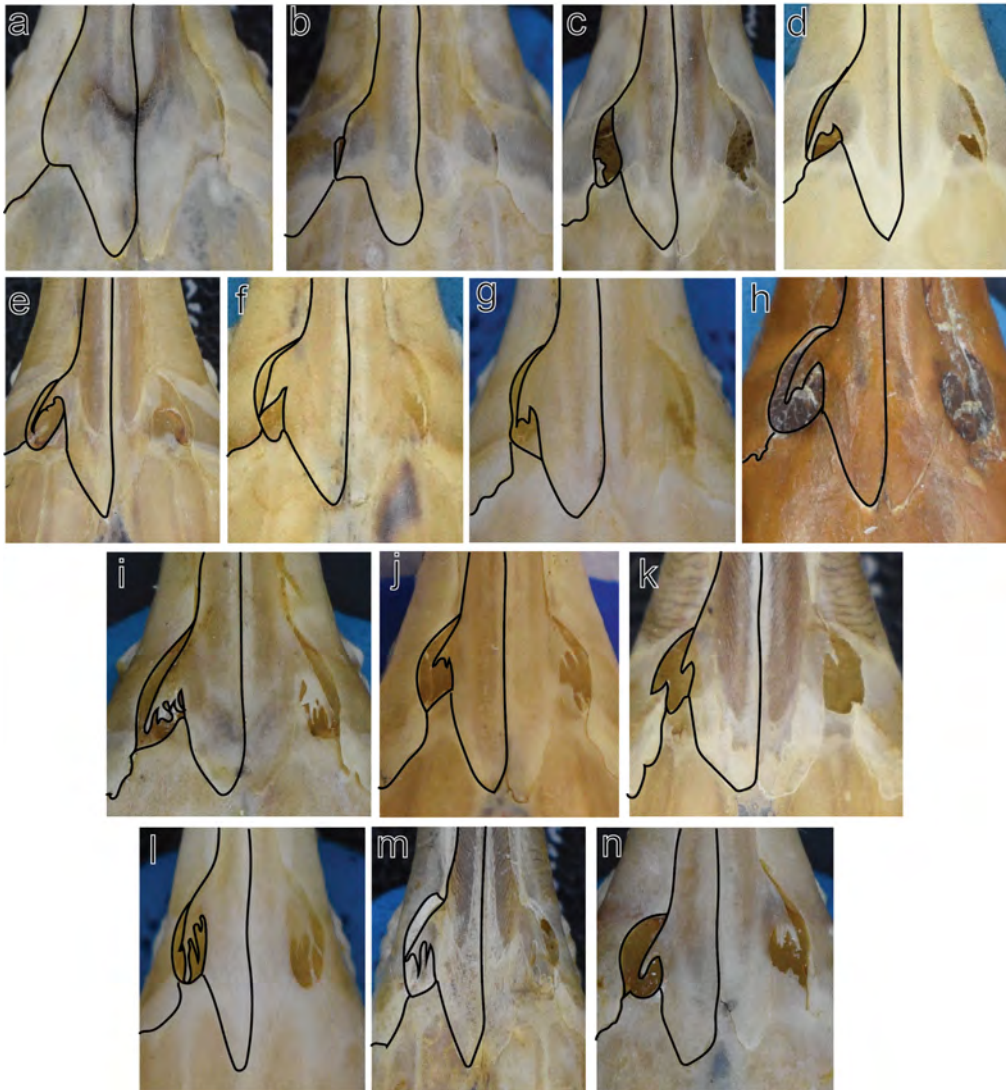


Figura 12. Serie artificial de diferentes estados de desarrollo de las vacuidades anteorbitales (VAC) en adultos de Caenolestidae vivientes, con el lado izquierdo del contacto entre nasales, maxilar y frontal delineado. Basado en *Caenolestes convelatus* FMNH 70893 (a), *C. convelatus* FMNH 44319 (b), *C. condorensis* FMNH 15134 (c), *C. caniventer* AMNH 268103 (d), *C. caniventer* FMNH 81464 (e), *C. caniventer* AMNH 61862 (f), *C. fuliginosus* FMNH 53294 (g), *C. caniventer* AMNH 47174 (h), *C. fuliginosus* AMNH 64471 (i), *Lestoros inca* NMNHI-SI 194384 (j), *L. inca* FMNH 75115 (k), *Rhyncholestes raphanurus* FMNH 124002 (l), *R. raphanurus* FMNH 129831 (m) y *C. fuliginosus* AMNH 64467 (n).

Vacuidad anteorbital – el tema de las VAC y su variación ha sido abordado pocas veces, con excepción de Martin (2013). Estas fenestras pareadas se ubican en la región facial dorsal del cráneo, con una alta variabilidad en tamaño, forma y composición, intra e interespecífica. De manera invariable, cuando está presente, su borde medial está formado por el nasal. Este borde puede ser casi recto a curvo (*C. convelatus* s.l., *C. condorensis*), curvo y con una o dos proyecciones laterales digitiformes (*C. caniventer*, *C. fuliginosus* s.l., *Lestoros*), dendriforme y complejo con proyección lateral (*C. fuliginosus* s.l., *Rhyncholestes*) o estar ausente (*C. convelatus* s.l.). El borde lateral, siempre está formado por el maxilar y puede ser ligeramente cóncavo medialmente (*C. convelatus*) a muy cóncavo medialmente (*C. fuliginosus* s.l., *Lestoros*). Estas vacuidades pueden estar ausentes (Ca.

17⁰) o, si están presentes, pueden estar formadas por dos huesos (maxilar y nasal) (e.g., *C. convelatus* s.l.) (Ca. 17¹) o tres huesos (maxilar, nasal y frontal) (Ca. 17²). Cuando el frontal participa de las VAC, el borde posterior es un borde recto y perpendicular al eje longitudinal del cráneo. Finalmente, es común encontrar individuos con morfologías variables en cuanto al borde formado por el nasal entre un lado y otro, incluyendo un lado recubierto por una capa ósea y el otro completamente abierto (González et al. 2020, Martin, 2013). Sin embargo, a pesar de que en algunos individuos las VAC pueden estar recubiertas por una capa ósea notoriamente más delgada que los huesos circundantes, sus bordes son discernibles y, por lo tanto, las considero como presentes aquí (Figura 12).

Yugal – este hueso cuenta con dos procesos, uno cigomático y una pequeña participación en la región rostral, anteroventral al lacrimal. Ubicado en la base de la región orbital del cráneo, el yugal forma la porción anterior del arco cigomático. Limita anteriormente con el maxilar, anterodorsalmente con el lacrimal y, posteriormente, desde el proceso cigomático del maxilar, se expande lateralmente formando el arco cigomático. Cerca a la mitad del mismo, el yugal recibe el proceso cigomático del escamoso. Las suturas del yugal con el escamoso son de tipo plano, mientras que las suturas con el lacrimal y maxilar son de tipo bisel; sin embargo, en la región de la raíz anterior del cigoma el maxilar recibe al yugal en una sutura de forma singular, amplia y angulada, en la que el yugal se solapa o apoya sobre gran porción del maxilar en su proceso cigomático (Evans & Miller, 2013).

En vista lateral (Figura 8), el yugal en su porción anterior es delgado y digitiforme, separando la sutura descendiente dorsoventral entre el lagrimal y el maxilar. Sin embargo, el género *Lestoros* presenta individuos en que dicho proceso está reducido y el yugal tiene poca o ninguna participación en la región facial (e.g., FMNH 172046). Ventral al lacrimal, el yugal se ensancha recubriendo la región anterolateral de la órbita y extendiéndose ventrolateralmente. La sutura anterior entre yugal y maxilar tiene orientación anterodorsal a posteroventral, hasta alcanzar casi el nivel de la lineal dental (*Rhyncholestes*) o unos milímetros dorsal a la línea dental (*Caenolestes*, *Lestoros*), a la altura del M3-4. A partir de este punto, el yugal se separa del maxilar y cambia de dirección, yendo de ventroanterior a dorsoposterior y describiendo una curva cóncava hacia ventral, en lo que es la inserción del masetero inferior. La región anterior del cigoma es variable entre los géneros, siendo la zona de inserción del músculo zigomático (Turnbull, 1970), que para *Lestoros* es más profunda y alta (Ca. 9⁰), comparada con *Caenolestes* y *Rhyncholestes*, donde dicha inserción es reducida (Ca. 9¹). El proceso frontal del yugal no está desarrollado en ningún género. El yugal recibe al proceso cigomático del escamoso en un receptáculo en forma de “U”, cuyo brazo ventral se extiende delgado y largo por todo el arco cigomático hasta formar la pared anterior de la fosa glenoidea. En este punto, un engrosamiento conspicuo del yugal está comúnmente presente.

En vista dorsal, el yugal es delgado y homogéneo en grosor, y ligeramente cóncavo medialmente. Se separa del cráneo con una orientación anteromedial a posterolateral, hasta encontrarse con el proceso cigomático del escamoso. En vista ventral, se observa el solapamiento del yugal sobre el proceso cigomático del maxilar.

Lacrimal – el par de huesos lacrimales, forman la parte anterior de la región orbital y se puede dividir en dos procesos, el proceso facial de menor tamaño y el proceso orbital. El lacrimal contacta anteriormente con el maxilar y el proceso facial del yugal. Estas suturas son planas. En su borde dorsal y posterior contacta con el frontal, comúnmente con bordes irregulares y curvados.

En vista lateral (Figura 8 y Figura 10), el lacrimal delimita la región facial del cráneo, con un aspecto irregular de suturas curvadas y con su superficie orientada en diferentes direcciones debido a su ubicación. La mayor superficie se orienta en el plano sagital (región orbital); sin embargo, en su sutura con el maxilar y el yugal, su superficie forma la curvatura que delimita, anteriormente, la órbita. En su región más anterior, se forma el foramen lacrimal, cuya abertura tiene una orientación posterolateral, tiene un aspecto alargado dorsoventralmente y está totalmente formado por el lacrimal (Figura 8 y Figura 10). Anterior a dicho foramen se encuentra la pequeña participación facial del lacrimal y ventral a dicho foramen, el lagrimal recubre una pequeña porción del borde anteroventral de la órbita, antes de ocultarse medialmente tras el arco cigomático.

En vista dorsal, el lacrimal es conspicuo en la región de la protuberancia o ensanchamiento lacrimal, punto de inflexión del ensanchamiento general antero-posterior de la región facial antes mencionado e inicio de la constricción postorbital anterior.

Frontal – el frontal forma el techo y primera mitad de la región craneal. La sutura interfrontal no es visible (i.e., están fusionados totalmente). En la región anterior, el frontal limita con el nasal, las VAC (cuando están presentes) y el maxilar (Figura 8). En la región lateral, el frontal limita con el lagrimal y desciende hacia la órbita, donde limita con el proceso orbital del palatino ventralmente. Ventral y posteriormente contacta con el orbitoesfenoides, en una sutura poco visible en la mayoría de especímenes. Dorsal al foramen etmoidal contacta con el alisfenoides. Posterior y dorsal contacta con los parietales, con suturas de tipo bisel, conspicuamente visibles por la delgadez del hueso.

En vista dorsal (Figura 7), el frontal es anteriormente ancho en su contacto con el nasal, maxilar y lacrimal. Posterior a esto, el frontal se comprime medialmente formando la constricción postorbital anterior. Entre esta constricción y hacia anterior, hasta su contacto con el nasal y maxilar, son visibles en muchos especímenes los senos frontales a través de este hueso. Esta constricción orbital anterior es muy variable, pudiendo ser muy o poco marcada, igual o menos que la constricción orbital posterior, las cuales están separadas por un ligero engrosamiento del frontal, aproximadamente a la altura del foramen etmoidal. La constricción orbital posterior está dada por la sutura entre el alisfenoides y el frontal y es, en ocasiones, más marcada que la anterior (i.e., *Rhyncholestes*, *Caenolestes*). Sin embargo, este carácter es muy variable intraespecíficamente. Hacia posterior de esta constricción, el frontal se ensancha y contacta con el parietal en orientación coronal, en una sutura de bordes aproximadamente lisos o ligeramente ondulados y fuertemente biselada.

En vista lateral, el frontal cubre la pared posterior de la órbita, rostral a la constricción orbital anterior (ver arriba). En su parte anterior y dorsal, abre hacia lateral el foramen para la vena diploica frontal, el cual está comúnmente presente. En la órbita, limita anterior con el lagrimal y ventral con el

proceso orbital del palatino. Posteriormente y siguiendo la constricción anterior orbital, contacta con el orbitosfenoides y junto con el alisfenoides forman el foramen etmoidal. Hacia posterior, el contacto con el alisfenoides tiene una orientación de anteroventral a posterodorsal y con una sutura biselada, que termina dorsalmente en el contacto con el parietal. En algunos ejemplares (*C. fuliginosus* UV 15134 ♂) esta sutura forma una cresta cuya función no pudo ser determinada y difiere en la dirección de la cresta infratemporal de *Monodelphis* (Wible, 2003) (Figura 13).

Alisfenoides – el hueso pareado alisfenoides forma la pared lateral del cráneo posterior a la región orbital y anterior a la región escamoso-temporal. El alisfenoides, además, forma parte del basicraneo, anterior al basioccipital y al petroso, y lateral al basiesfenoides y pterigoides. El hueso alisfenoides es complejo y participa de diferentes procesos que describo a continuación.

En vista dorsal, el alisfenoides es visible solo en su contacto dorsal con el parietal y anterodorsal con el frontal, en ambos casos las suturas son de tipo bisel. La sutura con el escamoso no es dorsalmente visible. La sutura con el parietal discurre transversalmente al eje longitudinal del cráneo. En todos los Caenolestidae, el alisfenoides forma la mitad o menos de la superficie dorsal de la fosa glenoidea (proceso glenoide dorsal de los alisfenoides).

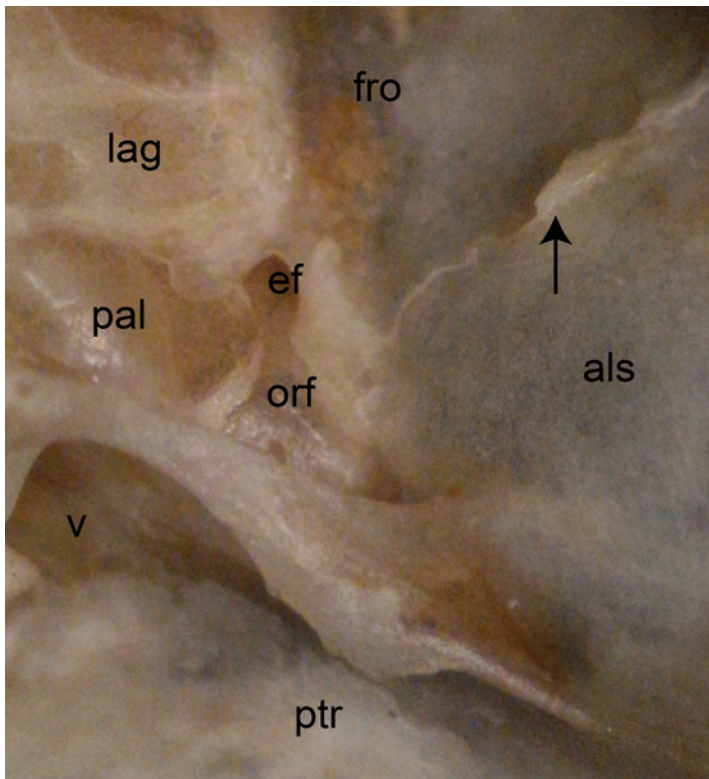


Figura 13. Detalle de la región postorbital en *Caenolestes fuliginosus centralis* (UV 15134 ♂) con los diferentes huesos que rodean el foramen etmoidal (ef) y una cresta temporal de en la sutura alisfenoides y frontal (flecha). Abreviaturas: alisfenoides (als), frontal (fro), lagrimal (lag), orbitosfenoides (orf), palatino (pal), pterigoides (ptr), vómer (v).

En vista lateral (Figura 8), el alisfenoides cubre la región posterior a la órbita, a partir del foramen etmoidal. La fisura esfenororbital y el foramen rotundum, formados en su mayoría por el alisfenoides, abren hacia anterior en la base ventral del alisfenoides, posterior al foramen etmoidal. Delimitando lateralmente el foramen rotundum y extendiéndose hacia anterior, el proceso anterior del alisfenoides se extiende hasta tocar el extremo posterolateral del palatino. Ventralmente, el

alisfenoides se curva para formar la región anterolateral del basicraneo. Posteriormente, el alisfenoides forma el proceso timpánico del alisfenoides, recubriendo la parte exterior y anterior del oído externo, recubriendo el ectotimpánico. Este proceso timpánico es abovedado, cóncavo hacia posterior y con el borde posterior irregular, en ocasiones de aspecto dendrítico. Entre el proceso timpánico del alisfenoides (bulla timpánica) y el ectotimpánico es visible el proceso anterior del malleus. El espacio entre ectotimpánico + proceso anterior del malleus y la cara interior de la bulla, es la fisura glaseriana o petrotimpánica, por donde pasa el nervio de la chorda tympani (Evans & Miller, 2013; Wible, 2003; Wible & Shelley, 2020). Posterior y dorsal a la región timpánica, el alisfenoides contacta el escamoso en una sutura conspicuamente biselada que corre de ventroposterior a dorsoanterior, hasta el contacto parietal-escamoso-alisfenoides.

En vista ventral (Figura 9 y Figura 14), el alisfenoides cubre la región anterolateral del basicraneo, limitando medialmente y de anterior a posterior, con el pterigoides, basiesfeneoides y basioccipital. La sutura con el basiesfeneoides está prácticamente fusionada, evidente solamente por el engrosamiento de la zona de contacto entre ambos huesos, discurriendo desde el extremo posterior del pterigoides hacia posterolateral, ligeramente cóncava lateralmente, hacia el canal transverso, donde dicho engrosamiento se ensancha mediolateralmente y sigue hasta el foramen carotídeo. Posterior al proceso anterior del alisfenoides (ver arriba), este hueso se extiende posteriormente formando una parte del basicraneo y albergando en su región posterior al canal transverso, lateral y anterior al foramen carotídeo (Figura 14). Este foramen se encuentra en el límite entre basiesfeneoides y alisfenoides y abre anterolateralmente, frecuentemente con un surco cóncavo hacia anterior. En ocasiones, un foramen pequeño se forma en el surco que direcciona el contenido de este canal (e.g., *L. inca* NMNH-SI 194387, FMNH 172050). En el borde más posterior del alisfenoides, entre la bulla y el foramen carotídeo, este hueso forma el borde anterior de la confluencia del foramen oval, fenestra piriforme y foramen para el nervio petroso mayor. En su región más lateral, el alisfenoides rodea la fosa glenoidea, observándose desde esta vista el proceso glenoide del alisfenoides (Figura 9).

Parietal – los huesos parietales cubren la región más posterior y dorsal del cráneo. Anteriormente contactan con el frontal, lateralmente con el escamoso y el alisfenoides; en todos los casos con suturas de tipo bisel. Una pequeña porción contacta en su extremo más posterolateral con la exposición mastoidea del petroso. Su borde posterior contacta con el supraoccipital y forma la cresta nuchal o lambdaidea, cuyo desarrollo es variable entre individuos y especies.

En vista dorsal (Figura 7), el parietal tiene un aspecto cuadrangular. Su borde anterior, en la sutura con el frontal, es mayormente recto y la sutura discurre en el eje coronal. La sutura interparietal está comúnmente fusionada en su totalidad y, al igual que en el frontal, por la delgadez del hueso el seno sagital superior es visible en la línea sagital. Algunas especies e individuos grandes, presentan crestas temporales (e.g., *C. convelatus* s.s., AMNH 64462). En su región posterior, no hay evidencia de hueso interparietal, incluso en individuos juveniles (e.g., *C. convelatus* s.l., FMNH 94948). La impresión del confluens sinuum es evidente a través del parietal, en ocasiones con un pequeño

foramen asociado en la línea sagital (e.g., *L. inca* NMNH-SI 194404).

En vista lateral (Figura 8 y Figura 10), el parietal es ligeramente globoso, con una leve depresión en su parte más posterior, antes de formar la cresta lambdoidea. En algunos individuos (e.g., *C. fuliginosus* s.l., FMNH 70870) se encuentra un pequeño foramen justo en esta depresión o ligeramente anterior, coincidente en posición con la vena diploica occipital. De manera similar al seno sagital superior dorsal, que se evidencia a través del hueso en la línea sagital del cráneo en el frontal y parietal, en el plano occipital y en esta misma depresión, una ranura interna al parietal se evidencia en algunos especímenes (e.g., *C. fuliginosus* s.l., FMNH 70864). Esta ranura coincide con la posición y dirección del seno transversal (Evans & Miller, 2013). En su extremo posteroventral, el parietal forma parte del foramen mastoideo (Evans & Miller, 2013; Osgood, 1921), por el cual atraviesa la vena occipital emisaria, dejando una impresión desde el seno transversal hasta este foramen en el parietal, de manera similar a lo arriba descrito (e.g., *C. fuliginosus* s.l., FMNH 70864). La sutura con el frontal, alisfenoides y escamoso es biselada y discurre, principalmente, anteroposterior.

Escamoso – el par de huesos escamosos recubren la pared lateral posterior de la región craneana. Tienen dos procesos, uno craneano y otro cigomático. El escamoso limita dorsalmente con el parietal, anterior y ventralmente con el alisfenoides, posteriormente con la exposición mastoidea del petroso. Las suturas con el parietal y el alisfenoides son de tipo biselada, mientras que la sutura con el petroso asemeja más una sutura de tipo plana. En el proceso cigomático, el escamoso limita con el yugal, a partir del proceso anterior glenoideo del yugal (en la fosa glenoidea) hasta la mitad del arco cigomático aproximadamente, donde el escamoso termina encerrado anteriormente por un receptáculo formado por el yugal. El proceso cigomático del escamoso es, en general, digitiforme.

En vista lateral (Figura 8 y Figura 10), el proceso craneal del escamoso es dorsalmente más ancho haciéndose paulatinamente más angosto hacia ventral. En su parte ventral, el escamoso forma dos procesos, el proceso postglenoideo y el post timpánico. Entre estos dos, el foramen suprameatal abre hacia lateral, con un alto grado de variación entre géneros y especies. En ocasiones, este foramen es tan grande que su borde ventral es característicamente delgado (Ca. 6²) (e.g., *C. convelatus* s.s., AMNH 64456), incluso perdiéndose en algunos ejemplares de museo (e.g., *C. convelatus* s.s., AMNH 64456). En otras especies puede estar reducido (e.g., *C. fuliginosus obscurus*) (Ca. 6⁰) o bien desarrollado pero no hipertrofiado (e.g., *C. fuliginosus centralis*) (Ca. 6¹). Además, la forma de dicho foramen es muy variable, con especies presentando un aspecto lateral trapezoidal (e.g., *C. caniventer*) (Ca. 7³), ovalado e inclinado (e.g., *C. fuliginosus centralis*) (Ca. 7²), ovalado y no inclinado (e.g., *C. fuliginosus obscurus*) (Ca. 7¹) o redondeado (e.g., *Lestoros* y *Rhyncholestes*) (Ca. 7⁰). Este foramen se ubica dorsal a la salida craneal de la vena emisaria del foramen retroarticular (foramen postglenoideo), donde se une dorsalmente con el seno proótico (Archer, 1976; Evans & Miller, 2013). Además, a través de este foramen es posible que pase el ramus superior de la arteria carótida interna (Archer, 1976; Rougier et al., 1992; Wible, 1990). En todas las especies, es visible a través de este foramen y en esta vista el canal proótico que lleva la vena lateral cefálica (*lateral head vein*; Evans &

Miller, 2013) en el hueso petroso. El escamoso en su borde más posterodorsal forma parte del foramen mastoideo. El proceso cigomático del escamoso, surge en la región ventral del proceso craneal del mismo, formando la raíz del cigoma posterior, iniciando desde el proceso postglenoideo, hasta formar aproximadamente la mitad del arco cigomático. Sus bordes son lisos, su contacto con el yugal es de suturas planas y es digitiforme, en ocasiones de aspecto lateral y ligeramente cóncavo hacia ventral, pero en la mayoría de casos es de aspecto recto.

En vista ventral (Figura 9), el proceso craneal es poco visible. La raíz posterior del cigoma, dorsal a la fosa glenoidea, está cubierta hasta al menos la mitad por el proceso glenoideo del alisfenoides. A partir de aquí y hacia anterior, el proceso cigomático de este hueso continúa hacia anterior, delgado y cóncavo medialmente. La región escamosa del cigomático es más ancha que la región yugal. En vista ventral, el escamoso solo es visible por la fosa glenoidea y los procesos postglenoideo y post timpánico (Figura 14).

Palatino – el hueso pareado palatino forma la región posterior del paladar (proceso palatino) y parte de la órbita (proceso orbital). El proceso palatino se orienta en el plano horizontal, contacta anteriormente con el maxilar y forma la porción posterior de las fenestras maxilopalatinas, contacta posterior y dorsalmente con el vómer, el pterigoides y el proceso anterior del alisfenoides. En la apertura posterior del paladar, el palatino recubre las paredes laterales internas, hasta encontrarse con el vómer. El proceso orbital se orienta en el plano sagital y limita, anteriormente, con el maxilar y lacrimal, dorsal y posteriormente con el frontal y el orbitosfenoides.

En vista ventral (Figura 9), el palatino forma el extremo posterior del paladar, formando el borde posterior de las fenestras maxilopalatinas y el tabique interfenestra, hasta aproximadamente la mitad de su longitud. Los bordes de estas partes son irregulares y de aspecto delgado, y la sutura maxilopalatina está fuertemente fusionada, siendo en ocasiones poco discernible. El borde posterior de las fenestras es redondeado. Posterior a las fenestras, un pequeño receso las separa del torus posterior palatino, que tiene desarrollo variable entre los géneros y especies, pudiendo ser recto en cuanto al plano coronal o ligeramente cóncavo hacia posterior. De manera similar, este torus presenta un desarrollo variable en cuanto al plano dorsoventral, teniendo en algunas especies un alto grado de desarrollo ventral (e.g., *C. sangay*). En el torus y en la unión interpalatina, la espina caudal posterior del palatino emerge como una protuberancia en forma de punta y orientada hacia posterior, en todos los géneros. En los extremos laterales del torus, el palatino está ligeramente engrosado, en donde se ubica el foramen menor palatino, orientado lateralmente y abriendo en la región ventral de la órbita, formado anteriormente por el maxilar.

En vista lateral (Figura 8), el proceso orbital del palatino está mayormente tapado lateralmente por el arco cigomático. El proceso orbital del palatino es de bordes irregulares, ocupa la región anteroventral de la órbita y es de aspecto plano. En su región más anterior limita con el lagrimal, posterior a la abertura posterior del foramen infraorbital. En su región posterior, limita con el orbitosfenoides, comúnmente fusionado al mismo, sin sutura discernible (ver abajo; Figura 13).

Vómer – el vómer es solo visible desde ventral (Figura 9), dorsal al torus posterior palatino y posterior a la abertura posterior palatina, en su región más posterior. Este hueso es anteriormente más ancho y se adelgaza hacia posterior. En la región medial del vómer, se sitúa el preesfenoides, con quien limita medialmente. Lateralmente, limita con el palatino.

Pterigoides – el par de huesos pterigoides son pequeños y están posterior a la abertura posterior del paladar. Anteriormente, limitan con el palatino, lateralmente con el proceso anterior del alisfenoides, posteriormente con el basiesfenoides y alisfenoides, y medialmente con el preesfenoides. Los pterigoides se componen de un proceso craneano, de aspecto plano y ocupando la región posterior al paladar, y un hamulus, un proceso digitiforme proyectado ventralmente y direccionado hacia posterior con una curvatura cóncava lateralmente.

En vista ventral (Figura 9 y Figura 14), el pterigoides se ubica lateral al extremo más posterior del palatino, al preesfenoides y al basiesfenoides, y medial al alisfenoides. En su extremo posterior y ligeramente medial al límite entre basiesfenoides y alisfenoides, es visible en algunos especímenes una pequeña abertura hacia posterior seguida anteriormente por un canal interno al pterigoides, presumiblemente el foramen para el nervio del canal pterigoideo y su canal (Evans & Miller, 2013; Wible, 2003). En vista lateral, solamente el hamulus del pterigoides es visible, extendiéndose ventroposteriormente y con un aspecto lateral curvado.

Preesfenoides – el hueso preesfenoides se sitúa posterior a la apertura posterior del paladar. Está limitado anteriormente por el vómer y palatino, lateralmente por los pterigoides y, posteriormente, por el basiesfenoides. Este hueso tiene un aspecto de mazo, con el extremo delgado orientado hacia anterior y el extremo ancho truncado posteriormente. Este hueso solamente es visible desde ventral (Figura 9). Su sutura con el basiesfenoides es particular, siendo una sutura plana y “débil”, que en individuos jóvenes está abierta dejando una fisura (e.g., *C. convelatus* s.l., FMNH 94948), que parece retenerse en algunos individuos adultos (e.g., *C. fuliginosus* s.l., AMNH 61860). Las demás suturas son también lisas. En *Lestoros* y *Caenolestes*, el preesfenoides es relativamente más ancho y el adelgazamiento posteroanterior, que le da forma de mazo, es más fuerte respecto a *Rhyncholestes*.

Orbitoesfenoides – el orbitoesfenoides es, en la mayoría de los casos, indiferenciable del palatino y el frontal. Por ubicación y homología, este hueso forma la cara medial y la pared inmediatamente ventral al foramen etmoidal (Evans & Miller, 2013; Wible, 2003). En los ejemplares adultos en que es visible, este hueso tiene un aspecto lateral particular, con la región dorsal circular y constriñéndose hacia ventral y volviéndose a ensanchar en su base (Figura 13). El orbitoesfenoides limita anteriormente con el proceso orbital del palatino y, en ocasiones, con el frontal, dorsalmente con el frontal, posteriormente, la fisura esfenorbital oculta su porción posterior, ventralmente, limita con el basiesfenoides, y ventrolateralmente con el proceso anterior del alisfenoides, rostral al foramen rotundum.

Basiesfenoides – el hueso basiesfenoides recubre la base del cráneo desde posterior al

preesfenoides hasta la altura de la región timpánica, ubicado entre los alisfenoides y fusionado a estos de manera casi indistinguible (ver arriba la descripción de alisfenoides).

En vista ventral (Figura 9), el basiesfenoides es anteriormente delgado y se ensancha, progresivamente, hacia posterior. Anteriormente, limita con el preesfenoides y los pterigoides, lateralmente con los alisfenoides, posterolateralmente forma las paredes del foramen oval, de la fenestra piriforme y el foramen para el nervio petroso mayor (Figura 9 y Figura 14), y posteriormente limita con el basioccipital. Las suturas con preesfenoides y basioccipital son de tipo plano, mientras que con el pterigoides asemeja más una sutura biselada. El foramen carotídeo (Figura 14) abre hacia ventroposterior en la región posterior y en la región posterolateral forma el borde medial del canal transverso, variable en forma y desarrollo entre individuos y especies. Este canal se abre generalmente hacia anterolateral, siendo *Caenolestes* en el que más lateralmente dirigido se encuentra. Anterior y medial a este canal, un delicado surco se dirige hacia el canal pterigoideo (Figura 14), más visible en *Lestoros*. En su región más ancha, un adelgazamiento circular del hueso deja ver la fosa hipofisaria medial a los forámenes carotídeos y canal transversales.

Petroso – el hueso petroso se divide en dos grandes procesos, el *pars cochlearis* ocupando la porción ventral de este hueso, incluyendo el promontorio y el *pars canicularis*, ocupando la región lateral o craneal del promontorio (exposición mastoide). En todas las especies de Caenolestidae, la exposición del mastoideo se ubica en la parte posterolateral del cráneo, anterior al occipucio (Figura 8 y Figura 9). Esta exposición totalmente lateral difiere a la exposición mastoidea en *Didelphimorphia* y *Microbiotheria* vivientes, en los que está direccionada caudalmente y es un carácter diagnóstico fuerte del grupo de sus especies. Este carácter tiene relevancia funcional e implica diferentes orígenes e inserciones de músculos de gran importancia en la masticación y movimiento de la cabeza en general, como son el *temporalis pars profunda*, *longissimus capitis*, *rectus capitis*, entre otros (Evans & Miller, 2013; Osgood, 1921; Turnbull, 1970). La siguiente descripción del petroso y la reconstrucción de algunas venas y nervios (Figura 15) está basada principalmente en un petroso aislado de *C. fuliginosus* (sin código, colector SLA 010) y observaciones de los demás géneros y especies, principalmente material tipo y las descripciones de circulación del basicraneo de marsupiales (Archer, 1976; Rougier et al., 1992; Wible, 1990, 2003, 2021) y el perro (Evans & Miller, 2013).

En vista timpánica o ventral (Figura 16), el *pars cochlearis* se extiende ventralmente de manera globosa formando el promontorio, el cual es más delgado anterior que posteriormente, y tiene forma ovoide con su eje longitudinal de posterolateral a anteromedial. El promontorio en *Lestoros* es más globoso que en *Caenolestes* y *Rhyncholestes*. El proceso más notorio del promontorio es el proceso timpánico rostral del petroso (rttp), que se ubica en la región lateral posterior del promontorio (pr), y que está en contacto o casi en contacto con el ectotimpánico (ect). Del rttp hacia anterior y medial, se extiende un reborde anteromedial (ram), evidencia del paso de la arteria carótida interna, hasta cerca del contacto entre basioccipital y basiesfenoides. Medial a este reborde y entre el petroso y el basioccipital se abre el surco para el seno petroso inferior (sspi), que varía ampliamente en su

desarrollo y apertura entre individuos y especies. En algunos individuos está abierto y marcado en vista ventral (*C. fuliginosus* S.l. AMNH 62919 ♂), pero en otros el basioccipital se une al petroso formando un canal cerrado (e.g., *R. raphanurus* FMNH 129833 ♀). Posterior a este surco, el foramen yugular (jf) abre hacia ventral, de tamaño variable pero conspicuo y a la altura de los forámenes hipoglosos (fh), por donde emergen los nervios hipoglosos (Evans & Miller, 2013). En la gran mayoría de especímenes, estos forámenes son pareados a cada lado, el anterior tiende a ser de mayor tamaño y no hay evidencia de un foramen condilar (Wible, 2007; Evans & Miller, 2013). El foramen yugular está delimitado posteriormente por el proceso paraoccipital (pap), de desarrollo variable, siendo poco desarrollado en general en *Lestoros*, pero grande y extendiéndose hacia rostral con el proceso caudal del petroso (cttp), ventral a la exposición mastoide (me) (Figura 14 y Figura 16). En el espacio en que se abre el foramen yugular, un borde ventral a una depresión en el borde medial del petroso, corresponde con el aqueductus vestibuli (av), mejor visto en dorsal o endocraneal (Figura 16). En su extremo caudal, el proceso caudal del petroso oculta la mayoría del seno petroso posterior (pps), donde se encuentra la fosa estapedial. Anterior al cttp, un pequeño elemento óseo de forma oblonga alargada y normalmente no fuertemente adherido al cráneo está presente, aquí identificado el hueso estiloideo (tpho) (Figura 16) (Evans & Miller, 2013). Dorsal y posterior a este elemento, está el timpanohyal (th), proceso donde termina la crista parótica (cp), pero que se oculta tras el proceso postimpánico (ppt) y los huesos del oído medio (Figura 16). En este es visible la muesca estilomastoidea (smn) por donde sale el nervio facial (Evans & Miller, 2013, Wible. 2003) (Figura 15). La fenestra cochlearis (fc) abre posteriormente a la altura del contacto entre la exposición mastoide y el proceso paraoccipital. En *Rhyncholestes*, esta fenestra abre comparativamente más hacia dorsal que en *Caenolestes* y *Lestoros*, no siendo visible en vista ventral. Lateral al rttp se ubica la fenestra vestibuli (fv) que abre hacia lateral, a la altura del proceso post timpánico del escamoso (ppt). Ambas fenestras tienen aspecto redondeado (pero no fueron medidas). Lateral a la fv, el canal proótico (pc) abre medialmente, medial y dorsal al receso epitimpánico (re) y fosa incudis (fi) (Figura 16a). Este canal dirige la vena cefálica posterior (vcp o *lateral head vein* Wible (2003)) por el seno petroso posterior (pps) (Figura 15 y Figura 16). Anterior y lateral a la fosa incudis, donde se articula el incus (i) (Figura 16), está el foramen posterior glenoideo (fpg), que abre hacia ventroanterior, direccionando la vena emisaria esfenorbital (vesf), desde el seno proótico (sp), que discurre por la cara rostral cerebral del petroso pars canicularis (Figura 15 y Figura 16). Anterior a la apertura timpánica del canal proótico, es visible el foramen secundario facial (ffs) que abre hacia posterior (Figura 16). Medial y anterior es visible la fosa para el músculo tensor timpánico sobre la base lateral del promontorio (ttf) (Figura 16). En la región más rostral del petroso, medial al foramen oval y fenestra piriforme (fo + fp; Figura 14 y Figura 16), una muesca para el nervio petroso mayor es visible.

En vista lateral (Figura 8), el petroso es visible principalmente por el pars canicularis y la exposición mastoide que forma una porción grande y globosa del posterior del cráneo, anterior al

occipucio. En su región anterior, se ve a través del cráneo los surcos para el seno proótico (ssp; Figura 15); en su ápice dorsal se evidencia también la división entre seno transverso (st) bajando desde dorsal con el seno sigmoide (ss) (Figura 15), que se direcciona hacia posterior y ventral. En la porción dorsal y posterior se ubica el foramen mastoideo (fmas), que en el perro es el lugar por donde la vena occipital emisaria emerge del seno sigmoide hacia el exterior del cráneo (Evans & Miller, 2013) (veo; Figura 15). En la región anterior ventral, a través del foramen suprameatal, se observa la abertura lateral del canal proótico, que lleva la vena cefálica posterior (vcp), el cual es dorsal y medial a la salida de la vena emisaria esfenoparietal o vena emisaria retroarticular (Evans & Miller, 2013; Wible, 2003; Wible & Shelley, 2020) (vesf; Figura 15).

En vista dorsal o endocraneal (Figura 16b), en la región lateral, la fosa subarcuata (saf) abre ocupando gran parte de la porción lateral interna del petroso, ubicándose ligeramente anterior en esta zona, siendo una fosa de aspecto circular y profunda. Dorsal a la saf, el petroso aumenta en volumen, siendo una región globosa que coincide con la posición del canal semicircular posterior (pca; Figura 15b). Dorsal a esto, es visible un surco marcado por donde pasa el seno sigmoide (ss) tras dividirse del seno transverso (st) (Figura 15). En la cara posterior del petroso y en donde ocurre la inflexión entre pars canicularis (lateral, plano sagital) y pars cochlearis (ventral, plano transversal), el aqueductus vestibuli (av) está presente y bien desarrollado, delimitado posterodorsalmente por el surco para el seno petroso inferior (sspi) y dorsalmente para el abultamiento del petroso por cuenta del cruce común (crc) (Figura 16b). En la cara cerebral del petroso, pars cochlearis, se abre grande y con bordes poco claros el meato acústico interno (iam), el cual en su región ventral alberga a su vez el foramen acústico inferior (fai), el cual hacia anterior se separa del foramen acústico superior (fas) por un engrosamiento conspicuo dentro del meato, la cresta transversal (ct) (Figura 16b). Anterior a fas, delimitándolo dorsal y anteriormente y elevándose dorsalmente, está la comisura prefrontal (pfc). En la región anterior (Figura 16c), el hiatus Fallopi (hF) que contiene al ganglio geniculado (gg; Figura 15) es conspicuo y abre hacia medio anterior con un surco marcado por donde pasa el nervio petroso mayor (npm; Figura 16).

Complejo occipital – en Caenolestidae incluye el supraoccipital, los exoccipitales y los cóndilos occipitales externos. A excepción de individuos juveniles (e.g., *R. raphanurus*, FMNH 129828), las suturas entre supraoccipital y exoccipital están fusionadas. En su borde más dorsal, el complejo occipital “invade” una pequeña porción del techo craneano, presumiblemente como parte de la fusión temprana en la ontogenia del interparietal a este complejo de huesos (Beck et al., 2022; Koyabu et al., 2012). El borde dorsal del complejo occipital forma, junto con el parietal, la cresta lambdoidea o nugal de desarrollo variable, tendiente a estar ausente en *Lestoros* y desarrollada en *Caenolestes* y *Rhyncholestes*, pero con alta variabilidad. La sutura con el parietal es plana y forma la cresta nugal, y hacia ventral continúa hasta la exposición mastoideas del petroso, en una sutura plana igualmente. Tras esta sutura, es visible muchas veces el surco para el seno sigmoideo que discurre ventralmente hasta el proceso timpánico del exoccipital (Figura 10 y Figura 14).

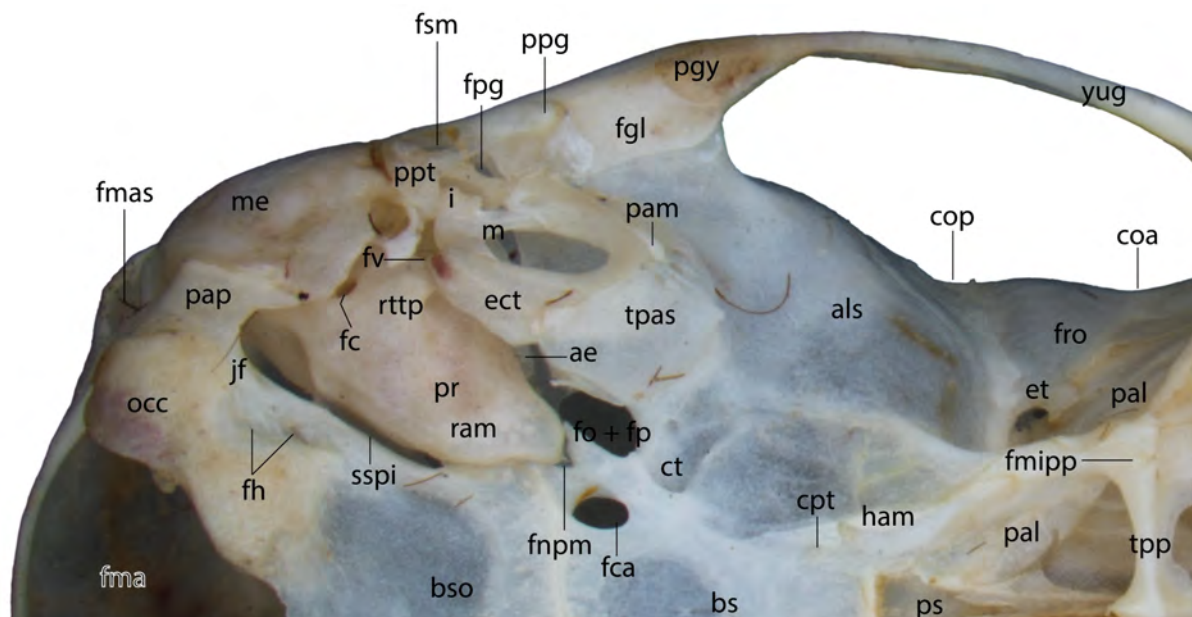


Figura 14. Detalle ventral de las estructuras y forámenes del posterior del cráneo de *Caenolestidae* (*Caenolestes fuliginosus centralis* UV 15127 ♂). Abreviaturas: ala epitimpánica (ae), alisfenoides (als), basiesfenoides (bs), basioccipital (bso), constricción orbital anterior (coa), constricción orbital posterior (cop), canal pterigoideo (cpt), canal transverso (ct), ectotimpánico (ect), foramen etmoidal (et), fenestra coclearis (fc), foramen carótideo (fca), fosa glenoidea (fgl), forámenes hipoglosos (fh), foramen jugal (jf), foramen magno (fma), foramen mastoideo (fmas), foramen menor palatino abertura posterior (fmipp), fosa nervio petroso mayor (fnpm), foramen oval y fenestra piriforme piriforme (fo + fp), foramen postglenoideo (fpg), frontal (fro), foramen suprameatal (fsm), fenestra vestibuli (fv), hamulus del pterigoides (ham), incus (i), malleus (m), exposición mastoide (me), condilos occipitales (occ), palatino (pal), proceso anterior del malleus (pam), proceso paraoccipital (pap), proceso glenoideo del yugal (pgy), proceso posterior glenoideo (ppg), proceso post timpánico (ppt), promontorio (pr), presfenoides (ps), reborde anteromedial (ram), proceso timpánico rostral del petroso (rtpp), surco seno petroso inferior (sspi), proceso timpánico del alisfenoides (tpas), torus post palatino (tpp), yugal (yug).

En la región ventral (Figura 9), la sutura con el basioccipital es visible en pocos ejemplares, particularmente juveniles (e.g., *Caenolestes convelatus* s.l., FMNH 94948), situándose en la región rostral al foramen yugular, medial a la exposición para el seno inferior petroso (Figura 14) y justo anterior al foramen hipoglosos rostral. Esta sutura divide el cóndilo occipital medial en dos, siendo este, por lo tanto, con doble origen ontogenético, mitad exoccipital y mitad basioccipital. La sutura discurre de anterodistal a posteromedial y, caudal a dicha sutura, se sitúan los forámenes hipoglosos que abren ventroanteriormente (ver arriba). Siendo el foramen hipoglosos rostral el de mayor desarrollo (Figura 16). En su región más caudal del complejo occipital y en los bordes laterales del foramen mágnum, este hueso puede presentar el *tuberculum nuchale* de utilidad diagnóstica en algunos géneros y especies.

Basioccipital – el basioccipital forma la región más posterior del basicraneo (Figura 9 y Figura 14), medial a la región auditiva. Limita anteriormente con el basiesfenoides, lateralmente con el

petroso y posteriormente con el exoccipital, en una sutura que solo es visible en juveniles y algunos subadultos (ver arriba). Su límite con el petroso está dado solo en la región anterior del promontorio, cerca al límite con el basiesfenoides. Posterior a esto, el surco para seno petroso inferior y el foramen yugular dejan un espacio entre petroso y basioccipital. En la región posterior, el basioccipital forma la mitad medial del cóndilo occipital. La sutura más evidente de este hueso es con el basiesfenoides, sutura que coincide con el dorsum sellae, proceso caudal a la fosa hipofisiaria del basiesfenoides. Esta sutura es horizontal y plana y está fuertemente marcada en la mayoría de individuos; sin embargo, en algunos casos está totalmente fusionada (e.g., *L. inca*, FMNH 172050).

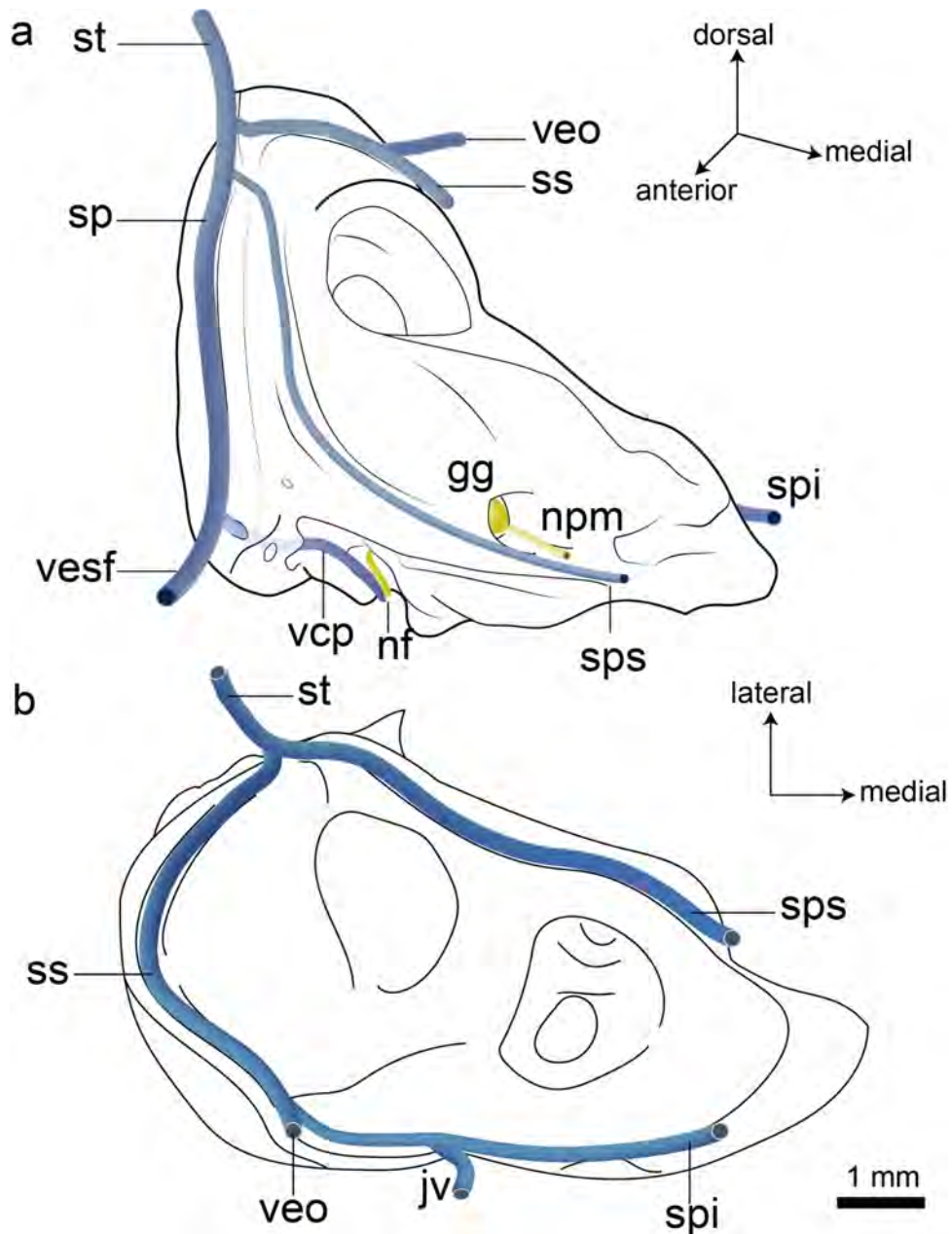


Figura 15. Reconstrucción de algunos nervios y venas asociadas al hueso petroso en vista rostral (a) y dorsal o cerebral (b) de *Caenolestes fuliginosus centralis* (sin código). Abreviaturas: ganglio geniculado (gg), vena yugular (jv), nervio facial (nf), nervio petroso mayor (npm), seno proótico (sp), seno petroso inferior (spi), seno petroso superior (sps), seno sigmoide (ss), seno transverso (st), vena del canal proótico (vcp), vena emisaria occipital (veo), vena emisaria esfenoparietal (vesf).

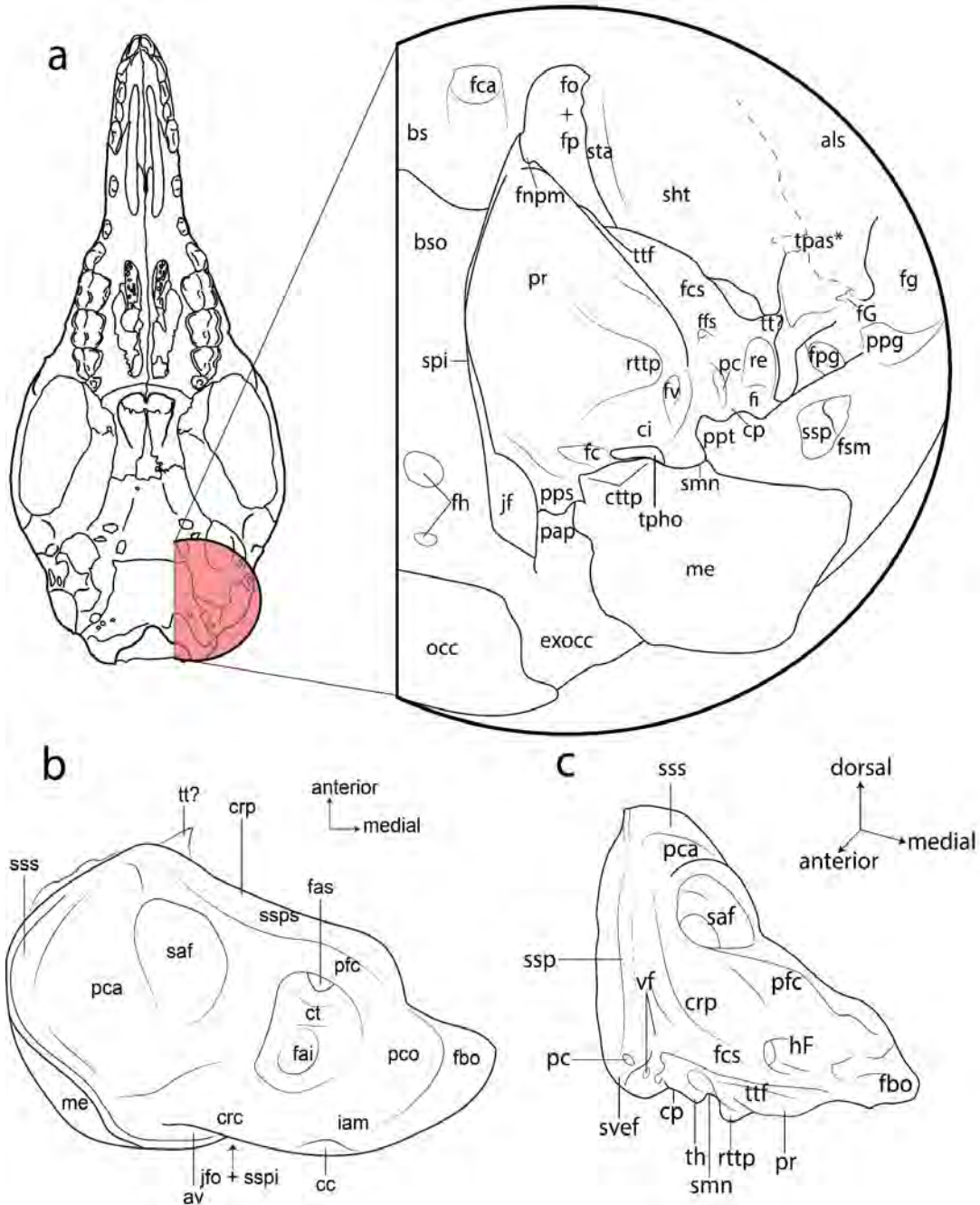


Figura 16. Dibujo esquemático del petroso en vista timpánica (a), cerebral o dorsal (b) y rostral (c) señalando las principales estructuras, forámenes y surcos basado en petroso aislado de *Caenolestes fuliginosus centralis* (sin código). Abreviaturas: alisfenoides (als), aqueductus vestibuli (av), basiesfenoides (bs), basioccipital (bso), canículo coclear (cc), crista interfenestra (ci), crista parótica (cp), crus commune (crc), crista petrosa (crp), crista transversal (ct), proceso caudal petroso (cttp), exoccipital (exocc), fisura Glisseriana (fG), foramen auditivo inferior (fai), foramen auditivo superior (fas), faceta basioccipital (fbo), fenestra coclearis (fc), foramen carotídeo (fca), piso cavum supracochlear (fcs.), foramen facial secundario (ffs), fosa glenoidea (fg), forámenes hipoglosos (fh), fosa incudis (fi), foramen para el nervios petroso mayor (fnpm), foramen oval (fo), fenestra piriforme (fp), foramen postglenoideo (fpg), foramen suprameatal (fsm), fenestra vestibuli (fv), hiatus Fallopi (hF), meato acústico interno (iam), foramen yugular (jfo), condilo occipital (occ), canal proótico (pc), pars canicularis (pca), pars cochlearis (pco), comisura prefacial (pfc), proceso post glenoideo (ppg), seno petroso posterior (pps), proceso posttimpánico (ppt proceso paraoccipital), promontorio (pr), receso epitimpánico (re), proceso rostral petroso (rttp), fosa subarquate (saf), seno hipotimpánico (sht), muesca estilomastoidea (smn), surco para seno petroso inferior (spi), surco seno proótico (ssp), surco seno petroso superior (ssps), surco seno sigmoideo (sss), surco del tubo auditivo (sta), surco para vena emisaria esfenorbital (svef), proceso timpánico del alisfenoides (tpas), hueso estoloideo (tpho), tegmen tympani? (tt?), fosa tensor timpánico (ttf), forámenes venosos (vf).

Mandíbula – la mandíbula de Caenolestidae es, en general, poco variable entre géneros y especies comparado con el cráneo. El *ramus* se compone en la región ventral posterior por un proceso angular pequeño, típicamente cóncavo medialmente y en forma de basto o de vara (Figura 17). Hacia dorsal, el ramus ascendente corre de anteroventral a posterodorsal conectando el proceso angular con el condilar. El proceso condilar, siempre más bajo que el coronoides y con un aspecto dorsal cuadrangular de vértices redondeados, conecta hacia anterior y dorsal con el proceso coronoides a través de un borde redondeado cóncavo hacia dorsal llamado muesca lunar, sigmoide o mandibular. Esta muesca es bastante pronunciada y abierta, separando el proceso coronoides del condilar tanto horizontal como verticalmente. El proceso coronoides presenta, en su ápice, poco o nada de engrosamiento y es generalmente puntiagudo. Hacia anterior desciende de manera curva o casi recta (carácter variable entre especies) hasta la base donde conecta con el cuerpo de la mandíbula. En el cuarto ventral de la cara anterior de dicho borde, la cresta anterior de la fosa masetéica se hace más evidente. La fosa masetéica es amplia y poco profunda, y la línea masetéica de la mandíbula y su cresta presentan desarrollos variables entre especies (Figura 17).

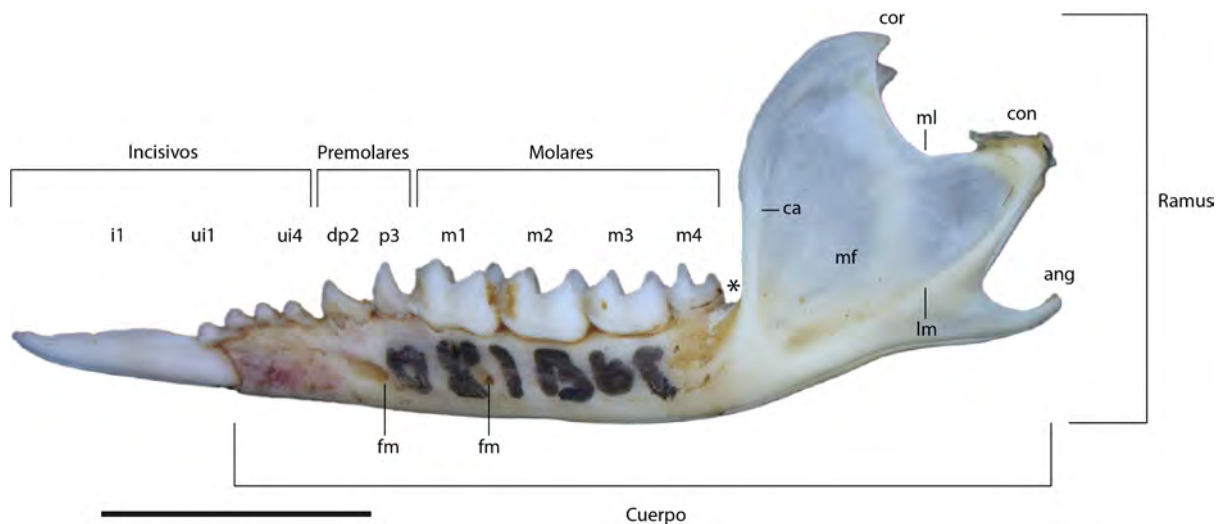


Figura 17. Aspecto lateral mandíbula de Caenolestidae (*Caenolestes fuliginosus centralis* UV 15127 ♂) detallando principales estructuras morfológicas y dentición. Abreviaturas: espacio retromolar (*), proceso angular (ang), cresta anterior fosa masetéica (ca), cóndilo mandibular (con), proceso coronoides (cor), premolar deciduo (dp), forámenes mentonianos (fm), incisivos (i), línea masetéica (lm), molares (m), fosa masetéica (mf), muesca lunar (ml), premolar (p), incisivos unicuspidales (ui). Barra: 5 mm.

El cuerpo de la mandíbula es recto en toda su extensión (Ca. 22⁰), perpendicular al ramus, con un alvéolo de gran tamaño anterior que da origen al incisivo procumbente. En la parte dorsal del cuerpo, la dentición va desde anterior hasta cerca de la base de proceso coronoides, donde un pequeño espacio retromolar está presente. Un foramen retromandibular comúnmente pequeño e irregular (*Lestoros*) (Ca. 21¹) o vestigial (*Caenolestes*) (Ca. 21⁰) puede estar presente, siendo variable intraespecíficamente. Algunos especímenes no presentan dicho foramen. La fórmula dental inferior es

incierto, dado que la homología de al menos el último incisivo unicuspidal es dudosa. En algunos ejemplares este diente presenta similitudes con un premolar (*C. sangay*, *R. raphanurus*) y en algunos presenta similitudes con un canino (*L. inca*). En este trabajo uso la siguiente fórmula dental inferior, basada en la posición de los dientes: i1, ui4, p2, m4 (Figura 17), siendo ui los unicuspidales que se ubican entre el incisivo procumbente (i1) y el primer premolar diferenciable (dp2). Finalmente, la sínfisis mandibular es larga alcanzando el p3 y débil (Osgood, 1921).

Descripción de la dentición

Los incisivos superiores son cuatro, de los cuales los primeros se diferencian de los demás en forma y orientación, siendo alargados e inclinados medialmente y ubicados en el extremo más anterior del premaxilar. Rostralmente son lisos y su cara lingual es ligeramente cóncava hacia posterior, presumiblemente por desgaste con los incisivos procumbentes inferiores, con los que no ocluyen perpendicularmente (e.g., molar superior con molar inferior), sino que estos incisivos inferiores con su ápice parecieran "raspar" la superficie lingual de los incisivos superiores I1 e I2 (Figura 11 y Figura 18). En la base (origen alveolar de la corona) estos incisivos están separados mesialmente dejando un espacio (Figura 7d). Los siguientes tres incisivos superiores son variables entre los géneros, siendo isomórficos en *Caenolestes* y *Rhyncholestes*, mientras que en *Lestoros* el último incisivo es neomórfico; en todos los casos van de mayor a menor tamaño del segundo al cuarto incisivo (Figura 18). En *Caenolestes* y *Rhyncholestes*, los I2-4 tienen una corona que en su porción distal presentan un muesca, que separa una "cúspide" posterior. Dicha muesca es particularmente amplia y profunda en *Rhyncholestes* en los tres incisivos (Ca. 84²), mientras que en *Caenolestes* es mucho más estrecha y superficial, variando entre especies y en general más pronunciada en el I2, disminuyendo hacia el I4 (Ca. 84¹) (Figura 18). En *Lestoros*, la ausencia de dicha muesca da un aspecto labial "completo" a la corona de los incisivos (Ca. 84⁰). El I4 en *Lestoros* es particularmente diferente, asemejándose en ocasiones a un canino, tanto en hembras como en machos (Ca. 85¹). Independientemente de la presencia de dicha muesca, los incisivos I2-4 tienen una corona que en su base es más delgada que en el borde oclusal, con un aspecto labial trapezoidal en el I2. El I4 en algunas especies de *Caenolestes* es más triangular (Ca. 85²) y en otras es subigual al I3 (Ca. 85⁰). El patrón de diastemas entre la dentición incisiva e incisivo-canino es diagnóstico entre los géneros y especies (ver abajo).

Los caninos superiores presentan dimorfismo sexual en *Caenolestes* y *Rhyncholestes* (Albuja & Patterson, 1996; González-Chávez et al., 2019; Patterson & Gallardo, 1987) (Ca. 82¹) pero no en *Lestoros* (Martin, 2013) (Ca. 82⁰). A excepción de *Lestoros*, los caninos en machos son unicuspidales y uniradiculares, alargados y distalmente curvos. Su aspecto transversal es redondeado u ovalado, diferente a los incisivos y premolares con compresión labio-lingual. La base de su corona es más ancha y robusta, y terminan en punta. Su alvéolo suele estar más dorsal en su borde labial que la línea dental general, a excepción de *Lestoros*. En las hembras de la mayoría de *Caenolestes* y *Rhyncholestes* y en ambos sexos en *Lestoros*, el canino es menos alargado, ligeramente comprimido labiolingualmente, es birradicado en *Rhyncholestes* y *Lestoros*, pero en *Caenolestes* algunas

hembras presentan una raíz ancha y fusionada que no permite diferenciar su naturaleza bi- o unidradicular (e.g., *C. fuliginosus* s.l., FMNH 70886). El alvéolo, en vista labial, está en la misma altura que los dientes circundantes. En todos los géneros, un diastema separa el canino del primer premolar.

Los premolares superiores son tres y son de sección transversal ovalada, comprimida labiolingualmente, birradiculados y con más de una cúspide, a excepción del dP1 en *Lestoros*, que se encuentra muy reducido y tiene una corona simple de forma redondeada. Este diente está ausente, ocasionalmente, en este género (Ca. 88⁰). En todos los géneros sendos diastemas separan el C1 del dP1 y el dP1 del dP2 (Figura 18). Mientras que el dP2 puede estar en contacto o ligeramente separado del P3, siendo este diastema moderado sólo en algunos individuos de *Lestoros* (e.g., *L. inca*, NMNH-SI 194394). Tanto el dP1 como el dP2 son de menor tamaño que el P3, en algunos géneros y especies hay diferencias de tamaños entre el dP1 y el dP2 (Ca. 88) (ver abajo). En general, los primeros dos premolares tienen una corona de base ancha mesiodistalmente y con una cúspide central alta. El dP1, menos en *Lestoros*, presenta una cúspula posterior (en el talón) de desarrollo diferencial entre géneros y especies. En ocasiones puede presentar una cúspula anterior en la cara mesial. El dP2 es muy variable entre especies y géneros, por lo general presentando una cúspide principal y una cúspula posterior (talón), pero siendo variable y de valor diagnóstico entre especies y géneros, especialmente por la presencia y desarrollo de la cúspula anterobasal (*C. caniventer*, *C. sagay* y *C. condorensis*) (Ca. 90²) (ver descripción dentro géneros). El P3 es un diente con dos cúspides y una superficie lingual de desgaste. Suele ser el diente más alto de la serie post-canina. Su sección transversal puede ser ovalada u ovada (con el extremo distal más ancho que el mesial) (Ca. 91). Presenta una cúspide principal alta, que en su borde distal limita con la cresta anterior de la cúspide estilar B (StB) del M1, formando un borde continuo. En su cara mesial, presenta una cúspula muy desarrollada y que puede estar en línea con la cúspide principal o desplazada lingualmente respecto a esta. No hay un talón desarrollado en la cara distal, pero en ocasiones un cingulo lingual y una cúspula posterior lingual son distinguibles y de carácter variable, además de ser un carácter diagnóstico entre géneros y especies (Ca. 93). De manera similar, un cingulo labial puede estar presente (Ca. 94). La cara lingual del P3 presenta una amplia superficie de desgaste y, en general, la cúspide central forma un continuo con las cúspides estilares de los molares posteriores.

Los molares superiores son cuatro, los dos primeros son de sección transversal cuadrangular, pudiendo ser cuadrados o rectangulares, con el eje mayor orientado mesiodistalmente (Ca. 121) (Figura 19), el tercero suele ser más triangular, pero dependiendo del desarrollo del metacónulo puede ser trapezoidal y asimétrico, y el cuarto está muy reducido y es de forma variable e irregular. Del M1 al M3 la estructura más alta es la cúspide estilar C+D (StC+D), seguida cercanamente de StB, que junto con la cúspide central del P3 forman un borde continuo. Estos molares presentan desarrollado el protocono, metacono y metacónulo, pero no el paracono, a excepción de *Lestoros* (Martin, 2013) (Ca. 101). En vista lingual, el protocono es siempre más alto que el metacónulo (Ca. 100⁰). El M4 es reducido en tamaño y presenta simplificación morfológica comparado con los molares precedentes.

En general es de aspecto oclusal circular u ovalado (e.g., *Lestoros inca* FMNH 172052 y *Rhyncholestes raphanurus* FMNH 127471), o triangular con el protocono desarrollado (especies del género *Caenolestes*). En juveniles, el alvéolo del M4 está incompleto distalmente y se pierde con frecuencia en preparaciones secas de museo (e.g., *C. convelatus* FMNH 94948 ♂). En los M1-3, un cíngulo labial está presente (Ca. 119¹), comúnmente reduciendo su tamaño del M1 al M3. En la región lingual, un cíngulo es diferenciable en el M1 de muchos especímenes siendo variable intraespecíficamente (ver descripción de *Caenolestes* más abajo) (Ca. 120) (Figura 19). Algunos ejemplares presentan este cíngulo lingual en el M2, pero nunca en el M3. En M1, la cúspide paraestilar está presente en algunas especies de *Caenolestes*, especialmente visible en ejemplares juveniles o con poco desgaste. No hay diastemas entre la dentición molar superior. El tamaño de la superficie oclusal del M3 es siempre inferior a los molares anteriores, pero el tamaño entre el M1 y el M2 es variable y de valor diagnóstico entre especies (Ca. 121) (Figura 19).

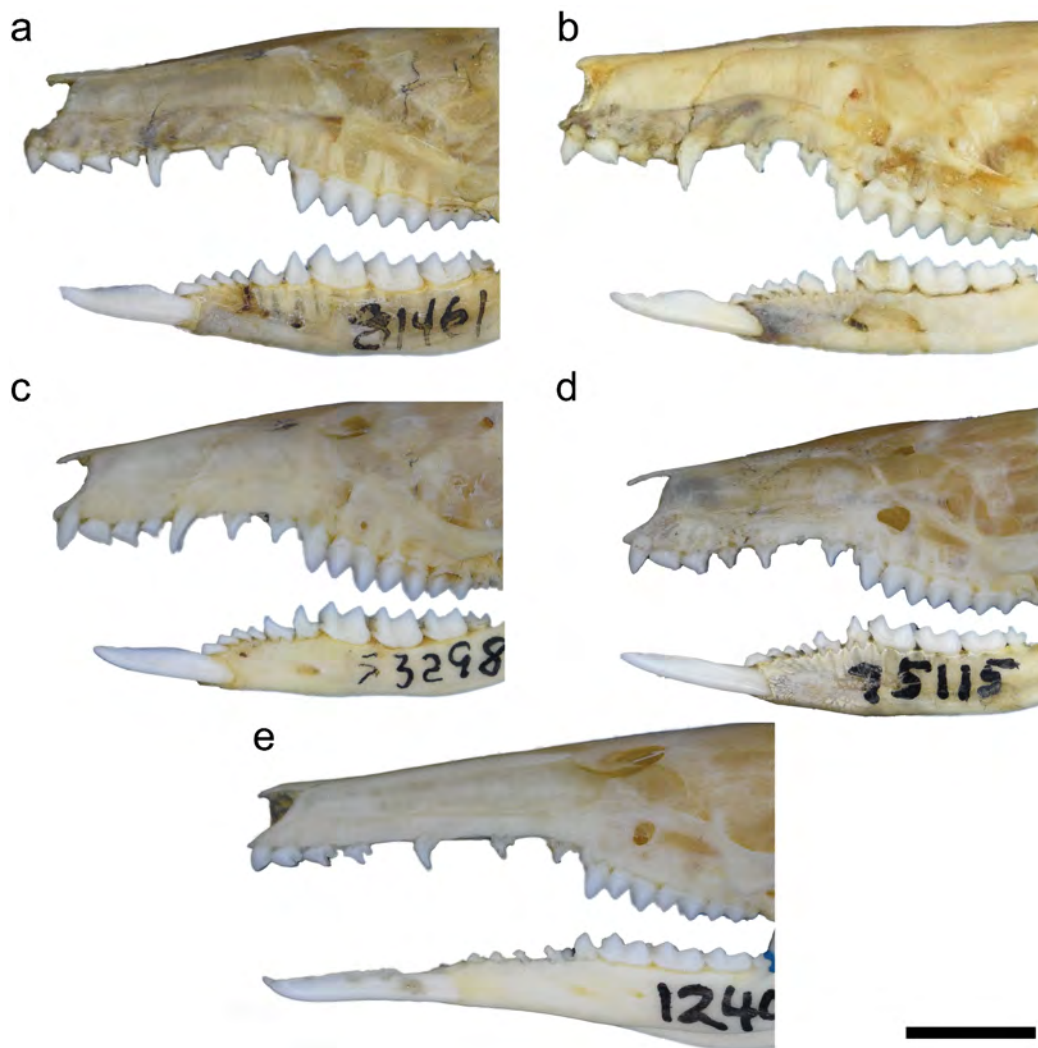


Figura 18. Detalle de la dentición superior e inferior en vista labial de los tres géneros y diferentes especies de Paucituberculata vivientes: *Caenolestes convelatus* AMNH 64453 ♀ (a), *C. caniventer* FMNH 81461 ♀ (b), *C. fuliginosus* FMNH 53298 ♂ (c), *Lestoros inca* FMNH 75113 ♀ (d) y *Rhyncholestes raphanurus* FMNH 124002 ♀ (e).

Respecto a los incisivos inferiores (Figura 17 y Figura 18), el primer incisivo diferenciable (aquí i1) es procumbente, de sección coronal redonda, de corona alargada y con un alvéolo profundo dirigido anteroposteriormente, casi siempre en línea con el cuerpo de la mandíbula, aunque algunas especies presentan un incisivo ligeramente orientado hacia dorsal (i.e., formando un ángulo menor a 180° con el cuerpo de la mandíbula; e.g., *C. c. barbarensis*) (Ca. 23 y 24) (Figura 18). La corona es larga, de grosor homogéneo a excepción de su ápice y relativamente recta. Varían relativamente poco en forma entre géneros, pero en *Rhyncholestes* es común que tengan una inflexión hacia ventral a la mitad de su longitud. Estos incisivos tienen un borde afilado en su porción anterior con una superficie de desgaste dorsal que varía en longitud y ha sido denominada como en forma de pala (Abello et al., 2021; Ojala-Barbour et al., 2013) (Ca. 25). La cara mesial de estos incisivos está en contacto entre sí en toda su longitud excepto en la punta donde se angostan ligeramente en la superficie de desgaste dorsal. Posterior a este incisivo, hay cuatro dientes unicuspidales (ui), con frecuencia subiguales en tamaño y forma (pero ver la descripción de los géneros más abajo). Las coronas de los ui1-4 están inclinadas anteriormente (Ca. 27¹) y cuando no hay diastemas entre sí (e.g., *Caenolestes* y *Lestoros*), la superficie distal del primero recibe la superficie mesial del siguiente, aparentando estar apoyados uno sobre el otro. De igual manera, en vista dorsal (oclusal) estos incisivos suelen estar ligeramente inclinados lingualmente. Todos estos ui son uniradiculares, a excepción de algunas anomalías (Martin, 2007) o variaciones entre géneros, especialmente en *Lestoros* y *Rhyncholestes* (González, et al., 2020; Martin, 2013). *Rhyncholestes* presenta los unicuspidales más particulares del grupo, con frecuencia presentando una pequeña protuberancia posterior, especialmente en el ui4. El género *Lestoros* presenta un ui1 de mayor tamaño que los ui posteriores (Martin, 2013). En ningún género hay un canino inferior diferenciado (Figura 17 y Figura 18).

Los premolares distinguibles son dos (dp2 y p3), entre los que hay una alta variación en forma, tamaño y diastemas, diferencias que son de importancia diagnóstica entre especies y géneros. En general, estos dientes son birradicados, de sección transversal ovalada y comprimidos labiolingualmente. Una cúspide principal y con frecuencia central está presente en todos los géneros (Ca. 32) y la presencia de un talón y una cúspula posterior en los dp2 y p3 es común, pero con una amplia variación entre especies y géneros. El dp2 es más pequeño que el p3 (Ca. 33⁰), a excepción de *C. caniniventer* (Ca. 33²). En ambos premolares puede haber una cúspula anterior en algunas especies (Ca. 30). La cúspide central del p3 puede ser recta (Ca. 38⁰) o ligeramente inclinada lingualmente (Ca. 38¹) (Figura 20). No hay presencia de cíngulo labial, aunque algunos ejemplares de *Lestoros* tienen una pequeña repisa lingual marcada. El p3 siempre está en contacto con el trigónido del m1 pero varía en cuanto a su contacto; en algunos casos el talón del p3 está totalmente bajo el trigónido del m1 (*C. fuliginosus obscurus*) (Ca. 39⁰) y en ocasiones es contiguo (*C. fuliginosus centralis*) (Ca. 39¹). El patrón de diastemas entre los premolares y entre estos y la demás dentición, especialmente respecto al dp2, presenta variación y es útil para diferenciar grupos (Ca. 31).

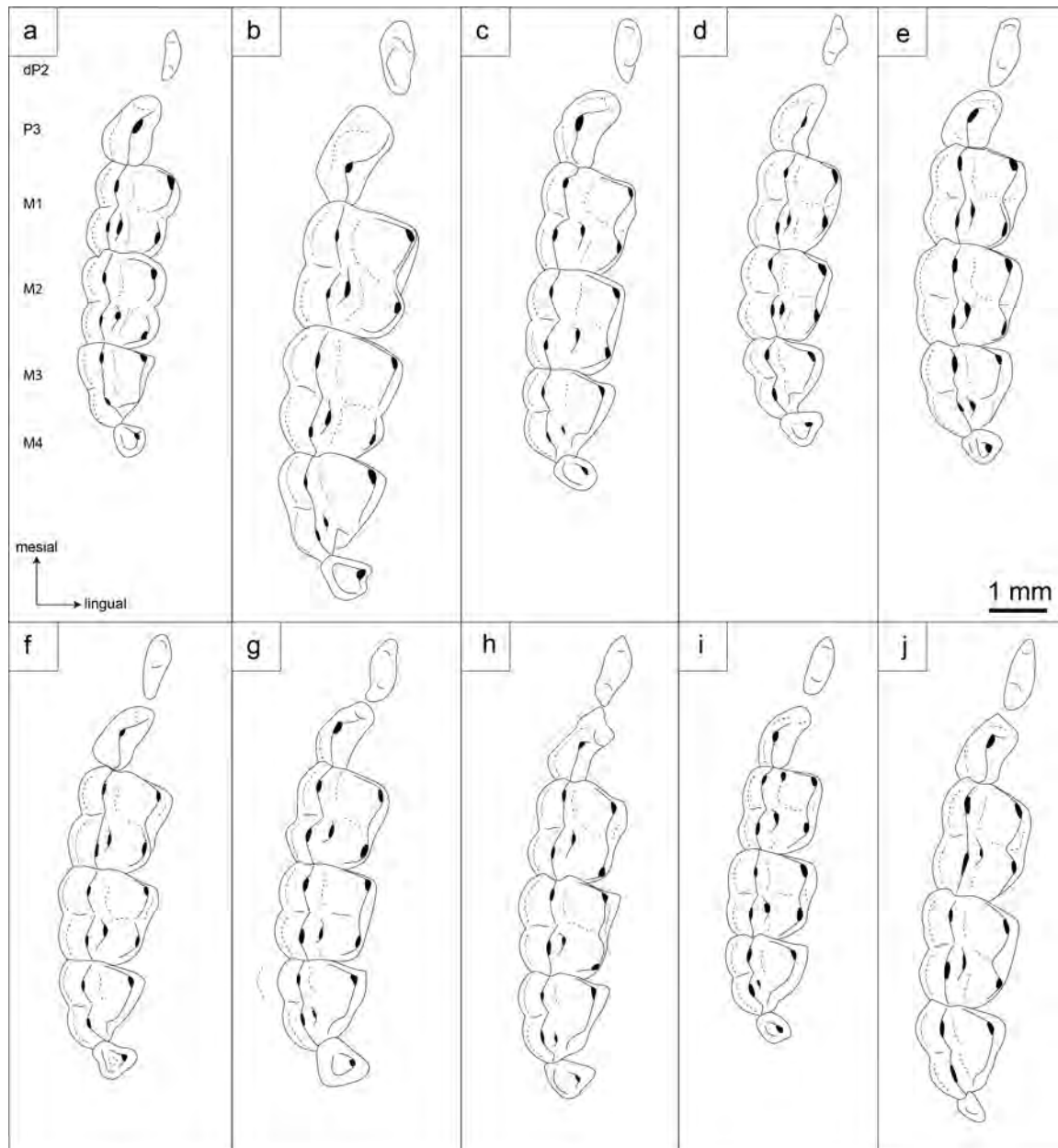


Figura 19. Dibujos esquemáticos de la dentición superior (dP2 a M4) de Caenolestidae vivos representando las principales cúspides (áreas rellenas), crestas y morfología general de *Caenolestes caniventer* AMNH 268106 ♂ (a), *C. condorensis* FMNH 152134 ♂ (b), *C. sangay* FMNH 219794 ♂ (c), *C. convelatus convelatus* FMNH 70902 ♀ (d), *C. c. barbarensis* FMNH 70902 ♀ (e), *C. fuliginosus fuliginosus* FMNH 53294 (f), *C. f. centralis* s.s. FMNH 70825 ♂ (g), *C. f. centralis* s.l. FMNH 70837 ♂ (h), *Lestoros inca* FMNH 75115 ♂ (i), *Rhyncholestes raphanurus* FMNH 127472 ♂ (j).

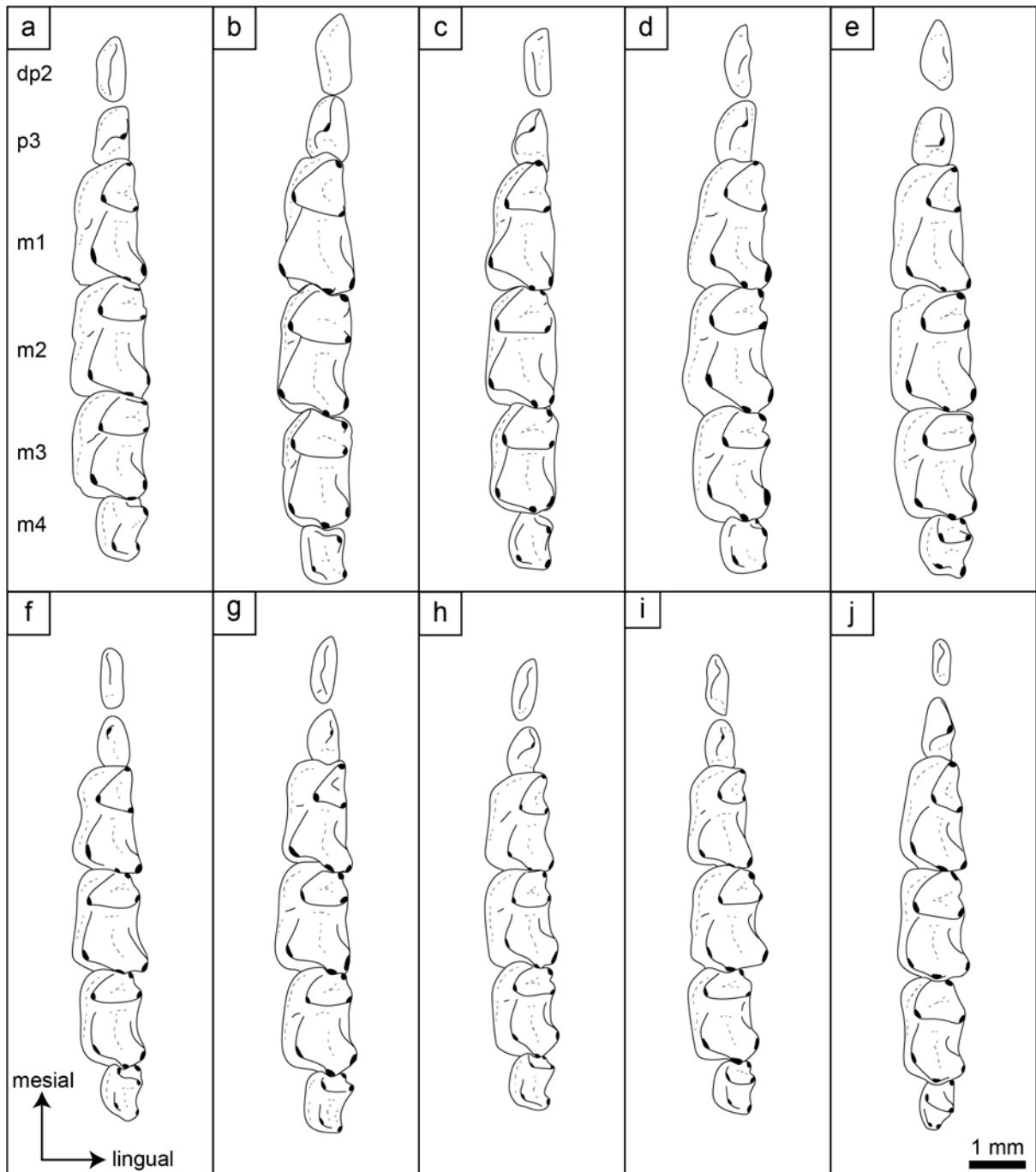


Figura 20. Dibujos esquemáticos de la dentición inferior (dp2 a m4) de Caenolestidae vivientes representando las principales cúspides (áreas rellenas), crestas y morfología general de *Caenolestes caniventer* FMNH 81456 ♀ (a), *C. condorensis* FMNH 152134 ♂ (b), *C. sangay* FMNH 219794 ♂ (c), *C. convelatus convelatus* AMNH 64462 ♂ (d), *C. c. barbarensis* FMNH 70906 ♂ (e), *C. fuliginosus fuliginosus* FMNH 43164 ♂ (f), *C. f. centralis* s.s. FMNH 70825 ♂ (g), *C. f. centralis* s.l. FMNH 70837 ♂ (h), *Lestoros inca* NMNH-SI 194434 ♂ (i), *Rhyncholestes raphanurus* FMNH 127472 ♂ (j).

La serie molar inferior consiste en cuatro dientes (m1-m4), de los cuales los primeros 3 son subiguales en tamaño y el último está muy reducido (Figura 20). Los molares inferiores son de sección transversal aproximadamente rectangular, birradiculados y de morfología compleja. En cuanto al tamaño, m1 y m2 son subiguales, m2 tendiendo a ser de mayor tamaño en la mayoría de grupos, especialmente en el eje labio-lingual. El m3 es de menor tamaño que m1-2 pero subigual en forma, mientras que m4 presenta una corona muy reducida y simplificada en su forma. Los m1-m3 presentan un trigónido más alto que el talónido, pero de menor extensión mesiodistal. Un cíngulo anterobasal marcado y de longitud variable está presente, al igual que un cíngulo lingual de desarrollo variable. Estos tres molares presentan desarrollado el hipoconúlido, en la región distal del talónido y en contacto con la preparacristida del trigónido del molar subsiguiente. El protocónido es la cúspide de mayor altura en la mayoría de especies, en ocasiones igualada por el hipocónido. Todos los molares están en contacto entre sí (i.e., sin diastemas).

Otras diferencias en cuanto al detalle de la morfología son de carácter diagnóstico y las presento en el contexto de cada género (ver abajo) y en el apartado de sistemática. El m4 está reducido, pero con frecuencia presenta una cúspide casi “central” alta y delgada (metacónido) y dos superficies oclusales, una anterior (trigónido) y una posterior (talónido). El protocónido es diferenciable solamente en algunas especies y en ejemplares con poco desgaste (e.g., *C. c. barborensis* FMNH 70906 o *C. fuliginosus* s.l., Figura 20). Además, un paracónido está presente en algunas especies, reducido y ubicado bajo la corona del talónido del m3, entre el entocónido y el hipoconúlido, con mayor desarrollo en *Lestoros* y *Rhyncholestes* (Ca. 75²) que en *Caenolestes* (Ca. 75^{0&1}) (Figura 20). De manera similar, el hipocónido y entocónido pueden ser asignadas por su ubicación, pero si están presentes es de forma simplificada, por lo que su relevancia funcional, taxonómica, y por ende, sistemática, puede ser limitada. Puede también presentar un cíngulo anterobasal (Ca. 76). En general este diente es birradicular, con algunas excepciones (ver abajo) (Ca. 79).

Morfometría

Medí un total de 650 especímenes adultos de Paucituberculata, incluyendo los tres géneros vivos del orden: *Rhyncholestes* (n=73), *Lestoros* (n=76) y *Caenolestes* (n=501). Los promedios de las medidas, variación estándar, coeficiente de variación y otras medidas relevantes, agrupadas por género, se presentan en la Tabla 2. Para el ~80% de las variables, el género *Caenolestes* presenta mayor valor promedio, siendo superado solamente por *Rhyncholestes* en el 11,4% (n=4) de las medidas, todas están relacionadas con el largo rostral (LMC, LNA, LCI, LPA), mientras que *Lestoros* presentó un promedio mayor solamente en el 5% (n=2) de las medidas, relacionadas con el ancho craneano (DBA, ACC). El largo del primer molar superior fue muy conservativo entre géneros con un promedio de 1,66 mm ± 0,21 mm para todos, aunque la dispersión de datos entre géneros (CV) difiere en magnitud.

Tabla 2. Medidas de tendencia central para variables cráneo dentarias de géneros de Paucituberculata vivientes, detallando número (n), promedio (χ), mínimo (min), máximo (max), desviación estándar (d.e.) y coeficiente de variación (c.v.). En negrita se señalan valores promedio máximos para cada medida.

Variable	<i>Rhyncholestes</i>						<i>Caenolestes</i>						<i>Lestoros</i>					
	n	χ	min	max	d.e.	c.v.	n	χ	min	max	d.e.	c.v.	n	χ	min	max	d.e.	c.v.
LMC	44	32,31	29,63	35,51	1,39	0,04	352	31,44	23,38	37,59	2,12	0,07	56	29,98	27,89	32,36	0,99	0,03
ACI	47	13,21	12,26	15,25	0,67	0,05	320	14,72	11,39	18,55	1,16	0,08	62	13,93	12,35	15,19	0,56	0,04
LPA	47	18,34	16,42	20,80	0,94	0,05	359	16,85	13,18	20,45	1,31	0,08	60	16,19	13,74	18,69	0,88	0,05
APC	50	2,93	2,73	3,18	0,10	0,03	375	3,73	2,91	4,95	0,41	0,11	70	3,72	3,03	4,34	0,27	0,07
APP3	50	5,45	4,95	5,87	0,23	0,04	391	6,62	5,20	8,65	0,52	0,08	71	6,22	5,52	6,88	0,24	0,04
APM1	50	6,17	5,69	6,68	0,22	0,04	392	7,18	5,98	9,03	0,53	0,07	71	6,81	6,24	7,57	0,23	0,03
APM3	50	6,73	6,31	7,12	0,19	0,03	391	7,76	6,64	9,71	0,48	0,06	70	7,37	6,62	7,83	0,23	0,03
COP	50	7,03	6,50	7,52	0,20	0,03	379	7,53	6,43	8,44	0,33	0,04	71	7,32	6,93	7,99	0,21	0,03
LNA	41	16,81	15,41	18,52	0,87	0,05	353	14,64	7,26	19,57	1,40	0,10	64	14,30	11,29	16,51	0,91	0,06
ACC	49	11,28	10,66	12,06	0,31	0,03	355	12,17	10,82	14,09	0,56	0,05	66	12,19	11,31	12,95	0,39	0,03
LCI	43	31,62	28,78	35,12	1,47	0,05	351	30,07	22,47	36,93	2,32	0,08	57	27,70	24,43	31,38	1,56	0,06
DBA	48	5,51	4,79	6,09	0,27	0,05	370	5,48	4,33	7,48	0,54	0,10	67	5,49	4,93	6,05	0,24	0,04
dP1-M3	51	9,63	8,55	10,23	0,34	0,04	390	9,85	8,37	11,91	0,62	0,06	71	8,54	7,67	9,53	0,38	0,04
dP1-M4	49	10,04	9,23	10,61	0,30	0,03	386	10,40	7,18	12,50	0,66	0,06	69	8,96	8,04	9,94	0,40	0,04
P3-M3	51	6,44	6,04	6,84	0,19	0,03	393	6,66	5,57	8,25	0,44	0,07	72	6,17	5,68	6,86	0,31	0,05
P3-M4	49	6,84	6,23	7,19	0,21	0,03	389	7,22	5,51	8,58	0,47	0,07	70	6,60	6,02	7,37	0,36	0,05
M1-M3	51	5,17	4,42	5,55	0,18	0,03	394	5,24	4,17	6,40	0,38	0,07	72	4,90	4,39	5,38	0,24	0,05
M1-M4	49	5,62	4,90	5,91	0,20	0,04	389	5,89	5,02	7,05	0,38	0,06	70	5,46	5,00	7,81	0,38	0,07
LM1	51	1,66	1,45	1,91	0,09	0,05	394	1,66	1,21	2,29	0,17	0,11	72	1,66	1,07	2,03	0,21	0,13
AM1	51	1,50	1,30	1,65	0,07	0,04	394	1,75	1,43	2,23	0,14	0,08	72	1,59	1,43	1,72	0,06	0,04
LM3	51	1,48	1,28	1,67	0,08	0,06	395	1,52	1,06	2,05	0,14	0,10	72	1,50	1,25	1,73	0,09	0,06
AM3	51	1,32	1,08	1,53	0,09	0,07	395	1,58	1,26	1,98	0,12	0,08	72	1,49	1,35	1,65	0,08	0,05
ACA	50	1,28	0,74	1,89	0,21	0,16	374	1,98	0,94	3,40	0,54	0,27	28	1,05	0,74	1,28	0,12	0,11
AAC	50	0,83	0,44	1,12	0,13	0,15	375	0,90	0,37	1,67	0,23	0,25	28	1,01	0,76	1,27	0,11	0,10
GMm3	51	1,13	0,97	1,44	0,08	0,07	394	1,07	0,75	1,48	0,12	0,11	70	0,93	0,74	1,14	0,08	0,09
AMp3	51	2,06	1,75	2,49	0,19	0,09	394	2,44	1,71	3,36	0,31	0,13	71	2,31	1,91	2,68	0,18	0,08
AMm3	51	2,01	1,68	2,45	0,18	0,09	394	2,21	1,62	3,24	0,29	0,13	71	2,09	1,52	2,54	0,19	0,09
dp2-m3	51	7,40	6,97	7,98	0,23	0,03	387	7,70	6,63	8,93	0,42	0,05	70	7,08	6,48	8,05	0,35	0,05
dp2-m4	50	8,18	7,62	8,78	0,22	0,03	383	8,79	7,45	10,17	0,46	0,05	70	7,97	7,16	8,84	0,35	0,04
p3-m3	51	6,35	5,81	6,89	0,22	0,03	390	6,38	5,59	7,67	0,40	0,06	71	5,43	4,70	6,34	0,40	0,07
p3-m4	50	7,19	6,70	8,14	0,27	0,04	387	7,48	6,42	8,74	0,46	0,06	71	6,35	5,66	7,41	0,40	0,06
m1-m3	51	5,42	4,90	6,24	0,23	0,04	394	5,47	4,53	6,58	0,39	0,07	71	5,63	4,53	7,19	0,59	0,10
m1-m4	50	6,21	5,80	6,75	0,19	0,03	391	6,56	5,47	7,73	0,44	0,07	71	6,49	5,46	7,65	0,59	0,09
Lm1	51	1,88	1,49	2,11	0,14	0,07	394	1,91	1,38	2,34	0,18	0,10	71	1,81	1,45	2,03	0,11	0,06
Am1	51	0,98	0,86	1,11	0,06	0,06	394	1,11	0,82	1,51	0,10	0,09	71	0,98	0,81	1,16	0,07	0,07

Para los análisis de componentes principales (ACP) y discriminantes lineales (ADL), debido al alto número de valores faltantes en las variables ACI, LCI, LMC, ACA y AAC, estas no fueron incluidas. La exploración de los datos mediante el ACP mostró solapamiento para todas las variables entre los géneros, principalmente a lo largo del primer componente principal (CP), pero separando claramente algunos grupos en el segundo CP (Figura 21). Para el caso de medidas cráneo dentarias, *Rhyncholestes* está separado de *Lestoros* en el CP2 con el primero en valores negativos del CP2 y el segundo en valores positivos, pero *Caenolestes* muestra solapamiento con ambos géneros (Figura 21a), Para el caso de solo medidas cráneo mandibulares, el género *Rhyncholestes* se separa sin solapamiento con los demás géneros, ocupando valores positivos para CP1 y negativos para CP2,

mientras que *Caenolestes* y *Lestoros* se solapan totalmente en ambos CPs, aunque *Caenolestes* presentan mayor dispersión (Figura 21b). Finalmente, para medidas dentales, *Lestoros* y *Caenolestes* se separan casi totalmente en el CP2, con *Lestoros* en valores negativos y *Caenolestes* en positivos para este CP, pero *Rhyncholestes* en valores intermedios entre estos géneros (Figura 21c). Para este subconjunto de datos no hay separación en el CP1 (Figura 21c). La variación explicada acumulada por los primeros dos CPs para cada conjunto de datos varió entre 69,35 % y 80,33 % (Tabla 3). Es de notar que el género *Caenolestes* presenta una variación mayor en todos los subconjuntos de datos analizados y algunas observaciones se distribuyen en zonas del morfoespacio en que ninguno de los otros dos géneros se distribuye (e.g., CP1 Figura 21). La importancia de las variables estuvo, en general, bien representada en los CPs explorados (Figura 21d-f; Tabla 3) como lo indican los altos valores del \cos^2 . Sin embargo, para el subconjunto de datos de solo medidas cráneomandibulares (Figura 21e), COP tuvo la menor representación en los ejes explorados. Además, para este mismo subconjunto de datos (y en el que *Rhyncholestes* se separó más de los demás géneros), es donde las variables tuvieron mayor diferencia en su representación en los ejes explorados, siendo COP, LNA y LPA con mayor relación en el CP2 y variables del ancho palatino (e.g., APP3, APM1) con mayor relación en CP1 (Figura 21).

En general, el análisis de ACP muestra una alta correlación entre las medidas analizadas. Para medidas cráneomandibulares, COP fue la variable con menor correlación y para datos dentarios, las medidas LM1, LM3 y Lm1 presentaron el menor grado de correlación (Tabla 3; Figura 21). En el subconjunto de datos cráneomandibulares, donde más se separa *Rhyncholestes* de los demás géneros, COP está negativamente relacionada con LNA y LPA en el CP2. Morfológicamente, esta relación indica que entre mayor sea el largo del rostro (i.e., medidas LNA y LPA), menor valor de COP, es decir, una mayor constricción postorbital, lo que sugiere una relación alométrica entre estas dimensiones. De esta manera, *Rhyncholestes* ocupa un morfoespacio que, para estas variables, representan rostros alargados con mayor constricción postorbital (valores negativos de CP2, Figura 21e).

Para el caso de medidas dentarias, LM1 y LM3 fueron casi ortogonales a todas las demás medidas dentarias, sugiriendo que no hay correlación entre estas y las demás medidas (Figura 21f). De manera similar, pero con menor magnitud, Lm1 es la medida de la dentición inferior con menor correlación a las demás medidas (Figura 21f). Estas tres medidas anteriores están mejor representadas en el CP2 y es el subconjunto de datos es donde se separa *Caenolestes* de *Lestoros* (Figura 21c). Morfológicamente, estos resultados indican que *Lestoros* tiene molares proporcionalmente más cortos (valores bajos de LM1, LM3 y Lm1 y negativos en CP2) respecto a las longitudes de la dentición (e.g., dP1-M3, M1-M4 y valores positivos CP1). Esto es contrario en *Caenolestes*, el cual está agrupado en valores positivos de CP2 (i.e., mayor valor de LM1, LM3 y Lm1), aunque con una amplia dispersión para CP1 (i.e., valores de longitudes de la dentición como dP1-M3, M1-M4) (Figura 21c).

Tabla 3. Contribución (*loadings*) de las variables para los dos primeros componentes principales, sus eigenvalores y varianzas explicadas para análisis de componentes principales en los tres géneros de Paucituberculata vivientes. Valores en negrita señalan variables con mayor contribución absoluta. Abreviaturas: CD: craneodentarias, CM: cráneomandibulares, DE: dentarias.

Variable	CD		CM		DE	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
LPA	0,571	0,145	0,642	0,664		
APC	0,673	0,608	0,858	-0,252		
APP3	0,82	0,453	0,904	-0,304		
APM1	0,856	0,415	0,93	-0,221		
APM3	0,859	0,321	0,886	-0,312		
COP	0,332	-0,119	0,213	-0,655		
LNA	0,443	0,007	0,477	0,757		
ACC	0,652	0,49	0,813	-0,23		
DBA	0,718	0,126	0,748	0,152		
dP1-M3	0,894	-0,116			0,894	-0,279
dP1-M4	0,893	-0,107			0,895	-0,322
P3-M3	0,936	-0,212			0,959	0,01
P3-M4	0,928	-0,176			0,946	-0,116
M1-M3	0,862	-0,379			0,92	0,212
M1-M4	0,91	-0,312			0,957	0,041
LM1	0,56	-0,093			0,566	0,643
AM1	0,807	0,035			0,801	-0,057
LM3	0,627	-0,188			0,648	0,494
AM3	0,758	0,177			0,724	-0,006
GMm3	0,615	0,123	0,653	0,448		
AMp3	0,66	0,597	0,847	-0,024		
AMm3	0,666	0,58	0,869	0,145		
dp2-m3	0,915	-0,123			0,922	-0,191
dp2-m4	0,911	-0,11			0,921	-0,242
p3-m3	0,9	-0,308			0,941	0,031
p3-m4	0,904	-0,293			0,947	-0,05
m1-m3	0,86	-0,329			0,901	0,175
m1-m4	0,881	-0,319			0,929	0,045
Lm1	0,634	-0,298			0,679	0,289
Am1	0,745	-0,048			0,751	-0,278
<i>eigenvalor</i>	18,03	2,777	7,009	2,043	13,266	1,195
Varianza explicada (%)	60,101	9,258	58,408	17,027	73,7	6,637
Varianza acumulada (%)	60,101	69,359	58,408	75,435	73,7	80,338

El ADL para morfometría lineal soporta la separación de estos tres géneros sin ambigüedades (Figura 22). Para el ADL con todas las variables, el modelo tuvo una precisión del 100%, sin errores de clasificación. Para este conjunto, la primera función discriminante (FD1), explicó el 64,2% de la variación y la segunda función discriminante (FD2) explicó el 35,8% restante en el subconjunto de

datos. Estas funciones lograron separar en su totalidad los géneros en el morfoespacio (Figura 22a). Para el ADL con variables cráneo-mandibulares, el modelo tuvo una precisión de 97,2 %, con errores en tres observaciones: dos *Caenolestes* fueron predichos como *Lestoros* y un *Lestoros* como *Caenolestes*. Para este subconjunto de datos la FD1 explicó el 80,9% y FD2 el 19% de la variación del conjunto de datos. Para este subconjunto de datos se observó un pequeño solapamiento entre *Caenolestes* y *Lestoros* en el morfoespacio para valores negativos de FD2, pero con estos separados totalmente de *Rhyncholestes* (Figura 22b). Finalmente, para el subconjunto de datos dentarios, el modelo tuvo una precisión del 98,6%, con errores en la predicción de dos observaciones de *Caenolestes*: uno fue predicho como *Lestoros* y el otro como *Rhyncholestes*. Para este caso la FD1 explicó el 60 % y FD2 el 40,6% de la variación de este subconjunto de datos. En este caso, los géneros fueron separados casi totalmente en el morfoespacio, de nuevo con una pequeña área de solapamiento entre *Caenolestes* y *Lestoros* como para el caso de medidas cráneo-mandibulares (Figura 22b), pero comparativamente con *Rhyncholestes* más cerca a las observaciones de estos que en los otros dos subconjuntos de datos analizados (Figura 22).

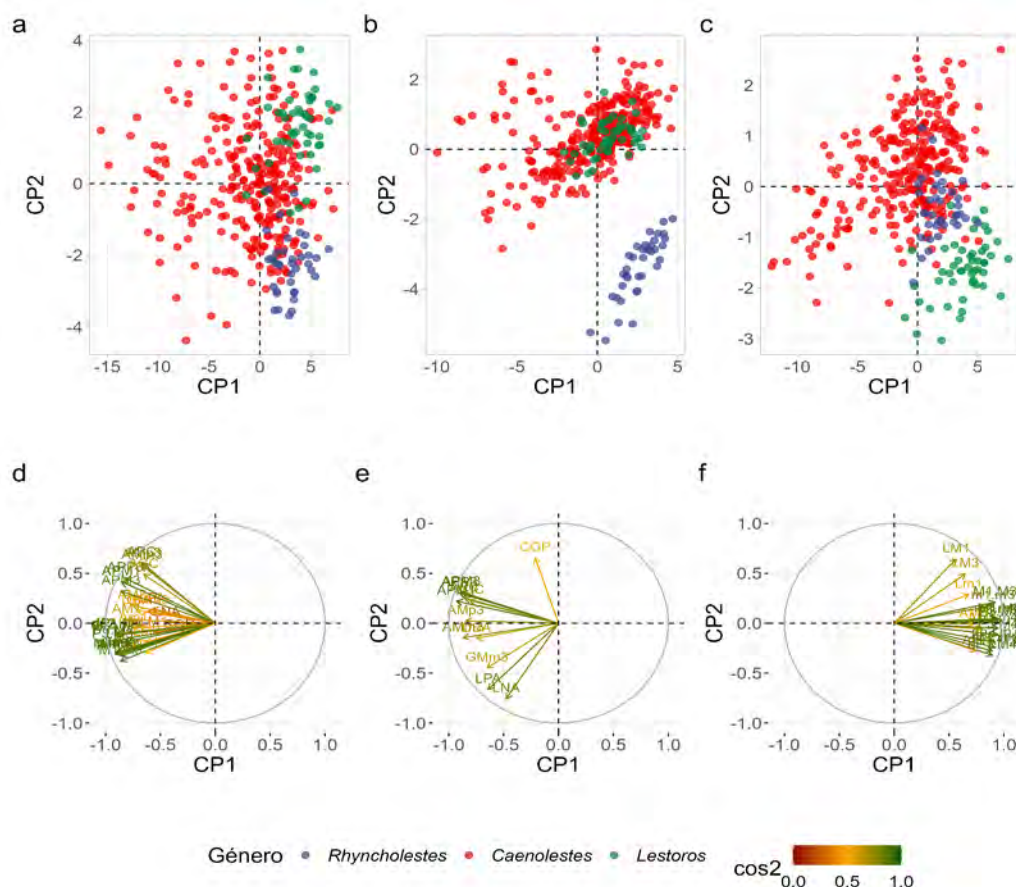


Figura 21. Análisis de componentes principales representando los primeros dos componentes principales para medidas cráneo-dentarias (a), cráneo-mandibulares (b) y dentarias (c), de los géneros de Paucituberculata vivos. La representación de variables (cos²) en los componentes principales graficados en a-c, se presentan respectivamente en d-f.

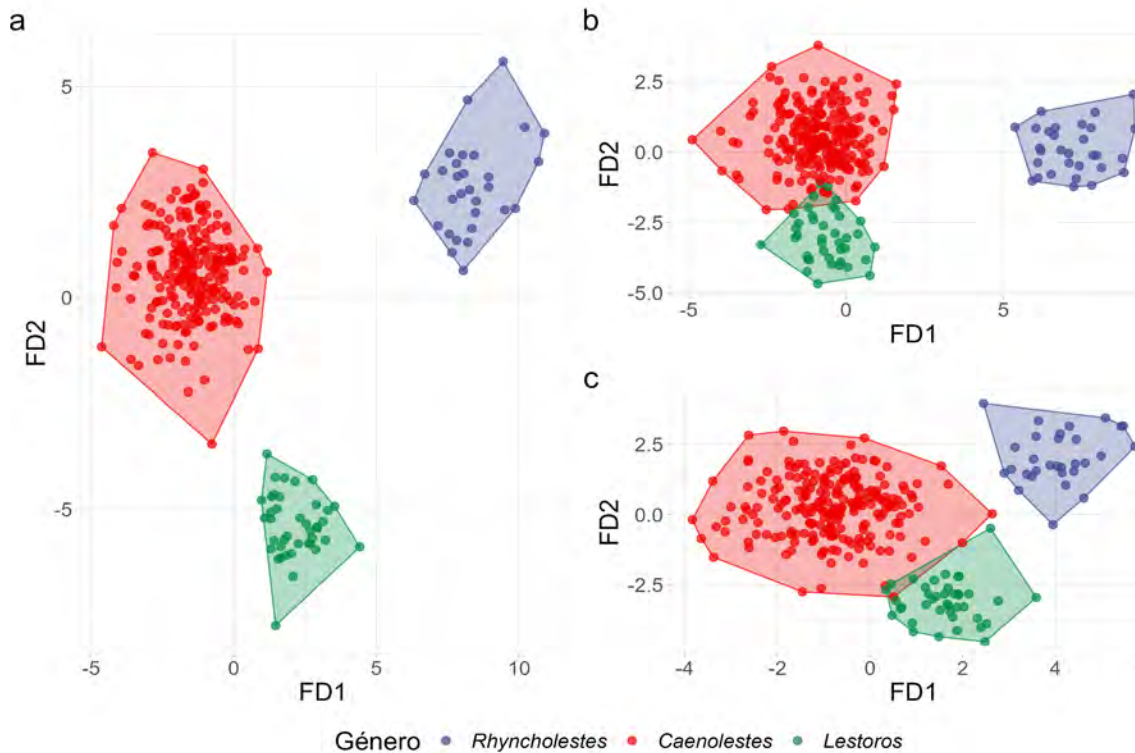


Figura 22. Análisis discriminante lineal representando las primeras dos funciones discriminantes (FD) para subconjunto de medidas cráneo dentarias (a), cráneo mandibulares (b) y dentarias (c) de los tres géneros vivos de Paucituberculata.

De las 35 medidas cráneo dentarias, 31 (88,5%) presentaron diferencias significativas entre los tres géneros, basado en el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis, con la corrección de p-valor de Holm-Bonferroni (Tabla 4). Una variable craneana (distancia entre bullas: DBA) y tres dentarias (LM1, LM3 y m1-m3) no presentaron diferencias estadísticas entre los géneros. De las 14 medidas craneanas con diferencias estadísticas entre los géneros (Figura 23), la comparación pareada post hoc de Dunn, sugiere que las diferencias se dan entre todos los géneros para 12 medidas (85% de las medidas craneales con diferencias), mientras que para dos medidas (ACC y APC) las diferencias no se dan entre todos los géneros: para ambas medidas, *Lestoros* difiere de *Rhyncholestes* y *Caenolestes* pero estos dos últimos no difieren entre sí (Figura 23).

De manera contrastante, de las 17 medidas dentarias con diferencias estadísticas, 9 (52,9%) fueron diferentes entre todos los géneros, con las restantes variables (AAC, dP1-M3, M1-M3, p3-m3, dp2-m4, m1-m4, Lm1, y Am1) solo con diferencias entre algunos géneros (Figura 24). De las 8 medidas con diferencias, solo entre algunos géneros las variables ACC, dP1-M3, Lm1, M1-M3 y p3-m3 tuvieron diferencias entre *Caenolestes-Rhyncholestes* y *Caenolestes-Lestoros*, pero no entre *Lestoros-Rhyncholestes*. Por otro lado, para Am1 y dp2-m4, *Rhyncholestes* difirió de los otros dos géneros, pero *Caenolestes* y *Lestoros* no difirieron entre sí. La longitud de la serie molar inferior (m1-m4) separó a *Lestoros* de los demás géneros, pero sin diferencias entre *Rhyncholestes* y *Caenolestes* (Figura 24).

Tabla 4. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para 35 medidas craneodentarias de los tres géneros de Caenolestidae vivientes con la corrección de p-valor Holm-Bonferroni. Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, Niveles de significancia: ns: no significativo; $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$, $0 < **** \leq 0,0001$. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	p-valor	p-valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	451	48,18	2	3,45E-11	1,21E-09	****
ACI	427	93,65	2	4,61E-21	1,61E-19	****
LPA	464	75,24	2	4,60E-17	1,61E-15	****
APC	492	130,39	2	4,85E-29	1,70E-27	****
APP3	510	169,34	2	1,69E-37	5,92E-36	****
APM1	510	156,53	2	1,02E-34	3,57E-33	****
APM3	508	172,24	2	3,96E-38	1,39E-36	****
COP	497	113,29	2	2,51E-25	8,79E-24	****
LNA	456	86,00	2	2,11E-19	7,39E-18	****
ACC	467	102,25	2	6,27E-23	2,19E-21	****
LCI	449	80,21	2	3,83E-18	1,34E-16	****
DBA	482	7,16	2	0,03	0,98	ns
dP1-M3	509	170,21	2	1,09E-37	3,82E-36	****
dP1-M4	502	178,27	2	1,94E-39	6,79E-38	****
P3-M3	514	86,21	2	1,90E-19	6,65E-18	****
P3-M4	506	122,46	2	2,56E-27	8,96E-26	****
M1-M3	514	56,77	2	4,70E-13	1,65E-11	****
M1-M4	506	96,83	2	9,39E-22	3,29E-20	****
LM1	514	0,33	2	0,85	1	ns
AM1	514	198,27	2	8,84E-44	3,09E-42	****
LM3	515	3,34	2	0,19	1	ns
AM3	515	153,87	2	3,87E-34	1,35E-32	****
ACA	451	147,48	2	9,43E-33	3,30E-31	****
AAC	452	19,76	2	5,13E-05	0	***
GMm3	512	105,21	2	1,43E-23	5,01E-22	****
AMp3	513	78,47	2	9,11E-18	3,19E-16	****
AMm3	513	36,91	2	9,66E-09	3,38E-07	****
dp2-m3	505	118,92	2	1,50E-26	5,25E-25	****
dp2-m4	500	186,69	2	2,88E-41	1,01E-39	****
p3-m3	511	158,63	2	3,58E-35	1,25E-33	****
p3-m4	507	179,81	2	9,01E-40	3,15E-38	****
m1-m3	513	5,53	2	0,06	1	ns
m1-m4	509	31,71	2	1,30E-07	4,55E-06	****
Lm1	513	19,97	2	4,61E-05	0	***
Am1	513	150,29	2	2,32E-33	8,12E-32	****

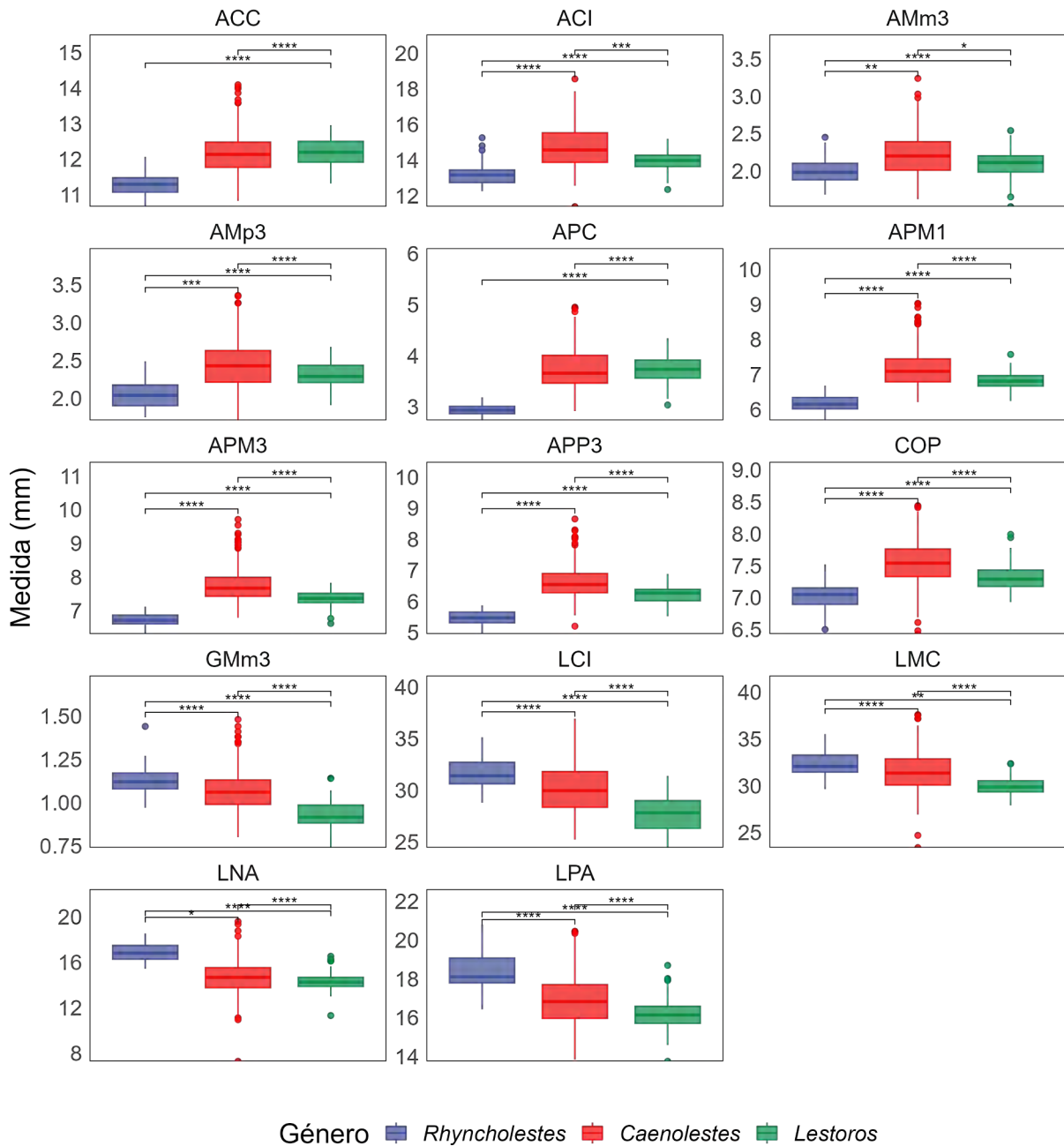


Figura 23. Gráfico de cajas de medidas cráneo-mandibulares agrupadas por los géneros vivientes de Paucituberculata, mostrando comparaciones pareadas post hoc para variables con diferencias significativas basado en la prueba de Kruskal-Wallis (ver texto). Niveles de significancia: $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$, $0 < **** \leq 0,0001$.

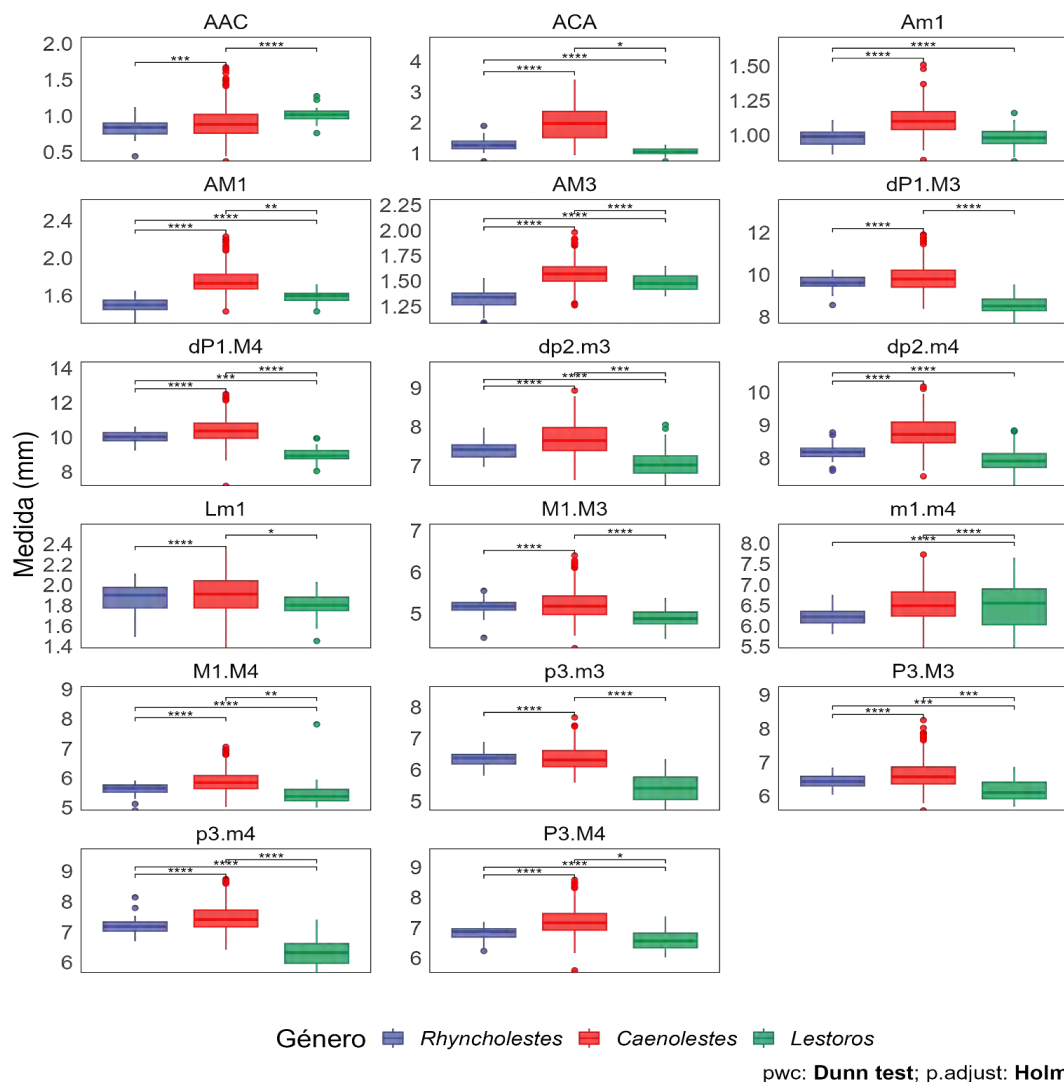


Figura 24. Gráfico de cajas de medidas dentarias agrupadas por los géneros vivos de Paucituberculata, mostrando comparaciones pareadas post hoc para variables con diferencias significativas basadas en la prueba de Kruskal-Wallis (ver texto). Niveles de significancia: $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$, $0 < **** \leq 0,0001$.

El análisis de morfometría geométrica separó los géneros en diferente medida en las vistas analizadas de cráneo. Sin embargo, para la vista lateral de la mandíbula, solamente hay diferencias marcadas entre el género *Lestoros* y *Rhyncholestes*, con *Caenolestes* situado entre las nubes de puntos de estos dos géneros y solapándose (Figura 25). Dado que la vista lateral resultó en un patrón indiferenciado al encontrado en vista dorsal, no se presenta en el gráfico.

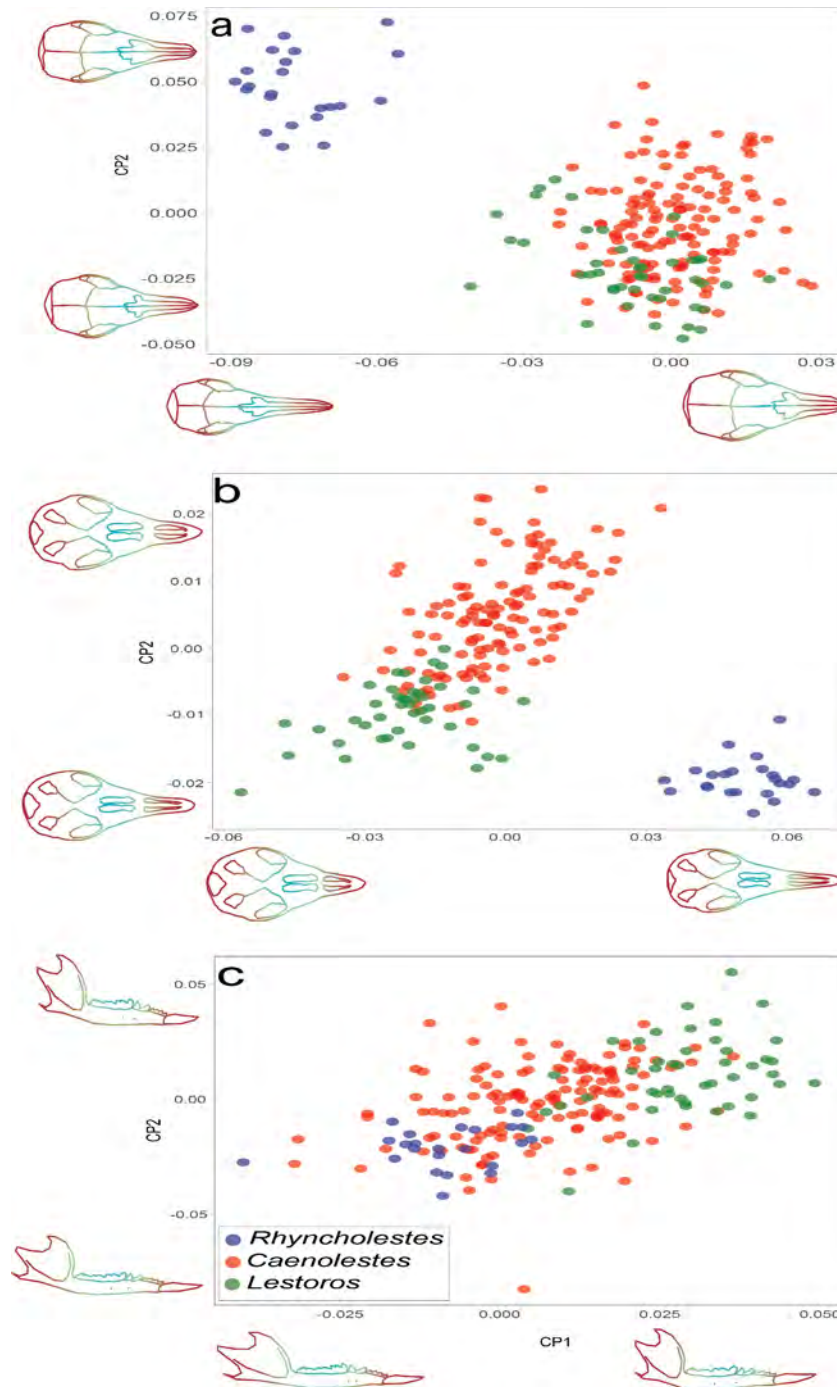


Figura 25. Análisis de componente principales para morfometría geométrica en dos dimensiones del cráneo en vistas dorsal (a) y ventral (b), y mandíbula en vista lateral (c) en Caenolestidae vivientes, detallando los dos primeros componentes de cada vista y los principales cambios (dibujos de líneas por fuera de los ejes con mapa de color) en las estructuras a nivel de género.

En vista dorsal (Figura 25a), el CP1 explicó el 50,3% de la varianza total y el CP2 el 19,3%, sumando casi 70% del total de variación de conjunto de datos, agrupando en valores positivos de CP1 a *Lestoros* y *Caenolestes*, y en valores negativos a *Rhyncholestes*. Para el CP1, los valores altos positivos están relacionados con formas de aspecto de cráneo relativamente corto y ancho, especialmente en la zona rostral, mientras que en los valores negativos se agrupan individuos con cráneos estilizados y muy alargados. Adicionalmente, en valores positivos de CP1 la distancia entre el

borde más caudal del occipital y el punto medio en la línea occipital de la cresta lambdoidea es menor, comparada con individuos en valores negativos del mismo eje (*landmarks* 18 y 19). Es decir, individuos con un desarrollo del occipucio menos globoso en valores positivos de CP1 (*Lestoros*, *Caenolestes*) comparado con occipucios más globosos y posteriormente expuestos en valores negativos del mismo eje (*Rhyncholestes*). En el CP2, la variación se da principalmente en la proporción de participación del premaxilar y frontal en la región rostral, línea occipital y constricción orbital, agrupando en valores negativos individuos con menor constricción orbital relativa, línea occipital recta y frontales y premaxilares relativamente más cercanos entre sí, por cuenta de la espina posterodorsal de este último hueso (*landmark* 3-4 y 5-6, Figura 4). La mayor separación para esta vista se da en CP1.

En vista lateral (no graficada), el CP1 explicó 36,2% de la variación, mientras que el CP2 explicó el 15,7%, sumando 52% de la variación en el conjunto de datos, agrupando los géneros de manera muy similar a la vista dorsal (no mostrado). Al igual que en vista dorsal, el CP1 agrupó en valores positivos cráneos robustos y de rostro corto (*Caenolestes* y *Lestoros*), mientras que valores negativos agrupó individuos de cráneo estilizado y rostro alargado (*Rhyncholestes*). En el CP2, sin embargo, valores altos agruparon a cráneos de aspecto lateral dorsal recto (*Rhyncholestes* y *Caenolestes*), mientras que valores bajos agruparon cráneos con aspecto lateral relativamente cóncavo hacia ventral (*Lestoros*). En el CP1, se separaron *Lestoros* + *Caenolestes* de *Rhyncholestes*, mientras que el CP2 se separaron *Rhyncholestes* + *Caenolestes* de *Lestoros*, este último asociado a su característica de nasales inflados.

En vista ventral (Figura 25b), el CP1 explicó el 32% de la variación, mientras que el CP2 explicó el 16,4%, sumando un total de 48,3% de la variación explicada en el conjunto de datos. Para esta vista, en el CP1 en valores positivos agrupa cráneos delgados y con el rostro largo (*Rhyncholestes*) de individuos de rostros más cortos y cráneos más anchos (los demás géneros). Para el CP2, en valores positivos se ubican ejemplares de paladares anchos y bulas timpánicas relativamente largas (*Caenolestes*), mientras que en valores negativos se ubican ejemplares de paladares más estrechos y bulas timpánicas relativamente cortas (*Lestoros* + *Rhyncholestes*). La mayor separación se da en el CP1, pero todos los géneros están claramente separados en esta vista, a pesar de la menor varianza explicada por los dos ejes graficados y comparado a las otras vistas.

En la vista lateral de la mandíbula (Figura 25c), el CP1 explicó el 38,7% de la variación y el CP2 el 15,5%, sumando un total de 54,2% de la variación explicada en el conjunto de datos. En el CP1, valores positivos agruparon individuos de ramus relativamente delgados, procesos coronoides altos y cuerpos cortos (*Lestoros* y parte de *Caenolestes*), mientras que valores negativos agruparon ejemplares con mandíbulas de ramus anchos, coronoides bajos y cuerpos largos (*Rhyncholestes* y parte de *Caenolestes*). En el CP2, la principal diferencia se da por el alto del cuerpo mandibular, siendo para valores positivos una mayor altura (*Lestoros*), y valores negativos menor altura (los demás géneros). Eliminando a *Caenolestes*, los otros dos géneros se separan claramente, con

Rhyncholestes en valores negativos para ambos CP, mientras que *Lestoros* en valores altos para ambos CP. *Caenolestes*, con una gran variación, se dispersa por casi todo el morfoespacio, excluyendo valores extremos positivos y negativos del CP2 y con la mayor diferenciación entre los tres géneros a lo largo del CP1 (Figura 25c).

En cuanto al análisis ADL basado en morfometría geométrica, las tres vistas de cráneo resultaron en una alta precisión de predicción (Figura 26a-c), con las primeras funciones discriminantes para cada vistas explicando entre un 52,16% a un 79,68% de la variación en los datos y la segunda función discriminante explicando entre un 20,32% a un 47,84% de la variación en los datos. Sin embargo, a nivel de mandíbula, esta precisión se redujo, con los géneros *Lestoros* y *Caenolestes* mostrando un solapamiento parcial a lo largo del eje Y y solo un individuo de *Rhyncholestes* solapándose en el eje X con los dos géneros restantes.

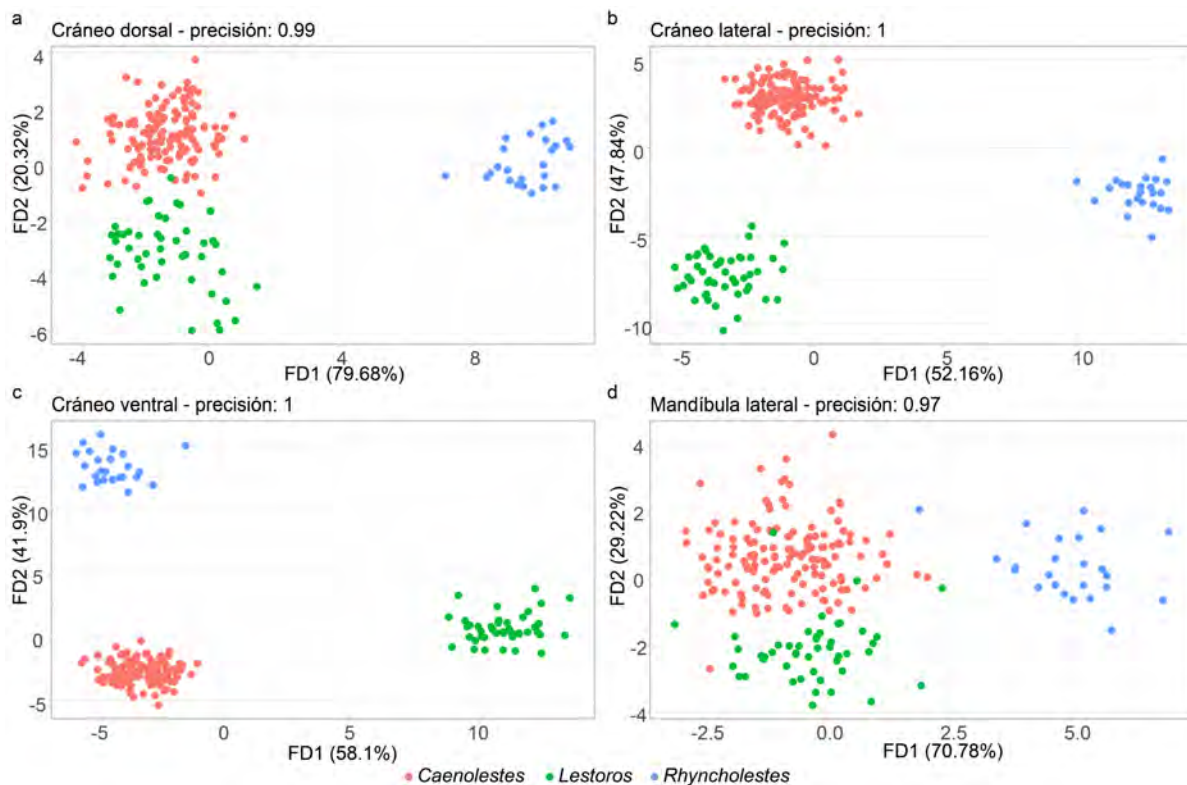


Figura 26. Análisis discriminante para los tres géneros vivientes de Paucituberculata basado en morfometría geométrica de tres vistas de cráneo (a-c) y una de mandíbula (d).

En conclusión de las dos secciones anteriores, la variación de este grupo a nivel morfológico y morfométrico, demuestra la gran divergencia entre los géneros actualmente reconocidos de Paucituberculata vivientes y, por lo tanto, dan soporte a su estatus taxonómico actualmente propuesto. Específicamente, en cuanto a que el género *Lestoros* es tan divergente de *Caenolestes* como de *Rhyncholestes*. Pero además, particularmente los análisis morfológicos cualitativos, demuestran la gran variación que existe dentro del género *Caenolestes*, e incluso dentro de las especies actualmente reconocidas (e.g., diferencias dentarias intraespecíficas de *C. fuliginosus* s.l. y *C. convelatus*: Figura 19; Figura 20). Lo cual es el preámbulo a la siguiente sección donde presento un análisis de los grupos hipótesis de este orden, su análisis taxonómico y sistemático.

TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA CAENOLESTIDAE

Grupos hipótesis

Mediante el criterio de diagnosticabilidad y tras analizar los materiales de las diferentes especies conforme a la variación morfológica antes descrita, identifiqué 13 grupos hipótesis. Estos grupos corresponden en parte a las especies de Caenolestidae vivos previamente reconocidas; otros a subespecies previamente identificadas (específicamente para *Caenolestes*; vease Bublitz 1987), los cuales tienen nombres disponibles y su identificación y variación morfológica corresponden al material tipo y topotipos (para lo que uso el término *sensu stricto* s.s.), y otros a grupos descritos aquí por vez primera. A continuación, presento la exploración y análisis de dichos taxones, ordenado respecto a la especie a la cual fueron asignados previamente (Brown, 2004; Bublitz, 1987; Patterson, 2015) o respecto a las ubicaciones dentro de los rangos actualmente aceptados (Figura 1). Posteriormente, en la sección **Recuento taxonómico** se detallan las diferencias morfológicas de cada uno de estos grupos con sus correspondientes descripciones. Para concluir, en la sección de **Resultados filogenéticos** exploro las relaciones sistemáticas entre éstos y otras especies de Paucituberculata, con especial énfasis en Caenolestidae. Los grupos identificados son los siguientes:

Género *Caenolestes*

Grupo “*Fuliginosus*” – bajo este nombre, analizo a los ejemplares previamente referidos a la especie *Caenolestes fuliginosus*, la cual incluye las subespecies *C. f. fuliginosus*, *C. f. centralis* y *C. f. obscurus*. De la descripción original de *C. fuliginosus* es poco lo que se puede saber del material tipo, como se ha discutido ampliamente en la literatura (Tomes, 1863; Thomas, 1895; 1907; Osgood, 1921; Lönnberg, 1921; Bublitz, 1987). Bublitz (1987) fue el último en proponer una localidad tipo y un neotipo, el cual ha sido aceptado y corresponde con la localidad Sinche, en los alrededores del Volcán Chimborazo (Ecuador). En las descripciones originales de las subespecies de este taxón, Bublitz (1987, p. 72-75) basó sus conclusiones en algoritmos de agrupamiento, identificando pocas características diagnósticas. Por ejemplo, asignó el nombre *C. f. fuliginosus* a ejemplares pequeños, de rostros más delgados, caninos más pequeños que *C. f. obscurus* y un ángulo prebasial más fuerte (i.e., ángulo entre el eje anteroposterior del paladar y el basicráneo), distribuidos en los páramos de los Andes desde los 3° N hacia el sur. A la subespecie *C. f. obscurus* la diagnosticó por tener caninos en forma de daga y más grandes que *C. f. fuliginosus*, cráneos más grandes y robustos que las otras dos subespecies y distribuida en la Cordillera Oriental en los alrededores de Bogotá (Colombia). En la diagnosis de *C. f. centralis* alude a que su distinción solo es posible mediante un valor de separación de su algoritmo (Bublitz, 1985), pero que basado en la localidad se puede asignar con gran probabilidad a esta subespecie, distribuida desde los 3° N hacia el norte en la Cordillera Central de Colombia. Además de estas diagnosis poco claras, las distribuciones propuestas presentan problemas. Por ejemplo, ejemplares asignados a *C. f. fuliginosus* (Bublitz, 1987) presentan diferencias tanto de tamaño como en morfología, observados originalmente por Lönnberg (1921), quien determinó estos

ejemplares del norte del volcán Pichincha y del Cerro Antisana de Ecuador a *C. obscurus* [sic], la única otra especie de *Caenolestes* reconocida hasta el momento. Incluso, Bublitz (1987) reconoció algunas diferencias dentro de los especímenes de *C. f. fuliginosus* de su muestra (Papallacta, norte de Cerro Antisana, Ecuador), que decidió dejar como *incertae sedis*.

A continuación, analizo la morfología de este taxa basado en las localidades tipo de las subespecies, incluyendo algunas localidades muy cercanas de las cuales revisé una serie de ejemplares que compartían la misma morfología (Figura 27).

Basado en el material tipo (Sinche, Chimborazo) y localidades cercanas hacia el norte en la cara oriental del volcán Pichincha, el cerro Antisana y alrededores, *C. fuliginosus* s.s. se caracteriza por tener un menor tamaño y cráneo de huesos gráciles y VAC abiertas formadas por nasal, maxilar y frontal; en la dentición superior, diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 reducidos y de tamaño similar, un cíngulo lingual en M1 muy desarrollado, un área oclusal de M1-M2 subigual y cuadrangular, y un hipoflexo comparativamente profundo en M1 y M2 (Figura 19); en la dentición inferior, el dp2 con poco desarrollo de cúspula anterobasal con diastemas pequeños entre ui4-dp2 y dp2-p3.

La subespecie *C. f. centralis* s.s. de la localidad tipo Río Termales y cercanas, en Colombia (Figura 27), se caracteriza por tener un mayor tamaño que *C. f. fuliginosus*, VAC abiertas y formadas por nasal, maxilar y frontal, y torus postpalatino robusto; en la dentición superior, el diastema entre C-dP1 es mayor al de dP1-dP2 y, en general, diastemas de mayor tamaño en la dentición superior, M1 de aspecto oclusal rectangular y M2 cuadrangular, menor desarrollo del cíngulo lingual en M1 y M2 que *C. f. fuliginosus*, hipoflexo en M1 con menor desarrollo; en la dentición inferior, los diastemas de ui4-dp2 y dp2-p3 de mayor tamaño que *C. f. fuliginosus* y cúspula anterobasal del dp2 muy desarrollada.

La subespecie *C. f. obscurus* s.s. de la localidad de Bogotá, en Colombia (Figura 27), se caracteriza por VAC casi cerradas o cerradas, con muy poca participación del frontal, una característica que Thomas (1917) había reconocido inicialmente, pero que al momento de ser revisada la variación del grupo por Osgood (1921), se incluyeron materiales de otras localidades que no presentan esta morfología (ver abajo). Además, se caracteriza por un cráneo robusto, espina posterodorsal del premaxilar corta, nasales ligeramente inflados, proceso glenoideo del yugal grácil y foramen suprameatal de menor tamaño que los dos taxa anteriores; en la dentición superior el diastema entre C-dP1 es menor que el de dP1-dP2, el M1 y M2 no presenta desarrollo del cíngulo lingual, el M1 es muy rectangular comparado al M2 en aspecto oclusal y el M4 presenta menor reducción, comparado con los otros dos taxa arriba mencionados; en la dentición inferior, el dp2 se separa de ui4 y p3 por pequeños diastemas y presenta una cúspide anterobasal desarrollada. Además de estas diferencias morfológicas, el análisis de Kruskal-Wallis para las medidas craneodentarias aquí usadas sugiere que estos grupos se diferencian estadísticamente en 24 de las 35 medidas usadas, de las cuales 15 son dentarias (62,5%) y 9 cráneomandibulares (37,5%) (Tabla 5).

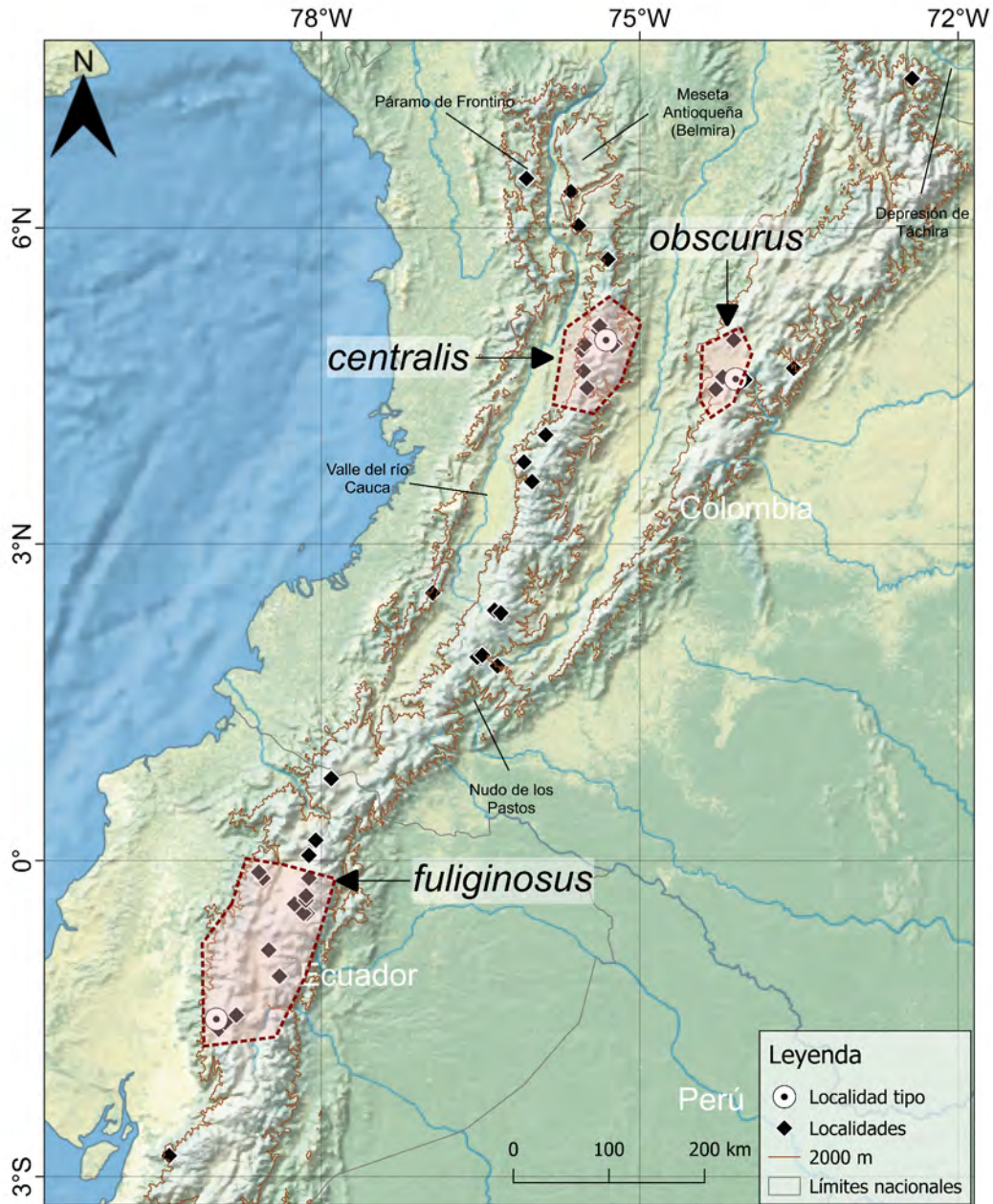


Figura 27. Mapa de las localidades del material revisado e históricamente asignado a *C. fuliginosus* (rombos), señalando las agrupaciones iniciales a nivel de subespecie (flechas y polígonos rojos) para explorar la variación morfológica del grupo. Ver texto para detalles.

Por otro lado, el análisis pareado de Dunn reveló que las diferencias en medidas craneales (9 de 24) se dan principalmente entre *C. f. obscurus* y los otros dos taxa, con *C. f. fuliginosus* y *C. f. centralis* difiriendo en APC y LPA y con *C. f. fuliginosus* con valores promedio menores comparativamente (Figura 28a). En cuanto a las medidas dentarias, las diferencias estuvieron repartidas entre las comparaciones, habiendo diferencia entre los tres taxa en AM1, dP1-M3, dP1-M4, M1-M3, M1-M4, P3-M3, p3-m3 y Lm1 y con valores promedio menores para *C. f. obscurus*, tanto para la dentición superior como inferior (Figura 28b). Estos análisis dan soporte a las características morfológicas arriba identificadas y su validez como grupos hipótesis.

Tabla 5. Análisis de Kruskal-Wallis para medidas craneodentarias entre las subespecies de *Caenolestes fuliginosus*, usando la corrección de Holm-Bonferroni para medidas repetidas (p-valor ajustado). Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, Niveles de significancia: ns: no significativo; $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$, $0 < **** \leq 0,0001$. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	p-valor	p-valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	154	9,75	2	0,00763	0,06867	ns
ACI	135	1,21	2	0,544	1	ns
LPA	153	40,68	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
APC	161	43,41	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
APP3	166	32,14	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
APM1	166	21,63	2	2e-05	0,00042	***
APM3	166	18,24	2	0,00011	0,00207	**
COP	159	17,21	2	0,00018	0,00291	**
LNA	159	13,09	2	0,00143	0,01859	*
ACC	147	4,13	2	0,126	0,504	ns
LCI	152	7,49	2	0,0236	0,1589	ns
DBA	154	8,65	2	0,0132	0,1056	ns
dP1-M3	166	32,17	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
dP1-M4	165	30,92	2	$\leq 0,0001$	1e-05	****
P3-M3	166	17,05	2	2e-04	0,00297	**
P3-M4	165	10,43	2	0,00542	0,0542	ns
M1-M3	166	45,34	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
M1-M4	165	29,30	2	$\leq 0,0001$	1e-05	****
LM1	166	33,03	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
AM1	166	38,31	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
LM3	167	42,22	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****
AM3	167	0,96	2	0,617	1	ns
ACA	164	7,57	2	0,0227	0,1589	ns
AAC	164	2,69	2	0,26	0,78	ns
GMm3	167	30,37	2	$\leq 0,0001$	1e-05	****
AMp3	167	20,93	2	3e-05	0,00057	***
AMm3	167	5,00	2	0,082	0,41	ns
dp2-m3	163	10,73	2	0,00466	0,05126	ns
dp2-m4	161	17,94	2	0,00013	0,0022	**
p3-m3	167	18,03	2	0,00012	0,0022	**
p3-m4	166	28,71	2	$\leq 0,0001$	1e-05	****
m1-m3	167	16,22	2	3e-04	0,0042	**
m1-m4	166	12,54	2	0,00188	0,02256	*
Lm1	167	26,45	2	$\leq 0,0001$	4e-05	****
Am1	167	48,35	2	$\leq 0,0001$	$\leq 0,0001$	****

En cuanto a los ejemplares de la localidad de Frontino (6.44 N, 76.10W), extremo norte de la Cordillera Occidental de Colombia (localidad más al norte y occidente en Figura 27), estos fueron históricamente asignados a la subespecie *C. f. centralis* tras la revisión de Bublitz (1987). Sin embargo, estos ejemplares se diferencian de *C. f. centralis* s.s. por tener un P3 ensanchado en su región distal con la cúspula anterior desplazada hacia lingual respecto a la cúspide principal, un metacónulo distalmente posicionado en el M2 y un protocono puntiagudo debido al ángulo agudo entre la preprotocrista y postprotocrista en los M1-M3 (Figura 19); en la dentición inferior, el metacónido está ubicado transversal al protocónido en el m1 (Figura 20), no posterior como en los

taxa arriba descritos y no presenta desarrollo de la cúspula anterobasal en el dp2. Estos especímenes se encuentran separados de las poblaciones de *C. f. centralis* de la Cordillera Central por varios kilómetros y por el valle del río Cauca. Estas particularidades morfodentarias y su separación geográfica están de acuerdo con el criterio de diagnosticabilidad usado en el presente trabajo, y este grupo de ejemplares es tratado aquí como *Caenolestes* sp. nov. 1.

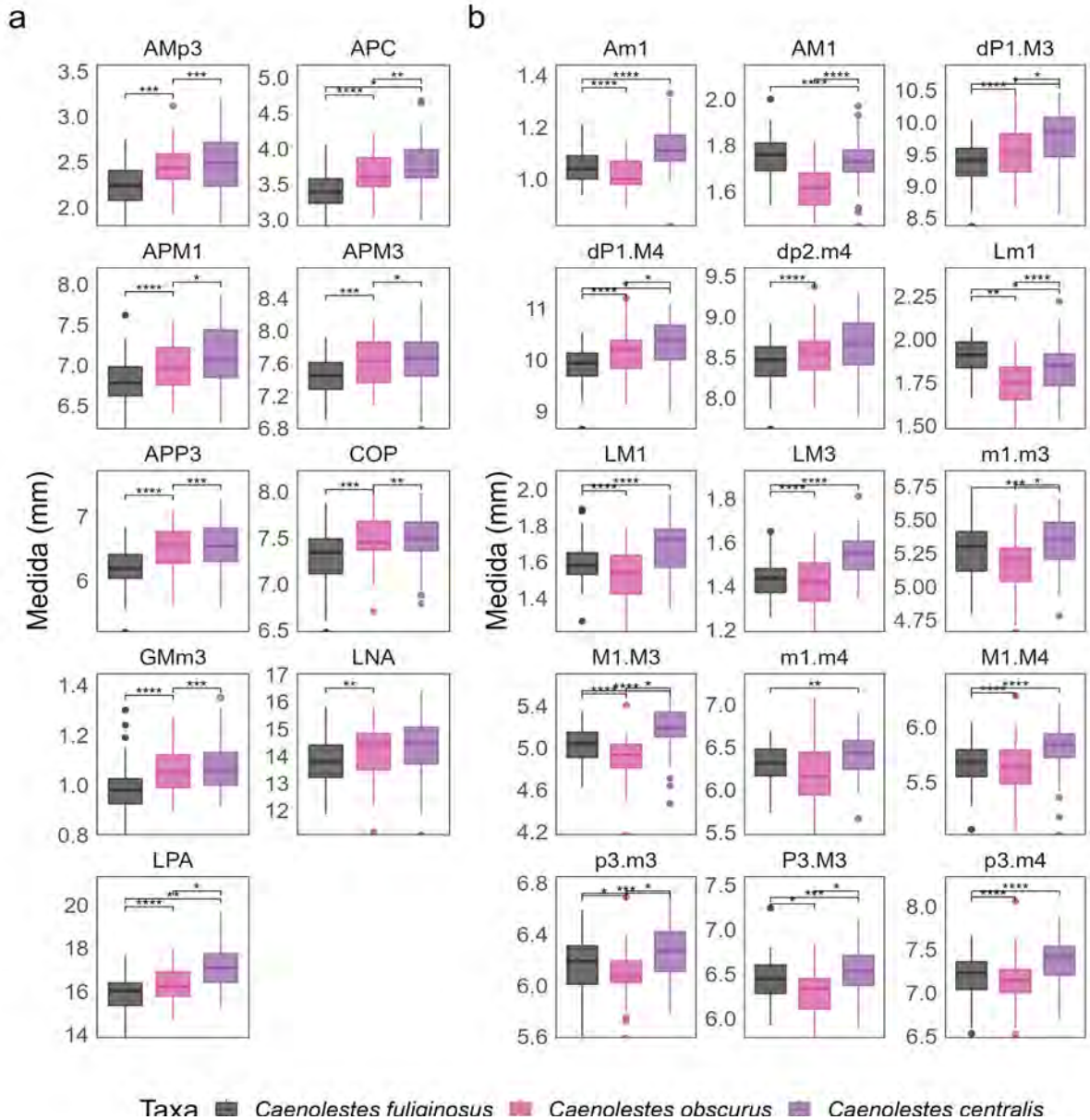


Figura 28. Gráfico de cajas y análisis pareado de Dunn para medidas cráneo-mandibulares (a) y dentarias (b) entre subespecies de *Caenolestes fuliginosus* para el subconjunto de medidas con diferencias estadísticas y usando la corrección de Holm-Bonferroni. Ver arriba para niveles de significancia.

Entre las localidades de los ejemplares arriba asignados a *C. f. centralis* s.s. (Figura 27) y *Caenolestes* sp. nov. 1 (de la localidad de Frontino), se encuentra la meseta Antioqueña (Pérez-Consuegra et al., 2021). Esta meseta tiene una historia geológica particular respecto a otras zonas de

las cordilleras colombianas y se encuentra delimitada al sur oriente por el cañón del río Porce (~1500 m s.n.m.) y el noroccidente por el cañón del río Cauca (~900 m s.n.m.) y de donde se conoce un alto endemismo de especies de peces (Pérez-Consuegra et al., 2021). Colectados de esta meseta, hay ejemplares no revisados previamente por Bublitz (1987), que corresponden a una población de *Caenolestes* de los alrededores del Páramo de Belmira (Antioquia), que presenta particularidades respecto a los dos grupos cercanos geográficamente (i.e., *Caenolestes fuliginosus* s.l. de las localidades de Frontino y norte de la Cordillera Central de Colombia). Esta población se caracteriza, a nivel del cráneo, por ser relativamente de menor tamaño, VAC formada por maxilar, nasal y frontal y nasales inflados; en la dentición superior diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 pequeños y subiguales, el P3 es más ancho distalmente, pero a diferencia de los ejemplares de Frontino, sin metacónulo ubicado distalmente en M2, un mayor desarrollo del cingulo lingual en M1 y M2 que *C. f. centralis*; en la dentición inferior, el dp2 no presenta cúspula anterobasal y está separado de ui4 pero frecuentemente en contacto con p3. Este grupo de ejemplares será referido aquí como *Caenolestes* sp. nov. 2.

Estos grupos de ejemplares (*C. f. centralis* s.s. y *Caenolestes* sp. nov. 2), además, difieren en 14 medidas cráneodentarias, de las cuales 4 (28,5%) son cráneomandibulares y 10 (71,5%) son dentarias (Tabla 6). Las comparaciones pareadas revelan que la mayor diferencia a nivel cráneo mandibular se da en medidas relacionadas con el ancho y el grosor (ACC, APC, GMm3) y solamente el largo del paladar presenta diferencias entre grupos. Mientras que en medidas dentarias, tanto mediciones de largo de series dentales como ancho individual de algunos dientes superiores e inferiores presentaron diferencias. En general, *Caenolestes* sp. nov. 2 es en promedio menor que los otros dos taxa a nivel cráneomandibular (Figura 29a), pero similar con *Caenolestes* sp. nov. 1 a nivel dentario (Figura 29b).

De los ejemplares restantes asignados a *C. f. centralis* s.l. y excluyendo los grupos arriba descritos, las poblaciones que abarcan desde el norte de la Cordillera Central (~7° N) y hasta casi la separación de la rama oriental andina (~2° N), están representadas por una amplia muestra con características diagnósticas de *C. f. centralis* s.s. (y no el grupo de Frontino o Belmira; i.e., *Caenolestes* sp. nov. 1 y sp. nov. 2, respectivamente). Estas poblaciones, periféricas a la localidad tipo de *C. f. centralis* s.s., no presentan diferencias estadísticamente significativas con ésta, a excepción de la distancia m1-m4 (χ^2 : 17,41, n: 140, g.l.: 2, p-valorHolm-Bonferroni: 0,02), por lo que las poblaciones asignables a este taxón (i.e., *C. fuliginosus centralis*) van desde Sonsón (5° N) al norte hasta Salento (4,6° N) al sur.

Tabla 6. Análisis de Kruskal-Wallis para medidas craneodentarias entre la subespecie *Caenolestes fuliginosus centralis* y poblaciones al norte de los Andes centrales colombianos (ver texto para detalles). Se presenta el p-valor ajustado mediante la corrección de Holm-Bonferroni. Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, Niveles de significancia: ns: no significativo; $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$, $0 < **** \leq 0,0001$. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	p-valor	p-valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	78	4,88	2	0,087	0,609	ns
ACI	71	9,46	2	0,0088	0,1408	ns
LPA	80	17,88	2	0,000131	0,004061	**
APC	81	24,66	2	4,41e-06	0,00015435	***
APP3	82	7,30	2	0,026	0,3094	ns
APM1	82	11,55	2	0,0031	0,062	ns
APM3	81	7,62	2	0,0221	0,3094	ns
COP	78	2,80	2	0,246	0,654	ns
LNA	79	1,01	2	0,603	0,654	ns
ACC	70	14,46	2	0,000722	0,018792	*
LCI	77	4,63	2	0,0983	0,609	ns
DBA	73	4,26	2	0,119	0,609	ns
dP1-M3	82	13,38	2	0,00124	0,031	*
dP1-M4	82	12,65	2	0,00179	0,03956	*
P3-M3	82	16,58	2	0,00025	0,0075	**
P3-M4	82	9,92	2	0,007	0,119	ns
M1-M3	82	22,52	2	1,29e-05	0,0004257	***
M1-M4	82	20,15	2	4,21e-05	0,0013472	**
LM1	82	23,13	2	9,45e-06	0,0003213	***
AM1	82	6,03	2	0,0489	0,4401	ns
LM3	82	12,10	2	0,00235	0,04935	*
AM3	82	13,22	2	0,00135	0,0324	*
ACA	82	7,56	2	0,0228	0,3094	ns
AAC	82	7,60	2	0,0223	0,3094	ns
GMm3	82	14,54	2	0,000696	0,018792	*
AMp3	82	5,99	2	0,05	0,4401	ns
AMm3	82	7,35	2	0,0252	0,3094	ns
dp2-m3	82	12,73	2	0,00172	0,03956	*
dp2-m4	82	10,20	2	0,00608	0,10944	ns
p3-m3	82	16,10	2	0,000318	0,008904	**
p3-m4	82	11,38	2	0,00337	0,06403	ns
m1-m3	82	16,56	2	0,000253	0,0075	**
m1-m4	82	8,33	2	0,0155	0,2325	ns
Lm1	82	4,29	2	0,117	0,609	ns
Am1	82	3,043	2	0,218	0,654	ns

En cuanto a los ejemplares asignados a *C. f. obscurus* (Patterson, 2015; Brown, 2004; Bublitz, 1987), específicamente los individuos colectados y revisados por Osgood (1921), encontré que éstos se separan morfológicamente de *C. f. obscurus* s.s. y provienen de localidades de la cara oriental de la Cordillera Oriental de Colombia, y no de la cara occidental como *C. f. obscurus* s.s. La principal diferencia con *C. f. obscurus* s.s. es a nivel de cráneo, teniendo VAC abiertas y grandes. Además, los machos se caracterizan por presentar cóndilos occipitales particularmente proyectados hacia posterior, sobresaliendo al plano coronal del occipucio (Figura 30 y Figura 32), tanto machos como hembras,

tienen un proceso glenoidal del yugal alto y robusto y un torus post palatino grácil; a nivel de la dentición superior, este grupo (ejemplares de *C. f. obscurus* s.l. de la cara oriental de la Cordillera Oriental y no *C. f. obscurus* s.s.), se diferencia por no presentar cúspula posterior en I2-3, M1 cuadrangular y no rectangular y el M4 con mayor reducción; en la dentición inferior se caracteriza por una crístida oblicua recta en m1-m2 (Figura 31), entocónido transversal a hipocónido en m3 y poco desarrollo del hipoconúlido (Figura 32).

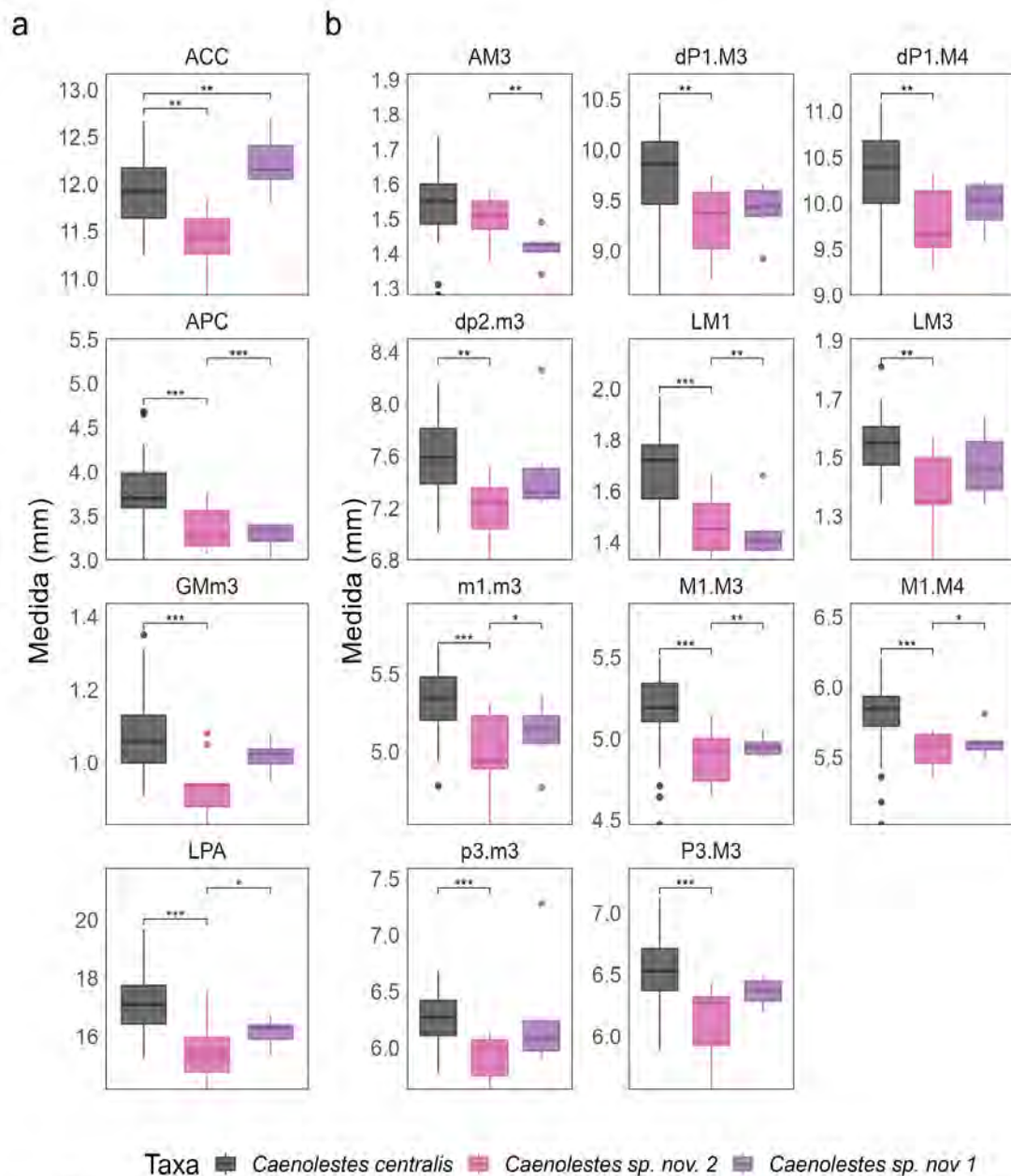


Figura 29. Gráfico de cajas y análisis pareado de Dunn para medidas cráneo-mandibulares (a) y dentarias (b) entre *Caenolestes fuliginosus centralis* y dos poblaciones al norte de los Andes Colombianos y para el subconjunto de medidas con diferencias estadísticas usando la corrección de Holm-Bonferroni. Ver texto para detalles de los agrupamientos.

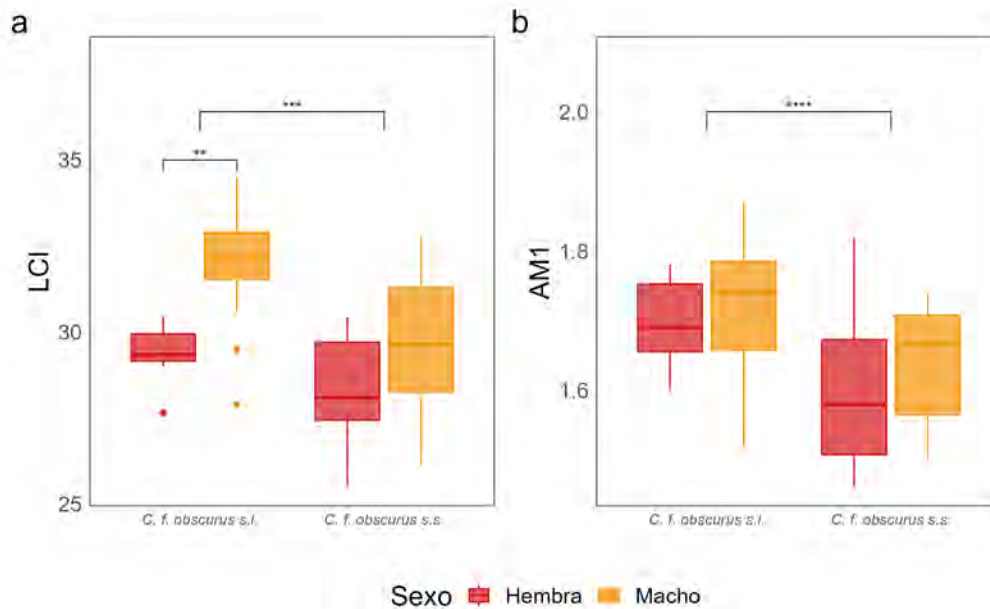


Figura 30. Gráfico de cajas mostrando la variación en longitud condilo-incisiva (LCI) y ancho del primer molar superior (AM1) entre *C. f. obscurus* s.s. (localidad tipo y alrededores) y *C. f. obscurus* s.l. cara oriental de Cordillera Oriental de Colombia mostrando la diferencia intra e inter grupos a nivel de sexos y diferencias estadísticas para el test pareado de Dunn con corrección de Holm-Bonferroni. Niveles de significancia: $0,001 < ** \leq 0,01$, $0,0001 < *** \leq 0,001$.

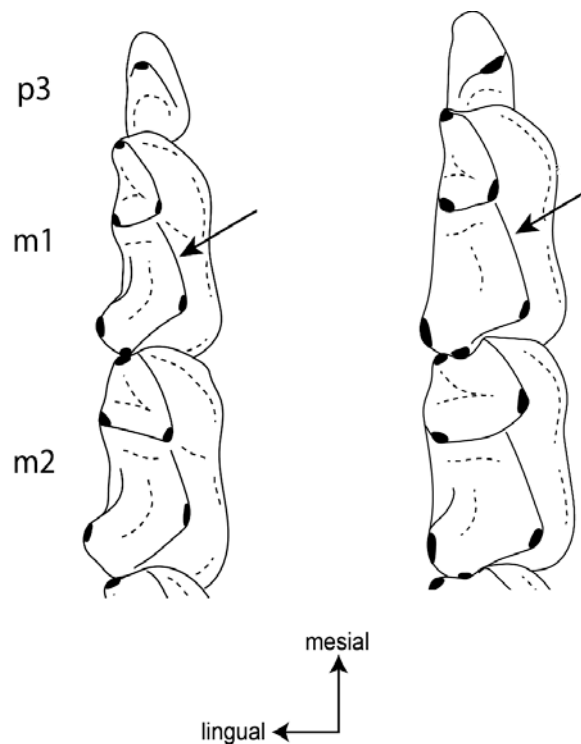


Figura 31. Esquema dentición inferior (p3 a m2) mostrando la diferencia entre las formas de la crístida oblicua (flecha) en m1 y m2 entre *C. f. obscurus* s.s. (izquierda) y *C. f. obscurus* s.l. (derecha). Dibujos no a escala.

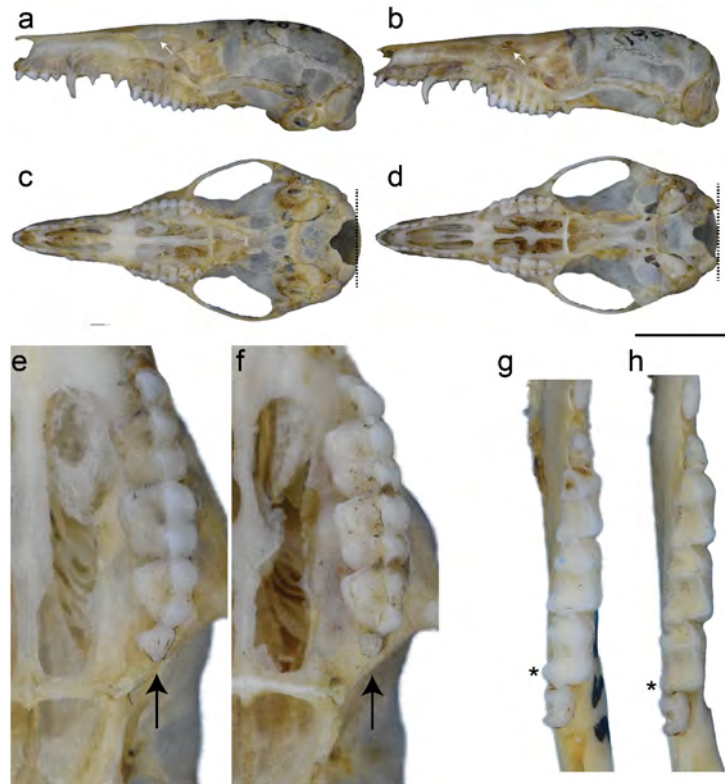


Figura 32. Detalle del cráneo y la dentición en *C. f. obscurus* s.s. FMNH 70876 ♂ (a, c, e, g) y *C. f. obscurus* s.l. FMNH 18602 ♂ (b, d, f, h), mostrando diferencias en morfología, incluyendo las vacuidades anteorbitales (a-b: flecha blanca), proyección posterior de cóndilos occipitales (c-d: línea punteada), tamaño relativo de M4 (e-f: flecha negra) y altura del entocóndilo respecto al hipocóndilo en m3 (g-h: asterisco). Para otras características ver texto. Barra: 10 mm, excepto e-h, barra 2.5 mm.

Tabla 7. Resumen del análisis pareado Dunn-Test para 35 medidas cráneo-dentarias para grupos hipótesis dentro de *Caenolestes fuliginosus* s.l., marcando la frecuencia en que se detectaron diferencias significativas para estos grupos mediante la corrección de p-valor de Holm-Bonferroni y para $p \leq 0,05$.

Grupo referencia	Comparación	Con diferencias	Sin diferencias
<i>Caenolestes fuliginosus</i>	<i>Caenolestes obscurus</i>	7	28
	<i>Caenolestes centralis</i> comb. nov.	24	11
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 1	2	33
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2	7	28
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3	25	10
<i>Caenolestes centralis</i> comb. nov.	<i>Caenolestes obscurus</i>	11	24
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 1	3	32
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2	17	18
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3	7	28
<i>Caenolestes obscurus</i>	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 1	0	35
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2	3	32
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3	19	16
<i>Caenolestes</i> sp. nov. 1	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2	1	34
	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3	6	29
<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2	<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3	24	11

En conclusión, para el grupo “*Fuliginosus*”, los siguientes grupos hipótesis, separados morfológica, geográfica y morfométricamente (Tabla 7), serán incluidos en los análisis sistemáticos y taxonómicos siguientes, donde además se amplían temas de su morfología:

- *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863): es considerada como restringida a Ecuador, desde el norte del Volcán Pichincha hasta su localidad tipo en Sinche, al sur de Chimborazo, y ampliamente distribuida por la Cordillera Oriental y Central de Ecuador.
- *Caenolestes centralis* comb. nov. (Bublitz, 1987): es considerada como restringida a Colombia, desde el extremo norte de la Cordillera Central (7° N) hasta la división de la Cordillera Oriental (2° N), incluyendo las localidades al sur del Parque Nacional Natural (PNN) Los Nevados (Caldas, Colombia), Salento-Cocora (Quindío, Colombia) y al norte hasta Sonsón (Antioquia, Colombia). Incluye ejemplares de Nevado del Tolima (Tolima, Colombia), San Agustín (Huila, Colombia), Puracé (Cauca, Colombia), siendo una de las especies más variables y ampliamente distribuidas.
- *Caenolestes obscurus* (Thomas, 1985): restringida a los alrededores de Bogotá D.C. en Colombia, ocupando la cara occidental de la Cordillera Oriental. Su límite hacia el sur y norte es poco claro por ausencia de especímenes, pero hacia el sur al menos hasta la localidad el Sinche (Colombia).
- 1. *Caenolestes* sp. nov. 1: considerada como restringida al páramo de Frontino, en Antioquia. Son necesarios más muestras para determinar su distribución con precisión.
- *Caenolestes* sp. nov. 2: considerada como restringida al altiplano Antioqueño, entre el cañón del río Cauca y el río Porce (Antioquia), al norte de la Cordillera Occidental de Colombia.
- *Caenolestes* sp. nov. 3: distribuida en la cara oriental de la Cordillera Oriental de Colombia, desde el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza en Cundinamarca, hasta el sur occidente de la depresión de Táchira en Venezuela, en el páramo de Tamá cerca al límite nacional entre Colombia y Venezuela.

Ejemplares al norte del cerro Antisana y volcán Pichincha de las localidades de volcán Cayambe-Coca, Carchi, San Antonio (Ecuador) y de volcán Galeras, Pasto (Colombia) no pudieron ser asignados a ninguna de las especies o grupos aquí identificados. Por un lado, debido a que están representados por uno o pocos ejemplares, y por el otro, a que su morfología (e.g., tamaño de diastemas, morfología molar) no permitió su asignación a los grupos arriba descritos. Por lo tanto, los considero como *Caenolestes* sp. en el Apéndice I, y serán, por el momento, excluidos de análisis taxonómicos y sistemáticos.

Grupo “*Convelatus*” – bajo este nombre analizo los ejemplares considerados históricamente en la especie *C. convelatus*, a partir de la revisión de Bublitz (1987). Estos ejemplares incluyen dos subespecies: la subespecie *C. c. convelatus* distribuida al sur en Ecuador y Colombia y la subespecie *C. c. barbarensis* distribuida al norte en Colombia, ambas a lo largo de la Cordillera Occidental en Ecuador y Colombia, consideradas como poblaciones separadas geográficamente (Figura 1). Al

describir las subespecies, Bublitz (1987) no determinó una diagnosis para la subespecie *C. c. convelatus* (p. 76) y el único rasgo que ofreció para diferenciar a *C. c. barbarensis* de *C. c. convelatus*, es un mayor tamaño craneal en la zona cerebral (p. 77). La unión de estas poblaciones, separadas por más de 300 km sin ejemplares conocidos, fue basada principalmente en la característica compartida de VAC cerradas o formadas por solo nasal y maxilar y un tamaño mayor que los demás taxa hasta el momento conocidos (*C. fuliginosus* s.l., y *C. caniventer*). Sin embargo, a pesar de que la característica de las VAC es importante y compartida, identifiqué varias características que separan estos grupos, que describo a continuación.

Basado en el material tipo y de localidades cercanas *C. c. convelatus* s.s. se caracteriza por presentar contraste dorsoventral en el pelaje, con el vientre más claro que el dorso, pero garganta y cabeza como en dorso; en las patas, la almohadilla hipotenar está distalmente posicionada con respecto a la 1 interdigital; en cuanto al cráneo, presenta VAC cerradas o formadas por nasal y maxilar, foramen suprameatal muy grande y ovalado o trapezoidal con la base hacia ventral, presenta un fuerte tuberculum nuchale en el foramen mágnum, torus post palatino curvo hacia posterior (Figura 33); en la dentición superior el I2-3 con cúspula posterior desarrollada, diastema entre C-dP1 y dP1-dP2 subiguales, generalmente con el borde del diastema, formado por el hueso maxilar entre dP1-dP2, curvo, P3 de ancho constante en el eje mesiodistal, M1 y M2 rectangulares, M2 con metacónulo de menor desarrollo lingual que protocónulo, M4 muy reducido (Figura 19); la dentición inferior se caracteriza por ui subiguales en tamaño, dp2 sin alargamiento distal (poco desarrollo del talón) y bajo, separado de p3 pero no de ui4, p3 contiguo a m1, metacónido posterior a protocónido en trigónido de m1, y entocónido posterior a hipocónido en m3 (Figura 20).

Comparado con los ejemplares de la localidad tipo y alrededores de *C. c. barbarensis* s.s., la similitud en las VAC cerradas o formadas solo por nasal y maxilar y la posición distal de la almohadilla hipotenar respecto a la 1 interdigital en las patas agrupa estos dos taxa, pero varias diferencias morfológicas los separan. En el pelaje, *C. c. barbarensis* s.s., presenta contraste dorsoventral del pelaje incluyendo la gula que es igual de clara que el vientre; en el cráneo no presenta tuberculum nuchale, el foramen suprameatal es muy grande pero ovalado, torus pospalatino más recto comparativamente (Figura 33); en la dentición superior el diastema de C-dP1 es de menor tamaño que el de dP1-dP2, P3 más ancho distal que mesialmente, M1-M2 de aspecto oclusal cuadrado, M2 con desarrollo de metacónulo subigual a protocónulo, M3 con gran desarrollo de metacono (Figura 19); en la dentición inferior, el incisivo procumbente está curvado hacia dorsal, el primer unicuspidal es de mayor tamaño que los demás, el dp2 es alargado y con talón, separado de p3 pero no de ui4, p3 alto con talón parcialmente bajo trigónido de m1, metacónido transversal a protocónido en trigónido de m1, entocónido transversal a hipocónido en m3 y paracónido en m4 conspicuo (Figura 20).

Tabla 8. Análisis de Kruskal-Wallis para medidas craneodentarias entre las subespecies de *Caenolestes convelatus* (ver texto para detalles). Se presenta el p-valor ajustado mediante la corrección de Holm-Bonferroni. Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, Niveles de significancia: ns: no significativo; $0,01 < * \leq 0,05$, $0,001 < ** \leq 0,01$. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	p-valor	p-valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	46	0,19	1	0,657	1	ns
ACI	44	0,94	1	0,33	1	ns
LPA	51	0,01	1	0,981	1	ns
APC	52	5,28	1	0,0215	0,6235	ns
APP3	56	6,75	1	0,00936	0,29016	ns
APM1	56	4,34	1	0,0372	0,9672	ns
APM3	56	2,08	1	0,149	1	ns
COP	52	13,52	1	0,000235	0,00799	**
LNA	46	3,81	1	0,0509	1	ns
ACC	49	4,74	1	0,0294	0,7938	ns
LCI	45	1,10	1	0,294	1	ns
DBA	51	11,11	1	0,000856	0,027392	*
dP1-M3	53	0,13	1	0,716	1	ns
dP1-M4	53	0,04	1	0,829	1	ns
P3-M3	56	6,59	1	0,0102	0,306	ns
P3-M4	56	1,82	1	0,177	1	ns
M1-M3	56	1,12	1	0,288	1	ns
M1-M4	56	0,03	1	0,853	1	ns
LM1	56	0,94	1	0,332	1	ns
AM1	56	14,50	1	0,00014	0,0049	**
LM3	56	1,08	1	0,297	1	ns
AM3	56	0,78	1	0,375	1	ns
ACA	52	0,53	1	0,464	1	ns
AAC	52	0,56	1	0,45	1	ns
GMm3	56	3,45	1	0,0632	1	ns
AMp3	56	1,82	1	0,177	1	ns
AMm3	56	0,03	1	0,845	1	ns
dp2-m3	55	1,90	1	0,168	1	ns
dp2-m4	55	0,08	1	0,768	1	ns
p3-m3	56	1,71	1	0,19	1	ns
p3-m4	56	0,02	1	0,885	1	ns
m1-m3	56	2,08	1	0,149	1	ns
m1-m4	56	0,23	1	0,628	1	ns
Lm1	56	12,23	1	0,000469	0,015477	*
Am1	56	4,92	1	0,0265	0,742	ns

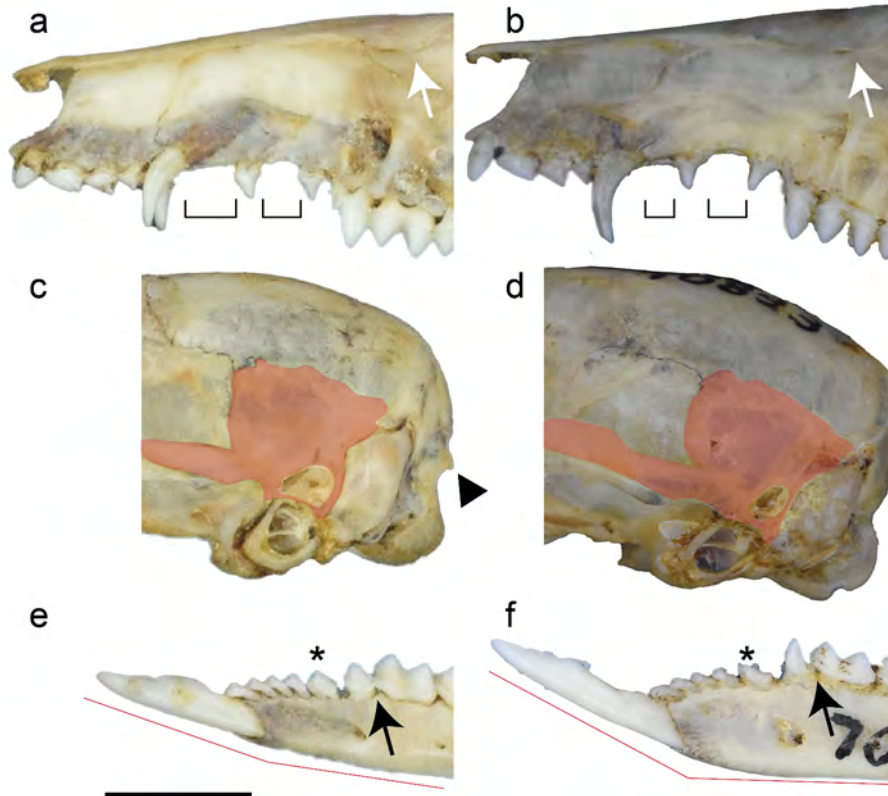


Figura 33. Detalle de las diferencias morfológicas entre *C. c. convelatus* (AMNH 64456 ♂ a, c; AMNH 64459 ♀ e) y *C. c. barbarensis* (FMNH 70891 ♂ a, d; FMNH 70893 ♂ f) mostrando la similitud en vacuidades anteorbitales cerradas (flecha blanca, a-b), tamaño de diastemas entre C, dP1 y dP2 (líneas negras, a-b), desarrollo de foramen suprameatal (transparencia dentro de sombreado rojo, c-d), tuberculum nuchale (triángulo negro, c), morfología del dp2 (asterisco, e-f), posición del p3 respecto al trigónido del m1 (flecha negra, e-f) y ángulo del incisivo procumbente (líneas rojas, e-f) entre estos taxa. Barra: 5 mm.

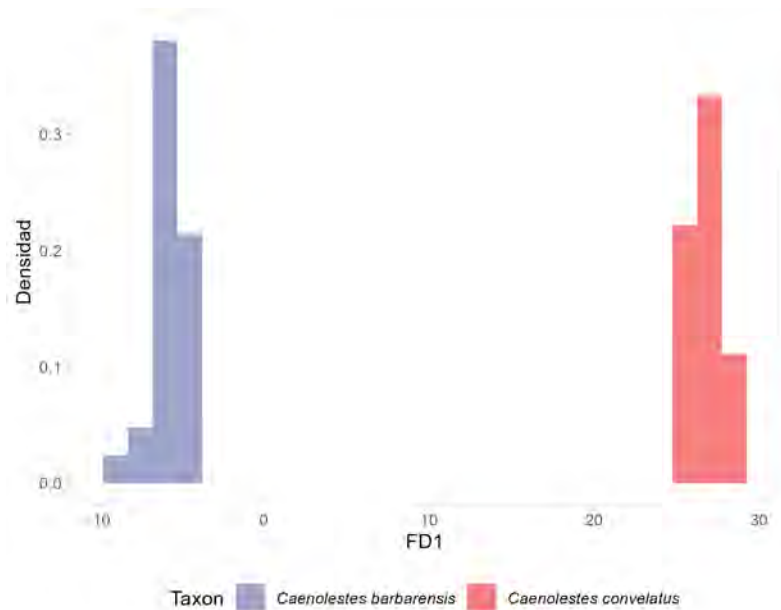


Figura 34. Histograma de la primera función (FD1) del análisis discriminante para las dos subespecies de *Caenolestes convelatus* basado en 35 medidas craneodentales. Ver texto para detalles de los grupos.

A pesar de las diferencias morfológicas marcadas, estos grupos son similares en sus dimensiones craneales y dentales y se diferencian solamente en cuatro medidas, de las cuales dos son cráneo-mandibulares (asociadas a la constricción postorbital y ancho entre bulas) y dos dentales (asociadas al ancho de M1 y largo del m1) (Tabla 8). Por otro lado, en análisis multivariado ADL sobre estos grupos logró separar de manera efectiva los grupos, logrando una precisión del 87,5% entre el subconjunto de entrenamiento y el de prueba, pero sin solapamiento entre los grupos a lo largo la primera función discriminante (Figura 34), dando soporte a la separación de estos grupos en el contexto multivariado.

En conclusión, para el grupo “*Convelatus*”, los siguientes grupos hipótesis, separados morfológica, geográfica y, aunque en menor medida, morfométricamente son usados aquí para los análisis taxonómicos y sistemáticos siguientes:

- *Caenolestes convelatus* Anthony, 1921: ejemplares distribuidos en Ecuador, desde la localidad de Nenalito, en la cara occidental y norte del volcán Pichincha (Ecuador) (0,06 ° S), hasta alrededores de los volcanes Iliniza y Cotopaxi (Ecuador) (1° S) (Figura 1A).
- *Caenolestes barbarensis* comb. nov. (Bublitz, 1987): ejemplares bajo el nombre *C. convelatus barbarensis*, subespecie propuesta por Bublitz (1987) y restringida al norte de la Cordillera Occidental de Colombia, al sur del Páramo de Frontino, en Urao Antioquia (Colombia) (6° N) hasta el cañón del río Garrapatas, paso bajo de la Cordillera Occidental en Colombia (4° N) (Figura 1A).

Grupo “*Caniventer*” – aunque el material restante revisado de *Caenolestes* es comparativamente menor (n=51), estos fueron asignables a especies ya existentes mediante sus características diagnósticas (incluyendo las nuevas aquí descritas) y ubicación geográfica. Todos, *C. caniventer* (n=39), *C. sangay* (n=7) y *C. condorensis* (n=5), comparten con *C. convelatus* y *C. barbarensis* comb. nov. la presencia de un pelaje del vientre más claro en tonos grises que contrasta con el dorsal (Figura 35) y una posición distal de la almohadilla hipotenar respecto a la primera interdigital en las patas (Figura 36). Sin embargo, dentro de estas características, algunos *C. caniventer* y *C. sangay* pueden presentar puntos blancos, que no encontré en las demás especies, y el color más claro de la superficie plantar, que comparten estas tres especies las diferencia de las demás (Figura 36).

Otras características que comparten estos taxa, pero que los separan de los demás del género morfológicamente, incluyen: una constricción postorbital fuerte, crestas temporales y nucales muy desarrolladas en comparación con las poco desarrolladas en otros grupos, especialmente en el grupo “*Fuliginosus*”, foramen suprimeatal más largo (anteroposterior) que alto; en la dentición superior, I2-3 con cúspula posterior muy desarrollada, pequeño diastema entre I3 y I4 pero no entre I4 y C, cúspula anterobasal muy desarrollada en dP2, dP2 separado de P3; en la dentición inferior dp2-p3 sin diastema, y cúspide central de p3 levemente inclinada hacia lingual, e hipocónido transversalmente ubicado a entocónido en m3 (Figura 19, Figura 20 y Figura 37).

A nivel de especie, *C. caniventer* se caracteriza por tener un foramen suprameatal muy grande y de forma trapezoidal, el extremo posterior de las fenestras incisivas alcanzan el dP2 (como en Figura 11c); en la dentición superior presenta un I2 e I3 con una cúspide posterior muy desarrollada, dP1 y dP2 de tamaño subigual, molares M1-M2 de área oclusal cuadrada, sin desarrollo de cíngulo lingual; en la dentición inferior los unicuspidales son relativamente menos “doblados” hacia mesial, el ui4 frecuentemente es neomórfico, separado de ui5 y con corona más vertical, dp2 subigual en forma y tamaño a p3, y trigónido de m1 parcialmente sobre talón de p3 (Figura 19, Figura 20 y Figura 37).

Caenolestes sangay se caracteriza por tener VAC casi cerradas y una espina posterodorsal del premaxilar grande y elongada hacia posterior (Figura 37), el foramen suprameatal ovalado con el eje más largo anteroposteriormente dirigido, fenestras incisivas alcanzan dP2, torus postpalatino se extiende hacia ventral; en dentición superior, los I2-I3 con menos desarrollo de la cúspula posterior comparado a *C. caniventer*, dP1 de mayor tamaño que dP2 (Figura 37), M1 con desarrollo del cíngulo lingual pero no en M2, área oclusal M1-M2 cuadrangular y M4 reducido en tamaño (Figura 19); en dentición inferior, el dp2 con talón desarrollado, de aspecto alargado y con cúspide anterobasal desarrollada, dp2 diferente a p3 sin diastema con este, p3 contiguo a trigónido de m1, metaconido transversal a protoconido en trigónido de m1 (Figura 20 y Figura 37).

Caenolestes condorensis se caracteriza por tener un mayor tamaño en general, con VAC abiertas y el borde medial de éstas formadas por el nasal recto (sin forma dendriforme; Figura 12), foramen esfenopalatino relativamente posterior comparado con *C. sangay* y *C. caniventer*, foramen suprameatal ovalado con el eje más largo en el eje anteroposterior, fenestras incisivas no alcanzan dP2 (Figura 11d), torus postpalatino robusto y recto; en dentición superior, I3 con evidencia de cúspula posterior y separado de I4 (Figura 37), dP1 de mayor tamaño que dP2, M1 sin cíngulo lingual (Figura 19); en dentición inferior, dp2 con cúspula anterobasal y talón desarrollado, dp2 diferente en forma a p3 y sin diastema entre si, p3 contiguo a trigónido del m1 (Figura 20 y Figura 37).

Similar al grupo “*Convelatus*”, las diferencias morfológicas cualitativas son grandes, pero a nivel de morfometría existe gran solapamiento, con diferencias significativas en el análisis univariado Kruskal-Wallis entre los tres grupos, solamente en la amplitud del paladar a la altura del M3 (χ^2 : 13,3, n: 34, g.l.: 2, p-valor Holm-Bonferroni: 0,04). Esto puede estar relacionado con diferentes factores, por ejemplo, el bajo número de especímenes disponibles o la diferencia entre los n de cada taxa comparado, afectando la representación de la varianza por grupo. Los análisis multivariados de ACP y de ADL dan soporte a las diferencias dentro de este grupo, con *C. condorensis* siendo el más divergente y *C. caniventer* y *C. sangay* en general más similares a nivel morfométrico (Figura 38). En los ACP con todas las medidas, los CP1 y CP2 explicaron el 68,9% de la varianza en el conjunto de datos (CP1=48,8%, CP2=20,1%); para los datos cráneo-mandibulares, estos CP explicaron el 79,9% de la varianza del conjunto de datos (CP1=70,7%, CP2=9,1%); y, para datos dentarios, estos CP explicaron el 70,8% de la varianza del conjunto de datos (CP1=58,1%, CP2=12,7%). Debido a que algunos de los grupos tienen menos de 20 observaciones, el ADL se realizó con el total de las

observaciones, sin estimar la precisión entre datos de entrenamiento y prueba (ver **MATERIALES Y MÉTODOS**).

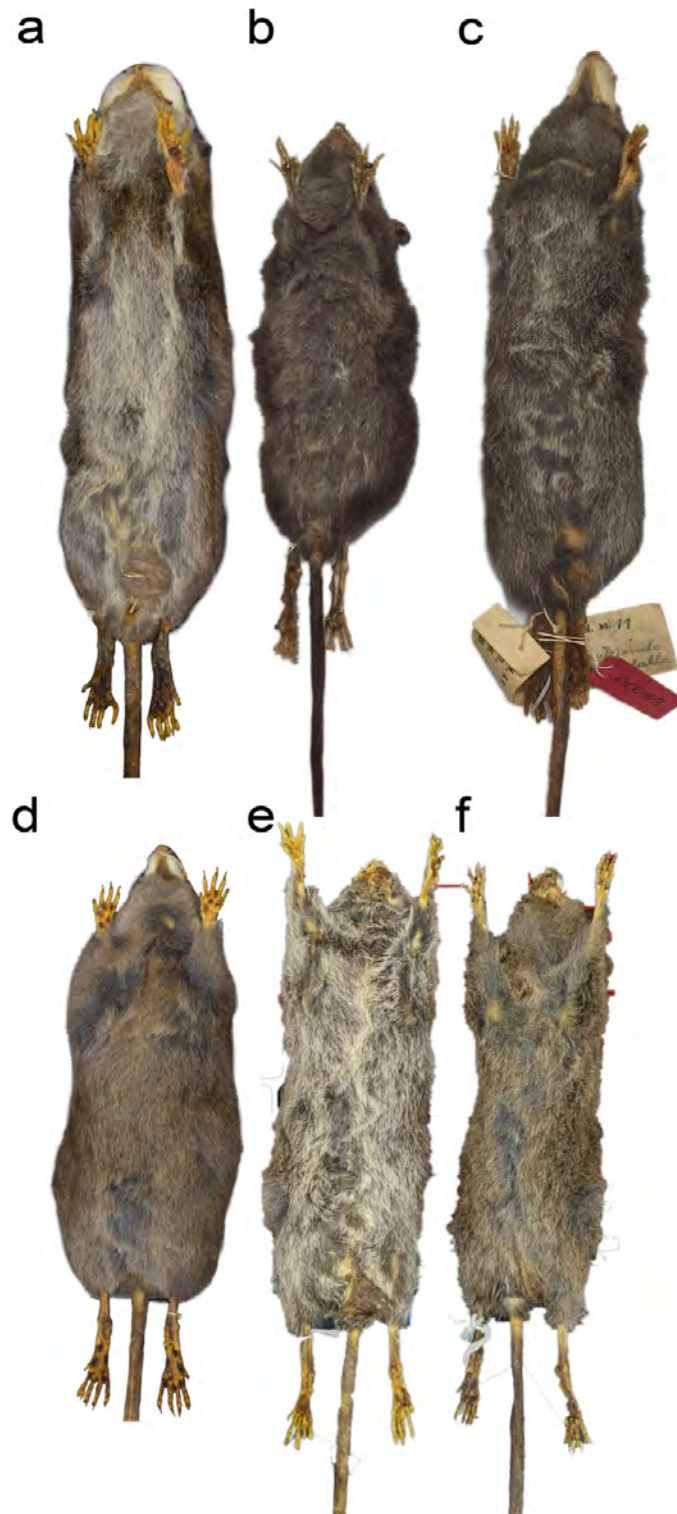


Figura 35. Variación de coloración del pelaje ventral en *Caenolestes*, mostrando las diferencias entre y dentro de las especies. *Caenolestes convelauts barbarensis* FMNH 70893 (a), *C. caniventer* EPN-M 11196 (b), *C. convelatus convelatus* EPN-M 245 (c), *C. fuliginosus* FMNH 94949 (d), *C. fuliginosus centralis* UV 15117 (E), *C. fuliginosus centralis* UV 15116 (F).

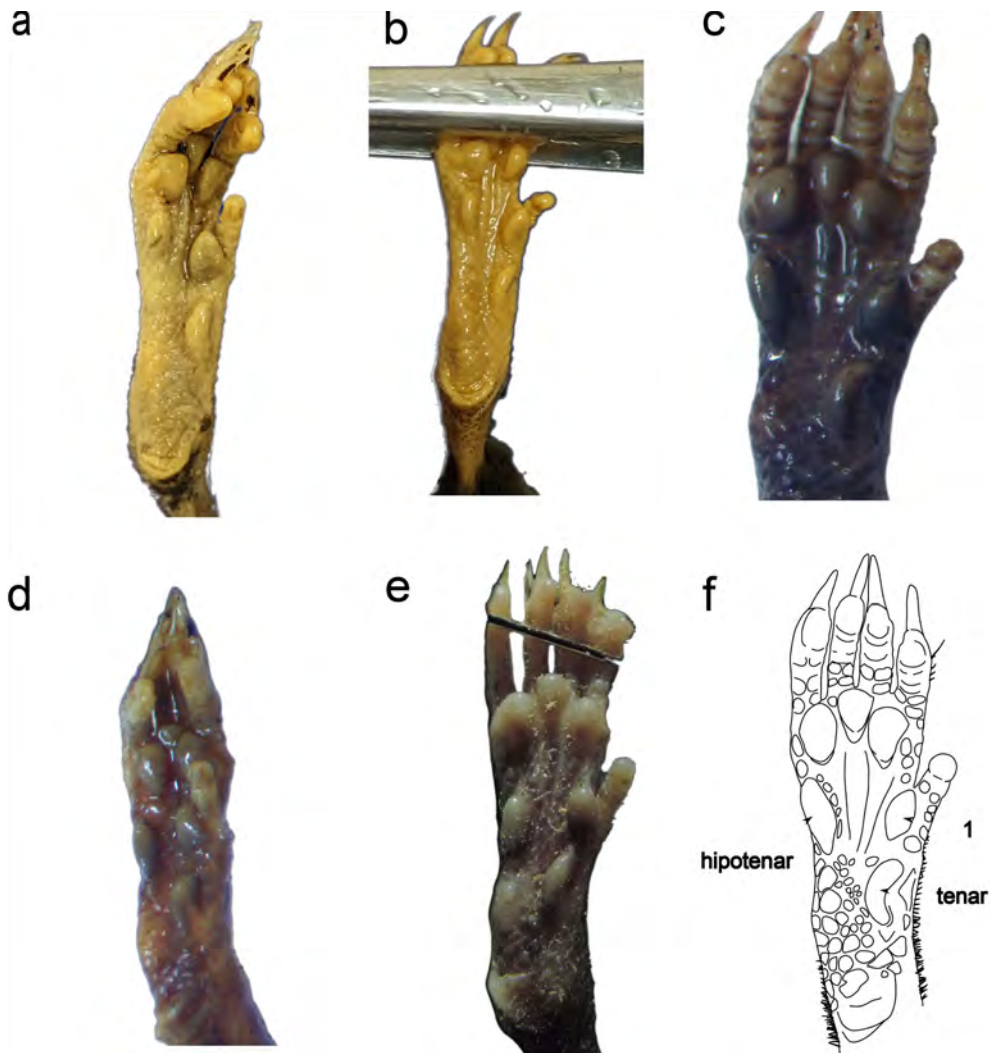


Figura 36. Patrón de almohadillas plantares en el género *Caenolestes*: *C. sangay* MEPN-M 9260 (a) y *C. condorensis* MEPN-M 7462 (b) presentan una almohadilla hipotenar relativamente distal a la 1 interdigital y pequeña y coloración clara en comparación a *C. convelatus* CTUA 3519 (c; talón recortado), *C. sp. nov.* 2 "belmira" CTUA 1002 (d) y *C. centralis* (especimen fotografiado en vivo) (e). Esquema basado en *C. convealtus* (f).

En conclusión, para el grupo “*Caniventer*” los tres taxa actualmente reconocidos son considerados aquí como válidos, y serán usados para los subsiguientes análisis taxonómicos y sistemáticos:

- *Caenolestes caniventer* Anthony, 1924: ejemplares de localidades al sur de Ecuador, desde la localidad tipo El Chiral, provincia El Oro (Ecuador) (3,5° S) hasta el sur de la depresión de Huancabamba (Perú) (5° S), ocupando la vertiente Occidental y Oriental de los Andes.
- *Caenolestes sangay* Albuja & Patterson, 1996: ejemplares de localidades en la Cordillera Oriental de Ecuador, desde el norte del PNN Sangay (Ecuador) (2° S) hasta la localidad de Zamora-Chinchipe (Ecuador) (4° S).
- *Caenolestes condorensis* Ojala-Barbour et al. 2013: ejemplares de localidades del sur de Ecuador en la Cordillera del Cóndor (Figura 1), hacia el sur, sobre la cara Oriental de la Cordillera Oriental del sur de Ecuador (4° S).

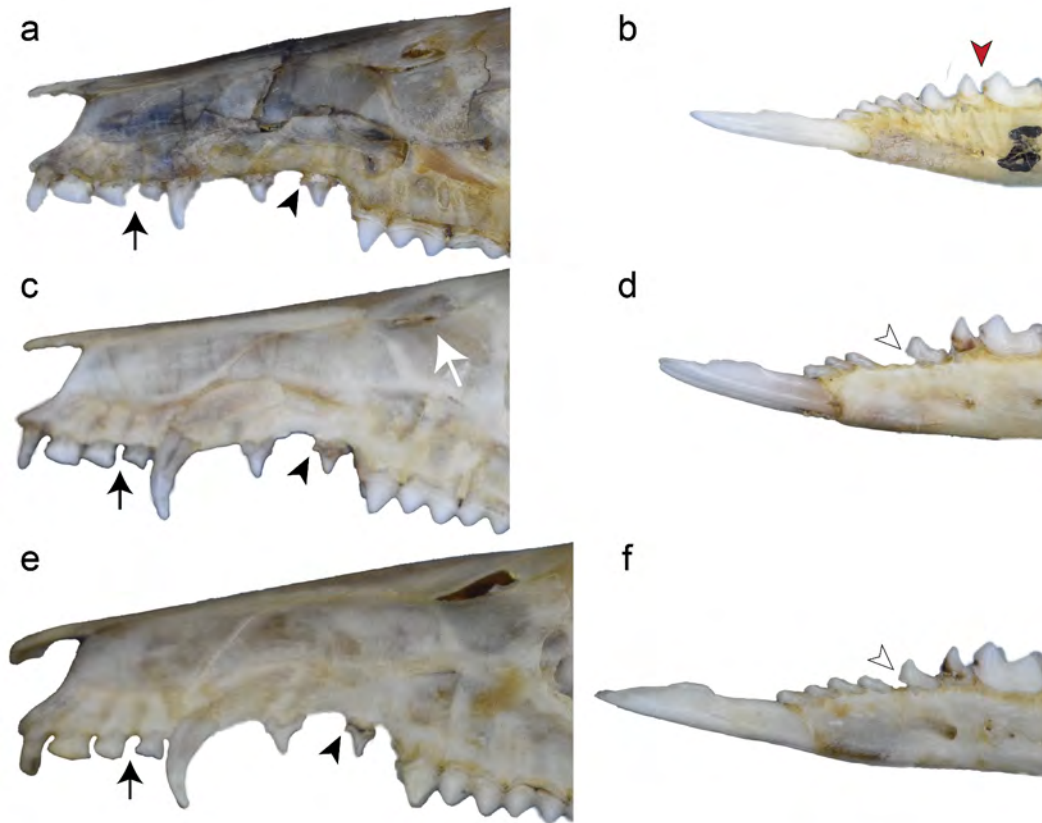


Figura 37. Detalle de la morfología en caracteres diagnósticos de cráneo y dentición para las especies *Caenolestes caniventer* FMNH 81463 ♀ (a, b), *C. sangay* FMNH 15134 ♂ (c, d) y *C. condorensis* FMNH 219794 ♂ (e, f), señalando vacuidades anteorbitales pequeñas (flecha blanca; c), cúspula anterobasal en dp2 (triángulo negro; a, c, e), separación I3 e I4 (flecha negra, a, c, e), desarrollo de cúspula anterobasal en dp2 (flecha blanca, d, f) y contacto entre p3 y trigónido de m1 (flecha roja, b). Barra: 5 mm.

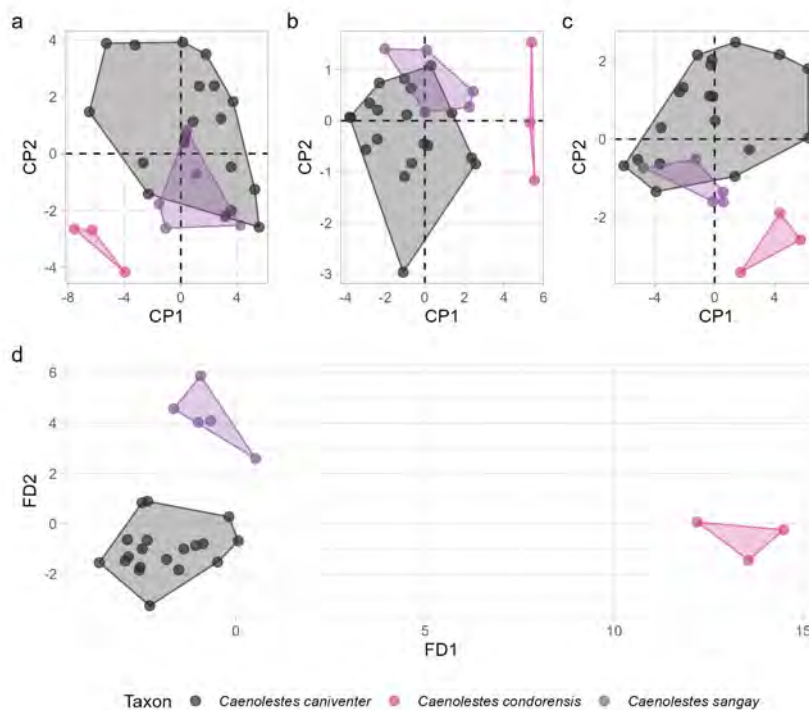


Figura 38. Análisis de componentes principales para medidas craneodentarias (a), craneomandibulares (b) y dentarias (c) y análisis discriminante lineal (d) para medidas craneodentarias para tres especies de *Caenolestes*. Ver texto para detalles.

Recuento morfométrico género *Caenolestes* – Para complementar la exploración de grupos hipótesis arriba realizada, en esta sección presento una síntesis comparativa de los principales resultados morfométricos (lineales y geométricos). En esta sección, me centro en los grupos del género *Caenolestes* en el que bajo el principio de diagnosticabilidad y el criterio de especie empleado aquí, nuevas formas han sido identificadas.

En cuanto al grupo "Fuliginosus", el ACP para medidas morfométricas lineales muestra un gran solapamiento entre los diferentes taxa, únicamente con el taxón *C. sp. nov. 2 "belmira"* diferenciándose en el espacio morfológico. Sin embargo, dentro de cada taxón, existen diferencias en el espacio morfológico ocupado entre machos y hembras, especialmente en los grupos de *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"*, con los demás grupos con diferencias entre sexos parecidas pero de menor magnitud, esto es, una separación a lo largo del primer componente (CP1), el cual se encuentra altamente correlacionado con medidas de largo dental (Figura 39A). Esto se condice con la exploración morfológica cualitativa y las diferencias encontradas en cuanto a diastemas y características dentarias (e.g., tamaño de molares). La única variable relacionada con la variación respecto al eje Y es la COP, aunque la fuerza de su correlación es baja (\cos^2) (Figura 39B). Los dos componentes principales graficados, acumulan una varianza explicada del 61,6% y las cinco variables con mayor contribución corresponden a variables de largo de la hilera dental, tanto superior (tres variables) como inferior (dos variables) (Figura 39C).

En cuanto al ACP para morfometría geométrica, para la vista dorsal del cráneo (Figura 40A) los dos componentes principales graficados explicaron en total 37,23% de la varianza total del dataset (CP1=25,76%, CP2=11,47%). En esta vista, se separan especies como *C. centralis* comb. nov. de *C. obscurus* y parcialmente de *C. sp. nov. 3 "chingaza"*. De manera similar, *C. obscurus* se separa de *C. sp. nov. 3 "chingaza"*, en ambos casos a lo largo del eje Y principalmente. *Caenolestes sp. nov. 1 "frontino"*, aunque con poca muestra ($n=3$), presenta un morfoespacio reducido (Figura 40A). En esta vista, *C. obscurus* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"* son los únicos taxa en presentar dimorfismo sexual.

En cuanto a la vista lateral del cráneo (Figura 40B), los primeros dos componentes principales explicaron el 34,81% de la variación del conjunto de datos (CP1=25,08%, CP2=9,73%). En esta vista, se recupera un patrón similar al de la vista dorsal en cuanto al dimorfismo sexual de las especies, pero la separación entre taxa es menor, comparativamente entre *C. centralis* comb. nov. y *C. obscurus*, pero mayor entre la primera y *C. fuliginosus*, particularmente a lo largo del eje Y.

En cuanto a la vista ventral del cráneo (Figura 40C), los dos primeros componentes principales explicaron el 30,11% de la variación del conjunto de datos (CP1=21,86%, CP2=8,24%). En esta vista es donde un mayor dimorfismo sexual se recupera intraespecie, con *C. obscurus* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"* con la mayor diferenciación. Sin embargo, aunque esta vista el dimorfismo sexual es notorio, la separación entre taxa es poca comparativamente, con la mayoría de especies solapándose a lo largo de ambos ejes.

Finalmente, en cuanto a la vista lateral de la mandíbula (Figura 40D), los dos primeros

componentes principales explicaron el 36,19% de la variación del conjunto de datos (CP1=22,95%, CP2=13,23%). En esta vista, dimorfismo sexual es detectado solamente en el taxón *C. obscurus*. La separación entre taxa es comparativamente menor con las especies solapándose a lo largo de ambos componentes graficados.

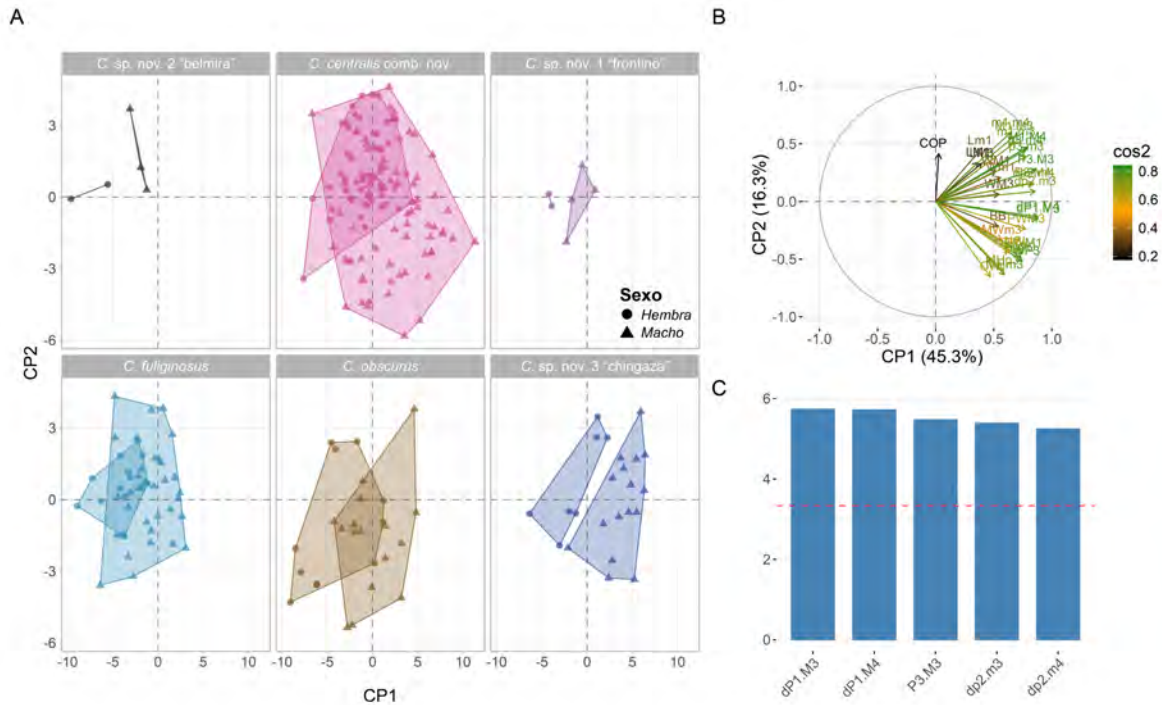


Figura 39. Análisis de componentes principales mostrando las diferencias encontradas entre los taxa del grupo "Fuliginosus" respecto a los dos primeros componentes principales (CP) diferenciando por sexo (A). La magnitud de la correlación entre variables se representa por el cos2 (B) y las cinco variables con mayor contribución a la variación explicada (C) señalando el valor (línea horizontal roja) de referencia si todas las variables aportaran igual al modelo.

En general, los ACP para todas las vistas de morfometría geométrica explicaron comparativamente menor cantidad de variación del conjunto de datos que el mismo análisis para morfometría lineal.

En cuanto a los grupos "Caniventer" y "Convelatus", debido al bajo número de ejemplares y menor número de taxa, en esta sección los analizo de manera conjunta. El ACP para medidas morfométricas lineales muestra solapamiento entre los diferentes taxa, con el taxón *C. barbarendis* comb. nov. el que mayor distribución en el espacio morfológico presenta (Figura 41A), Esta especie presenta un solapamiento con *C. convelatus*, tanto en el eje X como en el Y. Mientras que en las especies del grupo "Caniventer", *C. condorensis* presenta la mayor separación, diferenciándose tanto de *C. caniventer* como de *C. sangay* en ambos componentes principales, aunque principalmente en el eje X. En este caso, el eje Y presenta una asociación débil con la variable morfométrica COP (Figura 41B), mientras que en el eje X está relacionado, como en el caso del grupo "Fuliginosus" con largos dentarios principalmente, aunque, diferente del grupo "Fuliginosus", también con anchos del paladar, variables que presentaron la mayor contribución a la variación de los componentes (Figura 41C). En

cuanto al dimorfismo sexual, en las especies con representación de ambos sexos en la muestra, solamente *C. convelatus* presenta una separación entre machos y hembras, la cual está limitada al eje X. Los dos componentes principales graficados, acumulan una varianza explicada del 69,5% y las cinco variables con mayor contribución corresponden a variables de largo de la hilera dental (tres variables) y ancho del paladar (dos variables) (Figura 41C).

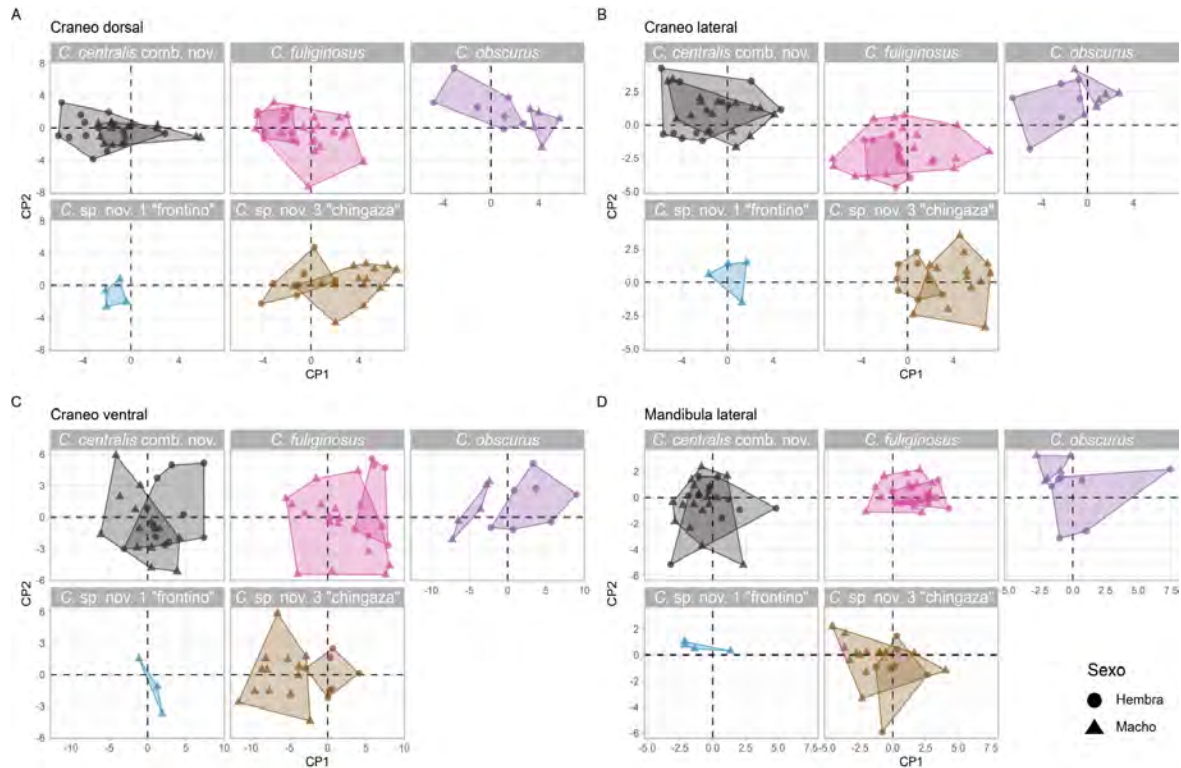


Figura 40. Análisis de componentes principales para datos de morfometría geométrica en cuatro vistas de cráneo y mandíbula mostrando la dispersión de los taxa y la diferencia entre sexos de los diferentes grupos hipótesis del grupo "*Fuliginosus*".

En cuanto a los datos de morfometría geométrica, debido a que para las especies *C. sangay* y *C. condorensis* solamente un ejemplar de cada una pudo ser fotografiado, no se incluyen en los análisis siguientes. Para el ACP de la vista dorsal del cráneo (Figura 42A) los dos componentes principales graficados explicaron en total 39,89% de la varianza total del dataset (CP1=22,74%, CP2=17,15%). En cuanto al grupo "Convelatus", en esta vista las especies presenta un solapamiento a lo largo del eje X pero se encuentra diferenciadas a lo largo del eje Y con *C. barbarentis* comb. nov. distribuída en valores positivos y *C. convelatus* en valores negativos. Por otro lado, la especie *C. caniventer* presenta una amplia distribución en el espacio morfológico comparado con las dos anteriores, sin embargo, esta no presenta dimorfismo sexual, mientras que *C. barbarentis* comb. nov. y *C. convelatus* presentan dimorfismo sexual con machos y hembras separados a lo largo del eje X.

Para la vista lateral del cráneo (Figura 42B) los dos componentes principales graficados explicaron en total 35,77% de la varianza total del dataset (CP1=20,80%, CP2=14,96%). En esta vista, las especies *C. barbarentis* comb. nov. y *C. convelatus* presentan una separación principalmente

a lo largo del eje X, con la primera distribuida en valores negativos para este eje y la segunda en valores positivos. En este caso, la especie *C. caniventer* presenta una amplia distribución en el espacio morfológico, similar a la anterior vista. En cuanto al dimorfismo sexual en esta vista, la especie *C. barbarentis* comb. nov. es la única que presenta una clara separación entre machos y hembras.

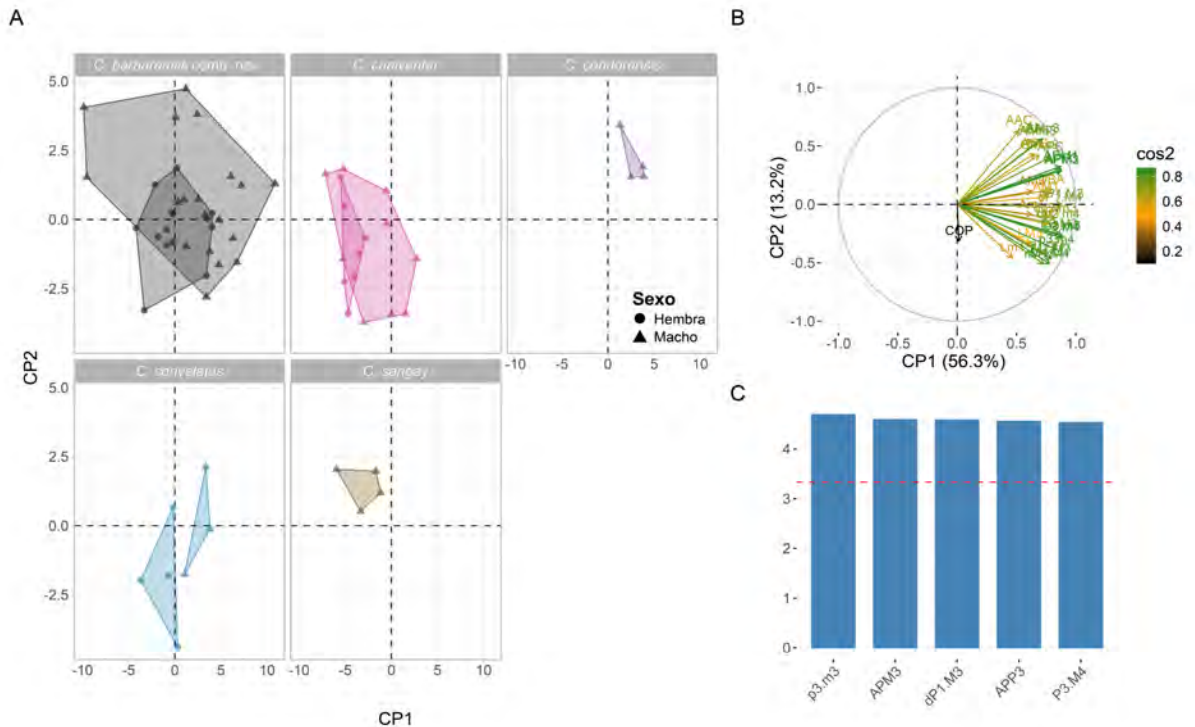


Figura 41. Análisis de componentes principales mostrando las diferencias encontradas entre los taxa del grupo "Caniventer" y "Convelatus" respecto a los dos primeros componentes principales (CP) diferenciando por sexo (A). La magnitud de la correlación entre variables se representa por el cos2 (B) y las cinco variables con mayor contribución a la variación explicada (C) señalando el valor (línea horizontal roja) de referencia si todas las variables aportaran igual al modelo.

Para la vista ventral del cráneo (Figura 42C) los dos componentes principales graficados explicaron en total 35,26% de la varianza total del dataset (CP1=21,77%, CP2=13,48%). En esta vista, las especies *C. barbarentis* comb. nov. y *C. convelatus* presentan una separación principalmente a lo largo del eje X, con la primera distribuida en valores negativos para este eje y la segunda en valores positivos. Para *C. caniventer*, una amplia dispersión de datos se da a lo largo del eje Y, con la variación de los machos contenida dentro de la variación de las hembras, similar a vistas anteriores. En este caso, el dimorfismo sexual en las especies *C. barbarentis* comb. nov. y *C. convelatus* ocurre a lo largo del eje X, con la primera presentando mayor separación entre machos y hembras respecto a la segunda especie.

Para la vista lateral de la mandíbula (Figura 42D) los dos componentes principales graficados explicaron en total 45,02% de la varianza total del dataset (CP1=26,56%, CP2=18,45%). En esta vista, la separación entre las especies *C. barbarentis* comb. nov. y *C. convelatus* se da principalmente a lo largo del eje X, con la primera ocupando valores negativos y la segunda positivos. La especie *C. caniventer* presenta, como en las demás vistas, mayor dispersión de datos en el espacio morfológico.

Para esta vista, el dimorfismo sexual no es notorio en la dispersión de los datos, con solapamientos entre las nubes de puntos para machos y hembras de todas las especies.

Es de notar que para todas las vistas de este grupo, *C. caniventer* presenta la mayor dispersión de puntos en el espacio morfológico, lo cual contrasta con los datos morfométricos lineales, donde la especie *C. barbarentsis* comb. nov. es la de mayor dispersión. Además, los machos de la primera especie en cuanto a MG (a excepción de la vista lateral de mandíbula), presentan una dispersión notoriamente menor que las hembras de la misma especie.

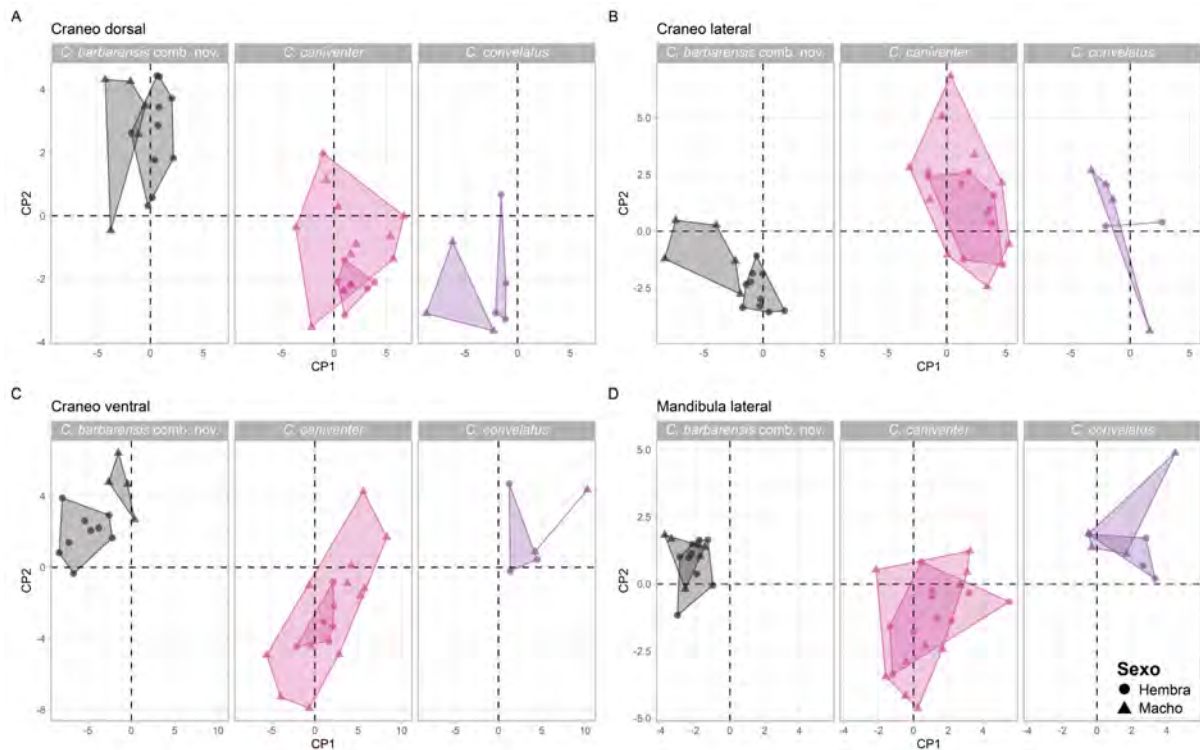


Figura 42. Análisis de componentes principales para datos de morfometría geométrica en cuatro vistas de cráneo y mandíbula mostrando la dispersión de los taxa y la diferencia entre sexos de los diferentes grupos hipótesis del grupo "Convelatus" y la especie *C. caniventer*.

Género *Lestoros*

El género *Lestoros*, actualmente representado por una única especie, ha sido revisado en cuanto su variación y taxonomía previamente (Martin, 2013). Aunque han pasado 10 años desde dicha revisión, los materiales disponibles en las colecciones visitadas fueron los mismos. A pesar de que en este trabajo la revisión morfológica es en un contexto más amplio (todos los géneros del orden), encontré variación morfológica solamente en una característica entre los individuos, pero que agrupados mediante esta, no se recuperan diferencias morfométricas, y por lo tanto, en el contexto de la variación general del grupo considero insuficiente para separar grupos dentro de este género y bajo el criterio de diagnosticabilidad aquí empleado.

Numerosas características separan *Lestoros inca* de las demás especies del orden (Martin, 2013). Los ejemplares de *Lestoros inca* s.s. de la localidad tipo y alrededores en el valle de Urubamba (Perú), se caracterizan por presentar en el cráneo VAC formadas por maxilar, nasal y frontal, espina

posterodorsal del premaxilar larga, nasales inflados, arco cigomático ensanchado en su región anterior, foramen infraorbitario abierto lateralmente, foramen esfenorbital ubicado relativamente posterior en línea con el torus postpalatino, paladar (Figura 10), muesca estilomastoidea formando o casi formando un foramen para la salida del nervio facial en la región timpánica (Figura 15 y Figura 16), en el paladar las fenestras incisivas y palatinas son relativamente grandes con la porción maxilar del septum entre las fenestras incisivas variable (ver comentario abajo de los grupos); en la dentición superior se caracteriza por tener el I4 separado de I3 y C y neomórfico respecto a los I2-3, siendo caniniforme, el alvéolo del canino está totalmente en el maxilar y este diente es birradiculado, dP1 muy reducido y ha sido descrito como “*peg-like*” (Martin, 2013) pudiendo incluso estar ausente, dP2 bien desarrollado sin cúspula anterobasal (Figura 18) y con talón desarrollado, el P3 es igual de ancho o ligeramente más ancho mesialmente en su sección transversal, M1 y M2 de área oclusal cuadrangular y el M1 puede presentar un pequeño cíngulo lingual al igual que un paracono (única especie con paracono en representantes vivos), el M3 triangular pero con el área metaconular relativamente más grande que en *Caenolestes* (Figura 19); en la dentición inferior, el incisivo procumbente está en línea con el cuerpo de la mandíbula, el primero ui está hipertrofiado y disminuyen en tamaño hacia posterior, dp2 con talón desarrollado y cúspula anterior desarrollada, en general no ubicada en la base de la corona si no más cerca de la cúspide principal, el dp2 está separado de ui4 y p3 por pequeños diastemas, p3 con cúspula anterior como dp2, pero corona de mayor tamaño y altura con talón de mayor desarrollo y parcialmente bajo trigónido de m1 (Figura 18), en el trigónido de m1 el metacónido está casi transversal al protocónido, el metacónido presenta una posmetacrística (Martin, 2013), crística oblicua recta, en m2 y m3 la unión entre posmetacrística y preprotocrística es profunda y no recta como en las demás taxas vivientes del orden, hipocónido y entocónido transversalmente alineados en m2 y m3, m4 con desarrollo del paracónido (Figura 20).

En su trabajo, Bublitz (1987, p. 78-79) separó al género *Lestoros* en dos taxas: *L. inca* y *L. gracilis*. El primero, basado en ejemplares de la localidad tipo de Torontoy en Perú y alrededores en el valle de Urubamba, y el segundo de la localidad de Limacpuncu en Perú y alrededores. Las diagnósticas dadas para estos grupos fueron invalidadas tanto a nivel morfológico cualitativo como morfométrico, mostrando que los caracteres diagnósticos propuestos se encuentran en ambas poblaciones (Martin, 2013).

De la revisión realizada aquí, solamente el tamaño y forma del septum entre las fenestras incisivas, en su región formada por el maxilar, separa dos poblaciones, aunque estas no siguen de manera exacta el agrupamiento de Bublitz (1987). En la población de Limacpuncu (grupo “*Gracilis*”, *sensu* Bublitz, 1987), el septum entre las fenestras incisivas en su porción maxilar es delgado, mientras que en las demás localidades (grupo “*Inca*”, pero ver comentario siguiente) esta parte del septum es muy ancha (Figura 43). Notar que el grupo “*Inca*” aquí referido incluye poblaciones de Paucartambo y alrededores *contra* Bublitz (1987), quien sugirió que la especie *inca* se restringía a Torontoy y alrededores.

Tabla 9. Análisis de Kruskal-Wallis para medidas craneodentarias entre grupos de *Lestoros inca* (ver texto para detalles). Se presenta el p-valor ajustado mediante la corrección de Holm-Bonferroni. Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, ns: no significativo. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	p-valor	p valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	55	1,31	1	0,252	1	ns
ACI	59	0,21	1	0,649	1	ns
LPA	58	3,36	1	0,0668	1	ns
APC	67	0,97	1	0,324	1	ns
APP3	68	0,05	1	0,815	1	ns
APM1	68	2,68	1	0,101	1	ns
APM3	68	0,01	1	0,903	1	ns
COP	69	0,90	1	0,343	1	ns
LNA	66	3,87	1	0,0491	1	ns
ACC	65	1,25	1	0,263	1	ns
LCI	56	1,70	1	0,192	1	ns
DBA	65	6,87	1	0,0088	0,2897	ns
dP1-M3	68	1,01	1	0,315	1	ns
dP1-M4	67	0,85	1	0,358	1	ns
P3-M3	70	2,50	1	0,114	1	ns
P3-M4	69	2,94	1	0,0865	1	ns
M1-M3	70	2,07	1	0,15	1	ns
M1-M4	69	0,48	1	0,491	1	ns
LM1	70	2,86	1	0,0907	1	ns
AM1	70	0,44	1	0,508	1	ns
LM3	70	0,19	1	0,667	1	ns
AM3	70	0,45	1	0,504	1	ns
GMm3	69	1,82	1	0,178	1	ns
AMp3	69	1,23	1	0,267	1	ns
AMm3	69	2,60	1	0,107	1	ns
dp2-m3	66	3,15	1	0,0757	1	ns
dp2-m4	66	1,18	1	0,278	1	ns
p3-m3	69	3,03	1	0,0819	1	ns
p3-m4	69	2,52	1	0,113	1	ns
m1-m3	69	6,43	1	0,0112	0,3584	ns
m1-m4	69	1,70	1	0,192	1	ns
Lm1	69	0,01	1	0,904	1	ns
Am1	69	0,01	1	0,911	1	ns

Por lo tanto, también difiere de los agrupamientos de Martin (2013), quien se centró en revisar las conclusiones de Bublitz. Aún así, los resultados de Martin (2013) no difieren de los aquí descritos, incluyendo la morfometría analizada mediante este agrupamiento alterno de especímenes. No encontré diferencias estadísticas entre ninguna de las medidas craneodentarias (Tabla 9) a nivel univariado. De manera similar, a nivel multivariado, el ACP de morfometría lineal (Figura 44) y geométrica (Figura 45) tampoco recuperaron diferencias entre estos grupos.

En conclusión, para el género *Lestoros* no se identificaron diferencias morfológicas significativas y es considerado aquí como monotípico, y su única especie *Lestoros inca* (Thomas, 1917) será usada en los siguientes análisis taxonómicos y sistemáticos.

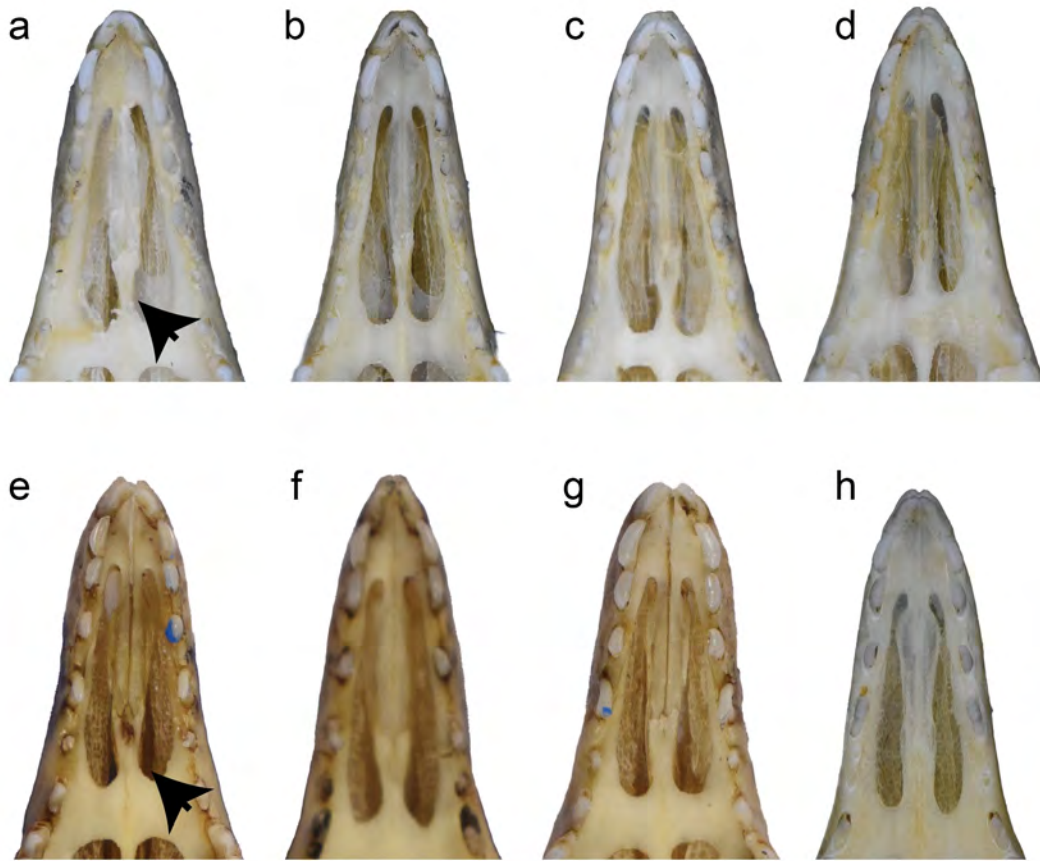


Figura 43. Detalle del paladar en *Lestoros inca* representando la variación en la forma y tamaño del septum entre las ventanas incisivas (flecha negra) representando ejemplares del grupo “Gracilis” (a: FMNH 75121 ♀; b: FMNH 75117 ♂; c: FMNH 75116 ♂; d: FMNH 75113 ♀) y el grupo “Inca” (e: NMNH-SI 194426 ♂; f: NMNH-SI194404 ♂; g: NMNH-SI 194383 ♂; h: FMNH 172052 ♂). Ver texto para detalle de los agrupamientos.

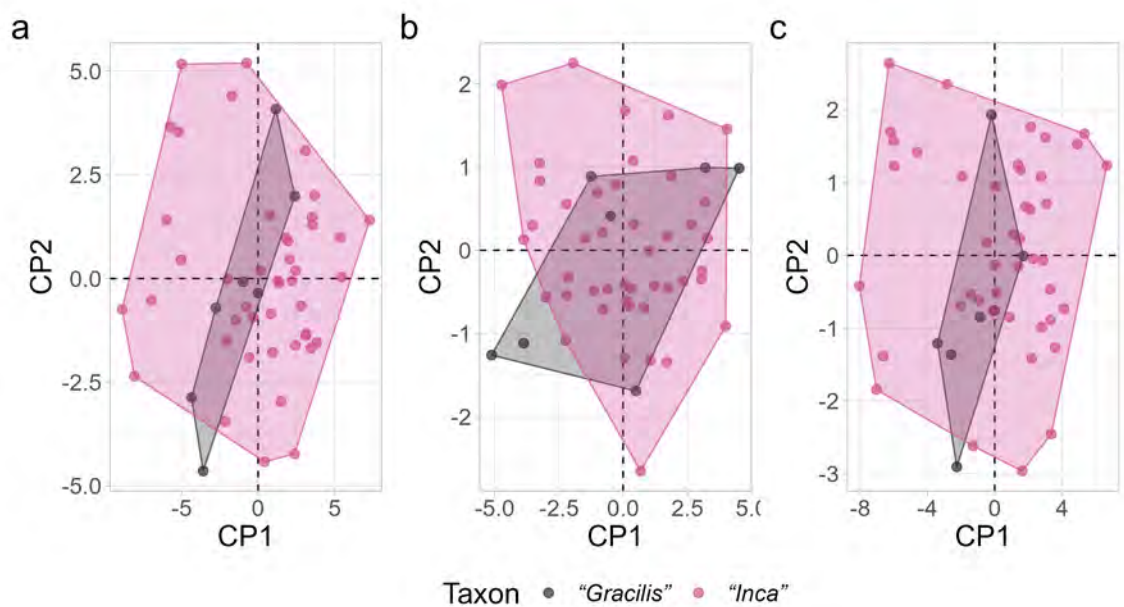


Figura 44. Análisis de componentes principales para grupos dentro del género *Lestoros* basado en morfometría lineal de medidas craneodentarias (a), craneomandibulares (b) y dentarias (c).

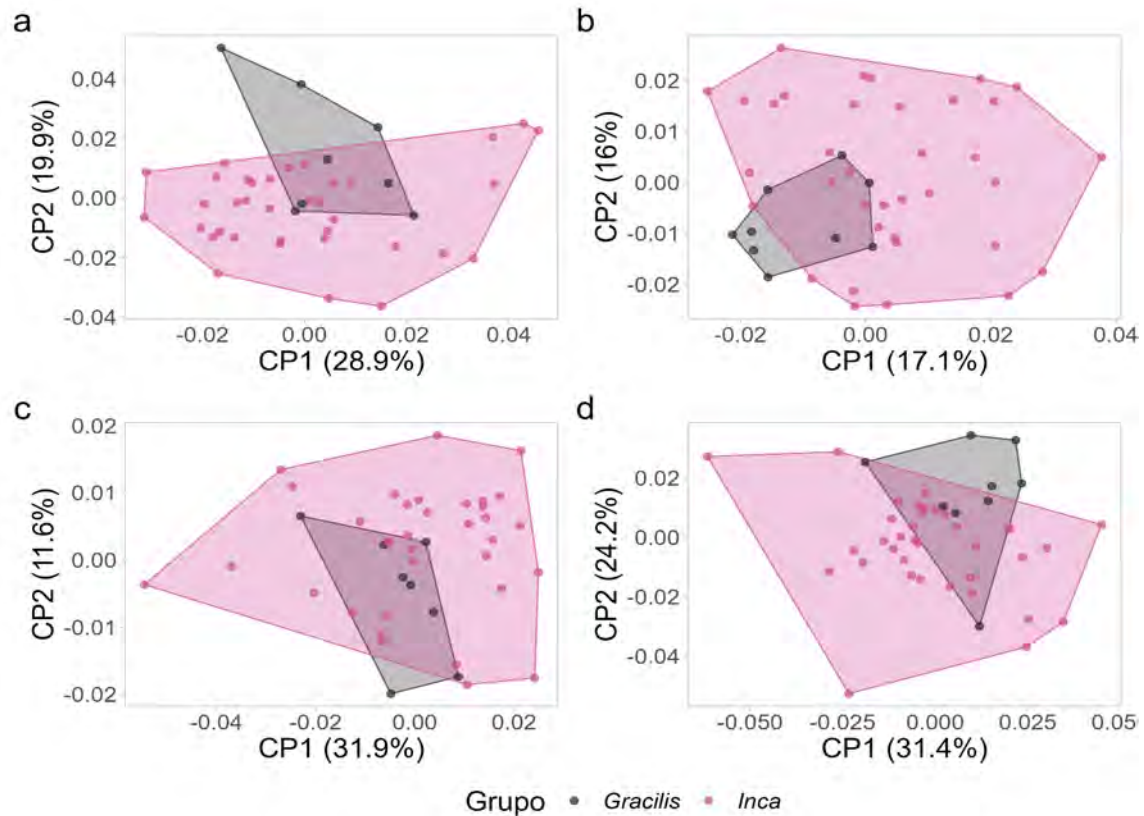


Figura 45. Análisis de componentes principales para grupos dentro del género *Lestoros* basado en morfometría geométrica de cráneo dorsal (a), ventral (b), lateral (c) y mandíbula lateral (d).

Género *Rhyncholestes*

Parte de los resultados para este género fueron publicados (González et al. 2020: <https://doi.org/10.1186/s40693-020-00089-6>)

Similar a *Lestoros*, esta especie fue analizada por Bublitz (1987) quien concluyó que la forma continental (hasta ese momento solamente conocida para Chile) e insular (Chiloé) representaban dos especies: una continental *R. continentalis* y una insular *R. raphanurus*. Tras la revisión detallada de la morfología en la familia y en los demás taxa, no encontré variaciones entre poblaciones continentales e insulares de estas especies, lo cual presento a continuación. Es de notar que la diagnosis propuesta para estos taxa por Bublitz (1987), de nuevo, se basa en su algoritmo de separación y en la presencia de una cúspula posterior en el canino de las hembras en las formas insulares, que a partir de la revisión presente (incorporando un mayor número de ejemplares), fue encontrada en ambas poblaciones.

Los ejemplares de *R. raphanurus* s.s. de la localidad tipo y alrededores, en la Isla Chiloé (Chile), se caracterizan por presentar una región rostral de cráneo muy alargada, VAC presentes

formadas por nasal, maxilar y frontal, espina posterodorsal del premaxilar muy larga, foramen lagrimal grande, foramen infraorbitario que abre lateralmente, arco cigomático hipertrofiado en su región anterior, pero en menor medida que *Lestoros*, foramen esfenorbital ubicado posteriormente a la altura del torus postpalatino, foramen suprameatal redondo y de tamaño variable intrapoblacional, pero nunca tan grande como en algunos *Caenolestes* (e.g., *C. convelatus*); frecuentemente un proceso anterior puntiagudo en el proceso timpánico del alisfenoides está presente, tuberculum nuchale presente, foramen posterior del torus palatino de gran tamaño, en la mandíbula el ángulo entre el borde anterior del coronoides y el cuerpo mandibular es mayor a 90°.

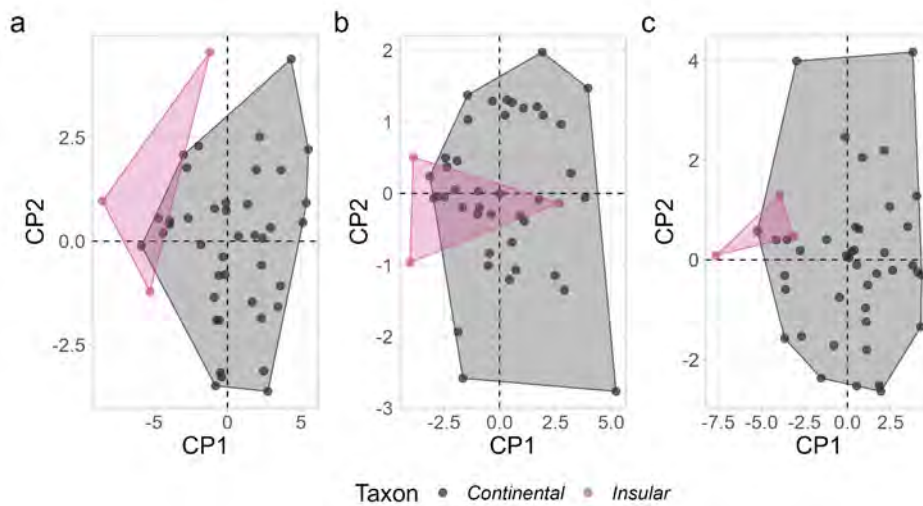


Figura 46. Análisis de componentes principales para grupos dentro del género *Rhyncholestes* basado en morfometría lineal de medidas craneodentarias (a), craneomandibulares (b) y dentarias (c).

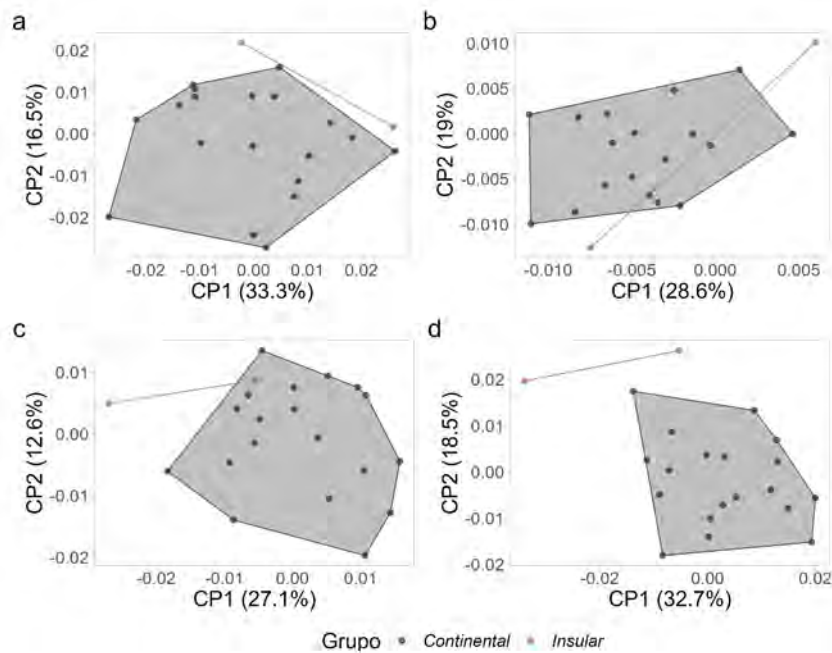


Figura 47. Análisis de componentes principales para grupos dentro del género *Rhyncholestes* basado en morfometría geométrica de cráneo dorsal (a), ventral (b), lateral (c) y mandíbula lateral (d).

Tabla 10. Análisis de Kruskal-Wallis para medidas cráneodentarias entre ejemplares insulares y continentales de *Rhyncholestes raphanurus*. Se presenta el p-valor ajustado mediante la corrección de Holm-Bonferroni. Abreviaturas: n: tamaño de muestra, χ^2 : estadístico chi-cuadrado, gl: grados de libertad, ns: no significativo. Ver texto para definición de variables.

Variable	n	χ^2	gl	P-valor	p-valor ajustado	Nivel de significancia
LMC	44	1,60	1	0,206	1	ns
ACI	47	0,76	1	0,38	1	ns
LPA	47	1,02	1	0,312	1	ns
APC	50	4,38	1	0,0363	0,726	ns
APP3	50	0,01	1	0,9	1	ns
APM1	50	0,51	1	0,474	1	ns
APM3	50	6,36	1	0,0117	0,3159	ns
COP	50	0,18	1	0,668	1	ns
LNA	41	0,40	1	0,525	1	ns
ACC	49	1,54	1	0,214	1	ns
LCI	43	2,02	1	0,155	1	ns
DBA	48	5,97	1	0,0145	0,348	ns
dP1-M3	51	4,95	1	0,0261	0,5742	ns
dP1-M4	49	8,54	1	0,0035	0,1076	ns
P3-M3	51	9,84	1	0,0017	0,0581	ns
P3-M4	49	9,31	1	0,0023	0,073	ns
M1-M3	51	10,06	1	0,0015	0,0528	ns
M1-M4	49	9,64	1	0,0019	0,0627	ns
LM1	51	0,31	1	0,574	1	ns
AM1	51	0,14	1	0,699	1	ns
LM3	51	1,10	1	0,293	1	ns
AM3	51	6,14	1	0,0132	0,3302	ns
ACA	50	0,16	1	0,681	1	ns
AAC	50	2,70	1	0,0997	1	ns
GMm3	51	0,49	1	0,483	1	ns
AMp3	51	0,86	1	0,353	1	ns
AMm3	51	0,13	1	0,713	1	ns
dp2-m3	51	6,54	1	0,0105	0,294	ns
dp2-m4	50	4,78	1	0,0288	0,6048	ns
p3-m3	51	7,18	1	0,0073	0,2129	ns
p3-m4	50	6,21	1	0,0127	0,3302	ns
m1-m3	51	7,28	1	0,007	0,2091	ns
m1-m4	50	5,81	1	0,0159	0,3657	ns
Lm1	51	1,25	1	0,262	1	ns
Am1	51	3,39	1	0,0653	1	ns

En dentición superior los incisivos I2-4 son bilobulados con una muesca profunda, el I4 subigual en forma y tamaño que los I2-3, el I4 separado del I3 y el C por diastemas, este último de mayor tamaño, el canino es frecuentemente dimórfico con machos presentando un canino grande y uniradicular y hembras con un canino caniniforme (aunque existe variabilidad en este carácter), pudiendo presentar una cúspide posterobasal muy desarrollada, el C se separa del dP1 por un gran diastema, el tamaño de los premolares decrece de dP1 a P3, los dP1 y dP2 son similares en forma con una cúspide central alta y talón bien desarrollado, frecuentemente con una cúspula anterobasal en ambos dientes, el P3 es de igual ancho mesial que distalmente en sección transversal, los M1 y M2 son rectangulares con un cingulo lingual bien desarrollado, el M1 presenta un hipoflexo desarrollado

que en el M2 tiene menor desarrollo, el M4 está muy reducido (Figura 19); en la dentición inferior el incisivo procumbente es de gran tamaño, frecuentemente con una leve inflexión central hacia ventral, los *ui* son subiguales en forma y tamaño y separados por pequeños diastemas entre sí, especialmente el *ui*₄ de *ui*₄, el *dp*₂ presenta un talón bien desarrollado y una cúspide principal, sin cúspula anterobasal, el *dp*₂ está separado de *p*₃ por un diastema, el *p*₃ es aproximadamente dos veces más grande que el *dp*₂ y su cúspide principal es lingualmente cóncava, el talón en este diente es contiguo al trigónido del *m*₁, los *m*₁-*m*₃ presentan un cíngulo labial muy desarrollado, en *m*₁, el metacónido está relativamente cerca al protocónido comparado con otros taxa y con los *m*₂-*m*₃, cíngulo lingual, medial a la preentocrista fuerte en los *m*₁-*m*₃, entocónido transversal al hipocónido en los *m*₁-*m*₃ y el *m*₄ pequeño sin paracónido diferenciable (Figura 20).

Las características arriba descritas presentaron baja variabilidad entre los ejemplares revisados y ninguna variación fue restringida a los ejemplares insulares o continentales, pero es de notar que las formas insulares fueron representadas por 13 de los 74 individuos revisados, y de estos, solo 4 contaban con cráneos y mandíbula. Aún así, agrupados bajo esta hipótesis de Bublitz (1987), no encontré diferencias significativas entre ninguna de las medidas aquí usadas mediante el análisis de Kruskal-Wallis (Tabla 10). Aunque este análisis incluye la totalidad o casi la totalidad de material disponible hasta la fecha en museos, por el bajo número de observaciones del grupo insular, estos análisis deben ser tomados como provisorios hasta que nuevas muestras sean colectadas y puestas a disposición. Sin embargo, a nivel multivariado el análisis ACP muestra una separación parcial entre los ejemplares insulares y continentales a lo largo del CP1 para el subconjunto de todas las medidas, pero no para los demás subconjuntos de datos (Figura 46). Lo cual es también parcialmente recuperado para morfometría geométrica en todas las vistas, excepto del cráneo en lateral (Figura 47). Bajo el principio de diagnosticabilidad y concepto de especie aquí usado, considero esta evidencia insuficiente para separar grupos dentro de esta especie, similar a lo concluido por Martin (2008) y recientemente también soportado por análisis independientes moleculares y morfológicos (Olivera, 2022). Aunque nuevos materiales, especialmente de Chiloé, son necesarios para confirmar o rechazar estas conclusiones de manera decisiva.

En conclusión, no se encontró evidencia de que existan grupos dentro de la especie *Rhyncholestes raphanurus*, por lo que ésta se usará en los análisis taxonómicos y sistemáticos subsiguientes.

Recuento taxonómico

Luego de revisar el material disponible para este grupo y estudiar la variación morfológica, se propone la separación de varias especies del género *Caenolestes*, que pasa de estar compuesto por 5 especies a tener al menos 11 especies, incluyendo una revalidación del taxa *C. obscurus* (Thomas, 1895), dos cambios de categorías de subespecies a especies para los taxa *C. centralis* comb. nov. (Bublitz, 1987) y *C. barbarentis* comb. nov. (Bublitz, 1987), y la descripción de tres nuevas especies para este género: la especie *Caenolestes* sp. nov. 1 es nombrada como *Caenolestes* sp. nov. 1

"frontino", la especie *Caenolestes* sp. nov. 2 como *Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira", y la especie *Caenolestes* sp. nov. 3 como *Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza". Para el género *Lestoros*, se mantiene la propuesta actual en cuanto a ser monotípico (Martin, 2013). Para el género *Rhyncholestes*, no encontré evidencia para sostener la división de su única especie en dos taxa diferentes, manteniéndose como monotípico en esta revisión, en línea con los resultados de Martin (2008) y Oliveira (2022). Las diferencias de estos taxa se resumen en una combinación de caracteres que dan sustento a esta propuesta (Tabla 11 y Tabla 12).

A continuación se presenta el recuento taxonómico del grupo en cuanto sus representantes vivientes, empezando por *Caenolestes* y una redescrición de *Caenolestes fuliginosus* (la especie tipo del género), que por su acotada descripción original carece de detalles suficientes para ser debidamente diagnosticada (Tomes, 1863) y, que además, es de donde provienen la mayoría de nuevos taxa. Seguido, presento diagnosis revisadas de las especies sin cambios en el nuevo contexto taxonómico y descripciones de las nuevas especies.

INFRACLASE	MARSUPIALIA Illiger, 1811
ORDEN	PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894
SUPERFAMILIA	CAENOLESTOIDEA Osborn, 1910
FAMILIA	CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898

Género tipo: *Stilotherium*† Ameghino, 1887, p. 7.

Géneros incluidos: *Caenolestes* Thomas, 1895a, p. 367 [= *Hyracodon* Tomes, 1863, p. 50, nec *Hyracodon* Leidy, 1856, p. 91 (género de Perissodactyla)], *Rhyncholestes* Osgood, 1924, p. 169., *Lestoros* Oehser, 1934, p. 240 [= *Orolestes* Thomas, 1917, p. 3, nec *Orolestes* MacLachlan, 1895, p. 21; *Cryptolestes*, Tate, 1934, p. 154, nec *Cryptolestes* Ganglebauer, 1899, p. 608 (subgénero de Coleoptera)], *Pliolestes*† Reig 1955, p.66, *Gaimanlestes*† Abello et al. 2021, p. 24, *Caenolestoides*† Abello et al. 2021, p. 27.

CAENOLESTES THOMAS, 1895

Sinónimos:

Hyracodon Tomes, 1863, p. 50 (nec Leidy, 1856), PL VII p. 51
Coenolestes [sic] Thomas, 1920, p. 246, mala escritura
Caenolestes Bublitz, 1987, partim, pp. 70, 71, 77-79

Especie tipo: *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863)

Especies incluidas: la especie tipo y *Caenolestes caniventer* Anthony, 1921; *Caenolestes convelatus* Anthony, 1924; *Caenolestes barbarendis* comb. nov. (Bublitz, 1987); *Caenolestes obscurus* (Thomas, 1985); *Caenolestes centralis* comb. nov. (Bublitz, 1987); *Caenolestes sangay* Albuja & Patterson, 1996; *Caenolestes condonrensis* Ojala-Barbour et al. 2013; *Caenolestes* sp. nov. 1 "frontino";

Caenolestes sp. nov. 2 "belmira"; *Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza".

Neotipo: AMNH 66829 ♀ colectado por G. H. Tate (código de colector 2399) de la localidad Sinche (1° 30' 18" S, 78° 59' 20" O), Volcán Chimborazo. Ecuador, 3380 m. Propuesto por Bublitz (1987, p. 84) para reemplazar el original (BMNH 7.1.1.191 ♂ juvenil) debido al deterioro y estado ontogenético del mismo.

Nueva diagnosis: *Caenolestes* difiere de los demás géneros vivientes por la siguiente combinación de caracteres: (1) foramen infraorbitario abre hacia anterior, (2) arco cigomático delgado y de alto constante, (3) foramen esfenorbital anterior al foramen menor palatino, (4) porción maxilar del septum entre fenestras incisivas posterior al canino y en forma de "V", (5) I2-3 con cúspula posterior y sin muesca profunda, (6) I4 separado por diastemas pequeños de I3 o de C pero nunca de ambos, (7) incisivos inferiores unicuspidales subiguales en tamaño y forma y sin diastemas entre si. De *Rhyncholestes* se diferencia, además, por menor alargamiento del rostro, foramen posterior del torus postpalatino pequeño, septum de la fenestra incisiva en su porción maxilar mas ancho anterior que posterior, borde anterior del proceso coronoides forma ángulo recto o menor, I2-4 sin muesca entre cúspide principal y posterior, I4 reducido y diferente de I2-3, M1 y M2 menos alargados, M4 menos reducido, dp2 no reducido, base de talónido más bajo que trigónido m1-m2, metacónido en m2-3 cercano a paracónido, m4 más largo que trigónido de m2 en vista oclusal. De *Lestoros* se diferencia porque el premaxilar forma la pared anterior del alvéolo del canino en vista lateral, nasales no fuertemente inflados, I4 no caniniforme, caninos con una sola raíz, dP1 no reducido, menor desarrollo del metacono en M1-M3, ausencia de paracono, sin muesca entre posmetacrística y preprotocrística en m2-m3. De *Stilotherium*† se diferencia por el menor desarrollo del metacono en los molares superiores y el desplazamiento anterior del mismo respecto a StC+D, ausencia del flexo en la cresta postmetaconular en M1-M2, metacónido de mayor tamaño que paracónido en m2-m3, metacónido y paracónido en m2-m3 cercanos, y un m4 más largo que trigónido de m3. De *Pliolestes*† se diferencia por no tener ensanchadas las coronas de molares inferiores, p3 no reducido, metacónido no anterior a protocónido en m2-m3. De *Gaimanlestes*† se diferencia por metacónido no anterior a protocónido en m2-m3, crística oblicua más alta que entocrística m1-m3, cíngulo lingual presente en m1-m3. De *Caenolestoides*† difiere por dp2 igual o más largo que p3, ausencia de muesca entre preprotocrística y postmetacrística.

Comentarios: La única diagnosis previa del género fue presentada en la descripción de la primera especie actual del grupo (Tomes, 1863). Esta nueva diagnosis incluye la diversidad de caracteres del género en un contexto amplio de la familia, incluyendo variaciones previamente no reconocidas. Por ejemplo, la posición posterior del metacónido respecto al protocónido en m1 se ha propuesto como una característica diagnóstica para los géneros vivientes (Abello et al. 2021); sin embargo, especies como *C. barbarendis* comb. nov. y *C. sangay* presentan un metacónido transversalmente ubicado respecto al protocónido en este molar. De manera similar, otros caracteres propuestos como diagnósticos (Abello et al. 2021, Martin, 2013) como el diastema entre I3 e I4 (presentes en *C.*

sangay, *C. caninventer* y *C. condonrensis*), cíngulo labial en M1-M3 (variable entre especies de *Caenolestes*), desarrollo del cíngulo anterobasal (variable entre especies del género) y cíngulo lingual en molares inferiores (variable, desde muy desarrollado a poco desarrollado en *Caenolestes*), están presentes en el género y hacen parte de variabilidad morfológica del mismo, los cuales han sido excluidos de la nueva diagnosis. A pesar de estas modificaciones, el género *Caenolestes* sigue presentando un alto número de características diagnósticas que lo separan de los demás géneros vivientes y fósiles de la familia, representando el género actual más tropical de la familia y orden.

CAENOLESTES FULIGINOSUS (TOMES, 1863)

Figura 48

Sinónimos:

Hyracodon fuliginosus Tomes, 1863, p. 50
Caenolestes fuliginosus Thomas, 1895, p. 367
Caenolestes fuliginosus Thomas, 1917, p. 3
Caenolestes fuliginosus Lonnberg, 1921, p. 70, 73
Caenolestes tatei Anthony, 1923
Caenolestes fuliginosus (Bublitz, 1987) partim, p. 72
Caenolestes fuliginosus fuliginosus Bublitz (1987) partim, p. 72
Caenolestes tatei Barnet, 1994, p. 444
Caenolestes fuliginosus Kirsch & Waller, 1979

Holotipo y localidad tipo:

AMNH 66829 ♀ colectado por G. H. Tate (GHT 2399) en 1923 de la localidad Sinche (1° 30' 18" S, 78° 59' 20" O), Volcán Chimborazo, Ecuador. A 3380 m de elevación. Neotipo propuesto por Bublitz (1987, p. 84) para reemplazar el original (BMNH 7.1.1.191 ♂ juvenil) debido al deterioro y estado ontogenético del mismo.

Material referido:

Hembra, ad., 52 ejemplares: en seco como piel (MEPM251, MEPM253, MEPM263), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH61860, AMNH62918, AMNH62898, AMNH64374, AMNH64377-64378, AMNH64382, AMNH64386-64387, AMNH64391-64392, AMNH64394-64395, AMNH64402-64404, AMNH64463-64465, AMNH64468, AMNH64470, AMNH64474, AMNH66829-66830, AMNH66833-66834, FMNH43165-43166, FMNH53287, FMNH53293, FMNH53295, FMNH53301, FMNH53304, MEPM255, MEPM257, MEPM259, MEPM273, MEPM6894, MEPM7211, MEPM9253, QCAZ5719, QCAZ5791-5792, QCAZ6638-6639, QCAZ8432), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (AMNH62912, AMNH62915-62916); hembra, ju., 1 ejemplar: en seco como piel (FMNH94949); macho, ad., 68 ejemplares: en seco como piel (MEPM12609, MEPM250, MEPM252, MEPM254, MEPM264), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH62911, AMNH62913, AMNH62914, AMNH62897, AMNH62900, AMNH62902,

QCAZ9867, AMNH62919, AMNH64371-64373, AMNH64375-64376, AMNH64379-64381, AMNH64383-64385, AMNH64388-64390, AMNH64393, AMNH64396-64397, AMNH64400-64401, AMNH64466-64467, AMNH64469, AMNH64471-64473, AMNH66826-66828, AMNH66831-66832, AMNH66835-66836, FMNH43164, FMNH53289-53292, FMNH53294, FMNH53296-53300, FMNH53302-53303, FMNH91983, MEPM256, MEPM258, MEPM7203, NMNH-SI513429, QCAZ2304, QCAZ5717, QCAZ6255), en seco como piel, esqueleto (AMNH62917), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (QCAZ11875); macho, subad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64398); sexo desconocido, ad., 11 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH62899, AMNH62901, AMNH64405-64409, AMNH64411-64412, MEPM261, MEPM9252).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. fuliginosus* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar en posición proximal (como en Figura 36e-f), (2) VAC presentes y formada por tres huesos, (3) foramen suprameatal redondo y no hipertrofiado ni reducido, (4) diastema entre I4 y C, (5) ausencia de cúspula anterobasal en dP2, (6) M1 y M2 subiguales en área oclusal y cuadrangulares, (7) M1-M2 con cíngulo labial fuertemente desarrollado, (8) dp2 sin cúspula anterobasal y talónido desarrollado, (9) p3 no parcialmente bajo trigónido de m1.

Descripción ampliada:

Especie relativamente pequeña (LT: 185-261 mm, P: 15-38 g, LMC: 27-32,6 mm), con pelaje en tonos de marrón grisáceo oscuro y opaco, con poco o ningún contraste ventral, siempre en gamas marrones oscuras, sin jaspeados grises claros ni manchas blancas en el vientre. En las patas, la almohadilla hipotenar está ubicada proximalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado y globoso en posterior; las VAC están abiertas o cubiertas por una delgada capa ósea y conformadas por maxilar, nasal y frontal; el borde nasal de las VAC es frecuentemente dendriforme (Figura 12 y Figura 48); constricciones orbitales poco profundas; crestas craneales (e.g., lambdoidea, temporales) poco desarrolladas, excepto en algunos ejemplares de gran tamaño (e.g., FMNH 53287 ♀); región occipital globosa y sin tubérculo nugal; arco cigomático delgado y de alto constante en toda su extensión; proceso glenoideo del yugal delgado; torus post palatino desarrollado moderadamente, de aspecto ventral recto o curvo hacia posterior, sin proyección ventral. Foramen infraorbital abre hacia anterior y está ubicado dorsal al contacto entre P3-M1; foramen suprameatal de tamaño variable pero no hipertrofiado, de aspecto lateral redondo; fenestras incisivas de ancho variable, delgadas anteriormente y ensanchándose hacia posterior; borde posterior de las fenestras incisivas alcanzan borde anterior del dP2 o ligeramente posterior; foramen palatino mayor grande ocupando la mayoría del paladar posterior; forámenes carotídeos conspicuos, abriendo hacia posterolateral; canal transversal puede estar presente o reducido, al parecer fusionado con el foramen carotídeo; fenestra piriforme de tamaño moderado, frecuentemente cubierta parcialmente por espina posterolateral del basiesfenoides. Otros caracteres del cráneo como en descripción general del

género (ver Descripción de cráneo y mandíbula).

La mandíbula es grácil, con el cuerpo mandibular ligeramente más bajo (aspecto lateral) posterior al m4, y más alto en p3-m1; ángulo entre eje longitudinal del cuerpo y ramus (borde anterior del coronoides) aproximadamente de 90°; fosa masetérica conspicua; muesca lunar o mandibular variable, formando una curva cerrada o abierta según la altura relativa entre proceso coronoides y condilar. Forámenes mentonianos presentes, normalmente dos pero varía entre individuos; foramen retromandibular ausente o muy reducido.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C presente; diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 comparativamente pequeños, de tamaño subigual (Tabla 12); dP2-M4 sin diastemas. Incisivos I2 e I3 con cúspide posterior diferenciada; I4 subigual en forma a I3. Los caninos con dimorfismo sexual en tamaño y forma, siendo caniniforme, cónico y comparativamente más grande en machos y premolariforme, con compresión buco lingual y de menor tamaño en hembras. Los dP1 y dP2 de forma y tamaño subigual, con cúspide principal alta y puntiaguda y un talón (i.e., cúspide principal está anteriormente posicionada respecto a la base de la corona) con una cúspula posterior desarrollada; dP1-dP2 sin cúspula anterior; P3 es el diente de mayor altura en la serie superior, con cúspula anterior desarrollada y diferenciada de la cúspide principal; cresta posterior de la cúspide principal de P3 en contacto con la cresta anterior de la cúspide StB del M1; P3 de ancho (bucolingualmente) constante, con cíngulos labiales y linguales desarrollados. Los molares M1-M3 presentan un cíngulo labial conspicuo; M1 y M2 subiguales en forma y tamaño, presentan un cíngulo lingual muy desarrollado (Tabla 12 y Figura 48); hipoflexo entre el protocono y metacónulo presente; el metacono está desarrollado y está ubicado ligeramente anterior a la StC+D; el metacónulo de M1 y sus crestas es ligeramente de menor tamaño que el metacónulo en el M2; el M3 con un metacono muy reducido y, comparativamente, ubicado más anterior que en M1-M2; M3 de aspecto triangular con metacónulo muy reducido, pero en algunos ejemplares (e.g., FMNH 53302 ♂, FMNH 53299 ♂), un mayor desarrollo del metacónulo genera un flexo que ocurre entre protocono y metacónulo en M3; M3 sin cíngulo lingual; el M4 está reducido, frecuentemente con una punta lingual que coincide con la ubicación de un protocono.

En la dentición inferior generalmente no presenta diastemas, excepto algunos individuos muy grandes o viejos con dp2 ligeramente separado de ui4 y p3 (e.g., NMNS-SI 13429 ♂). El primer incisivo es procumbente, con ángulo de 180° o ligeramente menor respecto al eje longitudinal del cuerpo mandibular; unicuspidales (ui1-ui4) subiguales en forma, decreciendo ligera y progresivamente en tamaño del ui1 al ui4; forma de unicuspidales doblada hacia mesial, “apoyándose” sobre el diente precedente; el primer premolar (dp2) diferenciable con cúspide principal alta, ubicada anteriormente y un talón con cúspula posterior bien desarrollado (Figura 48); dp2 sin cúspula anterior y el aspecto lateral de su corona asemeja un triángulo rectángulo, con el ángulo recto en la base mesial del mismo; p3 es alto (más alto que dp2), cúspide principal ubicada mesialmente y es recta (i.e., no curvada hacia lingual), talón menos largo que talón de dp2; p3 sin cúspula anterobasal, con cara mesial lisa y

ligeramente curva; talón del p3 en contacto con la base del trigónido del m1, estando contiguos entre sí; p3 distalmente más ancho que en mesial. El m1 presenta cingulo anterobasal desarrollado y largo; metacónido posterior respecto a protocónido; metacónido distante del paracónido; crístida oblicua y entocrístida cóncavas hacia lingual; entocónido robusto y grande, ubicado distalmente respecto al hipocónido; hipoconúlido está reducido y comprimido mesiodistal; cingulo lingual fuertemente desarrollado. El m2 presenta un entocónido posterior respecto al hipocónido; en m3 el entocónido está transversal al hipocónido; en m2 el hipoconúlido está más desarrollado que en m1 e igual que m3; cingulo labial desarrollado largo en m2-3; cingulo lingual desarrollado en m2-m3; en m2-m3 el metacónido está transversal al protocónido y el paracónido reduce de tamaño de m1 a m3. El m4 está reducido, de mayor longitud mesiodistal que el trigónido del m3; m4 con paracónido reducido pero variable, diferenciable en algunos ejemplares; m4 presenta un cingulo lingual desarrollado.

Comparaciones:

Caenolestes fuliginosus es una especie pequeña que habita el centro de Ecuador, en localidades en donde se ha colectado o cercanas a *C. convelatus*, *C. caniventer* y *C. sangay*. De estas se diferencia por las siguientes características (estado del carácter para *C. fuliginosus* entre paréntesis): posición de la almohadilla hipotenar plantar (posición proximal); patrón de coloración del pelaje (sin contraste fuerte); y patrón de diastemas en dentición incisiva (con diastema entre I4 y C). De *C. convelatus*, además, se diferencia por: VAC (presentes y formada por maxilar, nasal y frontal); tamaño y forma del foramen suprameatal (no hipertrofiado y redondeado); patrón de diastemas C-dP2 (pequeños y C-dP1 menor o igual que dP1-dP2); y talónido dp2 (talónido desarrollado). De *C. caniventer* y *C. sangay* además se diferencia por: patrón diastemas incisivos (sin diastema entre I3-I4 y con diastema entre I4-C); y forma de dP2 (sin cúspula anterobasal) (Tabla 11 y Tabla 12).

Distribución:

Especie restringida a latitudes medias de Ecuador y en las dos cordilleras andinas ecuatorianas. Al norte y occidente se le conoce desde las zonas altas de la región de Imabura, cerca al límite con la provincia de Carchi en la Cordillera Occidental y hacia el sur; al norte y el oriente se le conoce desde Napo y alrededores de Cerro Antisana en la Cordillera Oriental y hacia el sur. Al sur y occidente, se le conoce desde la Cañón del Cajas, en Molleturo y hacia el norte; al sur y oriente se le conoce desde Laguna El Atillo en PN Sangay hacia el norte por la cara occidental de la Cordillera Oriental de Ecuador. Los registros de esta especie provienen de elevaciones desde los 1500 m en los alrededores de Pichincha (MEPM 263 ♀) hasta los 4300 m cercano a esta misma localidad en el Volcán Pichincha (FMNH 53295 ♀).

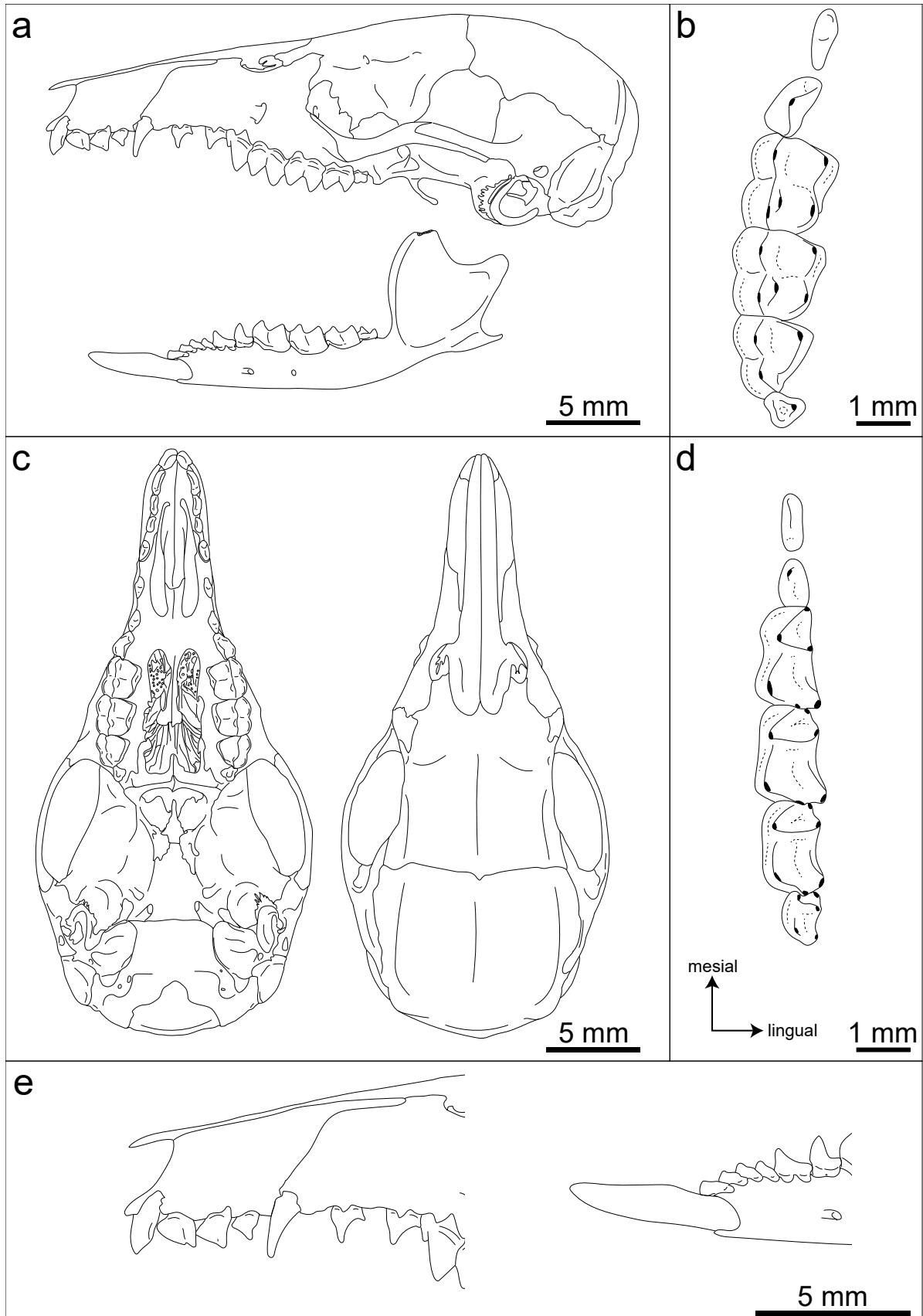


Figura 48. Esquema de *Caenolestes fuliginosus* en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dp2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 53298.

Comentarios:

Esta especie fue originalmente descrita en los alrededores del volcán Cotopaxi y abundantemente colectada en las laderas de los volcanes Pichincha, Illiniza, Antisana y Cayambe (Figura 27). Fue considerada previamente como ampliamente distribuida y con 3 subespecies, las cuales en la presente revisión fueron separadas en taxones diferentes.

Del material colectado en Ecuador, ejemplares al oriente Antisanilla (AMNH 64466-64467 ♂) parecen ser diferentes en morfología craneana, con un mayor tamaño, fuertes crestas craneales y una pequeña punta anterior en el borde lateral del foramen esfenorbital, junto con fuertes constricciones orbitales; diastema entre I4 y C ausente; proceso glenoideo del yugal robusto; y fosa glenoidea profunda, en comparación con otros ejemplares de la región clasificados aquí como *C. fuliginosus*. Además, un ejemplar de Lloa, Quito, presenta una morfología particular (NMNH-SI 513429 ♂) donde las VAC son pequeñas y con el borde del nasal sin forma dendriforme; ausencia de cíngulo lingual en M1-2; el P3 es más ancho distalmente; dentición premolar superior con diastemas muy pequeños; fosa del *m. zygomaticomandibularis* reducida (raíz del cigoma anterior), permitiendo ver la abertura de fisura orbital, lo cual no es típico en ningún otro *C. fuliginosus*; en la mandíbula presenta diastemas en la dentición y el dp2 no tiene la forma característica de *C. fuliginosus*. Estos ejemplares fueron considerados por Thomas (1920, p. 246) como “indudablemente verdaderos *C. fuliginosus*” [traducción propia] y fueron asignados (etiqueta de museo) a *C. fuliginosus*, pero debido al poco material de esta región y que las características no se conforman con la nueva diagnosis de esta especie (ni ninguna aquí analizada; pero ver *Caenolestes sangay* para comentarios de material de la región), considero estos ejemplares como *Caenolestes* sp. en el Apéndice I y los excluyo de la variación descrita para esta especie.

CAENOLESTES CENTRALIS COMB. NOV. (BUBLITZ, 1987)

Figura 49

Sinónimos:

Caenolestes fuliginosus Bublitz, 1987, partim
Caenolestes fuliginosus centralis Bublitz, 1987, partim
Caenolestes fuliginosus centralis Timm & Patterson, 2008, partim
Caenolestes fuliginosus centralis Patterson, 2015, partim
Caenolestes fuliginosus Brown, 2004, partim
Caenolestes fuliginosus Kirsch & Waller, 1979, partim
Caenolestes fuliginosus González et al. 2022, partim

Holotipo y localidad tipo:

FMNH 70825 ♂ adulto colectado por P. Hershkovitz (PH 4807) en 1951 en la localidad de Río Termales (4° 56' N, 75° 19' O), Manzales, Caldas, Colombia. A 2700 m de elevación. Tipo asignado

por Bublitz (1987) a la subespecie *C. fuliginosus centralis*.

Material referido:

Hembra, ad., 43 ejemplares: en seco como piel (UV11535, UV12035, UV2114), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64413, AMNH64416, AMNH64478, CTUA3835, FMNH69821, FMNH70821-70822, FMNH70829-70830, FMNH70852-70857, ICN11654, ICN16532, ICN16537, NMNH-SI293775, UV13307, UV15018, UV15100-15101, UV15103, UV15107, UV15109, UV15112-15113, UV15118-15119, UV15121, UV15125, UV15135, UV15137, UV3942), cráneo, mandíbula (FMNH70545), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH70824, UV15106, UV15139); hembra, subad., 5 ejemplares: en seco como piel (UV3335), en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN16535, UV13972, UV15105), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (UV13971); macho, ad., 80 ejemplares: en seco como piel (UV10989, UV11788, UV13588, UV3334, UV3369, UV9916), en seco como piel, cráneo, mandíbula (UV15128-15133), en seco como piel (ICN15151, ICN7608, ICN7609-7610, UV9917), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64414, CTUA3832, CTUA3834, CTUA4269, CTUA501, CTUA503-504, CTUA876-877, FMNH70543-70544, FMNH70827, FMNH70831-70834, FMNH70841, FMNH70843-70851, ICN11655, ICN16530-16531, ICN16533, UV13713, UV15102, UV15104, UV15110-15111, UV15114-15117, UV15122-15124, UV15126-15127, UV15136, UV15138, UV15140-15142), cráneo, mandíbula (FMNH70825, FMNH70842), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (CTUA3833, CTUA3836, CTUA502, FMNH69820, FMNH70823, FMNH70828, ICN11653, ICN7608, ICN7609, ICN7610, UV15134); macho, edad no identificable, 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (UV3333); macho, subad., 4 ejemplares: en seco como piel (UV10521, UV10988), en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN16534), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (ICN16536); sexo desconocido, ad., 3 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64415, AMNH64417), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (ICN15152).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. centralis* comb. nov. de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar en posición proximal (Figura 36e), (2) VAC presentes y formada por tres huesos, (3) diastema entre I4 y C, (4) diastema de C-dP1 más largo que diastema de dP1-dP2, (4) ausencia de cúspula anterobasal en dP2, (5) M1 rectangular en vista oclusal y de menor tamaño que M2, (6) diastemas anterior y posterior de dp2 presentes, (7) cúspula anterobasal en dp2 muy desarrollada, (8) p3 contiguo a trigónido de m1.

Descripción:

Especie de tamaño promedio mediano pero muy variable (LT: 192-261 mm, P: 13-47 g, LMC: 27,4-35 mm), machos más grandes que hembras; apariencia externa variable, presentando pelaje sedoso en tonos de gris a marrón oscuro con leve contraste ventral o gris a marrón oscuro con fuerte contraste conspicuo ventral, de color marrón claro o habano, nunca gris claro como en *C. convelatus* o *C. barborensis* comb. nov. (ver abajo). En las patas la almohadilla hipotenar está ubicada proximalmente

respecto a la 1 interdigital.

El cráneo tiene el rostro alargado y no globoso posteriormente; las VAC como descritas en *C. fuliginosus*; constricción post orbital posterior fuerte; crestas craneales ausentes o presentes, desarrolladas particularmente en ejemplares grandes (e.g., FMNH 69821 ♀); no presenta tubérculo nual; arco cigomático variable entre robusto y grácil, de ancho constante pero en ocasiones con borde posterodorsal del yugal expandiéndose hacia dorsal (Figura 49); proceso glenoideo del yugal robusto; torus post palatino robusto y recto. Foramen infraorbital abre hacia anterior y dorsal a contacto entre P3-M1; foramen suprameatal no hipertrofiado ni reducido, de aspecto lateral ovalado; fenestras incisivas, fenestras maxilopalatinas y región del basicraneo como en *C. fuliginosus*, a excepción de canal transverso presente y abriendo lateralmente y anterior en toda la muestra revisada.

La mandíbula es como en *C. fuliginosus* pero de mayor tamaño, diferente patrón de diastemas (ver abajo) y foramen retromolar presente pero reducido en tamaño.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C presente; diastemas entre C y dP1 de mayor tamaño que el diastema entre dP1 y dP2 (Tabla 12); el M4 y el torus post casi en contacto. Incisivos I2-3 con poco o sin desarrollo de cúspula posterior; I4 variable, subigual a I3 (e.g., holotipo) o triangular de menor tamaño (e.g., FMNH 70827 ♂). Los caninos con dimorfismo sexual como en *C. fuliginosus*. Los dP1 y dP2 son de forma similar, sin cúspula anterobasal, cúspide principal alta y ubicada en el tercio anterior del diente, talón desarrollado y con cúspula posterior; dP1 ligeramente menor que dP2; el P3 de gran tamaño, de ancho constante mesiodistalmente. Los M1 y M2 sin cingulo lingual; el área protoconular y metaconular de igual desarrollo en ambos molares; aspecto oclusal de M1 rectangular y M2 cuadrangular; el M3 presenta frecuentemente desarrollo del metacónulo. Otras características como en *C. fuliginosus*.

En la dentición inferior, el dp2 está separado de ui4 y p3 por sendos diastemas. El primer incisivo procumbente forma un ángulo de 180° o ligeramente menor con el eje longitudinal de la mandíbula; unicuspidales (ui1-ui4) subiguales en forma, doblados unos sobre otros hacia mesial; disminuyendo progresivamente de tamaño de ui1 a ui4. El dp2 con cúspula anterobasal muy desarrollada (Figura 49), la cúspide principal está ubicada anteriormente respecto a la corona, con un talón y cúspula posterior desarrollada; aspecto lateral del dp2 asemeja un triángulo escaleno con el cateto de menor longitud ubicado mesialmente y formando un ángulo menor a 90° con el eje mesiodistal de la corona; p3 separado de dp2 por un pequeño diastema; p3 con cúspide principal alta, cara mesial lisa y sin cúspula anterior, talón bien desarrollado; p3 contiguo al trigónido del m1. La morfología general de los molares inferiores es como en *C. fuliginosus* (ver arriba), pero hipoconúlido en m1 más grande y entocónido ubicado posterior al hipocónido tanto en m2 como en m3.

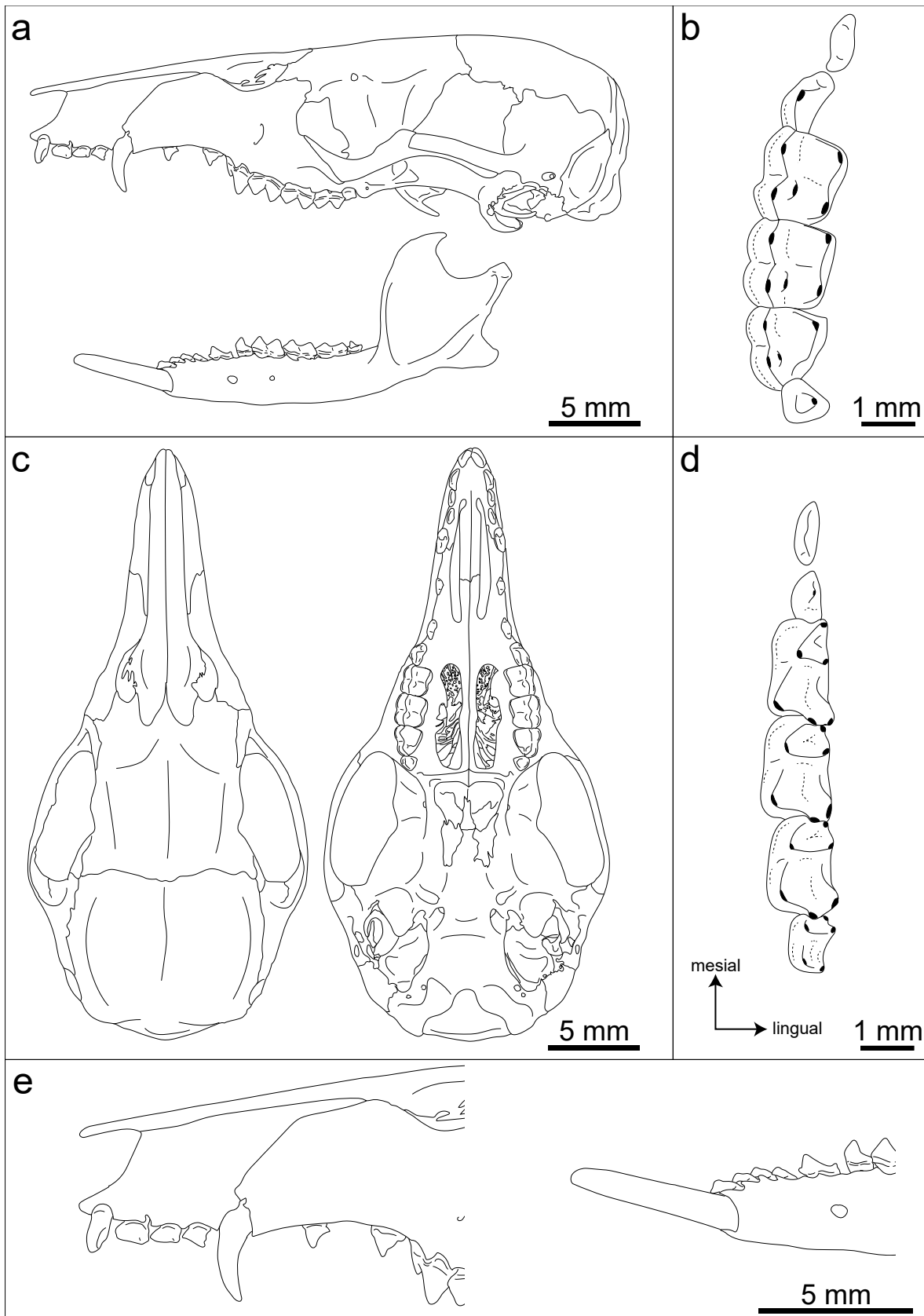


Figura 49. Esquema de *Caenolestes centralis* vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en paratipo FMNH 70828.

Comparaciones:

Caenolestes centralis comb. nov. es una especie de tamaño mediano que habita el centro y norte de la Cordillera Central de Colombia, en localidades cercanas donde se ha colectado a *C. sp. nov. 1* "frontino", *C. sp. nov. 2* "belmira" y *C. barbarensis* comb. nov.

De *C. sp. nov. 1* "frontino" se diferencia por (estado del carácter para *C. centralis* comb. nov. entre paréntesis) ubicación del metacónulo en M2 (en línea con la StC+D); sección transversal del P3 (no más ancho en región distal); forma del dp2 (cúspide anterobasal del dp2 desarrollada).

De *C. sp. nov. 2* "belmira" se diferencia por el tamaño (más grande en general); aspecto del cráneo (no globoso); forma de los nasales (no inflados); patrón de diastemas en dentición superior (C-dP1 de mayor tamaño que dP1-dP2); foramen suprimeatal (menor tamaño); tamaño y forma de M1 respecto a M2 (M1 menor tamaño y más rectangular que M2).

De *C. barbarensis* comb. nov. se diferencia por el contraste en coloración entre dorso y vientre (no llega hasta la garganta); posición de almohadilla hipotenar en patas (ubicación proximal); las VAC (presentes y formadas por 3 huesos); foramen suprimeatal (no hipertrofiado); cúspula anterobasal del dp2 (presente); diastemas entre ui4-dp2-p3 (presentes); p3-m1 (talón de p3 no parcialmente bajo trigónido de m1).

Distribución:

Especie restringida a latitudes medias de Colombia hacia el norte, a lo largo de la Cordillera Central. Al norte y occidente, se le conoce desde las zonas altas del Alto San Miguel al sur de Medellín, Antioquia, en la cara occidental de la Cordillera Central; al norte y oriente se le conoce desde el Páramo de Las Palomas en Medellín, en la cara oriental de la Cordillera Central. Al sur, se le conoce desde la región de San Agustín, Huila, de individuos colectados en ambas caras de la Cordillera Central. Los registros de esta especie provienen de elevaciones desde los 2000 m en su extremo sur en San Agustín, hasta los 4000 m en los alrededores del Parque Nacional Natural (PNN) Los Nevados en la zona norte de su distribución, en Tolima.

Comentarios:

Ejemplares colectados en la Cordillera Occidental de Colombia en las localidades de Munchique (FMNH 89566 ♂) y Farallones (UV 9918 ♀ juv.) han sido asignados a esta especie, antes considerada como subespecie (Brown, 2004; Bublitz, 1987; Rojas-Díaz et al., 2012). La revisión de UV 9918, evidencia que este ejemplar es un juvenil, por lo que no sigo la asignación a este taxa y lo separo en el Apéndice I como *Caenolestes* sp. De manera similar, FMNH 89566 es un individuo adulto con gran desgaste dentario que se diferencia de *C. centralis* comb. nov. por una reducción mayor del I4; M1-M2 no rectangulares y subiguales en forma y tamaño; M4 separado de torus post palatino; incisivo procumbente con ángulo menor a 180° respecto al cuerpo de la mandíbula; dp2 sin cúspula anterobasal y sin diastema con p3; p3 con talón parcialmente bajo trigónido de m1. Por otro lado, comparte características como VAC presentes y formadas por tres huesos; patrón de diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2; forma y tamaño del foramen suprimeatal. Debido a que es un solo individuo y

presenta tanto diferencias como similitudes, lo he asignado a *Caenolestes* sp. en el Apéndice I hasta que nuevo material esté disponible y se pueda definir si esta especie ocupa la Cordillera Occidental de Colombia.

CAENOLESTES OBSCURUS (THOMAS, 1895)

Figura 50

Sinónimos:

Caenolestes obscurus Thomas, 1895, p. 367

Caenolestes obscurus Dederer, 1909, p. 615, 616

Caenolestes obscurus Gregory, 1910, p. 209

Coenolestes obscurus [sic] Thomas, 1920, p. 246, mala escritura

Caenolestes obscurus Lonnberg, 1921, p. 73

Caenolestes fuliginosus obscurus Timm & Patterson, 2008

Caenolestes fuliginosus obscurus Patterson, 2015

Holotipo y localidad tipo:

BMNH 96.1.7.1 ♂ [non vidi] colectado G. D. Child el 7 de mayo de 1985 de la localidad La Selva (4° 33' 48" N, 74° 5' 42" O), Bogotá, Colombia. A 2650 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 18 ejemplares: en seco como piel (UV8218-8219, UV8224-8226), en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN4651), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH70882-70890, UV8220), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (ICN19701); macho, ad., 18 ejemplares: en seco como piel (UV8211-8217, UV8221, UV8222-8223), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH10559/12149, FMNH70876-70878, FMNH70880-70881), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (ICN19765, ICN21650).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. obscurus* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar en posición proximal; (2) VAC muy cerradas y en ocasiones solo formadas por maxilar y nasal; (3) espina posterodorsal del premaxilar pequeña, (4) diastema de C-dP1 menor o igual largo que diastema dP1-dP2, (5) I4 triangular, más pequeño que I3 y separado de C, (6) paracono en M1 saliente lingualmente comparado con metacónulo; (7) M1 rectangular y M2 cuadrado; (8) dp2 con cúspula anterobasal y separado de ui4 y p3; (9) talón de p3 no parcialmente bajo trigónido de m1, (10) entocónido ubicado posterior al hipocónido en m2 y m3.

Descripción:

La descripción original de esta especie fue más amplia comparada con la de *C. fuliginosus* (Thomas, 1895). Sin embargo, en esta Thomas mencionó que haría una descripción ampliada de la muestra, la cual fue publicada 25 años más tarde (Thomas, 1920). En esta ampliación, el autor usó muestras de

diferentes poblaciones, incluidas las del Páramo de Tamá, aquí identificadas como un especie diferente (*Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza"). Por lo tanto, la descripción ampliada combina características de estos taxones y no resulta exclusiva de *C. obscurus*. Para aclarar esto, se presenta una descripción ampliada de esta especie y se compara con *C. sp. nov. 3 "chingaza"* en la sección correspondiente.

Especie de tamaño grande (LT: 204-265 mm, P: 16,4-36,5 g, LMC: 28,1-33,8), de pelaje oscuro y opaco en tonos de marrón en toda su extensión, con contraste ventral leve o ausente entre dorsal y ventral. En las patas, la almohadilla hipotenar está ubicada proximalmente respecto a la 1 interdigital. El cráneo es de rostro alargado y poco globoso en posterior; las VAC son pequeñas o ausentes (mencionado por Thomas, 1920); cuando están presentes frecuentemente solo el maxilar y nasal participan de estas (e.g., FMNH 70878 ♂); el borde nasal de las VAC puede presentar estructuras dendriformes; algunos ejemplares presentan un leve abultamiento en los nasales (FMNH 70876 ♂); constricciones postorbitales muy fuertes; crestas craneales (nucales y temporales) desarrolladas; región occipital poco globosa y sin tubérculo nugal en forámen mágnum; arco cigomático delgado de altura constante; proceso glenoideo del yugal pequeño comparado; torus post palatino de aspecto ventral recto y robusto; foramen infraorbitario abre hacia anterior, ubicado dorsal a contacto P3-M1; foramen suprameatal pequeño, redondo u ovalado; fenestras incisivas como en *C. fuliginosus*, aunque algunos ejemplares (FMNH 70880 ♂) presentan en el septum entre estas fenestras un contacto entre praxilar y maxilar recto y no en "v"; fenestras maxilopalatinas muy grandes anteriormente, casi en contacto con M1; otros caracteres de la región basicraneal como en *C. fuliginosus*.

Mandíbula grácil similar a *C. centralis* comb. nov., con proceso coronoides grande.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C presente; diastema de C-dP1 menor o subigual a diastema dP1-dP2 (Tabla 12); borde maxilar del diastema dP1-dP2 frecuentemente curvo; sin diastemas entre dP2-M4. Incisivo I2 en ocasiones con cúspula posterior diferenciada (e.g., FMNH 70888 ♀) pero comúnmente ausente; I3 sin cúspula posterior; I4 pequeño comparado con I3 y de forma triangular. Los caninos con dimorfismo sexual en forma y tamaño; machos con canino de aspecto transversal cónico muy grandes y alargados; hembras con caninos pequeños y de aspecto transversal alargado mesiodistalmente. Los dP1 y dP2 como en *C. fuliginosus*, subiguales en forma y tamaño entre si; sin cúspula anterobasal desarrollada; el P3 es ligeramente más ancho distal que mesialmente. El M1 tiene mayor desarrollo lingual del paracono comparado con el metacónulo del mismo (i.e., más saliente lingualmente); en M2 paracono y metacónulo con desarrollo subigual; M1 más pequeño y rectangular que M2; M1 puede presentar un cíngulo lingual leve, M2 sin cíngulo lingual; M1 con hipoflexo más desarrollado que M2; M3 triangular con poco desarrollo del metacónulo; M4 menos reducido que en otras especies del género.

En la dentición inferior, presenta diastemas entre ui4 y dp2 y p3, y en ocasiones el ui4 está ligeramente separado de ui3 por un pequeño diastema (e.g., FMNH 70885 ♀). El primer incisivo procumbente está en un ángulo ligeramente menor a 180° respecto al cuerpo de la mandíbula; tres

primeros unicuspidales (ui1-ui3) doblados hacia mesial y subiguales en forma y tamaño; ui4 frecuentemente neomórfico, menos doblado hacia mesial, más vertical y de menor tamaño que ui precedentes (e.g., FMNH 70881 ♂, FMNH 70877 ♂, FMNH 70887 ♀); dp2 con cúspula anterobasal desarrollada, como en *C. centralis* comb. nov.; p3 alto, con talón desarrollado, contiguo o parcialmente bajo trigónido del m1; cíngulo lingual en m2-m3 muy pequeño, entocónido posterior a hipocónido en m2-m3; otras características como en *C. fuliginosus*.

Comparaciones:

Caenolestes obscurus es una especie relativamente grande que habita la Cordillera Oriental de Colombia, en localidades cercanas solamente a *C. sp. nov.* 3 "chingaza". De esta, se diferencia por las siguientes características (estado del carácter para *C. obscurus* entre paréntesis): las VAC (ausentes o muy pequeñas con poca participación del frontal); proceso glenoideo del yugal (grácil); patrón de diastemas post caninos (diastema C-dP1 < dP1-dP2); forma del M1 (rectangular, con paracono saliente lingualmente respecto a metacónulo); tamaño del M4 (no particularmente reducido); torus post palatino (recto y robusto); forma del dp2 (mayor desarrollo de la cúspide anterobasal); y talón del p3 (mayormente contiguo a trigónido de m1).

Debido a que su límite sur de distribución es desconocido, las siguientes características separan a *C. obscurus* de *C. centralis* comb. nov.: las VAC (ausentes o muy pequeñas con poca participación del frontal); proceso glenoideo del yugal (grácil); patrón de diastemas post caninos (diastema C-dP1 < dP1-dP2); forma del M1 (rectangular, con paracono saliente lingualmente respecto a metacónulo).

Distribución:

Especie conocida solamente de la cara occidental de la Cordillera Oriental de Colombia, de los alrededores de Bogotá. Al norte, se le conoce desde la localidad de Salitre Medio en la Reserva Passiflora, Bogotá. Al sur, se le conoce desde la localidad de San Miguel de Sibaté, Soaca. Los registros de esta especie provienen de elevaciones desde los 2700 m en la localidad de San Miguel de Sibaté en Soaca (UV 8211 ♂) a los 3340 m en la localidad de El Verión Alto (ICN 19765 ♂).

Comentarios:

De la descripción original (Thomas, 1895) y posteriores comentarios al respecto (Thomas, 1920) es poco lo que se puede conocer de la localidad tipo de la especie. Sin embargo, Thomas menciona que el ejemplar tipo tiene VAC casi cerradas y fuerte dimorfismo sexual (Thomas, 1920; p. 247):

“...that it is distinguished from both the other members of the family by the anteorbital vacuities being filled in with bone. In the young specimen, the type, there is still a narrow unossified cleft between the outer corners of the nasals and the maxillae, but in the adult specimen even this is almost completely closed up.

The very great sexual difference in size between our two adult specimens of Coenolestes obscurus [sic] is noteworthy (male skull 36.3, female 32.5)...”

Lo cual coincide con las características diagnósticas que agrupan los ejemplares aquí designados como *C. obscurus* y al material tipo.

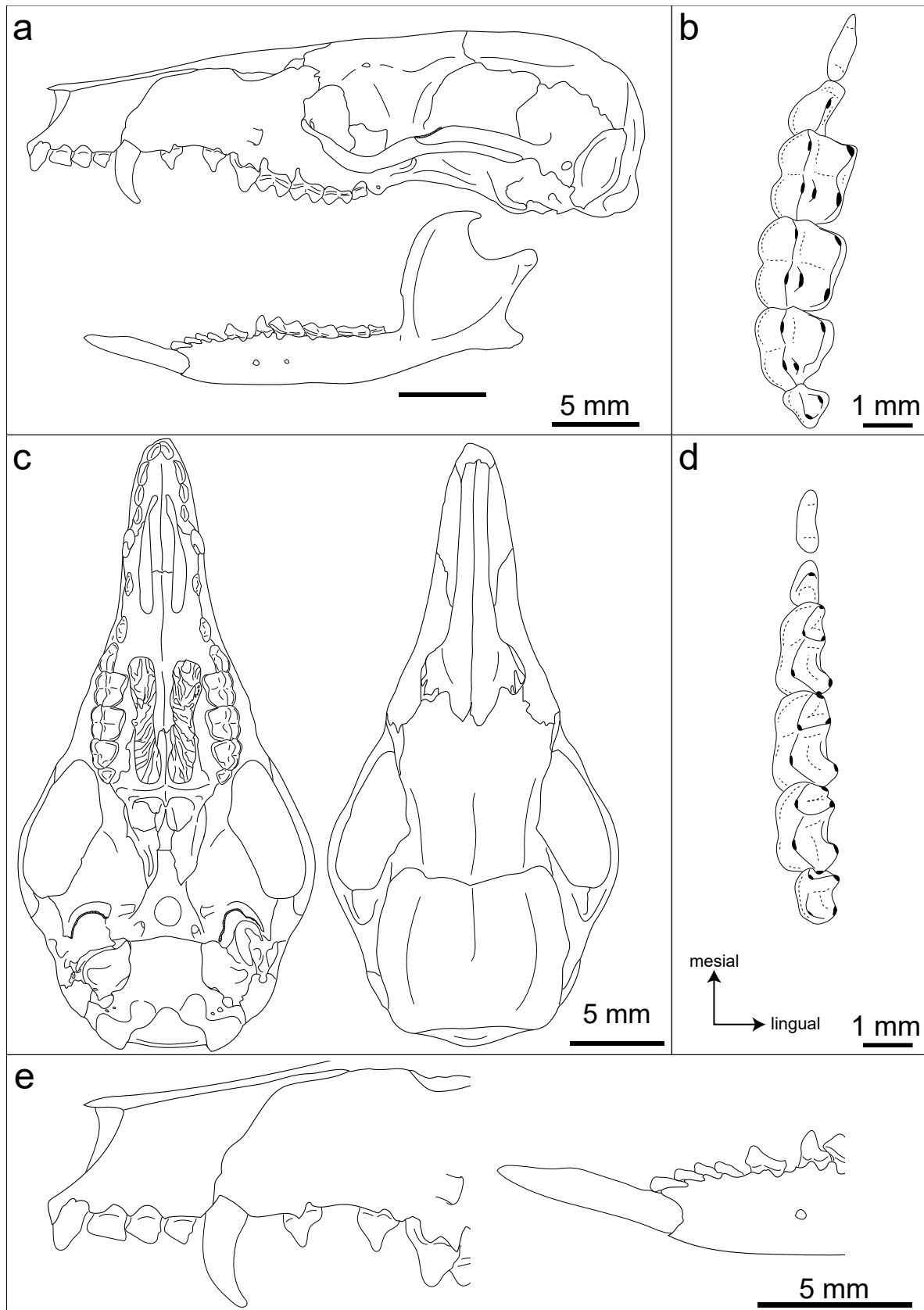


Figura 50. Esquema de *Caenolestes obscurus* en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 70880 ♀, excepto dentición en FMNH 70882 ♀.

CAENOLESTES SP. NOV. 3 "CHINGAZA"

Figura 51

Sinónimos:

Coenolestes obscurus [sic] Thomas, 1920, [nec *Caenolestes obscurus* Thomas, 1895]

Caenolestes obscurus Osgood, 1921

Caenolestes fuliginosus Bublitz, 1987, partim.

Caenolestes fuliginosus obscurus Bublitz, 1987, partim.

Caenolestes fuliginosus López-Arévalo et al. (1993)

Caenolestes fuliginosus Timm & Patterson, 2008, partim.

Caenolestes fuliginosus obscurus Timm & Patterson, 2008, partim.

Caenolestes fuliginosus Patterson, 2015, partim

Caenolestes fuliginosus obscurus Patterson, 2015, partim

Caenolestes fuliginosus Brown, 2004, partim

Etimología:

Latinización del apellido Osgood, en honor a Wilfred Hudson Osgood por sus contribuciones al grupo, entre las cuales su monografía, piedra angular en el entendimiento de la morfología y anatomía de este grupo, fue basada en ejemplares de esta especie, antes considerada como *Caenolestes obscurus*.

Holotipo y localidad tipo:

FMNH 70862 ♂ colectado por P. Hershkovitz (PH 6391) en 1952 de la localidad Río Balcones (4° 39' 36" N, 73° 32' 59" O), Gachalá, Cundinamarca, Colombia. A 2357 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 10 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH18598, FMNH18601, FMNH18605, FMNH70872-70875, ICN10992), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH18604, FMNH70871); macho, ad., 23 ejemplares: en seco como piel (ICN10989, ICN11118), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH18600, FMNH18603, FMNH70862-70868, FMNH70870, ICN10989, ICN10991, ICN11117, NMNH-SI240286, NMNH-SI418564), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH18599, FMNH18602, FMNH70860, FMNH70861, ICN10990, ICN10994); macho, sin información de edad, 2 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN11118), en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN11113); macho, subad., 5 ejemplares: en seco como piel (ICN10990, ICN10994), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH70858-70859, FMNH92299); sexo desconocido, ad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN19565).

Diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. sp. nov. 3 "chingaza"* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar posicionada proximal respecto a 1 interdigital; (2) VAC presentes y formadas por maxilar, nasal y frontal; (3) proceso glenoideo del yugal robusto; (4)

foramen suprameatal no reducido; (5) machos con cóndilos occipitales proyectados posteriormente; (6) torus post palatino grácil; (7) diastema entre I4 y C presente; (8) diastema entre C-dP1 subigual a diastema entre dP1-dP2; (9) dP2 ligeramente separado de P3; (10) M1 y M2 cuadrangulares y similares en tamaño; (11) M4 muy reducido; (12) dp2 con cúspula anterobasal desarrollada y separado del p3; (13) talón del p3 parcialmente bajo el trigónido del m1.

Descripción:

Especie relativamente grande (LT: 209-262mm, P: ~35 g; LMC: 30,22-34,9 mm) con pelaje opaco y oscuro en tonos grisáceos a marrones en todo el pelaje, sin contraste entre vientre y dorso. En las patas, la almohadilla hipotenar está ubicada proximalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado con la región posterior no globosa; las VAC están presentes, son grandes y formadas por los huesos maxilar, nasal y frontal; el borde del nasal puede ser dendriforme; espina posterodorsal del premaxilar larga; constricciones post orbitales variables pudiendo ser profunda en forma de “U” (FMNH 70862 ♂) a casi ausente (FMNH 70871 ♀); crestas temporales variables desde ligeramente marcadas o ausentes; en general, la cresta nucal está presente; en la región occipital, los machos presentan un cóndilo occipital saliente hacia posterior en vista ventral o lateral (Figura 32); tubérculo nucal presente o ausente; arco cigomático de altura constante en toda su extensión; proceso glenoide del yugal relativamente robusto; torus post palatino grácil y recto o curvo en aspecto ventral. Foramen infraorbitario abre hacia anterior, dorsal a contacto P3-M1; foramen suprameatal de desarrollo moderado, de aspecto lateral redondo a ovalado; fenestras incisivas largas hasta o posterior a la cara mesial del dP2, más anchas posteriormente; fenestras maxilopalatinas grandes ocupando la región posterior del paladar, frecuentemente delgadas (separadas de la línea molar). Otras características del basicráneo en vista ventral como en *C. fuliginosus* y el género.

La mandíbula es grácil, de altura máxima relativamente constante entre p3-m4; con un proceso coronoides particularmente alto y vertical, con su cresta anterior perpendicular al eje longitudinal del cuerpo mandibular; fosa masetérica profunda; base del proceso angular muy amplia. Forámenes mentionianos como en *C. fuliginosus*; foramen retromandibular normalmente ausente o muy reducido. En la dentición superior, presenta diastemas entre I4 y C; el diastema entre C-dP1 es subigual en tamaño que diastema de dP1-dP2. Los incisivos I2-4 no presentan desarrollo de la cúspide posterior teniendo el borde apical mayormente liso; el I4 está reducido respecto a I3 y de aspecto triangular. Los caninos presentan dimorfismo siendo cónicos, delgados y alargados en machos, y de sección transversal ovalada, menos largos y en ocasiones ensanchados mesiodistalmente en la base (FMNH 70873 ♀, FMNH 70874 ♀) en hembras. Los premolares dP1 son ligeramente más pequeños que dP2, con la cúspide principal ubicada más mesialmente en la corona que dP2; dP1 y dP2 no presentan cúspula anterobasal; dP2 con cúspide más central que dP1, y separado por un pequeño diastema de P3; P3 grande, ligeramente más ancho en distal que en mesial. Los molares M1-M2 de aspecto oclusal cuadrangular, subigual en tamaño con área metaconular más pequeña que área protoconular, especialmente en M2; M1 puede presentar cingulo lingual pequeño; en M2, el hipoflexo es más recto

que en M1; el M4 es circular y reducido (Figura 32).

En la dentición inferior, el dp2 está separado de ui4 y p3 por sendos diastemas, aunque el diastema entre ui4-dp2 puede estar ausente en FMNH 70874 ♀. El primer incisivo procumbente está orientado hacia dorsal, formando un ángulo menor a 180° respecto al eje longitudinal de la mandíbula; unicuspidales ui1-3 con forma típica en *Caenolestes*, doblados hacia mesial; ui4 con corona más vertical comparativamente; el dp2 presenta una cúspide anterobasal pequeña, con talónido largo y cúspula posterior desarrollada; el p3 es alto, con la cara mesial curva, talónido desarrollado y parcialmente bajo el trigónido del m1. Los molares m1-m3 presentan cíngulo anterobasal desarrollado y largo; en m1-m2, el metacónido está ligeramente posterior a protocónido, y en algunos incluso en m3 (NMNH-SI 18564 ♂); en m2 el paracónido es relativamente grande y lejano al metacónido, dentro de la variación del género; el entocónido está ligeramente posterior a hipocónido en m2-m3; el m4 con entocónido desarrollado. Otras características como en *C. fuliginosus*.

Comparaciones:

Caenolestes sp. nov. 3 "chingaza" es una especie relativamente grande que habita el norte de la Cordillera Oriental de Colombia y extremo occidental de la Cordillera de los Andes de Venezuela. En su extremo de distribución sur se le conoce de localidades cercanas a *C. obscurus*. De esta especie, se diferencia por las siguientes características (estado del carácter para *C.* sp. nov. 3 "chingaza" entre paréntesis): las VAC (presentes, grandes y formadas por tres huesos); proceso glenoideo de yugal (robusto); condilos occipitales en machos (se proyectan hacia posterior en vista lateral y ventral); dP2 (separado por pequeño espacio de P3); M1 y protocono y metacónulo en M1 (subigual a M2 y desarrollo subigual de protocono y metacónulo); torus post palatino (grácil); talón del p3 (parcialmente bajo trigónido de m1); metacónido y protocónido en m1-m2 (metacónido posterior); paracónido en m2 (relativamente grande y distante a metacónido).

Distribución:

Especie conocida de la Cordillera Oriental en Colombia y occidente de la Cordillera andina en Venezuela. Al norte, se le conoce desde la localidad de Páramo de Tamá en Colombia y Venezuela, en elevaciones entre 2400 a 3300 m (NMNH-SI 18564 ♂, NMNH-SI 240286 ♂). Al sur, se le conoce desde la localidad de PNN Chingaza y Reserva Biológica Carpanta a 2400 m (e.g., ICN 19565, ICN 10990 ♂). Los registros de esta especie provienen de elevaciones entre los 2100 m en Boyacá, Colombia (FMNH 92299 ♂) y los 3300 m en el Páramo de Tamá, límite entre Colombia y Venezuela (e.g., FMNH 18598 ♂).

Comentarios:

Al sur occidente del extremo de la distribución conocida para esta especie, se encuentra la localidad tipo para la especie *C. obscurus*. Estas especies presentan un solapamiento en el rango de elevaciones a las que se han registrado (2700 a 3400 m). Sin embargo, del material revisado no encontré ejemplares que cumplan con la diagnosis de *C. obscurus* de las localidades donde se colectó *C.* sp. nov. 3 "chingaza", por lo que es probable que no ocurran de manera simpátrica estas especies.

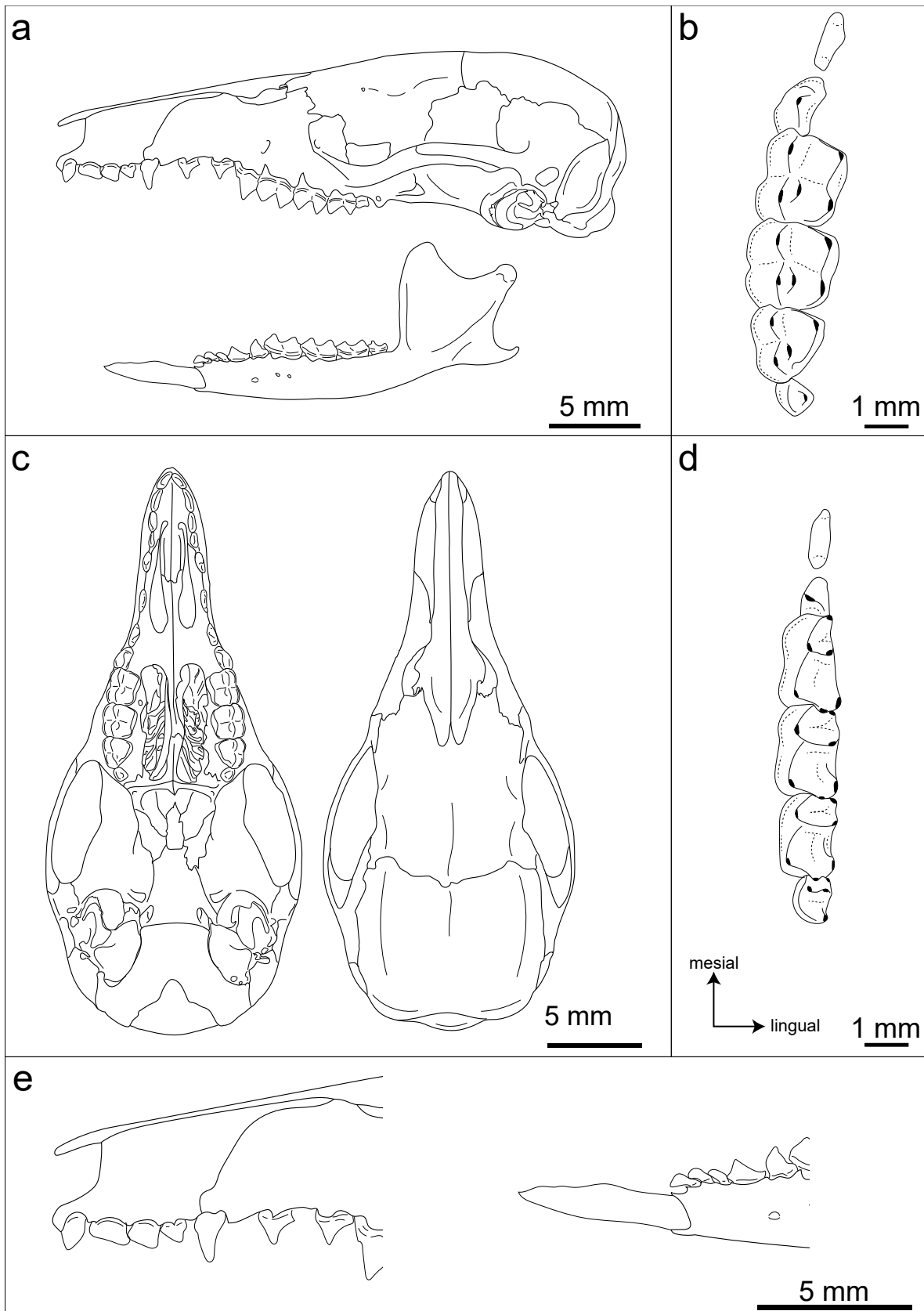


Figura 51. Esquema de *Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza" sp. nov. 3 "chingaza" vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 70874 ♀.

CAENOLESTES SP. NOV. 1 "FRONTINO".

Figura 52

Sinónimos:

Caenolestes fuliginosus Bublitz, 1987, partim, p. 72
Caenolestes fuliginosus Brown, 2004, partim
Caenolestes fuliginosus centralis Bublitz, 1987, partim, p. 77
Caenolestes fuliginosus centralis Timm & Patterson, 2007, partim, p.
Caenolestes fuliginosus centralis Patterson, 2015, p.

Etimología:

Gentilicio de la localidad donde fue colectado el material tipo y, al parecer, se encuentra restringida la especie: Páramo de Frontino, Antioquia, Colombia.

Holotipo y localidad tipo:

FMNH 70835 ♂ colectado por P. Hershkovitz (PH 7961) en 1951 de la localidad de Páramo de Frontino (6° 27' 35,9" N, 76° 3' 36" O), Antioquia, Colombia. A 3300 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 2 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH70839, FMNH70840); macho, ad., 4 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH70835, FMNH70836, FMNH70837, FMNH70838)

Diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. sp. nov. 1 "frontino"* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar en posición proximal; (2) VAC presentes y formada por tres huesos; (3) foramen suprameatal desarrollado de aspecto redondo; (4) diastema entre I4 y C; (5) diastema de C-dP1 mayor que diastema dP1-dP2; (6) P3 más ancho distalmente y con cúspula anterobasal lingual respecto a cúspide principal; (7) M1-M2 cuadrangular y subiguales en tamaño oclusal; (8) metacónulo en M2 distalmente desplazado respecto a StC+D; (9) primer unicuspidal inferior (ui1) más grande que ui2-4; (10) dp2 sin cúspula anterobasal y separado de ui4.

Descripción:

Especie relativamente grande (LT: 230-258 mm, P: sin datos; LMC:29,4-32,1-mm), pelaje marrón a gris oscuro con leve contraste entre dorsal y ventral, como en *C. centralis* comb. nov.. En las patas, la almohadilla hipotenar está ubicada proximalmente respecto a la I interdigital.

El cráneo es de rostro alargado y poco globoso en posterior; las VAC están presentes y formadas por los huesos maxilar, frontal y nasal; el borde nasal de las VAC frecuentemente dendriforme; nasales ligeramente inflados; constricciones post orbitales profundas; crestas craneales normalmente presentes; la región occipital suele ser más saliente hacia posterior en su región dorsal; no presenta tubérculo nugal; arco cigomático robusto de alto constante en su extensión; proceso glenoide del

yugal robusto; espina posterodorsal del premaxilar relativamente grande; torus post palatino robusto y mayormente recto en aspecto ventral. Foramen infraorbitario abre hacia anterior, dorsal a contacto P3-M1; foramen suprameatal de tamaño moderado de aspecto lateral redondo; fenestras incisivas largas que alcanzan dP2 y cóncavas medialmente; fenestras maxilopalatinas grandes y ocupando la mayoría del paladar posterior, en ocasiones llegando hasta nivel de la cara mesial de P3; otras características del basicráneo en región ventral como en el género y *C. fuliginosus*.

Mandíbula como en otros *Caenolestes*, aspecto grácil, proceso coronoides alto, muesca mandibular amplia; proceso angular con base (proximal) amplia; línea masetérica grande; cuerpo de la mandíbula más alto entre p3-m2. Forámenes mentonianos presentes, el anterior más grande que el posterior; foramen retromolar presente, pequeño y ovalado.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C presente; diastema de C-dP1 mayor que diastema dP1-dP2 (Tabla 12); sin diastemas entre dP2-M4. Incisivos I2-4 presentan cúspide posterior desarrollada; I4 subigual en forma a I3 pero de menor tamaño; el ejemplar FMNH 70836 ♂ presenta un I4 anómalo con un crecimiento extra en su cara distal en forma de bastón; caninos grandes y curvos (pero no como en otras especies como *C. obscurus*), pero es debido a que la muestra estudiada solo incluye machos, se desconoce si presenta dimorfismo sexual; dP1 y dP2 subiguales en tamaño, dP1 con cúspide principal ubicada más mesialmente (i.e., talón más largo) que dP2 con cúspide principal más central respecto a la corona; P3 grande y más ancho en su cara distal, con la cúspula anterobasal desplazada hacia lingual; M1 y M2 presentan superficies oclusales cuadrangulares y subiguales, sin desarrollo del cíngulo lingual; metacónulo en M2 desplazado distalmente respecto a StC+D, por cuenta de una crista premetaconular alargada y una menor altura de la región metaconular que la protoconular; cúspide estilar StB ligeramente más larga (mesiodistal) que StC+D en M1-M2; en M3 el protocono frecuentemente puntiagudo (ángulo entre pre- y postprotocrista pequeño) de uno de los especímenes (e.g., FMNH 70834 ♂, FMNH 70837 ♂) presenta un fuerte desarrollo lingual; metacónulo de M3 de desarrollo variable como en *C. fuliginosus*; M4 reducido, con protocono desarrollado.

En la dentición inferior, el dp2 está separado del ui4 por un pequeño diastema, y solo en FMNH 70838 ♂, el dp2 también está separado de p3. El primer incisivo procumbente, con ángulo de 180° o ligeramente menor respecto al cuerpo de la mandíbula; forma de los unicuspidales como en los demás *Caenolestes*; primer unicuspidal (ui1) más grande que los demás; el dp2 sin cúspula anterobasal, con talónido largo y cúspula posterior desarrollada; el p3 es alto y con talónido pequeño, contiguo al trigónido del m1; los molares inferiores presentan fuerte desarrollo del cíngulo anterobasal, el cual es largo en m1-m3; corona de los molares relativamente baja (i.e., cíngulo anterobasal en contacto con cuerpo de la mandíbula); cíngulo lingual poco desarrollado en m1 y m2, pero desarrollado en m3; paracónido en m2-m3 grande comparado a otros *Caenolestes*; entocónido en m2 ubicado posterior a hipocónido pero transversal en m3; m4 con entocónido grande.

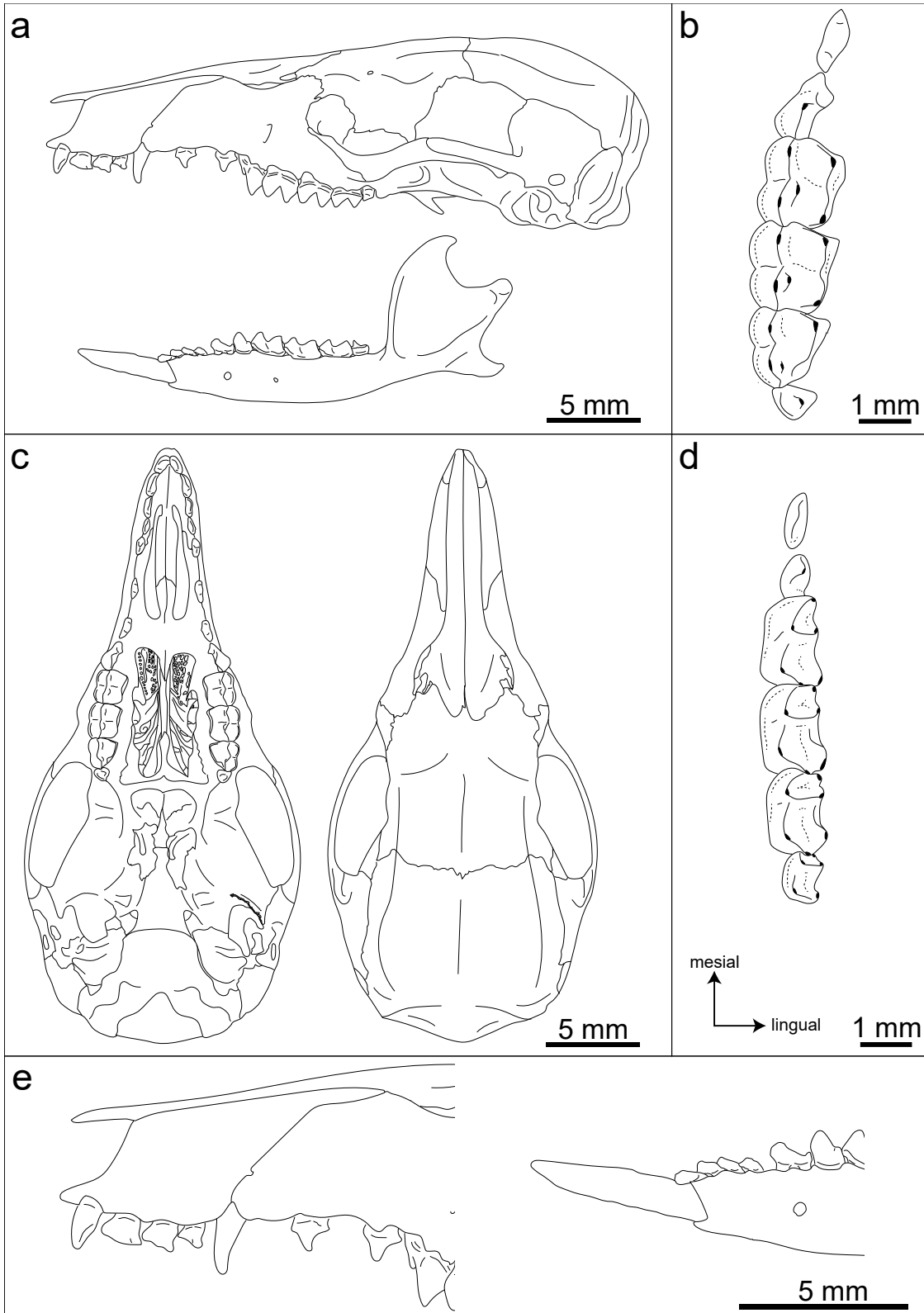


Figura 52. Esquema de *Caenolestes* sp. nov. 1 "frontino" sp. nov. 1 "frontino" en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 70836, excepto b y d en holotipo FMNH 70835.

Comparaciones:

Caenolestes sp. nov. 1 "frontino" es una especie relativamente grande que habita el norte de Colombia, conocida solamente de la localidad tipo, la cual es cercana a la localidad tipo de *C. barbarensis* comb. nov. y *C.* sp. nov. 2 "belmira". De ambas difiere por (estado del carácter para *C.* sp. nov. 1 "frontino" entre paréntesis) las características únicas dentro de *Caenolestes* de la posición de la cúspula anterobasal en P3 (desplazada lingualmente) y del metacónulo en M2 (desplazada distalmente respecto a StC+D). Además, de *C. barbarensis* comb. nov. se diferencia por los siguientes caracteres: almohadilla hipotenar trasera (ubicación proximal a 1 interdigital); pelaje (contraste leve y en tonos de marrón); las VAC (presentes y formadas por tres huesos); foramen suprimeatal (tamaño moderado y redondo); diastemas en dentición superior (I4 y C separados). De *C.* sp. nov. 2 "belmira" se diferencia por el tamaño (mayor tamaño, ver Tabla 6 y Figura 29); tamaños de diastemas post caninos ($C-dP1 > que dP1-dP2$); P3 (más ancho distalmente).

Debido a que se desconoce los límites de su distribución, presento comparación además con *C. centralis* comb. nov., especie similar morfológicamente y cercana geográficamente. De esta, se diferencia por forma y tamaño de M1 y M2 (cuadrangulares y subiguales en tamaño); metacónulo de M2 (ubicado distal respecto a StC+D); P3 (más ancho en su cara distal y cúspula anterobasal lingualmente desplazada); forma del dp2 (ausencia de cúspide anterobasal); dp2-p3 (sin diastema).

Distribución:

Especie conocida únicamente alrededor de la localidad de Páramo de Frontino en Antioquia, en la zona perteneciente al municipio de Urrao, Colombia. Esta especie ocurre a elevaciones altas entre los 3000 y los 3300 m. Al norte limita con la localidad más noroccidental de *C.* sp. nov. 2 "belmira" y al suroriente con la localidad más al norte conocida de *C. barbarensis* comb. nov., por lo que no se sabe si su distribución está restringida a esta única localidad o si ocurre en la cara occidental de esta cordillera.

CAENOLESTES SP. NOV. 2 "BELMIRA"

Figura 53

Etimología: Gentilicio de la localidad tipo donde la especie fue colectada y en la que, al parecer, se encuentra restringida: Páramo de Belmira, Antioquia, Colombia.

Holotipo y localidad tipo:

CTUA 1005 ♀ colectado por Sergio Solari (SS 2759) en 2010 de la localidad de Páramo de Belmira (6° 37' 58,8" N, 75° 39' 35,9" O) Antioquia, Colombia. A 3200 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 4 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (CTUA4939, CTUA1003, CTUA826), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (CTUA1005); macho, ad., 5 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (CTUA1002, CTUA1004, CTUA827), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (CTUA3324, CTUA4107).

Diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. sp. nov.* 2 "belmira" de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar plantar en posición proximal (como en Figura 36e-f); (2) VAC presentes y formada por tres huesos; (3) foramen suprameatal de tamaño moderado y redondo; (4) nasales inflados; (5) diastema entre C-dP1 de menor tamaño que diastema dP1-dP2; (6) P3 más ancho distalmente; (7) ui1 más grande que ui2-4; (8) dp2 sin cúspula anterobasal.

Descripción:

Especie relativamente pequeña (LT: 198-227 mm, P: 13,5-29 g, LMC: 27-32 mm), pelaje sedoso, en tonos de marrón a gris oscuro con leve o sin contraste entre coloración dorsoventral. Almohadilla hipotenar trasera esta ubicada proximalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado y globoso en posterior; nasales inflados; VAC abiertas y formadas por maxilar, nasal y frontal; borde nasal de las VAC frecuentemente dendriforme; constricciones post orbitales poco desarrolladas; cresta lambdoidea en machos más desarrollada que en hembras, excepto en CTUA 1004 ♂; bulas auditivas globosas en vista lateral; arco cigomático variable, relativamente robusto comparado con adultos de otras especies del mismo tamaño (e.g., *C. fuliginosus*); torus post palatino ligeramente curvado hacia posterior. Foramen infraorbital abre hacia anterior; foramen suprameatal de tamaño moderado, aspecto lateral redondo; fenestras incisivas particularmente grandes y anchas en su región posterior, llegan hasta borde mesial de dP1; fenestras maxilopalatinas relativamente cortas, con su borde anterior en línea con el contacto entre P3-M1; fenestras piriforme y foramen oval relativamente pequeños; canal transverso frecuentemente con forámenes adicionales en el surco que dirige su contenido; otras características del basicráneo posterior y ventral como en *C. fuliginosus* y el género.

La mandíbula es grácil; en el cuerpo mandibular, la altura máxima es casi constante entre p3-m4; el coronoides se orienta a 90° aproximadamente respecto al cuerpo mandibular; ramus con fosa masetérica profunda y línea mandibular engrosada; proceso angular largo como en otros *Caenolestes*. Forámenes mentonianos en general dos, con el anterior de mayor tamaño; foramen retomolar frecuentemente presente (e.g., CTUA 4107 ♂).

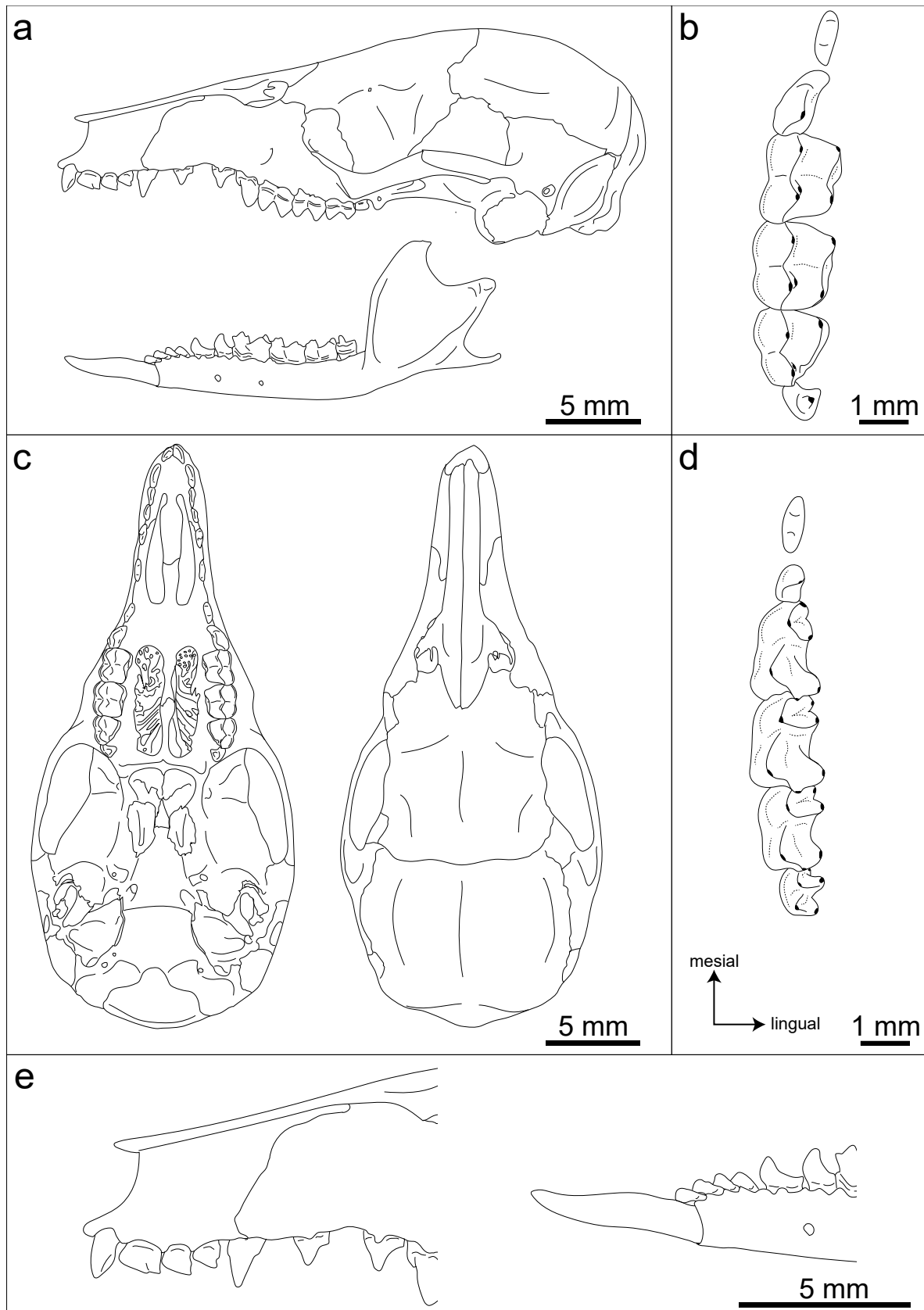


Figura 53. Esquema de *Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira" en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior DP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en CTUA 826, excepto b y d basado en CTUA 4939.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C presente, más pequeño en hembras; diastema entre C-dP1 de menor tamaño que diastema dP1-dP2, en general pequeños comparado con otros *Caenolestes*; dP2 puede estar separado por un pequeño espacio de P3 (CTUA 4107 ♂). Incisivo I2 con cúspula posterior, pero no presente en I3-4; I4 de menor tamaño y subigual en forma a I3. Los caninos presentan dimorfismo sexual marcado con machos con caninos cónicos alargados y delgados, y hembras con caninos premolariformes, menos largos y con la base de la corona ensanchada mesiodistalmente. Los premolares dP1 y dP2 subiguales en forma y tamaño, con cúspide principal casi en el centro de la corona, con talón pequeño y sin cúspula anterobasal; el P3 más ancho distalmente en vista oclusal; M1-M2 cuadrangulares y subiguales en área oclusal, sin desarrollo del cingulo lingual, el protocono en estos molares tienen área protoconular más grande que metacono y área metaconular; M1 y M2 con metacono pequeño y muy cercano a StC+D; en M3 el metacono está muy reducido. Otras características como en *C. fuliginosus*.

En la dentición inferior, el dp2 está separado de ui4 por un pequeño diastema en toda la muestra revisada, y en algunos ejemplares (CTUA 4107 ♂, CTUA 826 ♂) el diastema con p3 está presente. El primer incisivo procumbente es relativamente corto y puntiagudo en su extremo apical; primer incisivo en ángulo de 180° o ligeramente menor respecto al cuerpo mandibular; unicuspidales de forma típica en *Caenolestes*, doblados hacia mesial; el ui1 ligeramente más grande que los demás; ui4 menos doblado y de corona más redonda en algunas ocasiones (CTUA 4107 ♂). El dp2 presenta un talónido grande, sin cúspula anterobasal y cúspide principal en extremo mesial del diente; el p3 es más alto que dp2 y con talónido menos desarrollado y contiguo a trigónido de m1. En los molares m1-m3 cingulo anterobasal largo y de coronas relativamente bajas (i.e., cingulo anterobasal en contacto con alvéolo en cuerpo mandibular); entocónido posterior a hipocónido en m1 y m2, pero transversal en m3; hipoconúlido de desarrollo subigual en m1-m3; m4 sin paracónido visible.

Comparaciones:

Caenolestes sp. nov. 2 "belmira" es una especie pequeña que habita el norte de las cordilleras Central y Occidental de Colombia, en localidades cercanas a *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. centralis* comb. nov.. De estas se diferencia por los siguientes caracteres (estado del carácter para *C. sp. nov. 2 "belmira"* entre paréntesis): tamaño general (más pequeño); forma de los nasales (inflados); diastemas de C-dP1 y dP1-dP2 (pequeños, con C-dP1 < dP1-dP2). De *C. sp. nov. 1 "frontino"* además se diferencia por: cúspula anterobasal de P3 (no lingualmente desplazada); metacono en M2 (en línea con StC+D). De *C. centralis* comb. nov. además se diferencia por: dP1 (subigual en forma y tamaño a dP2); M1-M2 (cuadrangulares y subiguales en forma y tamaño); dp2 (sin cúspula anterobasal).

Además *C. sp. nov. 2 "belmira"* ocurre cercana a *C. barbarendis* comb. nov., de la cual se diferencia por: tamaño (más pequeña); posición de almohadilla hipotenar en patas (proximal respecto a la 1 interdigital), contraste entre pelaje dorsal y ventral (ausente o leve, no llega hasta garganta); VAC (abiertas o formadas por tres huesos); foramen suprimeatal (no hipertrofiado y redondo); diastema

entre I4-C (presente).

Distribución:

Especie restringida al norte de las cordilleras Central y Occidental de Colombia, conocida solamente de cuatro localidades. Tres localidades son de la meseta altoandina del norte de Antioquía, Colombia en el extremo norte de la Cordillera Central: Páramo de Belmira, Lagunas del Congo y Serranía de Las Baldías. Una localidad proviene del extremo norte de la Cordillera Occidental en Antioquía, Colombia: PNN Las Orquídeas. Al oriente es probable que esté restringida por el cañón del río Medellín; al sur occidente por el cañón del río Porce. Estos dos límites, además, son coincidentes con localidades a partir de las cuales se ha registrado a *C. sp. nov.* 1 "frontino" y *C. centralis* comb. nov., respectivamente. En el PNN Las Orquídeas se conoce un solo individuo de esta especie (CTUA 4939 ♀) siendo el límite noroccidental conocido de la especie por el momento. Hacia el nororiente de la localidad limítrofe conocida es en Lagunas del Congo, en San José de la Montaña (CTUA 827 ♂). Los registros de esta especie provienen de elevaciones entre los 3000 m en la Serranía de las Baldías (CTUA 4107 ♂) y los 3300 m en el Páramo de Belmira (CTUA 826 ♀).

CAENOLESTES BARBARENSIS COMB. NOV. (BUBLITZ, 1987)

Figura 54

Sinónimos:

Caenolestes convelatus Bublitz, 1987, partim.
Caenolestes convelatus Timm & Patterson, 2008, partim
Caenolestes convelatus Patterson, 2015, partim.
Caenolestes convelatus barbarensis Bublitz, 1987
Caenolestes convelatus barbarensis Timm & Patterson, 2008
Caenolestes convelatus barbarensis Patterson, 2015

Holotipo y localidad tipo:

FMNH 70894 ♂ colectado por P. Hershkovitz (PH 5140) en 1951 de la localidad Santa Bárbara (6° 23' 0" N, 76° 7' 30" O) Antioquía, Colombia. A 3100 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 21 ejemplares: en seco como piel (UV12147, UV12547, UV4514), en seco como piel (ICN11966-11970), en seco como piel, cráneo, mandíbula (CTUA1090, FMNH70895-70905, FMNH70907); hembra, juv., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (ICN11971); macho, ad., 24 ejemplares: en seco como piel (UV11530-11531, UV12120, UV12264, UV12423, UV12460-12462, UV12546, UV12586, UV13530, UV4116, UV7431), en seco como piel, cráneo, mandíbula (CTUA1088-1089, CTUA1091, CTUA1093-1094, CTUA3519, FMNH70891-70894, FMNH70906).

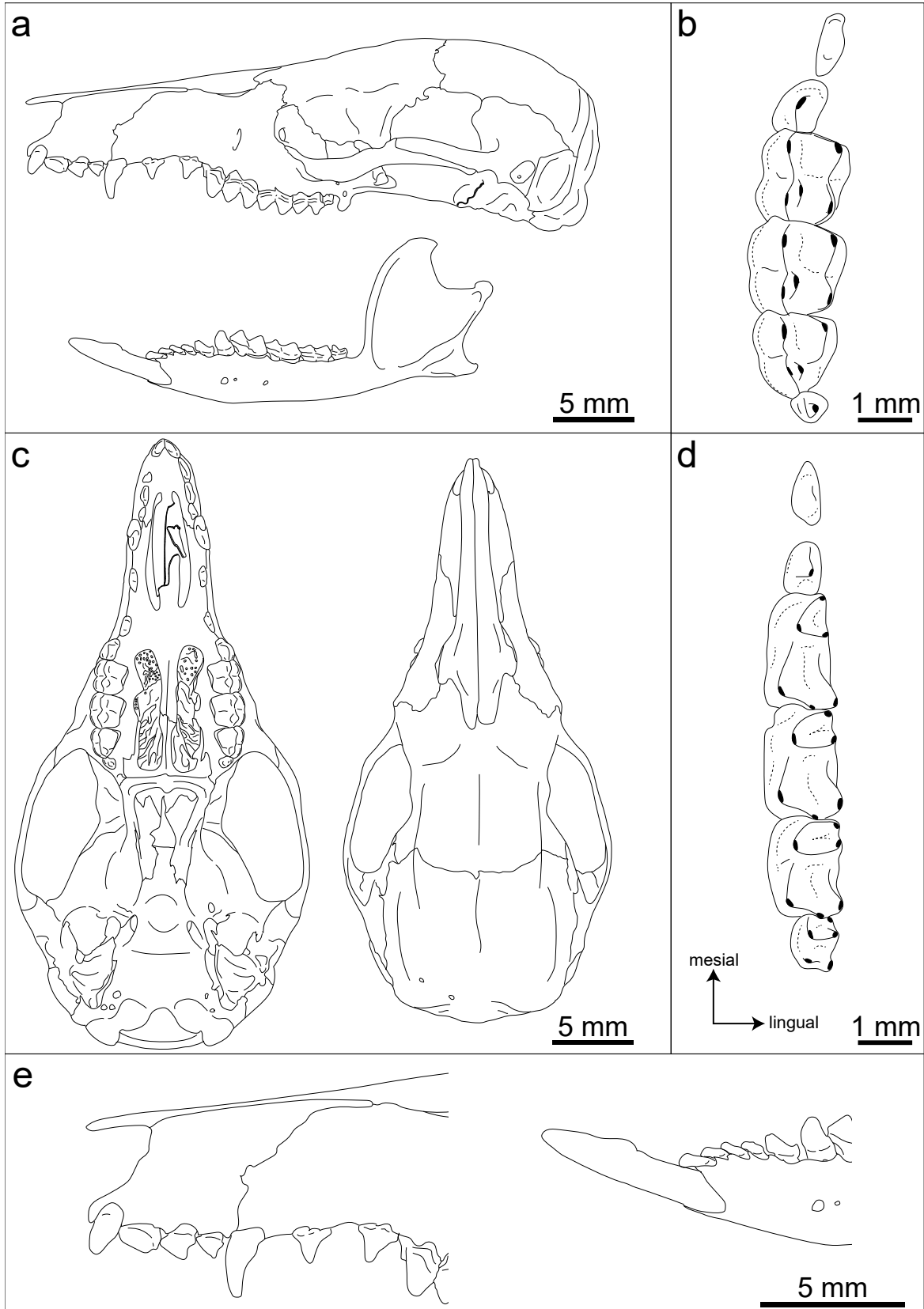


Figura 54. Esquema de *Caenolestes barbarensis* comb. nov. vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 70903, excepto vista ventral basado en holotipo FMNH 70894.

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. barbarendis* comb. nov. de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar trasera ubicada distalmente respecto a 1 interdigital (Figura 36c); (2) contraste en coloración dorsoventral fuerte y llega hasta la garganta; (3) VAC ausentes o formadas por maxilar y nasal; (4) foramen suprimeatal hipertrofiado y ovalado; (5) I4-C sin diastema; (6) caninos sin dimorfismo sexual; (7) P3 más ancho distalmente; (8) M1-M2 cuadrangulares, con M1 más grande que M2; (9) cúspide principal de dp2 inclinada hacia mesial, borde mesial vertical; (10) en m1, metacónido transversalmente ubicado respecto al protocónido.

Descripción:

Especie relativamente grande (LT: 214-279 mm, P: 15-66 g, LMC: 30,3-37,17 mm), con pelaje dorsal opaco en tonos de gris oscuro, con fuerte contraste ventral hacia tonos de grises claros; en el costado del cuerpo la línea entre color dorsal y ventral es clara; contraste ventral llega hasta la garganta, con un “collar” en la base del cuello de coloración como en dorsal. En las patas, la almohadilla hipotenar grande y ubicada distal respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es robusto, de rostro alargado y relativamente poco globoso en posterior; las VAC están cerradas o pequeñas y abiertas, formadas solo por maxilar y nasal; el borde nasal de las VAC es liso (i.e., no dendriforme); constricciones postorbitales profundas, tanto la anterior como posterior; cresta lambdoidea desarrolladas y temporales tenuemente marcadas; sin tubérculo nugal; el arco cigomático es relativamente alto, en hembras, es de altura homogénea en toda su extensión, mientras que algunos machos (e.g. FMNH 70894) se expande en altura en la región de inserción del *m. temporalis lateralis* y el *m. zygomaticomandibularis*, en el extremo anterior del proceso cigomático del escamoso; torus post palatino robusto, recto o ligeramente curvo hacia posterior, sin proyección ventral; septum de la fenestra incisiva ancho con un adelgazamiento paulatino en su extremo posterior. Foramen infraorbitario abre hacia anterior, dorsal a contacto entre P3-M1; foramen suprimeatal hipertrofiado, de aspecto ovalado con el eje mayor orientado dorsoventralmente; foramen esfenoorbital relativamente grande y ligeramente anterior a foramen menor maxilopalatino; fenestras incisivas largas (alcanzan dp2), más anchas en su región posterior; foramen carotídeo grande comparado a otras especies de *Caenolestes*; en la región basicraneal es frecuente que entre la cara medial del petroso y cara lateral del basioccipital haya un espacio (i.e., no en contacto como en otros *Caenolestes*), que coincide con el paso del seno petroso inferior, la carótida interna y el nervio carótido (ver Figura 15 y Figura 54); otras características del basicráneo como en *C. fuliginosus*.

La mandíbula es relativamente robusta, con el cuerpo mandibular más bajo (en aspecto lateral) a la altura del m4 y más alto en p3-m1; coronoides alto, y su cresta anterior está en ángulo de 90° respecto al cuerpo; fosa masetérica profunda con línea masetérica saliente lateralmente. Forámenes mentonianos presentes, normalmente dos pero el anterior más grande que posterior; foramen retromandibular reducido y de aspecto ovalado o redondo.

En la dentición superior, diastema entre I4 y C ausente; diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 de igual

tamaño o C-dP1 ligeramente menor. Incisivos I2 con cúspula posterior presente; I3 no presenta dicha cúspula; I2 más largo mesiodistal que I3; I4 pequeño y de forma triangular, diferente a I3. Los caninos son muy grandes, cónicos y curvados hacia posterior, sin dimorfismo entre machos y hembras. El dP1 tiene la cúspide principal ubicada mesialmente, con talón desarrollado; el dP2 varía entre individuos, teniendo la cúspide principal más centrada comparado con el dP1 y algunos ejemplares presentan una pequeña cúspide anterior (e.g., FMNH 70896 ♀) pero otros no (FMNH 70894 ♂); dP1 y dP2 de tamaño subigual; el P3 más ancho bucolingualmente en su zona distal que mesial; M1 y M2 con área oclusal cuadrangular y subigual en tamaño; M1 puede presentar un pequeño cíngulo lingual; en M1 el área metaconular es subigual a la protoconular, mientras que en M2 el área metaconular es notoriamente menor; el metacono está desarrollado y grande en M1-M3; el M4 está muy reducido.

En la dentición inferior, no hay diastemas entre dp2 y ui4; dp2 y p3 muy cerca entre si, en ocasiones con pequeño espacio (e.g., FMNH 70894 ♂) pero no como en *C. centralis* comb. nov., por ejemplo. El primer incisivo procumbente es largo y forma un ángulo menor a 180° respecto al cuerpo mandibular (Figura 33); unicuspidales similares en forma, con ui1 de mayor tamaño y haciéndose más pequeños hacia ui4; el dp2 con cúspide principal grande y mesialmente inclinada, con el borde mesial del diente liso y vertical (Figura 54), talónido desarrollado y terminando en una cúspula posterior conspicua; el p3 es alto y presenta un talón reducido y bajo, contiguo a trigónido de m1. En m1 el metacónulo está transversalmente ubicado respecto al protocónido y no posterior, como en otros *Caenolestes* (e.g., *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. convelatus*); en m1-m3 el cíngulo anterobasal es muy grande y largo, llegando hasta la base del hipocónido; en m2, este cíngulo es particularmente grande en la región mesial; m1-m3 con repisa lingual grande y entocrístida casi llegando hasta la base del metacónido; el m4 es grande y comparado a otras especies del género (e.g., *C. fuliginosus*, *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. centralis* comb. nov.), presenta menor reducción de sus estructuras, siendo diferenciables todas las crestas y cúspides excepto por el hipoconúlido con alto grado de reducción e indiferenciada respecto a la postcrístida.

Comparaciones:

Caenolestes barbarensis comb. nov. es una especie relativamente grande que habita el norte de la Cordillera Occidental de Colombia. En su extremo norte, se le conoce de localidades cercanas a *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. sp. nov. 2 "belmira"*. De éstas se diferencia por las siguientes características (estados de *C. barbarensis* comb. nov. entre paréntesis): pelaje (con contraste dorsoventral fuerte que llega hasta la garganta); almohadilla hipotenar trasera (en posición distal respecto a 1 interdigital); VAC (cerradas o formadas por dos huesos); foramen suprameatal (hipertrofiado y de aspecto ovalado); I4-C (sin diastema); metacónido en m1 (transversal a protocónido).

Distribución:

Especie distribuida en la zona central y norte de la Cordillera Occidental de Colombia. Todas las localidades hasta ahora registradas provienen de la cara oriental de la cordillera o en la divisoria de aguas entre las vertientes occidental y oriental (Cerro del Inglés, límite entre departamentos de Valle

del Cauca y Chocó). Al norte, se le conoce desde la localidad de Frontino en Caicedo, Antioquia. Esta localidad está ubicada al sur del cañón del río Urrao y río Penderisco (6,34 N, 76,15 O), cerca pero al parecer no simpátrica con *C. sp. nov.* 1 "frontino". Al sur, se le conoce desde el cañón del Río Garrapatas en Valle del Cauca, paso bajo de la Cordillera Occidental. Los registros de esta especie provienen de localidades a elevaciones desde los 2000 m en Alto Galápagos cerca al límite entre Valle del Cauca y Chocó, hasta los 3600 m en el Páramo de Frontino. Es de notar que aunque todas las localidades conocidas de esta especie están en la cara oriental, su presencia en la divisoria de aguas en el Cerro del Inglés sugiere que probablemente ocurra también en la cara occidental.

CAENOLESTES CONVELATUS ANTHONY, 1924

Figura 55

Sinónimos:

Caenolestes convelatus Bublitz, 1983
Caenolestes convelatus Bublitz, 1987
Caenolestes convelatus convelatus Bublitz, 1987
Caenolestes convelatus Kirsch & Waller, 1979, partim.
Caenolestes convelatus Timm & Patterson, 2008, partim.
Caenolestes convelatus convelatus Timm & Patterson, 2008
Caenolestes convelatus Patterson, 2015, partim.
Caenolestes convelatus convelatus Patterson, 2015

Holotipo y localidad tipo:

AMNH 64462 ♂ colectado por H. E Anthony (HEA 2779) en 1923 de la localidad de Las Máquinas (0° 26' 15" S, 78° 44' 26" O), Ecuador. A 2100 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 8 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64453-64455, AMNH64459, AMNH64460, FMNH44319, QCAZ13017, QCAZ1848); macho, ad., 10 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH64456, AMNH64457, AMNH64458, AMNH64461-64462, MEPM245-246, MEPM248, QCAZ13099, QCAZ1847); macho, juv., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH94948); sexo desconocido, ad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (QCAZ1792).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. convelatus* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar trasera ubicada distalmente respecto a 1 interdigital (Figura 36c); (2) contraste en coloración dorsoventral fuerte, restringido al vientre, no llega hasta la garganta; (3) VAC ausentes o formadas por maxilar y nasal; (4) foramen suprameatal hipertrofiado y trapezoidal; (5) I4-C sin diastema; (6) dP1 más grande que dP2; (7) M1-M2 rectangulares, subiguales en tamaño; (8) cúspide principal de dp2 relativamente central, borde mesial oblicuo; (9) dp2 igual o menos largo que p3; (10) dp2-p3 separados por diastema.

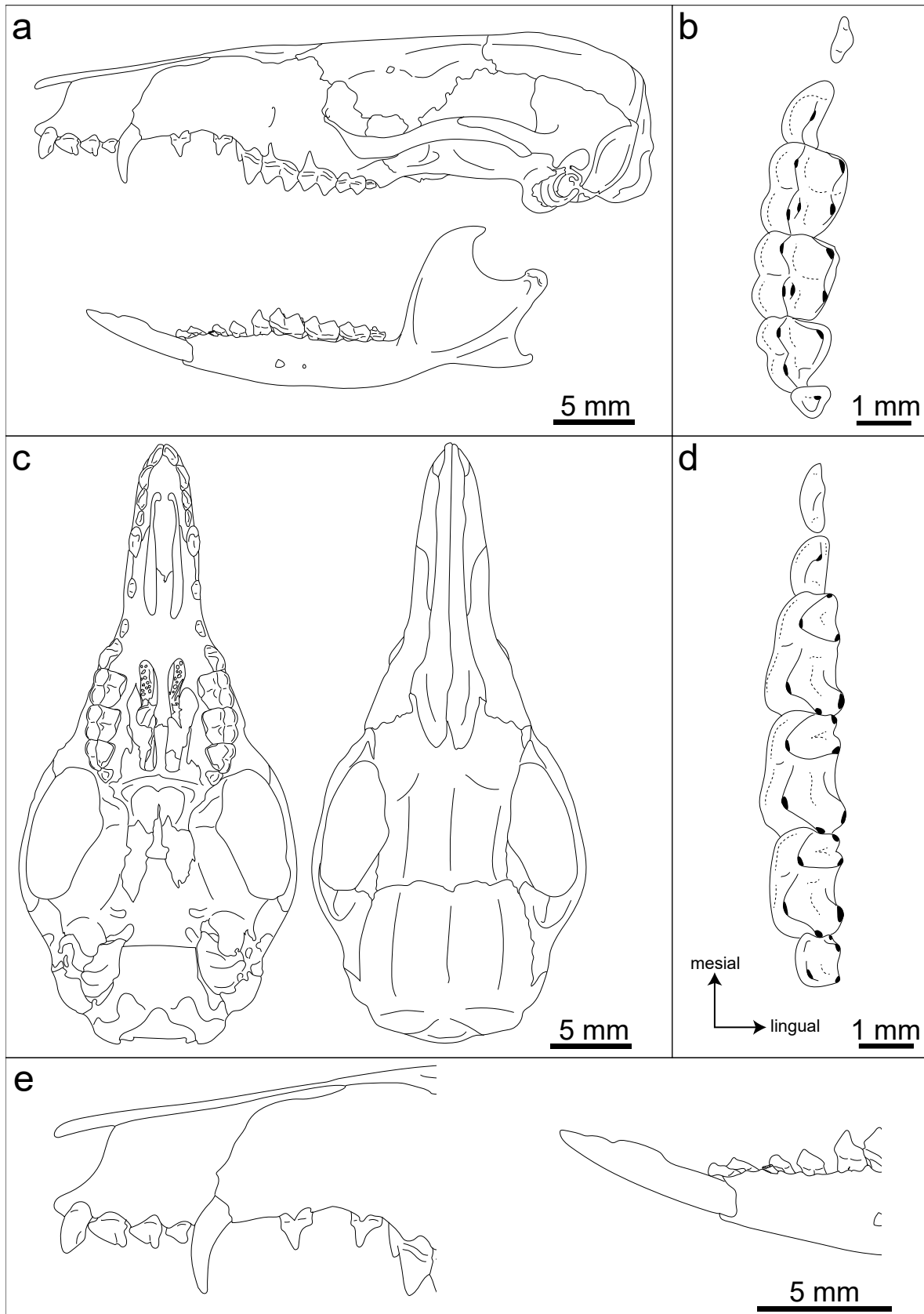


Figura 55. Esquema de *Caenolestes convelatus* vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dp2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en holotipo AMNH 64462.

Descripción:

Especie relativamente grande (LT: 216-259 mm, ~P: 43 g, LMC: 31,1-36,1 mm), con pelaje gris oscuro en dorsal y con contraste ventral fuerte a gris claro, el cual se limita al vientre y no llega hasta la garganta. Almohadilla hipotenar trasera grande y ubicada distalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado y no globoso en posterior; las VAC están ausentes o presentes, cuando presentes están formadas únicamente por maxilar y nasal y el borde del nasal es liso (i.e., no dendriforme); constricción post orbital poco profunda y posterior profunda en forma de “U”; crestas temporales variables, pudiendo ser pequeñas y poco notorias (e.g., AMNH 64456 ♂) a grandes y conspicuas (holotipo AMNH 64462 ♂); región occipital no globosa; tubérculo nucal grande, en algunos ejemplares en forma puntiaguda sobresaliendo posteriormente (e.g., AMNH 64456 ♂); arco cigomático de aspecto general delgado, siendo más bajo anteriormente y progresivamente ensanchándose hacia posterior; proceso glenoideo del yugal grande; torus post palatino grande y curvo hacia posterior, sin proyección ventral. Forámen infraorbital abre hacia anterior y está ubicado dorsal al contacto entre P3-M1; foramen suprameatal hipertrofiado en forma trapezoidal, frecuentemente perdiendo la barra del escamoso que lo limita ventralmente, entre proceso post glenoideo y proceso post timpánico de este hueso (e.g., holotipo); fenestras incisivas largas (i.e., llegan hasta dP2), de ancho más o menos constante en todo su largo; fenestra maxilopalatinas grandes, reduciendo en ancho en su cuarto posterior; otras características del basicráneo como descritas para la familia.

La mandíbula es grácil, con el cuerpo mandibular alcanzando su altura máxima en el punto donde p3 contacta con m1 aproximadamente, y disminuyendo en altura hacia anterior y posterior; borde anterior del proceso coronoides formando un ángulo ligeramente mayor a 90° con el cuerpo mandibular; proceso coronoides curvo hacia posterior; fosa masetérica profunda con línea mandibular grande proyectada lateralmente. Forámenes mentonianos dos, siendo el anterior más grande que el posterior; forámen retromolar pequeño y redondo.

En la dentición superior, no hay diastemas entre I2-C; diastema entre C-dP1 de mayor tamaño que diastema de dP1-dP2 y borde maxilar de este diastema curvo. Incisivos I2-I3 de tamaño similar, con cúspide posterior desarrollada; I4 de menor tamaño que los anteriores y sin cúspide posterior desarrollada. Los caninos presentan dimorfismo sexual, como descrito para *C. centralis* comb. nov. y otras especies. Premolar dP1 ligeramente mayor en tamaño a dP2; dP1 presenta una base amplia con ensanchamientos anterobasales y posterobasales asemejando cúspides rudimentarias no diferenciadas, y una cúspide central mayormente recta y mayormente centrada en la corona del diente; el dP2 presenta estos ensanchamientos en la base de menor tamaño, por lo demás similar en forma a dP1; el P3 es comparativamente más grande que en otros *Caenolestes*, con cíngulo lingual poco desarrollado, de igual ancho en sección transversal. Los M1-M3 presentan un cíngulo labial grande; M1 y M2 subigules en tamaño; M1 de aspecto oclusal rectangular, con cíngulo lingual grande y un hipoflexo profundo, tanto paracono como metacónulo forman ángulos rectos a agudos con sus crestas

posteriores y precedentes; el M2 es de aspecto rectangular y no presenta cíngulo lingual y el hipoflexo es menos profundo, similar a M1, metacónulo y paracono forman ángulos rectos o agudos con sus crestas; M3 triangular con poco desarrollo del metacónulo; M4 reducido y simplificado con paracono diferenciable.

En la dentición inferior el dp2 está separado de p3 por un diastema pequeño, y en ocasiones también de ui4, anteriormente (e.g. AMNH 64462 ♂). El primer incisivo es procumbente y forma un ángulo menor a 180° con el eje longitudinal del cuerpo mandibular, pero en menor medida comparativamente que *C. barbarensis* comb. nov.; los unicuspidales ui1-ui4 son pequeños y alargados, con la corona “doblada” hacia anterior estando en contacto entre si y disminuyendo en largo de la corona y aumentando en ancho de la corona de ui1 a ui4, progresivamente. El dp2 es de corona aproximadamente tan larga como alta, con una cúspide principal ancha dándole una forma triangular a este diente, una cúspide anterobasal pequeña puede estar presente, y este diente tiene un talón corto; el p3 es notoriamente más alto pero de largo similar a dp2, el talón es corto y está contiguo al trigónido del m1. Los molares m1-m3 son, comparativamente a otros *Caenolestes*, más robustos y de coronas relativamente bajas, presentan un cíngulo anterobasal robusto y largo; el m1 presenta un metacónido ubicado posteriormente respecto al protocónido, la preentocrístida es corta y baja y no forma un cíngulo lingual diferenciable; el m2 presenta un metacónido ubicado transversal el protocónido; m1 y m2 presentan un talónido similar en tamaño y ancho, con el primero diferenciándose porque la crístida oblicua termina más lingualmente que en m2; m2-m3 sin cíngulo lingual notorio; el m3 más corto con un trigónido relativamente grande con paracónido y metacónido muy cerca entre sí, pero con la postprotocrístida en dirección anteroposterior, similar a la crístida oblicua de estos molares, el entocónido está ubicado transversalmente al hipocónido en este diente; el m4 es ancho de corona pero corto, con metacónido, paracónido, hipocónido y entocónido diferenciables.

Comparaciones:

Caenolestes convelatus es una especie relativamente grande distribuida al occidente de la Cordillera Occidental de Ecuador, en latitudes medias en localidades cercanas o donde también se han colectado *C. fuliginosus* o cercanas a *C. caniventer*. De estas se diferencia por los siguientes caracteres (estados para *C. convelatus* entre paréntesis): VAC (cerradas o formadas por dos huesos); tuberculum nuchale (presente); M1-M2 (subiguales en área oclusal y rectangulares); dp2 (más pequeño que p3, cúspide principal aproximadamente centrada en la corona). De *C. fuliginosus* se diferencia por: pelaje (con contraste dorsoventral fuerte); ubicación de almohadilla hipotenar trasera (distal respecto a 1 interdigital); foramen suprameatal (hipertrofiado y trapezoidal); I4-C (sin diastema); dP1 (más grande que dP2); cíngulo lingual en M1-M2 (ausente). De *C. caniventer* se diferencia por: almohadilla hipotenar trasera (grande); I3-I4 (sin diastema); dP2 (sin cúspula anterobasal); cúspide principal de P3 (no lingualmente convexa).

Las otras dos especies hasta ahora conocidas de Ecuador (*C. sangay* y *C. condorensis*) ocurren en la Cordillera Oriental de Ecuador en la zona sur de este país. De estas se diferencia por: almohadilla

hipotenar trasera (grande); tuberculum nuchale (presente); VAC (cerradas o formadas por dos huesos); I3-I4 (sin diastema); dP2 (sin cúspula anterobasal).

Distribución:

Especie conocida únicamente de latitudes medias en Ecuador, restringida a la Cordillera Occidental. Al norte, se le conoce desde la localidad de Guala en Nenalga; al sur, se le conoce desde la localidad de la Reserva Integral Otonga en Cotopaxi. Las localidades para esta especie se ubican en su mayoría en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental, a excepción de la localidad más al sur, Reserva Integral Otonga. Los registros de esta especie provienen de localidades a elevaciones desde 1500 m en Santa Rosa Mindo en Pichincha hasta los 2600 m en El Palmito, también en Pichincha.

CAENOLESTES SANGAY ALBUJA & PATTERSON, 1996

Figura 56

Sinónimos: Ninguno conocido

Holotipo y localidad tipo:

MEPN 12137 ♂ colectado por R. Ojala-Barbour y J. Brito (PS 8) en 2010 de la localidad de Tinguichaca (2° 13' 48,72" S, 78° 26' 42,14" O) en PN Sangay, Morona Santiago, Ecuador. A 2795 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (MEPM12150); macho, ad., 5 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH219794, MEPM12134, MEPM12136, MEPM12137), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (QCAZ11871); sexo desconocido, ad., 1 ejemplar: en etanol como carcasa, cráneo, mandíbula, esqueleto (MEPM9260). Material incluido en su descripción original pero no revisado: Abilene Christian University Natural History Collection (ACUNHC 1551, 1552), QCAZ 11876, Museo de Ciencias Naturales, Ecuador (MECN 1517).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. sangay* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar trasera reducida y ubicada distalmente respecto a 1 interdigital (como en Figura 36a); (2) contraste en coloración dorsoventral fuerte, restringido al vientre, no llega hasta la garganta; (3) VAC presentes, pequeñas y formadas por maxilar, frontal y nasal; (4) foramen suprameatal moderado, de aspecto trapezoidal o redondo; (5) torus post palatino ventralmente proyectado; (6) I3-I4 con diastema; (7) dP2 con cúspula anterobasal; (8) M1-M2 cuadrangulares, subiguales en tamaño; (9) M4 muy reducido; (10) dp2 pequeño con cúspula anterobasal desarrollada; (11) cúspide principal de p3 lingualmente convexa; (12) en m1, metacónido transversalmente ubicado respecto al protocónido.

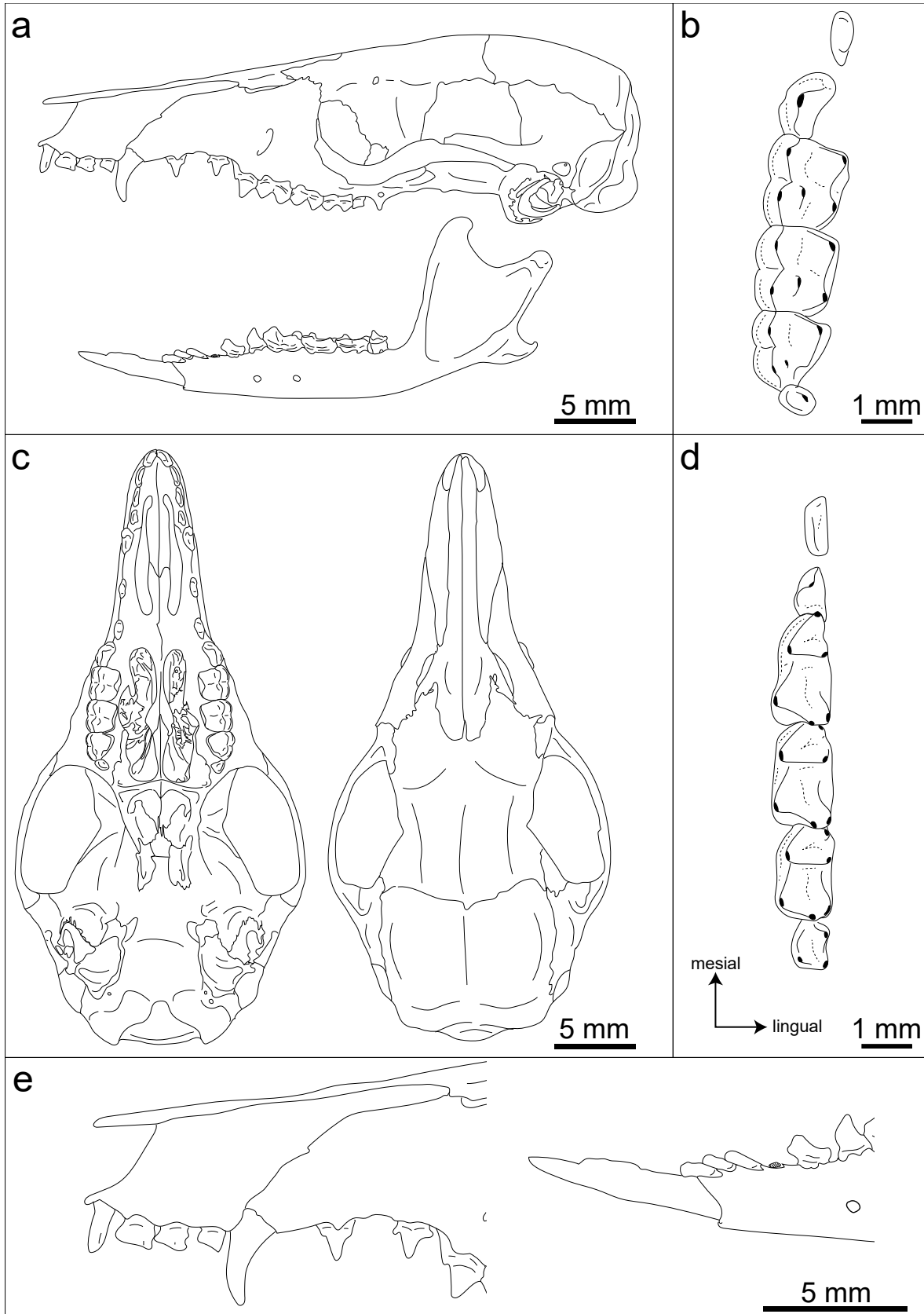


Figura 56. Esquema de *Caenolestes sangay* vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en holotipo FMNH 219794.

Descripción:

Especie relativamente grande (LT: 230-255 mm, P: 29-38,5 g, LMC: 32,5-35,1 mm), con pelaje gris oscuro en dorsal y con contraste ventral a gris claro, el cual se limita al vientre y no llega hasta la garganta. Almohadilla hipotenar trasera pequeña y ubicada distalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado; las VAC están presentes, pequeñas y formadas principalmente por maxilar y nasal y el frontal con poca participación; borde del nasal en VAC simple, no dendriforme; espina posterodorsal del nasal grande y extendiéndose casi hasta el inicio anterior de las VAC; constricción post orbital anterior poco profunda y posterior muy profunda en forma de “U”; crestas temporales poco desarrolladas, cresta nucal presente y robusta; la región occipital es globosa con los cóndilos occipitales robustos y salientes hacia posterior en vista lateral; tubérculo nucal ausente; arco cigomático de altura constante en sus dos tercios posteriores, ligeramente menos alto en el tercio anterior (FMNH 219794 ♂); el yugal anteriormente con proceso rostral poco desarrollado y con proceso glenoide pequeño; el torus post palatino es delgado, mayormente recto y se extiende hacia ventral. Foramen infraorbitario abre hacia anterior, dorsal al contacto entre P3-M1; foramen suprameatal de tamaño moderado y de forma trapezoidal con la base ubicada ventralmente; fenestras incisivas cortas con el borde posterior no alcanzando el dP2 y más anchas posteriormente; fenestras maxilopalatinas grandes, alcanzando lateralmente casi la base de M2 (Figura 56) ocupando la región posterior del paladar. Otras características del basicráneo como descrito para la familia.

La mandíbula es es grácil, de altura máxima entre p3-m2; proceso coronoides de borde anterior recto y perpendicular al cuerpo de la mandíbula, muesca lunar amplia; crestas en el ramus de fuerte desarrollo con línea mandibular particularmente robusta; base del proceso angular amplia. Forámenes mentonianos dos de igual desarrollo; foramen retromandibular de pequeño y circular.

En la dentición superior, presenta pequeños diastemas entre I3-I4 e I4-C; el diastema entre C-dP1 de mayor tamaño que el diastema de dP1-dP2; dP2 puede estar separado por un pequeño espacio de P3. Los incisivos I2-3 con cúspide posterior desarrollada y pequeña; el I4 es de menor tamaño y sin cúspide posterior pero no de aspecto triangular como algunos *Caenolestes*. Los caninos son grandes y robustos, ligeramente comprimidos bucolingualmente. El dP1 presenta una cúspide principal alta y cúspulas anterobasal y posterobasal, con la anterior más grande; el dP1 es más grande que el dP2; el dP2 de forma similar al dP1, con la cúspula anterobasal más desarrollada que en dP1; P3 de aspecto transversal de ancho constante y con un cíngulo lingual fuerte. M1-M3 con cíngulo labial fuerte; M1 con cíngulo lingual fuerte e hipoflexo profundo, desarrollo de la región paraconular subigual a la metaconular, de aspecto oclusal rectangular; M2 sin cíngulo labial e hipoflexo poco desarrollado con región paraconular más grande que la metaconular y aspecto oclusal cuadrado; M1 y M2 subiguales en tamaño; M3 de aspecto triangular con metacónulo poco desarrollado; M4 muy reducido comparado a otras especies, de aspecto circular (Tabla 11 y Figura 56b).

En la dentición inferior generalmente no presenta diastemas o ui4 ligeramente separado de dp2. El primer incisivo es procumbente, con ángulo de 180° o ligeramente menor respecto al eje longitudinal

del cuerpo mandibular; ui1-ui4 subiguales en forma, el ui1 ligeramente de mayor tamaño y los ui siguientes decreciendo en tamaño; forma de los ui como en otros *Caenolestes*, doblados hacia anterior. El dp2 con cúspula anterobasal grande y cúspide principal ubicada anteriormente y con un talón largo; p3 casi dos veces más grande que dp2, con cúspide principal alta y ligeramente curvada hacia lingual, sin cúspula anterobasal y talón comparativamente más corto que el de dp2 y parcialmente bajo trigónido de m1. Los m1-m3 con cíngulo anterobasal presente y largo en los tres dientes, cíngulo lingual largo y delgado en m1-m3, haciéndose más ancho hacia m3. El m1 con trigónido relativamente pequeño, metacónido transversal al protocónido. El m2 con metacónido transversal al protocónido y distante a paracónido, con entocónido posterior respecto a hipocónido; el m2 es más corto que el m1. El m3 con metacónido muy cercano a entocónido de m2 y paracónido muy reducido; hipocónido y entocónido transversalmente ubicados. El m4 reducido y más largo que ancho en vista oclusal. Otras características como descritas para la familia (Figura 56).

Comparaciones:

Caenolestes sangay es una especie relativamente grande del centro y sur de la Cordillera Oriental de Ecuador, en localidades cercanas a *C. fuliginosus*, *C. caniventer* y *C. condorensis*. De *C. fuliginosus* se diferencia por los siguientes caracteres (estados para *C. sangay* entre paréntesis): tamaño (mayor tamaño); pelaje (con contraste dorsoventral fuerte); almohadilla hipotenar trasera (pequeña, y distal respecto a 1 interdígital); I3-I4 (con diastema); I4-C (sin diastema); dP2 (con cúspide anterobasal); p3 (con cúspide principal convexa). De *C. caniventer* se diferencia por: VAC (menor tamaño); torus post palatino (ventralmente proyectado); foramen suprameatal (no hipertrofiado); cúspide posterior en I2-I3 (pequeña); dp2 (menor tamaño que p3); diastemas en dentición inferior (presentes). De *C. condorensis* se diferencia por: VAC (pequeñas); torus post palatino (ventralmente proyectado); fenestras incisivas (largas, alcanzan borde mesial de dP2); foramen esfenorbital (ubicación anterior, lejos a foramen menor palatino); metacónido y paracónido en m2 (relativamente cercanos lejanos entre si).

Distribución:

Especie conocida de cuatro localidades localidades al sur de la Cordillera Oriental de Ecuador. Al norte y occidente, se le conoce desde la localidad de Zuñac en Morona Santiago; al sur y occidente se le conoce de la localidad de Laguna El Altillo en Morona Santiago. Las dos localidades restantes, se ubican aproximadamente al medio de estas dos, siendo la localidad tipo en Tinguichaca y alrededores de autopista entre Macas-Riobamba cerca a Tambillo en Morona Santiago. Los registros de esta especie provienen de elevaciones desde los 2000 m en Zuñac en Morona Santiago (MEPN 9260) hasta los 3500 m en la carretera entre Macas-Riobamba (MECN 1517, non vidi).

Comentarios:

El material referido a esta especie es escaso y proviene de una región acotada geográficamente, en el PN Sangay de Ecuador. Basado en este material, las características morfológicas de esta especie, en especial la morfología de los premolares, lo sitúan en estrecha cercanía morfológica con *C. caniventer*

y *C. condorensis*. Aún así, la morfología de las VAC es de interés ya que presenta un grado de desarrollo “intermedio” entre especies como *C. convelatus*, en que estas están formadas únicamente por los huesos maxilar y nasal y *C. caniventer*, en que las VAC están formadas por estos dos y el frontal. Además, comparte la posición de la almohadilla hipotenar con estas dos especies. Autores previos (Albuja & Patterson, 1996; González et al., 2020; Martin, 2013; Ojala-Barbour et al., 2013) consideraron a las VAC como cerradas en los casos en que la capa ósea delgada que en ocasiones las recubre está presente, lo que difiere de como han sido descritas en este trabajo, y por lo tanto las similitudes morfológicas lo relacionan más con estas dos especies (*C. caniventer* y *C. condorensis*) que forman el conjunto de especies más al sur del género, agrupamiento que fue recuperado en hipótesis filogenéticas previas pero no discutido hasta el momento (Ojala-Barbour et al., 2013).

CAENOLESTES CONDORENSIS OJALA-BARBOUR ET AL. 2013

Figura 57

Sinónimos: Ninguno conocido

Holotipo y localidad tipo:

FMNH 152134 ♂ colectado por L. Abuja V. y A. Luna (sin número de campo) en 1993 de la localidad de “Achupallas” (3° 27’ 03” S, 78° 21’ 39” O), Cordillera del Cóndor, Morona Santiago, Ecuador. A 2080 m de elevación.

Material referido:

Macho, ad., 5 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH152134, MEPM7463, QCAZ15506, QCAZ15510, QCAZ18923).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. condorensis* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar trasera reducida y ubicada distalmente respecto a 1 interdígital (como en Figura 36a); (2) contraste en coloración dorsoventral fuerte, restringido al vientre, no llega hasta la garganta; (3) VAC presentes, grandes, formadas por maxilar, frontal y nasal y borde del nasal recto; (4) foramen suprameatal grande, de aspecto trapezoidal o redondo; (5) foramen esfenorbital grande, ubicado relativamente posterior; (6) fenestra incisiva corta, no llega hasta dP2; (7) I3-I4 con diastema; (8) dP1 más grande que dP2; (9) dP2 con cúspula anterobasal; (10) M1 con área oclusal más grande que M2; (11) dp2 con cúspula anterobasal desarrollada, separado de ui4 pero no de p3; (12) cúspide principal de p3 lingualmente convexa; (13) en m2-m3, paraconido relativamente lejano de metaconido, trigónido amplio; (14) m4 muy reducido.

Descripción:

Especie muy grande (LT: 244-263 mm, P: 41-64 g, LMC: 36,2-37,6 mm), con pelaje gris oscuro en dorsal y con contraste ventral a gris claro, el cual se limita al vientre y no llega hasta la garganta. Almohadilla hipotenar trasera pequeña y ubicada distalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de aspecto robusto y rostro alargado, no globoso posteriormente; las VAC están presentes y formadas por maxilar, frontal y nasal, con el borde del nasal que las conforma liso, no dendriforme; espina posterodorsal del nasal corta, lejana al extremo anterior de las VAC; constricciones post orbitales y crestas craneales como en *C. sangay*; no presenta tubérculo nucal; arco cigomático robusto de altura constante en sus dos tercios posteriores y ligeramente más delgado en la base anterior del cigoma; proceso rostral del yugal grácil y alargado; torus post palatino robusto y recto (i.e., no curvado hacia posterior). Foramen infraorbital abre hacia anterior y ubicado dorsal al contacto entre P3-M1; foramen suprameatal grande y ovalado o trapezoidal con el eje mayor ubicado anteroposteriormente; fenestras incisivas más anchas posteriormente y cortas (i.e., no llegan hasta dP2); foramen esfenoorbital comparativamente grande respecto a otros *Caenolestes* y relativamente más posterior; fenestras maxilopalatinas grandes como en *C. sangay*; fenestra piriforme muy grande con un foramen transversal recto y en dirección lateral en el material tipo (FMNH 152134 ♂). Otros aspectos como descrito para la familia (Figura 57).

La mandíbula es grácil, similar a *C. sangay* con un proceso coronoides de borde anterior recto pero ligeramente más inclinado hacia posterior respecto al eje longitudinal del cuerpo mandibular; muesca mandibular amplia; crestas de la fosa masetérica, en especial la línea mandibular, robustas; base del proceso angular ancho. El cuerpo mandibular de altura máxima entre p3-m4, ligeramente más alto en m4. Forámenes mentonianos dos, con el anterior de mayor tamaño; el material tipo presenta dos foraminas de menor tamaño, ubicadas entre los dos forámenes mentonianos; foramen retromandibular muy reducido.

En la dentición superior los I3 e I4 están separados por un pequeño diastema, I4 y C sin diastema; el diastema entre C-dP1 subigual en tamaño a dP1-dP2 (Tabla 11); dP2 en contacto con P3. Incisivos I2-I4 con cúspula posterior desarrollada; I4 de menor tamaño y subigual en forma a I2-I3. Los caninos son muy grandes y cónicos con poca compresión bucolingual. El dP1 de mayor tamaño que dP2, con cúspide principal ubicada anteriormente respecto al centro de la corona, cúspide anterior y posterior desarrollada; el dP2 con cúspide anterior desarrollada; P3 de ancho bucolingual constante y cíngulo labial y lingual desarrollados. Los M1-M3 presentan un cíngulo labial desarrollado, sin cíngulo lingual; el M1 es más grande que M2 y rectangular, con hipoflexo profundo; el M2, de menor tamaño, presenta un hipoflexo relativamente menor y área protoconular de mayor tamaño que metaconular; M3 triangular; el M4 está reducido pero comparativamente a otros *Caenolestes* es grande pero con un grado de simplificación morfológica similar (Figura 57).

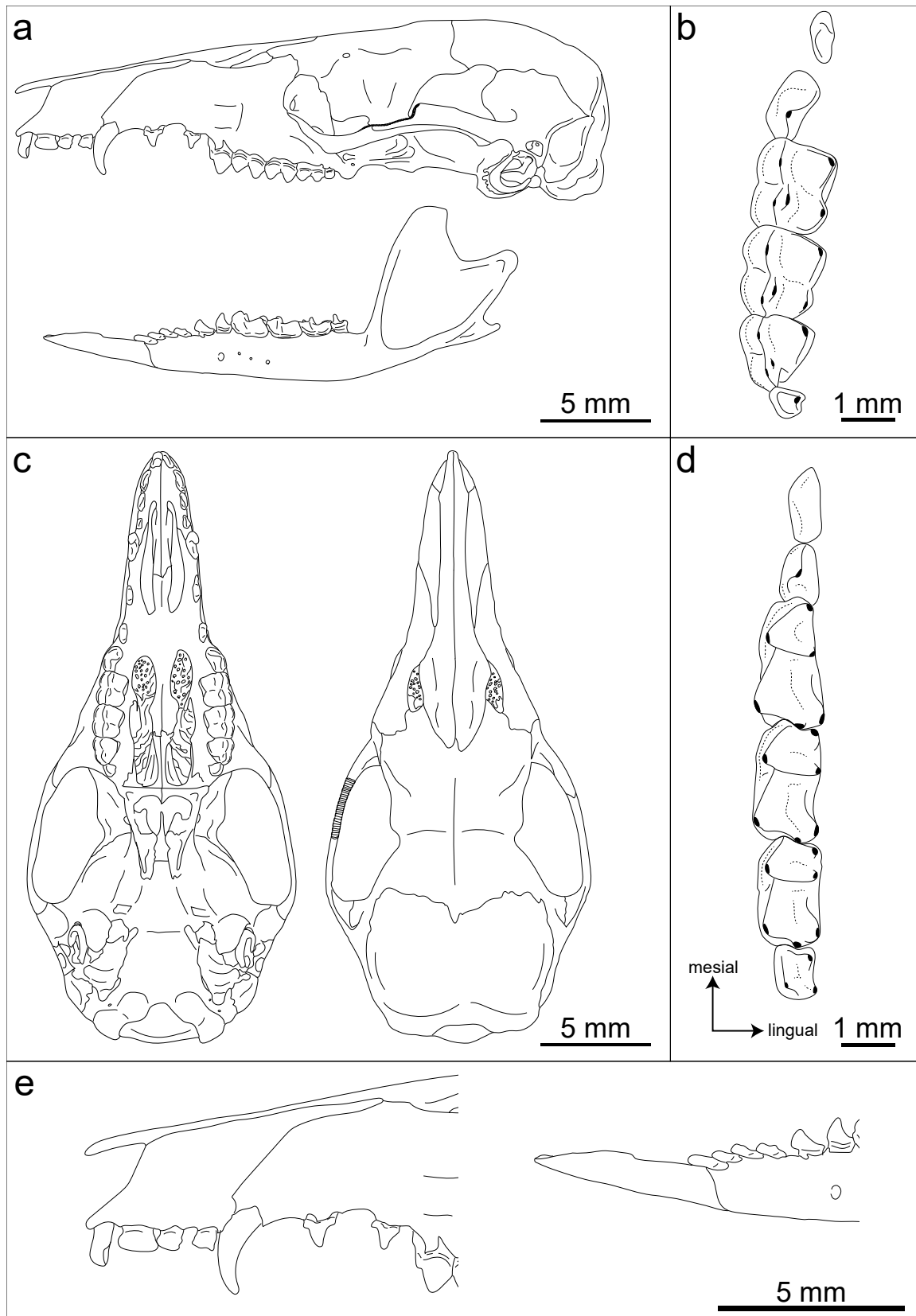


Figura 57. Esquema de *Caenolestes condorensis* vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en holotipo FMNH 152134.

En la dentición inferior el ui4 está separado de dp2 por un diastema. El primer incisivo es procumbente formando un ángulo de 180° o ligeramente menor respecto al cuerpo mandibular; los unicuspidales son pequeños y subiguales en tamaño, y diferente a otros *Caenolestes* no están “doblados” sino que emergen de sus alvéolos inclinados hacia adelante; estos dientes están en contacto entre sí y el ui4 en el material tipo (FMNH 152134 ♂) presenta una pequeña cúspula posterior similar a las de los dp2. El dp2 presenta cúspide anterior desarrollada y la cúspide principal está ubicada anteriormente en la corona con un talón largo terminando en una cúspide posterior; el p3 es de mayor altura pero con subigual largo de corona que el dp2, sin cúspide anterior desarrollada y la cúspide principal curvada hacia lingual, el talón es corto y contiguo a trigónido de m1. El m1-m3 presenta cíngulo anterobasal desarrollado y largo y cíngulo lingual presente y pequeño; el m1 con trigónido amplio, metacónido ubicado ligeramente posterior respecto a protocónido, crístida oblicua robusta y prominente contactando la base del protocónido, hipoconúlido relativamente grande y entocónido comparativamente con menor compresión bucolingual que otros *Caenolestes*; m2 con un trigónido amplio con el metacónido lejano al paracónido y ubicado transversalmente respecto a protocónido, entocónido e hipocónido alineados transversalmente, preentocrístida larga casi contactando la base del metacónido; el m3 es de menor tamaño, con trigónido relativamente amplio, crístida oblicua paralela al eje longitudinal del diente, hipocónido y entocónido alineados transversalmente, hipoconúlido relativamente grande; m4 relativamente grande con metacónido, protocónido, hipocónido y entocónido diferenciables, trigónido muy reducido y talónido amplio.

Comparaciones:

Caenolestes condorensis es una especie grande del sur de la Cordillera del Cóndor y extremo sur de la Cordillera Oriental de Ecuador, con una distribución en localidades cercanas a *C. caniventer* y *C. sangay*. De estas se diferencia por los siguientes caracteres (estados para *C. condorensis* entre paréntesis): VAC (con nasal liso); fenestras incisivas (cortas, no alcanzan borde mesial de dp2); foramen esfenorbital (ubicación posterior, casi dorsal a foramen menor palatino); metacónido y paracónido en m2 (relativamente lejanos entre si). De *C. sangay* se diferencia por: VAC (de mayor tamaño); torus post palatino (no ventralmente proyectado); entocónido en m2 (transversal a hipocónido). De *C. caniventer* se diferencia por: foramen supramenteal (no hipertrofiado); cúspide posterior en I2-I3 (ausente); dp2 (menor tamaño que p3); diastemas en dentición inferior (presentes).

Distribución:

Especie conocida del sur oriente de Ecuador. Al nororiente, se conoce desde la localidad de la Cordillera del Cóndor en Morona-Santiago; al suroccidente, se le conoce de dos localidades cercanas: Tapichalaca en Zamora-Chinchipe y PN Yacuri en Loja. Todas estas son cercanas a la frontera con Perú donde, en ausencia de barreras geográficas conocidas, es probable que también habite pero no se ha registrado aún. Los registros de esta especie provienen de elevaciones entre los 2100 m en la Cordillera del Condor hasta los 3400 m en el PN Yacuri.

CAENOLESTES CANIVENTER ANTHONY, 1921

Figura 58

Sinónimos:

Caenolestes fuliginosus Barkley & Withaker, 1994, p. 329

Caenolestes caniventer Barnet, 1994, p. 444

Holotipo y localidad tipo:

AMNH 47174 ♂ colectado por H. E. Anthony (HEA 1782) en 1920 en la localidad de El Chiral (3° 39' S, 79° 43' O), Provincia del Oro, Ecuador. A 1630 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 16 ejemplares: en seco como piel (AMNH47171), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH268103, FMNH81456, FMNH81457-81458, FMNH81461-81464, QCAZ13275, QCAZ15509, QCAZ16193, QCAZ17851, QCAZ18296), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (AMNH47176, MEPM11196); macho, ad., 18 ejemplares: en seco como piel (AMNH47172), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH268108, QCAZ13278, QCAZ4844, AMNH268102, AMNH268106, AMNH268107, AMNH61862, MEPM12544, QCAZ13298, QCAZ18922), en etanol como carcasa, cráneo, mandíbula (AMNH47174), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (AMNH47170, AMNH47173, AMNH47175, AMNH47177-47178, AMNH61861); macho, subad., 2 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH81459-81460); sexo desconocido, ad., 3 ejemplares: en seco como piel, cráneo, mandíbula (QCAZ15505, QCAZ15507-15508).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *C. caniventer* de las demás especies del género: (1) almohadilla hipotenar trasera reducida y ubicada distalmente respecto a 1 interdigital (como en Figura 36a); (2) contraste en coloración dorsoventral fuerte, restringido al vientre, no llega hasta la garganta; (3) VAC presentes, grandes, formadas por maxilar, frontal y nasal, y borde del nasal dendriforme; (4) foramen suprameatal muy grande, de aspecto trapezoidal; (5) I2-3 con cúspula posterior grande; (6) dP1 más grande que dP2; (7) dP2 con cúspula anterobasal; (8) M1 con área oclusal más grande que M2; (9) dp2 subigual en tamaño a p3, sin diastemas entre ui4 y p3, (10) cúspide principal de p3 lingualmente convexa.

Descripción:

Especie mediana a grande (LT: 210-274 mm, P: 22-58 g, LMC: 30,6-36,44 mm), con pelaje gris oscuro en dorsal y con contraste ventral a gris claro, el cual se limita al vientre y no llega hasta la garganta. Almohadilla hipotenar trasera pequeña y ubicada distalmente respecto a la 1 interdigital.

El cráneo es de rostro alargado y región posterior poco globosa; las VAC están presentes y grandes formadas por maxilar, frontal y nasal, con el borde nasal pudiendo ser dendriforme; constricciones orbitales como en *C. sangay*, crestas temporales variables desde casi ausentes (e.g., AMNH 61861 ♂)

a grandes y desarrolladas (e.g., holotipo AMNH 47174 ♂); cresta nugal desarrollada; no presenta tubérculo nugal; el arco cigomático es variable desde delgado y homogéneo en todo su largo (e.g., holotipo) o robusto y homogéneo (e.g., AMNH 61861 ♂) o notoriamente más alto en su región media (e.g., AMNH 268107 ♂); torus post palatino robusto variando entre recto a ligeramente curvado hacia posterior, sin proyección ventral. Foramen infraorbital abre hacia anterior y ubicado dorsal al contacto entre P3-M1 o ligeramente posterior, siendo comparativamente más grande que especies de tamaño similar (e.g., *C. centralis* comb. nov., *C. obscurus*, *C. sangay*), algunos especímenes (e.g., AMNH 268107) presentan una foramina en el canal que dirige el contenido de este foramen; foramen suprameatal grande a moderado, de forma trapezoidal con la base en ventral; fenestras incisivas cortas (i.e., no alcanzan dP2), más anchas posteriormente; fenestras maxilopalatinas como en *C. sangay* y *C. condorensis* con sus bordes laterales muy cercanos a la raíz de M1-M2; otras características del basicráneo como descritas para la familia.

La mandíbula es grácil y similar a la de *C. sangay* y *C. condorensis* con un proceso coronoides vertical y alto de borde anterior recto, con una muesca mandibular amplio; fosa masetérica profunda con crestas asociadas robustas, especialmente la línea mandibular; base del proceso angular ancha; cuerpo mandibular de altura máxima entre p3-m4. Forámenes mentonianos dos, con el anterior de mayor tamaño que el posterior; foramen retromolar pequeño y reducido.

En la dentición superior, el I4 está ligeramente separado de I3 comparado con especies como *C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *C. centralis* comb. nov., pero menos separado que en *C. sangay* y *C. condorensis*; I4-C sin diastema; diastema de C-dP1 de tamaño subigual o ligeramente mayor a diastema de dP1-dP2; diastema de dP1-dP2 curvo. I2-I4 subiguales en forma, con cúspide posterior desarrollada, tamaño decreciente de I2 a I4. Los caninos con dimorfismo sexual con machos de caninos grandes y cónicos, hembras con caninos de menor tamaño y comprimidos bucolingualmente, con algunos ejemplares presentando un ensanchamiento en la base similar a una cúspide accesoria pequeña (e.g., AMNH 268103 ♀). El dP1 y dP2 subiguales en forma, dP1 es de mayor tamaño que dP2, pero de ancho similar; estos premolares con cúspide anterior y posterior grandes en ocasiones conectadas por un cingulo basal y cúspide principal ligeramente ubicada anterior y curvada hacia posterior; el P3 es de ancho constante en sección transversal o ligeramente más ancho en el medio, con cingulos linguales y labiales desarrollados. Los M1-M3 con cingulo labial desarrollado; M1 con cingulo lingual presente, de aspecto cuadrado y de mayor área oclusal que M2, hipoflexo profundo con áreas protoconular y metaconular subiguales; M2 de aspecto oclusal cuadrado, sin cingulo lingual, hipoflexo menos profundo y área protoconular de mayor tamaño que metaconular; M3 triangular con metacónulo moderadamente desarrollado; M4 reducido de aspecto oclusal oblongo y protocono desarrollado.

En la dentición inferior no presenta diastemas, aunque el holotipo (AMNH 47174 ♂) presenta una ligera separación de ui3-ui4. El primer incisivo es procumbente formando un ángulo menor a 180° respecto al cuerpo mandibular; los unicuspidales son subiguales en forma y tamaño, con la corona

“doblada” hacia anterior. El dp2 es subigual en tamaño a p3 en la mayoría de ejemplares, incluyendo la serie tipo, sin embargo el ejemplar tipo presenta un dp2 de talón largo y bajo dándole un aspecto aspecto más bajo a este, no presente en el demás material de la especie; el dp2 con cúspide anterior poco desarrollada, talón relativamente corto que termina en una cúspide puntiaguda posterior, cúspide principal alta y ancha ubicada anteriormente al centro de la corona; p3 de morfología y tamaño similar a dp2, con cúspide principal lingualmente convexa y talón parcialmente bajo trigónido de m1. Los m1-m3 con cíngulo anterobasal desarrollado y largo; el m1 presenta un trigónido relativamente pequeño, con el metacónido posterior respecto al protocónido y cercanos entre sí, crístida oblicua delgada y uniéndose a la base de protocónido, postcrístida curva hacia posterior y contactando con el hipoconúlido comparativamente grande dentro de *Caenolestes*, en m1 el entocónido presenta menor compresión bucolingual respecto a m2-m3, preentocrístida grande y ubicada hacia el centro del talónido, generando un amplio cíngulo lingual y dirigida hacia el centro de la premetacrístida; el m2 es de morfología similar al m1, con paracónido más cercano al metacónido comparativamente y metacónido ubicado transversalmente respecto al protocónido, entocónido con mayor compresión bucolingual; m3 subigual a m2, de menor largo de corona pero subigual en ancho, y paracónido y metacónido relativamente más cerca; el m4 está reducido pero se diferencian en este diente el metacónido, protocónido, hipocónido y entocónido, al igual que un cíngulo labial desarrollado.

Comparaciones:

Caenolestes caniventer es una especie relativamente grande del sur Ecuador y norte del Perú, distribuida tanto en la Cordillera Occidental como Oriental de Ecuador, en localidades cercanas a *C. fuliginosus*, *C. condorensis* y *C. sangay*. De estas se diferencia por los siguientes caracteres (estados para *C. caniventer* entre paréntesis): foramen suprameatal (hipertrofiado); cúspide posterior en I2-I3 (grande); dp2 (subigual en tamaño a p3); diastemas en dentición inferior (ausentes). De *C. sangay* se diferencia por: VAC (de mayor tamaño); torus post palatino (no ventralmente proyectado); dp2 (sin cúspula anterobasal). De *C. condorensis* se diferencia por: tamaño (menor tamaño general); VAC (con nasal en forma dendriforme); fenestra incisiva (larga). De *C. fuliginosus* se diferencia por: pelaje (con contraste dorsoventral fuerte); almohadilla hipotenar trasera (en ubicación distal respecto a 1 interdigital); tamaño (mayor tamaño); I4-C (sin diastema); dP2 (con cúspide anterobasal); p3 (con cúspide principal convexa).

Distribución:

Distribución amplia, desde latitudes medias en Ecuador hasta el norte del Perú. Al norte y oriente, se le conoce desde la localidad San Felipe de Molleturo, Ecuador; al norte y al occidente se le conoce desde la localidad 28 de Mayo, Área Ecológica de Conservación Yacuambi en Zamora-Chinchipe, Ecuador. Al sur y oriente se le conoce desde la localidad Huancabamba en Piura, Perú; al sur y occidente se le conoce desde la localidad San Andrés de Cutervo en Cajamarca, Perú. Los registros de esta especie provienen de localidades entre los 1630 m en la localidad tipo El Chiral en Provincia del Oro, Ecuador (AMNH 47170-47178) y 3300 m en el PN Yacurí en Loja, Ecuador (QCAZ 16193).

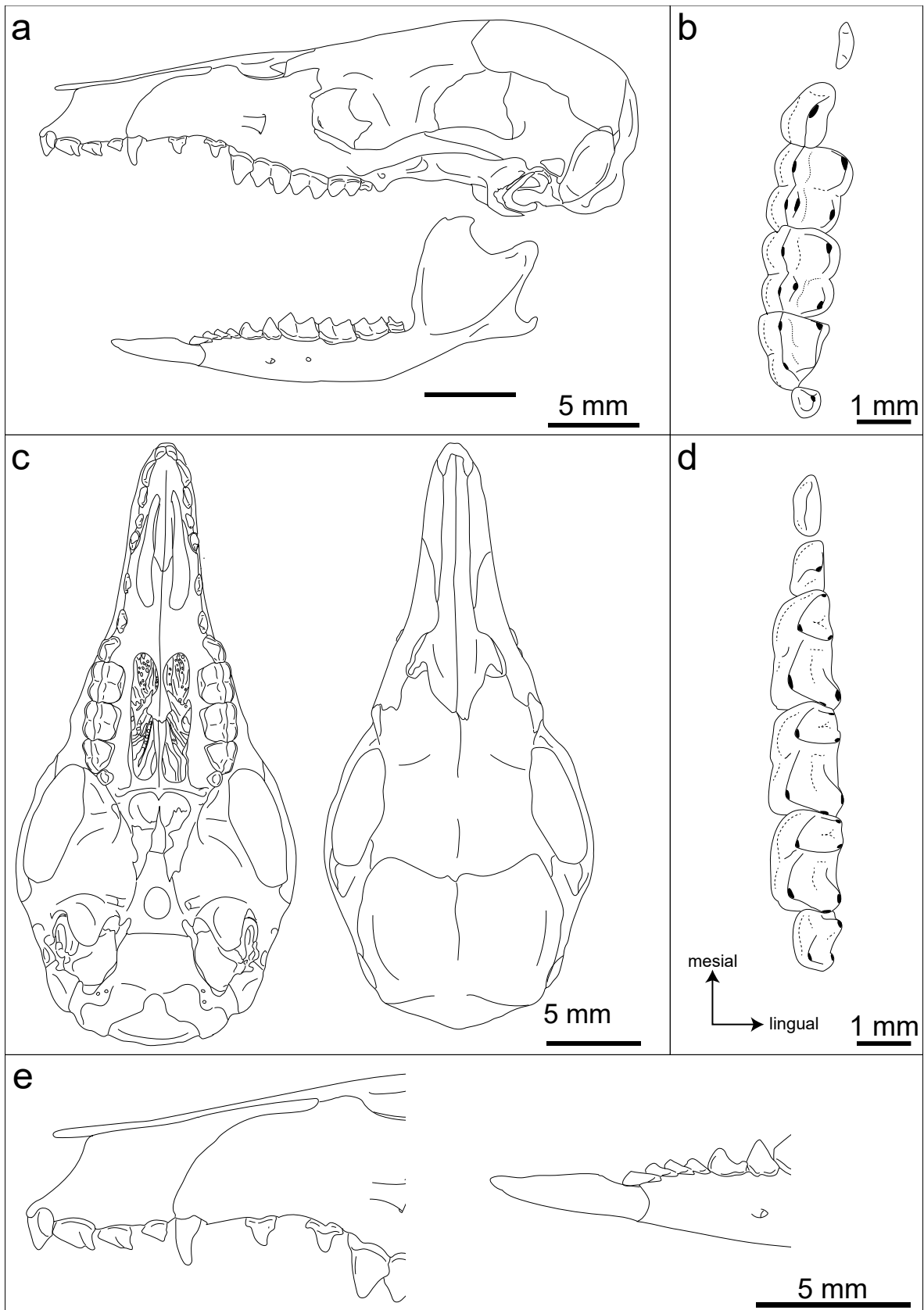


Figura 58. Esquema de *Caenolestes caniventer* vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 81461.

Tabla 11. Caracteres morfológicos diagnósticos para algunas especies de Paucituberculata vivientes. Abreviaturas: *C. sngy*: *Caenolestes sangay*; *C. cani*: *C. caniventer*; *C. cond*: *C. condorensis*; *C. conv*: *C. convelatus*; *C. barb*: *C. barbarensis* comb. nov.; *L. inca*: *Lestoros inca*; *R. rapha*: *Rhyncholestes raphamurus*.

Carácter	<i>C. sngy</i>	<i>C. cani</i>	<i>C. cond</i>	<i>C. conv</i>	<i>C. barb</i>	<i>L. inca</i>	<i>R. rapha</i>
I2-3 con muesca profunda	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente
dP1 reducido o ausente	no	no	no	no	no	si	si
VAC cerradas o formada por 2 huesos	no	no	no	si	si	no	no
Foramen suprameatal	grande, ovalado	muy grande, trapezoidal	grande, ovalado	muy grande, ovalado	muy grande, ovalado	pequeño, redondo	pequeño, redondo
Nasales inflados	no	no	no	no	no	si	no
Diastema I4-C	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	presente
Diastema C-dP1 y dP1-dP2	subiguales	subiguales	C-dP1 mayor	subiguales	C-dP1 menor	C-dP1 mayor	C-dP1 mayor
Cúspide anterobasal presente dP2		presente	presente	ausente	ausente/presente	presente	presente
Ancho del P3	uniforme	más ancho medial	uniforme	uniforme	más ancho distal	uniforme	uniforme
Superficie oclusal M1-2	M1-2 cuadrados	M1-2 cuadrados	M1-2 cuadrados	M1 rectangular	M1-2 cuadrados	M1-2 cuadrados	M1-2 rectangulares

Carácter	<i>C. sngy</i>	<i>C. cani</i>	<i>C. cond</i>	<i>C. conv</i>	<i>C. barb</i>	<i>L. inca</i>	<i>R. rapha</i>
metacónulo en M2	En línea con StC+D	En línea con StC+D	En línea con StC+D	En línea con StC+D	Distal a StC+D	En línea con StC+D	En línea con StC+D
Talónido de p3	parcialmente bajo m1	parcialmente bajo m1	contiguo a m1	contiguo a m1	parcialmente bajo m1	parcialmente bajo m1	contiguo a m1
Cúspide central p3	curva lingual	curva lingual	curva lingual	recta	recta	curva lingual	curva lingual
Largo corona dp2	dp2 > p3	dp2 ≈ p3	dp2 > p3	dp2 ≈ p3	dp2 ≈ p3	dp2 > p3	dp2 < p3
Entocónido en m2	posterior a hipocónido	opuesto a hipocónido	opuesto a hipocónido	posterior a hipocónido	opuesto a hipocónido	posterior a hipocónido	posterior a hipocónido
Metacónido en m1	posterior a protocónido	posterior a protocónido	posterior a protocónido	posterior a protocónido	transversal a protocónido	posterior a protocónido	posterior a protocónido
Contraste dorso-ventral del pelaje	fuerte	fuerte	fuerte	fuerte	fuerte	ausente	ausente
Ubicación almohadilla hipotenar	distal	distal	distal	distal	distal	proximal	proximal

Tabla 12. Caracteres morfológicos diagnósticos para algunas especies del grupo “Fuliginosus” de Paucituberculata vivientes. Abreviaturas: *C. fuli*: *Caenolestes fuliginosus*; *C. belm*: *C. sp. nov. 2* "belmira"; *C. obsc*: *C. obscurus*; *C. osgd*: *C. sp. nov. 3* "chingaza"; *C. cntr*: *C. centralis* comb. nov.; *C. fron*: *C. sp. nov. 1* "frontino".

Carácter	<i>C. fuli</i>	<i>C. belm</i>	<i>C. obsc</i>	<i>C. osgd</i>	<i>C. cntr</i>	<i>C. fron</i>
I2-3 con muesca profunda	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
dP1 reducido o ausente	no	no	no	no	no	no
VAC cerradas o formada por 2 huesos	no	no	sí	no	no	no
Foramen suprameatal	moderado, redondo	moderado, ovalado	pequeño, redondo	pequeño, redondo	pequeño, redondo	moderado, ovalado
Nasales inflados	no	leve	no	no	no	no
Diastema I4-C	ausente	presente	presente	presente	presente	presente
Diastema C-dP1 y dP1-dP2	subiguales	subiguales	subiguales	subiguales	C-dP1 mayor	C-dP1 mayor
Cúspide anterobasal dP2	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Ancho del P3	uniforme	más ancho distal	más ancho distal	más ancho distal	uniforme	más ancho distal

LESTOROS OEHSER, 1934

Sinónimos:

Orolestes Thomas, 1917, p. 3, [nec *Orolestes* MacLachlan, 1895, p. 21]

Orolestes Obenchain, 1925

Cryptolestes Tate, 1934, p. 154, [nec *Cryptolestes* Ganglebauer, 1899, p. 608 (subgénero de Coleoptera)]

Caenolestes Bublitz, 1987, partim. p. 77, 78, 79

Especie tipo: *Lestoros inca* (Thomas, 1917)

Especies incluidas: género monotípico, misma que especie tipo

Diagnosis: Igual que especie tipo (ver abajo)

LESTOROS INCA (THOMAS, 1917)

Figura 59

Sinónimos:

Orolestes inca Thomas, 1917, p. 3

Cryptolestes inca Tate, 1934

Caenolestes inca Bublitz, 1987, p. 77

Caenolestes gracilis Bublitz, 1987, p. 78

Holotipo y localidad tipo:

NMNH-SI 194401 ♂ colectado por Edmun Heller (E.H. 248) en 1915 de la localidad de Torontoy (13° 10' S, 72° 30' O), Perú. A 4267 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 30 ejemplares: en seco como piel (NMNH-SI194382, NMNH-SI194388, NMNH-SI194390, NMNH-SI194393-194394, NMNH-SI194397, NMNH-SI194399-194400, NMNH-SI194403-194404, NMNH-SI194407-194408, NMNH-SI194410, NMNH-SI194417-194418, NMNH-SI194421, NMNH-SI194431-194433), en seco como piel, cráneo, mandíbula (AMNH42685, FMNH171818, FMNH172044, FMNH75112-75113, FMNH75120-75121), en etanol como carcasa, cráneo, mandíbula (FMNH174477), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH172046), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH174485, FMNH174489); hembra, edad indeterminada, 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH75122); hembra, subad., 1 ejemplar: en seco como piel (NMNH-SI194395); macho, ad., 43 ejemplares: en seco como piel (NMNH-SI194383-194385, NMNH-SI194387, NMNH-SI194389, NMNH-SI194391-194392, NMNH-SI194396, NMNH-SI194401-194402, NMNH-SI194406, NMNH-SI194409, NMNH-SI194412-194413, NMNH-SI194419-194420, NMNH-SI194422-194423, NMNH-SI194425-194427, NMNH-SI194430, NMNH-SI194434-194435, NMNH-SI582114), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH171816, FMNH171819, FMNH22439, FMNH75114-75119), en etanol

como carcasa, cráneo, mandíbula (FMNH16817, FMNH172050, FMNH174479, FMNH174481, FMNH174483), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH75123), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH172052, FMNH174487, NMNH-SI194401); macho, subad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH172048); sexo desconocido, ad., 2 ejemplares: en seco como piel (NMNH-SI194921, NMNH-SI194948).

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *L. inca* de las demás especies vivientes de la familia: (1) almohadilla hipotenar plantar reducida y en ubicación proximal; (2) VAC presentes y formadas por tres huesos; (3) nasales inflados; (4) foramen infraorbitario abre lateralmente; (5) proceso glenoideo del escamoso robusto; (6) arco cigomático ensanchado anteriormente; (7) foramen esfenopalatino posicionado posterior, dorsal a foramen menor palatino; (8) contacto maxilar-premaxilar en septum medial fenestras incisivas en forma de “W”; (9) muesca estilomastoidea en forma de foramen; (8) diastema entre I3-I4 presente; (9) I4 premolariforme; (10) canino con doble raíz, sin dimorfismo sexual; (11) dP1 reducido o ausente; (12) paracono pequeño pero presente en M1; (13) u11 notoriamente más grande que ui2-4; (14) cresta posterior a metacónido en m2-m3 presente; (15) muesca profunda entre posmetacrística y preprotocrística en m2-m3. De *Stilotherium*† se diferencia por el menor desarrollo del metacono en los molares superiores y el desplazamiento anterior del mismo respecto a StC+D, ausencia del flexo en la cresta postmetaconular en M1-M2, metacónido de mayor tamaño que paracónido en m2-m3, metacónido y paracónido en m2-m3 cercanos, y un m4 más largo que trigónido de m3. De *Pliolestes*† se diferencia por no tener ensanchadas las coronas de molares inferiores, p3 no reducido, metacónido no anterior a protocónido en m2-m3. De *Gaimanlestes*† se diferencia por metacónido no anterior a protocónido en m2-m3, crística oblicua más alta que encotristida m1-m3, cingulo lingual presente en m1-m3, cingulo anterobasal largo en m1-m3. De *Caenolestoides*† difiere por dp2 igual o más largo que p3, muesca menos profunda entre preportocrística y postmetacrística m2-m3, entocónido no posteriormente ubicado respecto a hipocónido en m2-m3.

Descripción:

Especie pequeña a mediana (LT: 191-240 mm, P: 17-35 g, LMC: 27,9-32,3 mm), con pelaje marrón oscuro o claro, opaco, sin contraste ventral. Almohadilla hipotenar trasera muy pequeña y ubicada proximal respecto a la 1 interdígital.

El cráneo es de rostro alargado y globoso en posterior; las VAC están presentes, formadas por maxilar, nasal y frontal, grandes o pequeñas y como en los otros dos géneros vivientes de la familia pueden estar recubiertas por una delgada capa ósea; el borde nasal de las VAC puede ser dendriforme; constricciones orbitales variables, con la posterior más profunda; crestas temporales generalmente ausentes, cuando presentes, muy pequeñas (e.g., NMNH-SI 194401 ♂); crestas muy poco desarrolladas; región occipital globosa; tubérculo nugal no desarrollado; espina posterodorsal del premaxilar larga, casi en contacto con VAC; pared lateral del alvéolo del canino formada por maxilar

en su totalidad; arco cigomático alto en base de cigoma anterior, progresivamente menos alto hacia posterior; proceso post glenoideo escamoso grande y saliente lateralmente en vista ventral; torus post palatino robusto, de aspecto recto o levemente curvado hacia posterior; muesca estilomastoidea con proceso caudal del petroso formando un foramen junto con el proceso post timpánico del escamoso; proceso caudal del petroso casi en contacto con proceso rostral del petroso. Foramen infraorbitario abre hacia lateral, dorsal contacto entre P3-M1 o a raíz anterior de M1 (e.g., FMNH 75117♂); foramen suprameatal pequeño, de aspecto lateral redondo; fenestras incisivas largas, alcanzan borde mesial de dP2, muy anchas a posterior; el septum entre estas fenestras es variable, pudiendo ser su porción maxilar muy delgado a grueso (Figura 43), con el contacto en este septum entre maxilar y premaxilar generalmente en forma de “W” (Figura 11); fenestras maxilopalatinas grandes ocupando gran parte de la región maxilar, homogéneas en ancho; septum de fenestras maxilopalatinas comparativamente robusto; foramen esfenorbital grande, dorsal y ligeramente anterior a foramen menor palatino; canal transversal no presenta, frecuentemente con el surco que guía su contenido recorriendo lateralmente y con forámenes accesorios en su extremo distal; canal para el nervio del canal pterigoideo presente; otras características del basicráneo en ventral como en la descripción para la familia.

La mandíbula es grácil, con el cuerpo mandibular más alto a la altura del p3-m1 y progresivamente menos alto hacia anterior y distal de este punto; ángulo entre cresta anterior del coronoides y cuerpo mandibular a 90°; fosa masetérica superficial, con línea masetérica fuerte en región posterior; proceso angular de largo variable, de base amplia. Forámenes mentonianos presentes, normalmente dos, con el anterior de mayor tamaño; foramen retromolar pequeño o ausente, ovalado o redondo.

En la dentición superior, diastemas entre I3-I4 e I4-C presentes, de tamaño subigual; diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 presentes, el primero ligeramente más grande que el segundo; dP2 frecuentemente separado de P3 por un pequeño espacio. Incisivos I2 con corona comprimida bucolingualmente, borde ventral liso, sin desarrollo de cúspula posterior; I3 con compresión bucolingual similar a I2, pero con corona en punta, ligeramente menos largo que I2; I3 neomórfico, premolariforme, de menor tamaño que incisivos anteriores, cúspide principal curva hacia posterior; con cúspulas basales, la anterior más desarrollada que la posterior. Los caninos están comprimidos bucolingualmente, con la base más ancha y mesiodistalmente y progresivamente más delgados hacia el ápice de la corona; no hay dimorfismo entre machos y hembras en cuanto a la forma de los caninos. Los dP1 están muy reducidos y simplificados en forma, pueden ser desde pequeñas coronas redondeadas (e.g., FMNH 172044 ♀), hasta pequeños dientes premolariforme puntiagudo; el dP2 no está reducido, con una cúspide principal central a la corona, sin cúspula anterobasal, talón grande que termina en cúspula posterior; el P3 con cúspula anterior desarrollada, ligeramente desplazada hacia lingual respecto a cúspide principal; P3 de ancho constante en aspecto transversal. Los molares M1 de aspecto oclusal rectangular, ligeramente más pequeño en área oclusal que M2; M2 cuadrado en aspecto oclusal; M1-M2 con poco desarrollo de hipoflexo, sin cingulo lingual; M1 puede presentar un pequeño paracono en la base de StB, más bajo que el metacono; M1-M2 con metacono relativamente grande comparado a los otros género

vivientes de la familia; M3 de aspecto triangular, postprotocrista generalmente en misma dirección que en M1-M2, con una inflexión hacia labial, aproximadamente al nivel del metacono; M4 reducido y generalmente de aspecto circular u ovalado.

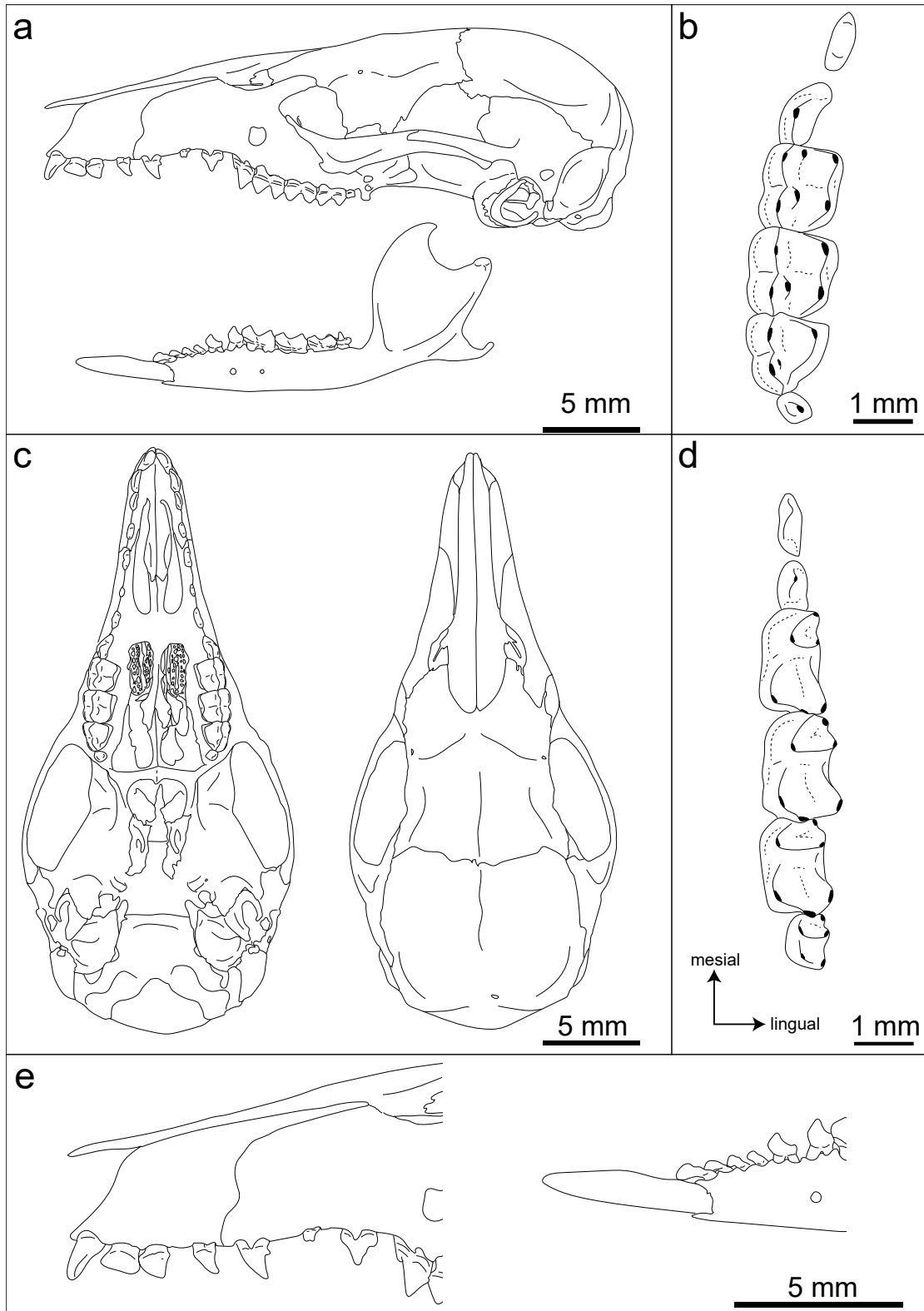


Figura 59. Esquema de *Lestoros inca* en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dp2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en paratipo NMNH-SI 194404.

En la dentición inferior generalmente sin diastemas o muy pequeños separando ui4-dp2 y dp2-p3. El primer incisivo procumbente largo, formando un ángulo de 180° con el cuerpo mandibular; el ui1 es mucho más grande que ui2-4, los cuales decrecen en tamaño de corona hacia posterior; forma de unicuspidales doblada hacia mesial. El dp2 es subigual o ligeramente más pequeño que p3; dp2 con cúspide principal en mitad medial de la corona, con cúspula anterobasal pequeña o ausente, talón largo; el p3 con cúspide principal alta y vertical, talón pequeño; el p3 en esta especie puede presentar una cúspula anterior relacionada a un cíngulo lingual (e.g., NMNH-SI 194399 ♀, NMNH-SI 194417 ♀, NMNH-SI 194422 ♂). Los molares m1-m3 con cíngulo labial largo; cíngulo lingual grande, de similar desarrollo entre sí; trigónido más alto que talónido; cresta posterior a metacónido presente; m1 con metacónido posterior a protocónido; en m2-m3 el metacónido y el paracónido cercanos entre sí; muesca entre premetacristida y preprotocristida presente; entocónido ligeramente posterior a hipocónido en m2, opuesto en m3; hipoconúlido desarrollado, aumenta su tamaño de m1 a m3; m4 reducido pero en juveniles trigónido diferenciable de talónido (e.g., FMNH 172048 ♂); paracónido presente, metacónido muy alto en comparación a las cúspides restantes, las cuales son subiguales en tamaño; cíngulo labial desarrollado; sin cíngulo lingual.

Distribución:

Especie distribuida al sur del Perú y norte de Bolivia, en los Andes Centrales al norte del altiplano andino y entre la confluencia entre la Cordillera Occidental y Oriental en Perú. Es de notar que en esta zona se encuentra entre las zonas de subducción entre las dorsales de Nazca e Iquique, donde los Andes se orientan noroccidente-suroriente. De su distribución, al norte y occidente, se le conoce desde la localidad de Cordillera de Vilcabamba en Junín en Perú, pero existe una brecha de ~200 km hasta las siguientes localidades conocidas en el Valle de Ocobamba y Cedrobamba en Cusco en Perú; al norte y oriente se le conoce desde la localidad de Limacpuncu en Cusco en Perú. Al sur y occidente se le conoce desde la localidad de Cedrobamba en Cusco en Perú; al sur y occidente se le conoce de la localidad de Llamachaqui de Pelechuco en Bolivia (CBF 4000, non vidi). Los registros de esta especie provienen de localidades en elevaciones entre los 2000 m en la Cordillera de Vilcabamba (NMNH-SI 582114) hasta los 4250 m en Torontoy en Cusco, Perú (e.g., NMNH-SI 194401).

RHYNCHOLESTES OSGOOD, 1924

Sinónimos:

Rhyncholestes raphanurus Osgood, 1924, p. 169, por designación original

Especie tipo: *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

Especies incluidas: género monotípico, misma que especie tipo

Diagnosis: Igual que especie tipo (ver abajo)

RHYNCHOLESTES RAPHANURUS OSGOOD, 1924

Figura 60

Sinónimos:*Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924, p. 169*Rhyncholestes raphanurus* Bublitz, 1987, p. 79*Rhyncholestes continentalis* Bublitz, 1987, p. 80*Rhyncholestes raphanurus raphanurus* Patterson, 2008, p. 126*Rhyncholestes raphanurus continentalis* Patterson, 2008 p. 126*Rhyncholestes raphanurus raphanurus* Patterson, 2015, p. 196, PL. 11.7*Rhyncholestes raphanurus continentalis* Patterson, 2008 p. 196, PL. 11.7**Holotipo y localidad tipo:**

FMNH 22422 ♀ colectado por Wilfred H. Osgood (WHO 5500) en 1923 de la localidad de Río Inio (43° 22' 08" S, 74° 03' 08" O), Chiloé, Chile. A < 5 m de elevación.

Material referido:

Hembra, ad., 25 ejemplares: en seco como piel (UACH3577, UACH3585), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH124002-124003, UACH949-950), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH129833, FMNH135035, UACH4522), en seco como piel, esqueleto (UACH1835), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH127469-127471, FMNH129824, FMNH129827, FMNH129830-129831, FMNH129834, FMNH129836, FMNH22422, UACH1831, UACH1839-1840, UACH2250, UACH2252); hembra, subad., 1 ejemplar: en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH129828); macho, ad., 48 ejemplares: en seco como piel (UACH1836-1837, UACH2253, UACH3574, UACH3581, UACH3584), en seco como piel, cráneo, mandíbula (FMNH124004, UACH948, UACH951-952), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH22423, UACH5739), en seco como piel, esqueleto (UACH1832, UACH1838), en seco como piel, cráneo, mandíbula, esqueleto (FMNH127467-127468, FMNH127472-127475, FMNH129823, FMNH135036, FMNH50071, UACH1830, UACH1833-1834, UACH2241-2249, UACH2251, UACH3576, UACH3578-3580, UACH3582-3583, UACH3998-4000, UACH5740, UACH7218, UACH947)

Nueva diagnosis:

La siguiente combinación de caracteres diferencian a *R. raphanurus* de las demás especies de la familia: (1) almohadilla tenar y 1 interdigital muy cercanas o en contacto; (2) VAC presentes y formadas por tres huesos; (3) rostro muy alargado, proceso posterodorsal del premaxilar largo; (4) foramen infraorbitario abre lateralmente; (5) I2-3 con cúspula posterior separada por muesca profunda; (6) I3-I4 separados por diastemas; (7) I4 subigual en forma y tamaño que I3; (8) I4 separado de C; (9) cúspula anterobasal en dP2 presente; (10) molares M1-M2 rectangulares en aspecto oclusal; (11) unicuspidales separados por pequeños diastemas; (12) dp2 reducido y notoriamente más pequeño que p3; (13) cúspide principal de p3 lingualmente convexa; (14) trigónido

y talónido en m1-m3 de la misma altura; (15) metacónido distante de paracónido en m2-m3; (16) largo de m4 menor que trigónido de m3. De *Stilotherium*† se diferencia por el menor desarrollo del metacono en los molares superiores y el desplazamiento anterior del mismo respecto a StC+D, ausencia del flexo en la cresta postmetaconular en M1-M2, metacónido de mayor tamaño que paracónido en m2-m3. De *Pliolestes*† se diferencia por no tener ensanchadas las coronas de molares inferiores, p3 no reducido, metacónido no anterior a protocónido en m2-m3. De *Gaimanlestes*† se diferencia por metacónido no anterior a protocónido en m2-m3, crístida oblicua más alta que encotristida m1-m3, cíngulo lingual presente en m1-m3, cíngulo anterobasal largo en m1-m3. De *Caenolestoides*† difiere por una mayor reducción del dp2 (basado en dp2 fragmentario de tipo MPEF-PV 553), preportocrístida y postmetacrístida sin muesca m2-m3, entocónido no posteriormente ubicado respecto a hipocónido en m2-m3.

Descripción:

Especie pequeña a mediana (LT: 81-230 mm, P: 13-45 g, LMC: 30,1-35,5 mm), con pelaje marrón oscuro, opaco, sin contraste ventral; único de la familia con cola más corta que el cuerpo. Almohadilla tenar y 1 interdigital muy cercanas o en contacto entre sí.

El cráneo es de rostro muy alargado y globoso en posterior; las VAC están abiertas y formadas por nasal, maxilar y frontal, y como en *Caenolestes* y *Lestoros* pueden presentar una delgada capa ósea; el borde nasal de las VAC es frecuentemente dendriforme; constricciones post orbitales profundas, la posterior más que la anterior; crestas temporales y nucales presentes en ejemplares de gran tamaño (e.g., FMNH 22423 ♂); cuando están presentes, las crestas temporales son más angostas mediolateralmente en comparación con *Caenolestes*; región occipital globosa y algunos ejemplares presentan tubérculo nual (e.g., FMNH 22423 ♂); arco cigomático más alto en su región anterior, pero de aspecto general delgado, no robusto como en *Lestoros*; proceso glenoideo del yugal pero relativamente robusto; torus post palatino robusto y mayormente recto en vista ventral; el septum entre fenestras incisivas, en su región maxilar es más ancho posterior que anteriormente; el contacto en este septum entre maxilar y premaxilar es en forma de “M” y llega hasta nivel del canino; el proceso caudal del petroso está anteriormente proyectado, en borde su medial, junto con el proceso timpánico del occipital y lateral al foramen yugular, forma una muesca que coincide con la salida para la vena cefálica lateral, por el seno petroso posterior (Figura 15). Foramen infraorbital abre lateralmente dorsal a la raíz anterior del M1; foramen suprameatal variable entre reducido a moderado, de aspecto redondo y ovalado; fenestras incisivas de bordes laterales mayormente rectos, en la región anterior y posterior se angostan y su región más ancha aproximadamente nivel del canino; fenestras incisivas notoriamente más angostas en su región posterior, las cuales son cortas, hasta nivel de los dP1; fenestras maxilopalatinas más angostas en su tercio anterior; foramen posterior del torus palatino muy grande; foramen menor palatino y esfenopalatino de tamaño similar, con el esfenopalatino ubicado ligeramente más anterior; canal para el nervio del ganjal pterigoideo profundo y marcado; canal transverso comprimido dorsoventralmente y alargado, con el surco que dirige su

contenido curvado hacia anterior; otros caracteres del basicráneo como descrito para la familia.

La mandíbula es grácil y alargada, con el cuerpo mandibular aproximadamente igual de alto desde p3 hacia posterior y disminuyendo en altura desde p3 hacia anterior; el ángulo entre la cresta anterior del coronoides y el cuerpo mandibular es variable, generalmente mayor a 90°; la fosa masetérica es profunda pero la línea masetérica o mandibular poco desarrollada. Forámenes mentonianos variables en número, entre dos a tres, con el anterior más grande; foramen retromolar ausente o presente (e.g., FMNH 124002 ♀), cuando está presente más grande que en *Caenolestes*, y de aspecto redondo.

En la dentición superior, diastema entre I3-I4 presente; diastema entre I4-C presente y más grande que diastema I3-I4; diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 grandes comparado a otros géneros, con el C-dP1 de mayor tamaño que dP1-dP2. Incisivos I2-I4 subiguales en forma con cúspula posterior grande y separada de la cúspide principal por una muesca en forma de “U” profunda; I2-I3 disminuyen en tamaño progresivamente desde I2 a I4. Los caninos con dimorfismo sexual en tamaño y forma; machos con caninos de mayor tamaño, de forma caniniforme, cónica y curva; hembras con caninos más pequeños, premolariformes, en ocasiones con una cúspula basal posterior desarrollada (FMNH 22422 ♀), y con doble raíz. Los premolares dP1, con cúspide principal no central, ubicada mesialmente y curvada hacia posterior, con talón desarrollado y cúspula posterior fuerte; en el dP1 la cúspula posterior puede estar o no presente; los dP2 con cúspide principal central en la corona del diente, con cúspulas anterior y posterior desarrolladas, con la posterior más grande; el P3 es de ancho constante mesial que distalmente en sección transversal, con cíngulo labial desarrollado. Los molares M1-M2 de aspecto oclusal rectangular y subiguales en tamaño; M1-M2 con metacónulo y protocono de desarrollo similar, con un hipoflexo desarrollado e igual de profundo en ambos dientes; M1 y M2 pueden presentar un pequeño cíngulo lingual; M3 triangular y con menor desarrollo del metacono respecto a M1-M2; M4 muy reducido en tamaño y simplificado, redondo u ovalado en área oclusal.

En la dentición inferior, los dientes entre i1-p3 separados por pequeños diastemas; generalmente el diastema ui4-dp2 de mayor tamaño. El primer incisivo procumbente es largo y en línea con el cuerpo de la mandíbula, en ocasiones con una pequeña inflexión hacia ventral, aproximadamente en el medio de su longitud; el ui1 es de mayor tamaño que los demás unicuspidales y de forma típica doblado hacia mesial; ui2-4 son en general más verticales y pequeños que ui1; ui4 frecuentemente más grande que ui2-3 y con una pequeña cúspula posterior. El dp2 es muy pequeño en relación al p2, con una cúspide principal ubicada en la mitad mesial de la corona, y un talón largo que termina en una cúspula posterior desarrollada; el p3 es alto, con la cúspide principal ubicada en la mitad mesial del diente y lingualmente convexa, talón desarrollado sin cúspula posterior y contiguo a trigónido de m1. Los molares m1-m3 presentan área oclusal del trigónido casi a la misma altura que el talónido; metacónido y paracónido relativamente distantes en m1-m3; cíngulo labial desarrollado y largo en m1-m3; cíngulo lingual de mayor desarrollo en m1 con entocrístida casi hasta la base del metacónido, reduciendo en longitud hacia el m3, donde el cíngulo lingual es leve o ausente; m4 muy reducido, de menor longitud respecto a trigónido de m3.

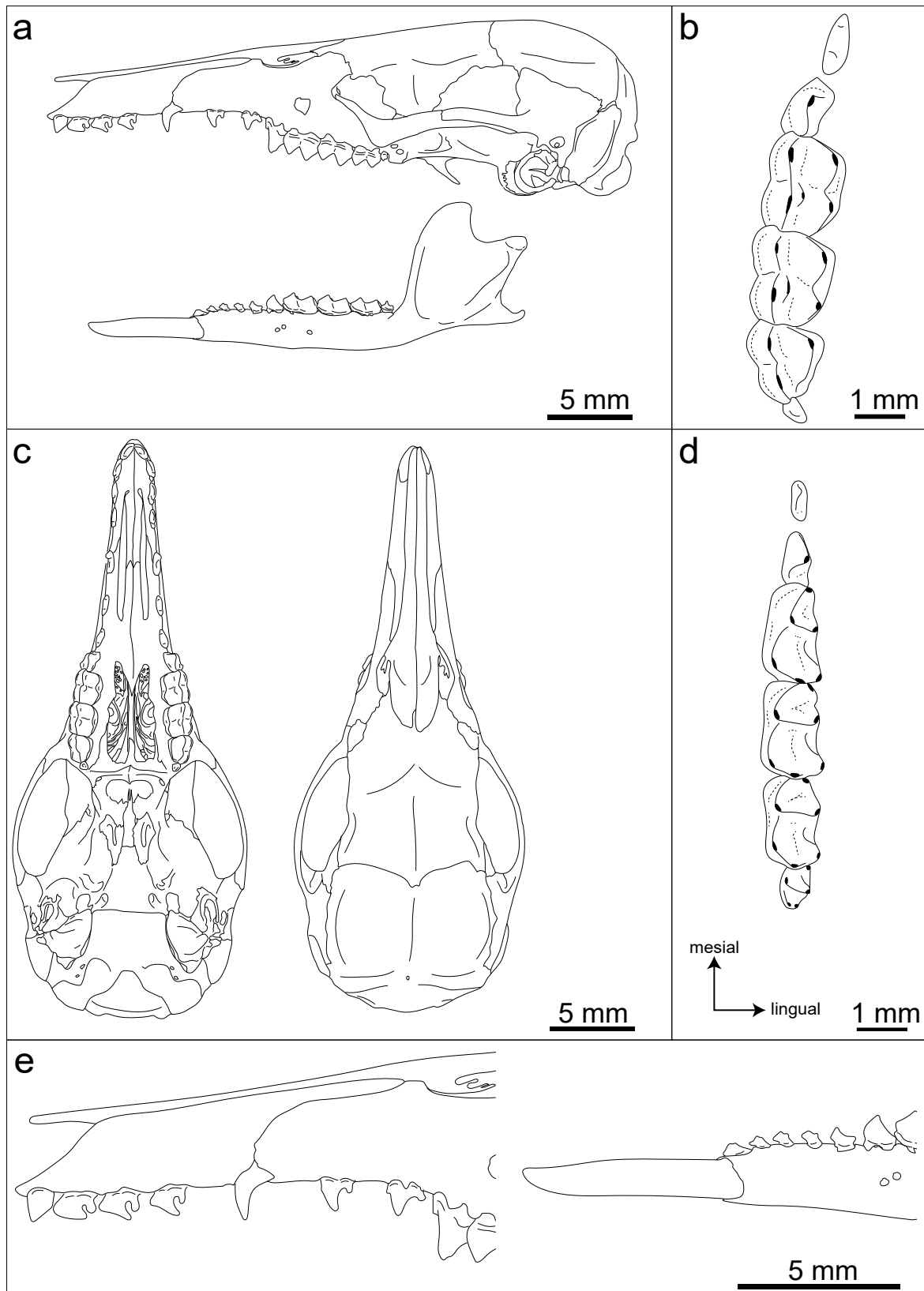


Figura 60. Esquema de *Rhyncholestes raphanurus* en vista lateral de cráneo y mandíbula (a), detalle de dentición superior dP2-M4 (b), vista ventral y dorsal (c) y dentición inferior dp2-m4 (d) y dentición antemolar en vista labial (e) basado en FMNH 127467.

Distribución:

Especie más austral de la familia en cuanto a sus representantes vivientes, ocupando zonas al sur de Chile, incluyendo la isla de Chiloé y conocida de una sola localidad en Argentina en Puerto Blest, PN Nahuel Huapi, Río Negro. Al norte y occidente, se le conoce desde la zona de la Cordillera de La Costa, de la región de Los Ríos (Vásquez-Ibarra et al., 2023), al sur de Valdivia en Chile hacia el sur; al norte y oriente se le conoce en Chile desde la localidad del PN Puyehue, pero en Argentina se le ha colectado de una localidad más al oriente aunque un poco más al sur en Puerto Blest. Al sur y occidente, se le conoce desde la localidad tipo en la desembocadura del Río Inio en la isla de Chiloé; al sur y oriente se le conoce desde la localidad de Río Negro, Chile. Los registros de esta especie provienen de elevaciones entre 0 m en la localidad tipo (holotipo FMNH 22422 ♀) hasta los 1135 m en Valle La Picada, Osorno, Chile (UACH 950-952).

La propuesta taxonómica final para los Caenolestidae vivientes quedaría de la siguiente manera:

- *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863)
- *Caenolestes centralis* comb. nov. (Bublitz, 1987)
- *Caenolestes obscurus* (Thomas, 1895)
- *Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira"
- *Caenolestes* sp. nov. 1 "frontino"
- *Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza"
- *Caenolestes convelatus* Anthony, 1924
- *Caenolestes barbarensis* comb. nov. (Bublitz, 1987)
- *Caenolestes caniventer* Anthony, 1921
- *Caenolestes sangay* Ojala-Barbour et al., 2013
- *Caenolestes condorensis* Albuja & Patterson, 1996
- *Lestoros inca* (Thomas, 1917)
- *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924

Resultados filogenéticos

Tras haber revisado en detalle la variación de la familia a nivel morfológico cualitativo y morfométrico (ver Familia Caenolestidae) como también la variación geográfica y taxonómica del grupo de manera integral (ver Grupos hipótesis), presento un recuento de caracteres identificados como informativos a nivel del grupo, basado en la combinación de caracteres recientemente usados (Abello et al. 2021), ampliados o modificados con los nuevos datos de la presente revisión que incluye nuevos caracteres. Estos caracteres fueron integrados en una matriz (ver Análisis filogenéticos) para analizar las relaciones filogenéticas de los taxa arriba descritos y en el contexto del orden Paucituberculata, con especial énfasis en la familia Caenolestidae.

Caracteres usados

A continuación detallo los caracteres utilizados y los estados considerados en los análisis filogenéticos. Entre corchetes, se presentan autores, año de la cita, y número de carácter en la matriz de referencia, cuando estos fueron tomados de otros estudios. Los cambios o modificaciones se señalan en la descripción de cada uno. Algunos caracteres han sido previamente discutidos por lo que para estos se presentan las citas únicamente. Los autores de referencia se abrevian de la siguiente manera: Abello et al. 2021 [AB 2021]; Martin 2019 [MA 2019]; Abello et al. 2018 [AB 2018]; Ojala-Barbour et al. 2013 [OB 2013]. Un asterisco (*) representa que el carácter fue considerado como ordenado.

PELAJE Y CARACTERES BLANDOS

1. Contraste de coloración entre el pelaje dorsal y el ventral [OB 2013-001; AB 2021-001]: ausente (0); presente, tenue (1); presente, fuerte (2). Originalmente como ausente (0) y presente (1), ver referencias. Modificado ya que como resultado de esta tesis (ver Grupos hipótesis y Recuento taxonómico), encontré que es un carácter variable, incluso intrapoblacionalmente. Las observaciones realizadas sugieren que hay una diferencia en el grado del contraste (e.g., Figura 35), siendo fuerte y delimitado para algunas especies, pasando de tonos grises oscuros a grises claros, con un límite costal divisor claro (e.g., *C. barbarendis* comb. nov.), mientras que en otras especies va de tonos marrones oscuros a claros, con límites difusos (e.g., *C. centralis* comb. nov.), o sin límites claros (e.g., *R. raphanurus*). Por lo que el estado original 1 fue dividido en 1 y 2.

2. Punto blanco en pelaje ventral [OB 2013-002; AB 2021-002]: ausente (0); 1 presente (1).

3. Almohadilla plantar tenar e interdigital 1 [MA 2019-004]: separadas claramente por un espacio (0); juntas o casi en contacto entre sí (1). Aunque este carácter no fue usado en su análisis, Martin (2019) puso en valor las almohadillas plantares y palmares y analizó su relevancia sistemática y evolutiva. Este carácter hace referencia al estado observado en *R. raphanurus* en que la almohadilla tenar y primera plantar se encuentran adyacentes mientras que en los demás géneros se encuentran separadas.

4. Ubicación almohadilla hipotenar trasera: proximal (borde anterior es más medial que borde anterior de 1) (0); distal (borde anterior es más distal que borde anterior de 1) (1). Ver Figura 36, donde se ejemplifica esta variación.

CRÁNEO Y MANDÍBULA

5. Bulla timpánica: abierta o incompleta (0); cerrada y completa (1). Este carácter hace referencia al desarrollo de la bula timpánica “completa” por un alto desarrollo del proceso caudal del petroso (e.g., *D. gliroides*), comparado al estado “incompleto” presente en Didelphidae y Caenolestidae, donde el proceso caudal del petroso tiene menos desarrollo anterior.

6. Tamaño del foramen suprameatal [OB 2013-005]: reducido (0); desarrollado (1); muy

grande (casi como meato acústico externo) (2). Modificado para separar forma de tamaño, ya que existen combinaciones que en el carácter original de los autores no se incluían (e.g., Figura 33).

7. Forma del foramen suprameatal: redondo (0); ovalado (eje largo orientado dorsoventral) (1); ovalado (eje largo ventroanterior a posterodorsal) (2); trapezoidal, más ancho en la zona ventral (3). (e.g., Figura 33)

8. Exposición mastoide del petroso: posterior (0); lateral (1). Este carácter refiere a la orientación con la que la exposición mastoide emerge en la región posterior del cráneo, siendo un carácter diagnóstico para Paucituberculata, respecto a la diversidad de especies marsupiales vivientes.

9. Aspecto general del arco cigomático [AB 2021-003]: robusto (0); delgado (1).

10. Aspecto lateral del arco cigomático [AB 2021-004]: homogéneo, aproximadamente del mismo alto (dorsoventral) en su región anterior y posterior (0); no homogéneo, región anterior más alta que región posterior (1). ver lámina de *Lestoros inca* para estado 1 (Figura 59).

11. Forma de la fenestra incisiva [AB 2021-006]: de coma, más ancha en extremo posterior (0); casi recta y ancho constante (1); pequeña y curva (2). (ver Figura 11).

12. Alineación mediolateral del foramen palatino inferior y foramen esfenopalatino [OB 2013-004; AB 2021-007]: alineados respecto a su centro (0); foramen esfenopalatino ligeramente más anterior (1); foramen esfenopalatino mucho más anterior (2). (ver Figura 10).

13. Foramen infraorbital [OB 2013-006; AB 2021-010]: abre anteriormente, no visible en vista lateral (0); abre lateralmente, visible en vista lateral (1). (comparar Figura 8 y Figura 10).

14. Posición del borde lateral del foramen infraorbital [AB 2018-002; AB 2021-011]: anterior al contacto P3-M1 (0); dorsal al contacto P3-M1 (1); posterior al contacto P3-M1 (2). Modificado para incluir la variación de todos los taxa aquí considerados, específicamente teniendo en cuenta aquellos en que el foramen abre anterior al contacto entre P3-M1.

15. Espina posterodorsal del premaxilar: ausente, no diferenciada del borde posterior del premaxilar (0); diferenciada del borde postpremaxilar y digitiforme (1). La espina posterodorsal es distintivamente grande y larga en Paucituberculata comparado con muchos Didelphidae, siendo digitiforme en los primeros y ausente en la mayoría de los segundos.

16. Unión premaxilar-maxilar en el tabique o septum entre las fenestras incisivas: alcanza el canino (0); posterior al canino (1); anterior al canino (2). Este carácter se refiere a la diferencia que hay en la ubicación de la unión maxilar-premaxilar en las fenestras incisivas, especialmente con relación al canino. Por ejemplo, en *Rhyncholestes*, el contacto es a la altura del canino (0), mientras que en *Caenolestes* es posterior (1) y en *D. albiventris* es anterior (2). (ver Figura 11).

17. Vacuidad anteorbital [OB 2013-007]: ausente (0); presente, formada por 2 huesos (nasal y maxilar) (1); presente, formada por 3 huesos (maxilar, nasal y frontal) (2). Este carácter ha sido discutido en varias ocasiones (e.g, Abello et al. 2021; González et al. 2020; Martin 2013; Bublitz 1987; Marshal 1980; Osgood 1921). Recientemente, Martin (2013) y González et al. (2020) han discutido sobre la alta variabilidad del carácter. Sin embargo, la “osificación total” referida en estos

trabajos deja de lado el hecho de que, aun cuando éstas están cerradas por una capa delgada de hueso, los bordes de la misma son visibles. En este sentido, aquí se toma como ausente solamente aquellas especies en las que no existe evidencia de dichas vacuidades (e.g., *Didelphis*, *Monodelphis* y algunos *C. convelatus*), pero no aquellas donde a pesar de la capa ósea, se evidencia el borde de las vacuidades (Figura 12).

18. Forma de la porción maxilar del tabique en la fenestra incisiva: anterior ancho, posterior delgado (0); anterior delgado, posterior ancho (1); ancho aproximadamente homogéneo (2); ligeramente constreñido al medio (3). Debido al alto grado de desarrollo de las fenestras incisivas, el tabique toma diferentes formas entre las especies, por ejemplo, es anteriormente delgado y posteriormente ancho en *Rhyncholestes* pero al contrario en *Caenolestes* (ver Figura 11).

19. Extremo posterior de las fenestras incisivas: cortas, no alcanzan dP2 (0); largas, alcanzan o sobrepasan dP2 (1). Entre algunas especies, existe variación en el largo relativo de las fenestras. Por ejemplo, *C. condorensis* presenta fenestras cortas (0), mientras que *C. fuliginosus* presenta fenestras largas (1) (ver Figura 11).

20. Fenestras maxilopalatinas: poco desarrolladas, pequeñas (0); muy desarrolladas, abarcan gran parte del paladar posterior (1). Carácter usado porque informa sobre diferencias a nivel de grupo interno e interno, pero con poca relevancia en la variación de Paucituberculata.

21. Foramen retromolar mandibular [OB 2013-011; AB 2021-012]: ausente o muy reducido (0); pequeño e irregular (1); grande y redondeado (2). Modificado para que el estado 0 represente ausencia.

22. Orientación del extremo anterior del dentario [AB 2018-004; AB 2021-013]: horizontal a subhorizontal (0); dorsalmente proyectado (1).

DENTICIÓN INFERIOR

23. Tamaño y orientación del primer incisivo inferior [AB 2018-003; AB 2021-014]: pequeño y vertical (0); grande, mayormente vertical (no procumbente) (1); hipertrofiado y procumbente (2).

24. Orientación del primer incisivo inferior procumbente: en línea con el cuerpo de la mandíbula (0); ligeramente hacia dorsal (10-20° respecto a cuerpo mandibular) (1). Este carácter hace referencia al ángulo que se forma entre el eje longitudinal del primer incisivo procumbente y el eje longitudinal del cuerpo mandibular. En algunas especies, el incisivo procumbente forma un ángulo menor a 180°, incluso cuando la orientación del extremo anterior del dentario (Chr. 22, ver arriba) es horizontal (Figura 33).

25. Forma del primer incisivo inferior [OB 2013-027; AB 2021-015]: en forma de pala (0); no en forma de pala (1).

26. Número de dientes antemolares inferiores [AB 2018-005; AB 2021-016]: ocho (0); menos de ocho (1). Modificado de AB 2021 para que se lea “inferiores”. Estados y orden como en

original.

27. Forma de unicuspidales inferiores [AB 2021-017]: no doblados (0); doblados (1). Para este carácter, los grupos externos fueron codificados como inaplicables.

28. Forma del cuarto unicuspidal: no diferenciable de los anteriores (0); diferenciado, forma más similar a dp2 (1). Discutido en Martin (2013), se incluye este carácter para representar la aparición de formas no unicuspidales en la posición ui4 de la dentición inferior en algunos taxa, principalmente *Rhyncholestes* y *C. sangay* donde el ui4 suele ser neomórfico (Figura 18). Para este carácter, los grupos externos fueron codificados como inaplicables.

29. Cúspide principal del dp2 vista desde labial: ubicada mesialmente (0); central o dorsal a la raíz anterior (1). Particularmente relevante en *Caenolestes*, por ejemplo, en *C. fuliginosus*, la cúspide principal está ubicada en la cara mesial del diente, mientras que en *C. convelatus*, esta cúspide es más central, haciendo que su cara cara mesial sea oblicua y no vertical. Ver diferencia en dp2 en Figura 33e-f.

30. Cúspula anterobasal del dp2: ausente (0); presente (1). Algunas especies presentan una cúspula anterior desarrollada (e.g., *C. caniventer*), mientras que en otras está totalmente ausente y la cara mesial del diente es lisa (e.g., *C. barbarendis* comb. nov.) (e.g., Figura 37).

31. Diastemas asociados al dp2: ausentes (0); con diastema distal (1); con diastema distal y mesial (2); con diastema mesial (3).

32. Talónido en el dp2: presente (0); reducido o ausente (1). Este carácter se refiere a la forma del diente, que en algunas especies (e.g., *C. convelatus*, Figura 33) el talónido está ausente o reducido.

33. Largo de corona relativo entre dp2 y p3 [AB 2021-018]: dp2 más corto que p3 (0); dp2 más largo que p3 (1); subiguales (2). Modificado para añadir el estado subigual, para aquellas especies en que la diferencia de la corona es indiferenciable.

34. Tamaño del p3 [AB 2018-007; AB 2021-019]: no reducido (0); reducido (1).

35. Número de raíces del p3 [AB 2018-008; AB 2021-020]: dos raíces (0); una raíz (1).

36. Cúspula anterobasal en el p3 [AB 2021-021]: ausente (0); presente (1). Ver comentarios en AB 2021.

37. Talón en el p3 [AB 2018-010; AB 2021-022]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado cero coincida con ausente.

38. Cúspide principal en p3 [AB 2018-012; AB 2021-023]: recta (0); parcialmente inclinada hacia lingual, respecto a plano sagital (1); lingualmente convexa (2). Modificado para incluir el estado intermedio aquí representado por *C. sangay*, *C. caniventer*, *C. condorensis* y *R. raphanurus*, en los que la cúspide principal está ligeramente inclinada hacia lingual, pero no en el grado originalmente codificado para algunos Pichipilidae.

39. Contacto p3-m1 [AB 2018-013; AB 2021-024]: contiguos mayormente (0); talónido de p3 parcialmente bajo trigónido m1 (1); p3 muy reducido y totalmente bajo el trigónido del m1 (2).

Debido a que hay variación dentro de *Caenolestes*, el carácter 1 fue dividido en dos, ya que en algunas especies de este género, el talónido está parcialmente bajo el m1, mientras que en otros está contiguo (ver Figura 37), pero diferente del estado 2 en que el p3 es muy pequeño y está totalmente bajo el m1.

40. Estructura del trigónido del m1 [AB 2018-015; AB 2021-026]: metacónido transversalmente alineado con protocónido, para y metacónido relativamente cerca (0); metacónido posterior a protocónido, para y metacónido relativamente cerca (1); metacónido muy posterior a protocónido, para y metacónido relativamente cerca (2); metacónido muy posterior a protocónido, para y metacónido distantes (3); metacónido muy posterior a protocónido, para y metacónido muy distantes (4); para, proto y metacónido alineados anteroposteriormente (5).

41. Forma de la paracrística de m1 [AB 2018-017; AB 2021-027]: con muesca (0); sin muesca, formando un filo continuo entre proto y paracónido (1).

42. Tamaño del paracónido del m1 [AB 2018-018; AB 2021-028]: muy reducido (0); reducido (1); tamaño moderado (2). (*)

43. Cresta anterior del trigónido del m1 [AB 2018-020; AB 2021-029]: ausente (0); presente (1).

44. Muesca en la protocrística del m1 [AB 2018-022; AB 2021-030]: ausente (0); moderada (1); profunda (2). (*)

45. Orientación de la crística obliqua en m1 [AB 2018-024; AB 2021-031]: hacia protocónido o levemente labial respecto a la muesca de la protocrística (0); hacia la muesca de la protocrística o punto medio entre el protocónido y el metacónido (1); en contacto con el metacónido (2).

46. Posición del metacónido respecto al protocónido en m2-m3 [AB 2018-025; AB 2021-032]: no posicionado anteriormente (0); posicionado anteriormente (1); no posicionado anteriormente en m2, anteriormente posicionado en m3 (2).

47. Paracónido en m2 [AB 2018-026; AB 2021-033]: presente (0); ausente (1).

48. Tamaño del paracónido en m2 [AB 2018-027; AB 2021-034]: más pequeño que el metacónido (0); subigual que el metacónido (1); muy reducido respecto al metacónido (2).

49. Posición relativa del para y metacónido en m2-m3 [AB 2018-028; AB 2021-035]: para y metacónido distantes (0); cercanos pero no fusionados (1); fusionados (2) (*).

50. Orientación de postparacrística en m2 [AB 2018-029; AB 2021-036]: oblicua de anterolingual a posterolabial (0); transversal (1); oblicua de anterolabial a posterolingual (2). (*)

51. Cúspide anterolabial en el trigónido de m2-m3 [AB 2018-030; AB 2021-037]: ausente (0); presente (1).

52. Profundidad de la muesca protocrística en m2-m3 [AB 2018-031; AB 2021-038]: profunda (0); somera (1).

53. Cresta posterior al metacónido en m1-m3 [AB 2018-032; AB 2021-039]: ausente (0);

presente (1).

54. Cresta posterior al protocónido en m1-m3 [AB 2018-033; AB 2021-040]: ausente (0); presente (1).

55. Superficie oclusal del trigónido del m2 [AB 2018-034; AB 2021-041]: menor que la superficie del talónido (0); igual que la superficie del talónido (1).

56. Forma de la corona de los molares inferiores [AB 2018-035; AB 2021-042]: no anchas basalmente (0); anchas basalmente (1).

57. Cíngulo anterobasal en m1 [AB 2018-036; AB 2021-043]: ausente (0); presente (1).
Modificado para que el estado 0 coincida con ausente.

58. Morfología del cíngulo anterobasal en m1 [AB 2018-037; AB 2021-044]: desarrollado (0); vestigial (1).

59. Cíngulo anterobasal en m2-m3 [AB 2018-039; AB 2021-045]: corto (0); largo (1); corto en m2, largo en m3 (2); largo en m2, corto en m3 (3); vestigial (4).

60. Cresta a lo largo de la superficie anterior del trigónido de m2-m3 [AB 2018-040; AB 2021-046]: ausente (0); presente (1).

61. Forma y tamaño del hipocónido en m2-m3 [AB 2018-041; AB 2021-047]: poco desarrollado y saliente, no comprimido anteroposteriormente (0); desarrollado y saliente, no comprimido anteroposteriormente (1); poco desarrollado y saliente, comprimido anteroposteriormente (2).

62. Forma de entocónidos en m1-m3 [AB 2018-042; AB 2021-048]: cónicos (0); comprimidos lateralmente (1).

63. Postentocrístida en m1-m3 [AB 2018-043; AB 2021-049]: ausente (0); presente (1).

64. Forma de la entocrístida en vista oclusal en m2-m3 [AB 2018-044; AB 2021-050]: recta y orientada anteroposteriormente (0); labialmente cóncava (1); lingualmente cóncava (2); labialmente cóncava en m2, recta y orientada anteroposteriormente en m3 (3).

65. Altura relativa del borde distal de la entocrístida y el borde distal de la crístida oblicua en m1 [AB 2018-045; AB 2021-051]: subiguales (0); crístida oblicua más alta (1).

66. Altura relativa los extremos distales de la entocrístida y la crístida oblicua en m2-m3 [AB 2018-046; AB 2021-052]: subiguales (0); crístida oblicua mas alta (1).

67. Repisa (*shelf*) lingual a la entocrístida en m1 [AB 2018-047; AB 2021-053]: ausente (0); presente (1).

68. Repisa (*shelf*) lingual a la entocrístida en m2 [AB 2021-054]: ausente (0); presente (1).

69. Orientación de crístida oblicua en m2 [AB 2018-049; AB 2021-055]: hacia la muesca de la protocristida o punto medio entre protocónido y metacónido (0); hacia protocónido o levemente labial respecto a la muesca de la protocristida (1).

70. Posición del entocónido en m2-m3 [AB 2018-051; AB 2021-056]: opuesto al hipocónido en el extremo lingual del talónido (0); posterior al hipocónido en m2 y opuesto en m3 (1); posterior al

hipocónido (2). Se modificó el estado 1 para incluir la variación encontrada, ya que en algunas especies el entocónido está opuesto en m3, pero posterior en m2 respecto al hipocónido (e.g., *C. barborensis* comb. nov.) (ver Figura 20).

71. Forma del hipoconúlido en m2-m3 [AB 2018-052; AB 2021-057]: desarrollado o moderadamente desarrollado y no comprimido (0); reducido, con compresión anteroposterior (1); muy amplio, con compresión dorsoventral (2).

72. Orientación de posterístida en m1-m3 [AB 2021-058]: transversa (0); oblicua de anterolabial a posterolingual (1).

73. Altura del trigónido relativa al talónido [MA 2013; AB 2021-059]: distintivamente más alto (0); aproximadamente misma altura (1).

74. Largo comparativo del m4 con trigónido de m3 [MA 2013; AB 2021-060]: subigual (0); m4 más largo (1); m4 más corto (2).

75. Paracónido de m4 en vista lingual [OB 2013-030; AB 2021-061]: ausente (0); poco desarrollo (1); desarrollo moderado (2); bien desarrollado (3). Modificado para que el estado cero coincida con ausencia.

76. m4 con cingúlido labial [OB 2013-031; AB 2021-062]: ausente o vestigial (0); desarrollado (1). Debido a que este diente es reducido y presenta una simplificación en su morfología, estimar diferencias entre ausente y pequeño (originalmente propuesto como dos estados) puede ser subjetivo y difícil de distinguir en relación con el desgaste. En este trabajo unifiqué los dos estados de ausente y vestigial, por un lado, y desarrollado, por el otro.

77. Entocónido del m4 [OB 2013-032; AB 2021-063]: ausente (0); presente (1). Originalmente propuesto como ausencia o presencia del entocónido formando un lofo distintivo. Modificado para reflejar la presencia y ausencia del entocónido para evitar calificativos de “distintivo” en un diente con reducción y simplificación de su morfología.

78. Preentocrístida en m4 [OB 2013-033; AB 2021-064]: contacta metacónido (0), no contacta metacónido (1).

79. Raíces del m4 [AB 2018-053; AB 2021-065]: dos raíces (0); una raíz (1).

DENTICIÓN SUPERIOR

80. I5: ausente (0); presente (1). Incluyo este carácter principalmente para diferenciar entre los grupos externos e internos, ya que el I5 está ausente en todos los Paucituberculata extintos y vivientes, pero presente en los grupos externos.

81. Diastema entre I4 y C [OB 2013-017]: ausente (0); presente (1). Modificado de Ojala-Barbour et al. (2013). Originalmente, estos autores propusieron los estados: moderado, ausente o muy reducido, grande y pronunciado con un borde curvo. Sin embargo, en mis observaciones la presencia o ausencia del mismo es más robusta para separar especies que, por ejemplo, el tamaño (estados 0, 1,

2 de OB 2013) o la forma del borde maxilar del mismo.

82. Dimorfismo sexual en la forma del canino: sin dimorfismo sexual (0); con dimorfismo, machos con canino caniniforme alargado y sin cúspides adicionales, hembras con canino premolariforme con o sin cúspides adicionales (1). Estudios previos (ver introducción) han demostrado que existe dimorfismo en la forma y tamaño del canino en las especies vivientes de Paucituberculata. Ojala-Barbour et al. (2013) (Car. 18) utilizaron el número de raíces en machos como carácter. Sin embargo, debido a que algunas poblaciones y especies aquí descritas no presentan dimorfismo sexual, propongo este nuevo carácter para incluir la variación del grupo. En este sentido, *L. inca*, conocido por machos con canino con doble raíz (autapomorfia), quedaría incluido en el estado 0 junto con algunos *Caenolestes* que no presentan dimorfismo (aunque no presentan doble raíz). Lo que considero aquí como informativo para reconstrucciones filogenéticas, comparado con un carácter representando la autapomorfia de una única especie. En este sentido, este carácter hace referencia a la forma entre machos y hembras y no a la diferencia entre machos de diferentes especies (ver carácter 87).

83. Diastemas entre C-dP1 y entre dP1-dP2: aproximadamente iguales (0); diastema C-dP1 notoriamente más grande (1); C1-dP1 sin diastema (2); C1-dP1 diastema menor (3). Este carácter agrupa diferentes especies y diferencia, a su vez, el grupo interno del externo. Esta característica de Paucituberculata fue anteriormente discutida (e.g., Goin et al. 2007), con respecto al alargamiento del rostro y la separación premolar, pero no había sido incluido en matrices morfológicas (ver Figura 33).

84. Cúspide posterior en I2-I3 [AB 2021-066]: ausente (0); presente y poco desarrollada (1); presente y desarrollada (2). Este carácter fue modificado por Abello et al. (2021) de Ojala-Barbour et al. (2013) (Car. 12,13,14 y 15). Considero que la modificación es adecuada ya que ambos dientes varían de forma conjunta (i.e., siempre que el I2 presenta cúspide, el I3 presenta cúspide y viceversa) y su separación sería redundante.

85. Forma del I4 [OB 2013-067; AB 2021-067]: subigual a I2-3 (0); diferente de I2-3, grácil, caniniforme (1); diferente de I2-3, más pequeño y triangular (2). Modificado para reflejar la variación del grupo. *Caenolestes* spp. Fue anteriormente considerado con I4 pequeño y triangular. Sin embargo, similar a *R. raphanurus*, *C. condorensis* presenta un I4 subigual a I2-3 (i.e., no neomórfico o simplificado) (Figura 57), diferente a otros *Caenolestes* en que I4 difiere en tamaño y forma de los demás incisivos. Esto a su vez difiere del estado de *Lestoros*, en que este incisivo es neomórfico, premolariforme.

86. Diastema entre I3-I4 [AB 2021-068]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado cero coincida con ausente.

87. Raíces de canino superior en machos [OB 2013-018; AB 2021-069]: raíz única (0); doble raíz (1). Modificado para que refleje solamente el número de raíces [OB 2013-018] y no la forma [AB 2021-069].

88. Tamaño del dP1 [OB 2013-020; AB 2021-070]: muy pequeño en relación al dP2 (0);

subigual al dP2 (1); más pequeño que dP2 (2). Modificado para separar el estado extremo de *L. inca*, en el que dicho diente está muy reducido e incluso ausente (estado 0), del estado de, por ejemplo, *C. obscurus* en que dicho diente es de menor tamaño que dP2, pero no reducido (estado 2).

89. Morfología del dP2 [OB 2013-021; AB 2021-071]: alargado posteriormente, con una cúspide única (0); no alargado posteriormente, con 3 cúspides (1); alargado posteriormente, con 3 cúspides (2).

90. Cúspula anterobasal en dP2: ausente o inconspicua (0); presente y poco desarrollada (1); presente y muy desarrollada (2). A pesar de que el dP2 presenta en su mayoría tres prominencias (estados 1 y 2 de carácter 89), el desarrollo de la cúspula anterobasal del dP2 es un carácter diagnóstico en *C. sangay*, *C. condorensis* y *C. caniventer*, que no estaba reflejado en la morfología general del dP2, especialmente dentro de *Caenolestes*. Específicamente, el estado 0 representa especies con la cara mesial lisa (e.g., *C. centralis* comb. nov.; Figura 49), el estado 1 representa la mayoría de *Caenolestes*, donde la cara mesial presenta un crecimiento anterobasal, aunque poco desarrollado (e.g., *C. fuliginosus*; Figura 48), mientras que el estado 2 representa especies con una cúspula anterobasal totalmente diferenciable (e.g., *C. caniventer*, *R. raphanurus*) (Figura 37).

91. Ancho del P3 [AB 2018-054; AB 2021-072]: ancho uniforme (0); más ancho posteriormente (1); más ancho en el medio (2). (Figura 19)

92. Tamaño del P3 [AB 2018-055; AB 2021-073]: no hipertrofiado (0); hipertrofiado (1)

93. Cíngulo lingual en P3 [AB 2018-057; AB 2021-074]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

94. Cíngulo labial en P3 [AB 2018-058; AB 2021-075]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

95. Crestas labiales en P3 [AB 2018-059; AB 2021-076]: ausente (0); presente (1)

96. Crestas linguales en P3 [AB 2018-060; AB 2021-077]: ausente (0); presente (1)

97. Paracónulo [AB 2018-061; AB 2021-078]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

98. Extensión de metacónulo en M1-M2 [AB 2018-062; AB 2021-079]: no saliente lingualmente (0); saliente lingualmente (1).

99. Tamaño de metacónulo en M1 [AB 2018-063; AB 2021-080]: pequeño (0); tamaño moderado (1); grande (2). (*)

100. Altura del metacónulo respecto al protocono en M1-M2 [AB 2018-064; AB 2021-081]: mucho menor que el protocono (0); ligeramente menor que el protocono (1); metacónulo y protocono con la misma altura (2); más alto que el protocono (3). (*)

101. Paracono en M1-M2 [AB 2018-065; AB 2021-082]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

102. StC y StD [AB 2018-066; AB 2021-083]: no fusionadas (0); fusionadas (1).

103. Tamaño relativo de StB y StC+D en M1 [AB 2018-067; AB 2021-084]: StB más

grande que StC+D (0); subiguales (1); StC+D más grande que StB (2). (*)

104. Tamaño relativo y proximidad del paracono y StB en M1-M2 [AB 2021-085]: paracono más grande y distante a StB (0); StB más grande y distante a paracono (1); paracono reducido y fusionado con StB (2).

105. Grado de compresión labiolingual de StB y StC+D [AB 2018-069; AB 2021-086]: sin compresión (0); comprimidas (1).

106. Tamaño relativo y proximidad del metacono y StC+D en M1-M2 [AB 2018-071; AB 2021-087]: metacono más grande y distante a StC+D (0); metacono reducido y contiguo con StC+D (1); metacono muy reducido y contiguo con StC+D (2); metacono grande y contiguo con StC+D (3).

107. Posición relativa de metacono y StC+D [AB 2018-072; AB 2021-088]: en línea (0); metacono más anterior que StC+D (1).

108. Forma de la centrocrista [AB 2018-073; AB 2021-089]: recta (0); forma de “v” somera (1); forma de “v” profunda (2); abierta con premetacrista y postparacrista fusionadas basalmente a caras linguales de StC+D y StB, respectivamente (3).

109. Posiciones relativas de StB y StC+D, protocono y metacónulo en M1-M2 [AB 2018-074; AB 2021-090]: protocono y metacónulo anteriores a StB y StC+D, respectivamente (0); protocono y metacónulo en línea con StB y StC+D, respectivamente (1); protocono posterior a StB, metacónulo en línea con StC+D (2); protocono anterior a StB, metacónulo en línea con StC+D (3); protocono anterior a StB, metacónulo posterior a StC+D (4).

110. Lofos transversos [AB 2018-075; AB 2021-091]: ausente (0); presente (1).

111. Cúspide parastilar en M2 [AB 2018-076; AB 2021-092]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

112. Cíngulo anterior en M1 [AB 2018-077; AB 2021-093]: ausente (0); presente (1). Modificado para que el estado 0 coincida con ausencia.

113. Morfología del cíngulo anterior en M1 [AB 2018-078; AB 2021-094]: corto y angosto (0); corto y amplio (1); largo y amplio con el final lingual en la base de la corona (2); largo y amplio con el final lingual en la superficie oclusal (3).

114. Cresta postmetaconular en M1-M2 [AB 2018-079; AB 2021-095]: ligeramente extendida labialmente (0); no extendida labialmente (1); distintivamente extendida labialmente (2).

115. Flexo en cresta postmetaconular [AB 2018-080; AB 2021-096]: ausente (0); presente (1).

116. Cúspide premetaconular en M1 [AB 2018-081; AB 2021-097]: ausente (0); presente (1).

117. Compresión anterolabial de raíces del M1 [AB 2018-082; AB 2021-098]: ausente (0); presente (1).

118. M1 con hipoflexo entre protocono y metacónulo en el lado lingual [OB 2013-022; AB 2021-099]: ausente (0); vestigial (1); modesto a bien desarrollado (2). Modificado para que estado 0

coincida con ausencia.

119. Desarrollo del cíngulo labial en M1-M4 [AB 2021-100]: ausente (0); presente (1). Modificado para que estado 0 coincida con ausencia.

120. Desarrollo del cíngulo lingual en M1: ausente (0); presente (1). En muchos Paucituberculata vivientes un cíngulo lingual (Martin 2013) está presente, especialmente en el M1. Su desarrollo es variable entre especies, siendo, por ejemplo, característico de *C. fuliginosus* pero ausente en *C. centralis* comb. nov. (Figura 19).

121. Forma de la superficie oclusal en M1 y M2: subigual, aspecto cuadrado (0); M1 rectangular, M2 cuadrangular (1); M1 rectangular, M2 triangular (2); M1 y M2 triangulares (3); M1 y M2 rectangulares (4). Existe variación entre géneros y especies en cuanto a la superficie oclusal de los primeros dos molares superiores. Por ejemplo, *R. raphanurus* presenta ambos dientes de aspecto rectangular (estado 4), *C. obscurus* presenta M1 rectangular y M2 cuadrangular (estado 1), *C. fuliginosus* presenta ambos dientes de aspecto cuadrangulares (estado 0). Por otro lado, los grupos externos presentan ambos dientes “triangulares” por ausencia de desarrollo del metacónulo (estado 3). Finalmente, el estado 2 con un M1 cuadrangular y un M2 triangular se encuentra en la especie fósil *A. owenii*.

Hipótesis filogenéticas

Todos los análisis recuperaron la familia Caenolestidae como monofilética (Figura 61), con algunas diferencias en la posición y relaciones en otros clados, según el método y tipo de datos utilizados. El grupo corona fue recuperado como monofilético mediante ambos métodos con el fósil *Caenolestoides miocaenicus* como grupo hermano (Figura 61). Para ambos métodos, los taxa más cercanos al grupo corona + *C. miocaenicus* son *Pliolestes* spp., seguido de *Gaimanlestes pascuali*. *Stilotherium* spp. se recuperó en la base del clado como grupo hermano de los demás Caenolestidae. Otra similitud entre los métodos es la posición de *Bardalestes hunco* como especie más basal, grupo hermano de todos los demás Paucituberculata, seguido de *Evolestes hadromatos* en la base del nodo que separa Palaeothentoidea de Caenolestoidea. Para el caso de Máxima Parsimonia (MP), las relaciones entre *Phonocdromus gracilis* y los demás es incierta, variando entre formar un clado con Palaeothentoidea, o como grupo hermano de (Palaeothentoidea + Caenolestoidea). En el caso de Máxima Verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés), este taxa se recupera como parte de Palaeothentoidea.

Dado que las exploraciones de diferentes valores de k en el análisis de MP usando pesos implicados resultó en las mismas topologías para todos los casos, presento a continuación los resultados para el análisis con el menor valor (k=3). En el análisis de máxima parsimonia de la matriz morfológica se recuperaron 2 topologías de árboles igual de parsimoniosos (L:305), que fueron combinados mediante consenso estricto sin colapso temporal de ramas, resultando en un único árbol (L:307, CI:0,6, RI:0,7). Esta topología recuperó a *C. miocaenicus* como grupo hermano del grupo

corona (B:68, J:75, BM:1). En la base de este clado se recuperó a *L. inca* + *R. raphanurus* (B:34, J:35, BM:1) como grupo hermano del clado que agrupó a *Caenolestes* (B:69, J:78, BM:1). En la base del clado *Caenolestes*, un grupo conformado por *C. sangay* + (*C. condorensis* + *C. caniventer*) (B:54, J:73, BM:4) se recuperó como grupo hermano de los demás *Caenolestes*. En la base del grupo restante de *Caenolestes*, se recuperó a *C. convelatus* + *C. barbarendis* comb. nov. (B:80, J:87, BM:1) como grupo hermano de los taxa restantes (B:37, J:49, BM:1). A continuación, *C. fuliginosus* (B:23, J:17, BM:1), y *C. sp. nov. 2 "belmira"* (B:24, J:21, BM:1) se ubican como sucesivos linajes hermanos del clado que agrupa (B:26, J:20, BM:1) a las restantes especies del género *Caenolestes*. En este clado, por un lado se agrupan *C. centralis* comb. nov. + *C. sp. nov. 1 "frontino"* (B:43, J:48, BM:1) y, por el otro, se agrupan *C. obscurus* + *C. sp. nov. 3 "chingaza"* (B:15, J:12, BM:1). Por fuera del grupo corona, las relaciones entre *P. gracilis*, los demás Palaeothentoidea y Caenolestoidea no se resolvió, generando una tricotomía (B:65, J:72, BM:4). Dentro de los restantes Palaeothentoidea, se recuperó a *Pithelculites minimus* como grupo hermano (B:79, J:87, BM:4) del clado que agrupó a *Acelestis owenii* + *Palaeothentes minutus* (B:83, J:89, BM:4). En la base del clado Paucituberculata, se recuperó a *E. hadromatos* como grupo hermano de Palaeothentoidea + Caenolestoidea (B:80, J:83, BM:2), seguido de *B. hunco* como el Paucituberculata más tempranamente divergente (B:83, J:87, BM:4) (Figura 61). El soporte de estos grupos basado en la diferencia de frecuencias (GC) siguió un patrón similar al valor de soporte B (Figura 61). La mayor diferencia se da en los soportes del clado que contiene a *C. fuliginosus* y las demás especies del género, donde soporte con alta incertidumbre (valores entre corchetes en Figura 61), sugieren un bajo soporte de estos grupos bajo el método de MP y la matriz morfológica usada. Además, es de notar que para el grupo *L. inca* + *R. raphanurus*, está métrica sugiere un valor más bajo (GC:2) respecto a los soportes de remuestreo (B:34) (Figura 61).

En el análisis de máxima verosimilitud combinando morfología y secuencias moleculares se logró un mayor soporte de *bootstrap* para la topología general del árbol consenso (Log-Likelihood=-5525.3) (Figura 61). Para los modelos de evolución de codones, el algoritmo empleado seleccionó de acuerdo al criterio de BIC los modelos TIM2e+G4 (BIC:2115), TN+F+I (BIC:1179) y TPM3u+F+G4 (BIC:4513) para los codones uno, dos y tres, respectivamente (soporte para todas las particiones BIC: 925.434, Log-Likelihood: -3849.464, g.l.:33). El modelo TIM2e+G4 implica sustituciones AC=AT y CG=GT con igual frecuencia de bases, el modelo TN+F+I implica translaciones y transversiones con tasas desiguales de purimidinas/pirimidinas y el modelo TPM3u+F+G4 implica sustituciones AC=CG, AG=CT y AT=GT, con igual frecuencias de bases. En estos casos, para el codón 1 y 3, el G4 de los modelos seleccionados implican, además, un modelo discreto de heterogenidad de sitio Gamma (Yang, 1994), mientras que para el codón 2, el I implica la posibilidad de tasas proporcionales de heterogenidad de sitios invariables. Finalmente, el modelo F en el codón 2 y 3 implica que el conteo de bases fue a partir de las secuencias proveídas y no estimado. Por otro lado, el modelo seleccionado para morfología fue MK+FQ+G4 (BIC:3010, Log-Likelihood:1395.280, g.l.:46), implicando un modelo donde la tasa de cambio de un estado a otro y su reversión (e.g., 0-1 y

1-0) es igual. El grupo corona se recuperó monofilético con un alto soporte (B:93). En la base del grupo corona se ubicaron *L. inca* + *R. raphanurus* (B:50) como grupo hermano de los demás Caenolestidae vivientes (B:51). En la base del clado *Caenolestes* se dividió con un alto soporte (B:98), la primera división separa (*C. sangay* + (*C. condorensis* + *C. caniventer*)) de los demás *Caenolestes*. Dentro del grupo anterior, *C. sangay* se recuperó con alto soporte (B:94) como grupo hermano de *C. caniventer* + *C. condorensis* (B:91). En la base del grupo restante, se ubicaron *C. convelatus* + *C. barbarensis* comb. nov. (B:97) como grupo hermano de los demás *Caenolestes* (B:92), donde se separó *C. fuliginosus* de las demás especies (B:86), seguido por *C. obscurus* (B:82), *C. sp. nov. 2 "belmira"* (B:66), *C. sp. nov. 3 "chingaza"* (B:34) y finalmente *C. centralis* comb. nov. + *C. sp. nov. 1 "frontino"* (B:64). En cuanto a los demás grupos, se recuperó, al igual que en el análisis de MP, a *C. miocaenicus* como grupo hermano del grupo corona (B:93), precedido sucesivamente por *Pliolestes* spp. (B:77), *G. pascuali* (B:46) y, finalmente, a *Stilotherium* spp. Como el linaje más tempranamente divergente de Caenolestoidea (B:60). El nodo que agrupa Caenolestoidea de Palaeothentoidea presentó un alto soporte (B:98), separando por el lado de este último a *P. gracilis* de los demás Palaeothentoidea (B:93), seguido del nodo que separa a *P. minimus* (B:99) de *P. minutus* + *A. owenii* (B:74). A diferencia de los resultados del análisis por MP, *P. gracilis* se agrupa con los restantes paleotentoideos incluidos en el análisis, *P. minimus*, *P. minutus* y *A. owenii*. En la base del clado Paucituberculata, se recuperó a *E. hadromatos* como grupo hermano de Palaeothentoidea + Caenolestoidea (B:94) seguido de *B. hunco* (B:57) como linajes más tempranamente divergentes de Paucituberculata (Figura 61).

Las diferencias entre estos dos métodos se dieron, principalmente, dentro del grupo corona y las relaciones entre los taxa *C. obscurus*, *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"* (Figura 61). Debido a que las diferencias entre las topologías recuperadas de ambos métodos son relativamente pocas, que el análisis combinado de morfología y molecular obtuvo mayor soporte y que coincide en general con análisis filogenéticos previos (Abello et al. 2021; Ojala-Barbour et al. 2013), presento la optimización de caracteres y estados que caracterizan los diferentes nodos en cuanto a sinapomorfias sin ambigüedad, basado en la topología de ML (Figura 62).

DISCUSIÓN

A continuación, discutiré la relevancia de las principales variaciones morfológicas y morfométricas encontradas en el presente estudio respecto al grupo corona, los principales resultados taxonómicos y su relevancia, sobre los caracteres usados y la relevancia de los cambios respecto a trabajos previos y, finalmente, sobre los análisis sistemáticos, incluyendo una discusión de la familia Caenolestidae y los diferentes clados recuperados en los análisis aquí realizados.

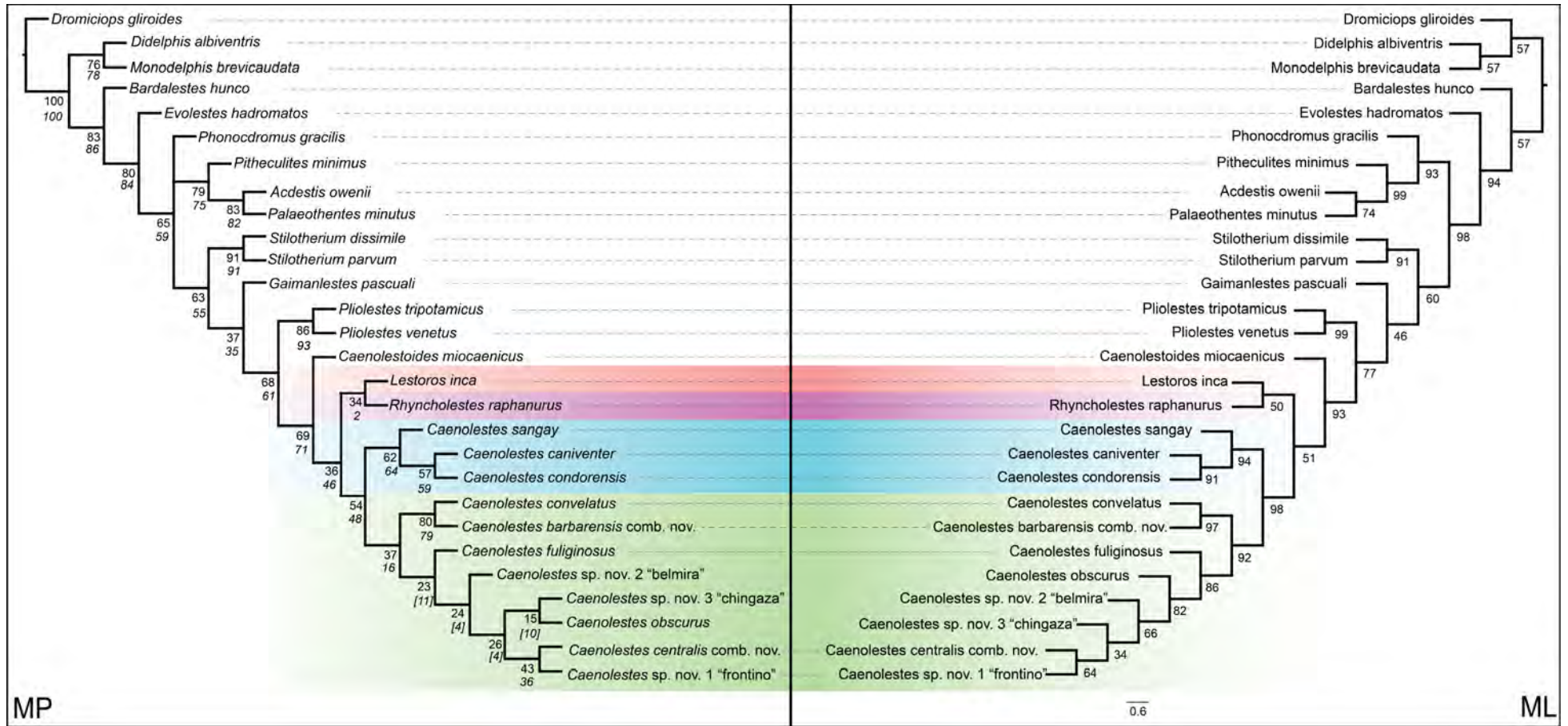


Figura 61. Topologías recuperadas de análisis filogenéticos basados en máxima parsimonia (MP) de caracteres morfológicos discretos y máxima verosimilitud (ML) de caracteres morfológicos y ADN (citocromo b) para los taxa de Paucituberculata. Bajo los nodos se presenta el soporte *bootstrap* para ambos métodos. En MP, los números bajo los valores de *bootstrap* representan el soporte de diferencia de grupos (GC). Valores de GC entre corchetes cuadrados representan valores con alta incertidumbre. Líneas punteadas señalan las coincidencias en posición entre ambos métodos. Los colores señalan agrupaciones que son discutidas en el texto.

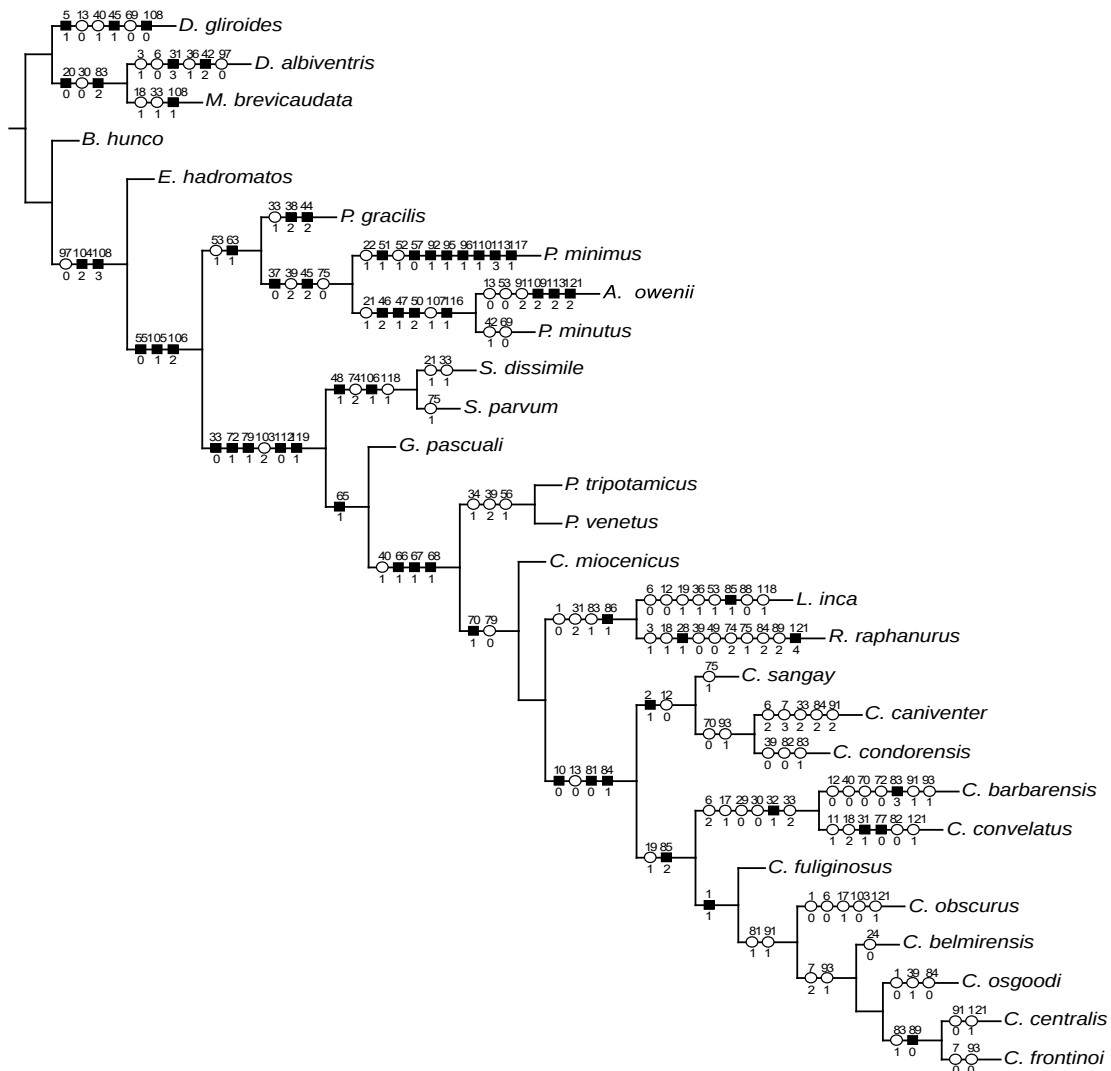


Figura 62. Optimización de sinapomorfias no ambiguas de caracteres morfológicos para los diferentes nodos de la topología recuperada mediante el método de máxima verosimilitud basado en caracteres morfológicos y moleculares (citocromo b) de Paucituberculata. Número arriba de los símbolos indican el carácter (ver texto), números abajo representan el estado, círculos blancos representan sinapomorfias con homoplasias y rectángulos negros sinapomorfias no homoplásicas.

Los caracteres externos recibieron particular atención al inicio de la historia del estudio de los Caenolestidae vivos (Anthony, 1924; Gregory, 1922; Lönnberg, 1921; Marshall, 1980; Osgood, 1921). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos fueron basados en *Caenolestes* y, frecuentemente, en las mismas pocas muestras inicialmente colectadas. Osgood (1921) realizó la comparación más completa de *Caenolestes* en un contexto taxonómico amplio, junto con su revisión publicada tres años después, donde realizó la descripción de *Rhyncholestes*.

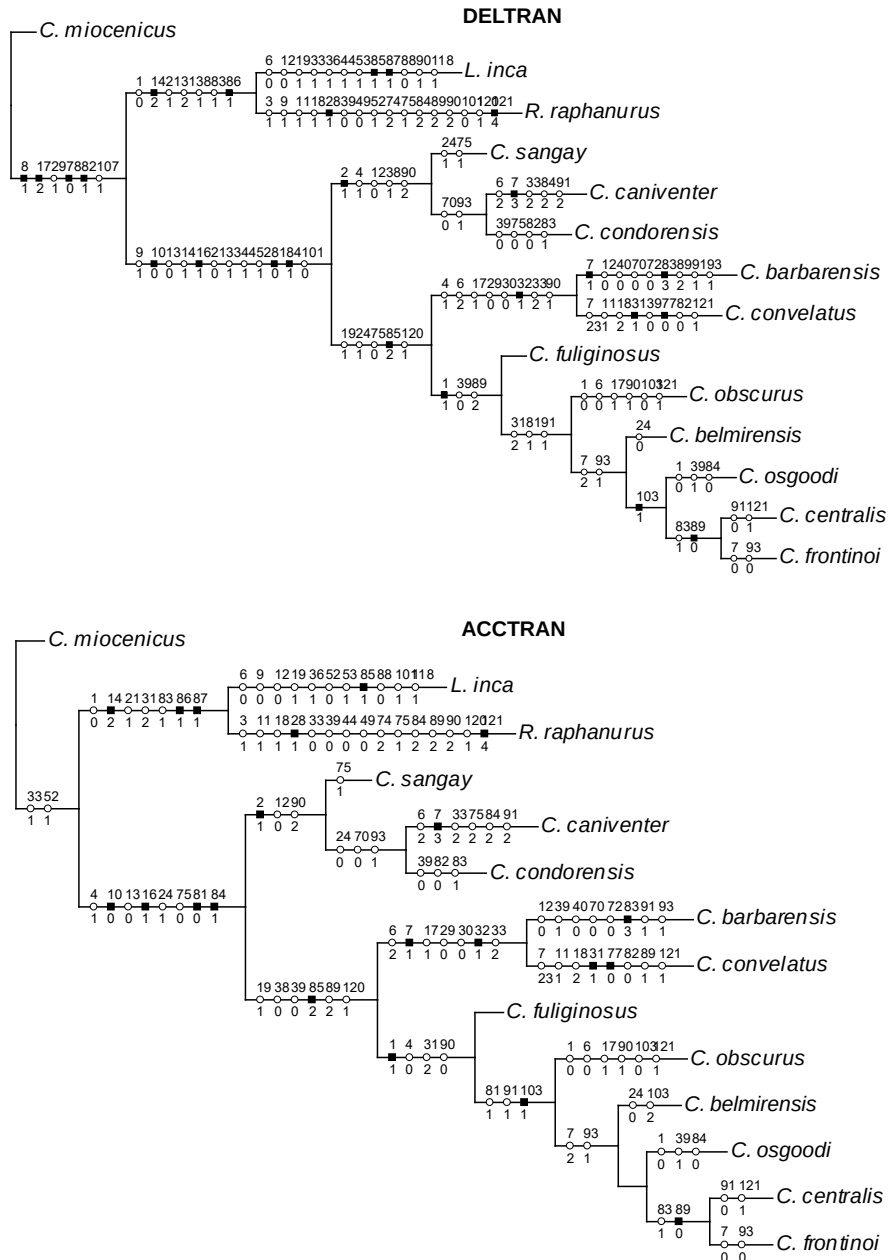


Figura 63. Sinapomorfias no ambiguas mediante los métodos de optimización retrasada (DELTRAN) y acelerada (ACCTRAN) para *Caenolestes miocaenicus*† y grupo corona de Paucituberculata. Ver Figura 62 para detalles.

CLADO CAENOLESTIDAE Y GRUPO CORONA

La monofilia de este clado, compuesto por los géneros fósiles *Stilotherium*, *Pliolestes*, *Gaimanlestes* y *Caenolestoides* más todas las especies vivientes, es soportada por cinco sinapomorfias sin homoplasia y una sinapomorfia con homoplasia, entre las cuales el menor largo de la corona del dp2 respecto a p3 (Ca. 33⁰), orientación oblicua de la postcrístida en m1-m3 (Ca. 72¹), una sola raíz en m4 (Ca. 79¹), mayor tamaño de StC+D que StB en M1 (Ca. 103²), ausencia de cingulo anterior en M1 (Ca. 112⁰) y cingulo labial presente en M1-M4 (Ca. 119¹) se recuperan como estados ancestrales para la familia. Similar a lo encontrado por Abello et al. (2021), los géneros fósiles *Stilotherium*, *Gaimanlestes* y *Pliolestes* son recuperados como plesiomorfos dentro de la familia, compartiendo la

simplesiomorfía en cuanto a una única raíz en m4, lo cual separa al fósil *Caenolestoides* y todo el grupo corona de los linajes más basales de la familia.

El grupo corona, sin embargo, no presenta sinapomorfias no ambiguas, debido en parte a la gran proporción de datos faltantes en los ejemplares fósiles incompletos, lo cual ha sido identificado como una dificultad general que aumenta la incertidumbre para el estudio de la evolución de Metatheria (Williamson et al., 2014). Métodos complementarios (Agnarsson & Miller, 2008) como la optimización de caracteres acelerado o retrasado conocidos como ACCTRAN y DELTRAN, respectivamente, presentan de igual forma un reto para su interpretación, debido a que por el gran número de datos faltantes, grandes volúmenes de cambios son optimizados o bien en la base de los clados o en las ramas, generando escenarios poco realistas de divergencia morfológica (Figura 63). Por un lado, el método DELTRAN, optimiza cuatro sinapomorfias no homoplásicas y dos homoplásicas para el grupo corona, de las cuales dos son de cráneo, dos de dentición inferior y dos de dentición superior. De estas, por ejemplo, la posición más anterior del metacono respecto a StC+D en M1-M2 (Ca. 107¹) es un carácter derivado dentro del clado Caenolestidae, presente solamente en los Palaeothentidae *A. owenii* y *P. minutus*. Sin embargo, este carácter es desconocido para los géneros fósiles *Gaminalestes*, *Pliolestes* y *Caenolestoides*. Por otro lado, el método ACCTRAN optimiza únicamente dos sinapomorfias con homoplasia que apoyan la monofilia del grupo corona, de las cuales son de dentición inferior incluyendo, por ejemplo, la profundidad de la protocristida en m2-m3 (Ca. 52¹) y que implicaría una reversión de este estado en *L. inca*, agruparía al grupo corona y solamente estaría presente dentro del Palaeothentidae *P. minimus*. Ambos métodos y la reconstrucción sin ambigüedades, recuperan entre cuatro y ocho sinapomorfias para la primera división del grupo corona, como se discute a continuación.

CLADO LESTOROS Y RHYNCHOLESTES

Entre las sinapomorfias que soportan el agrupamiento de estos dos géneros, tres presentan homoplasia y una no; dentro de las primeras, la ausencia de contraste en el pelaje (Ca. 1⁰), la presencia de diastemas anteriores y posteriores a dp2 (Ca. 31²) y el mayor tamaño del diastema que separa C-dP1 respecto a dP1-dP2 (Ca. 83²) soportan la monofilia de este grupo con sendas reversiones o cambios de estados en nodos más recientes. Por otro lado, el carácter no homoplásico del diastema entre I3-I4 (Ca. 86¹) soporta la monofilia de este grupo.

Es de notar que algunos de los *Caenolestes* derivados de nodos más antiguos presentan pequeños espacios entre estos dientes pero no diastemas en sí, y a medida que se avanza hacia nodos más recientes, este espacio se reduce. Goñin et al. (2009) discutieron el alargamiento del rostro como característica dentro de la evolución de Paucituberculata, presente ya desde las especies más antiguas identificables para este grupo (e.g., *Evolestes*† spp). Los datos aquí recopilados, evidencian una tendencia en los nodos más recientes hacia rostros más cortos, como lo sugiere la reducción en diastemas de la dentición antemolar aquí discutida.

CLADO *CAENOLESTES*

La monofilia del género *Caenolestes* fue soportada por cuatro sinapomorfias, de las cuales una presenta homoplasia. Las sinapomorfias sin homoplasia fueron el aspecto homogéneo lateral del arco cigomático (Ca. 10⁰), el diastema ausente entre I4-C (Ca. 81⁰) y la cúspide posterior pequeña de los incisivos I2-I3 (Ca. 84¹). De estos, la ausencia del diastema entre I4-C supone un cambio a presente (Ca. 81¹) para el clado conteniendo a *C. obscurus* y todas las especies más cercanamente emparentadas a ésta, que a las demás especies del género, evidenciando cambios que agrupan otras especies dentro del género. En cuanto al carácter con homoplasia soportando este clado, la apertura anterior del foramen infraorbital (Ca. 13⁰) es un carácter poco ambiguo que agrupa la radiación de *Caenolestes*, pero que se reconstruye con homoplasia por cuenta de su presencia en la especie del grupo externo *D. gliroides*, lo cual sucede también incluso para los métodos complementarios de ACCTTRAN y DELTRAN (Figura 63). Sin embargo, teniendo en cuenta el grupo corona, este carácter sería una sinapomorfia fuerte para el grupo *Caenolestes*, que además tiene implicancias en la forma en que nervio, venas y arterias infraorbitarias acceden a la región rostral (Evans & Miller, 2013). En el perro, estas estructuras están asociadas con la musculatura y movimiento del hocico, relevante en comportamientos de masticación (movimiento de labio superior) y olfateo (movimientos de nariz) (Evans & Miller, 2013). Tomando en cuenta además la diferencia en el carácter arriba descrito para el clado del arco cigomático homogéneo, que para el grupo hermano del clado compuesto por *L. inca* y *R. raphanurus* los estados son un arco cigomático ensanchado anteriormente (fosa del *m. zygomaticus*) y un foramen infraorbitario lateralmente dirigido, podrían implicar diferencias en historia de vida relativas a búsqueda de alimento y alimentación. Para *C. centralis* comb. nov., el olfateo del aire (“sniffing” the air) fue descrito para su comportamiento en cautiverio (Martin & González-Chávez, 2016), que a pesar de ser un comportamiento observado también en otros marsupiales pequeños (Martin & Sauthier, 2011), sería relevante de estudiar comparativamente entre estos géneros.

CLADO *CANIVENTER* Y *CONVELATUS*

Osgood (1924, p. 167) señaló la gran similitud en coloración del pelaje entre especies de *Caenolestes*, exceptuando *C. caniventer* con su coloración en tonos de gris oscuro dorsal y gris claro ventral. Anthony (1924, p. 2), al describir a *C. convelatus*, señaló la similitud entre el tamaño y el pelaje de esta nueva especie con *C. caniventer*, proponiendo entonces dos grupos para el género, el grupo *Caniventer* y el grupo *Fuliginosus*, basado en estos y otros caracteres morfoanatómicos (Tabla 13). En su propuesta, el grupo *Fuliginosus* incluía de *C. fuliginosus*, *C. tatei* (sinonimizado posteriormente con *C. fuliginosus*) y *C. obscurus*; y el grupo *Caniventer* incluía de *C. caniventer* y *C. convelatus*. Sin embargo, en su análisis filogenético, Ojala-Barbour et al. (2013) encontraron que dicho agrupamiento no era recuperado como monofilético y, por lo tanto, lo consideraron no válido. Respecto al agrupamiento originalmente propuesto, los análisis filogenéticos de este trabajo recuperan de manera parafilética el grupo *Caniventer* y monofilética el grupo *Fuliginosus*. Sin embargo, un

agrupamiento de *C. sangay*, *C. caniventer* y *C. condorensis* ha sido recuperado repetidas veces en análisis filogenéticos y su relevancia ha pasado sin ser discutida (Abello et al., 2021; Ojala-Barbour et al., 2013). Agrupamiento que tras la revisión aquí presentada evidencia una fuerte estructura dentro del género *Caenolestes*. Para lo que queda de este trabajo, me referiré al grupo *Caniventer* (por principio de antigüedad) como el clado monofilético que contiene a *C. sangay*, *C. caniventer* y *C. condorensis*, al grupo *Convelatus* como el clado monofilético que contiene a *C. convelatus* y *C. barborensis* comb. nov., y al grupo *Fuliginosus* como el clado que contiene a las demás especies del género.

Tabla 13. Caracteres y estados propuestos por Anthony (1924) para separar grupos morfológicos dentro del género *Caenolestes*. Traducido del original en inglés. Información entre paréntesis es interpretación del autor.

Carácter	Grupo <i>Fuliginosus</i>	Grupo <i>Caniventer</i>
Tamaño corporal	Pequeño	Grande
Coloración y textura del pelaje	Marrón cálido dorsal, sin contraste ventral; pelaje suave y sedoso	Marrón menos cálido dorsal, fuerte contraste ventral; pelaje más duro
Forma de la superficie cortante del 2do y 3er incisivo superior	Lisa o levemente mellada	Fuertemente mellada
Forma de patas y manos	Estilizadas y delicadas, especialmente manos	Amplias y robustas
Forma de la almohadilla palmar posterior (tenar)	Bien desarrollada	Muy grande
Vacuidad anteorbital	Presente	Presente o ausente
Hábitat	Páramos, elevaciones altas	Bosques montanos, elevaciones medias

En primera instancia, este nuevo esquema conformado por tres grupos de especies, resuelve algunas de las incongruencias del agrupamiento original propuesto por Anthony (1924), en que muchas de las especies aquí descritas eran desconocidas. En cuanto al agrupamiento original, propuesto por Anthony (1924), caracteres como el tamaño (invalidado por la presencia de especies de grandes dimensiones como *C. sp. nov. 3* "chingaza" y *C. obscurus* dentro del grupo *Fuliginosus*), forma de la almohadilla tenar (variación no detectada en este trabajo), vacuidad anteorbital (cerrada o casi cerrada en *C. obscurus* y con participaciones diferentes en cuanto a los huesos que la conforman dentro del grupo *Caniventer*) y el hábitat (invalidada por presencia en páramos de elevación > 3900 m en ambos grupos, e.g., *C. barborensis* comb. nov. y *C. fuliginosus*) hacen a este agrupamiento poco robusto. Por el contrario, el nuevo agrupamiento recuperado por la filogenia tanto para análisis de parsimonia como verosimilitud (Figura 61), presenta una alta congruencia biogeográfica y morfológica. La biogeográfica (que será explorada a detalle en el siguiente capítulo) tiene que ver con la distribución del clado *Caniventer* siendo éste el más austral, el clado *Convelatus* propio del occidente de los Andes del Norte y el grupo *Fuliginosus* en lo que resta de la cadena andina cordillerana entre Ecuador, Colombia y Venezuela. A continuación discuto las características morfológicas para los grupos *Caniventer* y *Convelatus* y posteriormente, en una sección propia, al

grupo *Fuliginosus*, el más rico en especies.

La monofilia del grupo *Caniventer* está soportada por dos sinapomorfías no ambiguas, una de las cuales presenta homoplasia; por un lado la presencia de puntos blancos en el pelaje ventral (Ca. 2¹) sin homoplasia, y por el otro la ubicación relativamente posterior del foramen esfenopalatino (Ca. 12⁰). Este último también está presente en *C. barbarendis* comb. nov.. Además, tanto la optimización de ACCTAN como DELTRAN optimizan la presencia de cúspula anterobasal en dP2 (Ca. 90²) como sinapomorfía del grupo, que por su presencia en el grupo externo *M. brevicaudata*, y ausencia de datos para este carácter en el conjunto de fósiles revisados, es recuperada solamente mediante estas optimizaciones. Otro carácter importante que comparten en este grupo es la inclinación lingual de la cúspide principal del p3 (Ca. 38¹), recuperada por el método de DELTRAN, que en este trabajo se codificó como otro estado, diferente al “lingualmente convexo” observado en *P. gracilis*†, en Abello et al. (2021). De manera similar, la posición distal de la almohadilla hipotenar trasera (Ca. 4¹) es optimizada como sinapomorfía para este grupo en el método DELTRAN. Para ambos caracteres, el método ACCTAN, por favorecer sinapomorfías en nodos más antiguos, reconstruye como simplesiomorfías a la cúspide inclinada hacia lingual en p3 junto con el clado de *L. inca* y *R. raphanurus*, y a la almohadilla hipotenar distal junto con el grupo *Convelatus*.

Seis caracteres sustentan la monofilia del grupo *Convelatus*, de los cuales cinco presentan homoplasia y uno no. Dentro de estos, el foramen suprameatal hipertrofiado (Ca. 6²), presente solamente en *C. caniventer*; la VAC formada por dos huesos o ausentes (Ca. 17¹), presente solamente en *C. obscurus*; la cúspide centrada en dp2 (Ca. 29⁰), presente solamente en el grupo externo *M. brevicauda*; ausencia de cúspide anterobasal en dp2 (Ca. 30⁰), presente solamente en didélfidos del grupo externo; y el largo subigual de coronas del dp2 y p3 (Ca. 33²), presente en *C. caniventer* y algunos taxa del grupo externo, son sinapomorfías con homoplasia. La ausencia del alargamiento, por cuenta de un talón reducido del dp2 (Ca. 32¹) es el carácter sin homoplasia que soporta este grupo. Ojala-Barbour et al. (2013) recuperaron a *C. convelatus* como la especie más basal del grupo en uno de sus análisis, considerando que esto se condecía con su morfología tan particular, específicamente la ausencia de VAC. En este trabajo, las VAC abiertas serían una característica del ancestro común del grupo corona, revirtiéndose en el grupo *Convelatus* e independientemente en *C. obscurus*. Por lo que la propuesta de que esta especie, ahora dividida en dos, es la más basal del grupo es rechazada y la característica de las VAC sería un carácter derivado respecto al ancestro común del grupo corona.

En la presente hipótesis filogenética, la aparición temprana de estos grupos y sus caracteres parecen indicar, por el principio de parsimonia, que el ancestro común de *Caenolestes* presentaba contraste en el pelaje dorsal, una almohadilla hipotenar distal, un dP2 similar al del grupo *Caniventer* y VAC abiertas. Además, aunque no codificado aquí pero explorado parcialmente en Grupos hipótesis, estos dos clados, de temprana divergencia en el género, son en promedio de mayor tamaño corporal respecto al grupo *Fuliginosus*, con excepción de *C. obscurus* y *C. sp. nov. 3* "chingaza" (lo que será explorado en el tercer capítulo), lo que sugiere que probablemente el ancestro común de este

género era de mayor tamaño que las especies más recientemente originadas del clado *Fuliginosus*.

CLADO *FULIGINOSUS*

La monofilia de este clado es soportada por una única sinapomorfia sin homoplasia, la ausencia de contraste entre el color del pelaje dorsal y ventral (Ca. 1⁰). Sin embargo, en la reconstrucción ACCTTRAN caracteres como la almohadilla hipotenar proximal (Ca. 4⁰), los diastemas anteriores y posteriores a dp2 (Ca. 31²) y la ausencia de la cúspula anterobasal del dP2 (Ca. 90⁰) se reconstruyen como apoyando la monofilia de este grupo, con homoplasias solo en los grupos externos (Figura 63). Por otro lado, para la reconstrucción DELTRAN, dos caracteres adicionales soportan la monofilia de este clado. Primero, la posición contigua entre p3 y trigónido del m1 (Ca. 39⁰), lo que implica un cambio extra para *C. sp. nov. 3 "chingaza"* en el que el p3 está parcialmente bajo el trigónido de m1. Segundo, la forma general del dP2 que, restando a *C. centralis* comb. nov. y *C. sp. nov. 1 "frontino"* en los que este presenta una corona puntiaguda, presenta una base amplia con un claro alargamiento de la región posterior o talón (Ca. 89²). Este estado es recuperado como una homoplasia por ocurrir también dentro del grupo corona en *R. raphanurus* y *C. barbarentis* comb. nov..

Este grupo, comprendido por la radiación reciente de *Caenolestes*, fue tradicionalmente considerado como una única especie (*C. fuliginosus* s.l.) y tres subespecies (Bublitz, 1987). Sin embargo, existe una gran disparidad relativa entre tamaños y morfología, que en la presente hipótesis representa las especies de *Caenolestes* más boreales, distribuidas desde el centro de los Andes de Ecuador hasta los extremos norte de los Andes en Colombia y Venezuela. Al igual que las demás especies del género, la divergencia morfológica a nivel de cráneo es poca, pero incluye especies con particularidades morfológicas. Por ejemplo, *C. fuliginosus* es la especie con mayor desarrollo del cíngulo lingual en los molares M1 y M2, acompañado de un área oclusal subigual y cuadrangular de ambos dientes, probablemente relacionado con su dieta; *C. obscurus*, por otro lado, presenta la mayor compresión bucolingual del M1, la mayor reducción del foramen suprameatal y un estado intermedio de las VAC, en ocasiones más parecido al grupo *Convelatus*; *C. sp. nov. 2 "belmira"*, es una de las especies más pequeñas del género y con la particularidad de presentar los nasales inflados, un carácter solamente observado a *L. inca*, aunque en esta última en mayor grado; como se mencionó antes, *C. sp. nov. 3 "chingaza"* presenta un cambio en la posición relativa del p3 respecto del grupo, con el talón parcialmente bajo el trigónido de m1 e incisivos superiores I2-I3 totalmente desprovistos de cúspide posterior, un carácter que había sido observado por Thomas (1917) y Osgood (1921) cuando estos especímenes habían sido considerados como *C. obscurus*. Finalmente, las dos especies recuperadas como la divergencia más reciente, *C. centralis* comb. nov. y *C. sp. nov. 1 "frontino"*, se agrupan por la ausencia de alargamiento en el dP2, junto con un alargamiento del diastema de C-dP1 respecto al diastema de dP1-dP2 (Figura 63), con la especie *C. sp. nov. 1 "frontino"* presentando la particularidad de un metacónulo posteriormente ubicado respecto a StC+D en M2, única dentro de la radiación del grupo.

Por más de 36 años, la taxonomía aceptada del grupo provino de métodos fenéticos (Bublitz, 1987) y solamente una hipótesis filogenética (Ojala-Barbour et al., 2013). Este trabajo busca subsanar muchos de los vacíos que, históricamente, caracterizaron el estudio del grupo corona, entre ellos la fundamental cuestión de la taxonomía. Pasando de una riqueza de 7 especies previamente reconocida a 13 especies, este grupo sigue teniendo una riqueza taxonómica relativamente baja, en especial comparado con otros marsupiales pequeños Neotropicales (Beck et al., 2022). Aún con vacíos en el conocimiento del grupo, esta taxonomía actualizada provee las bases para trabajos futuros sobre diversos temas, algunos de los cuales exploraré en los siguientes capítulos. Sin embargo, el hecho de que la identidad de especímenes en el límite entre Ecuador y Colombia no hayan podido ser resueltas, deja abierta la posibilidad de una riqueza taxonómica aún mayor. Esto es particularmente relevante en un sistema montañoso como los Andes donde los endemismos de sistemas cordilleranos son comunes, como es el caso de *C. condorensis* dentro del grupo (Albuja & Patterson, 1996), pero también para muchos otros mamíferos (Brito et al., 2022). El uso de marcadores moleculares adicionales es deseable para complementar la historia evolutiva del grupo, tal que permita lograr filogenias datadas y entender la relación de las poblaciones de especies desde puntos de vista filobiogeográficos, especialmente para el género *Caenolestes* en el sistema altoandino que habita (Diazgranados & Barber, 2017).

En este trabajo, estructuras de cráneo y variaciones morfológicas no registradas previamente, son de relevancia desde el punto de vista comparativo de marsupiales. Algunas de las particularidades de especies como *L. inca*, que presenta una muesca estilomastoidea casi formando un foramen para la salida del nervio fácial (Evans & Miller, 2013; Wible, 2021), es por primera vez registrado en este trabajo. De manera similar, un proceso timpánico caudal del petroso casi en contacto con su proceso rostral, es por primera vez descrita aquí para este grupo de marsupiales. Esta variación ha sido contenida dentro del llamado “*Petrosal Type A*” (e.g., Ladevèze, 2004; Wible, 1990), para caracterizar el petroso de Paucituberculata. Sin embargo, los datos sobre la variación en estas especies, hacen necesario que estudios futuros incorporen dicha varianza de estados, que aunque su relevancia en un contexto macroevolutivo no es explorada en este trabajo, puede tener implicancias para entender la evolución de este grupo. Otras características de esta índole y no discutidas previamente son el tubérculo nual, como signo de la salida de la vena emisaria occipital; la extrema variación en el foramen suprameatal entre especies de *Caenolestes*, como signo de la salida de la vena emisaria maxilar; la particular dirección posterior y tamaño del foramen posterior del torus palatino en *R. raphanurus*, signo del paso de la vena palatina desde el plexo pterigoideo; la presencia del canal retromolar en *R. raphanurus* y su reducción en los demás géneros, entre otras, indican diferencias anatómicas en cuestiones fundamentales como lo es la circulación arteriovenosa del cráneo y mandíbula de estas especies.

CONCLUSIONES

Los género vivos de Paucituberculata representan linajes morfológicamente divergentes, dentro de los que la variación a nivel de especie, para el conjunto de datos considerado (cráneo, mandíbula y dentición), se puede resumir en (aunque no se limita a) tres conjuntos de cambios: (1) en la región facial, (2) en la región lateroposterior del cráneo y (3) a nivel dentario. El primero incluye la variación registrada respecto a los diastemas entre C-dP1 y dP1-dP2 y las VAC; el segundo incluye la variación registrada en tamaño y forma del foramen suprameatal, de los cóndilos occipitales respecto al occipucio y las diferencias, a nivel de género, por ejemplo, de la muesca estilomastoidea; el tercero incluye la mayoría de la variación observada dentro del grupo en cuanto a la variación morfológica y de tamaño proporcional de los diferentes dientes. Este último incluye, principalmente pero no limitado a, diferencias importantes en la morfología del dP2 y dp2 y de las proporciones del M1 y M2.

Considerando que esta variación observada cumple con el criterio de diagnosticabilidad planteado en el inicio, los soportes logrados mediante los análisis filogenéticos y la coherencia biogeográfica que estos exhiben en la mayoría de los agrupamientos, las hipótesis planteadas al inicio del capítulo presentan un alto soporte. Por un lado, los géneros presentan claras divergencias morfológicas que los caracterizan como linajes monofiléticos, al igual que al grupo corona, en especial bajo reconstrucciones de ACCTTRAN y DELTRAN debido a las homoplasias con grupos externos. Por otro lado, la riqueza taxonómica es mayor que la considerada antes, específicamente para el grupo *Caenolestes*. En este, además, se recuperan grupos con coherencia geográfica, como los clados *Caniventer* (el más austral), *Convelatus* (el más occidental) y *Fuliginosus* (el más reciente y al norte). Sin embargo, este último representa un reto en la interpretación de su historia evolutiva debido a algunas relaciones cercanas de especies distantemente distribuidas (*C. fuliginosus*, *C. sp. nov. 2* "belmira", *C. obscurus*) o especies cercanas geográficamente pero distantes filogenéticamente (*C. sp. nov. 3* "chingaza", *C. obscurus*), cuestiones que serán exploradas en el siguiente capítulo.

CAPÍTULO II: BIOGEOGRAFÍA DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES

INTRODUCCIÓN

Lo que se conoce de la biogeografía de las especies vivientes de Paucituberculata es relativamente poco. La única especie que ha sido directamente estudiada para componentes biogeográficos ecológicos fue *R. raphanurus* (Martin, 2011), donde se reconoció la importancia de variables de precipitación para explicar la distribución actual de esta especie. Importancia que, posteriormente, fue discutida en el contexto del grupo hermano al superorden que contiene las especies vivientes (Caenolestoidea), el grupo fósil Palaeothentoidea (Engelman et al., 2017). A pesar de que, al igual que para *Rhyncholestes*, se conocen relativamente abundantes localidades para algunas especies de los otros géneros (i.e., *Caenolestes* y *Lestoros*), ninguna de estas ha sido objeto de estudios biogeográficos específicos, hasta la fecha. Recientemente, Martin et al. (2021, 2022a), discutieron sobre lo que se conoce como biogeografía de la conservación para marsupiales a nivel de Sudamérica, incluyendo los tres géneros de Paucituberculata vivientes. A nivel climático, a pesar de estar distribuidos a lo largo de un amplio rango latitudinal, las especies vivientes de Caenolestidae habitan en promedio hábitats más fríos que la mayoría de los otros marsupiales, incluso el género *Caenolestes* restringido a latitudes tropicales; considerando la variable precipitación, estos géneros habitan zonas más parecidas a las de otros marsupiales, con *Lestoros* habitando zonas ligeramente más secas que el promedio global (Martin et al., 2022). A nivel de conservación, por el tipo de distribuciones restringidas a zonas altas de los Andes (*Caenolestes*, *Lestoros*) o a una única ecorregión (*Rhyncholestes*) y singularidad taxonómica, estas especies presentaron altos valores de conservación a nivel continental (Martin et al., 2021).

Otras menciones sobre su biogeografía y distribución son relativamente pocas, Albuja & Patterson (1996) discutieron la posible relevancia de la depresión de Huancabamba y los pasos bajos en la historia evolutiva del género *Caenolestes*, suponiendo que corredores de baja elevación entre sistemas montañosos podrían explicar las distribuciones hasta el momento conocidas, especialmente de *C. caniventer* y *C. condorensis*. Estos autores, además, basados en medidas y algunas características morfológicas, estimaron que *C. condorensis* estaba menos emparentado con *C. caniventer*, la especie más cercana geográficamente, catalogando este patrón biogeográfico como desconcertante (*puzzling*) (Albuja & Patterson, 1996, p. 51). Lunde & Pachecho (2003), por otro lado, al encontrar ejemplares de *C. caniventer* en “abundancia” al sur de la depresión de Huancabamba, rechazaron la hipótesis de que ésta pudiera funcionar como barrera, al menos para esta especie. Posteriormente, Ojala-Barbour et al. (2013), discutieron la propuesta de Anthony de grupos dentro de *Caenolestes* (ver Capítulo I y discusión), en la que tamaño y hábitat separan, por un lado, a *C. fuliginosus* (s.l.), pequeño en tamaño y de bosques y páramos de elevaciones altas, y por el otro, las demás especies entre medianas y grandes en tamaño y ocupando menores elevaciones, rechazando dicha hipótesis a la luz de sus resultados filogenéticos en las que dichas agrupaciones no eran

recuperadas como monofiléticas. Estos autores dejaron planteada la hipótesis de la importancia del levantamiento de los Andes y posterior aislamiento en la biogeografía histórica de estas especies.

Hasta el momento, ni ésta ni otras hipótesis alternativas han sido contrastadas y estudiadas para el grupo, por lo que en el presente capítulo utilizaré la información recopilada para explorar tres componentes de la biogeografía de Paucituberculata vivientes: (1) a nivel ecológico utilizando modelos de nicho; (2) a nivel espacial analizando sus distribuciones a diferentes escalas geográficas; y (3) a nivel histórico analizando los posibles eventos que explican sus distribuciones actuales.

MODELADO DE NICHOS

Comprender los factores que moldean las distribuciones de las especies es un foco fundamental en ecología y evolución (Lomolino et al., 2016). Dentro de esto, caracterizar y comparar los nichos ecológicos de las especies para entender la evolución de los mismos es un eje clave para la biogeografía (Peterson et al., 2011). Una de las definiciones más usadas y operativas al momento de estudiar estos temas es lo que se ha definido como el nicho Grinneliano (Grinnell, 1917; Soberón & Nakamura, 2009), entendido como el subconjunto de variables medioambientales favorables en las que poblaciones de especies tienen crecimiento poblacional positivo. De esta manera, relacionando las variables ambientales y climáticas donde las especies son registradas, es posible derivar, a través de modelos explícitos, las relaciones de las especies con los ambientes que habitan, representando así el nicho realizado y permitiendo entender tanto los factores que limitan sus distribuciones como las diferencias entre éstas y diferentes especies (Elith & Leathwick, 2009; Soberón & Arroyo-Peña, 2017).

Avances conceptuales y metodológicos en el campo de modelado de nicho ecológico (MNE) han permitido explorar las relaciones espaciales, temporales y climáticas de la diversidad biológica a diferentes escalas (Peterson et al., 2011). Estos métodos permiten, además de explorar los nichos de las especies, estimar las distribuciones potenciales de las mismas, incluso para especies con pocos datos o naturalmente poco abundantes (Pearson et al., 2006; Peterson & Soberón, 2012). Asimismo, dependiendo del algoritmo empleado, los datos requeridos y tipo de resultados pueden variar, pero el marco conceptual se fundamenta en teorías biogeográficas y de nicho robustas (Norberg et al., 2019; Peterson et al., 2011). Dentro de los métodos de MNE, el algoritmo de MaxEnt (Phillips et al., 2017) es uno de los más ampliamente usados, no solo por lo práctico sino porque ha demostrado ser robusto ante variables como sesgo de muestro, correlación de predictores, bajo número de datos, entre otros (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017; Qiao et al., 2015).

ANÁLISIS ESPACIALES ECOLÓGICOS

Los avances en el modelado de nicho y la creciente disponibilidad de datos satelitales, mapas georeferenciados de áreas naturales o zonas de protección (Boron et al., 2019; Daac, 2017; Dinerstein et al., 2017; UNEP-WCMC & IUCN, 2023), permiten explorar patrones espaciales de las especies a diferentes escalas y en relación con diversos niveles de su biología. Por ejemplo, para marsupiales de

América, los análisis espaciales incluyeron la exploración de nicho y su relevancia en especiación alopátrica y simpátrica (Gutiérrez et al., 2014), sus distribuciones y relación con el clima (Caramaschi et al., 2013; Martin, 2008, 2010, 2011; Martin et al., 2022a), su conservación (González et al., 2022; Martin et al., 2021; Prieto-Torres & Pinilla-Buitrago, 2017), sus centros de origen (Castro et al., 2021) o consecuencias del cambio climático (Loyola et al., 2012). Estos análisis han permitido entender la influencia del clima y la geografía en las especies actuales, como también patrones espaciales de sus distribuciones y el grado de conservación. Sin embargo, las especies vivientes de Paucituberculata no han podido ser estudiadas previamente respecto a estos temas debido a la falta de claridad taxonómica y escasa información.

ANÁLISIS AMBIENTALES ECOLÓGICOS

Al explorar el nicho de las especies, existe una dualidad y disparidad en cuanto a su realidad en el espacio físico, geográfico (MNE como se describe arriba) y en el espacio climático (Brown & Carnaval, 2019; Peterson et al., 2011). Estos dos niveles del nicho presentan características propias, ya que dos localidades (espacio geográfico) pueden tener un mismo clima y, por lo tanto, representar una sola observación en el espacio climático, y en consecuencia, un alto nivel de solapamiento geográfico puede no coincidir con un alto solapamiento en el espacio climático, debido a esta disparidad (Brown & Carnaval, 2019). Por esta razón, la exploración del nicho en el espacio climático permite complementar y aumentar los análisis espaciales de nicho. Entre estas exploraciones, evaluar el grado de solapamiento (referido como *equivalency*) y de similitud (*similarity*) entre especies en un contexto climático dado, permite entender las diferencias en nicho, independientemente de la geografía (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). Además, dificultades comunes en métodos espacialmente explícitos como sesgos de muestreo, incidencia del tamaño del píxel, muestreo incompleto de climas, entre otros, se vuelven menos problemáticos al caracterizar el nicho de las especies en el espacio climático respecto a la variabilidad regional del mismo (Broennimann et al., 2012). En este sentido, el análisis en el espacio climático del nicho permite comprender la variabilidad del nicho realizado en el contexto de los Andes, ambiente al que las especies vivientes de Paucituberculata están altamente asociadas (Patterson, 2015), y hacer inferencias sobre las divergencias o convergencias respecto al nicho realizado a nivel climático de las mismas.

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

A nivel histórico, los avances en algoritmos para reconstrucción de áreas ancestrales, vías de dispersión y patrones de diversificación han permitido entender, bajo modelos explícitos derivados de datos, los patrones de diversificación de diferentes clados (Castro et al., 2021; Hibbard et al., 2018; Struwe et al., 2009). Dentro de estos, los algoritmos basados en eventos como el *Divergence-Vicariance Analysis* (DIVA) permiten realizar reconstrucciones sobre filogenias de las áreas ancestrales para cada nodo en el árbol, a partir de diferentes tipos de procesos, incluyendo dispersión, extinción, vicarianza y duplicación (Ronquist, 1997). De esta manera, incorporando datos de las

distribuciones actuales de las especies de interés, se pueden estimar procesos que posteriormente, al relacionarse con eventos climáticos, geografía y orogénesis, permiten proponer de manera explícita la historia evolutiva de uno o más clados de interés.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Debido a que la historia evolutiva del grupo no había sido revisada de manera exhaustiva, lo que se conoce acerca de su biogeografía es poco. Tras haber revisado el contexto taxonómico y sistemático del grupo (Capítulo I), en este capítulo me pronpongo analizar la distribución geográfica de las diferentes especies y los factores ecológicos e históricos que pueden explicarla. Específicamente, me centro en la hipótesis de que los fenómenos de discontinuidad geográfica y ambiental originados como consecuencia del levantamiento de los Andes, favorecieron eventos de especiación, en consecuencia, la contigüidad espacial de ambientes propicios y su eventual expansión, permitieron la dispersión de linajes específicos. Esto, además, implica que la distribución de cada especie estará delimitada por una serie particular de parámetros climáticos y geográficos.

MATERIALES Y MÉTODOS

OCURRENCIAS Y LOCALIDADES

El primer paso para realizar cualquier tipo de análisis biogeográfico es establecer las localidades de ocurrencias de las diferentes especies en cuestión. Para esto utilicé: (1) la información de localidades con coordenadas geográficas de los ejemplares revisados (Apéndice II); (2) georreferenciación basado en la información de localidades sin coordenadas de los ejemplares revisados usando gaceteros y atlas disponibles (B. E. Brown, 2004; Gardner, 2008; Grajales et al., 2015); (3) localidades de repositorios digitales de biodiversidad; GBIF y VertNet (GBIF.Org, 2021) y literatura (Brito et al., 2023; Lopez-Arevalo et al., 1993; Martin, 2011; Ojala-Barbour et al., 2013; Tarifa & Bernal, 1999). Para las fuentes 1 y 2, las identidades de los especímenes fueron determinadas en el capítulo anterior y el material y localidades se detallan en el Apéndice II. Para la fuente 3 y para evitar errores de identificación, usé solo localidades contenidas dentro del polígono convexo mínimo de las localidades del material revisado. Adicionalmente, los datos de GBIF y Vertnet fueron filtrados para dejar únicamente registros de especímenes preservados y con error de coordenada igual o menor a 1000 m. Utilicé métodos estándar para la limpieza y preparación de los datos de GBIF mediante el paquete CoordinateCleaner de R (Zizka et al., 2019). Correcciones simples como cambio de signo en la coordenada fueron realizadas directamente. Además, para *R. raphanurus* se incorporaron localidades recientemente publicadas (Vásquez-Ibarra et al., 2023).

ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

Debido a que algunas de las especies son conocidas de pocas localidades (e.g. *C. sangay*, *C.* sp. nov. 1 "frontino", *C. condorensis*) y que para mantener homogéneo las fuentes de datos para los diferentes análisis (ver abajo) es deseable que la información de distribución sea igual para los taxa

(i.e., todas deben ser o localidades o polígonos de distribución o modelos de nichos) (Morrone, 2014), empleé dos estrategias para determinar distribuciones potenciales. La primera, para especies con menos de 4 localidades, fue mediante la generación de un polígono alfa (α) convexo y su posterior ampliación equidistante de área por 50 km lineales (ver abajo para explicación de polígono α). La segunda, para especies con 4 o más localidades, consistió en la generación de polígonos de distribución potencial a través de los MNE, siguiendo el flujo analítico descrito en González et al. (2022), que describo de manera sintetizada en las siguientes secciones. Este análisis se basa en las definiciones conceptuales y metodológicas descritas previamente para modelado de nicho y modelado de distribución (Merow et al., 2014; Peterson & Soberón, 2012). Debido a que *C. sp. nov. 1 "frontino"* es conocida de una sola localidad, esta no fue considerada en los análisis de MNE, y su área de distribución potencial fue estimada a partir de un área circular de radio de 50 km para homogeneizar con las especies con menos de 4 registros y se incluye en las descripciones climáticas en la sección Ecología y conservación.

MODELADO DE NICHOS

Para este trabajo, utilicé el algoritmo MaxEnt v. 3.4.4 (Phillips et al., 2017). Este algoritmo fue elegido debido a su desempeño para cuando se cuenta únicamente con registros de presencia y no de ausencias reales (Elith et al., 2020; Qiao et al., 2015). Para este método, las dos principales variables de entrada son los puntos de presencia y pseudo-ausencias (como coordenadas geográficas) y las capas climáticas predictoras (como datos tipo raster).

Presencias y pseudo-ausencias

Las ocurrencias y localidades arriba descritas, se filtraron espacialmente de manera que su resolución coincidiera con el tamaño de píxel de las variables predictoras, para este caso 1 km² (ver abajo). De esta manera, se mantuvieron registros únicos por píxel tanto para las presencias como para las pseudo-ausencias. El uso de esta resolución se relaciona con que las especies de Paucituberculata, especialmente de los géneros *Caenolestes* y *Lestoros*, viven en zonas de pendiente topográfica pronunciadas, donde más de 1 km en distancia puede significar considerables cambios ambientales y climáticos (González et al., 2022; Hazzi et al., 2018). Para cada especie, dentro del área de modelado se seleccionaron al azar el mínimo entre 10,000 puntos de pseudo-ausencias (i.e., píxeles donde hay registros de la especie) y el 80% del total de píxeles dentro del área de modelado. Esto con el fin de evitar ajustar modelos contra el total de píxeles disponibles en el área de modelado, posiblemente generando modelos sobreajustados a las observaciones (Barbet-Massin et al., 2012; Hernandez et al., 2006; Merow et al., 2013). Para reducir el efecto del sesgo de muestro, preparé capas de sesgo en formato raster por cada especie, estimando la densidad de kernel de las ocurrencias, la cual es usada para que el muestro de los puntos de pseudo-ausencia siga la probabilidad y densidad espacial que tienen las ocurrencias (Anderson & Gonzalez, 2011; Kramer-Schadt et al., 2013).

Áreas de modelado

El área de modelado es una de las principales variables a tener en cuenta al momento de

ajustar MNE (Barve et al., 2011), generalmente referida como área M, por el esquema BAM de la teoría de nicho y del MNE (Brown & Carnaval, 2019; Peterson et al., 2011). El área M debe ser lo suficientemente grande para incluir zonas desde donde la especie haya podido inmigrar o emigrar en tiempos evolutivos significativos; a su vez, debe ser suficientemente pequeña para que las comparaciones de las pseudo-ausencias no generen sobreajuste a las observaciones, debido a la abundancia de zonas muy por fuera climáticamente de su nicho realizado (Barve et al., 2011). Para esto, el área M fue derivada a través del cálculo de las ecorregiones (Dinerstein et al., 2017) que se solapan con un polígono α de las ocurrencias (Pateiro-López & Rodríguez-Casal, 2010). El polígono α convexo permite generar un polígono desde puntos en el espacio, de tal manera que se reducen los espacios donde no hay observaciones (Figura 64), siendo útil para la definición de distribución de especies, incluso cuando sus distribuciones son naturalmente discontinuas (Rabosky et al., 2016). Una vez identificadas las ecorregiones que se solapan sobre cada polígono α , estas fueron fusionadas en un solo polígono para cada especie y usado para enmascarar las variables predictoras (González et al., 2022; Paulo et al., 2023; Prieto-Torres & Pinilla-Buitrago, 2017).

Variables ambientales

Usé un conjunto de 17 variables, de las cuales 15 variables bioclimáticas son de datos WorldClim v. 2.0 a 1 km² de tamaño de píxel (Fick & Hijmans, 2017) y dos variables topográficas incluyendo un modelo de elevación a 1 km² de resolución (Elev) de la base de datos SRTM v. 3 “void-filled” (van Zyl, 2001) y el grado de la pendiente (Topo) calculado con la librería de abstracción espacial GDAL (GDAL/OGR contributors, 2023) a partir del modelo de elevación y con el mismo tamaño de píxel. Las 19 variables bioclimáticas disponibles son: temperatura promedio anual (Bio1), rango diurno promedio (promediado mensual de max temp - min temp) (Bio2), isothermalidad (Bio2/Bio7) (Bio3), estacionalidad climática de temperatura (desviación estándar de Bio1) (Bio4), temperatura máxima del mes más cálido (Bio5) y del más frío (Bio6), rango de temperatura anual (Bio5-Bio6) (Bio7), temperatura promedio del cuatrimestre más húmedo (Bio8) y del más seco (Bio9), temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (Bio10) y del más frío (Bio11), precipitación anual (Bio12), precipitación del mes más húmedo (Bio13) y del más seco (Bio14), estacionalidad climática de precipitación (coeficiente de variación de Bio12) (Bio15), precipitación del cuatrimestre más húmedo (Bio16) y del más seco (Bio17), precipitación del cuatrimestre más cálido (Bio18) y del más frío (Bio19). De estas, Bio9, Bio18 y Bio19 fueron excluidas, ya que usan combinaciones entre precipitación y temperatura, generando discontinuidades espaciales no presentes en la realidad (Escobar et al., 2014; Paulo et al., 2023). Para facilitar la comparación de las características del nicho ecológico entre especies, seleccioné al azar una de cada grupo de variables bioclimática con coeficiente de relación de Pearson $> 0,8$ (Paulo et al., 2023). Este análisis se llevó a cabo en la extensión total de los registros, más una ampliación equidistante de 5° y para un total de 500,000 píxeles al azar.

Ajuste y evaluación de los modelos

Para el ajuste de modelos utilicé el paquete de R ENMeval v. 2 (Kass et al., 2021) siguiendo a González et al. (2022). La calibración del modelo y evaluación de los parámetros incluyó 10 penalizadores de complejidad (rm: *regularization multipliers*) (0,1, 0,3, 0,9, 1,5, 2, 2,5, 3, 5, 6, 9) y 7 combinaciones de clases de respuestas (fc: *feature classes*) (l: lineal, q: cuadrática, h: bisagra), para seleccionar las mejores configuraciones de modelos (Merow et al., 2014). Para especies con menos de 10 registros, usé un subconjunto menor de fc, combinando solamente hasta tres clases de respuestas. Para la evaluación, dividí cada conjunto de presencias por especie en subconjuntos de entrenamiento y de prueba utilizando el método conocido como *random k-fold*, donde el 25% de las presencias es separado (conjunto de prueba) y el 75% restante es usado para ajustar los modelos iniciales (conjunto de entrenamiento). Posteriormente, con el conjunto de prueba se estimó la precisión de los modelos para predecir u omitir verdaderas presencias (Elith & Leathwick, 2009; Merow et al., 2013). Para especies con menos de 10 registros, utilicé el método *jackknife* en el que una presencia a la vez se deja afuera del entrenamiento del modelo y se estima el poder del modelo para predecir esta presencia. Esto se realiza para cada una de las presencias y las métricas de evaluación finales corresponden al promedio de cada una de estas iteraciones (Kass et al., 2021; Merow et al., 2013).

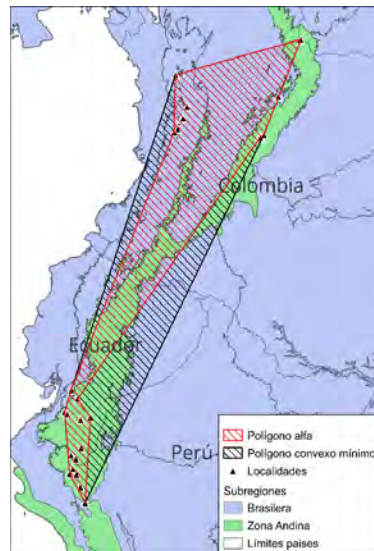


Figura 64. Diferencia entre un polígono convexo mínimo y un polígono α para observaciones en el espacio (triángulos), en zonas abarcadas en la región norte andina. Nótese como el polígono convexo mínimo incluye una gran zona en la Amazonia Ecuatoriana, que el polígono α no incluye.

Para evaluar los modelos, utilicé cuatro variables de desempeño, en un esquema de pasos consecutivos para seleccionar el mejor modelo por especie, a saber: (1) filtré modelos que estuvieran dentro del cuarto cuartil superior y mayores a 0,75 de la distribución del área promedio bajo la curva de las características de funcionamiento del receptor para los sets de prueba (AUCp), la cual es una métrica de la precisión del modelo respecto a su capacidad para predecir correctamente presencias, siendo valores cercanos a 1 deseados, con el valor 0,5 significando que el modelo no se diferencia de un modelo generado al azar (Radosavljevic & Anderson, 2014); (2) modelos con valores mínimos o

con diferencia igual o menor a 2 para el valor de Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), la cual es una métrica de qué tanto el modelo se ajusta a las observaciones, siendo deseables valores mínimos relativos dentro de un conjunto de modelos ajustados con los mismos parámetros (Jiménez & Soberón, 2020; Radosavljevic & Anderson, 2014); (3) de los modelos restantes seleccioné aquellos que minimizaran la proporción de omisiones en las presencias de testeo usando como umbral el valor mínimo de las presencias de entrenamiento (orMTP); (4) finalmente, en caso de que existieran empates entre dos o más modelos elegí aquel que maximizara el rm , tuviera menos cantidad de fc y minimizara la cantidad de parámetros de respuesta (Galante et al., 2018; González et al., 2022; Phillips et al., 2017).

El anterior esquema fue repetido para cuatro escenarios para un muestreo amplio de modelos por especie, de la siguiente manera: (1) con capa de sesgo y solo variables bioclimáticas; (1) con capa de sesgo y todas las capas (bioclimáticas y topográficas); (2) sin capa de sesgo y solo variables bioclimáticas; (4) sin capa de sesgo y todas las capas. La comparación y selección entre los modelos seleccionados de los diferentes escenarios se realizó de manera visual y cualitativa, teniendo en cuenta los valores filtro antes descritos (e.g., AUC, AICc, orMTP) y evaluando, según la información biológica del grupo, la coherencia biológica de los mismos. Usé la salida de datos cloglog, la cual varía entre 0 y 1 y se puede interpretar como idoneidad de hábitat (Merow et al., 2013; Phillips et al., 2017). Para convertir los MNE en distribución potencial, la salida continua fue enmascarada usando el valor que maximiza la especificidad y la sensibilidad del modelo (*maxSSS*) (Liu et al., 2013, 2016). Finalmente, convertí de raster a polígonos para los cálculos siguientes, eliminando huecos dentro de los polígonos resultantes y eliminando áreas consideradas inaccesibles geográficamente, según la información biológica, incluyendo rangos de elevación conocida, hábitats de las especies y barreras geográficas conocidas para otros taxa andinos (Arbeláez-Cortés & Trujillo-Arias, 2021; González et al., 2022; Gutiérrez-Pinto et al., 2012; Hazzi et al., 2018; Prieto-Torres et al., 2018).

NICHO CLIMÁTICO

Por nicho climático me refiero aquí al conjunto de variables ambientales y los valores que caracterizan las diferentes especies, derivadas de sus ocurrencias y respecto a la variabilidad climática disponible a una escala regional. En este trabajo y para facilitar la comparación entre especies, creé un área total de donde extraer los ambientes disponibles para los Paucituberculata vivos a partir de combinar las áreas M (ver arriba). A nivel general, esta área coincide, para los géneros *Caenolestes* y *Lestoros*, con parte de la zona de Transición Sudamericana y del dominio Pacífico *sensu* Morrone et al. (2022) y para *Rhyncholestes* con la ecorregión de Bosque Templado Valdiviano *sensu* Dinerstein et al. (2017).

Para estudiar el nicho climático, primero utilicé una exploración ordinal siguiendo el método de ACPclim (Broennimann et al., 2012). Este método, utiliza un ACP del total de variables bioclimáticas con baja correlación (ver arriba) para reducir a un espacio bidimensional climático usando el primer y segundo componentes del mismo. Este ACP fue derivado de un muestreo al azar

de 10,000 puntos dentro del total de áreas M de calibrado de los MNE arriba descrito y siguiendo el razonamiento de área accesible para las especies (Barve et al., 2011; Broennimann et al., 2012). Esto a su vez, permite que la comparación de las especies sea más directa al comparar todas contra un mismo ambiente general (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). Posteriormente, este espacio bidimensional fue limitado a sus valores máximos y mínimos, el cual fue dividido en una grilla de 200 x 200 celdas sobre la cual calculé la densidad para los valores climáticos de toda el área y la densidad para valores climáticos para las ocurrencias de las especies, mediante el método de densidades de kernel (Broennimann et al., 2012). Así, obtuve una representación del nicho de las especies respecto al clima disponible, que representa los climas más comunes para las especies y reduce el efecto del sesgo geográfico de muestreo (Kramer-Schadt et al., 2013; Moua et al., 2020). Finalmente, el solapamiento de los nichos de las especies en este espacio es calculado mediante el estadístico de solapamiento D de Schoener (revisado por Warren et al. (2008)) que varía entre 0 (no solapamiento) y 1 (solapamiento total). La combinación de este estadístico junto con el cálculo de densidades, además, asegura que el estimativo de solapamiento sea independiente al tamaño de celda usado para dividir el espacio climático (Broennimann et al., 2012). Para otros detalles, véase Broennimann et al. (2012) y Warren et al. (2008).

Además de esta exploración ordinal del solapamiento de nicho, utilicé dos pruebas de hipótesis sobre el nicho de las especies y su solapamiento. Por un lado, realicé una prueba de equivalencia de nicho entre especies, primero combinando las ocurrencias de cada par de especies y luego dividiéndolas al azar en dos conjuntos de datos (manteniendo el número original de ocurrencias) y calculando el estadístico de solapamiento D. Esto fue repetido 500 veces y la distribución de D simulada fue comparada con el valor D observado, de manera que si este cae dentro de la densidad del 95% de los valores simulados, la hipótesis nula de equivalencia no puede ser rechazada (i.e., si p -valor $< 0,05$, indica que las especies no son ecológicamente equivalentes) (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008).

Por otro lado, realicé una prueba de similitud de nicho entre especies en la que examino si el solapamiento observado entre dos nichos es diferente del solapamiento observado de esos nichos con nichos tomados al azar dentro de la distribución del otro nicho. En otras palabras, este análisis determina si el nicho de una especie es más similar al de otra especie que lo que se esperaría al azar, dentro de la variación de climas disponibles. Como en el análisis de equivalencia, los nichos al azar dentro del nicho de comparación fueron simulados 500 veces y la distribución posterior de D fue comparada con el D observado, de manera que si la similitud observada es mayor que el 95% de la distribución simulada, la similitud es estadísticamente mayor que la esperada por el azar (i.e., si p -valor $< 0,05$ indica que las especies son más similares entre sí que especies distribuidas al azar) (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008). Para estos análisis utilicé los paquetes `ecospat` (Broennimann et al., 2023) y `ade4` (Thioulouse et al., 2018) de R (R Core Team, 2022).

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

Para los siguientes análisis, se siguió un esquema doble comparativo al analizar áreas (e.g., ecorregiones, áreas de conservación). Todos los análisis fueron realizados para los puntos de ocurrencia y para los rangos de distribución potencial, siguiendo trabajos previos en marsupiales (Martin et al., 2022). Para el caso de puntos utilicé conteos absolutos y para distribuciones potenciales utilicé áreas; para ambos casos utilicé el porcentaje. De esta manera, doy un contexto completo y comparativo de las distribuciones en cuanto a conocidas (por puntos) y potenciales (por modelos). Para el caso de variables continuas ambientales, de elevación e índice de vegetación (ver abajo), representé la variación a partir de puntos en ambos casos, usando para distribuciones potenciales 1000 píxeles seleccionados al azar. Estos análisis se presentan de manera descriptiva y comparativa a nivel de género y especie usando medidas de tendencia central (e.g., promedio, máximos, mínimos).

Para analizar ecorregiones, utilicé el mismo conjunto de datos que para la estimación del área M de ecorregiones globales (Dinerstein et al., 2017). Para analizar la ocurrencia y grado de solapamiento con áreas protegidas, utilicé el conjunto de datos de la *World Database of Protected Areas* (WDPA) accedido en septiembre de 2023 (UNEP-WCMC & IUCN, 2023) y técnicas estándar para limpieza de este conjunto de datos mediante el paquete de R *wdpar* (Hanson, 2020), eliminando solapamientos entre áreas de diferente tipo, áreas marítimas, áreas no representadas por polígonos, entre otras. Para el caso de WDPA, se usaron las categorías IUCN para discriminar los diferentes tipos áreas de conservación en donde caen los registros de las especies, agrupando las categorías I y II en conservación estricta y las demás categorías (III-V) como conservación de recursos manejados, siguiendo metodologías previamente publicadas para describir patrones de conservación en marsupiales (Martin et al., 2021). Para las variables ambientales, usé las bioclimáticas seleccionadas mediante el análisis de colinearidad (ver arriba) y, además, elevación y el índice de vegetación NDVI. Este índice de vegetación fue calculado a partir de imágenes MODIS (Didan, 2015) como el promedio anual para año 2000, el más cercano a las variables climáticas utilizadas (Fick & Hijmans, 2017).

DISPERSIÓN Y VICARIANZA

Para el análisis de dispersión y vicarianza, utilicé el algoritmo de Análisis de Dispersión-Vicarianza o, por sus siglas en inglés, DIVA v. 1.2 (Ronquist, 1997), limitando el máximo número de áreas optimizadas a dos ($\text{maxareas} = 2$). El análisis de DIVA usa criterios de parsimonia para limitar el número de eventos (pasos) requeridos en un árbol dado para explicar la distribución actual de las especies (Ronquist, 1997). Así, reconstruye para cada nodo el o las áreas ancestrales más parsimoniosas para limitar el número de dispersiones o extinciones al mínimo; proporcionando la explicación más simple de las distribuciones actualmente conocida de los terminales dada una filogenia. Debido a que el número de áreas reconstruidas por nodo puede ser más de una, seleccioné una de las posibles en función de la conectividad geográfica.

Para este análisis, es necesario contar con áreas de referencia y una filogenia totalmente

resuelta. Para las áreas y para tener consistencia con los análisis arriba descritos, usé ecorregiones (Dinerstein et al., 2017), determinadas por especies a partir de calcular el solapamiento de puntos de ocurrencias. Para la filogenia, utilicé la filogenia que obtuve como resultado del análisis sistemático mediante máxima verosimilitud, debido a que fue la que contó mayores valores de soporte para los diferentes nodos. Este árbol fue cortado para contener solamente las especies vivientes de Paucituberculata, usando el paquete de R phytools (Revell, 2012).

RESULTADOS

OCURRENCIAS

Un total de 224 localidades fueron recopiladas para las 13 especies de Paucituberculata vivientes. Excluyendo a *C. sp. nov. 1 "frontino"* con una única localidad, el número de localidades varió entre 4 (*C. sangay*, *C. condorensis*) y 43 (*C. centralis* comb. nov.) (Tabla 14). De estas, el 66% correspondió a material revisado y el porcentaje restante a localidades obtenidas de la búsqueda de literatura y repositorios de datos. De las especies estudiadas, *R. raphanurus* y *L. inca* presentaron el mayor número de localidades de otras fuentes con 63% y 72%, respectivamente (Tabla 14 y Apéndice II). Estos números se deben en parte a que localidades como Limbani en Perú para *L. inca* y Cordillera de la Costa para *R. raphanurus* presentan numerosos individuos registrados, "inflando" este número de localidades diferentes (i.e., caen en píxeles diferentes de las capas predictoras), pero que pueden estar muy cercanas entre sí. En cuanto a la distribución de estas localidades en el territorio sudamericano, Colombia y Ecuador tienen la mayor cantidad de registros para estas especies, con 79 y 56, respectivamente; seguidos por Perú y Chile, con 46 y 40 respectivamente, y finalmente Venezuela, Bolivia y Argentina, cada uno con una sola localidad conocida (Apéndice II).

Tabla 14. Número de localidades (n) para las especies vivientes de Paucituberculata (localidades de material revisado en paréntesis) y latitudes y longitudes máximas y mínimas en coordenadas geográficas decimales.

Especie	n	Latitud		Longitud	
		Min.	Max.	Min.	Max.
<i>C. barbarensis</i> comb. nov.	9 (7)	4,7416	6,4167	-76,2961	-75,8889
<i>C. sp. nov. 2 "belmira"</i>	6 (4)	6,3425	6,7739	-76,117	-75,4
<i>C. caniventer</i>	19 (14)	-6,1037	-2,8	-79,6371	-78,8482
<i>C. centralis</i> comb. nov.	43 (41)	1,8479	6,0206	-76,53	-75,2331
<i>C. condorensis</i>	4 (4)	-3,9126	-3,0061	-78,5008	-78,3608
<i>C. convelatus</i>	10 (8)	-0,467	0,2167	-79,0039	-78,2
<i>C. sp. nov. 1 "frontino"</i>	1 (1)	6,4667	6,4667	-76,0667	-76,0667
<i>C. fuliginosus</i>	29 (24)	-2,8	0,05	-79,4333	-78,1167
<i>C. obscurus</i>	9 (7)	4,4667	4,9329	-74,356	-74,0055
<i>C. sp. nov. 3 "chingaza"</i>	12 (9)	4,5592	7,4574	-73,6928	-72,4304
<i>C. sangay</i>	4 (4)	-2,2302	-2,1995	-78,5185	-78,3666
<i>L. inca</i>	37 (10)	-14,8	-11,5597	-73,6411	-69,0333
<i>R. raphanurus</i>	41 (15)	-43,35	-39,9981	-74,1167	-71,8167

ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

Basado en el número de registros por especies y las capas climáticas usadas, 11 (84,6 %) especies contaron con registros suficientes para derivar sus áreas de distribuciones potenciales a partir de MNE, excluyendo solamente a *C. sp. nov. 1 "frontino"*, conocida por una sola localidad, y *C. condorensis*, conocida por cuatro localidades, pero dos de ellas ubicadas en un solo píxel, por lo tanto excluida de los criterios mínimos usados aquí para generar modelos a partir de los registros. Para *C. sangay* encontré que ninguno de los modelos, a pesar de tener métricas deseables, representaba de manera realista lo que se conoce de la especie, con una sobre predicción de áreas idóneas a lo largo de todos los Andes y partes bajas de la cara oriental de la Cordillera Oriental de Ecuador (ver abajo). Por lo tanto, para *C. sangay*, *C. condorensis* y *C. sp. nov. 1 "frontino"* las áreas de distribución potencial fueron derivadas a partir de los polígonos a como se describió en los métodos.

Ordenados de norte a sur y respecto a las localidades con coordenadas geográficas, *C. sp. nov. 2 "belmira"* (Figura 65) con 6 localidades, ocupa la porción norte de la Cordillera Central de Colombia, restringido en su mayoría a la meseta alta Antioqueña y una sola localidad conocida de la Cordillera Occidental, en los alrededores del PN Las Orquídeas. *Caenolestes sp. nov. 1 "frontino"* (Figura 65), con una única localidad conocida del extremo norte de la Cordillera Occidental de Colombia, en el Páramo de Frontino. *C. barbarensis* comb. nov. (Figura 65), con 9 localidades, ocupa la región norte de la Cordillera Occidental de Colombia desde el Páramo de Frontino, pero no de la misma localidad que *C. sp. nov. 1 "frontino"*, hasta el cañón del río Garrapatas. Es de notar que, para esta especie, existe una amplia zona sin registros que se ubica entre la localidad más al norte conocida y la siguiente hacia el sur (localidades 7 y 6; Apéndice II). *Caenolestes centralis* comb. nov. (Figura 65) con 43 localidades, es la especie de *Caenolestes* con más localidades conocidas, ocupa la mayoría de la Cordillera Central de Colombia desde el Páramo de Sonsón hasta el norte de la separación entre las cordilleras Central y Oriental, en el macizo Colombiano. *Caenolestes obscurus* (Figura 65) con 9 localidades, de los alrededores de Bogotá D.C, en y al occidente de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caenolestes sp. nov. 3 "chingaza"* (Figura 65) con 12 localidades, de la Cordillera Oriental de Colombia y extremo occidental de la Cordillera andina de Venezuela, con varias localidades conocidas en el PN Chingaza y hacia el norte, y una amplia zona sin localidades conocidas hacia el sur hasta el Páramo de Tamá.

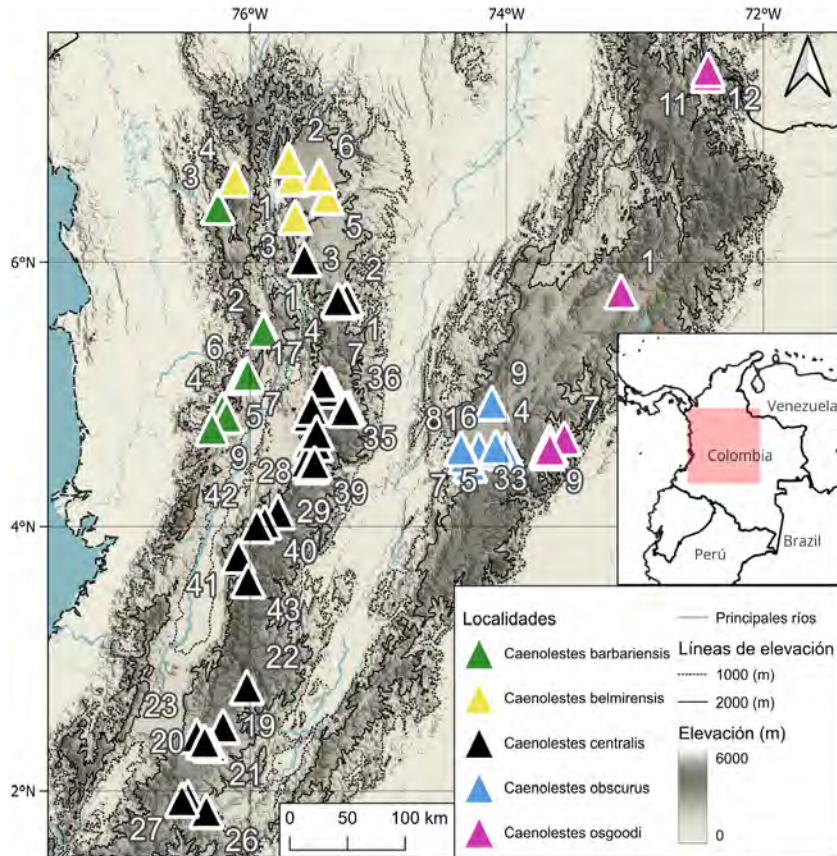


Figura 65. Localidades para algunas especies de *Caenolestes* en Colombia. Los números corresponden con las localidades listadas en Apéndice II.

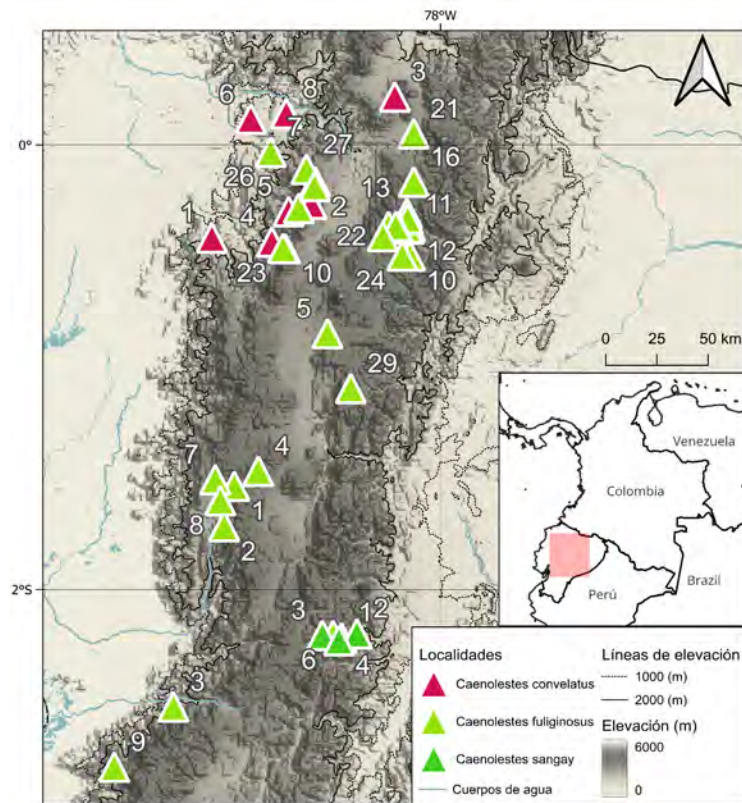


Figura 66. Localidades para las especies *Caenolestes convelatus*, *C. sangay* y *C. fuliginosus*. Los números corresponden con las localidades listadas en Apéndice II.

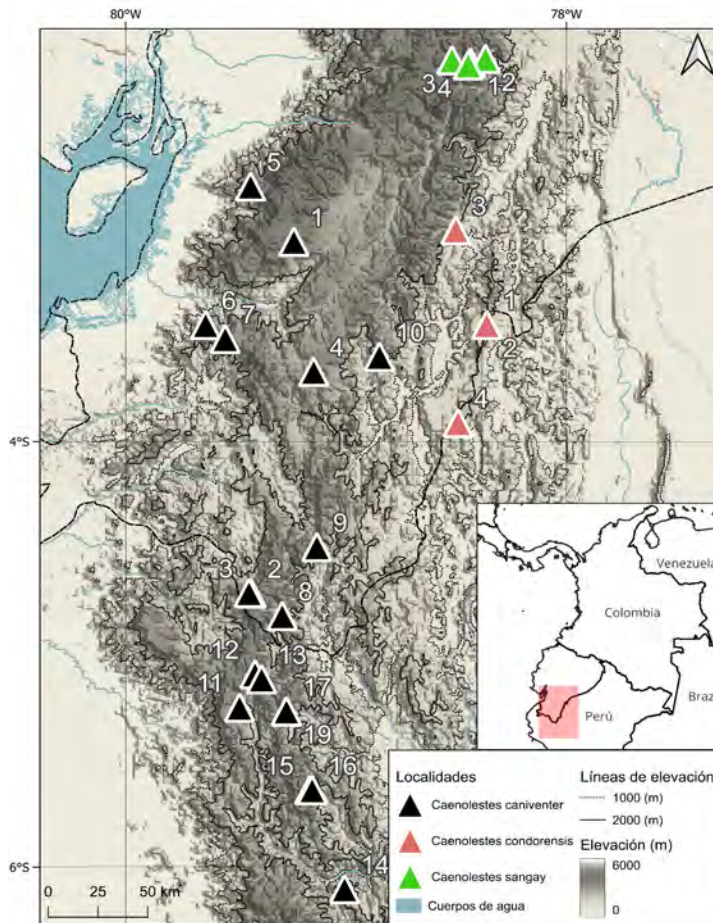


Figura 67. Localidades para las especies *Caenolestes caniventer*, *C. condorensis* y *C. sangay*. Los números corresponden con las localidades listadas en Apéndice II.

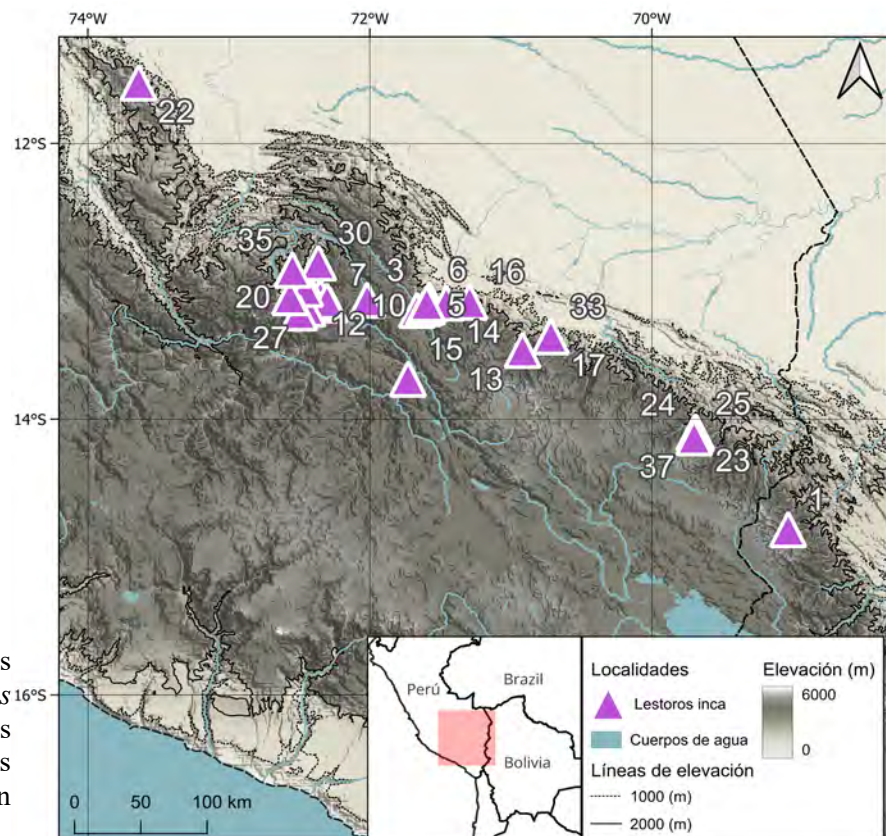


Figura 68. Localidades para la especie *Lestoros inca*. Los números corresponden con las localidades listadas en Apéndice II.

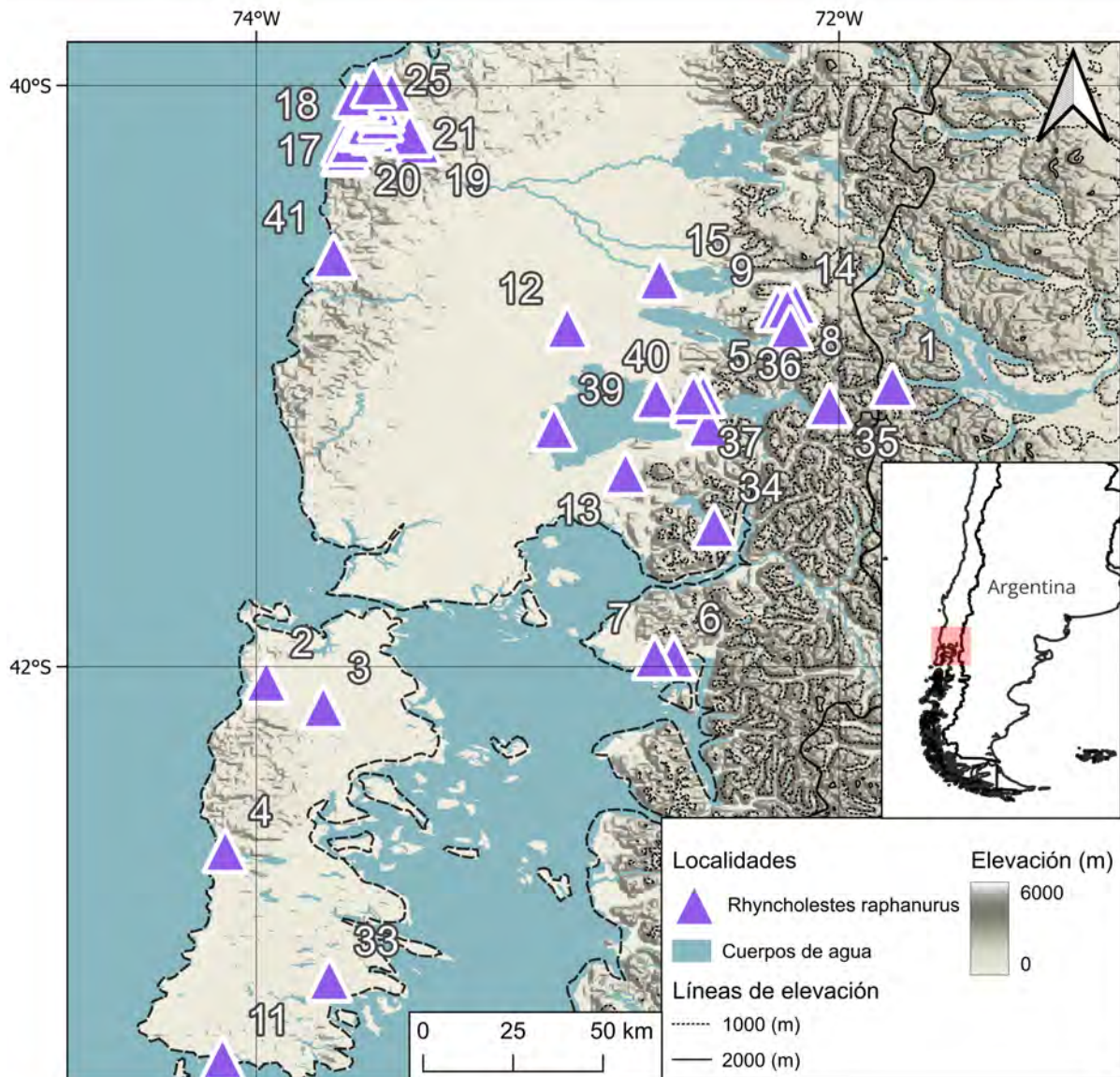


Figura 69. Localidades para la especie *Rhyncholestes raphanurus*. Los números corresponden con las localidades listadas en Apéndice II.

Caenolestes fuliginosus (Figura 66) con 29 localidades conocidas, es la segunda especie con mayor número de localidades para el género y se distribuye en la región central de los Andes ecuatorianos, tanto en la Cordillera Oriental como Occidental. *Caenolestes convelatus* (Figura 66) se conoce por 10 localidades, todas de la región de Pichincha y Cotopaxi de Ecuador, en la región occidental de la Cordillera Occidental de este país, y con al menos dos localidades (3 y 8) de elevaciones bajas. *Caenolestes sangay* (Figura 67) se conoce por 4 localidades muy cercanas entre sí, a lo ancho de la Cordillera Oriental de Ecuador, en el PN Sangay. *Caenolestes condorensis* (Figura 67), se conoce por 4 localidades, todas en la cara oriental de la Cordillera Oriental de Ecuador y cerca al límite entre este país y Perú. Finalmente, dentro del género *Caenolestes* a la especie más austral, *C. caniventer* (Figura 67), se la conoce por 19 localidades distribuidas ampliamente desde la Cordillera de Chilla en Ecuador hasta el sur de la depresión de Huancabamba en Perú.

Respecto a los otros taxa, a *L. inca* (Figura 68) se le conoce por 37 localidades, todas ubicadas en la Cordillera Oriental del Perú y una única localidad de Bolivia, al norte del altiplano Andino y con dos localidades separadas hacia el norte de los demás registros en la Cordillera de Vilcabamba. A *R. raphanurus* (Figura 69) se conoce por 41 localidades, siendo la especie más austral de los representantes vivos del orden y restringida a la ecorregión Bosque Templado Valdiviano de Chile y una única localidad en Argentina (localidad 21).

MODELADO DE NICHO

El análisis de colinealidad para las variables predictoras resultó en un total de 7 variables bioclimáticas con baja correlación estadística (Figura 70): temperatura anual promedio (Bio1), rango de temperatura diurna (Bio2), temperatura mínima del mes más frío (Bio5), rango de temperatura anual (Bio7), precipitación del mes más húmedo (Bio13), estacionalidad de la precipitación (Bio15) y precipitación del mes más seco (Bio17). Esto sumado a las dos capas topográficas de elevación y pendiente, suman un total de 9 variables para el modelado de nicho y los diferentes escenarios.

Un total de 2294 modelos fueron ajustados para los cuatro escenarios de variables y capa de sesgo aquí usados. Por especie, se ajustaron entre 90 (*C. sangay*) y 241 (*C. caniventer*) modelos distintos, dependiendo del número de registros (i.e., algunas combinaciones de ajuste de fc y rm para especies con pocos registros resulta en modelos nulos, descartados). Tras el filtrado mediante los criterios listados en métodos, 143 modelos fueron preseleccionados y revisados visual y cualitativamente para elegir un mejor modelo por especie. Los modelos seleccionados (Tabla 15) fueron en su mayoría sin capa de sesgo y usando el total de variables, con *C. obscurus* siendo la única especie en la que el modelo con capa de sesgo fue seleccionado. De las 10 especies con modelos, 6 (60%) incluyeron solo variables bioclimáticas y el resto incluyó todas las variables. En promedio, los modelos tuvieron una capacidad alta de discriminar verdaderas presencias, tanto en el set de entrenamiento como en el de prueba (AUCe = 0,937; AUCp = 0,923, respectivamente), con valores máximos para ambos AUC en tres especies (*C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. sp. nov. 3 "chingaza"* y *R. raphanurus*). La proporción de omisión de presencias para el umbral del valor mínimo de entrenamiento fue relativamente bajo en promedio (orMTP = 10%), siendo el máximo de omisión 20% (*C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. obscurus*) y el mínimo 3% (*C. fuliginosus*).

En cuanto a la contribución de las variables en los modelos finales por especie (Tabla 16), encontré diferencias entre los taxa, tanto a nivel de género como entre especies. Cinco especies de *Caenolestes* presentaron variables relacionadas con la temperatura como la más importante para los MNE: *C. barbarendis* comb. nov., *C. caniventer*, *C. centralis* comb. nov., *C. convelatus* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"*. La especie *C. obscurus* fue la única dentro de este género con una variable relacionada a la precipitación con la mayor contribución al modelo. Por otro lado, *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. fuliginosus* presentaron gran importancia de la variable topográfica elevación (Elev) pero no la pendiente (Topo). Para *L. inca*, la variable más importante fue relacionada con la temperatura (Bio1). Finalmente, para *R. raphanurus*, la variable más importante fue relacionada con la precipitación

(Bio13).

Tabla 15. Modelos MaxEnt de nicho ecológico seleccionados para especies de Paucituberculata vivientes y métricas de evaluación. Abreviaturas: ns, no sesgo; cs, con sesgo; tv, todas las variables; sb, solo variables bioclimáticas; ncoef, número de coeficientes estimados para ajustar el modelo. Para otras abreviaturas ver Ajuste y evaluación de los modelos.

Especie	Escenario	fc	rmAUC	eAUC	porMTP	AICc	ncoef
<i>Caenolestes barbarensis</i> comb. nov.	ns/tv	H	1,50	0,97	0,95	0,10	145,195
<i>Caenolestes</i> sp. nov. 2 "belmira"	ns/tv	H	2,50	0,98	0,96	0,20	107,603
<i>Caenolestes caniventer</i>	ns/sb	Q	0,10	0,91	0,90	0,10	290,697
<i>Caenolestes centralis</i> comb. nov.	ns/tv	LQ	0,30	0,96	0,95	0,10	548,6310
<i>Caenolestes convelatus</i>	ns/sb	LH	2,50	0,88	0,84	0,10	178,833
<i>Caenolestes fuliginosus</i>	ns/tv	LQH3	0,96	0,96	0,95	0,03	403,546
<i>Caenolestes obscurus</i>	cs/sb	Q	3	0,75	0,75	0,2	166,022
<i>Caenolestes</i> sp. nov. 3 "chingaza"	ns/sb	LQ	0,90	0,98	0,97	0,1	144,024
<i>Lestoros inca</i>	ns/sb	LQ	0,30	0,95	0,94	0,09	479,2411
<i>Rhyncholestes raphanurus</i>	ns/sb	LQ	0,30	0,98	0,97	0,05	525,6912

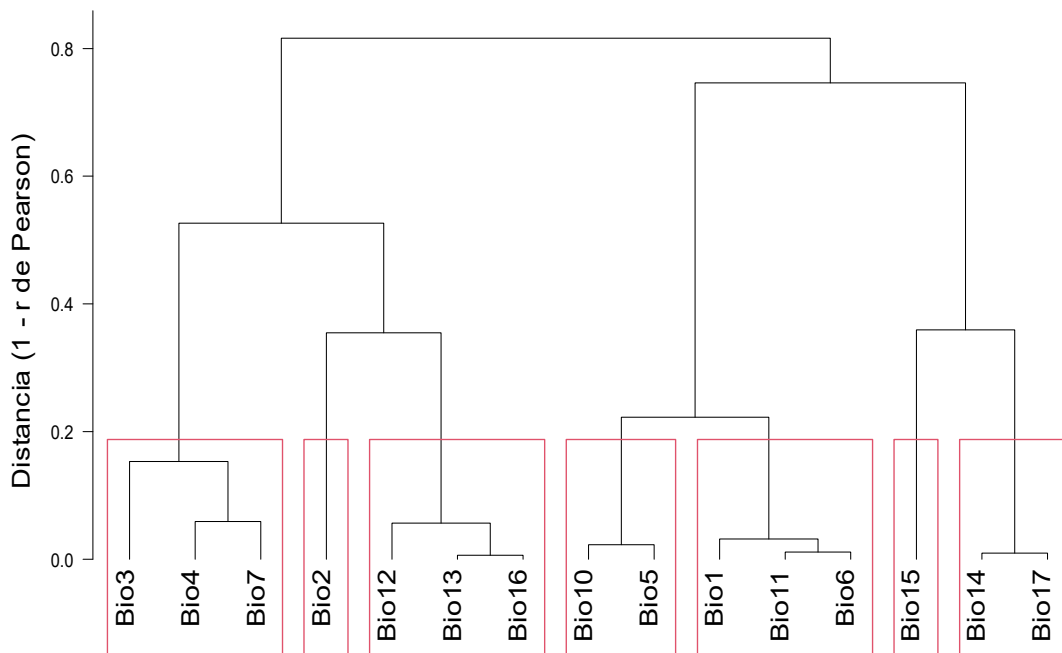


Figura 70. Grupo de variables bioclimáticas agrupadas por un valor de referencia de 0.8 para el estadístico r de correlación de Pearson. Ver texto para detalles.

En cuanto a la importancia en la permutación (i.e., variables que aportan más cantidad de información única), también existieron diferencias entre los géneros y las especies, como también diferencias respecto a la importancia de contribución de cada variable dentro de las especies (Tabla 16). Cuatro especies presentaron mayor valor de permutación para variables de temperatura en *Caenolestes*: *C. caniventer*, *C. centralis* comb. nov., *C. fuliginosus* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"*. De estas, *C. centralis* comb. nov. y *C. fuliginosus* presentan diferencias respecto a la variable de mayor contribución. Dos especies de *Caenolestes* presentan mayor importancia de permutación para

variables de precipitación: *C. convelatus* y *C. obscurus*. De estas, *C. convelatus* difiere en cuanto a la variable de mayor contribución. Dos especies de *Caenolestes* presentan mayor importancia de permutación para variables topográficas: *C. barbarendis* comb. nov. y *C. sp. nov. 2 "belmira"*. De estas, la primera difiere en cuanto a la variable de mayor contribución. Para *L. inca*, la variable de mayor importancia de permutación fue relacionada con la temperatura (Bio7). Finalmente, para *R. raphanurus*, la variable de mayor importancia de permutación fue relacionada con la temperatura, difiriendo de la variable de mayor contribución.

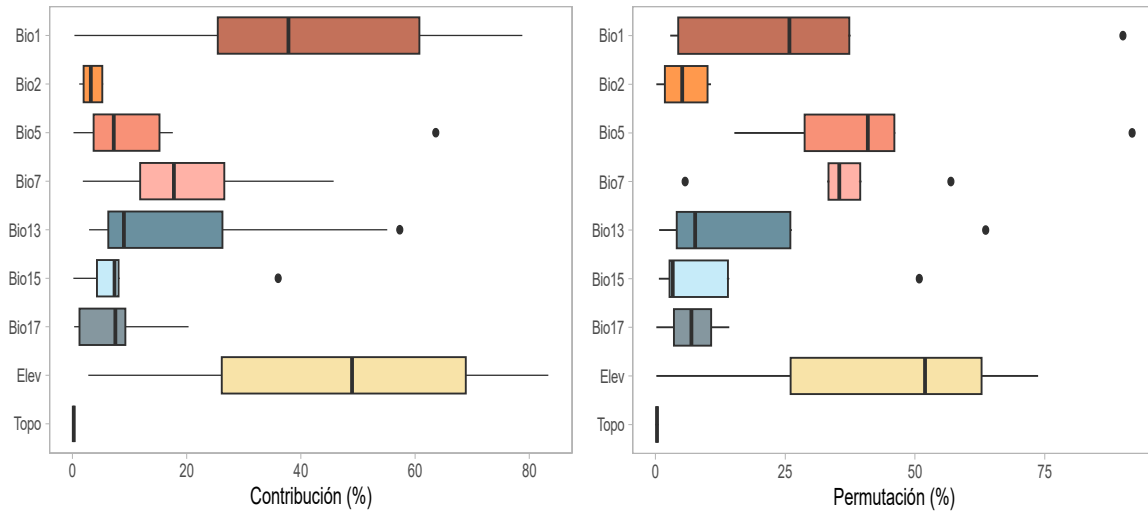


Figura 71. Gráfico de cajas de la variación en la importancia de contribución (izquierda) y permutación (derecha) de las variables predictoras en modelos de nicho ecológico de MaxEnt para especies vivientes de Paucituberculata. En tonos cálidos variables relacionadas con temperatura (Bio1-7), en tonos fríos con precipitación (Bio13-17) y las demás son topográficas. Ver texto para definición de variables.

En promedio, las variables con mayores porcentajes de contribución para todos los modelos fueron Bio1 y Elev (Figura 71), aunque con grandes variaciones en sus importancias mínimas y máximas. Además, las variables de temperatura Bio5 y Bio7 junto con la variable de precipitación Bio13 fueron las que le siguen en importancia promedio en todos los modelos. La variable de temperatura Bio2 y de precipitación Bio15 y Bio17 fueron las que, en promedio y para ambas métricas, tuvieron menor importancia dentro de las bioclimáticas, con Topo como la de menor importancia en general para todos los casos. Las tres variables que mayor información única aportan a la mayoría de los modelos fueron Elev, Bio5 y Bio7.

Mediante el umbral utilizado de *maxSSS* se lograron distribuciones potenciales que omitieron poco o nada de las presencias usadas para entrenar el modelo (Tabla 17). Esto, asociado a las métricas analizadas más arriba y la exploración visual de los mismos, sugiere que los modelos se ajustan adecuadamente a las observaciones de las diferentes especies y sus distribuciones. Incluso, especies con valores de umbral altos (*C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. convelatus*) la omisión fue nula, con una única especie presentando omisiones en la predicción (*C. fuliginosus*).

Tabla 16. Porcentaje de contribución (C) y permutación (P) para las variables ambientales en el ajuste de los modelos finales para especies de Paucituberculata vivientes. Abreviaturas: *barb*, *Caenolestes barbarensis* comb. nov.; *belm*, *C. sp. nov. 2 "belmira"*; *cani*, *C. caniveter*; *cent*, *C. centralis* comb. nov.; *conv*, *C. convelatus*; *fuli*, *C. fuliginosus*; *obsc*, *C. obscurus*; *osgo*, *C. sp. nov. 3 "chingaza"*; *inca*, *Lestoros inca*; *raph*, *Rhyncholestes raphanurus*. Valores en negrita señalan para cada caso (C y P) y especie la variable con mayor importancia. Ver texto para definición de variables.

Variable	<i>barb</i>	<i>belm</i>	<i>cani</i>	<i>cent</i>	<i>conv</i>	<i>fuli</i>	<i>obsc</i>	<i>osgo</i>	<i>inca</i>	<i>raph</i>	
C	Bio1	0	0	37,82	61,3	0	15,46	35,45	78,78	60,2	0,34
	Bio2	0	0	3,2	1,95	0	5,23	0	1,19	5,39	
	Bio5	0	0	12,93	0,18	63,63	3,58	7,22	0	17,56	3,82
	Bio7	45,74	0	28,94	16,02	0	0	0	1,82	10,46	19,5
	Bio13	0	16,65	7,34	3,03	0	8,62	57,32	9,4	2,91	55,12
	Bio15	0	0	0,15	5,75	36,02	2,82	0	7,87	7,36	8,28
	Bio17	20,33	0	9,58	8,96	0,33	0	0	2,12	0,29	7,52
	Elev	33,92	83,34	-	2,77	-	64,03	-	-	-	-
	Topo	0	0	-	0	-	0,21	-	-	-	-
	P	Bio1	0	0	37,33	2,83	0	0	0	90,07	25,82
Bio2		0	0	10,04	1,8	0	5,15	0	0	0,17	10,71
Bio5		0	0	15,2	46,19	45,44	91,83	36,38	0	0	26,16
Bio7		35,46	0	33,34	5,71	0	0	0	0	56,91	39,42
Bio13		0	26,27	0,69	25,73	0	0	63,61	2,98	7,63	5,18
Bio15		0	0	0	3,31	50,81	2,72	0	0	0,65	13,97
Bio17		12,65	0	3,37	14,23	3,74	0	0	6,93	8,78	0,17
Elev		51,9	73,72	-	0,17	-	0	-	-	-	-
Topo		0	0	-	0	-	0,29	-	-	-	-

Tabla 17. Valores de umbral *maxSSS* y omisión de presencias asociada a este umbral para los modelos de MaxEnt de las especies vivientes de Paucituberculata.

Especie	Umbral <i>maxSSS</i>	Proporción de omisión
<i>C. barbarensis</i> comb. nov.	0,2506	0
<i>C. sp. nov. 2 "belmira"</i>	0,8765	0
<i>C. caniventer</i>	0,3085	0
<i>C. centralis</i> comb. nov.	0,1845	0
<i>C. convelatus</i>	0,6577	0
<i>C. fuliginosus</i>	0,2361	0,069
<i>C. obscurus</i>	0,5744	0
<i>C. sp. nov. 3 "chingaza"</i>	0,2991	0
<i>L. inca</i>	0,1499	0
<i>R. raphanurus</i>	0,0512	0

A continuación describo los modelos por especies en orden de norte a sur, identificando para cada una las barreras geográficas usadas para cortar las distribuciones potenciales y generar el polígono final. Para todas las especies, la escala de color para la idoneidad de hábitat predicha es igual, con colores fríos representando idoneidad baja, colores verdes y amarillos idoneidad intermedia y colores cálidos representando idoneidad alta.

Para *C. sp. nov. 2 "belmira"* (Figura 72), el modelo presentó altos valores de idoneidad a lo largo de las tres cordilleras andinas de Colombia y una pequeña parte en la Cordillera Occidental de Ecuador. Comparado con otras especies (e.g., *C. centralis* comb. nov., *C. sp. nov. 3 "chingaza"*, *C. fuliginosus*), valores de idoneidad intermedia se predicen a elevaciones medias de la cordillera. El

corte del modelo a nivel del umbral *maxSSSS* delimita el modelo a elevaciones altas, principalmente de la Cordillera Central y norte de la Cordillera Occidental (Figura 72b), eliminando zonas bajas como el valle del río Cauca y valle del río Medellín (Figura 72c). Para esta especie, al sur y en la Cordillera Central usé el río Medellín para delimitar su distribución potencial, considerando que *C. centralis* comb. nov. ocupa esta cordillera al sur de este río y que, basado en el material revisado, no hay evidencia de que ocurran simpátricas. Al occidente, debido a que una localidad para esta especie es conocida (localidad 4), el modelo no fue limitado; sin embargo, al sur de esta cordillera, aproximadamente a los 4° norte, usé el cañón del río Garrapatas para delimitar la distribución potencial de la especie, ya que el modelo predice una baja idoneidad de hábitat y el umbral *maxSSS* conserva solamente páramos de esta cordillera al sur de 3° norte, donde los pocos registros de *Caenolestes* han sido identificados como *C. centralis* comb. nov. (antes *C. f. centralis*) (Brown, 2004; Bublitz, 1987). Esto resultó en un área de distribución potencial de 7.016 km², concentrada en el norte de las cordilleras Central y Occidental de Colombia.

Para *C. barbarensis* comb. nov. (Figura 73), el modelo presentó altos valores de idoneidad restringidos al norte de la Cordillera Occidental y en algunos páramos del norte de la Cordillera Central, al sur del río Medellín, excluyendo la meseta alta de Antioquia de donde se conoce *C. sp. nov. 2 "belmira"*. Comparado a *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. obscurus* y *C. convelatus*, esta especie presenta valores cercanos o de cero para elevaciones bajas. El corte del modelo a nivel del umbral *maxSSS* delimitó el modelo a elevaciones medias y altas de las cordilleras Occidental y Central, excluyendo la meseta alta de Antioquia al norte, pero incluyendo como idóneas numerosas áreas a lo largo de estas cordilleras (Figura 73b). Para esta especie, usé el río del Cauca al occidente y el río Dagua al sur para delimitar la distribución potencial, considerando que, de manera similar a *C. sp. nov. 2 "belmira"*, su distribución en la Cordillera Central no está soportada por los abundantes registros de *C. centralis* comb. nov. y que los pocos individuos al sur de la Cordillera Occidental han sido asignados previamente a *C. centralis* comb. nov. (op. cit.). Esto resultó en un área de distribución potencial de 8.703 km², concentrada en el norte de la Cordillera Occidental de Colombia.

Para *C. centralis* comb. nov. (Figura 74), el modelo presentó altos valores en zonas medias y altas de la Cordillera Central y zonas altas de la Cordillera Occidental de Colombia. En la Cordillera Oriental, extremo norte de la Central (meseta alta de Antioquia) y al sur en Ecuador, el modelo presentó baja idoneidad de hábitat, y en toda la zona de modelado el mínimo de idoneidad se dió en zonas bajas (Figura 74a). El corte del modelo al umbral *maxSSS* delimitó el mismo a elevaciones medias y altas, principalmente de la Cordillera Central y pequeñas zonas de las cordilleras Occidental y Oriental (Figura 74b). Para esta especie, usé el río Medellín al norte para delimitar la distribución potencial considerando lo mencionado para *C. sp. nov. 2 "belmira"*; al occidente usé el valle del río Cauca para restringir su distribución, al sur usé el último polígono grande de distribución potencial, al suroccidente del Macizo Colombiano; y al oriente utilicé el valle del Magdalena para delimitar su distribución potencial (Figura 74c). En este caso, excluí los registros de la Cordillera Occidental que

fueron previamente asignados a esta especie, ya que el material disponible es limitado y su separación geográfica, en el contexto de las distribuciones aquí encontradas, sugieren que es poco probable que estos individuos pertenezcan a esta especie. Sin embargo, es de notar que estos especímenes presentan mayor similitud a *C. centralis* comb. nov. que a *C. barbarensis* comb. nov., especie más cercana geográficamente (Bublitz, 1987; ver arriba). Esto resultó en un área de distribución potencial de 26.058 km², en la Cordillera Central de Colombia, pero es de notar que al sur su distribución coincide con el límite entre Colombia y Ecuador.

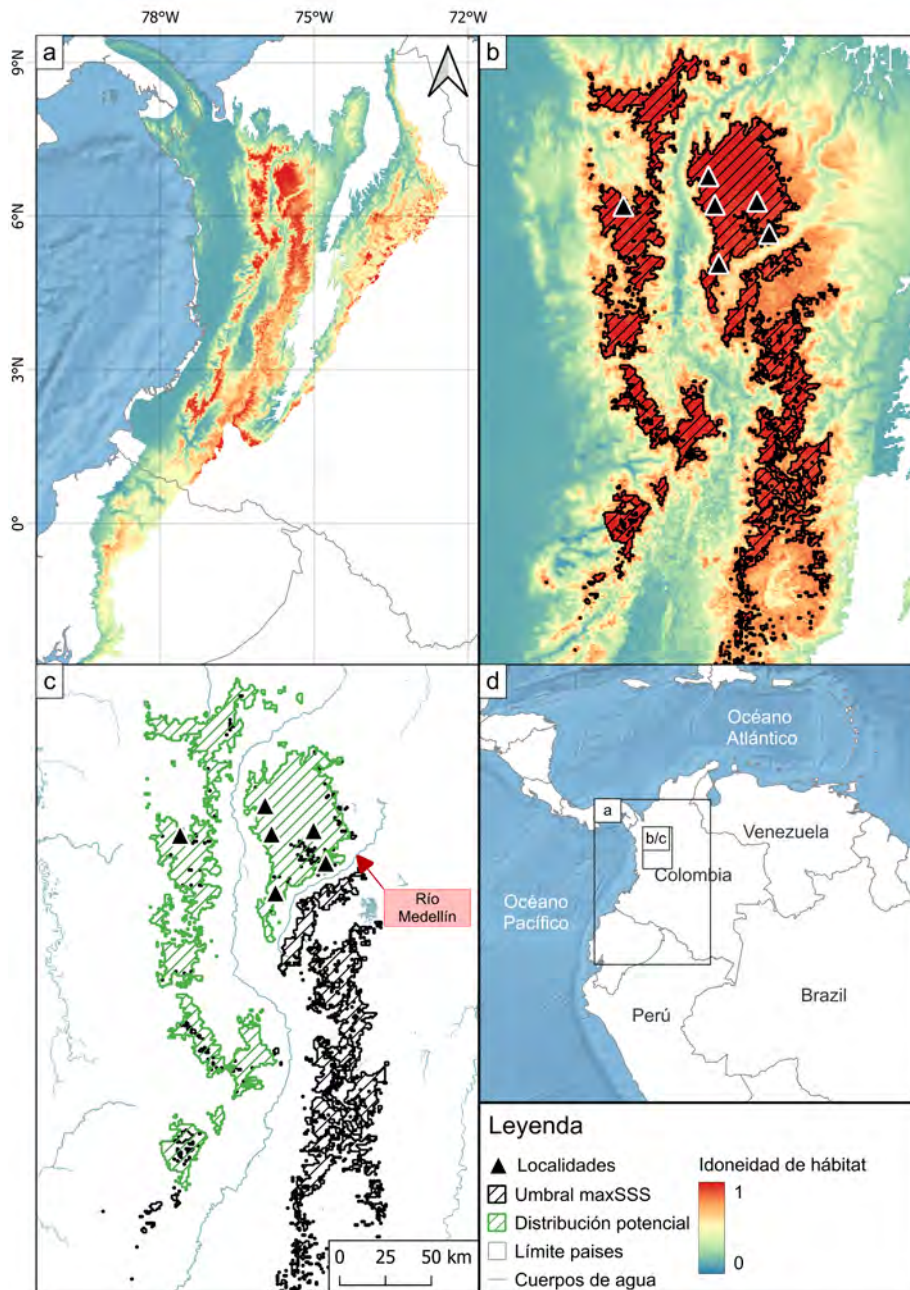


Figura 72. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira", mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

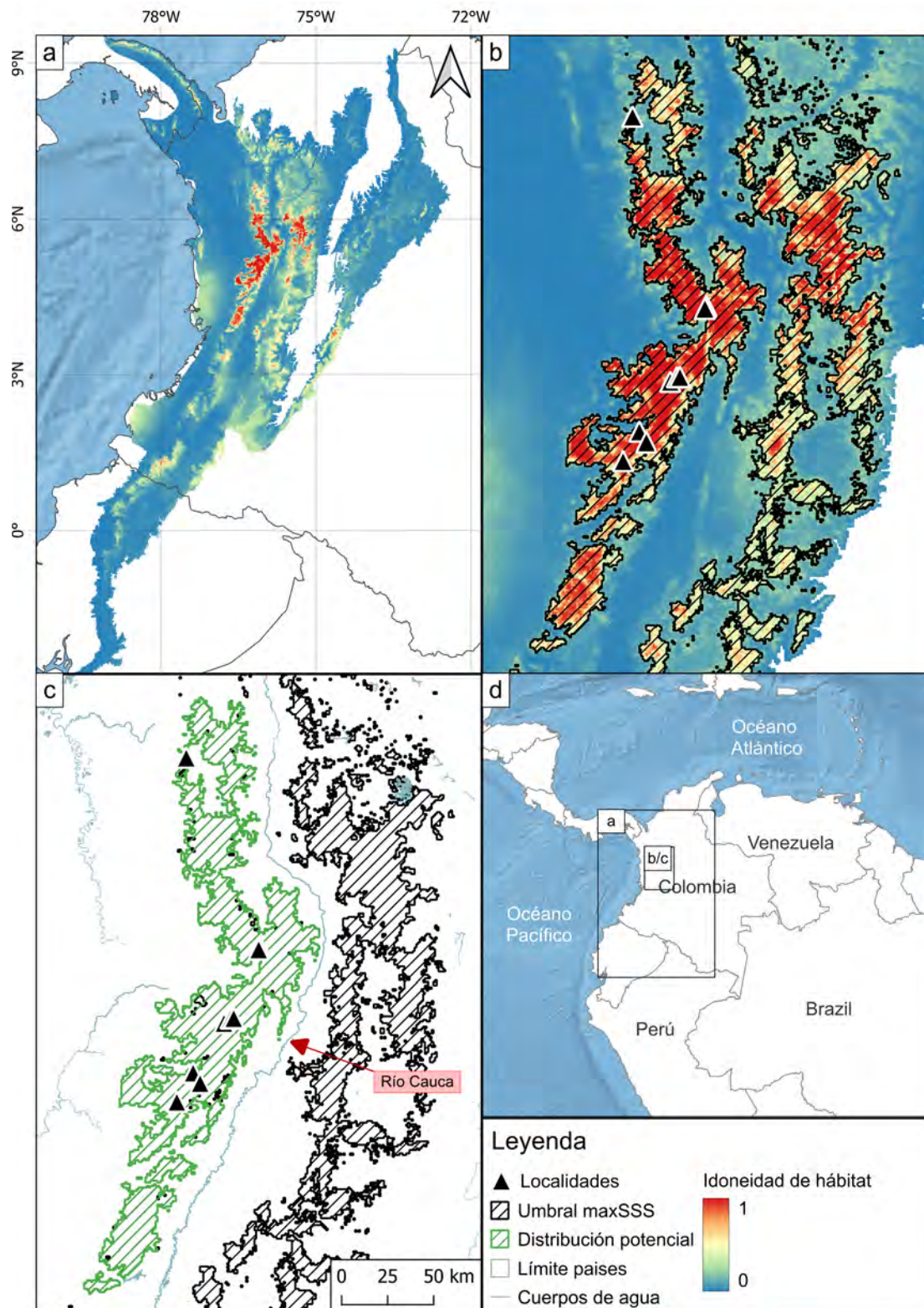
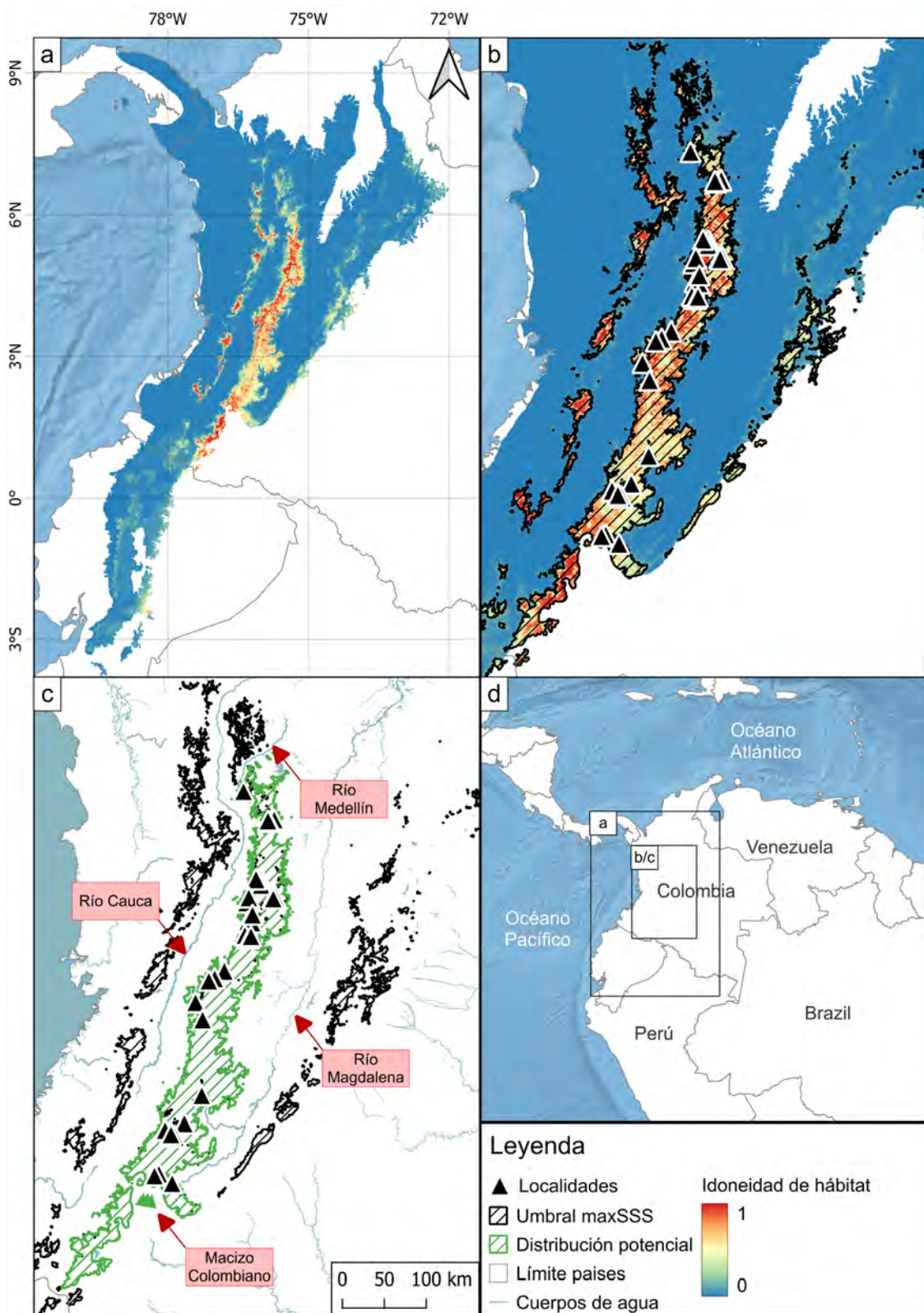


Figura 73. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes barbarensis* comb. nov., mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).



Para *C. obscurus* (Figura 75), el modelo presentó altos valores a lo largo de toda la Cordillera Oriental y parte de la cara oriental del sur de la Cordillera Central de Colombia, especialmente en zonas altas, pero incluyendo zonas de alturas medias. Similar a *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. convelatus*, esta especie presentó valores no mínimos para algunas zonas bajas del área de modelado, con valores mínimos solo al occidente de la Serranía de San Lucas y la región de los Llanos de Colombia y Venezuela (Figura 75a). El corte del modelo a nivel del umbral *maxSSS* delimitó el modelo a las zonas medias y altas de la Cordillera Oriental y Central de Colombia (Figura 75b) y parte de la Serranía de Perijá, al norte de Colombia y Venezuela. Sin embargo, esta zona está separada del polígono principal por un amplio valle con baja idoneidad predicha. Para esta especie, al suroccidente utilicé la cuenca alta del río Magdalena o Alto Magdalena para delimitar su distribución potencial; al norte, usé el valle de baja idoneidad que separa la Serranía de Perijá del polígono principal (Figura 75c). Es de notar que en la zona del Paso Las Cruces, barrera geográfica conocida para algunas especies (ver discusión), al sur de la Cordillera Oriental (Figura 75c), un adelgazamiento fuerte ocurre en la predicción de idoneidad de esta especie; sin embargo, debido a que la idoneidad modelada para esta especie fue tan constante en las zonas de conexión, mantuve esta zona del polígono. Esto resultó en un área de distribución potencial de 49.461 km², a lo largo de toda la Cordillera Oriental de Colombia y extremo Occidental de Venezuela, solo excluyendo una franja pequeña en la cara alta de esta cordillera.

Para *C. sp. nov. 3 "chingaza"* (Figura 76), el modelo presentó altos valores en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental de Colombia y extremo occidental de la cordillera andina de Venezuela. A diferencia de *C. obscurus*, especie cercana geográficamente, el modelo predijo valores mínimos para zonas de elevación media y bajas, incluso al sur del Paso Las Cruces (Figura 76b-c). El corte del modelo al umbral *maxSSS* delimitó el mismo principalmente a la Cordillera Oriental de Colombia, con una zona sin predicción al sur, entre Paso Las Cruces y la Cordillera Central, junto con algunos pequeños fragmentos en esta cordillera (Figura 76b). Para esta especie, limité el modelo tomando como referencia el Paso Las Cruces; al norte, similar a *C. obscurus*, usé el valle entre la Cordillera Oriental y la Serranía de Perijá para delimitar la distribución potencial (Figura 76c). Esto resultó en un área de distribución potencial de 46.156 km², restringida a la Cordillera Oriental de Colombia desde el Paso Las Cruces hasta el extremo norte de la misma cordillera, incluyendo las zonas al occidente de la depresión de Táchira, en Venezuela.

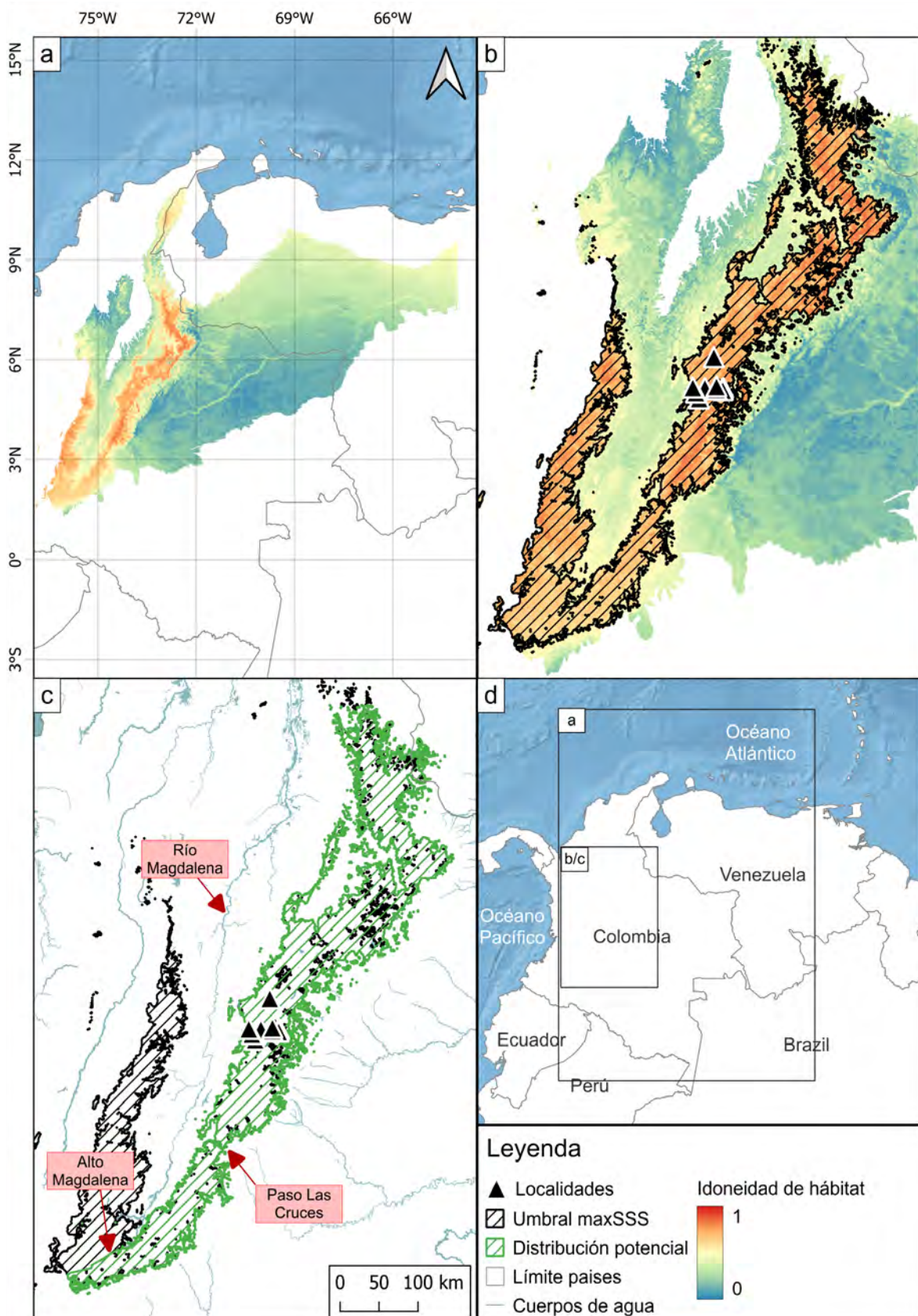


Figura 75. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes obscurus*, mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

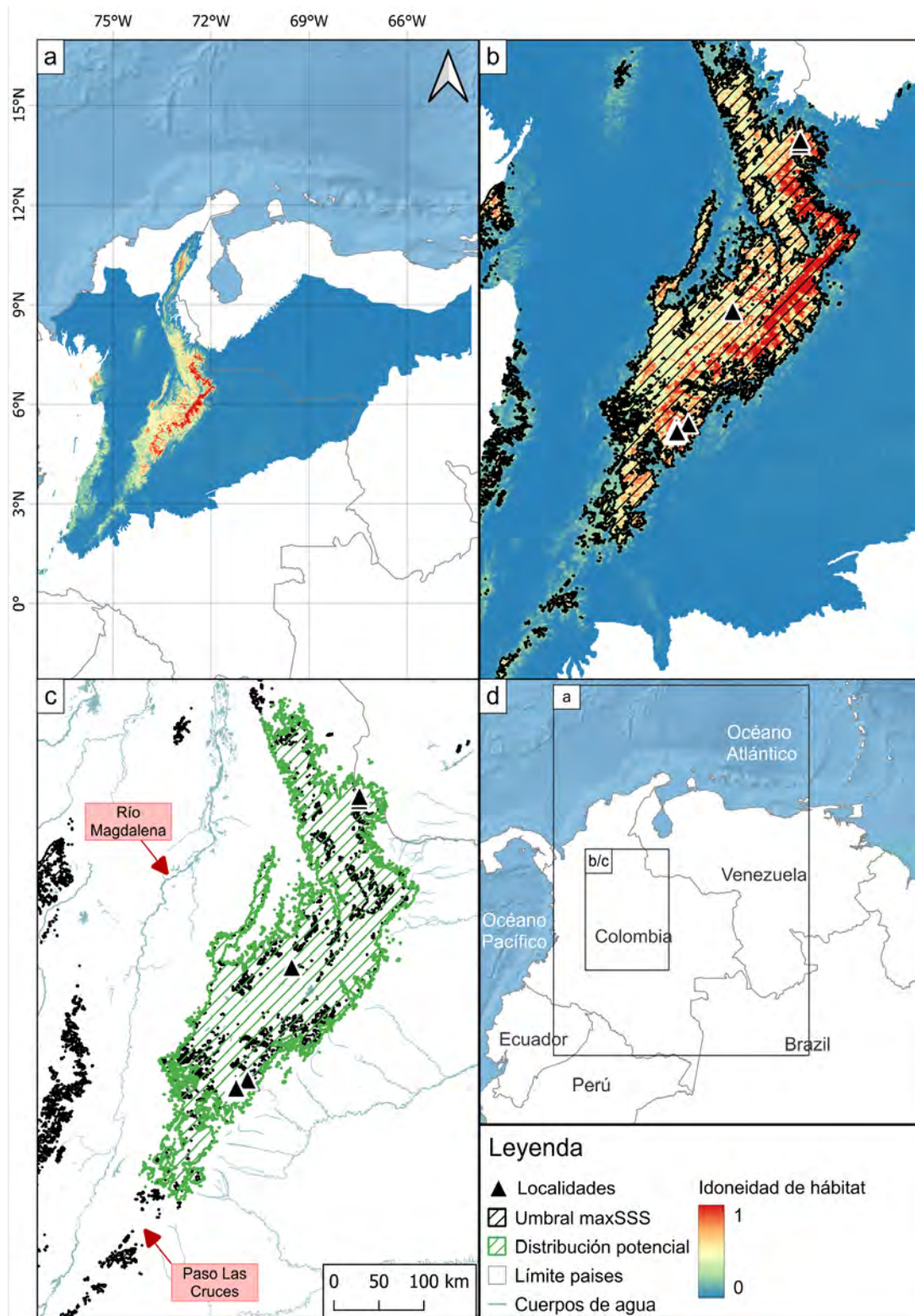
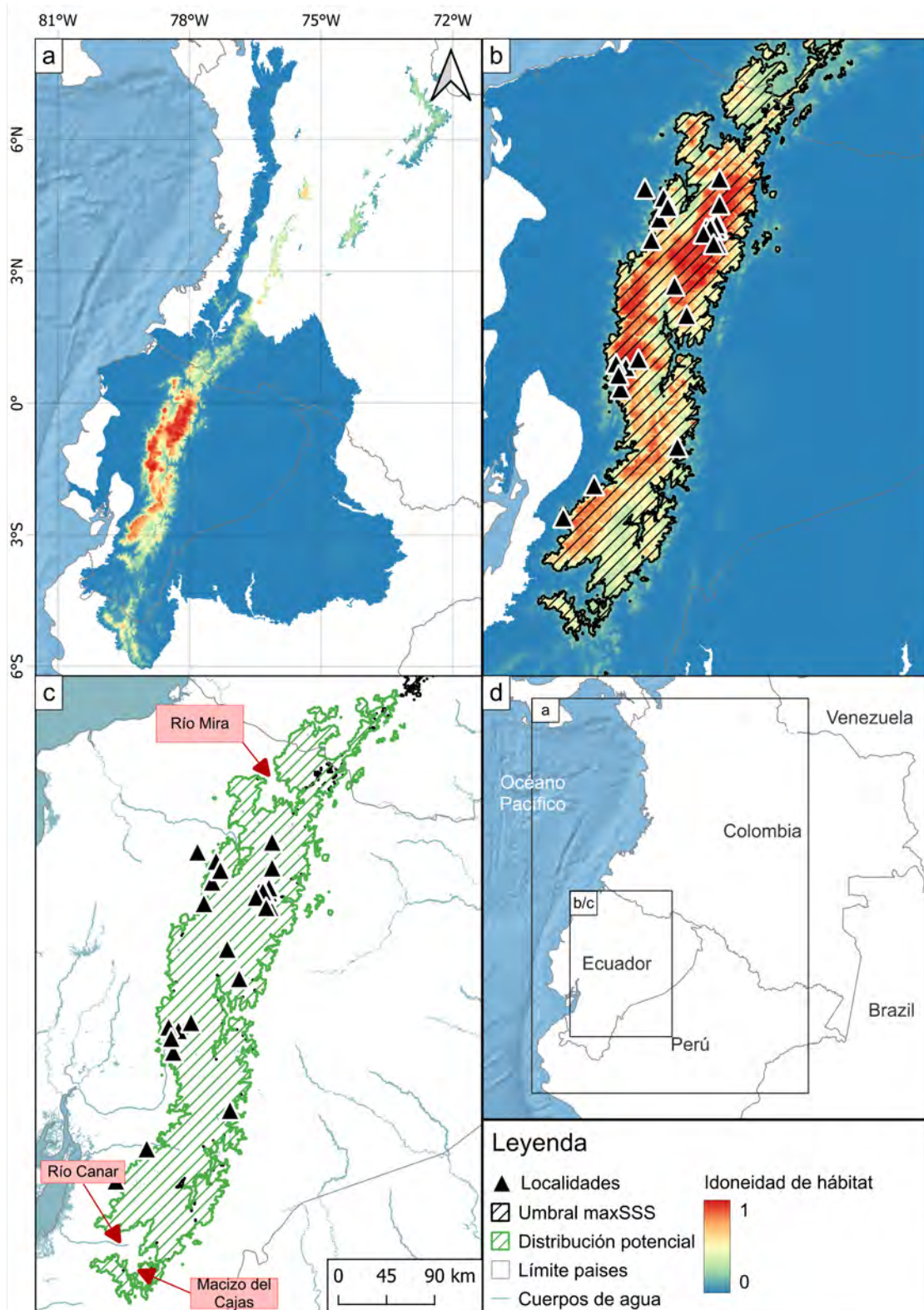


Figura 76. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes* sp. nov. 3 "chingaza", mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

Para *C. fuliginosus* (Figura 77), el modelo presentó altos valores en zonas altas del norte y centro de Ecuador, reduciendo en idoneidad hacia el sur a partir de la cuenca del río Canar y al norte a partir de la cuenca del río Mira (Figura 77b-c). Para esta especie, valores mínimos se predicen en zonas bajas y una concentración notoria de zonas idóneas alrededor de los volcanes ecuatorianos Pichincha, Antisana, Iliniza, Cotopaxi, Chimborazo, Tungurahua y Sangay y, en menor medida, el Cayambe; valores medios a bajos en zonas de volcanes del norte como Chiles de Ecuador y el Cumbal y Galeras de Colombia (Figura 77b). El corte del modelo al umbral *maxSSS* delimitó el mismo a las zonas altas y medias de la cordillera andina, siendo el único *Caenolestes* para el que el modelo omite una ocurrencia (Tabla 17); al sur, el modelo alcanza el macizo de Cajas y al norte, al nivel del volcán Chiles, se angosta abruptamente la predicción del modelo dejando pequeños fragmentos aislados hacia el norte (Figura 77b). Para esta especie, usé el cajón del Cajas para delimitar la distribución potencial y al norte usé el angostamiento y división del polígono principal al norte del volcán Chiles (Figura 77c). Esto resultó en un área de distribución potencial de 38.223 km², contenida principalmente en zonas altas del Ecuador, desde el macizo de Cajas hasta el extremo sur de Colombia.

Para *C. convelatus* (Figura 78), el modelo presentó altos valores ampliamente distribuidos por el área de modelado, incluyendo zonas lejanas de la Cordillera Oriental y algunos páramos del norte de las cordilleras Central y Occidental de Colombia; en Ecuador, de donde se conoce esta especie, valores máximos se muestran en toda la zona media y alta de los Andes a lo largo del país, incluyendo la Cordillera Oriental Real, pero también valores medios en zonas bajas al occidente del país (Figura 78a-b). Al oriente, en el piedemonte amazónico al sur del país, las zonas bajas presentan valores mínimos. El corte del modelo al umbral *maxSSS* delimitó el mismo a zonas medias y altas a lo largo de toda la zona de modelado, con una franja ancha a lo largo de los Andes ecuatorianos, haciéndose más delgada hacia el norte y dejando solo polígonos aislados hacia estas latitudes (Figura 78b). Para esta especie y hacia el sur, usé como referencia el macizo de Cajas y el río Canar para delimitar la distribución potencial, zona donde el corte del polígono se reduce; al norte utilicé la división del polígono a la altura del río Mira, que coincide con un corredor de baja idoneidad del modelo; al oriente, utilicé la discontinuidad del modelo cortado por el umbral que separa la Cordillera de Sangay para restringir la distribución potencial de esta especie (Figura 78c). Esto resultó en un área de distribución potencial de 26.053 km², delimitado a los Andes de Ecuador, principalmente a la Cordillera Occidental.



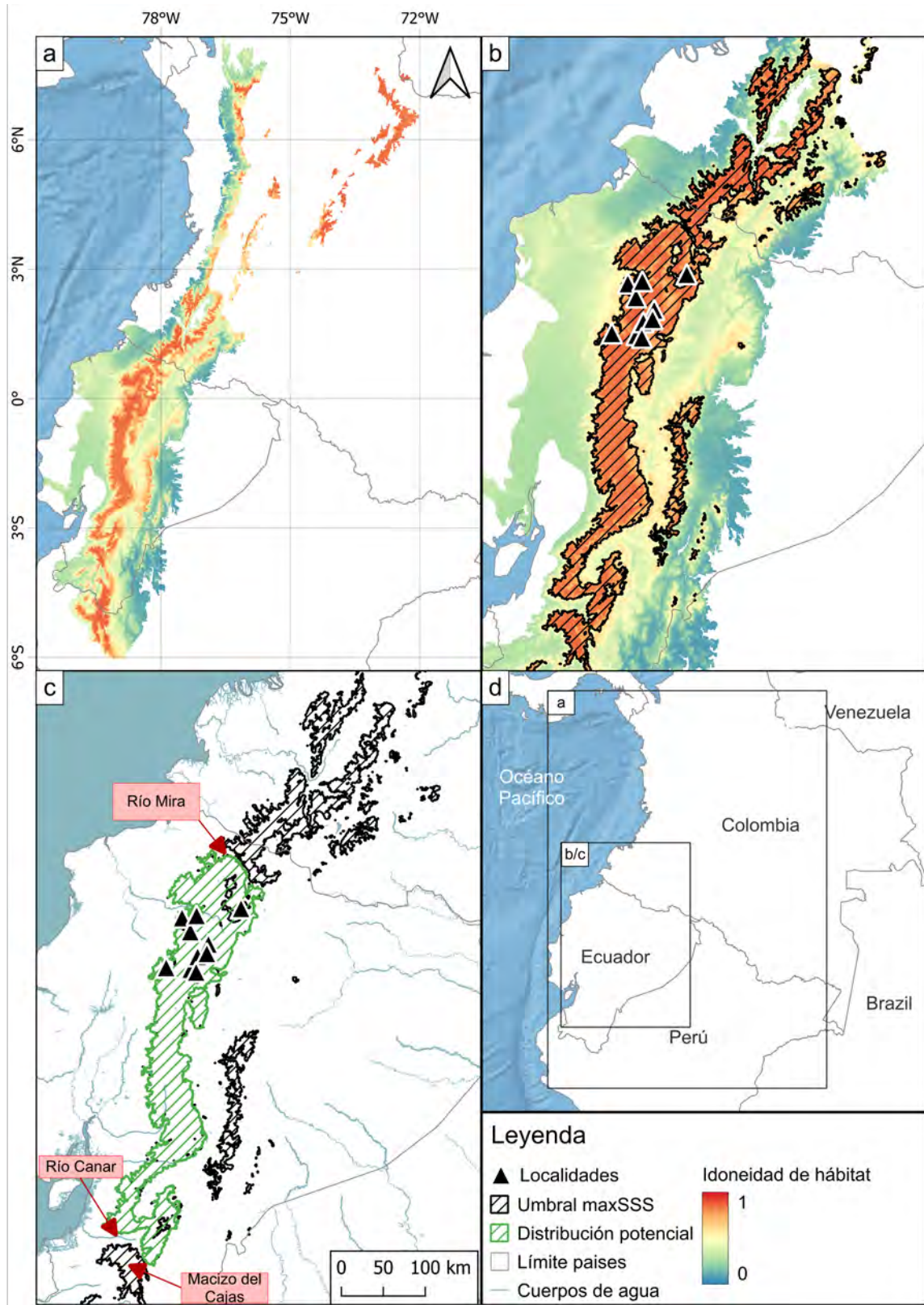


Figura 78. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes convelatus*, mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

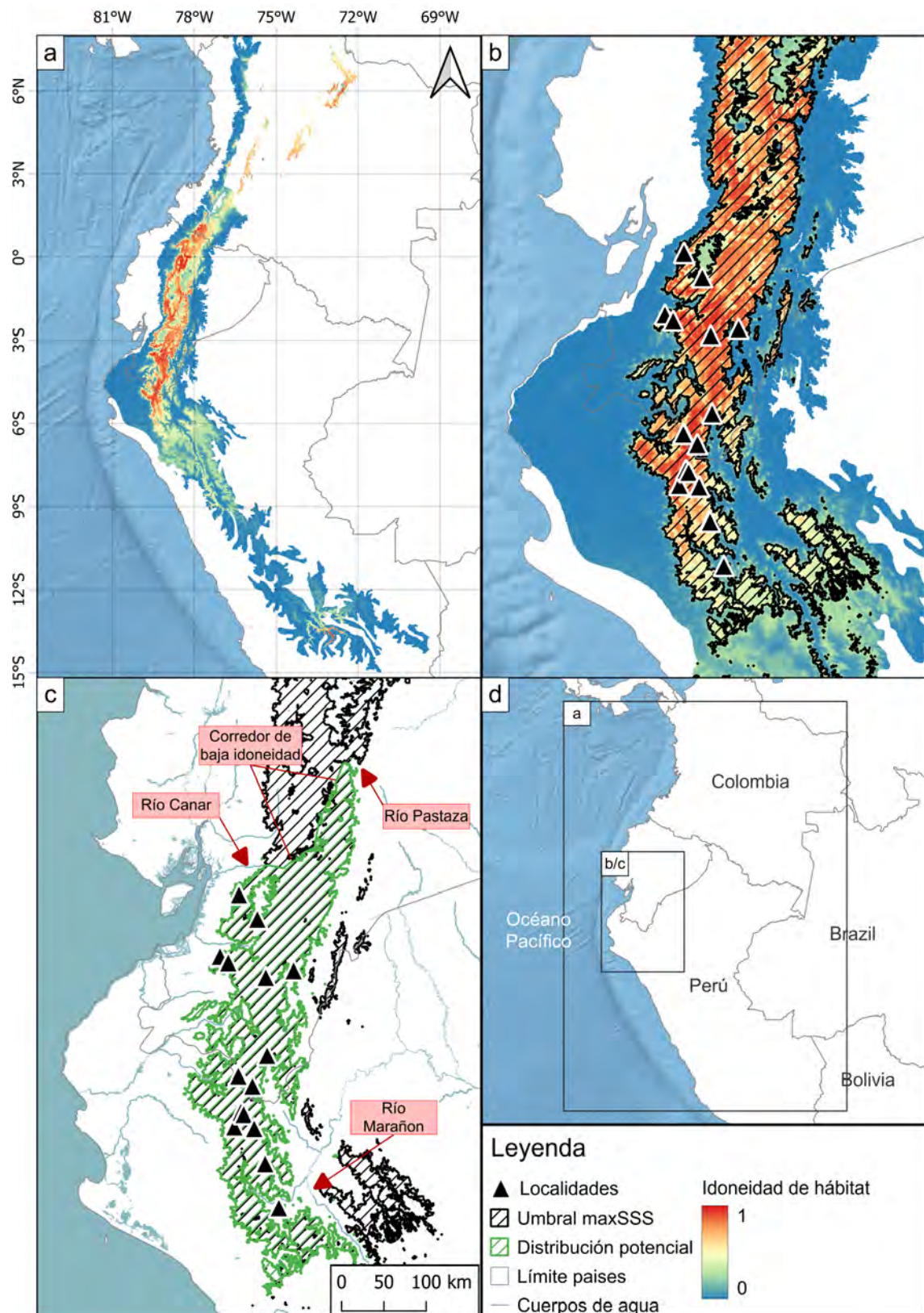


Figura 79. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Caenolestes caniventer*, mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

Para *C. caniventer* (Figura 79), el modelo presentó valores altos a lo largo de elevaciones medias y altas de los Andes del norte, desde el norte del Perú, pasando por Ecuador y hasta zonas aisladas al norte en la Cordillera Central y Oriental de Colombia. En Ecuador, sin embargo, las zonas altas de volcanes presentan valores medios a bajos, al igual que zonas bajas al oriente y occidente de los Andes. El corte del modelo con el umbral *maxSSS* delimitó la predicción a las zonas medias de los Andes del norte, entre Perú y norte de Ecuador, incluyendo las zonas aisladas en las cordilleras Central y Oriental con altos valores (Figura 79a-b). Bajo este umbral, las zonas más altas de volcanes se excluyen y un “corredor” de baja idoneidad casi separa el polígono desde el río Canar hasta el río Pastaza. Para esta especie, este corredor fue usado para delimitar al norte la distribución; al sur, el umbral limita el polígono a los bosques secos y norte de los páramos de los Andes Centrales, donde hay ocurrencias de la especie, por lo que usé el río Marañón al oriente de la depresión de Huancabamba para eliminar algunos polígonos, aunque de tamaño medio, alejados y separados geográficamente por este río (Figura 79c). Esto resultó en un área de distribución potencial de 40.943 km², concentrada principalmente al sur de Ecuador y norte del Perú, a elevaciones medias de los Andes Centrales y del norte.

Para *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. condorensis* (Figura 80), las distribuciones potenciales fueron directamente construidas aparte de un polígono α y una expansión de 50 km² en todo su ancho, resultando para *C. sp. nov. 1 "frontino"* en una distribución potencial de 7.661 km² al norte de la Cordillera Occidental de Colombia; para *C. condorensis* en una distribución potencial de 19.792 km² al suroriental de Ecuador y norte del Perú, en la Cordillera Oriental de Ecuador. Finalmente, *C. sangay* fue modelada pero los modelos fueron descartados en la evaluación visual y cualitativa (ver arriba), por lo que su distribución potencial fue derivada como las anteriores especies, resultando en una distribución potencial de 9.524 km² en la Cordillera Oriental de Ecuador, en el PN Sangay al sur del río Pastaza.

Para *L. inca* (Figura 81), el modelo presentó valores altos en la Cordillera Oriental del Perú y Bolivia; en Perú, el cajón del río Apurímac y su cuenca divide al norte la predicción alta a delgadas franjas de valores medios y altos intercalados por valores mínimos y que, a medida que se avanza hacia el norte, vuelven a aparecer grandes zonas de alta predicción; algo similar ocurre en Bolivia, al sur del lago Titicaca donde una delgada franja sinuosa de valores altos y medios conecta con una zona de mayor tamaño con valores altos y medios, alcanzando valores máximos en el extremo sur de las yungas de Bolivia (Figura 81a-b). Para esta especie, de manera particular, tanto las zonas bajas como las zonas medias del altiplano Andino, al norte del lago Titicaca, presentan valores de predicción mínimos. El corte del modelo con el umbral *maxSSS* delimitó el mismo a la Cordillera Oriental del Perú, las franjas sinuosas previamente mencionadas al norte y sur, y al rededor del Titicaca en la frontera entre Perú y Bolivia (Figura 81b). Para esta especie, al occidente, utilicé el río Apurímac en Perú para delimitar la distribución potencial; al sur usé el río La Paz en Bolivia para delimitar la distribución potencial de esta especie. Esto resultó en un área de distribución potencial de 67.518 km²

incluyendo la Cordillera de Vilcabamba, Cordillera Oriental del Perú y Bolivia y alrededores de Titicaca.

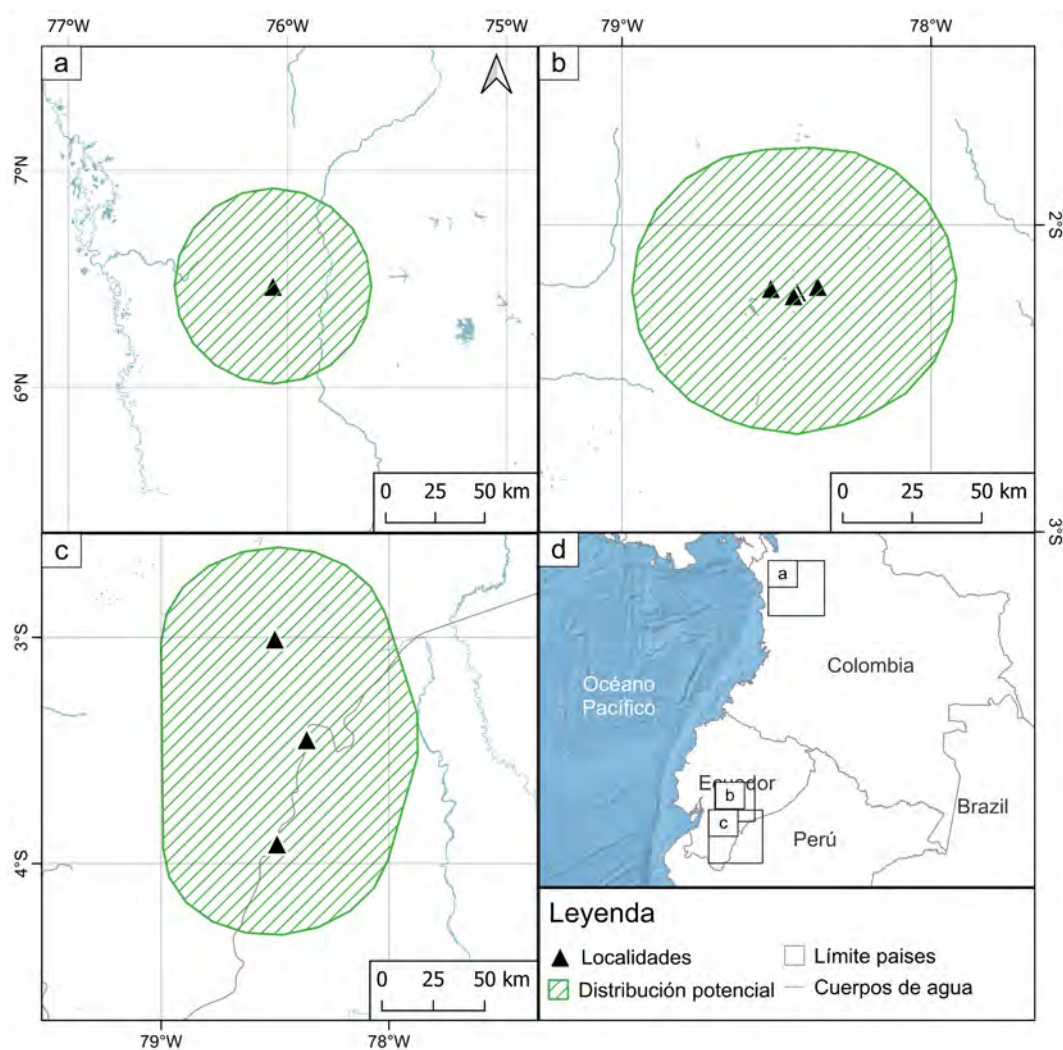


Figura 80. Mapas de distribución potencial para *Caenolestes* sp. nov. 1 "frontino" (a), *C. sangay* (b) y *C. condorensis* (c), derivado de una zona de ampliación de 50 km² a partir de las localidades (a) o un polígono convexo mínimo (b-c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

Para *R. raphanurus* (Figura 82), el modelo presentó altos valores de predicción asociados principalmente a la Cordillera de la Costa y norte de la isla Chiloé en Chile y zonas medias de la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes de Chile, con pequeñas zonas de alta predicción en Argentina. El corte del modelo con el umbral *maxSSS* delimitó el mismo a la vertiente occidental de los Andes hasta la costa, aproximadamente desde los 39° sur hasta los 43° sur, tanto para la región de la Isla de Chiloé como para la región continental (Figura 82b). Para esta especie, únicamente eliminé pequeños polígonos al norte y oriente del polígono del umbral arriba descrito (Figura 82c). Esto resultó en un área de distribución potencial de 64.664 km², restringida al occidente de los Andes entre Chile y Argentina, incluyendo zonas bajas y medias de la región andina de ambos países y las regiones de los Lagos, Cordillera de la Costa e Isla de Chiloé en Chile.

En general, los modelos predicen altos valores de idoneidad restringidos a zonas medias y altas (incluso para *Rhyncholestes*), con únicamente los modelos de *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. obscurus* y *C. convelatus* prediciendo valores medios de idoneidad a elevaciones bajas.

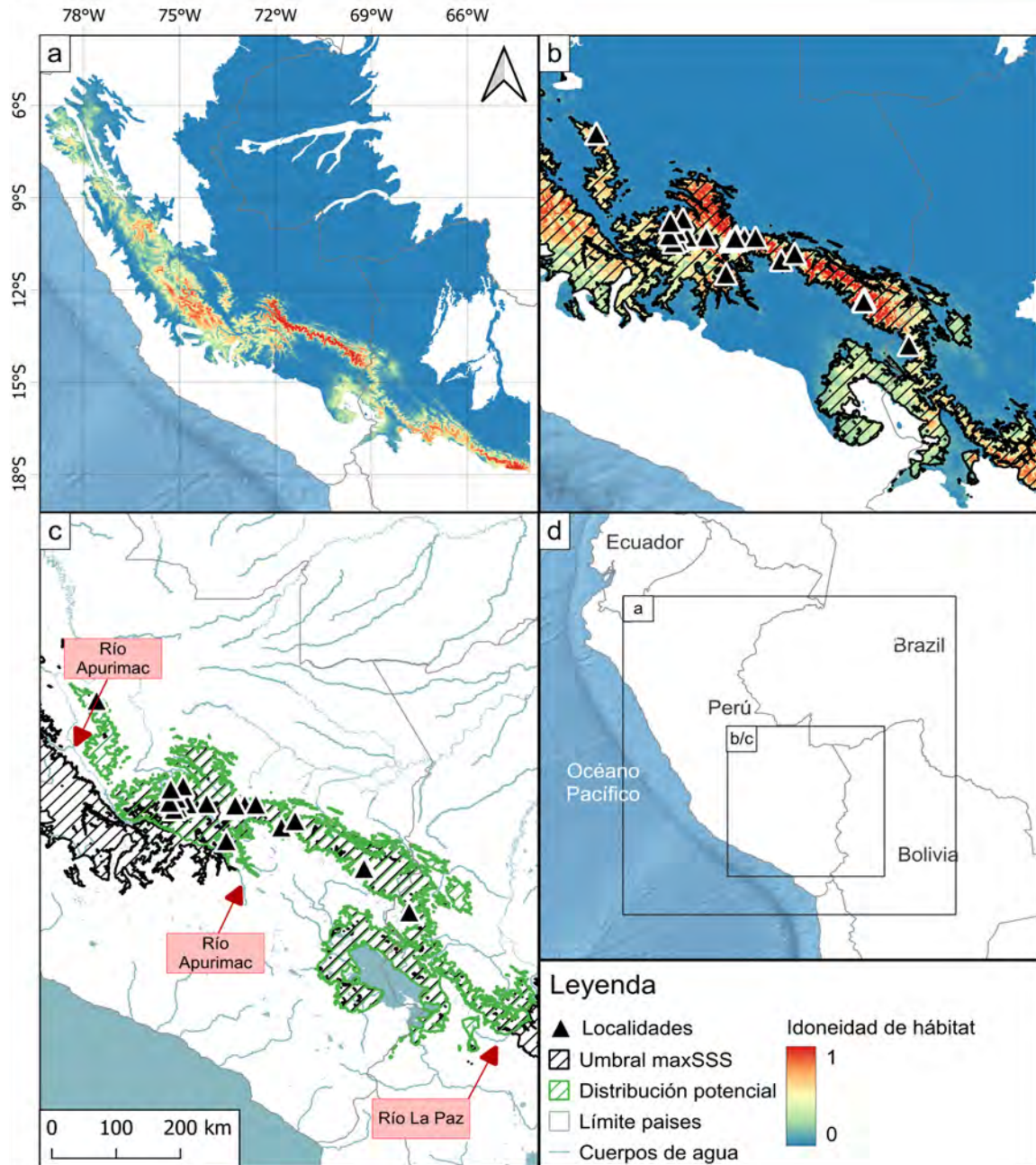


Figura 81. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Lestoros inca*, mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

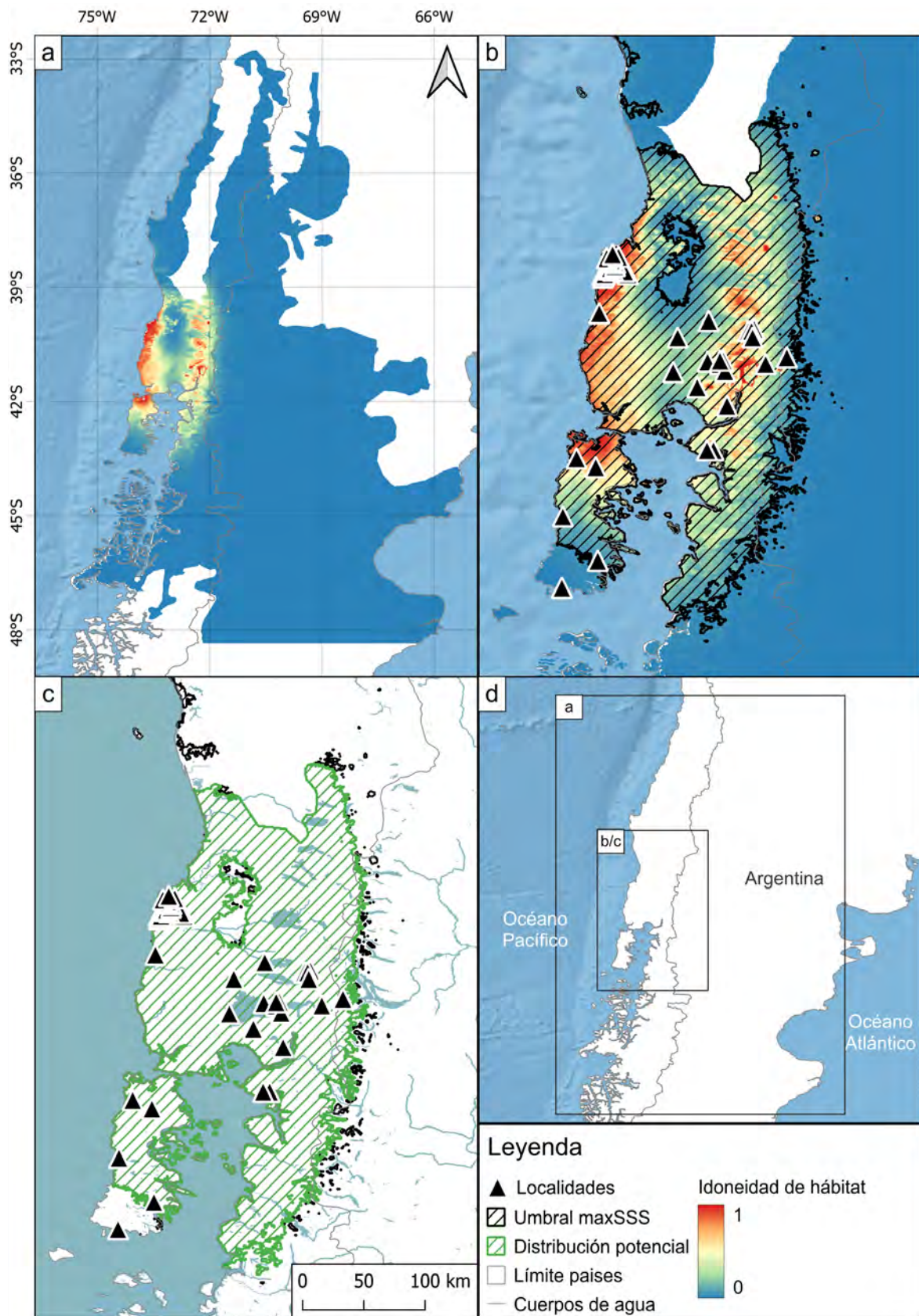


Figura 82. Mapas de modelado de nicho de MaxEnt y distribución potencial para *Rhyncholestes raphanurus*, mostrando el modelo total (a), detalle de la zona con ocurrencias (b), detalle de la línea de corte y distribución potencial filtrada (c), y contexto geográfico general (d). Letras en los recuadros en d corresponden con áreas de acercamiento en subfiguras (a-c).

NICHO CLIMÁTICO

Los ACP_{clim} mostraron distribuciones generalmente acotadas para las especies en cuanto a los climas disponibles de la región evaluada (Figura 83) y comparativamente poco solapamiento (Tabla 18). En cuanto a la variación climática explicada por el ACP, el CP1 explicó el 53,4% de la variación total y estuvo positivamente correlacionado con las variables de temperatura Bio7 y Bio2 y negativamente con Bio19 y Bio1 de precipitación y temperatura, respectivamente. El CP2 explicó el 22,4% de la variación total y estuvo negativamente correlacionado con la variable de precipitación Bio 15 (Figura 83). Las variables Bio17 (de precipitación) y Bio5 (de temperatura) presentaron igual correlación aproximada con ambos ejes, siendo para Bio17 negativa respecto a CP1 y positiva para CP2, y para Bio5 negativa para ambos ejes. Las especies con mayor extensión de ocupación de nicho climático fueron *C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *L. inca*, mientras que las especies con nichos más acotados respecto al espacio climático total fueron *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"*. En general, las especies presentaron una densidad de observaciones en el espacio climático mayor en el centro que en los bordes de su distribución; sin embargo, *C. fuliginosus* mostró la mayor densidad de observaciones en valores positivos extremos del CP2, que a su vez coincidieron con el extremo climático del área evaluada (Figura 83). Además, *C. convelatus* presentó una distribución con dos centros de altas densidades, diferente al resto de las especies evaluadas (Figura 83).

Respecto a las pruebas de hipótesis, la prueba de equivalencia mediante la métrica de solapamiento D mostró que, para la mayoría de los casos, se rechaza la hipótesis nula de que los nichos de cada par de especie presentó un solapamiento menor que al esperado por el azar, es decir, no son ecológicamente equivalentes (Tabla 18). Esto fue cierto para todos los casos excepto en 5 comparaciones, de los cuales 3 son para comparaciones con *C. caniventer*, y sendas para *C. centralis* comb. nov. y *C. obscurus*. Respecto a la prueba de similitud, el análisis mostró que para ninguno de los casos se rechaza la hipótesis nula de que los nichos de cada par de especies son más similares entre sí que nichos tomados al azar de los ambientes disponibles, es decir, además de no ser ecológicamente equivalentes en la mayoría de los casos (prueba de equivalencia), el nicho de las especies de Paucituberculata vivientes está distribuido de forma particular para cada especie, obedeciendo a un subconjunto específico del nicho disponible (i.e., existe selección de ambientes por parte de estas especies) (Tabla 18).

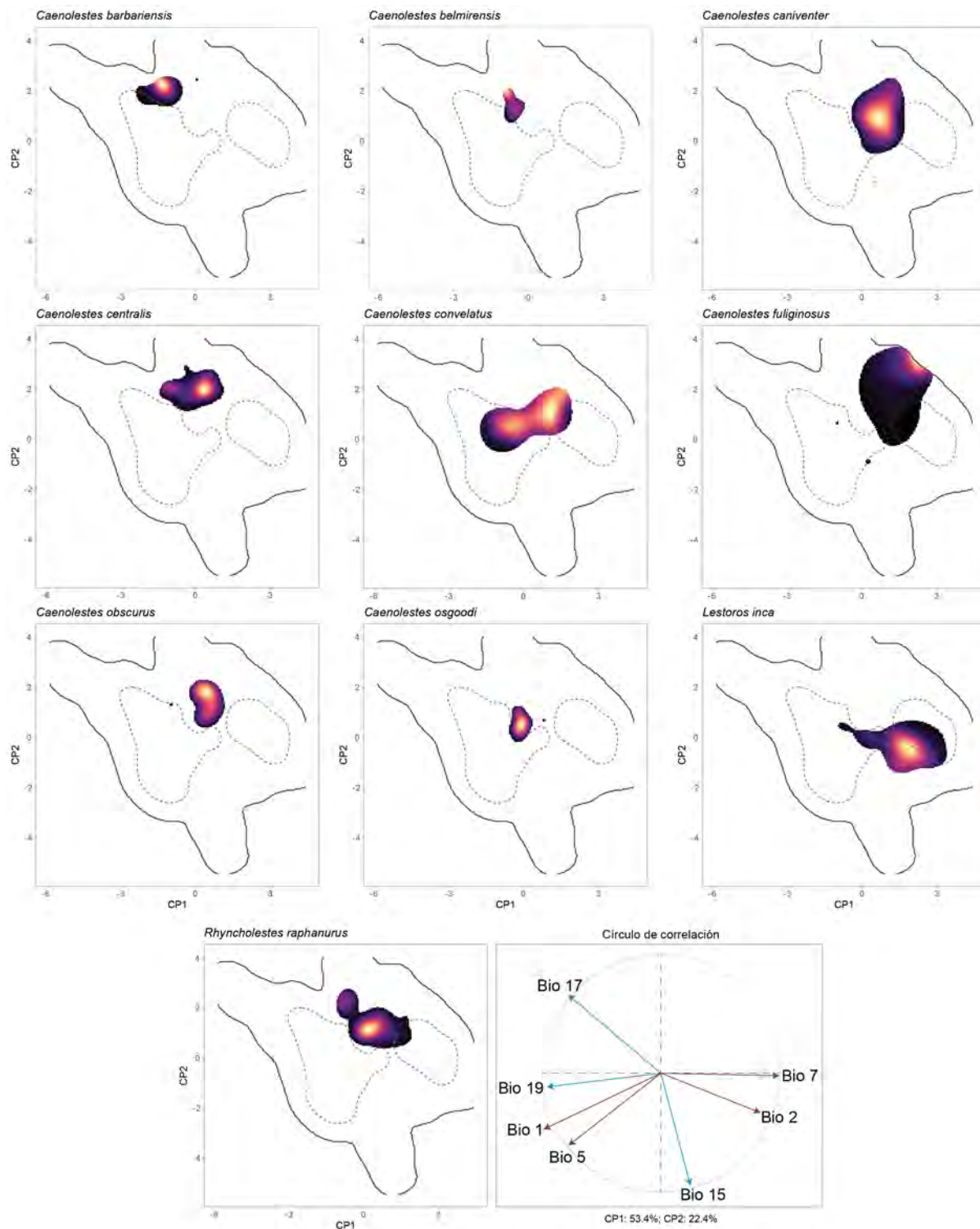


Figura 83. Análisis de componentes principales a escala climática mostrando las densidades y distribuciones del nicho de diferentes especies de Paucituberculata viviente. Las líneas punteadas y no punteadas representan el 50% y 100% del espacio climático disponible, respectivamente. Las zonas coloreadas dentro de cada gráfico representa la densidad de ocurrencia en el espacio climático, colores oscuros densidades bajas y claros altas.

Tabla 18. Métricas del análisis de solapamiento de nicho en el espacio climático para pares de especies vivientes de Paucituberculata. Abreviaturas: *bar*, *Caenolestes barbarendis* comb. nov.; *bel*, *C. sp. nov. 2 "belmira"*; *can*, *C. caniventer*; *cen*, *C. centralis* comb. nov.; *con*, *C. convelatus*; *ful*, *C. fuliginosus*; *obs*, *C. obscurus*; *osg*, *C. sp. nov. 3 "chingaza"*; *inc*, *Lestoros inca*; *rap*, *Rhyncholestes raphanurus*; *D*, estadístico *D* de Shoener; *Equ*, p-valor para prueba de hipótesis de equivalencia de nicho; *Sim*, p-valor para prueba de hipótesis de similitud de nichos. Ver texto para detalles.

Sp1	Sp2	D	Equ	Sim	Sp1	Sp2	D	Equ	Sim
<i>bar</i>	<i>bel</i>	0,086	0,0040	0,9082	<i>cen</i>	<i>con</i>	0,047	0,0020	0,7844
	<i>can</i>	0,000	0,0020	0,5908		<i>ful</i>	0,075	0,0020	0,7884
	<i>cen</i>	0,189	0,0080	0,9281		<i>obs</i>	0,421	0,1018	0,9840
	<i>con</i>	0,000	0,0020	0,5988		<i>osg</i>	0,004	0,0020	0,7625
	<i>ful</i>	0,000	0,0020	0,5729		<i>inc</i>	0,000	0,0020	0,5888
	<i>obs</i>	0,000	0,0020	0,6886		<i>rap</i>	0,269	0,0020	0,9601
	<i>osg</i>	0,000	0,0020	0,7445	<i>con</i>	<i>ful</i>	0,089	0,0020	0,7764
	<i>inc</i>	0,000	0,0020	0,5808		<i>obs</i>	0,304	0,0240	0,9880
	<i>rap</i>	0,096	0,0040	0,9062		<i>osg</i>	0,203	0,0040	0,9920
<i>bel</i>	<i>can</i>	0,010	0,0020	0,7864		<i>inc</i>	0,066	0,0020	0,7385
	<i>cen</i>	0,120	0,0080	0,9301		<i>rap</i>	0,401	0,0459	0,9820
	<i>con</i>	0,053	0,0120	0,9381	<i>ful</i>	<i>obs</i>	0,051	0,0040	0,8263
	<i>ful</i>	0,000	0,0020	0,6228		<i>osg</i>	0,000	0,0020	0,6208
	<i>obs</i>	0,002	0,0020	0,8303		<i>inc</i>	0,010	0,0020	0,5569
	<i>osg</i>	0,036	0,0020	0,9122		<i>rap</i>	0,070	0,0020	0,7784
	<i>inc</i>	0,000	0,0020	0,6707	<i>obs</i>	<i>osg</i>	0,068	0,0020	0,8643
	<i>rap</i>	0,083	0,0080	0,9281		<i>inc</i>	0,000	0,0020	0,5589
<i>can</i>	<i>cen</i>	0,150	0,0020	0,8822		<i>rap</i>	0,508	0,2415	0,9960
	<i>con</i>	0,575	0,3752	0,9940	<i>osg</i>	<i>inc</i>	0,022	0,0020	0,8004
	<i>ful</i>	0,142	0,0020	0,8204		<i>rap</i>	0,145	0,0020	0,9381
	<i>obs</i>	0,504	0,2834	0,9900	<i>inc</i>	<i>rap</i>	0,003	0,0020	0,5828
	<i>osg</i>	0,111	0,0020	0,9022					
	<i>inc</i>	0,124	0,0020	0,8044					
	<i>rap</i>	0,526	0,0739	0,9880					

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

En cuanto a la distribución de estas localidades en las diferentes ecorregiones, la mayoría de registros (18,3%) provienen de la ecorregión de Bosques Templados Valdivianos por cuenta de *R. raphanurus*, seguido por la ecorregión de los Páramos de los Andes del Norte (17,4%). Las ecorregiones con menor número de registros fueron las Yungas Bolivianas, Páramos de la Cordillera Central y Bosques secos de Marañon, todas con una única localidad (0,4%) (Tabla 19). La ecorregión con mayor riqueza de Paucituberculata fue Páramos de los Andes del Norte con 6 especies, seguida por las cuatro ecorregiones de bosques montanos Andinos con 4 especies cada una, excepto la

ecorregión de Bosques Montanos de la Cordillera Oriental que contó con 2 especies. Las demás ecorregiones contaron con una única especie. Cuatro especies presentaron todas sus localidades dentro de una única ecorregión (endémicas): *C. sp. nov. 1 "frontino"*, *C. condorensis*, *C. sangay* y *R. raphanurus*; otras especies como *C. convelatus*, *L. inca*, *C. condorensis* y *C. sp. nov. 2 "belmira"* presentaron también porcentajes altos dentro de una sola ecorregión, pero no restringidas a estas. La especie con presencia en mayor número de ecorregiones fue *C. caniventer* con un total de 5, seguida por *L. inca*, *C. sp. nov. 3 "chingaza"*, *C. obscurus*, *C. fuliginosus* y *C. centralis* comb. nov., todas con presencia en 3 ecorregiones, y *C. convelatus*, *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. barbarendis* comb. nov. con presencia en 2 ecorregiones (Tabla 19).

A nivel de distribuciones potenciales, la especie con mayor número de solapamientos con diferentes ecorregiones fue *C. obscurus* con 9 ecorregiones, seguido de *C. caniventer* y *L. inca*, ambas con 7 ecorregiones (Tabla 19). La especie con menor número de ecorregiones dentro de su distribución potenciales fue *R. raphanurus* con 2 ecorregiones, seguido de *C. convelatus* y *C. fuliginosus* ambas con 3 ecorregiones (Tabla 19). La ecorregión con mayor número de solapamientos de distribuciones potencial fue Páramos de los Andes del Norte con 11 especies diferentes, seguida de Bosques montanos de los Andes Noroccidentales y Bosques Montanos de la Cordillera Real Oriental con 8 y 7 especies diferentes, respectivamente (Tabla 19). Además, 14 ecorregiones tuvieron solo una especie, con las restantes variando entre 2 a 5 especies diferentes (Tabla 19). El mayor porcentaje del área total de distribución contenido dentro de una sola ecorregión fue para *R. raphanurus* con 99,2% de su distribución potencial en Bosques Templados Valdivianos, seguido de *C. condorensis* con 86,2% de su distribución potencial en Bosques Montanos Reales de la Cordillera Oriental (Tabla 19). Finalmente, *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. centralis* comb. nov., *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *L. inca* presentaron discrepancias en cuanto a la ecorregión con mayor porcentaje de representatividad para los métodos de distribución potencial y localidades, mientras que las demás especies coincidieron en ecorregiones con mayor porcentaje para ambos métodos (Tabla 19).

Tabla 19. Presencia por ecorregión de las especies de Paucituberculata vivientes, mostrando el área de la distribución potencial, nombre de ecorregión, área de ecorregión para la especie, % respecto al área de la especie, número de registros por ecorregión y porcentaje que estos representan respecto del total para cada especie. Abreviaturas: B., Bosques; M. Montanos; H., Húmedos; S., Secos. Ecorregiones basadas en Dinerstein et al. (2017).

Especie	km ²	Ecorregión	km ²	%	n	%
<i>C. barbarendis</i> comb. nov.	8.665,5	B.M. de los Andes Noroccidentales	4.188,1	48,3	4	44
		B.M. del valle del Cauca	4.265,4	49,2	5	56
		B.S. del valle del Cauca	4,4	<0,1		
		Páramos de los Andes del Norte	207,6	2,3		
<i>C. sp. nov. 2 "belmira"</i>	6.985,7	B.M. de los Andes Noroccidentales	1.209,6	17,3		
		B.M. del valle del Cauca	3.436,0	49,2	1	17
		B.M. del valle del Magdalena	2.177,4	31,2	5	83
		B.S. del valle del Cauca	0,3	<0,1		
		Páramos de los Andes del Norte	162,3	2,3		
<i>C. caniventer</i>	40.762,9	B.M. de los Andes Noroccidentales	1.387,3	3,4	1	5
		B.M. reales de la Cordillera Oriental	28.643,2	70,3	14	74

Especie	km ²	Ecorregión	km ²	%	n	%
<i>C. centralis</i> comb. nov.	25.943,3	B.S. de Marañón	1.032,5	2,5	1	5
		B.S. de Tumbes-Piura	1.847,4	4,5		
		Páramos de la Cordillera Central	1.326,3	3,2	1	5
		Páramos de los Andes del Norte	3.649,8	8,9	2	11
		Yungas de Perú	2.876,4	7,1		
		B.M. de los Andes Noroccidentales	2.739,5	10,6		
		B.M. del valle del Cauca	6.217,5	23,9	14	33
		B.M. del valle del Magdalena	12.560,5	48,4	12	28
<i>C. condorensis</i>	19.704,7	B.M. reales de la Cordillera Oriental	257,1	0,9		
		Páramos de los Andes del Norte	4.168,7	16,1	17	39
		B.H. de Napo	1.081,3	5,5		
		B.H. de Ucayali	668,5	3,4		
<i>C. convelatus</i>	25.936,9	B.H. reales de la Cordillera Oriental	16.994,4	86,2	4	100
		Páramos de los Andes del Norte	960,5	4,9		
		B.M. de los Andes Noroccidentales	17.734,5	68,4	9	90
<i>C. sp. nov. 1 "frontino"</i>	7.628,0	B.M. reales de la Cordillera Oriental	3.399,7	13,1		
		Páramos de los Andes del Norte	4.802,8	18,5	1	10
		B.M. de los Andes Noroccidentales	3.463,4	45,4		
<i>C. fuliginosus</i>	38.052,5	B.M. del valle del Cauca	3.134,0	41,1	1	100
		B.M. del valle del Magdalena	174,2	2,3		
		B.S. del valle del Cauca	771,8	10,1		
		Páramos de los Andes del Norte	84,6	1,1		
		B.M. de los Andes Noroccidentales	1.0012,5	26,3	8	28
<i>C. obscurus</i>	49.245,7	B.M. reales de la Cordillera Oriental	12.488,3	32,8	5	17
		Páramos de los Andes del Norte	15.551,7	40,8	16	55
		B.H. de Catatumbo	1,1	<0,1		
		B.H. de Napo	12,3	<0,1		
		B.M. de la Cordillera Oriental	14.438,6	29,3	1	11
		B.M. de los Andes de Venezuela	12,2	<0,1		
		B.M. del valle del Magdalena	25.945,6	52,7	7	78
		B.M. reales de la Cordillera Oriental	8,0	<0,1		
<i>C. sp. nov. 3 "chingaza"</i>	45.956,0	B.S. de Apure-Villavicencio	0,7	<0,1		
		B.S. del valle del Magdalena	472,7	0,9		
		Páramos de los Andes del Norte	8.354,4	16,9	1	11
		B.M. de la Cordillera Oriental	19.736,8	42,9	9	75
		B.M. de los Andes de Venezuela	1,2	<0,1		
		B.M. del valle del Magdalena	17.707,8	38,5	1	8
		B.S. de Apure-Villavicencio	8,2	<0,1		
<i>C. sangay</i>	9.481,3	Páramos de los Andes del Norte	8.502,0	18,5	2	17
		B.H. de Napo	4,0	<0,1		
		B.M. de los Andes Noroccidentales	895,7	9,4		
		B.M. reales de la Cordillera Oriental	5.968,3	62,9	4	100
<i>L. inca</i>	67.271,3	Páramos de los Andes del Norte	2.613,3	27,6		
		B.H. de suroccidente Amazónico	2.778,1	4,1		
		B.S. montanos de Bolivia	1.491,9	2,2		
		Puna de los Andes Centrales	45,0	<0,1		
		Puna húmeda de los Andes Centrales	27.438,3	40,8	4	11
		Puna seca de los Andes Centrales	24,4	<0,1		
		Yungas de Bolivia	11.821,2	17,6	1	3
<i>R. raphanurus</i>	64.751,5	Yungas de Perú	23.304,0	34,6	32	86
		Bosques templados Valdivianos	64.268,0	99,3	41	100
		Matorral Chileno	95,3	0,15		

Tabla 20. Porcentajes de solapamiento sobre áreas de distribución potenciales para las especies vivientes de Paucituberculata según el tipo de manejo de la categoría IUCN reportado para el área y área sin conservación. En negrita especies cuya distribución potencial no fue derivada de modelos de nicho.

Especie	Conservación estricta	Recursos manejados	No reportado	No conservado
<i>C. barbarendis</i> comb. nov.	9,1%	<0,1%	18,9%	72,0%
<i>C. sp. nov. 2 "belmira"</i>	12,7%		22,9%	64,5%
<i>C. caniventer</i>	14,3%	0,9%	4,2%	80,6%
<i>C. centralis</i> comb. nov.	25,2%	1,5%	8,2%	65,2%
<i>C. condorensis</i>	6,5%	0,2%	23,8%	69,6%
<i>C. convelatus</i>	12,0%	0,1%	2,0%	85,8%
<i>C. sp. nov. 1 "frontino"</i>	5,1%		12,8%	82,1%
<i>C. fuliginosus</i>	23,6%	0,3%	4,3%	71,9%
<i>C. obscurus</i>	17,5%	0,4%	6,7%	75,5%
<i>C. sp. nov. 3 "chingaza"</i>	15,9%	0,4%	7,8%	75,9%
<i>C. sangay</i>	39,8%		0,8%	59,4%
<i>L. inca</i>	7,4%	1,7%	16,3%	74,6%
<i>R. raphanurus</i>	19,2%	1,0%	1,4%	78,4%

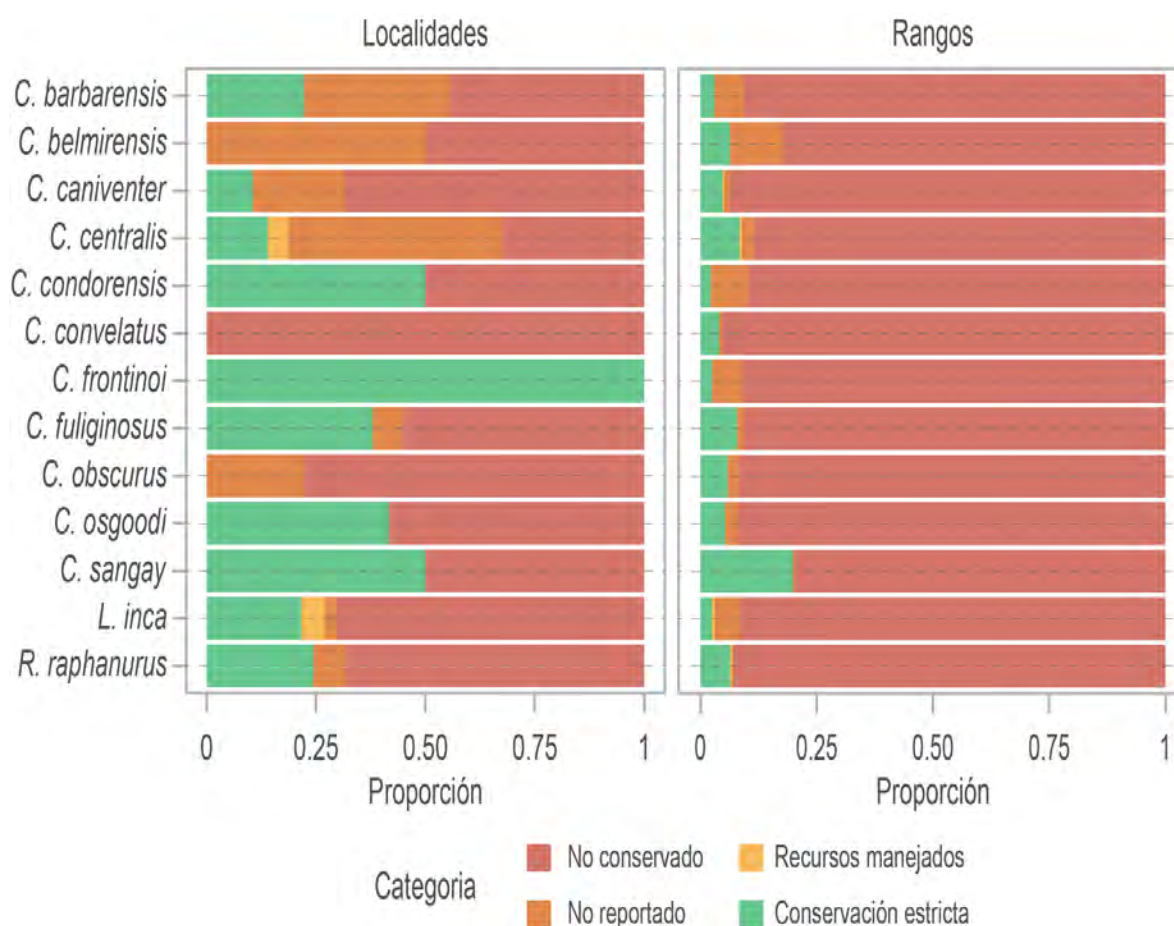


Figura 84. Proporción de localidades (izquierda) y áreas de rangos potenciales (derecha) dentro y fuera de distintas categorías de áreas de conservación basadas en el tipo de manejo según el criterio de IUCN y para las especies de Paucituberculata vivientes.

En cuanto a las áreas de conservación, 92 puntos (41,1%) caen sobre alguna área de conservación, de los cuales 49 puntos (21,8%) corresponden a áreas de conservación estricta, 4 puntos

(1,7%) a áreas de recursos manejados y 39 puntos (17,4%) corresponden áreas de conservación sin categoría de manejo reportada. De estas, 22 áreas pertenecen a Colombia, 8 a Ecuador, 5 a Perú, 5 a Chile y 1 a Argentina. La especie con mayor cantidad de localidades dentro de áreas de conservación es *C. centralis* comb. nov., seguida por *R. raphanurus* y *C. fuliginosus*; excluyendo a *C. sp. nov. 1* "frontino", las especies con menor número de localidades dentro de áreas protegidas fueron *C. sangay* y *C. condorensis*, ambas con dos localidades. En cuanto al tipo de conservación, las tres especies con mayor número de localidades dentro de áreas de conservación estricta fueron *R. raphanurus*, *L. inca* y *C. fuliginosus* (Figura 84); mientras que *C. sp. nov. 2* "belmira" y *C. obscurus* fueron las únicas especies sin registros en áreas de esta categoría de conservación. Especies con registros en áreas de recursos manejados fueron solamente *L. inca* y *C. centralis* comb. nov. (Figura 84).

Teniendo en cuenta las distribuciones potenciales generadas para cada especie y suponiendo un correlato con su distribución "real", la especie con mayor proporción de su área total bajo alguna categoría de protección fue *C. sangay*, con 40% de su distribución potencial en áreas protegidas, seguida de *C. sp. nov. 2* "belmira" con 35% (Figura 84). La especie con menor solapamiento de su rango potencial con áreas protegidas fue *C. convelatus* con 14% de solapamiento, seguido por *C. sp. nov. 1* "frontino" y *C. caniventer* con 17% y 19%, respectivamente (Figura 84). Respecto al tipo de área de conservación, la especie *C. sangay* es la que presenta mayor área bajo conservación estricta con 39%, seguido de *C. centralis* comb. nov. y *C. fuliginosus* con 25% y 23%, respectivamente. Para la categoría de conservación "recursos manejados", se encontraron porcentajes muy pequeños de solapamiento entre máximo 1,7% (*L. inca*) y mínimo 0,03% (*C. barbarensis* comb. nov.). Las áreas cuyo manejo no fueron reportados representaron porcentajes relativamente altos dentro de las distribuciones potenciales, siendo máximo para *C. condorensis* y *C. sp. nov. 2* "belmira" con 23,7% y 22,8%, respectivamente, y mínimo para *C. sangay* y *R. raphanurus* con 0,8% y 1,4%, respectivamente (Tabla 20).

DISPERSIÓN Y VICARIANZA

El análisis DIVA resultó en una solución exacta durante la optimización, requiriendo de 21 eventos de dispersión. Debido a la separación geográfica tan grande entre *Lestoros* y *Rhyncholestes* y su estatus como grupo hermano de los demás *Caenolestes*, mediante el ancestro común más cercano del grupo corona, la reconstrucción de las áreas ancestrales de este grupo acarrea poca certidumbre, resultando en 8 combinaciones de área posibles para el nodo más basal del grupo corona, todos con poca verosimilitud biológica. Por este motivo, presento la reconstrucción de las áreas ancestrales y los resultados del DIVA principalmente para el género *Caenolestes* (Figura 85). En este caso, un total de 17 eventos de dispersión, 6 de duplicación, 2 de vicarianza y 2 de extinción presentan el escenario reconstruido más parsimonioso para los datos usados.

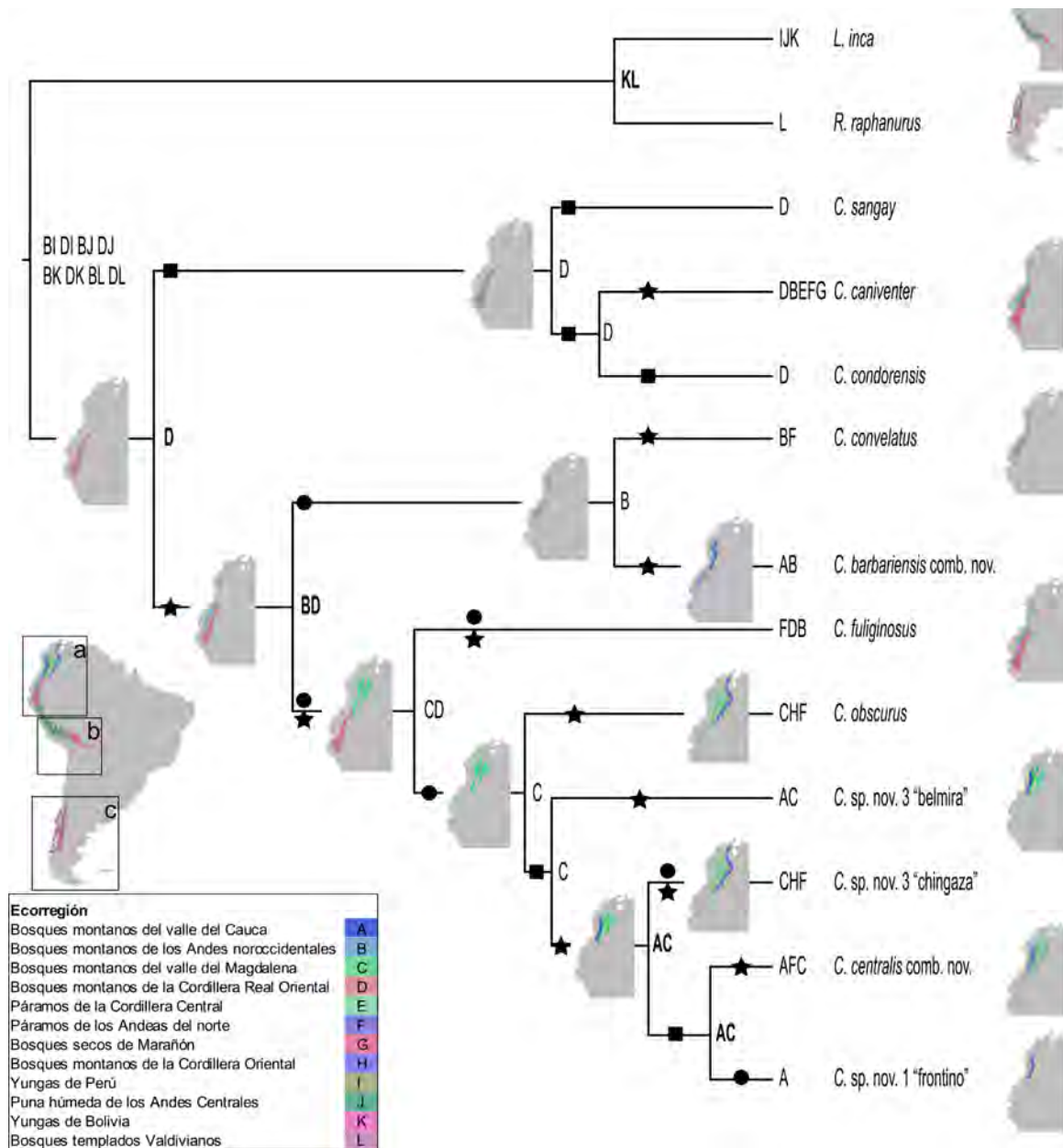


Figura 85. Reconstrucción de áreas ancestrales y eventos de dispersión y vicarianza del análisis DIVA sobre la filogenia de especies vivientes de Paucituberculata con énfasis en *Caenolestes*. Letras en nodos y terminales corresponden con ecorregiones en la leyenda; cuando más de una reconstrucción fue igual de óptima se seleccionó una (letras en negrita) basado en cercanía geográfica. Círculos (●) representan extinciones, cuadros (■) duplicaciones, estrellas (★) vicarianza y triángulos (▲) dispersión. Duplicaciones fueron señaladas solo cuando fueron el único evento. Mapa de referencia marca las áreas para mapas de *Caenolestes* (a), *Lestoros* (b) y *Rhyncholestes* (c). Números romanos (I-X) se usan para describir los eventos en el texto.

La optimización del análisis DIVA muestra un área ancestral para *Caenolestes* (nodo I) en los Bosques Montaños de la Cordillera Real Oriental de Ecuador (área D). De aquí, una duplicación en D y el primer evento de dispersión ocurre hacia los Bosques Montaños Noroccidentales de los Andes (B) en el nodo que separa las especies más occidentales (*C. barbarendis* comb. nov. + *C. convelatus*) de los demás *Caenolestes* en el nodo II. El primer evento de vicarianza se recupera en este nodo (II), donde *C. barbarendis* comb. nov. y *C. convelatus*, cada una dispersa hacia Bosques Montaños del Valle del Cauca (A) y Páramos de los Andes del Norte (F), respectivamente (nodo VIII). Del nodo II,

sumado al evento de vicarianza, un evento de dispersión hacia el norte a los Bosques Montanos del Valle del Magdalena (C) se recupera para el clado conteniendo a *C. fuliginosus* y las demás especies de *Caenolestes* en el nodo III. Un segundo evento de vicarianza en el nodo III se recupera, por un lado dos eventos de dispersión hacia Páramos del Norte (F) y Bosques Montanos de los Andes Noroccidentales (B), junto a una extinción en Bosques Montanos del Valle del Magdalena (D), para la rama que lleva a *C. fuliginosus*.

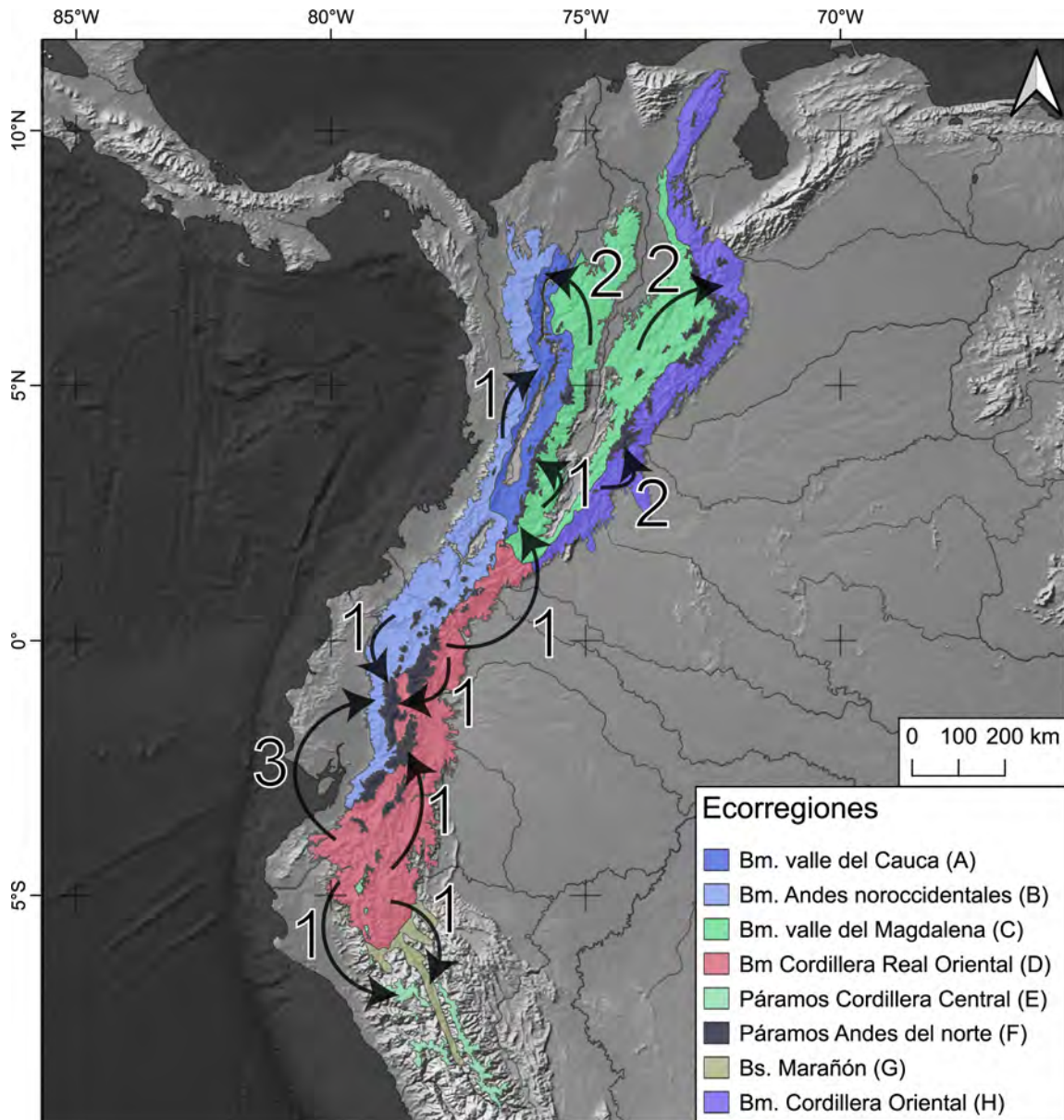


Figura 86. Reconstrucción de eventos de dispersión para las especies vivientes de *Caenolestes* en los Andes del norte según análisis de DIVA basado en ecorregiones. Las flechas señalan el sentido de la dispersión y los números la frecuencia de estos. Letras en la leyenda de ecorregiones coincide con Figura 21. Abreviaturas: Bosques montanos, Bm; Bosques secos, Bs.

En el siguiente nodo (IV), el evento de vicarianza sugiere una área ancestral solo en los Bosques Montanos del Valle del Magdalena (C), conteniendo a todos los *Caenolestes* del norte, distribuidos en Colombia y Venezuela. De este nodo, dos dispersiones hacia Páramos del Norte (F) y

Bosques Montanos de la Cordillera Oriental (H) se recuperan para *C. obscurus* y una duplicación para el siguiente nodo (V). De este nodo, un evento de dispersión hacia Bosques Montanos del Valle del Cauca (A) se recupera para *C. sp. nov. 2 "belmira"* y una dispersión para esta misma área (A) para el nodo VI. De este nodo, al igual que para *C. obscurus*, dos dispersiones, una hacia Páramos del Norte (F) y una a Bosques Montanos de la Cordillera Oriental (H) se recuperan para *C. sp. nov. 3 "chingaza"* con una extinción en A. Una duplicación del nodo VI al VII, seguido de una dispersión hacia Páramos de los Andes del Norte (F) para *C. centralis* comb. nov. y una extinción de los Bosques Montanos del Magdalena para (C) para *C. sp. nov. 1 "frontino"* se recuperan (Figura 85).

Para el grupo *Caniventer* (nodo IX), su distribución ancestral proviene de una duplicación del nodo más basal de *Caenolestes* (nodo I). A partir de esta, una duplicación se recupera para *C. sangay* y una duplicación para el clado conteniendo *C. caniventer* y *C. condorensis* (nodo X). Cuatro eventos de dispersión se recuperan para la distribución de *C. caniventer* y una duplicación para *C. condorensis* (Figura 85). Bajo el esquema de datos usados, el nodo que lleva a las especies *L. inca* y *R. raphanurus*, recupera área de distribución entre las Yungas de Bolivia (K) y el Bosque Templado Valdiviano (L), lo cual es un artefacto del método debido a que DIVA solo reconstruye áreas presentes en los terminales. De manera similar sucede para el nodo ancestral del grupo corona, por lo que estos no fueron interpretados. La Figura 86 representa el número y dirección de los eventos de dispersión recuperados por el análisis de DIVA para las especies vivientes de *Caenolestes*, mostrando la tendencia de sur a norte de los eventos de dispersión y vicarianza, discutidos a continuación.

DISCUSIÓN

NICHO ECOLÓGICO Y DISTRIBUCIONES

Los resultados respecto a la distribución de las especies vivientes de Paucituberculata logrados aquí, refuerzan la idea de la fuerte asociación biológica de estas especies con las elevaciones medias y altas de los Andes, siendo *R. raphanurus* particular en este respecto, al presentar también una alta idoneidad extra andina, en la Cordillera de la Costa en Chile (Figura 82).

A primera vista, la alta contribución promedio de la temperatura promedio anual (Bio1) y la elevación (Elev) parece hacer eco con la conocida limitante ambiental que representan las temperaturas para muchas especies de mamíferos pequeños, en especial para marsupiales, en que la tasa metabólica basal promedio es menor comparada con mamíferos euterios (McNab, 1978). Sin embargo, para la gran mayoría de modelos, la idoneidad de hábitat decreció abruptamente hacia elevaciones bajas (i.e., mayor temperatura promedio) y no hacia altas (i.e., menor temperatura promedio). En este sentido, el modelo de *C. fuliginosus* presenta valores particularmente altos para las mayores elevaciones del área de modelado, en el arco volcánico de Ecuador (Figura 77). Expediciones recientes en los Andes altos de Chile y Argentina entre los 5.000 y 6.739 m de elevación, han demostrado que estos ambientes, antes considerados como inhóspitos, son habitados por pequeños roedores, para los que desde un punto de vista exclusivamente energético pareciera imposible su

subsistencia, pero que a través de adaptaciones, por ejemplo fisiológicas o comportamentales, logran habitar estos ambientes (Storz et al., 2020, 2023).

En cuanto a las especies vivientes de Paucituberculata, para *C. sp. nov. 3 "chingaza"* (antes como *C. fuliginosus obscurus*), una disminución en abundancia fue observada en el páramo propiamente dicho (frailejones y pastizales de altura) respecto al subpáramo (vegetación arbustiva) (Lopez-Arevalo et al., 1993). En contraste, para *C. centralis* comb. nov. (antes como *C. fuliginosus centralis*), una mayor abundancia fue registrada en subpáramo (vegetación arbustiva) que en bosque de niebla altoandino (González-Chávez et al., 2019). Para *C. caniventer*, mayor número de capturas fueron logradas en zonas de mayor elevación con un esfuerzo de muestreo similar, aunque en localidades separadas (Lunde & Pacheco, 2003). Para *R. raphanurus* una mayor abundancia se registró a elevaciones menores dentro de un trayecto altitudinal (Patterson et al., 1989). Sin embargo, para las demás especies no se cuenta con información para este aspecto de su ecología. Aunque esta información es parcial y fragmentaria, teniendo en cuenta los modelos de nicho es posible que hacia elevaciones altas, las variables a escala de mesohábitat (estructura de la vegetación, micro ambiente, entre otras), no determinadas del todo por el clima, afecten de manera diferencial las especies y sus limitantes; por otro lado, los modelos señalan que, en general, la mayor limitante ecológica a nivel climático estaría hacia elevaciones bajas, lo cual tiene implicancias en la dispersión potencial de las especies, como discutiré más adelante junto con algunas particularidades como es el caso de *L. inca* y *R. raphanurus*.

Además de esta generalidad, cada modelo de nicho por especie resultó en combinaciones particulares de importancia de contribución y permutación de las variables climáticas (Tabla 16). Esto implica que, más allá de la asociación andina de estas especies, a escala climática, cada taxa, incluso aquellos cercanos geográficamente, tiene nichos ecológicos particulares. Dentro de estos, el caso de *C. sp. nov. 3 "chingaza"* y *C. obscurus* son ejemplos interesantes, pues son especies que ocurren cercanas en la Cordillera Oriental de los Andes, pero sus modelos muestran una clara diferencia en la distribución de idoneidad de hábitat; *C. sp. nov. 3 "chingaza"* con una alta idoneidad predicha para los páramos del oriente de esta Cordillera incluidos los complejos de páramos Chingaza, Rabanal, Tota-Bijagual-Mamapacha, Pisba y Sierra del Cocuy; *C. obscurus* con una alta idoneidad más hacia el occidente de esta cordillera, en los sistemas de páramos de Sumapaz, Guerrero, el altiplano Cundiboyacense y Guantiva (Galvis-Hernández & Ungar Ronderos, 2021). Estas radiaciones geográficamente acotadas no son raras en los Andes del Norte. Por ejemplo, diferentes géneros de frailejones (tribu Speletiinae Cuatrec.), planta típica de los páramos, se distribuyen separadamente entre estos mismos sistemas paramunos (Diazgranados & Barber, 2017; Galvis-Hernández & Ungar Ronderos, 2021). Además, radiaciones de este tipo han sido registradas para especies de roedores de alta montaña del género *Chylomys* (Brito et al., 2022) y los páramos en general son reconocidos como puntos calientes (*hotspots*) de evolución rápida (Madriñán et al., 2013).

Dentro de esta similitud en los modelos en cuanto a una menor idoneidad para elevaciones

bajas, múltiples cañones de ríos presentaron valores muy bajos de idoneidad. Este patrón está presente en muchas de las distribuciones de las especies vivientes de este orden, incluso para salidas de los modelos MaxEnt sin corte a umbrales específicos, evidenciando la relevancia que tienen estos como límites ecológicos para las especies, especialmente para los géneros *Caenolestes* y *Lestoros* (ver Modelado de nicho). Es de notar que este rol de los ríos no es una hipótesis nueva y ha sido explorada para diferentes grupos de animales (Arbeláez-Cortés & Trujillo-Arias, 2021; Wallace, 1854). Incluso, algunos de estos (e.g., ríos Apurímac, Marañón, Cauca, Medellín, Magdalena) han sido identificados como principales barreras biogeográficas para eventos de especiación alopátrica en fauna andina (Hazzi et al., 2018). Dentro de los marsupiales del género *Marmosa*, estos también han sido identificados como posibles barreras, incluyendo especies de elevaciones bajas donde los ríos no representan límites en elevación, por ejemplo (González et al., 2022; Voss & Giarla, 2021). En el presente trabajo, ejemplo de esto es la baja idoneidad de los modelos para *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. centralis* comb. nov. en el cañón del río Medellín, separando el complejo de páramos de Belmira y Sonsón (Galvis-Hernández & Ungar Ronderos, 2021), donde habitan estas especies, respectivamente, y que además se han identificado como distritos biogeográficos (Jiménez-Rivillas et al., 2018). De manera similar, lo que describí como “corredores de baja idoneidad” en Ecuador para muchas especies de *Caenolestes* (*C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *C. caniventer*), constituyen cañones de ríos. Finalmente, para *L. inca*, el hecho de que el valle alto del altiplano, comprendido entre las Cordillera Occidental y Oriental del sur del Perú y norte de Bolivia haya presentado los valores más bajos de idoneidad es interesante, pues variables como la pendiente topográfica (Topo) fueron las de menor contribución a los modelos en general (y ningún modelo alternativo que la incluyó presentó mejoras en métricas de evaluación ni ajuste), dejando abierta la pregunta de qué limitante ecológica existe en esta zona.

El caso de *R. raphanurus* contrasta en cierta medida con las demás especies vivientes del orden. Su distribución extraandina es única dentro de las especies vivientes, aunque su mayor idoneidad (como el mayor número de registros conocidos) es predicha por fuera de las áreas más bajas disponibles en la zona (Figura 82). Como se dijo antes, se ha encontrado que la abundancia de *R. raphanurus* exhibe una relación negativa con la elevación en la localidad de La Picada (Patterson et al., 1989). Si esto es así para toda su distribución, es evidente que la relación con la elevación es de una naturaleza compleja. Por ejemplo, se ha propuesto que una de las variables que determina la idoneidad de hábitat a nivel sitio de ésta especie, es la presencia conjunta de suelo desnudo, humedad y materia orgánica (e.g., de árboles caídos) (Patterson et al., 1990), al parecer relacionada con la presencia de elementos dietarios abundantes en contenidos estomacales para esta especie, como anélidos y hongos (Meserve et al., 1988). Derivado de esto, una hipótesis a contrastar en el futuro es si la presencia de ésta y otras especies vivientes del orden se relaciona con su capacidad de movilidad y la densidad de biomasa disponible en suelo (como un aproximado a alimento disponible), la cual se ha encontrado puede aumentar con la elevación en diferentes localidades de bosques Andinos

tropicales (de la Cruz-Amo et al., 2020; Salinas et al., 2011; Vásquez et al., 2014).

Debido a que los Andes en general, tanto los Andes del Norte como el Altiplano Andino y su Cordillera Oriental, presentan topologías complejas, con historias geológicas y velocidades de elevación particulares, así como orígenes orográficos variados (Carlotto, 2013; Gregory-Wodzicki, 2000; Pérez-Consuegra et al., 2021), la interpretación de estos resultados no es simple. No obstante, el conjunto de la evidencia aquí revisada, incluso para *R. raphanurus* con idoneidad de hábitat alta extra andina, demuestra que las especies vivientes de Paucituberculata no solo están restringidas a zonas altas, sino que es allí donde ecológicamente encuentran su óptimo ecológico, el cual decrece hacia zonas bajas. Pero es también evidente que la escala climática a la cual estos modelos fueron ajustados, no termina de proveer la claridad suficiente para determinar cuál o cuales son estas variables incipientes que, relacionadas con estas zonas altas de montaña, resultan en una alta idoneidad ecológica. Por ejemplo, para bosques del género de plantas alto Andinas *Polylepis*, donde comúnmente se encuentran muchas de las especies de *Caenolestes* y *L. inca*, se ha encontrado que la altura modifica la preferencia de hábitat, con elevaciones menores mostrando mayor preferencia a zonas húmedas, de pendiente con cara al sur y resguardadas por cañones de ríos de altura (~4300 m), mientras que a elevaciones mayores (~4800 m), muestran una preferencia a pendientes dirigidas hacia el norte, por cuenta de una mayor temperatura (Toivonen et al., 2018). Estos resultados fueron acompañados, además, con una ausencia de efecto por parte de la topografía en sí (grado de la pendiente), similar a los resultados de MaxEnt para las especies, lo que fortalece la idea de que variables topográficas (i.e., grado de pendiente) per se, no se relacionan directamente con la idoneidad ecológica de las especies, aunque indirectamente (e.g., exposición de la pendiente), pueden presentar valor explicativo para entender la compleja relación entre idoneidad y altura en los sistemas alto Andinos.

Es posible que la limitante ecológica a las elevaciones no tenga que ver con la idoneidad a nivel adulto, si no que sea durante la gestación, lactancia y cría donde estos animales de elevaciones altas tengan limitaciones. De manera conjetural, debido a que las especies no presentan marsupio, incluso en periodos de lactancia o gestación (Barkley & Whitaker, 1984; González-Chávez et al., 2019), es probable que al menos durante estos periodos construyan nidos. Si, en vez de los adultos, son las crías las que a temperaturas más altas (i.e., menores elevaciones) encuentran sus limitantes fisiológicos en cuanto a termoregulación o estrés hídrico, esto podría explicar el patrón observado para el clado, ya que aunque la temperatura e hipoxia debida a la elevación son dos de las limitantes ecológicas más fuertes en pequeños mamíferos de montaña (Robertson & Wilsterman, 2020), se ha observado que en estos, la hipotermia en neonatos puede no afectar negativamente el *fitness* si la madre, con su calor corporal, calienta pasivamente las crías (Hill, 2017). Esta hipótesis se mantiene conjetural hasta que no se explore a fondo este aspecto de la fisiología reproductiva del grupo.

Identificar específicamente cuáles son las causas por las que cañones de ríos (géneros *Caenolestes* y *Lestoros*), valles altoandinos (género *Lestoros*) o valles bajos extraandinos (género

Rhyncholestes) representan un declive en idoneidad de hábitat para estas especies no es simple, ya que muchas de las relaciones entre variables climáticas, estructura de vegetación e incluso disponibilidad de nutrientes es sitio específica (de la Cruz-Amo et al., 2020; Fajardo & Piper, 2017; Girardin et al., 2014). Sin embargo, al menos para los géneros *Caenolestes* y *Lestoros*, es probable que estos cañones de ríos, asociados a la rápida disminución en elevación por cuenta de la erosión de los ríos (Pérez-Consuegra et al., 2021), representen además un factor limitante en cuanto a su dispersión histórica. Dicho aislamiento ha llevado a catalogar estos hábitats altoandinos como ecosistemas tipo “islas”, con profundos impactos en la evolución de algunos clados (Särkinen et al., 2012). Especialmente si se considera el contexto de conectividad itinerante al que estos ecosistemas de alta montaña de los Andes del Norte se han visto expuestos a lo largo del tiempo (Flantua et al., 2019). Por ejemplo, factores relacionados a cambios climáticos, han inducido variaciones de hasta 1200 m en la elevación a la que ocurre la línea de bosque altoandino, en el contexto de las glaciaciones del Plesitosceno (Helmer et al., 2019; Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004; Jiménez-Rivillas et al., 2018; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000). Eventos que se conocen han afectado la distribución y evolución de otros mamíferos andinos (Brito et al., 2022; Patterson & Costa, 2012; Prieto-Torres et al., 2018; Quiroga-Carmona, 2023).

NICHO CLIMÁTICO

El análisis de nicho de las especies respecto al espacio climático (Tabla 18 y Figura 83) soporta en gran medida lo discutido arriba. Por un lado, el solapamiento de las especies fue variable pero en general bajo y, en la mayoría de los casos (excluyendo cinco), este fue significativamente menor que el esperado por el azar, lo que sugiere que las especies no son ecológicamente equivalentes (Broennimann et al., 2012). Además de esto, el análisis de similitud mostró que, a nivel de los climas disponibles, las especies de Paucituberculata no tienden a ocupar ambientes similares entre sí a nivel estadístico, sugiriendo una baja presión selectiva al menos a nivel de orden en este respecto (Broennimann et al., 2012; Warren et al., 2008).

La afinidad de este grupo respecto a los climas andinos fue evidenciado con los análisis de distribución y nicho ecológico previos. A nivel climático y en un contexto de marsupiales neotropicales, también existe evidencia de la tendencia de este grupo a habitar climas relativamente fríos y húmedos (Martin et al., 2022a). Sin embargo, estos nuevos resultados demuestran que, dentro de esta tendencia general, cada especie o la mayoría de estas, han ocupado climas particulares dentro del macroambiente andino y que incluso es así a pesar de su cercanía, como es el caso de las especies del género *Caenolestes*.

Los Andes, ocupando un amplio rango latitudinal de más de 7.000 km desde los los ~10° N en Colombia hasta los 53° S en Chile y Argentina, son un sistema montañoso bajo la influencia de numerosos fenómenos planetarios a diferentes escalas (Garreaud, 2009). Estos fenómenos afectan los climas de los Andes de diversas maneras, por ejemplo, desde los 5° S hasta aproximadamente los 30° S, una zona en particular de bajas precipitaciones caracteriza la costa Pacífica y gran parte de la cara

occidental de los Andes por cuenta de aire frío y seco proveniente del pacífico (Garreaud et al., 2009), zona que además se une con la diagonal árida desde los 35° S hacia el oriente del continente en la región de la Patagonia (Garreaud, 2009). Otros fenómenos a gran escala como la lluvia orográfica generan zonas de alta precipitación tanto al sur en la región Valdiviana en Chile y al norte en la zona del Chocó o como los vientos alisios que traen humedad desde la región del Amazonas hacia la cara oriental de los Andes, proveen a los Andes de una diversidad de climas (Garreaud et al., 2009). Pero además, fenómenos a menores escalas como vientos de bajo nivel, celdas migrantes, entre otros, afectan de manera significativa climas locales (Garreaud et al., 2003; Posadas et al., 2015; Poveda et al., 2011). En este contexto, es posible que las especies de Paucituberculata vivientes habiten, dentro de unas limitantes de altura expuestas anteriormente, en climas particulares.

Uno de los casos más interesantes es el de *C. convelatus*, en el que se observaron dos centros de alta densidad de ocurrencias en el espacio climático (Figura 83). Este tipo de “dualidad” en la idoneidad de climas ha sido observado en roedores de los Andes, en los que subidas y bajadas de la vegetación por cuenta de las glaciaciones del Cuaternario han desplazado las poblaciones hacia zonas más altas y bajas, respectivamente (Palma et al., 2017; Quiroga-Carmona, 2023). Aunque es posible que estos mismos factores históricos hayan afectado esta especie (i.e. *C. convelatus*), permanece abierta la pregunta, ya que debido al tamaño de muestra relativamente pequeño para *C. convelatus*, estos resultados deberán ser contrastados en el futuro conforme se colecten nuevas muestras. De las especies con alto número de registros, es interesante el patrón en cuanto a amplitud de nichos respecto al espacio climático. Por ejemplo, especies de *Caenolestes* más australes como *C. fuliginosus* y *C. caniventer* presentan un espacio climático notoriamente más amplio que especies más al norte como *C. centralis* comb. nov., *C. barbarensis* comb. nov., y *C. sp. nov. 3* "chingaza" (Figura 83) y no proporcional al área de distribución (Tabla 19) o número de registros (Tabla 14). Tomando en cuenta que en las hipótesis filogenéticas de esta tesis, especies como *C. centralis* comb. nov. y *C. sp. nov. 3* "chingaza", se recuperan como taxa más recientes respecto a *C. fuliginosus* y *C. caniventer* cuyo espacio de nicho climático es relativamente más amplio, al igual que *R. raphanurus* y *L. inca*, grupo hermano de *Caenolestes*, este patrón se podría ser explicado por dos hipótesis contrastantes: (1) el nicho fundamental de las especies de *Caenolestes* es más amplio que el realizado y conforme eventos de dispersión (e.g., habilitados por eventos climáticos) las especies ocupan nuevos nichos realizados (hipótesis de “nicho incompleto” de Guisan et al. 2014), cuya amplitud está dada por el ambiente disponible; (2) el nicho fundamental y el realizado presenta un patrón macroevolutivo que va de generalista (nodos más antiguos) a especialista (nodos más recientes) (Carscadden et al., 2020; Guisan et al., 2014; Sexton et al., 2017). Estudios genéticos o fósiles de estos grupos que permitan datar la filogenia, permitirán poner a prueba en el futuro esta hipótesis.

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

Todas las especies de Paucituberculata vivientes presentan al menos el 40% de su distribución en una única ecorregión, ya sea mediante distribuciones potenciales u ocurrencias (Tabla 19). Esto

evidencia, por un lado, sus distribuciones característicamente acotadas, y por el otro, pone en descubierto la vulnerabilidad de estas especies al presentar este tipo de asociaciones fuertes con una o pocas ecorregiones. Además, los análisis mostraron que para todas las especies, un porcentaje relativamente bajo se encuentra bajo áreas de conservación estricta, con un promedio de 16% y un máximo de 25% (*C. centralis* comb. nov.) y mínimo de 7,4% (*L. inca*) para especies cuya distribución potencial fue derivada a partir de modelos. A nivel de ocurrencias, el panorama es menos favorable con especies como *C. convelatus* sin localidades conocidas dentro de áreas protegidas y especies como *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. obscurus* con localidades conocidas dentro de áreas únicamente de recursos manejados.

De acuerdo a la última actualización para marsupiales neotropicales de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) realizada en 2016, en la que únicamente 7 especies se conocían (IUCN, 2021), los Caenolestidae incluyen al 43,9% de las especies en categoría Vulnerable (VU), 28,6% como Casi Amenazadas (NT) y al 28,6% como Preocupación Menor (LC). Aunque bajo la nueva propuesta taxonómica es necesario una actualización para algunas especies, taxa como *C. sangay* (VU), *C. condorensis* (VU), *C. caniventer* (NT) y *R. raphanurus* (NT) mantienen sus identidades taxonómicas y por lo tanto su nivel de amenaza. Para éstas, las tres causas más frecuentes de amenaza son el avance de la urbanización, cultivos no forestales y deforestación (IUCN, 2021). Considerando el ambiente donde se encuentran éstas y las demás especies de Paucituberculata y que en la mayoría de los casos los cambios taxonómicos obedecen a divisiones (acotando el área de distribución), es probable que estas mismas amenazas afecten al general de las especies y que bajo criterios de distribución (como el criterio B de la IUCN; Brooks et al. 2019), un mayor porcentaje de estas especies será considerado bajo algún nivel de amenaza.

Bajo la nueva propuesta taxonómica y con relación a los análisis espaciales, las especies *C. sp. nov. 2 "belmira"*, *C. barbarensis* comb. nov., *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. centralis* comb. nov. serían endémicas de Colombia, mientras *C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *C. sangay* endémicas de Ecuador. Dentro de las primeras, en Colombia, los páramos y bosques montanos donde habitan estas especies están expuestos a presiones antrópicas variadas: *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. barbarensis* comb. nov., se encuentran en zonas donde existe conflicto armado, tala ilegal para madera y minería ilegal; *C. sp. nov. 3 "chingaza"* y *C. obscurus*, se encuentran principalmente en zonas de expansión urbana, agricultura y minería legal; *C. centralis* comb. nov. presenta además de todas las anteriores, minería a gran escala (Galvis-Hernández & Ungar Ronderos, 2021). Dentro de las segundas, en Ecuador, los sistemas Templados y Altoandinos, donde habitan la mayoría de estas especies, son unos de los más diversos del país (>2000 m; Tirira, 2007) y especies como *C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *C. caniventer* habitan zonas con grandes impactos por expansión urbana, agricultura y minería legal (Kleemann et al., 2022). En la Cordillera Oriental del Perú, donde un gran porcentaje de endemismos ocurren en el bosque montano y donde habita *L. inca*, se mezclan con la distribución de esta especie actividades de impacto negativo para la biodiversidad como la agricultura y grandes zonas de alta

incidencia como la minería y deforestación (Bax et al., 2019). En Chile, la región del Bosque Templado Valdiviano, donde habita *R. raphanurus*, es una de las zonas con mayor número de endemismos de bosques lluviosos templados de Sudamérica y el panorama para su conservación es complejo. Por ejemplo, sus componentes costeros y andinos enfrentan diferentes historias de fragmentación por deforestación y de conservación, con el rango costero afectado en mayor medida por el avance de la deforestación hacia el sur e impactos de urbanización, y el rango andino con mayor porcentaje de conservación y conectividad (Smith-Ramírez, 2004). Por lo que esta especie enfrenta también amenazas de diversas índoles y espacialmente diferenciadas, siendo evaluada como Casi Amenazada (NT) en la más reciente categorización global de la especie (Martin, 2017).

En resumen, este orden, representado por 13 especies vivientes, se encuentra en zonas bajo la influencia de diversas actividades humanas de conocido impacto negativo, un panorama preocupante para su conservación, ya que, además, en el contexto del cambio climático, se predice que estas áreas sufrirán cambios ambientales altamente desfavorables (Cresso et al., 2020). Siendo un linaje único de marsupiales, es imprescindible identificar estrategias efectivas para su conservación a largo plazo ya que la extinción de estas especies, conllevaría la pérdida del único orden de mamíferos con representantes vivientes con una historia evolutiva ocurrida completamente en Sudamérica (Goin et al., 2016).

HISTORIA EVOLUTIVA EN LOS ANDES DEL NORTE

Los análisis biogeográficos DIVA aquí realizados sugieren una historia evolutiva para el género *Caenolestes* dominada por dispersiones, comparado a eventos de vicarianza o extinción (Figura 86). Además, con una notoria tendencia de sur a norte en la región conocida como Andes del Norte, abarcando desde la depresión de Huancabamba en Perú hacia el norte en Colombia y Venezuela. En este aspecto, existe una creciente evidencia respecto a la importancia y dominancia de los eventos de dispersión como los iniciadores primarios de eventos de especiación y aislamientos geográficos (Sanmartín et al., 2008; Smith et al., 2014). Basado en los análisis realizados en esta tesis, es probable que el ancestro común de *Caenolestes* haya dispersado desde alguna zona al sur de los Andes, usando este sistema como un corredor. A pesar de esto, y debido a las distribuciones disyuntas de los géneros separados por miles de kilómetros entre sí, establecer una zona de origen con certeza no es posible. Más aún, considerando que la especie recuperada como grupo hermano del grupo corona es el fósil *C. miocaenicus*, proveniente de la localidad de Gran Barranca del Mioceno Temprano de la Patagonia Argentina (Abello, 2007; Abello et al., 2021).

Diferentes análisis filogenéticos concuerdan en ubicar el origen del grupo corona de Paucituberculata entre el Mioceno Temprano a Medio (~20 a 15 Ma [millones de años antes del presente]) (Abello et al., 2018; Nilsson et al., 2010; Upham et al., 2019). Este contexto sitúa el origen del grupo en un continente suramericano muy diferente al actual a nivel geográfico, pero con la mayoría (8 de 12) de los ecosistemas actuales presentes en el continente, algunos como versiones tempranas y otros esencialmente como las actuales (Graham, 2011). Posteriormente, la aparición de

climas más fríos por cuenta de, por ejemplo, la conformación total de la corriente circumpolar Antártica y el aumento en actividad tectónica aumentando la velocidad del levantamiento de los Andes (Boschman, 2021; Goin et al., 2016; Pérez-Escobar et al., 2022), propició la conformación de los climas y ecosistemas alpinos como el páramo, que surge a final del Mioceno/Plioceno Temprano, entre 7-5 Ma (Graham, 2011).

La aparición de estos hábitats precede algunas de las divergencias estimadas dentro del género *Caenolestes*, como las de *C. caniventer* y *C. condorensis* recuperadas tan reciente como el Cuaternario, hace 693 mil años o la de *C. sangay* y *C. caniventer* + *C. condorensis* hace 4,34 Ma (Upham et al., 2019). Pero es de notar que la topología recuperada por estos autores difiere de la de esta tesis y ubica a *C. fuliginosus* como la especie más antiguamente originada dentro del grupo (13,6 Ma), seguida por *C. convelatus* (12,9 Ma). Aún así, estos tiempos de diversificación generales sitúan la evolución del grupo con la migración hacia el norte del levantamiento de los Andes hace 15 Ma y el posterior levantamiento de la Cordillera Oriental hace 5 Ma (Boschman, 2021; Gregory-Wodzicki, 2000; Pérez-Escobar et al., 2022) (Figura 87). En este contexto, junto con la topología filogenética recuperada aquí y los análisis de DIVA, la diversificación del género *Caenolestes* en un sentido sur-norte mediante eventos de dispersión, entre otros, presentaría un alto soporte. Las especies más australes de *Caenolestes*, recuperadas como el grupo hermano de las demás especies del género (i.e., *C. caniventer*, *C. sangay* y *C. condorensis*), coincidirían con la dispersión inicial durante el Mioceno Medio a tardío del ancestro común de *Caenolestes* a los Andes del Norte, ocupando desde entonces los hábitats alpinos en formación (Figura 87), posteriormente, dicho ancestro ocuparía nuevos hábitats hacia el norte dando origen a otros los linajes del género (e.g., clado *Convelatus* y *Fuliginosus*). Formaciones como la meseta Antioqueña, desde este periodo en adelante, dan cierto soporte a la aparición de la especie *C. sp. nov. 2* "belmira". Además, basado en este escenario, de 5 Ma en adelante, cuando se forman los hábitats alpinos donde estas especies encuentran su óptimo climático, es cuando ocurrirían las radiaciones hacia estos lugares, probablemente desde linajes ancestrales en la Cordillera Central entre Ecuador y Colombia (Figura 87).

Sin embargo, las historias evolutivas y especialmente aquellas en sistemas complejos como los Andes, obedecen a combinaciones de estos eventos de dispersión, vicarianza y extinción (Hibbard et al., 2018; Kattan et al., 2004; Skeels et al., 2023). En los Andes del Norte, lo que se ha llamado como conexión itinerante (*flickering connectivity*) ofrece un marco teórico robusto sobre el cual entender esta compleja historia (Flantua et al., 2019), especialmente en el contexto climático del Último Máximo Glacial (LGM, por sus siglas en inglés). Este evento, acontecido hace aproximadamente 21.000 años atrás, produjo grandes y rápidos cambios en la distribución de ecosistemas, especialmente en sistemas montañosos, por cuenta del avance y retroceso de los glaciares. Como se mencionó antes, en los Andes del Norte el ecosistema altoandino de páramos tuvo cambios en su distribución altitudinal de hasta 1200 m en tiempos interglaciales (Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000). Este movimiento en altura de

ecosistemas, junto con cambios en las temperaturas ambientales, provocaron que los límites geográficos a la dispersión de especies de alta montaña disminuyeran o desaparecieran momentáneamente, permitiendo el movimiento de especies entre áreas y promoviendo los patrones de especiación y endemismos observados hoy en los Andes del Norte (Kattan et al., 2004; Madriñán et al., 2013; Pérez-Escobar et al., 2022). Así, en tiempos de aumentos de temperatura, estas áreas volverían a estar aisladas, funcionando como islas (Quiroga-Carmona, 2023; Särkinen et al., 2012).

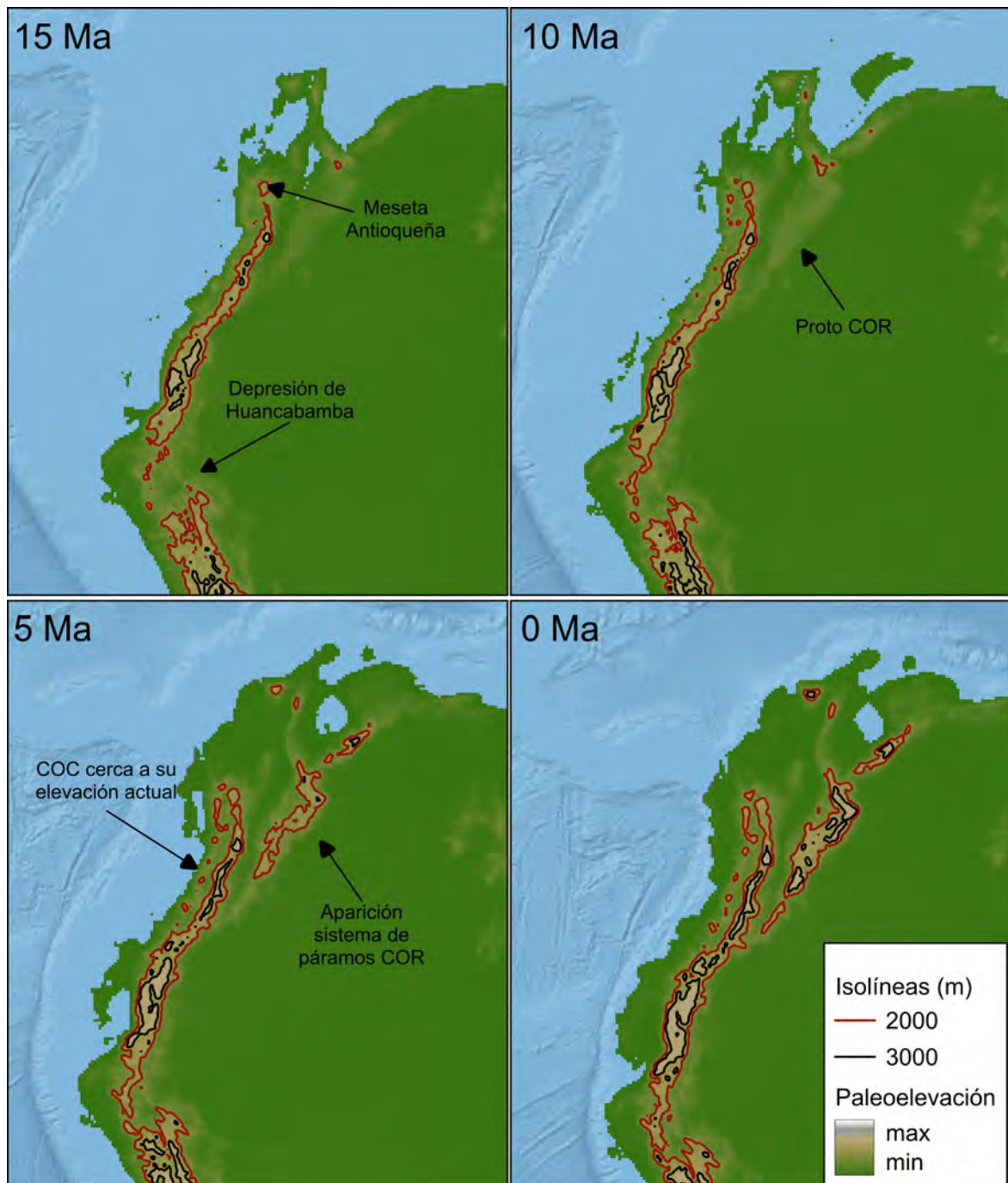


Figura 87. Paleoelevaciones de los Andes del Norte durante el Neogeno, mostrando intervalos entre 15 a 0 Ma e isolíneas demarcando elevaciones de 2000 y 3000 m para cada época y algunas referencias espaciales de referencia con relevancia para Paucituberculata vivientes. Abreviaturas: Cordillera Oriental (COR), Cordillera Occidental (COC). Paleoelevación basado en Boschman (2021).

La elevación de los Andes y su historia diferencial en los Andes del Norte donde este sistema es más complejo (Boschmann, 2021), el contexto climático de LGM induciendo la conexión-desconexión ecológica entre sistemas montañosos de los Andes (Flantua et al., 2019), junto con los resultados de modelado de nicho ecológico y climático, ofrecen un marco coherente de la historia evolutiva de este grupo, en que la limitante a la dispersión observada en modelos ecológicos en bajas elevaciones, presumiblemente por temperaturas, concentraría la radiación temprana del grupo al sur de los Andes del Norte y la Cordillera Central, donde elevaciones y climas alpinos se habrían desarrollado para el surgimiento de estos linajes. Posteriormente, la disminución de temperaturas durante eventos glaciales permitiría la dispersión de los linajes ancestrales desde el sur al norte en los Andes del Norte y entre diferentes ramas de los Andes, que caracterizaría la radiación más reciente del grupo. Esta conectividad itinerante ayuda a entender algunas de las relaciones filogenéticas poco esperadas como la de *C. obscurus* y *C. sp. nov. 3 "chingaza"*, cercanos geográficamente pero no filogenéticamente, o al contrario, la de *C. convelatus* y *C. barbarensis* comb. nov., cercanos filogenéticamente pero no geográficamente. Sin embargo, la historia de los géneros *Rhyncholestes* y *Lestoros* permanece incierta bajo el estado actual de conocimiento.

CONCLUSIONES

A nivel ecológico, las especies vivientes de Paucituberculata presentan afinidades ambientales específicas a los climas en los que habitan, pero dentro de estas particularidades, todas comparten una evidente limitante ecológica hacia elevaciones bajas de su entorno, lo cual es incluso cierto para *R. raphanurus*, única especie con idoneidad ecológica alta extraandina. Esta limitante ecológica está probablemente relacionada con limitantes de temperatura (McNab, 1978) que para especies de montaña se conoce pueden presentar mayores adaptaciones a temperaturas bajas que altas (Hoorn et al., 2018). Estas particularidades se recuperan también en el espacio climático del nicho, que apoyan a su vez la idea que las especies, dentro del ambiente andino que habitan, han ocupado climas particulares incluso dentro del género *Caenolestes*.

Debido a estas particularidades y la tendencia del grupo a ocupar climas específicos de los Andes, estas especies presentan distribuciones restringidas a pocas ecorregiones y, en general, sus distribuciones (tanto por registros como modeladas), presentan bajos porcentajes en superficie de conservación. Teniendo en cuenta esto y su evidente restricción ecológica hacia menores elevaciones, el escenario de cambio climático acelerado plantea un panorama crítico y negativo para estas especies, ya que se predicen condiciones desfavorables, especialmente para las especies más asociadas a elevaciones de páramo (Cresso et al., 2020).

Tomando en cuenta la exploración taxonómica y filogenética del anterior capítulo y lo encontrado en los análisis de nicho ecológico del presente capítulo, estos resultados ofrecen sustento extra a la propuesta taxonómica realizada. Por un lado, especies cercanas (por ejemplo, del grupo *Fuliginosus*) presentan separaciones de nicho tanto en el espacio climático como en el geográfico. Tal

es el caso de las formas *C. sp. nov. 1 "frontino"*, *C. sp. nov. 2 "belmira"* y *C. centralis comb. nov.*, que previamente fueron consideradas como una única especie, pero cuyas características morfológicas (capítulo I) y ecológicas (capítulo II) muestran una clara diferenciación. Por el otro, las marcadas particularidades que, por ejemplo, especies como *C. convelatus* y *C. obscurus* presentan, incluyendo dos núcleos de idoneidad climática y, particularmente, afinidades altas para elevaciones bajas de la Cordillera de los Andes. Además, las diferencias en la importancia de variables climáticas específicas de formas como *C. convelatus* y *C. barbarensis comb. nov.*, dan soporte a estas separaciones de formas previamente consideradas como una mismas especie. Todo esto podría ser evidencia de historias evolutivas particulares de cada linaje, que han resultado en nichos diferentes entre los taxa. El uso de modelamiento de nicho para informar divisiones o diferenciaciones taxonómicas y filogenéticas ha sido usado en una amplia gama de vertebrados (Mori et al., 2019; Raxworthy et al., 2007; Zhang et al., 2014), incluyendo marsupiales (Chemisquy et al., 2023) y en este trabajo, también, representan una fuente valiosa para soportar las conclusiones taxonómicas precedentes y discernir las particularidades ecológicas que caracteriza a cada taxón aquí descrito.

A nivel histórico, el origen del grupo corona no se pudo establecer mediante el método DIVA, pero estos análisis muestran una historia clara de radiaciones de sur a norte para el género *Caenolestes*, en que los eventos de dispersión, por sobre los de vicarianza, explican las distribuciones observadas. En este contexto y teniendo en cuenta las edades recuperadas por otros autores para las diferentes divergencias del género y sus especies, eventos paleoambientales desde el Mioceno Tardío (e.g., levantamiento Andino, climas más fríos) junto con eventos del Cuaternario (e.g., periodos itinerantes de glaciación), presentan un marco coherente para explicar y entender la evolución de este grupo, el cual, bajo la presente hipótesis, su historia habría estado caracterizada, en un principio, por una diversificación latitudinal al sur de los Andes del Norte y, a medida que nuevos hábitats se formaron (i.e., páramos y cordilleras del norte en Colombia y Venezuela) y se volvieron accesibles por cuenta de las conexiones itinerantes durante periodos interglaciares entre cordilleras (Flatua et al. 2019), radiaciones más recientes tuvieron lugar al extremo norte de los Andes, incluyendo dispersiones entre cordilleras. En este contexto, las barreras geográficas, como las bajas elevaciones de los cañones de ríos montanos recuperadas en el análisis de nicho ecológico, dan soporte a esta hipótesis y la discutida importancia de la temperatura en la evolución de estos organismos (Goin et al., 2016).

CAPÍTULO III: ADAPTACIONES DE LOS PAUCITUBERCULATA VIVIENTES

INTRODUCCIÓN

En el capítulo anterior, exploré la escala biogeográfica de la radiación evolutiva del grupo corona de Paucituberculata, para los componentes ecológicos contemporáneos e históricos basados en eventos. Al estudiar este tema, discutí la relevancia de la orogénesis andina, con especial énfasis en *Caenolestes* y en su historia evolutiva. Derivado de esto, y teniendo en cuenta las particularidades del nicho climático y ecológico encontradas, discutí la hipótesis de que en la radiación de este grupo el nicho fundamental encuentra su expresión física en las zonas frías y húmedas de los Andes y, para *R. raphanurus*, en una región extraandina con una clara limitante hacia elevaciones bajas, presumiblemente por cuenta de la temperatura y características climáticas de precipitación. Sin embargo, este nicho fundamental podría haber sido lo suficientemente amplio en el ancestro común del grupo corona, implicando que la radiación del grupo no obedecería a fuerzas de selección fuertes para los climas donde habita, si no que más bien, pudo haber sido mediada por la oportunidad de dispersión (e.g., a través de eventos climáticos), ocupándose nichos vacíos de los Andes (Martin et al., 2022b). Esto hace referencia a la teoría del nicho incompleto (*unfilling niche*), en que las especies tienen nichos realizados acotados respecto a su nicho fundamental (Guisan et al., 2014). Con esta premisa, en el presente capítulo exploro si existe evidencia de una radiación adaptativa (i.e., en contra de la hipótesis del nicho incompleto), conectando la hipótesis filogenética del primer capítulo con lo discutido respecto a caracteres ecológicos y biogeografía de las especies de Paucituberculata vivientes del segundo capítulo.

EVOLUCIÓN DE CARACTERES

Las hipótesis filogenéticas no solo ofrecen información sobre las relaciones de los taxa terminales, sino que también permiten explorar de manera explícita información sobre los nodos ancestrales mediante diferentes métodos de reconstrucción (Cunningham et al., 1998; Elliot & Mooers, 2014). Dentro de estos, los métodos estocásticos permiten, basados en información sobre los terminales, establecer la probabilidad de nodos ancestrales de presentar los diferentes estados observados en los terminales, siendo un método poderoso para recrear historias evolutivas de caracteres cualitativos a la vez que se da cuenta de la incertidumbre (Bollback, 2006; Huelsenbeck et al., 2003). De esta manera, es posible reconstruir la probabilidad para cada ancestro de dos o más especies respecto a una característica cualitativa, y así explorar su historia evolutiva en una filogenia de interés. Para este caso, considerando que la división entre los géneros puede ser tan antigua como el Mioceno Temprano (ca. 20 Ma) (Abello et al., 2018; Upham et al., 2019) en una extensión latitudinal de casi 6000 km (Pérez-Escobar et al., 2022), el método estocástico, que da cuenta de la incertidumbre, permite explorar historias evolutivas alternativas en este amplio rango temporal y físico.

MÉTODO COMPARATIVO Y MODELOS EVOLUTIVOS

El estudio de la evolución adaptativa permite entender los procesos que han influenciado la filogenia de uno o más grupos de seres vivos (Felsenstein, 2003; Hansen, 1997; Hansen et al., 2008). Uno de los métodos fundamentales para esto es el método comparativo que permite entender la evolución de caracteres cuantitativos o cualitativos en un contexto filogenético específico (Felsenstein, 1985, 2003). En este contexto, el estudio de la variación biológica por medio de análisis de varianza de una o más variables respecto a variables de agrupamiento de interés (e.g., ecológicas) mediante métodos comparativos como los contrastes independientes (Felsenstein, 198), ANOVA filogenético (Garland et al., 1993) o sus extensiones a datos de morfometría geométrica (Adams & Collyer, 2018), permiten conocer si diferencias estadísticas observadas son independientes de la cercanía filogenética.

En este sentido, y complementario a las pruebas de hipótesis nombradas anteriormente, comprender qué fracción de la variación proviene de una historia evolutiva común es relevante para el estudio de la evolución adaptativa. Por un lado, permite elucidar si similitudes (o diferencias) entre grupos de especies se explican mejor por el simple hecho de ser cercanos filogenéticamente o si, por el contrario, las similitudes (o diferencias) obedecen a otros procesos. Este componente de la información ha sido denominado como señal filogenética y permite comprender la magnitud en qué la variación observada es explicada por el hecho de una historia común entre especies o grupos de especies (Blomberg et al., 2003; Felsenstein, 1985) y, por lo tanto, en ausencia de dicha señal, estimar la posible relevancia de procesos adaptativos a través de la similitud (diferencia) de las especies.

Dentro de esta señal filogenética, no existe una única forma de comprender la variación observada, dado que las historias evolutivas de diferentes clados puede, como frecuentemente es el caso, haber sido influenciada por diferentes factores, ejerciendo presiones diferenciales, y por lo tanto, afectando los tiempos evolutivos de especiación, adaptación, entre otros (Butler & King, 2004; Cressler et al., 2015; Hansen et al., 2008). El método más común, pero en ocasiones poco realista, es el movimiento Browniano, en el que de generación en generación se modela una acumulación de variación aleatoria de dado carácter, bajo la premisa de asemejar la variación ocurrida debida a la deriva génica observada en la naturaleza, y en ausencia de presiones evolutivas (Felsenstein, 1985; Revell, 2010). Por otro lado, métodos alternos han sido propuestos como los modelos adaptativos de Ornstein-Uhlenbek en que, además de la acumulación progresiva de variación entre generaciones, se incluye una fuerza de atracción hacia óptimos evolutivos (i.e., estados observados en grupos de terminales) que simula fuerzas de selección natural acontecidas durante la historia de las especies (Butler & King, 2004). De esta manera, los métodos comparativos permiten ahondar en el tipo de variación observada de un grupo de terminales, controlando por su cercanía filogenética (historia común), para entender cómo y hasta que grado diferentes modelos de evolución explican los patrones observados en la actualidad, lo cual se extiende a características ecológicas, morfológicas, entre otras.

CARACTERES ECOLÓGICOS

Dentro del estudio de las adaptaciones en mamíferos vivos y fósiles, el tamaño corporal es quizás el de mayor importancia por su relación con variables ecológicas como tasas metabólicas, tipo de alimentación, entre otras (Damuth & MacFadden, 1990; McNab, 1971, 2008). Sus implicancias en la historia de vida de las especies ha sido ampliamente estudiado en mamíferos en general y en marsupiales específicamente (Fritz & Purvis, 2010; McNab, 1978), incluyendo estudios comparativos para Paucituberculata fósiles (Abello et al., 2018; Dumont et al., 2000; Engelman et al., 2017; Wilson et al., 2023).

En fósiles, sin datos para peso corporal, éste ha sido predicho a través de diferentes técnicas, incluyendo su estimación a través de la correlación observada entre medidas lineales y el peso corporal en especies vivientes (Damuth & MacFadden, 1990), en especial a través de medidas dentarias, debido a que estos elementos son los más comúnmente preservados en yacimientos fósiles (Goin et al., 2016). Por ejemplo, Dumont et al. (2000) utilizaron especies de marsupiales vivos, incluyendo Paucituberculata, para estimar la masa corporal a partir del área oclusal de los molares en una regresión lineal general para todas las especies; Gordon (2003) utilizó regresiones lineales y de cuadrados mínimos parciales de *Didelphimorphia* vivos para predecir el peso a partir de longitudes, anchos máximos y áreas de molares superiores e inferiores para especies de *Metatheria* del Cretáceo; Zimicz (2011) usó la base de datos de Gordon (2003) y regresiones de mínimos cuadrados para pesos y variables dentales para determinar el peso de marsupiales *Argyrolagidos* y su posible relación con limitaciones metabólicas para dieta; y finalmente Abello et al. (2018) utilizaron las ecuaciones en Gordon (2003) para estudiar la evolución adaptativa de Paucituberculata, con especial énfasis en el clado *Palaeothentoidea*, encontrando una alta disparidad en rangos de tamaño corporal para este grupo, comparado al grupo hermano *Caenolestoidea*, con representantes vivos. Estos trabajos son ejemplos de la relevancia del tamaño corporal y el frecuente uso de esta medida en estudios adaptativos y su relación con diferentes características ecológicas.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Como mencioné al inicio del capítulo, en los capítulos anteriores, primero exploré la variación morfológica del grupo proponiendo una taxonomía actualizada y una hipótesis filogenética; segundo analicé como las diferentes especies de Paucituberculata, independientemente de su cercanía filogenética o geográfica, presentan relaciones particulares respecto a su nicho, en el espacio climático y geográfico, y además, realicé una reconstrucción de los posibles eventos de dispersión que explican estas particularidades a una escala biogeográfica. En el presente capítulo, analizaré si estas particularidades y sus expresiones ecológicas (i.e., ambientes ocupados) obedece a posibles adaptaciones (i.e., escala evolutiva) de los Paucituberculata vivos en cuanto a los ambientes en que viven y han evolucionado, junto con las implicancias que estas tienen en su distribución y su eventual conservación.

La hipótesis que guiará este capítulo es: dada su historia evolutiva, las especies y géneros vivientes de Paucituberculata presentan diferencias en sus adaptaciones, singulares y relacionadas a los diferentes hábitats que han ocupado durante su evolución. Por lo tanto, se predice que las características morfológicas (e.g., forma, tamaño) y ecológicas (e.g., hábitats, climas) de los Paucituberculata vivientes han evolucionado independientemente en los tres géneros y dentro de sus especies, debido a su aislamiento geográfico.

MATERIALES Y MÉTODOS

VARIABLES ECOLÓGICAS

Debido a que el conocimiento de la ecología de las especies del grupo es poco y de carácter general (Patterson, 2015), para estudiar la historia adaptativa del grupo, lo primero es determinar características ecológicas que permitan probar hipótesis. En este contexto, utilicé las localidades de los ejemplares para derivar características ecológicas de clima y hábitat. Para clima, extraje los datos de temperatura media anual y precipitación total anual de cada localidad disponible para las especies (Apéndice II) usando las capas de WorldClim para clima a ~ 1 km² de resolución (Fick & Hijmans, 2017). A continuación, calculé el promedio por especie y dividí las observaciones en cuatro categorías discretas, que denominé aquí morfoclimas: frío-seco, temperaturas y precipitaciones menor o iguales a la media de los valores promedio para las especies de Paucituberculata; frío-húmedo, temperaturas menor o iguales y precipitaciones mayores a la media de los valores promedio; cálido-seco, temperaturas mayores y precipitaciones menores o iguales a la media de los valores promedio; y cálido-húmedo, temperaturas y precipitaciones mayores a la media de los valores promedio (Figura 88). Para hábitats, a partir de las mismas localidades extraje de la capa de hábitats globales de la IUCN v. 3 (Jung et al., 2020) las características de los ambientes que ocupan estas especies en cuanto a su estructura, que denominé ecomorfos: cerrado, hábitats de dosel cerrados de coberturas de bosque y arbustos; cerrado/abierto, hábitats mixtos incluyendo además de los anteriores, pasturas, rocas y desiertos (Figura 88). Para estas categorías, descarté los puntos que cayeron sobre coberturas artificiales (plantaciones, suelos de uso ganadero y urbanos) y lacustres.

Como primer paso en entender la significación de estos agrupamientos en un contexto filogenético, reconstruí los estados para las categorías de morfoclimas y ecomorfos para cada nodo del árbol de los Paucituberculata vivientes, utilizando el método de mapeo estocástico de caracteres (Huelsenbeck et al., 2003). Este método realiza un muestreo de las posibles reconstrucciones de historias evolutivas de dado carácter, a partir de sus probabilidades Bayesianas posteriores; esto es la probabilidad de dado carácter luego de tener en cuenta la filogenia (Revell, 2013). A diferencia de métodos de parsimonia mínima donde cada nodo ancestral presenta una única reconstrucción posible, los métodos de mapeo estocástico permiten identificar las probabilidades para cada categoría y ancestro en un contexto dado, permitiendo entender la incertidumbre de la distribución de dado carácter en la filogenia (Huelsenbeck et al., 2003). Junto a esto utilicé la reconstrucción probabilística

mediante máxima verosimilitud y reportando los intervalos de confianza del peso corporal de los diferentes nodos a partir de la masa corporal (como peso en gramos) de los taxa terminales (Revell, 2012).

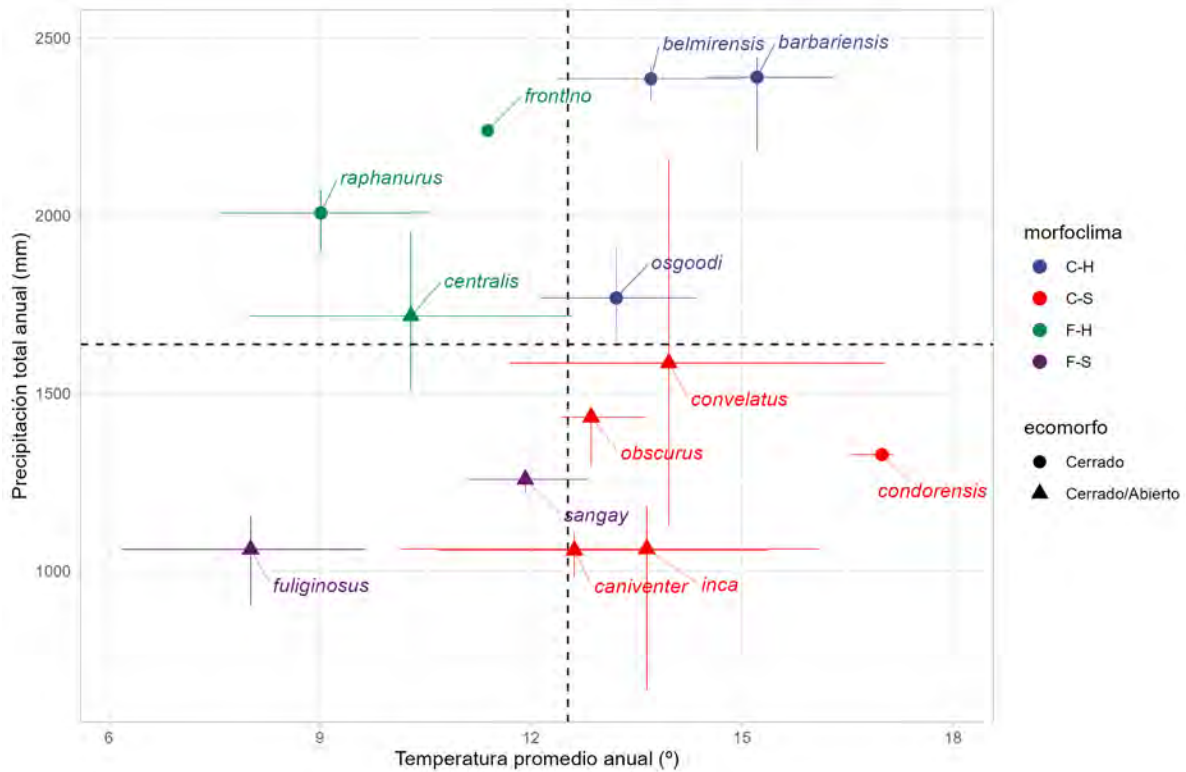


Figura 88. Gráfico de temperatura vs precipitación anual mostrando los valores promedios (círculos y triángulos) y desviación estándar (líneas perpendiculares) para las especies vivientes de Paucituberculata, diferenciando entre climas cálidos y fríos (línea punteada vertical) y húmedos y fríos (línea punteada horizontal) como también el tipo de hábitat que ocupan (forma del marcador). Los epítetos *raphanurus* e *inca* pertenecen a los géneros *Rhyncholestes* y *Lestoros*, respectivamente; y los demás a *Caenolestes*. Abreviaturas: C, Cálido; F, Frío; H, Húmedo; S, Seco. Ver texto para detalles.

MASA CORPORAL

En cuanto a la masa corporal, muchos de los especímenes revisados no cuentan con datos de peso en las etiquetas de museo, por ejemplo: *C. barborensis* comb. nov. cuenta con 41% de ejemplares sin datos de peso, *C. caniventer* con 77%, *C. centralis* comb. nov. con 46%, y *C. fuliginosus* con 87%. Para subsanar esto, utilicé un subconjunto de datos para ejemplares adultos para los cuales el peso corporal fue tomado como parte de estudios específicos (i.e., presentando una alta confiabilidad en esta medida) u holotipos recientemente publicados (*C. sangay* y *C. condorensis*) y para los cuales cuento con mediciones cráneodontarias; para *C. centralis* comb. nov. 46 ejemplares de la localidad La Martinica (González-Chávez et al., 2019), para *R. raphanurus* 60 ejemplares principalmente de la localidad La Picada (Patterson et al., 1989, 1990), para *C. sp. nov.* 2 "belmira" 5 ejemplares de su localidad tipo y 4 ejemplares para cada una de las especies *C. sangay* y *C. condorensis*, todas de sus localidades tipo (ver Capítulo I). Esto sumó un total de 119 ejemplares con

datos de peso considerados con bajo error de medición para los siguientes análisis. Una exploración previa de estos datos mostró, primero, que a nivel intraespecífico las medidas dentales son en general pobres predictores del peso para estas especies, y segundo, que las medidas que más se relacionan linealmente con el peso son específicas para cada taxa al igual que el grado de la relación (i.e., diferente pendiente por especie) (Figura 89).

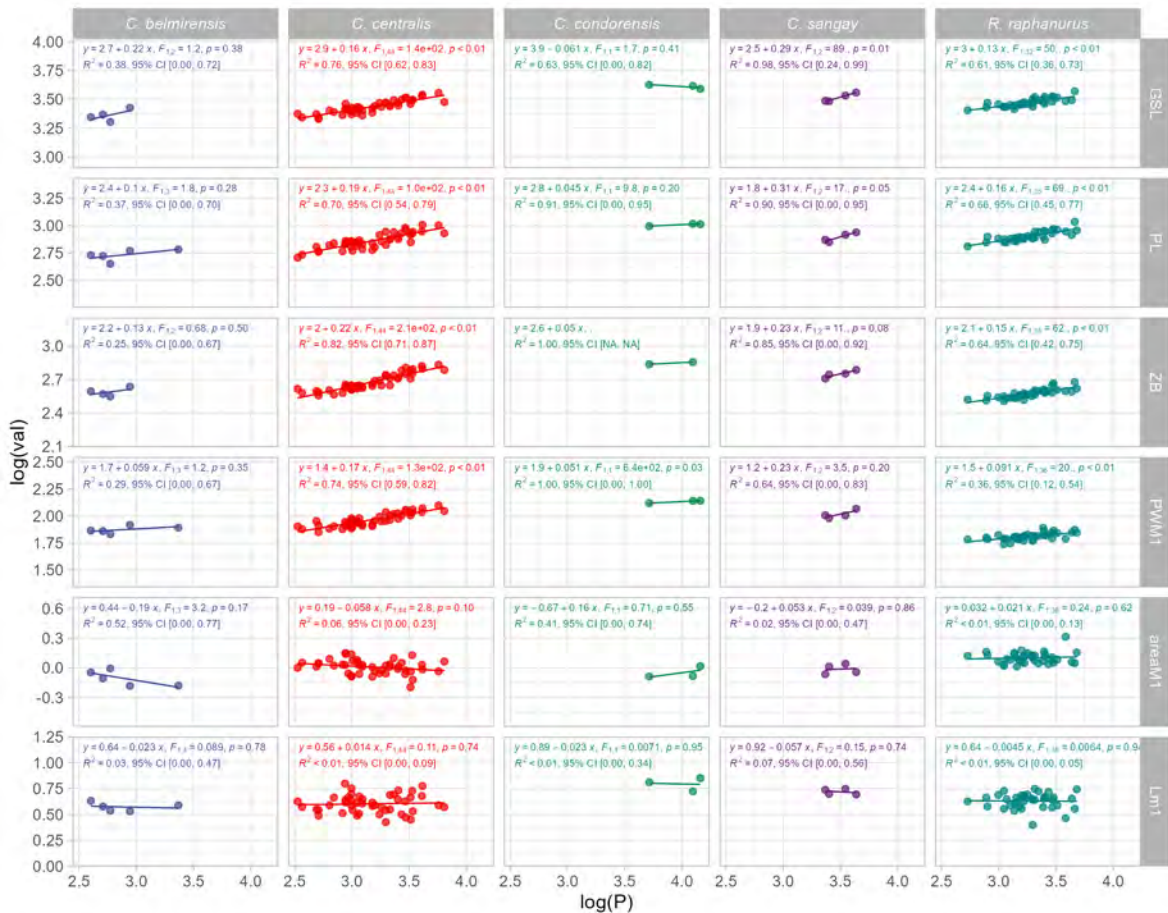


Figura 89. Regresiones lineales para logaritmo natural del peso en gramos (eje x) y variables cráneodentarias seleccionadas (eje y) para especies vivientes de Paucituberculata, mostrando en cada panel ecuación lineal, F de Fisher, p valor, R2 e intervalos de confianza al 95%. Definición de las variables en Capítulo I, areaM1 fue calculada como LM1/WM1.

Por esta razón, utilicé una esquema de modelos generalizados lineales mixtos (glmm) para estudiar la relación del peso y las diferentes variables morfométricas, incluyendo además de todas las medidas de ML, el área oclusal dental de M1, M3, m1 y m3 (dividiendo sus medidas de largo por el ancho) como variables de respuesta y usando la especie como efecto aleatorio. El esquema analítico consistió en probar todas las combinaciones posibles para 1 y 2 variables de respuesta; probar la normalidad en la distribución de los residuales mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y homogeneidad de varianza con la prueba de Lavene (Marsaglia et al., 2003), explorar dispersión de los residuales para detectar patrones en la distribución de los mismos y, finalmente, probar si el modelo sufría de singularidad (Fox et al., 2015). De esta manera, descarté modelos estadísticamente problemáticos y, con los restantes, para cada conjunto de modelos con 1 y 2 variables de respuesta,

utilicé el AICc para seleccionar los mejores modelos y explorar su precisión en la predicción de los datos de entrenamiento y la predicción para los datos totales. Para esto, presento para el conjunto de entrenamiento, el error observado como la proporción de la diferencia entre datos de entrenamiento y predicción de los mismos. Además, comparé los modelos respecto al R^2 condicional (varianza explicada por factores fijos y aleatorios) y marginal (varianza explicada por factores fijos) (Nakagawa & Schielzeth, 2013) y el cuadrado promedio del error (MSE) (G. A. Fox et al., 2015). Finalmente, con el modelo seleccionado predije los pesos para todos los individuos y utilicé el promedio por especie para los siguientes cálculos, incluido en el esquema descrito para morfometría lineal (ML).

SEÑAL FILOGENÉTICA

Para poder entender cualquier proceso adaptativo en un esquema filogenético comparativo, es importante conocer primero su señal filogenética, esto es, la similitud en uno o varios caracteres debido a ascendencia común (Felsenstein, 1985; Revell, 2010). De esta manera, luego de estimar qué porción de la variación observada proviene de una historia evolutiva común, es posible establecer hipótesis adaptativas ecológicas explícitas, teniendo en cuenta la no independencia filogenética (Blomberg & Garland Jr, 2002; Felsenstein, 1985). Para esto utilicé un esquema estadístico para disminuir la señal filogenética (detallado en la Figura 90) a partir de dos subconjuntos de datos: las 35 medidas morfométricas lineales cráneo dentales y peso corporal (ML) y las 4 configuraciones (vistas) para morfometría geométrica (MG) junto con la filogenia derivada del método de máxima verosimilitud, explicadas en el Capítulo I.

Para cada variable de ML estimé la señal filogenética mediante los índices de K de Blomberg y λ de Pagel y calculé si esta difiere estadísticamente ($p < 0,05$) de modelos nulos permutando los valores entre los terminales de manera aleatoria, es decir, si las especies cercanas son estadísticamente más similares que lo esperado por el azar (Blomberg et al., 2003; Pagel, 1999). Además, exploré visualmente la relación entre distancia filogenética y el estadístico I de Moran de las variables a través de correlogramas (Oden & Sokal, 1986). Finalmente, descarté las variables con señal filogenética significativa, para quedar con un conjunto de señal filogenética reducida (Figura 90).

Para cada configuración de MG, calculé la forma promedio por especie y estimé la señal filogenética mediante la generalización del índice de K de Blomberg (Adams, 2014). Además, grafiqué y comparé las observaciones por especie en el espacio bivariado de los primeros dos componentes para lo que se conoce como *Phylogenetic Principal Components Analysis* (PhyloPCA) (Revell, 2009) y *Phylogenetically Aligned Component Analysis* (PACA) (Collyer & Adams, 2021). El PhyloPCA es un método que calcula componentes principales (CP) en que la correlación filogenética es cero, mientras que de manera contrastante el PACA calcula componentes que maximizan la correlación filogenética, brindando un esquema comparativo donde con un mismo conjunto de datos se puede visualizar el ordenamiento al minimizar y maximizar la correlación filogenética respecto a variables de agrupamiento, al mismo tiempo que reduce la dimensionalidad (Collyer & Adams, 2021). De esta manera, la comparación de uno y otro permite establecer configuraciones que maximicen la

señal ecológica (i.e., reduzcan la señal filogenética). Finalmente, seleccioné las configuraciones con menor señal filogenética y que fueran más informativas para las agrupaciones (i.e., morfoclimas y ecomorfos) (Figura 90).

Con el conjunto de datos de peso, ML y MG habiendo sido filtrados para reducir la señal filogenética, procedí a realizar análisis de prueba de hipótesis y de modelos (Figura 90). Para esto sigo la línea propuesta por Butler & King (2004) para complementar estas vías de deducción. Por un lado, la prueba de hipótesis busca establecer lo que no es a partir de los datos: H_0 , las especies de cada agrupamiento no difieren estadísticamente (Figura 90). Por el otro, la prueba de modelos permite identificar la probabilidad de reconstrucciones explícitas a través de hipótesis evolutivas: las observaciones de los terminales corresponden a un único o varios óptimos adaptativos (Figura 90) (Butler & King, 2004; Cressler et al., 2015). De esta manera, además de establecer las diferencias entre observaciones (hay/no hay diferencias) se puede explorar el cómo (óptimos evolutivos).

PRUEBAS DE HIPÓTESIS

Para las pruebas de hipótesis, utilicé un esquema doble: por un lado, para ML y peso utilicé un ANOVA filogenético (ANOVA_f) en el que la no independencia entre observaciones de especies cercanas es tenida en cuenta, utilizando cada variable como predictora y los agrupamiento ecológicos (ecomorfos y morfoclimas) como variables de agrupamiento, luego realicé un MANOVA filogenético en el que combiné todas las variables y para cada agrupamiento (Garland et al., 1993); por otro lado, para MG utilicé los PhyloPCA y PACA arriba descritos para caracterizar la variación respecto a los agrupamientos y realicé un MANOVA filogenético con la forma promedio por especie como variable de predicción (Adams & Collyer, 2018). Para todos los análisis de hipótesis utilicé un valor de referencia de p valor $< 0,05$ para establecer diferencias significativas entre grupos.

MODELOS EVOLUTIVOS

Para las pruebas de ajuste de modelos, utilicé el modelo evolutivo conocido como Ornstein-Uhlenbeck (OU), que ha sido definido como un modelo evolutivo adaptativo bajo régimen de selección natural (Butler & King, 2004; Elliot & Mooers, 2014; Felsenstein, 1985; Hansen, 1997). En este modelo, los caracteres observados en los terminales son asociados con hipótesis biológicas basadas en información subsidiaria y que representan hipótesis de óptimos adaptativos, relativos a uno o más caracteres cuantitativos. De esta manera, los caracteres son ajustados a la filogenia mediante tres parámetros principales, un parámetro α que representa la fuerza de selección, 0 representando el caso especial donde no hay selección natural sobre el carácter y este varía de manera semialeatoria representando el comportamiento de movimiento Browniano antes descrito y valores mayores representando la fuerza de la selección. El segundo parámetro σ representa la intensidad de los cambios entre una generación a otra, con valores bajos manteniendo fluctuaciones bajas y altos permitiendo saltos grandes entre fenotipos de una generación y la siguiente. Finalmente, el parámetro θ representa los diferentes óptimos, tanto los observados (agrupaciones de terminales que coinciden

con hipótesis o regímenes establecidos *a priori*) y los estimados para cada uno de los óptimos ancestrales (Butler & King, 2004; Hansen, 1997). Para este caso, los agrupamientos de los terminales los varié según diferentes hipótesis (ver abajo) y contrasté para cada modelo, si el ajuste difiere estadísticamente de un modelo en ausencia de selección natural, mediante un test de relación de probabilidad (*likelihood ratio test*) y para comparar entre las diferentes hipótesis use el AIC (Butler & King, 2004).

Para estos modelos usé dos variables continuas para explorar adaptaciones entre los grupos, peso promedio y tamaño del centroide por especie. Para el tamaño del centroide, dado que no conté con datos de MG para la especie *C. sp. nov. 2 "belmira"* y al esta ser la especie más pequeña del grupo (ver Capítulo I), imputé a esta el valor de tamaño de centroide de *C. fuliginosus*, especie filogenéticamente cercana y de tamaño pequeño. Para estudiar modelos evolutivos utilicé cuatro hipótesis o regímenes (Figura 91). La primera es una hipótesis neutra donde la evolución de los caracteres no está bajo régimen selectivo normalmente conocida como movimiento Browniano y que para los modelos de Ornstein-Uhlenbeck es un caso especial donde $\alpha = 0$ (OU-N). La segunda y tercera son hipótesis que llamo taxonómicas, donde para la segunda (OU-T1) utilicé los géneros como regímenes evolutivos y picos adaptativos para los caracteres utilizados, permitiendo a las ramas ancestrales tener un valor diferente; y para la tercera (OU-T2), además de los géneros, incluyo regímenes diferentes para el clado conteniendo a *C. sangay*, *C. caniventer* y *C. condorensis* (grupo *Caniventer* de ahora en más) por un lado y al clado conteniendo a *C. barbarensis* comb. nov. y *C. convelatus* (grupo *Convelatus* de ahora en más) por el otro. Es decir, para estos dos últimos utilicé tres y cinco óptimos adaptativos, respectivamente, como hipótesis. Finalmente, utilizando la reconstrucción estocástica de climas, establecí una hipótesis que llamo ecológica (OU-E) donde para cada clado utilicé el parámetro climático común como hipótesis de régimen adaptativo, de la siguiente forma: para el clado conteniendo a *L. inca* y *R. raphanurus* un régimen de clima húmedo, para el grupo *Caniventer* un clima seco, para el grupo *Convelatus* y todas las demás especies de *Caenolestes* excepto *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. centralis* comb. nov., un clima cálido y, finalmente, para *C. sp. nov. 1 "frontino"* y *C. centralis* comb. nov. un clima frío (ver resultados y Figura 92 para detalles).

Con estas dos aproximaciones, la intención es primero determinar si los agrupamientos ecológicos de especies presentan diferencias estadísticas en las dimensiones lineales y de forma (ML y MG) y por el otro determinar si las diferencias son mejor explicadas por una evolución de tipo neutral (MB) o adaptativa (OU). Todos los análisis fueron realizados en R v. 4.3.1 (R Core Team, 2022) mediante la interfaz gráfica Rstudio v. 2023.06.1 (RStudio Team, 2020) mediante los siguientes paquetes: AICcmodavg (Mazerolle, 2023), adephylo (Jombart & Dray, 2010), ape (Paradis & Schliep, 2019), car (J. Fox & Weisberg, 2019), geiger (Harmon et al., 2008; Pennell et al., 2014), geomorph (Adams et al., 2022), glmmTMB (Brooks et al., 2017), ouch (King & Butler, 2023), phytools (Revell, 2012), phylobase (Hackathon & et. al., 2020), phylosignal (Keck et al., 2016), performance (Lüdecke et al., 2021), DHARMA (Hartig, 2022) y RRPP (Collyer & Adams, 2023).

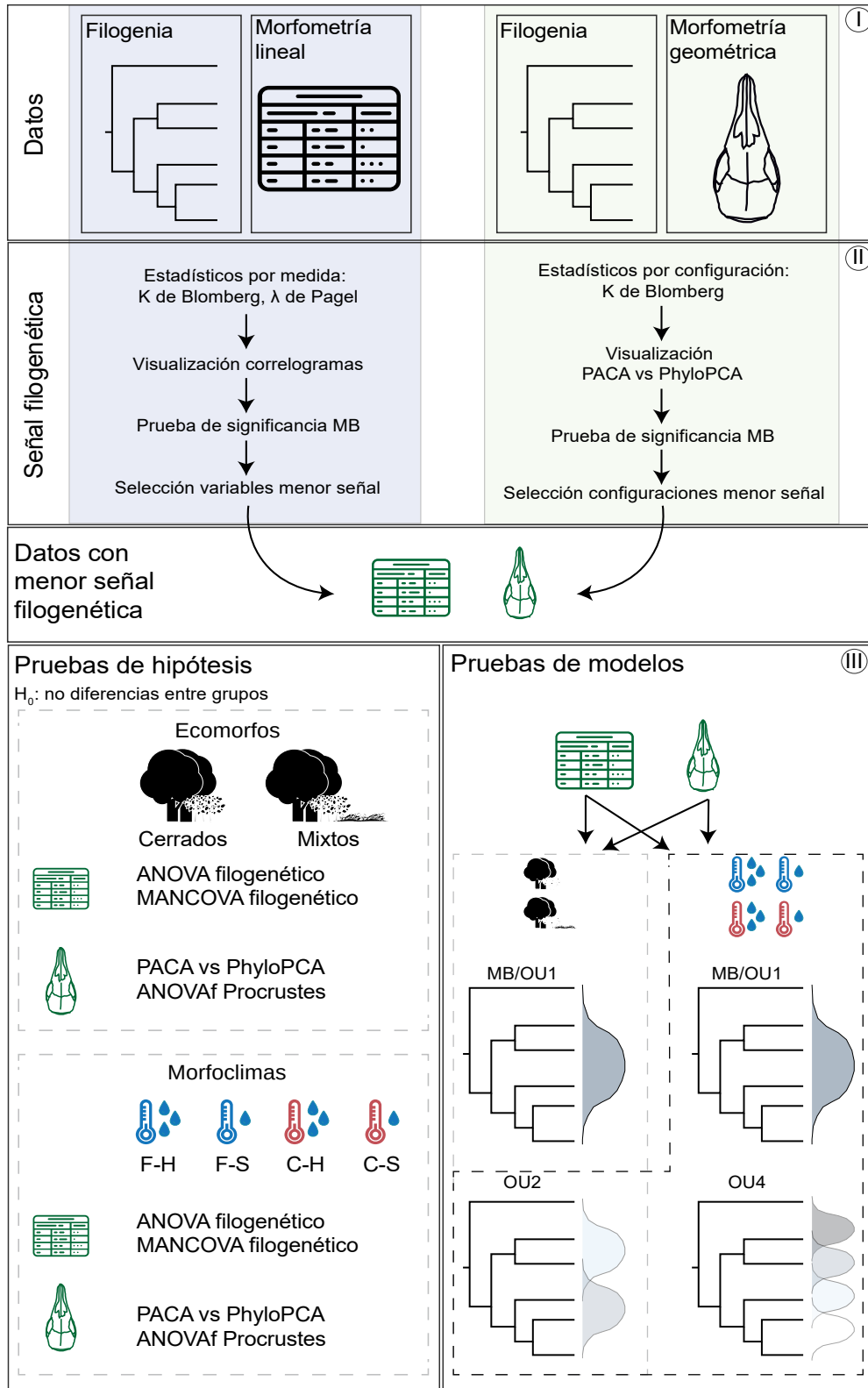


Figura 90. Flujo de análisis para estudiar la señal ecológica de datos morfométricos lineales y geométricos en la filogenia de los Paucituberculata vivientes (I) en un esquema de prueba de hipótesis y prueba de modelos. Los primeros pasos consisten en estimar y explorar la señal filogenética uni y multivariada para reducirla a través de selección de subconjuntos de datos (II). Posteriormente, mediante pruebas de hipótesis se analizan las diferencias estadísticas entre variables de agrupamiento de la ecología de las especies para ambos conjuntos de datos y se prueban diferentes modelos de evolución para los mismos (III). Ver texto para detalles y abreviaturas.

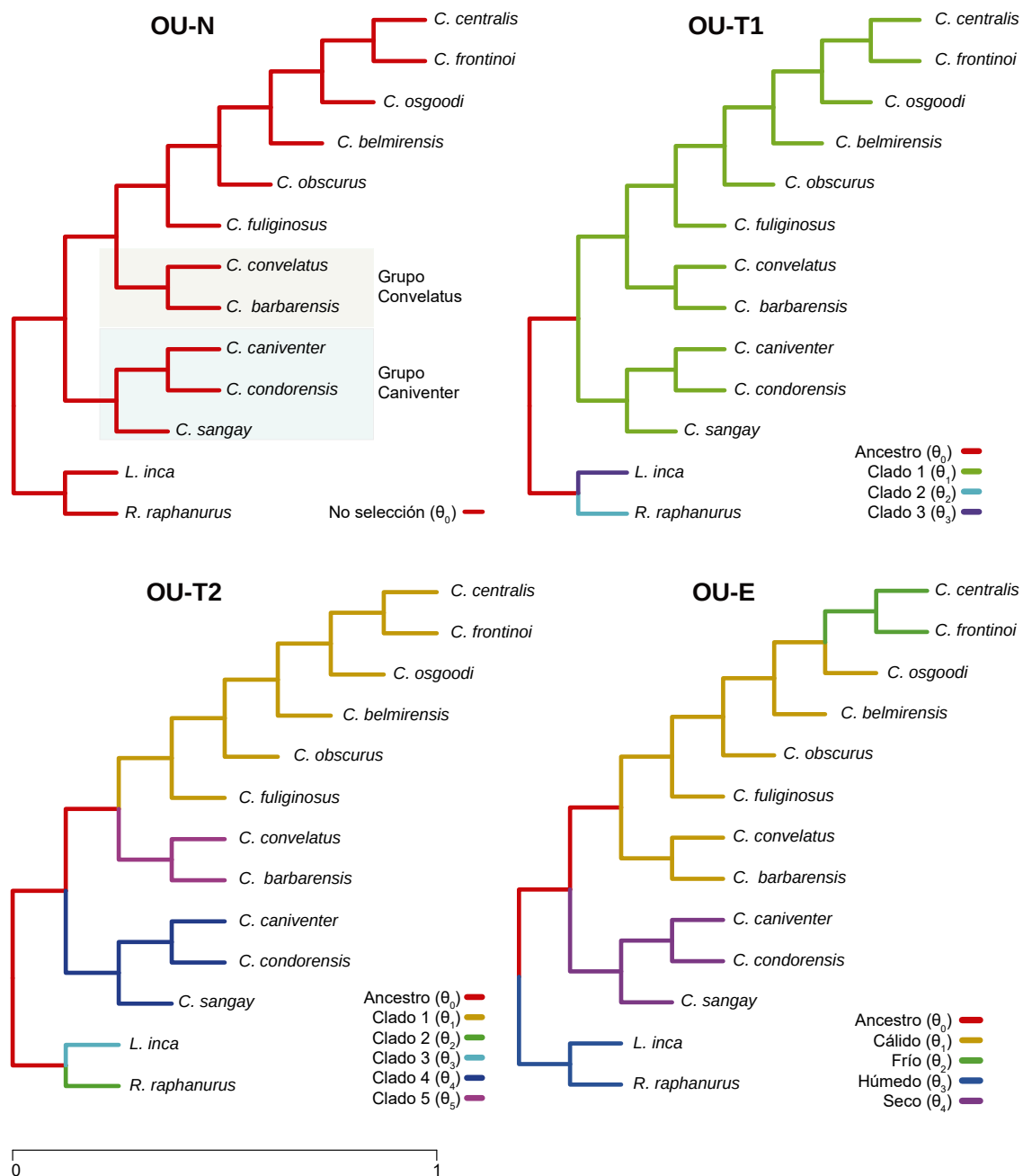


Figura 91. Hipótesis evolutivas adaptativas para las especies vivientes de Paucituberculata para modelos de Ornstein-Uhlenbeck (OU) basado en modelos de: ausencia de selección natural (OU-N), tres óptimos evolutivos según taxonomía a nivel de género (OU-T1), cinco óptimos según clasificaciones intra género (OU-T2), cuatro óptimos según particularidades ecológicas compartidas. Barra abajo a la izquierda representa el tiempo inicial (0) y final (1) para la generación de los modelos. Los colores corresponden a diferentes hipótesis de óptimos adaptativos (θ). Ver texto para detalles.

RESULTADOS

VARIABLES ECOLÓGICAS

La reconstrucción mediante métodos estocásticos de la evolución de los caracteres ecológicos aquí considerados muestran en general probabilidades equivalentes para cada categoría dentro de los ecomorfos y morfoclimas en los nodos más ancestrales. Por un lado, para los tipos de hábitats basados en vegetación (ecomorfos), se reconstruyó una probabilidad similar para hábitats cerrados y mixtos para todos los nodos ancestrales, favoreciendo ligeramente hábitats mixtos en nodos más ancestrales y hábitats cerrados para nodos más recientes, del género *Caenolestes* (Figura 92). Por otro lado, para tipos de climas (morfoclimas), los nodos más basales de cada clado presentaron probabilidades proporcionales para cada categoría, con diferencias solamente en nodos recientes y más cercanos a los terminales: para el ancestro común más reciente (ACMR) de *Rhyncholestes* y *Lestoros*, se reconstruyó una mayor probabilidad de climas húmedos; para el ACMR del grupo *Caniventer* (conteniendo a *C. sangay*, *C. caniventer* y *C. condorensis*), se reconstruyó una probabilidad alta para climas secos tanto cálidos como húmedos, seguida de hábitats cálidos y seco para el ACMR de *C. caniventer* y *C. condorensis*; para el ACMR del grupo *Convelatus* (conteniendo a *C. convelatus* y *C. barborensis* comb. nov.) se reconstruyó una gran probabilidad de climas cálidos, tanto fríos como secos; para el ACMR de las demás especies de *Caenolestes*, se reconstruyeron probabilidades proporcionales para cada categoría, pero a medida que se avanza hacia nodos más recientes, predominan altas probabilidades para climas húmedos, los cuales en un inicio se dividen proporcionalmente entre cálidos y fríos, reconstruyéndose mayor probabilidad de climas fríos y húmedos hacia nodos más recientes (Figura 92).

MASA CORPORAL

Para modelos con una sola variable predictora de ML, de los 38 modelos ajustados 23 cumplieron con el supuesto de normalidad en la distribución de los residuales y no presentaron valores anormales. Sin embargo, 14 modelos presentaron para al menos un cuartil, una desviación mayor que la esperada en sus residuales. De los 19 modelos que cumplieron todos los supuestos, los dos modelos con menor valor de AICc fueron para LMC y APM1, de los cuales el R^2 marginal fue mayor para LMC pero el R^2 condicional fue mayor para APM1 (Tabla 21). Respecto a los modelos con dos variables predictoras de ML, de las 706 posibilidades de combinaciones diferentes, 502 modelos cumplieron el supuesto de normalidad en la distribución de los residuales y no presentaron valores anormales. Sin embargo, 238 modelos presentaron para al menos un cuartil, una desviación mayor que la esperada para sus residuales. De los 264 modelos que cumplieron con todos los supuestos, los dos modelos con menor valor de AICc fueron para LCI + AMm3 y AC + LP, para los cuales el R^2 condicional fue similar, pero el marginal fue considerablemente mayor en el segundo (Tabla 21). Para este subconjunto de los cuatro mejores modelos, el MSE varió entre 11,68 hasta 20,53, siendo menor para modelos con dos variables que para una variable de respuesta (Tabla 21).

Basado en estos resultados, el modelo con la fórmula $P \sim AC + LP$ como variables predictoras es el que mejor se ajusta a los datos y por lo tanto es el que uso para predecir el peso corporal en el restante de las especies y para los análisis subsiguientes.

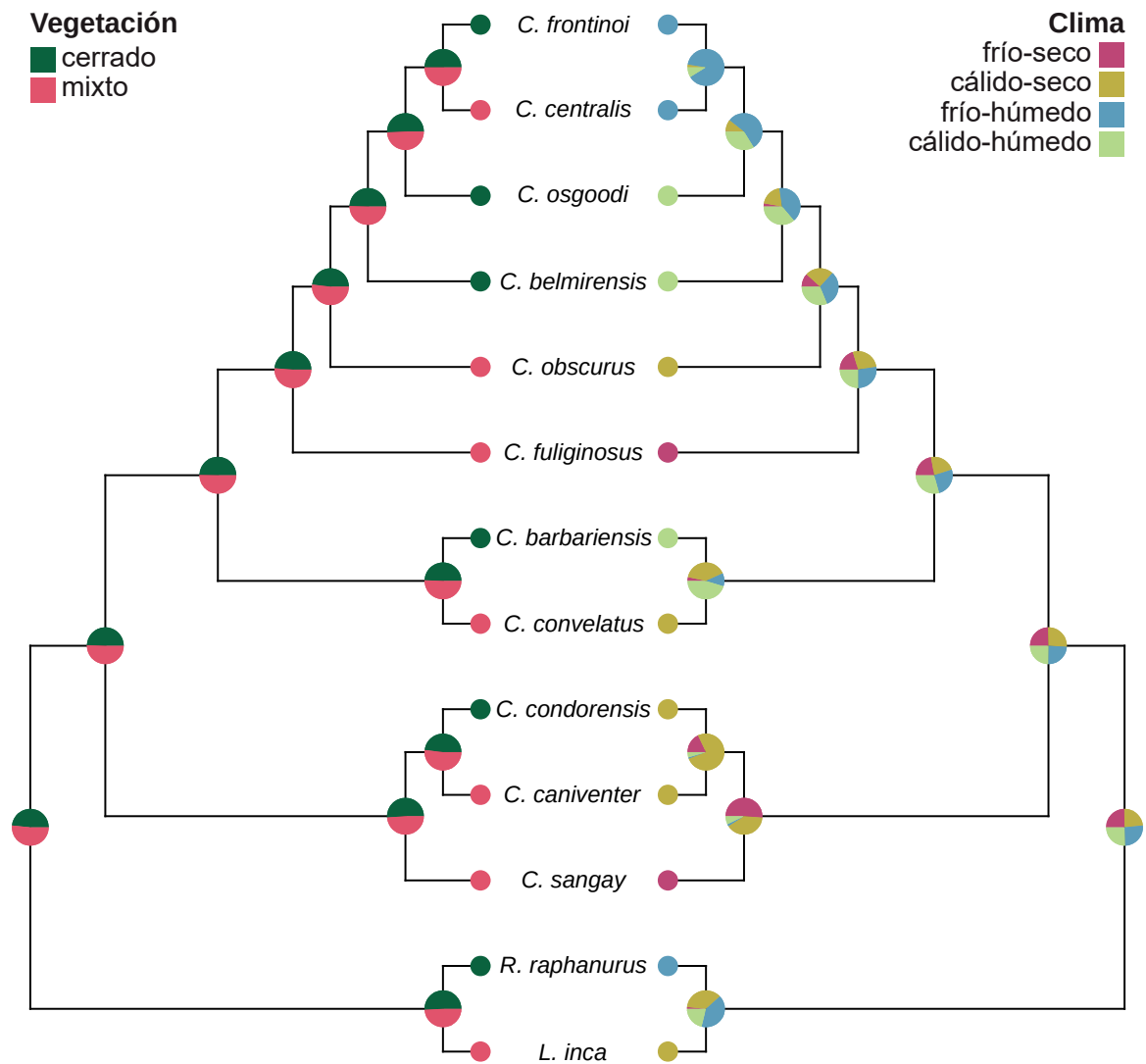


Figura 92. Reconstrucción estocástica para las características ecológicas de ecomorfos (izquierda) y morfoclimas (derecha) para las especies vivientes de Paucituberculata. Las áreas de cada gráfico en los nodos corresponden con la probabilidad para cada clase de morfoclima y ecomorfo.

Tabla 21. Mejores 5 modelos lineales mixtos generalizados para combinaciones de una y dos variables predictoras sobre la variable peso en gramos (P) y usando especie como efecto aleatorio. Abreviaturas: número de parámetros (K), criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), delta AICc ($\Delta AICc$), logaritmo de la verosimilitud del modelo (logLik), estadístico de la prueba de distribución normal para residuales de los modelos Kolmogorov-Smirnov ($Ks_{estadístico}$). Ver **Morfometría lineal y geométrica** para definición de variables.

Modelos	K	AICc	$\Delta AICc$	logLik	$R^2_{condicional}$	$R^2_{marginal}$	$Ks_{estadístico}$	p
Modelos con una variable								
P ~ LMC	5	517,9	0	-253,6	0,95	0,94	0,10	0,27
P ~ APM1	5	582	64,1	-285,6	0,98	0,68	0,10	0,32
P ~ APP3	5	601,5	83,6	-295,4	0,98	0,60	0,10	0,32
P ~ ACA	5	630,8	112,9	-310,1	0,95	0,20	0,10	0,32
P ~ dp2,m4	5	655,1	137,2	-322,2	0,92	0,21	0,09	0,36
Modelos con dos variables								
P ~ LCI + MHm3	6	495,3	0	-241,1	0,97	0,53	0,10	0,31
P ~ AC + LP	6	496	0,7	-241,5	0,96	0,87	0,11	0,24
P ~ LMC + AMm3	6	501,4	6,1	-244,2	0,98	0,51	0,10	0,27
P ~ LCI + GMm3	6	504,6	9,3	-245,8	0,95	0,94	0,10	0,31
P ~ LMC + LCI	6	506,4	11,1	-246,7	0,95	0,93	0,10	0,34

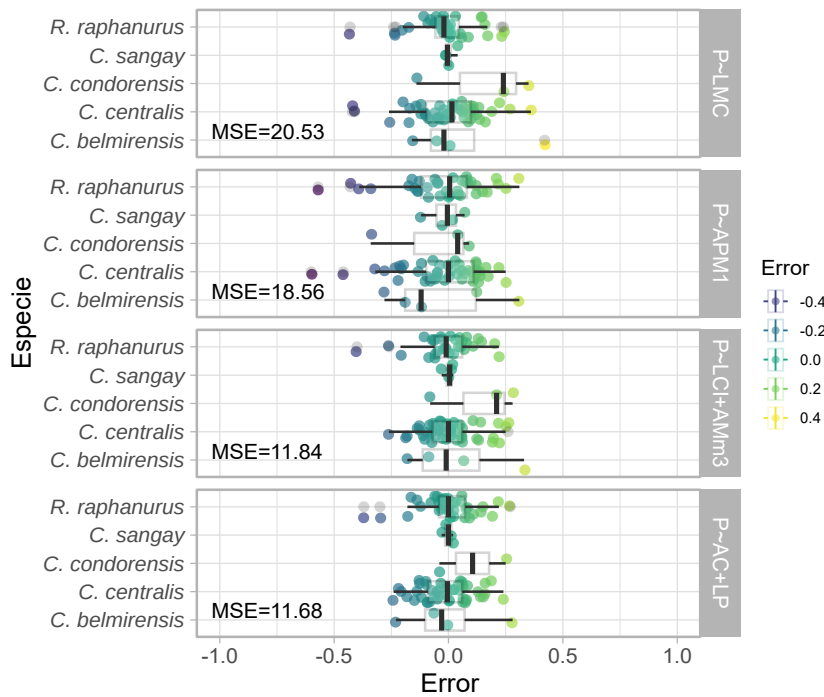


Figura 93. Variación y promedio del error entre medidas de peso observadas y calculadas a través de modelos lineales mixtos (fórmulas a la derecha de los paneles) con las especies como efectos aleatorios, mostrando el cuadrado promedio del error (MSE) para cada uno.

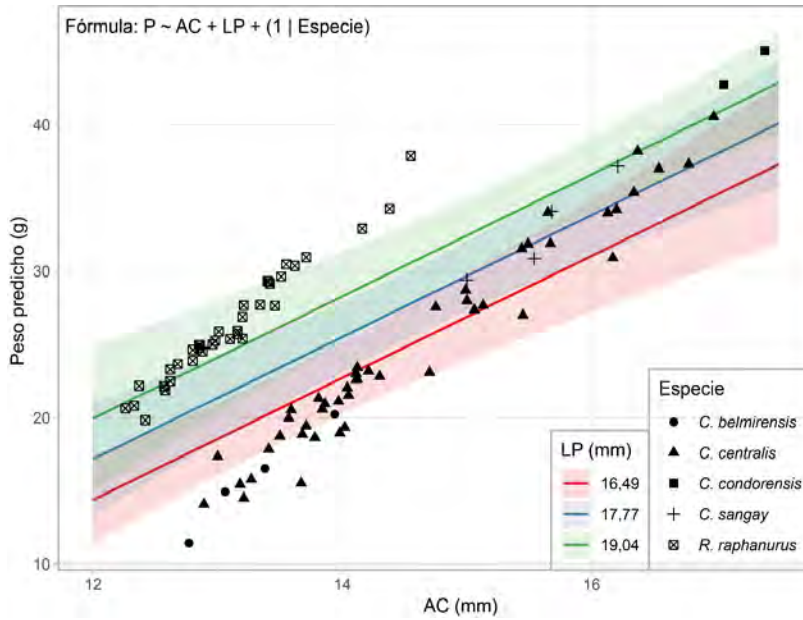


Figura 94. Predicciones promedio totales (líneas y áreas sombreadas) para el modelo lineal generalizado con efectos aleatorios (fórmula) para valores de ancho cigomático (AC; eje x) y peso predicho (P; eje y) para diferentes clases de intervalos de largo palatino (LP; líneas y colores), mostrando la distribución de las especies en el espacio bivariado.

El modelo seleccionado ($\sigma^2=5,51$; $AICc=495,1$; $\logLik=-241,5$) mostró una relación positiva entre el peso y las variables predictoras donde por cada unidad en milímetros de aumento en AC, el peso aumentó 4,16 g ($EE=0,62$; $Z_{Wald}=6,66$; $p<0,001$; $IC_{95\%} = \{1,06; 3,30\}$) (Tabla 22). De manera similar pero en menor proporción para la otra variable predictor, por cada unidad en milímetros de aumento en LP, el peso aumentó 2,18 g ($EE=0,55$; $Z_{Wald}=3,90$; $p<0,001$; $IC_{95\%} = \{2,91; 5,41\}$) (Tabla 22). La inclusión de AC y PL, además, permitió separar niveles a los que combinaciones de estos predictores predicen el peso. Por ejemplo, para valores mínimos de AC y máximos LP (i.e., especies de cráneo angosto y rostros alargados como *R. raphanurus*) el peso predicho es ~5 g mayor que para valores mínimos de ambas medidas (i.e., cráneos angostos y cortos como algunos *Caenolestes*), y de manera similar para valores medios y altos de cada variable de respuesta (Figura 94). La varianza del factor aleatorio especie fue alta con un valor de 4,93 ($DE=2,23$) y el porcentaje de la variación explicada por este factor fue del 8,8%, mientras que los factores fijos explicaron el 87,1% ($R^2_{condicional}=0,96$; $R^2_{marginal}=0,87$).

Tabla 22. Resultados para el modelo lineal mixto generalizado para la variable de interés peso (g) y las variables predictoras ancho cigomático (AC) y largo palatino (LP) incluyendo algunos parámetros del modelo: grados de libertad (GL) y niveles para el efecto aleatorio especie ($N_{especie}$) y el total de observaciones ($N_{observaciones}$).

Parámetro	Estimativo	Error estándar	Z_{Wald}	p
Intercepto	-71,55	5,26	-13,6	<0,001
AC	4,16	0,62	6,66	<0,001
LP	2,18	0,55	3,9	<0,001
Otros parámetros				
GL _{residual}	86			
$N_{especies}$	5	$N_{observaciones}$	92	

Respecto a los pesos corporales predichos estos variaron entre 15,4 g para *C. sp. nov. 2* "belmira" hasta 44,16 g para *C. condorensis*. La reconstrucción del peso en la filogenia resultó en una reconstrucción de tamaño ancestral medio para el ancestro común del grupo corona, mientras que para el clado *Caenolestes* el peso corporal reconstruido es relativamente alto, junto a los nodos ancestrales del clado conteniendo a *C. sangay*, *C. caniventer* y *C. condorensis* por un lado, y a *C. convelatus* y *C. barbarentis* comb. nov. por el otro (Figura 95). Posterior a este nodo, una reducción notoria en peso corporal es reconstruida para el ancestro común de *C. fuliginosus* y todos los demás *Caenolestes* (Figura 95). La mayor diferencia entre pesos predichos y los reportados en etiquetas se dio para *C. caniventer* y *C. convelatus* con ~13 y ~12 g de diferencia promedio, respectivamente, ambos hacia un menor peso promedio predicho que el derivado de etiquetas.

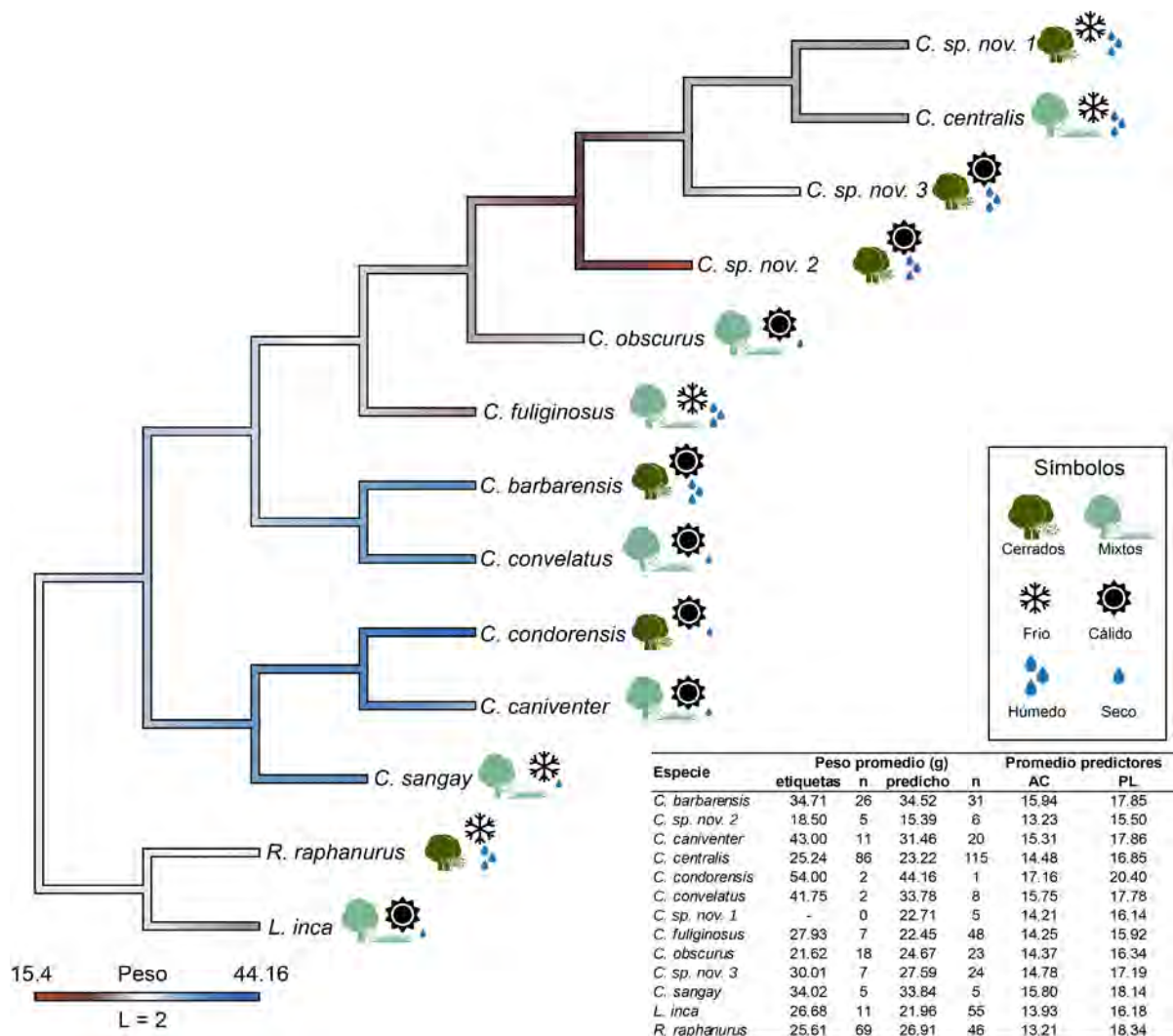


Figura 95. Reconstrucción filogenética del peso corporal bajo movimiento Browniano para las especies vivientes de Paucituberculata. La barra abajo a la izquierda muestra la clave de colores para los pesos corporales y su largo total (L) representa pasos por parsimonia máxima. La tabla muestra el promedio por especie para los pesos de datos de etiquetas y predichos a través de modelos lineales mixtos con sus respectivos n y las medidas promedio para ancho cigomático (AC) y largo del paladar (PL) usadas como predictoras en los modelos. Ver texto para detalles de los símbolos.

SEÑAL FILOGENÉTICA

Para los datos continuos univariados (ML y peso), se detectó poca señal filogenética para el conjunto de datos usados, con valores bajos para todas las medidas excepto la constricción orbital posterior (COP) y los anchos del primer molar inferior (Am1) y primer molar superior (AM1) (Tabla 23). Sin embargo, dicha señal fue significativa solamente para COP y para el índice K. Para todas las variables, el índice K fue mayor que el λ (Tabla 23).

Tabla 23. Señal filogenética para promedios de medidas creaneodentarias y peso de las especies vivientes de Paucituberculata, calculada mediante los estadísticos K de Blomberg y λ de Pagel y sus respectivos p valores. Se presentan ordenadas de mayor a menor respecto al estadístico K.

Variable	K _{Blomberg}	p	λ _{Pagel}	p	Variable	K _{Blomberg}	p	λ _{Pagel}	p
COP	0,9	0,02	0,62	0,09	M1-M3	0,34	0,77	0	1
Am1	0,66	0,09	0,39	0,38	LM3	0,34	0,8	0	1
AM1	0,55	0,17	0,23	0,59	AAC	0,33	0,88	0	1
ACA	0,49	0,26	0	1	APC	0,33	0,81	0	1
p3-m4	0,42	0,47	0	1	ACI	0,33	0,83	0	1
APP3	0,41	0,51	0	1	AMm3	0,33	0,87	0	1
dp2-m4	0,39	0,56	0	1	P3-M3	0,33	0,83	0	1
AM3	0,38	0,6	0	1	LNA	0,33	0,88	0	1
APM3	0,38	0,61	0	1	ACC	0,33	0,87	0	1
dP1-M4	0,38	0,62	0	1	m1-m4	0,32	0,84	0	1
APM1	0,37	0,65	0	1	DBA	0,32	0,87	0	1
M1-M4	0,37	0,64	0	1	LCI	0,32	0,9	0	1
dP1-M3	0,36	0,69	0	1	LMC	0,31	0,92	0	1
P3-M4	0,36	0,68	0	1	Peso	0,3	0,95	0	1
AMp3	0,35	0,74	0	1	Lm1	0,3	0,95	0	1
dp2-m3	0,35	0,75	0	1	GMm3	0,29	0,95	0	1
LPA	0,35	0,77	0	1	m1-m3	0,29	0,97	0	1
p3-m3	0,34	0,75	0	1	LM1	0,28	0,97	0	1

Para estas variables y el peso, por su importancia ecológica, la exploración de los correlogramas reveló patrones diferentes entre estas. Por ejemplo, para AM1 y Am1 una correlación positiva se dio entre especies a distancias filogenéticas bajas a intermedias, siendo para ambas significativa solo a distancias intermedias y con Am1 mostrando además una correlación negativa entre especies lejanas (Figura 96). En general, los correlogramas para estas medidas implica que especies de un mismo grupo (baja distancia filogenética) tienden a presentar anchos de molares similares, tanto inferiores como superiores, comparado con, por ejemplo, los diferentes géneros (mayor distancia filogenética), en que tienden a presentar tamaños dentales dispares. El amplio rango

del intervalo de confianza AM1 es probable que esté relacionado con las especies como *C. obscurus*, con un molar marcadamente más angosto que las demás especies (ver Capítulo I). Para COP, solamente especies cercanas presentaron una correlación positiva y significativa, lo que implica que la magnitud de compresión postorbital tiende a ser similar entre especies de un mismo grupo. Para peso y a diferencia de lo anterior, la correlación fue negativa para especies cercanas filogenéticamente, aumentando hacia valores positivos paulatinamente para especies más lejanas, aunque dicha correlación no fue significativa en ningún rango de valores de distancias filogenéticas (Figura 96).

Para morfometría geométrica, la especie *C. sp. nov. 2 "belmira"* no pudo ser incluida ya que para esta no se obtuvieron fotos para este método. Para las demás especies, los valores observados de señal filogenética (K_{mult}) fueron medios, ligeramente por encima de los valores más frecuentemente encontrados para configuraciones generadas al azar, variando entre máximo $K_{\text{mult}}=0,595$ para vista lateral de cráneo y mínimo $K_{\text{mult}}=0,478$ para vista lateral de la mandíbula, siendo solamente significativo para la vista de cráneo lateral (Figura 97).

Respecto a los análisis de PhyloPCA y PACA, y en línea con los análisis de señal filogenética para estas vistas (Figura 98 y Figura 99), la vista lateral y la dorsal fueron las que presentaron mayor estructura filogenética, incluso para el método de PhyloPCA, difiriendo principalmente en la posición de *C. caniventer* y *C. sangay* respecto a los demás *Caenolestes* y en la de *L. inca*. Las demás vistas difirieron notoriamente entre la dispersión de las especies entre ambos métodos. La clasificación por ecomorfos, relativos al tipo de vegetación, no generó agrupamientos visibles, por lo que los siguientes resultados hacen referencia a morfoclimas, relativo a temperatura y humedad. El porcentaje de variación explicada por los diferentes métodos fue relativamente alto, con los primeros dos componentes sumando entre 62,5% y 79,4% para PhyloPCA y entre 94,8% y 97,24% para PACA (Tabla 24).

Tabla 24. Porcentajes de varianza explicada por los primeros dos componentes para los análisis de PhyloPCA y PACA para cuatro vistas de cráneo y mandíbula de especies vivientes de Paucituberculata. Ver texto para detalles.

Vista	PhyloPCA		PACA	
	Comp1	Comp2	Comp1	Comp2
Cráneo dorsal	59,71	19,69	87,91	8,72
Cráneo ventral	60,57	17,32	86,42	10,43
Cráneo lateral	48,39	14,93	84,39	12,85
Mandíbula lateral	46,86	15,7	88,14	6,66

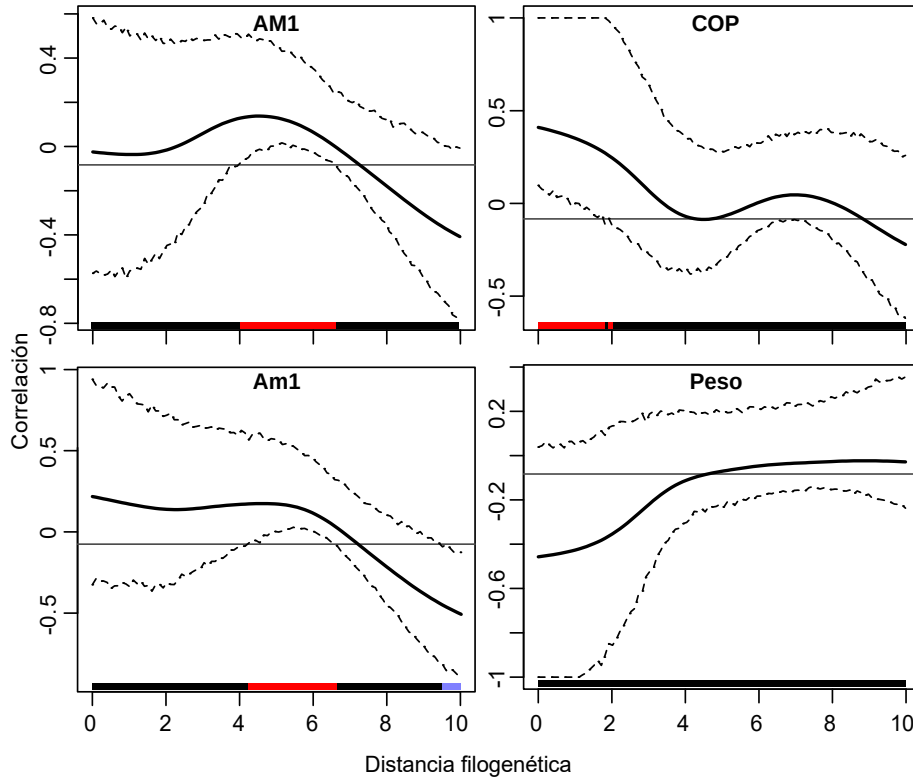


Figura 96. Correlogramas para las tres variables craneodentarias con mayor señal filogenética y peso corporal para especies vivientes de Paucituberculata mostrando en el eje x las zonas donde dicha correlación es estadísticamente significativa, en rojo para correlaciones positivas y en violeta para negativas. Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95%. Ver texto para definición de variables.

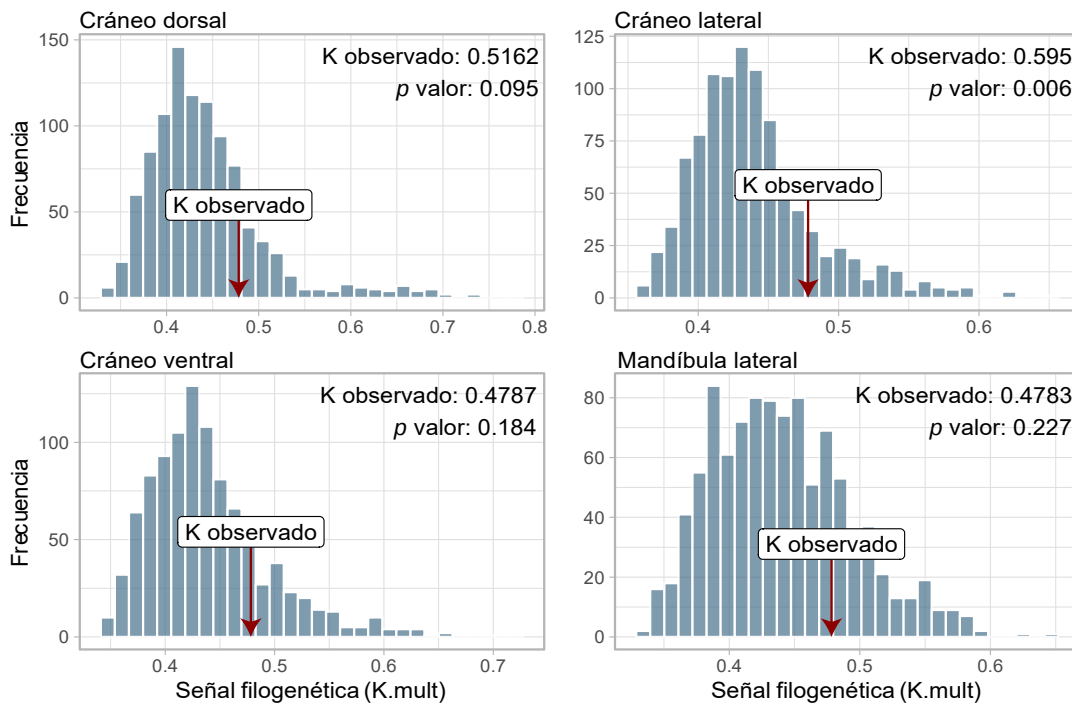


Figura 97. Histogramas de señal filogenética multivariada (K_{mult}) para vistas de cráneo y mandíbula de las especies vivientes de Paucituberculata. El valor K observado se señala con una flecha roja para cada vista, sobre la distribución de señal filogenética simulada ($n=1000$) aleatoriamente sobre la filogenia para el cálculo del p valor.

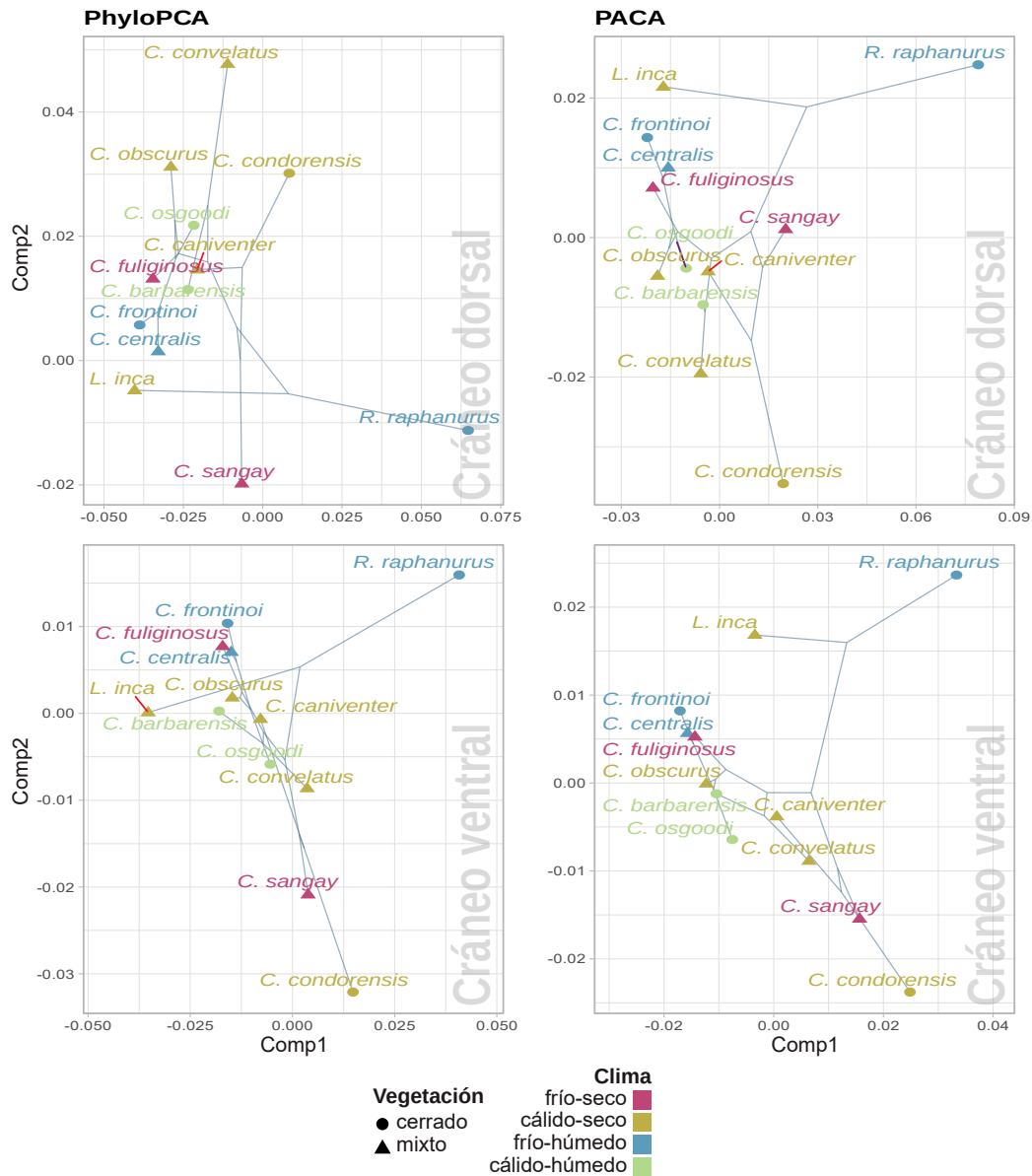


Figura 98. Análisis de componentes principales para coordenadas de Procrustes de morfometría geométrica para vista dorsal (arriba) y ventral (abajo) del cráneo de Paucituberculata vivientes mediante los métodos de *Phylogenetic PCA* (PhyloPCA) y *Phylogenetically Aligned Component Analysis* (PACA), mostrando para ambos casos los primeros dos componentes con la hipótesis filogenética sobrepuesta. Colores y formas de los terminales señalan clasificaciones ecológicas (ver texto para detalles).

Para vista dorsal (Figura 98), las especies *C. condorensis*, *C. convelatus*, *C. obscurus* y, en menor medida, *C. caniventer*, se ubicaron en valores positivos del segundo componente en el PhyloPCA, representando especies de *Caenolestes* que habitan hábitats cálidos y secos; las especies *C. sp. nov. 3* "chingaza" y *C. barbarensis* comb. nov. se ubicaron en valores positivos menos extremos para este componente, representando especies de climas cálidos y húmedos; las especies *C. sp. nov. 1* "frontino" y *C. centralis* comb. nov., representando especies de climas fríos y húmedos, se agruparon en valores positivos cercanos al 0 de este componente; finalmente, las dos especies de

Caenolestes de climas fríos y secos se separaron notoriamente con *C. fuliginosus* en valores positivos cercanos a 0 y entre las nubes de puntos de las especies anteriormente descritas, con *C. sangay* ubicada en valores negativos extremos. La especie *L. inca*, habitando zonas cálidas y secas se ubicó en valores negativos cercanos a 0 y la especie *R. raphanurus* se ubicó en valores similares respecto al segundo componente. Respecto al primer componente, todas las especies excepto *R. raphanurus* se ubicaron en valores negativos de este componente (Figura 98). Para esta vista, la mayoría de estos agrupamientos se recuperaron de manera similar, excepto por *C. sangay* que se ubicó en valores medios para ambos componentes, sugiriendo que las similitudes a nivel de climas para estas especies es también en parte por un patrón filogenético en los datos de esta vista del cráneo (Figura 98).

Para vista ventral (Figura 98), solamente las especies de climas fríos y húmedos (*C. centralis* comb. nov. y *C. sp. nov. 1* "frontino") y cálidos y húmedos (*C. barbarensis* comb. nov. y *C. sp. nov. 3* "chingaza") fueron recuperadas agrupadas en los análisis, las primeras en valores positivos y las segundas en valores negativos cercanos a 0 del segundo componente, y todas en valores negativos del primer componente. Para esta vista, *C. sangay* y *C. condorensis* se separaron de los demás *Caenolestes* de manera notoria en valores negativos del segundo componente. La especie *L. inca* difirió en su posición entre el análisis de PhyloPCA y PACA, siendo agrupada con *Caenolestes* en el primero y claramente separada de este género en el segundo. *Rhyncholestes raphanurus* se separó en igual medida en ambos análisis. Es de notar que el agrupamiento de *C. barbarensis* comb. nov. y *C. sp. nov. 3* "chingaza" se da incluso en el método PACA aunque son especies relativamente lejanas filogenéticamente, en parte debido a la baja señal filogenética de esta vista. Similar a la vista dorsal, la mayor separación entre especies se dio a lo largo del segundo componente, mientras que en el primer componente solo *R. raphanurus* se separó de las demás especies de manera notoria. Asimismo, en este caso también *C. condorensis* fue la especie de *Caenolestes* ubicada en valores positivos en este componente.

Para vista lateral (Figura 99), la vista con mayor señal filogenética, los agrupamientos entre ambos métodos fueron similares, difiriendo mayormente en el grado de separación de *L. inca*, que en PACA se ubica más cercano a *R. raphanurus* y en valores positivos extremos del segundo componente, y en PhyloPCA se ubica en valores extremos negativos del primer componente, pero comparativamente más cercana a especies de *Caenolestes*. De manera similar, la ubicación de *C. caniventer* en PACA refleja más su cercanía con *C. sangay* y *C. condorensis*, mientras que en PhyloPCA se ubica cercano al clado agrupando a *C. fuliginosus* y todas las demás especies más cercanamente emparentadas a esta. Diferentes a las dos vistas arriba descritas, los agrupamientos de especies de climas fríos y húmedos y de cálidos y húmedos no fueron recuperados en ninguno de los dos análisis.

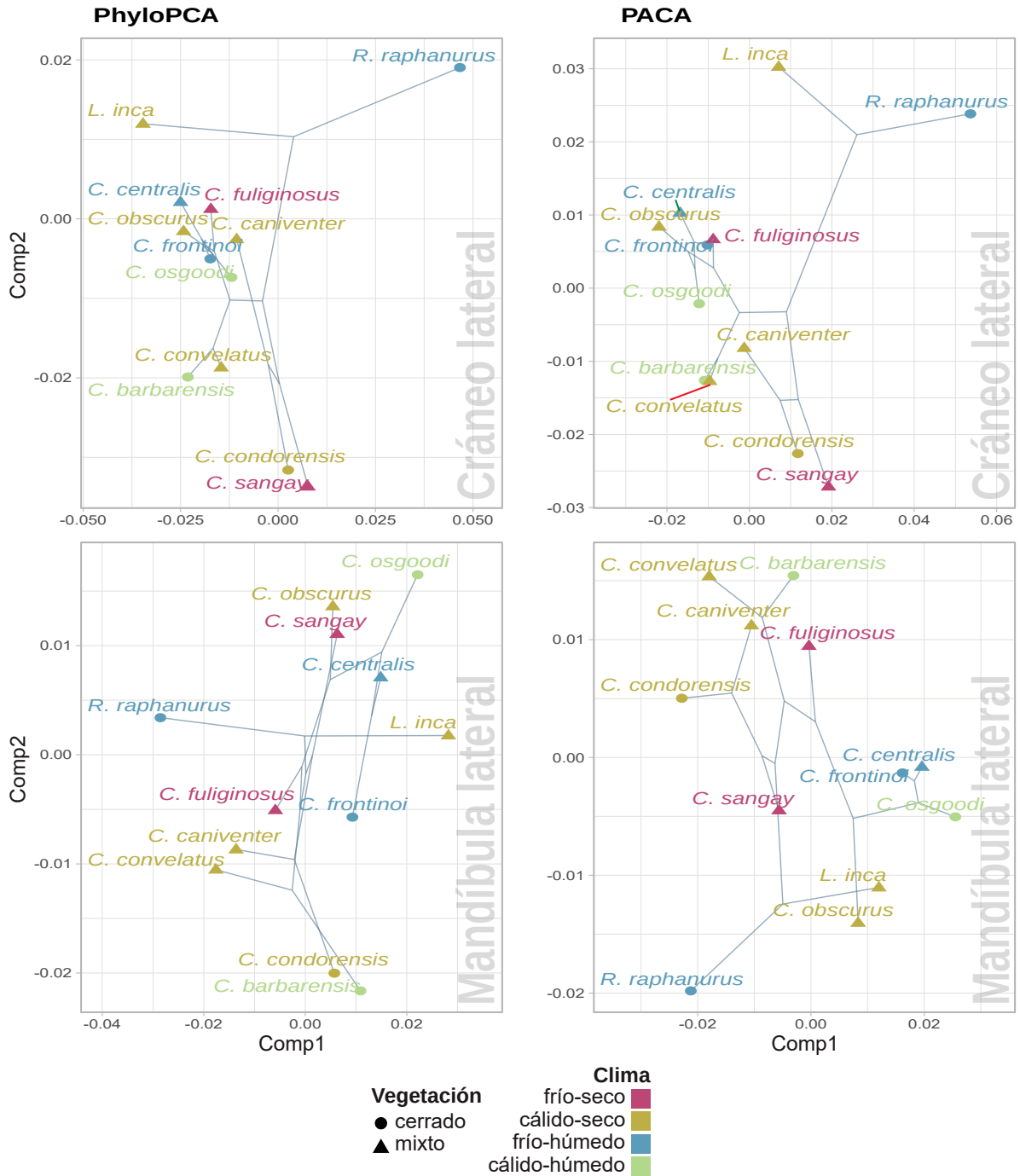


Figura 99. Análisis de componentes principales para coordenadas de Procrustes de morfometría geométrica para vista lateral de cráneo (arriba) y mandíbula lateral (abajo) de Paucituberculata vivientes mediante los métodos de *Phylogenetic PCA* (PhyloPCA) y *Phylogenetically Aligned Component Analysis* (PACA), mostrando para ambos casos los primeros dos componentes con la hipótesis filogenética sobrepuesta. Colores y formas de los terminales señalan clasificaciones ecológicas (ver texto para detalles).

Para vista lateral de la mandíbula (Figura 99), a pesar de su baja señal filogenética, el análisis PACA logró recuperar la mayoría de clados cercanamente agrupados con excepción de *C. obscurus* y *C. caniventer*, la primera ubicándose en valores positivos para el primer componente y negativos para el segundo, cercana a *L. inca*. Respecto al PhyloPCA, el análisis resultó en agrupamientos notoriamente diferentes a las vistas de cráneo con las especies *C. sp. nov. 3* "chingaza", *C. obscurus*, *C. sangay* y *C. centralis* comb. nov. agrupadas en valores positivos tanto para el primer como para el segundo componente; opuesto a estas respecto al segundo componente las especies *C. condorensis* y *C. barbarensis* comb. nov. fueron recuperadas agrupadas en valores extremos negativos, pero similares respecto al primer componente. Las especies *C. fuliginosus*, *C. sp. nov. 1* "frontino", *C. caniventer* y *C. convelatus* fueron recuperadas agrupadas en valores negativos intermedios para el segundo componente, pero solapándose en el primer componente con las agrupaciones arriba descritas. *Lestoros inca* se recuperó en valores positivos extremos del primer componentes pero intermedios y cercanos a 0 para el segundo, con *R. raphanurus* con valores similares para este segundo componente pero totalmente opuesto en valores extremos negativos para el primer componente.

PRUEBAS DE HIPÓTESIS

Para el conjunto de datos cráneo-mandibulares de ML y peso, el ANOVA filogenético detectó diferencias significativas entre los diferentes agrupamientos únicamente para morfoclimas y para la medida de ancho mandibular a nivel del p3 (AMp3), la cual fue también diferente para ecomorfos, aunque marginalmente. Además, el ancho de la caja craneana (ACC) fue marginalmente diferente entre grupos morfoclimas, pero no para ecomorfos (Tabla 25).

En cuanto a las medidas dentarias para ML, el ANOVA filogenético no detectó diferencias significativas para ninguno de los agrupamientos ecológicos, solamente siendo la medida largo del primero molar superior (LM1) marginalmente diferente para ecomorfos (Tabla 26). De manera similar, el MANOVA filogenético tanto para medidas craneales como dentarias no detectó diferencias estadísticas para ninguna de las formas de agrupamientos ecológicos aquí considerados (Tabla 27 y Tabla 28).

Respecto al ANOVA filogenético para el tamaño del centroide del conjunto de datos de MG, diferencias significativas fueron detectadas para la vista de cráneo lateral en el agrupamiento por ecomorfos, siendo además marginalmente diferente para este agrupamiento las vistas de cráneo dorsal, ventral y mandíbula lateral (Tabla 29). En resumen, considerando un modelo de evolución de caracteres de movimiento Browniano y la relación filogenética de las especies, existe poca evidencia respecto a la diferenciación morfológica de las especies en cuanto a los conjuntos de datos considerados aquí y los agrupamientos ecológicos. Esto es más evidente para el caso de medidas del conjunto de datos de ML.

Tabla 25. ANOVA filogenético para medidas de peso y cráneo agrupadas por características ecológicas de hábitat (ecomorfos) y climas (morfoclimas) para las especies vivientes de Paucituberculata. Por cada variable y por cada agrupamiento se presenta suma de cuadrados (SS), los cuadrados promedio (MS) para el modelo y el error, el estadístico estimado F y el *p* valor. Ver texto para detalles. Valores significativos se marcan en negrita y un asterisco (*) representa marginalmente significativo ($p = 0,05$).

Variable	Ecomorfos				Morfoclimas			
	SS	MS	F _{est}	<i>p</i>	SS	MS	F _{est}	<i>p</i>
Peso	43,28	43,28	0,43	0,42	522,01	174	2,5	0,15
	1105,25	100,48			626,52	69,61		
LMC	2,26	2,26	0,36	0,44	30,13	10,04	2,17	0,19
	69,52	6,32			41,64	4,63		
ACI	3	3	1,32	0,17	14,1	4,7	3,02	0,09
	25,1	2,28			14,01	1,56		
LPA	0,1	0,1	0,03	0,83	11,31	3,77	1,49	0,33
	34,04	3,1			22,83	2,54		
APC	0,24	0,24	1,13	0,18	1,49	0,5	3,96	0,06
	2,37	0,22			1,13	0,13		
APP3	0,14	0,14	0,37	0,44	2,07	0,69	2,71	0,15
	4,21	0,38			2,29	0,25		
APM1	0,04	0,04	0,09	0,71	1,77	0,59	1,88	0,24
	4,56	0,42			2,83	0,31		
APM3	0,03	0,03	0,08	0,71	1,34	0,45	1,69	0,3
	3,69	0,34			2,38	0,26		
LNA	0,04	0,04	0,02	0,88	9,09	3,03	1,79	0,26
	24,28	2,21			15,23	1,69		
ACC	0,76	0,76	1,18	0,2	4,76	1,59	4,67	0,05*
	7,06	0,64			3,06	0,34		
LCI	0,88	0,88	0,11	0,69	29,21	9,74	1,43	0,36
	89,48	8,13			61,15	6,79		
DBA	0,02	0,02	0,09	0,73	0,41	0,14	0,52	0,75
	2,76	0,25			2,37	0,26		
GMm3	0	0	0,01	0,9	0,03	0,01	0,33	0,86
	0,28	0,03			0,25	0,03		
AMp3	0,27	0,27	2,52	0,05*	0,92	0,31	5,13	0,02
	1,19	0,11			0,54	0,06		
AMm3	0,13	0,13	0,94	0,23	0,77	0,26	2,73	0,11
	1,48	0,14			0,84	0,09		

Tabla 26. ANOVA filogenético para medidas de dentarias agrupadas por características ecológicas de hábitat (ecomorfos) y climas (morfoclimas) para las especies vivientes de Paucituberculata. Por cada variable y por cada agrupamiento se presenta suma de cuadrados (SS), los cuadrados promedio (MS) para el modelo y el error, el estadístico estimado F y el p valor. Ver texto para detalles.

Variable	Ecomorfos				Morfoclimas			
	SS	MS	F _{est}	p	SS	MS	F _{est}	p
dP1.M3	0,19	0,19	0,27	0,51	1,1	0,37	0,48	0,77
	7,81	0,71			6,91	0,77		
dP1.M4	0,06	0,06	0,07	0,75	1,6	0,54	0,62	0,72
	9,3	0,85			7,76	0,86		
P3.M3	0,01	0,01	0,04	0,81	0,96	0,32	1,17	0,45
	3,41	0,31			2,46	0,27		
P3.M4	0,01	0,01	0,02	0,87	1,9	0,63	1,85	0,27
	4,98	0,45			3,08	0,34		
M1.M3	0,26	0,26	2,31	0,09	0,22	0,07	0,52	0,74
	1,24	0,11			1,28	0,14		
M1.M4	0,13	0,13	0,72	0,31	0,49	0,16	0,89	0,53
	2,02	0,18			1,66	0,18		
LM1	0,05	0,05	2,42	0,05*	0,05	0,02	0,64	0,7
	0,24	0,02			0,24	0,03		
LM3	0	0	0,14	0,65	0,01	0	0,3	0,88
	0,11	0,01			0,1	0,01		
AM3	0	0	0,03	0,81	0,06	0,02	2,88	0,11
	0,13	0,01			0,07	0,01		
ACA	0,01	0,01	0,04	0,82	1,35	0,45	1,53	0,32
	4	0,36			2,66	0,3		
AAC	0,01	0,01	0,14	0,63	0,48	0,16	2,84	0,12
	0,98	0,09			0,51	0,06		
dp2.m3	0,37	0,37	1,48	0,14	0,35	0,12	0,37	0,83
	2,77	0,25			2,8	0,31		
dp2.m4	0,18	0,18	0,65	0,32	0,36	0,12	0,37	0,81
	3,05	0,28			2,87	0,32		
p3.m3	0,24	0,24	1,21	0,16	0,08	0,03	0,11	0,97
	2,21	0,2			2,37	0,26		
p3.m4	0,31	0,31	1,4	0,16	0,13	0,04	0,15	0,95
	2,41	0,22			2,59	0,29		
m1.m3	0,41	0,41	2,34	0,06	0,26	0,09	0,36	0,84
	1,95	0,18			2,11	0,23		
m1.m4	0,39	0,39	1,5	0,13	0,55	0,18	0,61	0,72
	2,87	0,26			2,71	0,3		
Lm1	0,07	0,07	1,57	0,12	0,12	0,04	0,78	0,61
	0,52	0,05			0,47	0,05		

Tabla 27. Análisis MANOVA filogenético para variables cráneo y dentición agrupadas por características ecológicas de clima para las especies vivientes de Paucituberculata.

Morfoclimas							
Cráneo	GI	λ	Wilks	F	GI_{num}	GI_{den}	Pr(>F) filo
Grupos	3	0,245	0,629	15	14,204	0,809	0,870
Residuales	9						
Dentición	GI	λ	Wilks	F	GI_{num}	GI_{den}	Pr(>F) filo
Grupos	3	0,039	0,917	21	9,164	0,589	0,645
Residuales	9						

Tabla 28. Análisis MANOVA filogenético para variables cráneo y dentición agrupadas por características ecológicas de vegetación para las especies vivientes de Paucituberculata.

Ecomorfos							
Cráneo	GI	λ	Wilks	F	GI_{num}	GI_{den}	Pr(>F) filo
Grupos	1	0,793	0,365	5	7	0,857	0,721
Residuales	11						
Dentición	GI	λ	Wilks	F	GI_{num}	GI_{den}	Pr(>F) filo
Grupos	1	0,820	0,157	7	5	0,985	0,963
Residuales	11						

Tabla 29. ANOVA filogenético para el tamaño del centroide y agrupamientos ecológicos de tipos de hábitats (ecomorfos) y climas (morfoclimas) para vistas de cráneo dorsal (CD), lateral (CL), ventral (CV) y de mandíbula lateral (M) de especies vivientes de Paucituberculata. Abreviaturas: grados de libertad (GI), suma de cuadrados (SS), los cuadrados promedio (MS) y coeficiente de determinación (R²) para el modelo, los residuales y los totales y el estadístico F, Z y el p valor empírico (Pr(>F)). Ver texto para detalles. Valores significativos (p<0,05) se marcan en negrita y un asterisco (*) representa marginalmente significativo (p = 0,05).

	Ecomorfos							Morfoclimas						
	GI	SS	MS	R2	F	Z	Pr(>F)	GI	SS	MS	R2	F	Z	Pr(>F)
CD Grupo	1	0,11	0,11	0,29	4,03	1,52	0,06*	3	0,03	0,01	0,07	0,21	-1,04	0,83
CD Residuales	10	0,28	0,03	0,71				8	0,37	0,05	0,93			
CD Total	11	0,4						11	0,4					
CL Grupo	1	0,34	0,34	0,35	5,39	1,71	0,04	3	0,09	0,03	0,09	0,27	-0,92	0,83
CL Residuales	10	0,64	0,06	0,65				8	0,89	0,11	0,91			
CL Total	11	0,98						11	0,98					
CV Grupo	1	0,58	0,58	0,3	4,21	1,6	0,05*	3	0,1	0,03	0,05	0,15	-1,27	0,88
CV Residuales	10	1,38	0,14	0,7				8	1,86	0,23	0,95			
CV Total	11	1,97						11	1,97					
M Grupo	1	0,08	0,08	0,32	4,61	1,62	0,05*	3	0,01	0	0,03	0,08	-1,63	0,95
M Residuales	10	0,18	0,02	0,69				8	0,25	0,03	0,97			
M Total	11	0,26						11	0,26					

MODELOS EVOLUTIVOS

El resumen de las métricas de ajuste para modelos de evolución de peso corporal se muestran en la Tabla 30. La comparación del ajuste de los modelos sugirió que solamente el modelo OUT2, que incluye los grupos taxonómicos *Caniventer* y *Convelatus*, presenta un ajuste significativamente mayor al de un modelo basado en MB. Sin embargo, tanto este como el OUT1 resultaron en reconstrucciones no realistas del peso corporal, siendo así para ramas terminales en OUT1 y para ancestrales en OUT2 (Tabla 31). El modelo OUE tuvo parámetros realistas, reconstruyendo valores altos para nodos ancestrales (92,17 g) y los demás variando entre 18 y 34 g (Tabla 31). Para este modelo, tanto la fuerza de selección como la divergencia entre generaciones, comparada con los demás modelos fue moderada ($\alpha = 10,23$; $\sigma = 501,44$).

Tabla 30. Métricas de ajuste para modelos alternativos sobre evolución del tamaño corporal (peso en gramos) para las especies vivientes de Paucituberculata. Para cada modelo (columnas) se da el valor de probabilidad ($-2\log L$), criterio de información de Akaike (AIC) y Bayesiano (BIC), estadístico chi cuadrado para el test de relación de probabilidad (LR) y el p valor. Ver texto para los detalles de los modelos.

	OUN	OUT1	OUT2	OUE
$-2\log L$	-42,70	-40,91	-34,86	-39,24
AIC	89,40	93,81	85,72	92,48
BIC	90,53	97,20	90,24	96,43
LR		3,58	15,68	6,92
p valor		0,47	0,02	0,23

Tabla 31. Parámetros estimados para cuatro modelos comparando diferentes hipótesis biológicas de desplazamiento de carácter para tamaño corporal (peso en gramos) para especies vivientes de Paucituberculata. Ver texto para detalles.

	OUN	OUT1	OUT2	OUE
α		4,84	42,26	10,23
σ	144,82	321,34	1058,07	501,44
θ_0	27,91	68,39	-747,93	92,17
θ_1		23,24	22,67	23,30
θ_2		-23,02	30,87	22,86
θ_3		-33,93	25,89	18,76
θ_4			37,83	34,17
θ_5			34,17	

En cuanto a el tamaño del centroide, estimado a través de la configuración promedio por especie del conjunto de datos de MG, este varió entre 3,71 y 4,7 para cráneo dorsal, 4,69 y 6,13 para cráneo lateral, 6,34 y 8,51 para cráneo ventral y entre 2,29 y 3,09 para mandíbula lateral (Tabla 32). De estos, los mayores valores corresponden a *C. condorensis*, mientras que los menores valores ocurrieron entre las especies *C. fuliginosus* y *L. inca*. La especie *C. sp. nov. 2* "belmira" no cuenta con datos de MG, por lo que su tamaño de centroide fue imputado mediante los valores obtenidos para *C. fuliginosus*, especie similar en tamaño.

Tabla 32. Tamaño del centroide para configuraciones promedio de morfometría geométrica de diferentes vistas de cráneo y mandíbula de las especies vivientes de Paucituberculata. Números en negrita o subrayados marcan el mayor y menor valor para cada vista, respectivamente.

Especie	Cráneo dorsal	Cráneo lateral	Cráneo ventral	Mandíbula lateral
<i>C. barbarendis</i> comb. nov.	4,15	5,45	7,24	2,62
<i>C. sp. nov. 2 "belmira"</i>	-	-	-	-
<i>C. caniventer</i>	3,99	5,08	6,89	2,51
<i>C. centralis</i> comb. nov.	3,83	4,92	6,58	2,37
<i>C. condorensis</i>	4,7	6,13	8,51	3,09
<i>C. convelatus</i>	4,1	5,26	7,2	2,56
<i>C. sp. nov. 1 "frontino"</i>	3,89	4,91	6,54	2,44
<i>C. fuliginosus</i>	<u>3,71</u>	4,76	<u>6,34</u>	<u>2,29</u>
<i>C. obscurus</i>	3,99	5,05	6,73	2,47
<i>C. sp. nov. 3 "chingaza"</i>	4,01	5,22	6,92	2,46
<i>C. sangay</i>	4,24	5,71	7,49	2,79
<i>L. inca</i>	3,73	<u>4,69</u>	6,41	2,3
<i>R. raphanurus</i>	3,84	5,14	6,82	2,45

Tabla 33. Métricas de ajuste para modelos alternativos sobre evolución del tamaño basado en morfometría geométrica (tamaño del centroide) para las especies vivientes de Paucituberculata. Ver texto para los detalles de los modelos. Abreviaturas como en Tabla 30. Los modelos son para vista de cráneo dorsal (CD), lateral (CL), ventral (CV) y mandíbula lateral (M).

Vista	OUN	OUT1	OUT2	OUE
CD	$-2 \log L$	1,15	5,34	3,49
	AIC	7,30	9,70	7,01
	BIC	8,43	13,09	9,83
	LR		5,60	13,99
	p valor		0,23	0,03
CL	$-2 \log L$	-3,50	-0,04	-2,14
	AIC	19,14	19,01	16,09
	BIC	20,27	22,40	20,61
	LR		8,13	15,05
	p valor		0,09	0,02
CV	$-2 \log L$	-9,10	-4,82	-6,88
	AIC	27,76	30,20	25,63
	BIC	28,89	33,59	30,15
	LR		5,55	14,13
	p valor		0,24	0,03
M	$-2 \log L$	1,18	4,26	8,61
	AIC	1,64	3,48	-1,22
	BIC	2,77	6,87	3,30
	LR		6,16	14,86
	p valor		0,19	0,02

Tabla 34. Parámetros estimados para cuatro modelos comparando diferentes hipótesis biológicas de desplazamiento de carácter para tamaño basado en morfometría geométrica (tamaño del centroide) para especies vivientes de Paucituberculata. Los modelos son para vista de cráneo dorsal (CD), lateral (CL), ventral (CV) y mandíbula lateral (M). Ver texto para detalles.

Vista		OUN	OUT1	OUT2	OUE
CD	α		7,70	25,37	28,81
	σ	0,26	0,76	1,31	1,97
	θ_0	3,94	6,66	1,43	41,00
	θ_1		3,91	3,86	3,93
	θ_2		2,10	3,94	3,86
	θ_3		1,92	3,83	3,76
	θ_4			4,36	4,30
	θ_5			4,13	
CL	α		8,63	834,52	31,72
	σ	0,65	1,74	98,41	5,16
	θ_0	5,13	11,85	0,00	421,10
	θ_1		4,99	4,93	5,00
	θ_2		1,68	5,14	4,92
	θ_3		1,00	4,69	4,77
	θ_4			5,64	5,59
	θ_5			5,36	
CV	α		7,40	1146,74	28,00
	σ	1,26	3,55	281,79	9,44
	θ_0	6,89	12,91	0,00	143,64
	θ_1		6,69	6,58	6,73
	θ_2		2,83	6,82	6,56
	θ_3		2,14	6,41	6,49
	θ_4			7,63	7,59
	θ_5			7,22	
M	α		7,83	42,11	26,93
	σ	0,17	0,48	1,31	1,10
	θ_0	2,49	5,31	0,31	46,91
	θ_1		2,42	2,39	2,42
	θ_2		0,73	2,46	2,41
	θ_3		0,49	2,31	2,32
	θ_4			2,80	2,78
	θ_5			2,59	

En cuanto a los modelos ajustados con el tamaño del centroide para estas especies, el resumen de métricas de ajuste para cada vista se muestra en la Tabla 33. De estos, para todas las vistas el modelo OUT2 presentó un ajuste significativamente mayor respecto a un modelo basado en MB, mientras que el ajuste de OUE fue significativamente mayor solo para la vista de la mandíbula, pero marginalmente mayor ($p=0,05$) para la vista lateral del cráneo (Tabla 33). De estos, y similar a los modelos ajustados con peso corporal, los modelos con OUT1 y OUT2 dieron estimativos de parámetros irreales para algunas de las vistas exploradas, aunque en este caso, también OUE resultó en tamaños reconstruidos de centroide irreales (Tabla 34). Sin embargo, entre estos, OUE también estima un valor ancestral mayor para el tamaño, como en el caso para peso corporal. Para estos modelos basados en tamaño de centroide, la fuerza de selección (α) fue en general moderada para OUE dentro de los modelos ajustados, excepto para la vista de cráneo dorsal en que esta fue mayor que para los demás modelos. De manera similar, la divergencia (σ) fue también intermedia para OUE respecto a los demás modelos, excepto para cráneo dorsal.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente capítulo muestran, en primera instancia, que los agrupamientos ecológicos derivados del clima (morfoclimas) presentan mayor relevancia para entender la variación morfológica del grupo, comparado con los agrupamientos derivados de vegetación (ecomorfos), como lo reflejan los diferentes análisis estadísticos y ordinales, y tanto para ML como para MG. En particular, agrupamientos respecto a precipitación separan linajes entre húmedo y seco en la base de la radiación del grupo corona (nodos más antiguos), mientras que hacia radiaciones más recientes, agrupamientos respecto a temperatura toman relevancia. En este contexto, la reconstrucción de peso corporal sugiere que, al menos para *Caenolestes*, el ACMR se predice de mayor tamaño corporal, con una tendencia en este grupo para especies de divergencias más recientes hacia un menor tamaño. Esto también es recuperado mediante el ajuste de modelos evolutivos donde óptimos evolutivos por agrupamientos climáticos (OUE) fueron usados, tanto para peso como para tamaño del centroide.

La reconstrucción filogenética a partir de características ecológicas derivadas de la estructura de la vegetación (ecomorfos) mostró una división casi simétrica entre ancestros de pares de especies cercanas para cada tipo de cobertura, asemejando un patrón en que los linajes “se dividen” los nichos disponibles. Esto está en línea con lo que se ha discutido respecto a la ausencia de simpatria para estas especies, que se observa entre especies como *C. convelatus* y *C. fuliginosus* o *C. caniventer* y *C. fuliginosus*, habitando diferentes hábitats dentro de un mismo sistema montañoso, a excepción de unas pocas localidades donde se les han capturado juntas (Barnett, 1991; Patterson, 2015; Timm & Patterson, 2007). Sin embargo, tratándose de un clado con bajo número de taxa y a la escala de datos usados, existe una gran incertidumbre en cuanto a qué tipo de hábitat podría haber caracterizado los nodos ancestrales y la evolución dentro del grupo corona de este orden (Figura 92).

De manera similar, la caracterización por medio de tipo de climas (morfoclimas) resultó en

reconstrucciones con alta incertidumbre para nodos ancestrales, pero con patrones de interés respecto a nodos más cercanos a los grupos terminales, especialmente si se considera la señal de los datos por tipo de precipitación (seco-húmedo) (Figura 92). Para el nodo que contiene a *L. inca* y *R. raphanurus* un mayor porcentaje de probabilidad ocurre para climas de tipo húmedo, en línea con lo discutido anteriormente para *R. raphanurus* como una variable ecológicamente relevante (Martin, 2011) y también para otros marsupiales neotropicales pequeños (González et al., 2022; Martin, 2010; Martin et al., 2022). La relevancia de la precipitación también fue discutida al explicar la abundancia relativa, amplia distribución geográfica y radiación adaptativa que exhibe el registro fósil del grupo Palaeothentoidea (Abello et al., 2018; Engelman & Croft, 2016). En la presente reconstrucción, además, implica que el género *Caenolestes* y para los nodos basales que agrupan el grupo *Caniventer* y *C. convelatus* (pero no *C. barbarensis* comb. nov.), se caracterizan por una incursión hacia hábitats secos. Sin embargo, especies y nodos relativamente más recientes del género, ocupan de nuevo hábitats húmedos y fríos, particularmente los taxa más boreales y de menor tamaño corporal (Figura 92). Goin et al. (2016) discutieron como dentro de la evolución de Metatheria existen clados en los que la conocida regla de Bergman (especies de climas más fríos tienden a tener un mayor tamaño corporal promedio) aplica y en casos en que parece ser inverso. El grupo corona, respecto a la reconstrucción generada aquí, implicaría una inversión de dicha regla, al menos para el género *Caenolestes*.

El estudio de la variación morfológica del grupo corona de Paucituberculata presenta un reto particular debido a la baja disparidad y la ausencia de fósiles de morfología "intermedia". Esto es incluso cierto comparando únicamente ejemplares dentro de su mismo grupo (i.e., Caenolestoidea; Abello et al., 2018) como en contextos comparativos amplios a nivel de marsupiales (Wilson et al. 2023), y ahora evidente también dentro del contexto específico del grupo. La baja disparidad morfológica, incluso para datos multivariados de forma, se refleja en análisis como PhyloPCA. Este reto es exacerbado por la falta de información de las especies aquí estudiadas, especialmente a nivel ecológico. Los análisis de este capítulo brindan una primera aproximación a la evolución adaptativa del grupo.

Las reconstrucciones de peso corporal para el orden Paucituberculata demuestran que la disparidad de tamaño corporal fue relativamente amplia, con especies tan grandes como 1.200 g en la especie fósil *Carlothentes boliviensis*, aunque con la mayoría con un peso menor a 500 g, de los cuales el grupo de Palaeothentoidea no Pichipilidae, tienden a mayor tamaño (>172 g) y los Palaeothentoideos Pichipilidae juntos con Caenolestoidea, a tamaños menores a 100 g (Abello et al., 2018). Los resultados de este capítulo dan soporte adicional a estas reconstrucciones para un tamaño corporal pequeño para ancestros dentro del grupo corona de Caenolestoidea, recuperados como menores a 92,17 g (Tabla 31). Sin embargo, en el grupo corona pares de especies cercanas filogenéticamente tendieron en promedio a diferir en peso corporal más que pares de especies filogenéticamente lejanas (Figura 96). Esto difiere del patrón general observado en el orden

Paucituberculata (Abello et al., 2018) y está en estrecha relación con la escala taxonómica, temporal y geográfica del grupo corona. Por un lado, esta tendencia puede estar relacionada con la hipótesis de que la evolución del grupo corona ha sido influenciada por eventos geoclimáticos relativamente recientes como se planteó en el anterior capítulo. De esta manera, las dispersiones a nuevos hábitats mediadas por la desaparición temporal de barreras ecológica y el subsiguiente aislamiento de las poblaciones, podría haber conllevado a cambios locales en estos valores de peso corporal, por el conocido efecto fundador (Berry, 1986), pudiendo explicar el patrón observado.

Por otro lado, el método utilizado en este capítulo para estimar la masa corporal difiere con el tradicionalmente usado en el grupo. En general, las ecuaciones de Dumont et al. (2000) y Gordon (2003) han sido usadas para estimar el peso corporal en especies de Paucituberculata (Abello et al., 2018; Engelman et al., 2017; Zimicz, 2011). Sin embargo, medidas dentales para los ejemplares de diferentes especies del grupo corona fueron las que peor predijeron el peso observado para el conjunto de datos con alta confiabilidad, provenientes de estudios ecológicos. Siendo variables asociadas al cráneo las que mejor se desempeñaron en general a la hora de predecir pesos corporales verdaderos. Pero también, la incorporación de la especie como efecto aleatorio tuvo un alto valor en los modelos generalizados mixtos, demostrando que la identidad taxonómica es crucial para modelar pesos corporales en este grupo. Lamentablemente, la gran mayoría de materiales fósiles de estos y otros mamíferos se limitan a material dentario, por lo que en estudios comparativos, dichas ecuaciones se ajustan a las posibilidades de encontrar fósiles más completos (i.e., que incluyan restos craneanos). No obstante, de los resultados aquí generados es imperativo que estudios incluyendo especies vivientes de estos (y probablemente otros clados de mamíferos) exploren modelos estadísticos como los aquí usados para la correcta predicción a nivel de especie del peso corporal, la variable ecológica con mayor relevancia en estudios comparativos (Damuth & MacFadden, 1990).

Recientemente, Abello et al. (2021) describieron la evolución de Caenolestoidea mediante la categorización de Simpson (1944) entre radiaciones braditelas (*bradytely*), taquitelas (*tachytely*) y horotelas (*horotely*). De estas, y en cuanto a un grupo de referencia dado, la braditelia consiste en radiaciones con tasas evolutivas muy bajas; taquitelia, por el contrario, a radiaciones con una tasa evolutiva por encima a la del grupo de referencia; y horotelia a la tasa evolutiva promedio respecto a la del grupo de referencia (Simpson, 1944). En este contexto, Caenolestoidea representaría una evolución braditela y Palaeothentoidea una taquitela. La baja señal filogenética de la mayor proporción de datos aquí analizados, brinda soporte a esta hipótesis de radiación braditelia, incluyendo la radiación más reciente del grupo corona. Esto, además, es soportado por la ausencia de patrones en los análisis PACA y PhyloPCA (Figura 98, Figura 99), donde incluso al considerar de manera multivariada las características de los taxa, baja influencia y correlación filogenética fue evidenciada. Esto está en línea con los resultados obtenidos por Abello et al. (2018) en cuanto a los Caenolestoidae, como se discutió anteriormente (ver Capítulo I). En este caso, es interesante la ausencia de patrones de agrupamiento a nivel de géneros, lo que se puede relacionar con la propuesta

realizada en el Capítulo II sobre la posible evolución y diversificación del grupo, a partir de un nicho fundamental amplio, cuyas especies fueron dispersando hacia nichos particulares pero dentro de este nicho fundamental amplio, pudiendo implicar bajas fuerzas de selección, y por ende, una posible tendencia de evolución braditela. Engelman et al. (2017) discutió al respecto de la desaparición total del grupo Palaeothentoidea a partir del Mioceno Tardío, que es quizá esta característica de haberse mantenido generalizados, lo que podría explicar cómo Caenolestoidea, a diferencia de Palaeothentoidea, subsistió hasta tiempos recientes. En esta tesis, los resultados de nicho ecológico, de clima y de evolución adaptativa, dan soporte a esta idea, sumando además la hipótesis de nichos vacíos en ecosistemas en formación durante el Mioceno Tardío en adelante, característicos de donde habitan estas especies (ver Capítulo II).

En este sentido, la idea de que la evolución del grupo corona de Paucituberculata se caracterice por una radiación inicial y bajas tasas evolutivas, en la que los ancestros presentaban ya caracteres que les permitieron habitar los ambientes en los que hoy subsisten, podría ser interpretado mediante mecanismos como la exaptación (Gould, 1991; Gould & Lewontin, 1997) o serendipia (Martin et al. 2022b). En este, características no adaptativas en un primer instante surgen y son heredadas por linajes descendientes, y al ocurrir cambios en el ambiente (e.g., climáticos), estas pueden volverse de valor adaptativo. Sin embargo, el hecho de que otros Caenolestoidea como *Pliolestes*, relativamente recientes (5-7 Ma; Abello et al. 2021), no tenga un registro fósil más reciente o representantes vivos podría interpretarse como que la generalización morfológica no presentó dichas ventajas en el contexto de la radiación del grupo a partir del Mioceno Medio. Otra alternativa es que estas especies se hayan mantenido “generalizadas” en ausencia de fuerzas de selección fuertes, y a través de procesos como “seguimiento de hábitat” durante la cladogénesis (*habitat tracking*), se podría entender la relativa baja divergencia morfológica y sobrevivencia de este único clado (Raia et al., 2011). En relación a esto, el proceso denominado como serendipia (*serendipity*) para marsupiales neotropicales, ofrece complemento teórico para entender la radiación no adaptativa de este grupo (Martin et al., 2022b). Ya sea que se hayan mantenido generalizados por cuenta de seguimiento de hábitat o que hayan presentado características no adaptativas desde el inicio de su radiación que, con cambios paleoambientales, hubieran tomado valor positivo para su subsistencia, su relación con la cordillera andina y la evolución de hábitats focalizados como páramos o subpáramos puede ser un proceso de serendipia, en que estas especies encontraron un refugio ecológico donde pudieron subsistir, más allá de sus contrapartes más especializadas del grupo hermano Palaeothentoidea.

Es importante mencionar la posibilidad de que por el general desconocimiento de la historia natural del grupo, las características ecológicas usadas no reflejen de manera significativa sus modos de vida en la escala analizada. Sin embargo, estas características fueron elegidas empleando todos o casi todos los datos secundarios disponibles sobre las especies y sus requerimientos espaciales (Anthony, 1924; Barkley & Whitaker, 1984; González-Chávez et al., 2019; Kirsch & Waller, 1979; Lopez-Arevalo et al., 1993; Myers & Patton, 2007; Osgood, 1921; Patterson et al., 1989; Tate, 1931),

por lo que están basados en la mejor evidencia empírica de las especies posible hasta el momento.

Debido a que del presente trabajo no se logró una filogenia datada, es imposible conectar con certeza los eventos con factores macroclimáticos históricos. Sin embargo, la última filogenia datada disponible para el grupo (Abello et al., 2018), ubica la cladogénesis que por un lado da origen al clado *Rhyncholestes* + *Lestoroës* y, por el otro, al clado *Caenolestes*, en el Mioceno Medio (~15 Ma). Esto implicaría, entre otras cosas, que la radiación de los Paucituberculata vivientes se dio inicialmente en un contexto donde los Andes habían alcanzado cerca del 50% de su elevación actual (Gregory-Wodzicki, 2000) y durante el óptimo climático del Mioceno Medio (Goin et al., 2016). Teniendo en cuenta que los primeros registros de Paucituberculata dan en la Patagonia, y que durante este periodo se estima una relativa dominancia de especies de este orden de hábitats cerrados (Abello et al., 2018), es probable que la evolución del grupo se haya caracterizado por una tendencia a ocupar dichos hábitats (boscosos, cerrados, cálidos y húmedos), dando origen a los nodos que derivarían en *R. raphanurus*, con posteriores incursiones hacia hábitats más secos, fríos y abiertos como en *L. inca* y las especies originadas más antiguamente del género *Caenolestes*, en línea con los eventos macroclimáticos y ecológicos a nivel regional (Goin et al., 2016). Por ejemplo, al norte de los Andes en la región del Altiplano (Chile) y para el Mioceno Medio a Tardío, se estima la presencia de hábitats boscosos y cerrados (incluyendo especies como *Polylepis*) y climas más húmedos que los observados hoy en día (Feitl et al., 2019). Esta reconstrucción se condice ampliamente con dichos resultados, en la que la evolución de Paucituberculata en sus nodos basales se caracteriza por una predominancia de especies de hábitats húmedos, que a medida que surgen especies más recientes, hábitats secos o áridos toman mayor relevancia, en línea con el cambio macroclimático posterior al Eoceno Tardío y Oligoceno en Sur América (Goin et al., 2016). Es interesante que, a pesar de la escala de estudio difiere de la de Abello et al. (2018), un patrón similar al recuperado por estos autores para los Palaeothentidae no Pichipilidae, es aquí descrito el grupo corona de Caenolestidae,

CONCLUSIONES

La baja señal filogenética distribuida a lo largo de los diferentes conjuntos de datos y la ausencia de diferencias entre agrupamientos ecológicos mediante métodos comparativos uni y multivariados, sugiere que la evolución de este grupo se ha dado en ausencia de fuerzas evolutivas fuertes. De los agrupamientos ecológicos realizados, el derivado de climas acarrea la mayor cantidad de información, específicamente para diferencias en variables de humedad en nodos más profundos dentro de la filogenia y con la temperatura tomando mayor relevancia hacia nodos más recientes. Esto, además, para el género *Caenolestes*, implica una inversión respecto a la regla de Bergman, con especies de climas más fríos tendientes a menores tamaños corporales, pero con un ancestro común para este género de al menos dos veces el tamaño corporal de las especies vivientes.

Dado que el grupo Caenolestoidea en general presenta una morfología generalizada, entender el por qué solamente los representantes vivientes lograron sobrevivir a los cambios acontecidos entre

su origen a tiempos recientes permanecía inexplicado. Los análisis aquí realizados sugieren que en línea con hipótesis previas de una evolución braditélica y sumados a un proceso de serendipia, los ancestros de y las especies del grupo corona habitaron el lugar en donde por cambios climáticos surgirían ecosistemas donde encontrarían las condiciones para subsistir. Esto, en ausencia de fuerzas selectivas fuertes, ya que, por ejemplo, aunque los modelos evolutivos con agrupamientos ecológicos (e.g., el OUE) son los que lograron estimativos realistas de tamaño corporal, la selección estimada es intermedia a baja, sugiriendo que la baja disparidad morfológica observada en este grupo, a pesar de las diferencias climáticas en donde habitan, no se deben a procesos adaptativos específicos.

CONCLUSIONES GENERALES

- A partir de este trabajo, se evidenció que la variabilidad morfológica del grupo es mayor que lo previamente considerado, en especial respecto a características cráneomandibulares y dentarias.
- La mayor variabilidad morfológica y de utilidad diagnóstica se da a nivel de cambios en tamaños y proporciones de forámenes y diastemas, sumado a la conocida variabilidad de morfología dentaria que caracteriza el estudio del grupo. Esta última ampliada en gran medida, especialmente para el género *Caenolestes*.
- Como resultado de este trabajo, el número de especies del grupo pasa de 7 a 13, con la mayor riqueza taxonómica identificada dentro del género *Caenolestes*, el cual pasa de 5 a 11 especies.
- Dentro del género *Caenolestes*, los análisis demuestran un agrupamiento morfológico y filogenético que es aquí explorado, y demuestra tendencias en evolución de caracteres dentarios específicos, específicamente los grupos *Caniventer*, *Convelatus* y *Fuliginosus*.
- En cuanto a los análisis biogeográfico, se evidenció que la distribución de las especies, tanto en base a localidades como a modelos de nicho, está limitada por variables climáticas asociadas a elevaciones bajas, lo cual evidencia la importancia de las barreras geográficas en sus distribuciones alopátricas.
- Lo anterior, además, brinda un marco de interpretación para entender la dispersión del grupo en tiempos evolutivos, en que los análisis demuestran que una tendencia de sur a norte, especialmente para el género *Caenolestes*, ha caracterizado la evolución de este grupo. Eventos que en su mayoría fueron recuperados como dispersiones, probablemente asociados a periodos interglaciares en los Andes y la disminución de dichas barreras geográficas.
- Finalmente, la evolución del grupo estudiada desde la morfología y morfometría, está caracterizada por una baja señal filogenética y adaptativa. Lo que puede sugerir que estas especies, provienen de un ancestro común generalista, con un nicho ecológico fundamental que encuentra su expresión geográfica en los Andes y que sus poblaciones, no han estado bajo presiones de selección fuertes a ambientes locales. En cambio, han podido dispersar (habilitados por eventos climáticos), a lo largo de los Andes con pocos cambios morfológicos debido a esta ya útil forma generalizada.

RECOMENDACIONES

- De la sección de taxonomía, el rango geográfico contenido entre el extremo norte de Ecuador y extremo sur de Colombia resultó en materiales que no pudieron ser determinados para el grupo de especies descritas en esta tesis. Incrementar muestreos y datos subsidiarios (e.g., genéticos) son relevantes para esclarecer la identidad de esta muestra y sus relaciones filogenéticas, aquí considerados como *Caenolestes* sp. indet. (Apéndice I).
- En general, datos genéticos de las nuevas especies y de un amplio rango geográfico son deseables para terminar de resolver algunos de los clados con bajo soporte en las presentes hipótesis filogenéticas. Específicamente, las relaciones recuperadas de especies como *C. sp. nov.* 3 "chingaza", *C. obscurus*, *C. sp. nov.* 2 "belmira" y *C. fuliginosus*, pero también las observaciones de la variación en *L. inca* y su posible identidad como dos especies diferentes.
- Estudios de nicho ecológico en el espacio geográfico y climático que consideren proyecciones espaciales y temporales (e.g., zonas sin actividad volcánica de los Andes y LGM) podrían ayudar a terminar de entender las limitantes ecológicas del grupo, junto con los posibles eventos de dispersión ocurridos en los nodos más ancestrales del grupo, los cuales en el presente estudio resultaron con una alta incertidumbre en este respecto.
- De manera similar, modelos que consideren proyecciones temporales hacia el futuro permitirán entender explícitamente la vulnerabilidad que estas especies presentan al cambio climático en los sistemas montañosos y extra Andino que habitan, especialmente respecto a la limitante de elevación y temperatura observada aquí, relevantes para su conservación.
- Es importante que estudios de campo sobre su fisiología y reproducción abarquen las diferentes hipótesis aquí planteadas respecto a las limitantes que presenta este grupo, las cuales son además relevantes para entender a la vez la evolución ontogenética del grupo y las implicancias de estas en la conservación, junto con el punto anterior.
- Ampliar el conocimiento general de características ecológicas de este grupo como información detallada de su dieta, hábitos y hábitat a micro y mesoescala son necesarios para ampliar la resolución de las hipótesis filogenéticas utilizadas aquí respecto a óptimos adaptativos dentro del grupo.
- En general, ampliar el muestreo de datos incluyendo por un lado datos de post cráneo y por el otro métodos alternos (e.g., morfometría geométrica 3D) brindarán mayor resolución y contraste a las conclusiones logradas en este estudio.

LITERATURA CITADA

- Abbie, A. A. (1937). Some Observations on the Major Subdivisions of the Marsupialia. *Journal of Anatomy*, 71(Pt 4), 429–436. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1252297/>
- Abdi, H., & Williams, L. J. (2010). Principal component analysis: Principal component analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 2(4), 433–459. <https://doi.org/10.1002/wics.101>
- Abello, M. A. (2007). Sistemática y Bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur Vol. I [PhD. Tesis]. Universidad Nacional de La Plata.
- Abello, M. A. (2013). Analysis of dental homologies and phylogeny of Paucituberculata (Mammalia: Marsupialia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(2), 441–465. <https://doi.org/10.1111/bij.12048>
- Abello, M. A., Martin, G. M., & Cardoso, Y. (2021). Review of the extinct ‘shrew-opossums’ (Marsupialia: Caenolestidae), with descriptions of two new genera and three new species from the Early Miocene of southern South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlaa165. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa165>
- Abello, M. A., Toledo, N., & Ortiz-Jaureguizar, E. (2018). Evolution of South American Paucituberculata (Metatheria: Marsupialia): adaptive radiation and climate changes at the Eocene-Oligocene boundary. *Historical Biology*, 32(4), 476–493. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1502286>
- Adams, D. C. (2014). A Generalized K Statistic for Estimating Phylogenetic Signal from Shape and Other High-Dimensional Multivariate Data. *Systematic Biology*, 63(5), 685–697. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu030>
- Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2018). Multivariate Phylogenetic Comparative Methods: Evaluations, Comparisons, and Recommendations. *Systematic Biology*, 67(1), 14–31. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx055>
- Adams, D. C., Collyer, M. L., Kaliontzopoulou, A., & Baken, E. K. (2022). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses (4.0.4.) [R]. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Albuja, L. V., & Patterson, B. D. (1996). A New Species of Northern Shrew-Opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera Del Cóndor, Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 77(1), 41–53. <https://doi.org/10.2307/1382707>
- Ameghino, F. (1894). Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie (pp. 1–206). Imp. De P.E. Coni é hijos. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.77348>
- Anderson, R. P., & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222(15), 2796–2811. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011>
- Anthony, H. E. (1921). Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 1. *American Museum Novitates*. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/4636>
- Anthony, H. E. (1924). Preliminary report on Ecuadorean mammals No. 5. *American Museum Novitates*, 120. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/4330>
- Anthony, H. E. (1923). Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 3. *American Museum Novitates*, 55. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/4635>
- Arbeláez-Cortés, E., & Trujillo-Arias, N. (2021). Role of the Chicamocha River Canyon on the phylogeography of humid montane forest birds in Colombia. *Journal of Avian Biology*, 52(11). <https://doi.org/10.1111/jav.02833>
- Archer, M. (1976). The basicranial region of marsupicarnivores (Marsupialia), interrelationships of carnivorous marsupials, and affinities of the insectivorous marsupial peramelids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 59(3), 217–322. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1976.tb01016.x>
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many?: How to use pseudo-absences in niche modelling? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327–338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>

- Barkley, L. J., & Whitaker, J. O. (1984). Confirmation of *Caenolestes* in Peru with Information on Diet. *Journal of Mammalogy*, 65(2), 328–330. <https://doi.org/10.2307/1381173>
- Barnett, A. P. (1991). Records of the gray-bellied shrew opossum, *Caenolestes caniventer* and tate's shrew opossum, *Caenolestes tatei* (Caenolestidae, Marsupialia), from Ecuadorian montane forest. *Mammalia*, 55(3), 443–445.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bax, V., Francesconi, W., & Delgado, A. (2019). Land-use conflicts between biodiversity conservation and extractive industries in the Peruvian Andes. *Journal of Environmental Management*, 232, 1028–1036. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.12.016>
- Baxter, J. S. (1935). 9. On the Female Genital Tract in the Caenolestids (Marsupialia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 105(1), 157–162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1935.tb06238.x>
- Beck, R. M. D. (2023). Diversity and Phylogeny of Marsupials and Their Stem Relatives (Metatheria). En: Cáceres, N.C., Dickman, C.R. (eds) *American and Australasian Marsupials*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_35-1
- Beck, R. M. D., Voss, R. S., & Jansa, S. A. (2022). Craniodental morphology and phylogeny of marsupials (*Bulletin of the American Museum of Natural History*, no. 457). <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/7298>
- Bensley, B. A. (1903). III. On the Evolution of the Australian Marsupialia; with Remarks on the Relationships of the Marsupials in general. *Transactions of the Linnean Society of London. 2nd Series: Zoology*, 9(3), 83–217. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1903.tb00447.x>
- Berry, R. J. (1986). Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1–2), 205–230. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01754.x>
- Biggers, J. D., & DeLamater, E. D. (1965). Marsupial spermatozoa pairing in the epididymis of American forms. *Nature*, 208, 402–404.
- Blomberg, S. P., & Garland Jr, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Blomberg, S. P., Garland, T., JR., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Bollback, J. P. (2006). SIMMAP: Stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. *BMC Bioinformatics*, 7(1), 88. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-88>
- Boron, V., Deere, N. J., Xofis, P., Link, A., Quiñones-Guerrero, A., Payan, E., & Tzanopoulos, J. (2019). Richness, diversity, and factors influencing occupancy of mammal communities across human-modified landscapes in Colombia. *Biological Conservation*, 232, 108–116. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.030>
- Boschman, L. M. (2021). Andean mountain building since the Late Cretaceous: A paleoelevation reconstruction. *Earth-Science Reviews*, 220, 103640. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103640>
- Bremer, K. (1994). Branch Support and Tree Stability. *Cladistics*, 10(3), 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x>
- Brito, J., García-Vásquez, R., Curay, J., Villacís, Z., Vega-Yáñez, M. A., Luis Mena-Jaen, J., & Vargas, R. (2023). Small non-volant mammals of the Provincia de El Oro, Ecuador: Results of a field survey and annotated checklist [PDF]. <https://doi.org/10.20363/BZB-2023.72.1.105>
- Brito, J., Niveló-Villavicencio, C., Reyes-Puig, C., & Yáñez-Muñoz, M. H. (2022). Macroscopic morphology of the male genitalia of *Caenolestes caniventer* (Caenolestidae: Paucituberculata). *Therya Notes*, 3, 133–136. https://doi.org/10.12933/therya_notes-22-84
- Brito, J., Tinoco, N., Pinto, C. M., García, R., Koch, C., Fernandez, V., Burneo, S., & Pardiñas, U. F. J. (2022). Unlocking Andean sigmodontine diversity: Five new species of *Chilomys* (Rodentia: Cricetidae) from the montane forests of Ecuador. *PeerJ*, 10, e13211.

- <https://doi.org/10.7717/peerj.13211>
 Brocklehurst, N., & Benevento, G. L. (2020). Dental characters used in phylogenetic analyses of mammals show higher rates of evolution, but not reduced independence. *PeerJ*, 8, e8744. <https://doi.org/10.7717/peerj.8744>
- Broennimann, O., Cola, V. D., & Guisan, A. (2023). ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. <https://CRAN.R-project.org/package=ecospat>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Brooks, D. R., Bilewicz, J., Condy, C., Evans, D. C., Folinsbee, K. E., Fröbisch, J., Halas, D., Hill, S., McLennan, D. A., Mattern, M., Tsuji, L. A., Ward, J. L., Wahlberg, N., Zamparo, D., & Zannata, D. (2007). Quantitative Phylogenetic Analysis in the 21st Century. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2), 225–252. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S1870-34532007000200001&lng=es&nrm=iso&tlng=en
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K. J. van, Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Brooks, T. M., Pimm, S. L., Akçakaya, H. R., Buchanan, G. M., Butchart, S. H. M., Foden, W., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Jenkins, C. N., Joppa, L., Li, B. V., Menon, V., Ocampo-Peñuela, N., & Rondinini, C. (2019). Measuring Terrestrial Area of Habitat (AOH) and Its Utility for the IUCN Red List. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(11), 977–986. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.009>
- Broom, R. (1911). On the affinities of *Caenolestes* [Marsupialia]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 36, 315–320. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.21900>
- Broom, R. (1926). On the Organ of Jacobson and some other Structures in the Nose of *Caenolestes*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 96(2), 419–424. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1926.tb08104.x>
- Brown, B. E. (2004). Atlas of New World marsupials (pp. 1–320). *Field Museum of Natural History*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3410>
- Brown, J. L., & Carnaval, A. C. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>
- Bublitz, J. (1983). Beiträge zu Skelettbau, Verhalten und Lebensraum der Gattung *Caenolestes* Thomas 18958 (Marsupialia). *Zoologischer Anzeiger*, 211(5), 359–363.
- Bublitz, J. (1987). Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: Unter Verwendung craniometrischer Methoden. *Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig*.
- Butler, M. A., & King, A. A. (2004). Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. *The American Naturalist*, 164(6), 683–695. <https://doi.org/10.1086/426002>
- Caramaschi, F. P., Junqueira, A., & Bonvicino, C. R. (2013). The geographic distribution of *Didelphis imperfecta* (Marsupialia: Didelphimorphia): An endemic species to the Guiana Shield, Eastern Amazonia. 3.
- Carlotto, V. (2013). Paleogeographic and tectonic controls on the evolution of Cenozoic basins in the Altiplano and Western Cordillera of southern Peru. *Tectonophysics*, 589, 195–219. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2013.01.002>
- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D., Livingstone, S. W., & Wiens, J. J. (2020). Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95(3), 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Castro, M. C., Dahur, M. J., & Ferreira, G. S. (2021). Amazonia as the origin and diversification area of didelphidae (mammalia: metatheria), and a review of the fossil record of the clade. *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-021-09548-7>
- Chemisquy, M. A., González-Ittig, R. E., & Martín, G. M. (2023). Hidden in plain sight: *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) might not be a single species. *Journal of Mammalian*

- Evolution, 30(4), 873–889. <https://doi.org/10.1007/s10914-023-09685-1>
- Collyer, M. L., & Adams, D. C. (2021). Phylogenetically aligned component analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(2), 359–372. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13515>
- Collyer, M. L., & Adams, D. C. (2023). RRPP: Linear Model Evaluation with Randomized Residuals in a Permutation Procedure, R package version 1.4.0. <https://cran.r-project.org/package=RRPP>
- Cracraft, J. (1983). Species Concepts and Speciation Analysis. In R. F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology* (pp. 159–187). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6
- Cressler, C. E., Butler, M. A., & King, A. A. (2015). Detecting Adaptive Evolution in Phylogenetic Comparative Analysis Using the Ornstein–Uhlenbeck Model. *Systematic Biology*, 64(6), 953–968. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv043>
- Cresso, M., Clerici, N., Sanchez, A., & Jaramillo, F. (2020). Future Climate Change Renders Unsuitable Conditions for Paramo Ecosystems in Colombia. *Sustainability*, 12(20), 8373. <https://doi.org/10.3390/su12208373>
- Cunningham, C. W., Omland, K. E., & Oakley, T. H. (1998). Reconstructing ancestral character states: A critical reappraisal. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(9), 361–366. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01382-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01382-2)
- Daac, O. (2017). MODIS and VIIRS Land Products Global Subsetting and Visualization Tool. ORNL DAAC. <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1379>
- Damuth, J. D., & MacFadden, B. J. (1990). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press.
- De la Cruz-Amo, L., Bañares-de-Dios, G., Cala, V., Granzow-de la Cerda, Í., Espinosa, C. I., Ledo, A., Salinas, N., Macía, M. J., & Cayuela, L. (2020). Trade-offs among aboveground, belowground, and soil organic carbon stocks along altitudinal gradients in andean tropical montane forests. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.00106>
- de Queiroz, K. (1998). The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation. In D. Howard & S. Berlocher (Eds.), *Endless Forms. Species and Speciation* (pp. 57–75). Oxford University Press.
- Dederer, P. H. (1909). Comparison of *Caenolestes* with Polyprotodonta and Diprotodonta. *The American Naturalist*, 43(514), 614–618. <http://www.jstor.org/stable/2455523>
- Diazgranados, M., & Barber, J. C. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): A remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *PeerJ*, 5, e2968. <https://doi.org/10.7717/peerj.2968>
- Didan, K. (2015). MOD13Q1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid V006. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD13Q1.006>
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, M., Locke, H., Ellis, E. C., Jones, B., Barber, C. V., Hayes, R., Kormos, C., Martin, V., Crist, E., ... Saleem, M. (2017). An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience*, 67(6), 534–545. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>
- do Prado, J. R., & Percequillo, A. R. (2018). Systematic Studies of the Genus *Aegialomys* Weksler et al., 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): Geographic Variation, Species Delimitation, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(1), 71–118. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9360-y>
- Douglas, J., & Bouckaert, R. (2022). Quantitatively defining species boundaries with more efficiency and more biological realism. *Communications Biology*, 5(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03723-z>
- Dumont, E. R., Strait, S. G., & Friscia, A. R. (2000). Abderitid Marsupials from the Miocene of Patagonia: An Assessment of Form, Function, and Evolution. *Journal of Paleontology*, 74(6), 1161–1172. <http://www.jstor.org/stable/1306970>
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Graham, C., Valavi, R., Abegg, M., Bruce, C., Ford, A., Guisan, A., Hijmans, R. J.,

- Huettmann, F., Lohmann, L., Loisele, B., Moritz, C., Overton, J., Peterson, A. T., Phillips, S., Richardson, K., Williams, S., Wiser, S. K., Wohlgemuth, T., & Zimmermann, N. E. (2020). Presence-only and Presence-absence Data for Comparing Species Distribution Modeling Methods. *Biodiversity Informatics*, 15(2), 69–80. <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.13384>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Elliot, M. G., & Mooers, A. Ø. (2014). Inferring ancestral states without assuming neutrality or gradualism using a stable model of continuous character evolution. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), 226. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0226-8>
- Engelman, R. K., & Croft, D. A. (2016). Evidence for Sexual Dimorphism in the Early Miocene Palaeothentid *Acdestis owenii* (Marsupialia: Paucituberculata). *Ameghiniana*, 53(4), 444. <https://doi.org/10.5710/AMGH.26.02.2016.2898>
- Engelman, R. K., Anaya, F., & Croft, D. A. (2017). New palaeothentid marsupials (Paucituberculata) from the middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia, and their implications for the palaeoecology, decline and extinction of the Palaeothentoidea. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(10), 787–820. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1240112>
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G., & Peterson, A. T. (2014). Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: Use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>
- Evans, H. E., & Miller, M. E. (2013). *Miller's anatomy of the dog* (Fourth edition). Elsevier.
- Fajardo, A., & Piper, F. I. (2017). An assessment of carbon and nutrient limitations in the formation of the southern Andes tree line. *Journal of Ecology*, 105(2), 517–527. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12697>
- Farris, J. S., Albert, V. A., Källersjö, M., Lipscomb, D., & Kluge, A. G. (1996). Parsimony Jackknifing Outperforms Neighbor-Joining. *Cladistics*, 12(2), 99–124. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1996.tb00196.x>
- Feitl, M., Kern, A. K., Jones, A., Fritz, S. C., Baker, P. A., Joeckel, R. M., Salenbien, W., & Willard, D. (2019). Paleoclimate of the subtropical Andes during the latest Miocene, Lauca Basin, Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 534, 109336. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109336>
- Felsenstein, J. (1985). Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using the Bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791. <https://doi.org/10.2307/2408678>
- Felsenstein, J. (2003). *Inferring Phylogenies*. Sinauer.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flantua, S. G. A., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1808–1825. <https://doi.org/10.1111/jbi.13607>
- Flores, D. A. (2009). Phylogenetic Analyses of Postcranial Skeletal Morphology in Didelphid Marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2009(320), 1–81. <https://doi.org/10.1206/320.1>
- Flores, D. A., Abdala, F., Martin, G. M., Giannini, N. P., & Martinez, J. M. (2015). Post-Weaning Cranial Growth in Shrew Opossums (Caenolestidae): A Comparison with Bandicoots (Peramelidae) and Carnivorous Marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*, 22(3), 285–303. <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9279-0>
- Fox, G. A., Negrete-Yankelevich, S., & Sosa, V. J. (Eds.). (2015). *Ecological Statistics: Contemporary theory and application* (1a ed.). Oxford University Press/Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199672547.001.0001>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (Third). Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Fritz, S. A., & Purvis, A. (2010). Phylogenetic diversity does not capture body size variation at risk in the world's mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1693), 2435–

2441. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0030>
- Galante, P. J., Alade, B., Muscarella, R., Jansa, S. A., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2018). The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: A comprehensive approach to model complexity. *Ecography*, 41(5), 726–736. <https://doi.org/10.1111/ecog.02909>
- Gallardo, M. H., & Patterson, B. D. (1987). An additional 14-chromosome karyotype and sex-chromosome mosaicism in South American marsupials. In *Studies in neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (B. D. Patterson & R. M. Timm, eds.). Fieldiana: Zool., new ser. 39:111-115.
- Galvis-Hernández, M., & Ungar Ronderos (Eds.). (2021). *Páramos Colombia: Biodiversidad y Gestión*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35900>
- Gardner, A. L. (2008). *Mammals of South America, Volume 1*. University of Chicago Press.
- Garland, T., Jr., Dickerman, A. W., Janis, C. M., & Jones, J. A. (1993). Phylogenetic Analysis of Covariance by Computer Simulation. *Systematic Biology*, 42(3), 265–292. <https://doi.org/10.1093/sysbio/42.3.265>
- Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22, 3–11. <https://doi.org/10.5194/adgeo-22-3-2009>
- Garreaud, R. D., Vuille, M., & Clement, A. C. (2003). The climate of the Altiplano: Observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194(1–3), 5–22. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00269-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00269-4)
- Garreaud, R. D., Vuille, M., Compagnucci, R., & Marengo, J. (2009). Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3–4), 180–195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>
- GBIF.Org. (2021). Occurrence Download. The Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/DL.W68TSA>
- GDAL/OGR contributors. (2023). GDAL/OGR Geospatial Data Abstraction software Library. Open Source Geospatial Foundation. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5884351>
- Girardin, C. A. J., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K. J., Jørgensen, P. M., Murakami, A. A., Cayola Pérez, L., Seidel, R., Paniagua, N., Fuentes Claros, A. F., Maldonado, C., Silman, M., Salinas, N., Reynel, C., Neill, D. A., Serrano, M., Caballero, C. J., La Torre Cuadros, M. D. L. A., Macía, M. J., ... Malhi, Y. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1–2), 161–171. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>
- Goin, F. J., Candela, A. M., Abello, M. A., & Oliveira, E. V. (2009). Earliest South American paucituberculatans and their significance in the understanding of ‘pseudodiprotodont’ marsupial radiations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(4), 867–884. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00471.x>
- Goin, F. J., Sánchez-Villagra, M. R., Abello, A., & Kay, R. F. (2007). A new generalized paucituberculatan marsupial from the Oligocene of Bolivia and the origin of ‘shrew-like’ opossums: origin of ‘shrew-like’ possums. *Palaeontology*, 50(5), 1267–1276. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00706.x>
- Goin, F. J., Woodburne, M., Zimicz, A. N., Martin, G. M., & Chornogubsky, L. (2016). *A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7420-8>
- Goloboff, P. A. (2014). Extended implied weighting. *Cladistics*, 30(3), 260–272. <https://doi.org/10.1111/cla.12047>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Martiácuti, Ramiácuti, n J., rez, & Szumik, C. A. (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), 324–332. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x>
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221–238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>
- González-Chávez, B., Rojas-Díaz, V., & Cruz-Bernate, L. (2019). Demographic parameters of the silky shrew-opossum *Caenolestes fuliginosus* (Paucituberculata, Caenolestidae) along an altitudinal gradient in the cordillera central of the Colombian Andes. *Journal of Mammalian Evolution*, 26(1), 39–50. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9417-6>

- González, B., Brook, F., & Martin, G. M. (2020). Variability and variation in *Rhyncholestes raphanurus* Osgood (Paucituberculata, Caenolestidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 93(1), 1. <https://doi.org/10.1186/s40693-020-00089-6>
- González, B., Brook, F., & Martin, G. M. (2022). Updated distribution and conservation perspectives of marmosine opossums from Colombia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00489-2021>
- González, B., Soria-Escobar, A. M., Rojas-Díaz, V., Pustovrh, M. C., Monsalve, L. S., & Rougier, G. W. (2020). The embryo of the silky shrew opossum, *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863): First description of the embryo of Paucituberculata. *Journal of Morphology*, 281(3), 326–337. <https://doi.org/10.1002/jmor.21101>
- Gordon, C. L. (2003). A First Look at Estimating Body Size in Dentally Conservative Marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*, 10(1), 1–21. <https://doi.org/10.1023/A:1025545023221>
- Gould, S. J. (1991). Exaptation: A Crucial Tool for an Evolutionary Psychology. *Journal of Social Issues*, 47(3), 43–65. <https://doi.org/10.1111/j.1540-4560.1991.tb01822.x>
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1997). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 581–598. <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Graham, A. (2011). The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany*, 98(3), 336–351. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000353>
- Grajales, V., Amariles, D., Cubillos, C., & Escobar, D. (2015). Gacetero en línea una herramienta para la consulta de localidades asociadas a registros biológicos..pdf. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Gregory-Wodzicki, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin*, 15.
- Gregory, W. K. (1922). On the “Habitus” and “Heritage” of *Caenolestes*. *Journal of Mammalogy*, 3(2), 106. <https://doi.org/10.2307/1373300>
- Gregory, W. K. (1910). The orders of mammals. *Bulletin of the AMNH*; v. 27. <http://hdl.handle.net/2246/313>
- Grinnell, J. (1917). Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist*, 51(602), 115–128. <https://www.jstor.org/stable/2456106>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(5), 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Gutiérrez-Pinto, N., Cuervo, A. M., Miranda, J., Pérez-Emán, J. L., Brumfield, R. T., & Cadena, C. D. (2012). Non-monophyly and deep genetic differentiation across low-elevation barriers in a Neotropical montane bird (*Basileuterus tristriatus*; Aves: Parulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64(1), 156–165. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.011>
- Gutiérrez, E. E., Boria, R. A., & Anderson, R. P. (2014). Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography*, 37(8), 741–753. <https://doi.org/10.1111/ecog.00620>
- Hackathon, R., & et. al. (2020). phylobase: Base Package for Phylogenetic Structures and Comparative Data. <https://CRAN.R-project.org/package=phylobase>
- Hansen, T. F. (1997). Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 51(5), 1341–1351. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01457.x>
- Hansen, T. F., Pienaar, J., & Orzack, S. H. (2008). A comparative method for studying adaptation to a randomly evolving environment. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 62(8), 1965–1977. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00412.x>
- Hanson, J. O. (2020). wdpar: Interface to the World Database on Protected Areas (1.0.6) [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=wdpar>
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E., & Challenger, W. (2008). GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24, 129–131. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm538>
- Hartig, F. (2022). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression

- Models. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hayman, D. L., Kirsch, J. A. W., Martin, P. G., & Waller, P. F. (1971). Chromosomal And Serological Studies of the Caenolestidae and their implications for Marsupial evolution. *Nature*, 231, 194–195.
- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(31), 7985–7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- Helmer, E. H., Gerson, E. A., Baggett, L. S., Bird, B. J., Ruzycki, T. S., & Voggesser, S. M. (2019). Neotropical cloud forests and páramo to contract and dry from declines in cloud immersion and frost. *PLOS ONE*, 14(4), e0213155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213155>
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5), 773–785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Herrick, J. C. (1921). The brain of *Caenolestes obscurus*. *Field Museum of Natural History*, 157–162.
- Hibbard, T. N., Andrade-Díaz, M. S., & Díaz-Gómez, J. M. (2018). But they move! Vicariance and dispersal in southern South America: Using two methods to reconstruct the biogeography of a clade of lizards endemic to South America. *PLOS ONE*, 13(9), e0202339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202339>
- Hill, R. W. (2017). Benign neonatal deep hypothermia in rodents and its relations to hibernation. *Journal of Comparative Physiology B*, 187(5), 705–713. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1070-0>
- Hoang, D. T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B. Q., & Vinh, L. S. (2018). UFBBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 518–522. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>
- Hooghiemstra, H., & Van der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>
- Horovitz, I., & Sánchez-Villagra, M. R. (2003). A morphological analysis of marsupial mammal higher-level phylogenetic relationships. *Cladistics*, 19(3), 181–212. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00363.x>
- Huelsenbeck, J. P., Bull, J. J., & Cunningham, C. W. (1996). Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(4), 152–158. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10006-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10006-9)
- Huelsenbeck, J. P., Nielsen, R., & Bollback, J. P. (2003). Stochastic Mapping of Morphological Characters. *Systematic Biology*, 52(2), 131–158. <https://doi.org/10.1080/10635150390192780>
- IUCN. (2021). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <https://www.iucnredlist.org>. Queried on 01 May 2021.
- Jiménez-Rivillas, C., García, J. J., Quijano-Abril, M. A., Daza, J. M., Morrone, J. J., Jiménez-Rivillas, C., García, J. J., Quijano-Abril, M. A., Daza, J. M., & Morrone, J. J. (2018). A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian Systematic Botany*, 31(4), 296–310. <https://doi.org/10.1071/SB18008>
- Jiménez, F. A., & Patterson, B. D. (2012). A New Species of Pterygodermatites (Nematoda: Rictulariidae) from the Incan Shrew Opossum, *Lestoros inca*. *Journal of Parasitology*, 98(3), 604–607. <https://doi.org/10.1645/GE-3014.1>
- Jiménez, L., & Soberón, J. (2020). Leaving the area under the receiving operating characteristic curve behind: An evaluation method for species distribution modelling applications based on presence-only data. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(12), 1571–1586. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13479>
- Jombart, T., & Dray, S. (2010). adephylo: Exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. *Bioinformatics*, 26, 1907–1909. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq292>
- Jung, M., Dahal, P. R., Butchart, S. H. M., Donald, P. F., De Lamo, X., Lesiv, M., Kapos, V., Rondinini, C., & Visconti, P. (2020). A global map of terrestrial habitat types. *Scientific Data*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00599-8>
- Kass, J. M., Muscarella, R., Galante, P. J., Bohl, C. L., Pinilla-Buitrago, G. E., Boria, R. A., Soley-

- Guardia, M., & Anderson, R. P. (2021). ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(9), 1602–1608. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13628>
- Kassambara, A. (2023). rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kattan, G. H., Franco, P., Rojas, V., & Morales, G. (2004). Biological Diversification in a Complex Region: A Spatial Analysis of Faunistic Diversity and Biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1829–1839. <http://www.jstor.org/stable/3554782>
- Keck, F., Rimet, F., Bouchez, A., & Franc, A. (2016). phylosignal: An R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2774–2780. <https://doi.org/10.1002/ece3.2051>
- Kelt, D. A., & Martínez, D. R. (1989). Notes on Distribution and Ecology of Two Marsupials Endemic to the Valdivian Forests of Southern South America. *Journal of Mammalogy*, 70(1), 220–224. <https://doi.org/10.2307/1381695>
- King, A. A., & Butler, M. A. (2023). ouch: Ornstein-Uhlenbeck models for phylogenetic comparative hypotheses. <https://kingaa.github.io/ouch/>
- Kirsch, J. A. W. (1977). The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*, 25(52), 1–152. <https://doi.org/10.1071/ajzs052>
- Kirsch, J. A. W., & Waller, P. F. (1979). Notes on the Trapping and Behavior of the Caenolestidae (Marsupialia). *Journal of Mammalogy*, 60(2), 390–395. <https://doi.org/10.2307/1379811>
- Kleemann, J., Koo, H., Hensen, I., Mendieta-Leiva, G., Kahnt, B., Kurze, C., Inclan, D. J., Cuenca, P., Noh, J. K., Hoffmann, M. H., Factos, A., Lehnert, M., Lozano, P., & Fürst, C. (2022). Priorities of action and research for the protection of biodiversity and ecosystem services in continental Ecuador. *Biological Conservation*, 265, 109404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109404>
- Kovarovic, K., Aiello, L. C., Cardini, A., & Lockwood, C. A. (2011). Discriminant function analyses in archaeology: Are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science*, 38(11), 3006–3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>
- Koyabu, D., Maier, W., & Sánchez-Villagra, M. R. (2012). Paleontological and developmental evidence resolve the homology and dual embryonic origin of a mammalian skull bone, the interparietal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(35), 14075–14080. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208693109>
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A. K., Augeri, D. M., Cheyne, S. M., Hearn, A. J., Ross, J., Macdonald, D. W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A. J., Semiadi, G., Rustam, R., ... Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1366–1379. <https://doi.org/10.1111/ddi.12096>
- Ladevèze, S. (2004). Metatherian petrosals from the late Paleocene of Itaboraí, Brazil, and their phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(1), 202–213. <https://doi.org/10.1671/16>
- Liu, C., Newell, G., & White, M. (2016). On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution*, 6(1), 337–348. <https://doi.org/10.1002/ece3.1878>
- Liu, C., White, M., & Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40(4), 778–789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., & Whittaker, and R. J. (2016). *Biogeography* (Fifth Edition, Fifth Edition). Oxford University Press.
- Lönnberg, E. (1921). A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes*. *Arkiv För Zoologi*, 14, 1–104. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/97742>
- Lopez-Arevalo, H., Montenegro-Diaz, O., & Cadena, A. (1993). Ecología de los pequeños mamíferos de la reserva biológica carpanta, en la cordillera oriental Colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 28(4), 193–210. <https://doi.org/10.1080/01650529309360904>

- Lopez, P., Casane, D., & Philippe, H. (2002). Heterotachy, an Important Process of Protein Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 19(1), 1–7. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003973>
- Loyola, R. D., Lemes, P., Faleiro, F. V., Trindade-Filho, J., & Machado, R. B. (2012). Severe Loss of Suitable Climatic Conditions for Marsupial Species in Brazil: Challenges and Opportunities for Conservation. *PLOS ONE*, 7(9), e46257. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046257>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Lunde, D. P., & Pacheco, V. (2003). Shrew opossums (Paucituberculata: *Caenolestes*) from the Huancabamba region of east Andean Peru. *Mammal Study*, 28(2), 145–148. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.28.145>
- Madriñán, S., Cortés, A., & Richardson, J. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fgene.2013.00192>
- Marsaglia, G., Tsang, W. W., & Wang, J. (2003). Evaluating Kolmogorov's Distribution. *Journal of Statistical Software*, 8, 1–4. <https://doi.org/10.18637/jss.v008.i18>
- Marshall, L. G. (1980). Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae (pp. 1–178). Field Museum of Natural History. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3314>
- Martin, G. M. (2007). Dental anomalies in *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria, Microbiotheriidae), *Caenolestes fuliginosus* and *Rhyncholestes raphanurus* (Paucituberculata, Caenolestidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000400001>
- Martin, G. M. (2008). Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales Patagónicos [Doctoral Thesis]. Universidad Nacional de La Plata.
- Martin, G. M. (2010). Geographic distribution and historical occurrence of *Dromiciops gliroides* Thomas (Metatheria: Microbiotheria). *Journal of Mammalogy*, 91(4), 1025–1035. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-347.1>
- Martin, G. M. (2011). Geographic distribution of *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924 (Paucituberculata: Caenolestidae), an endemic marsupial of the Valdivian Temperate Rainforest. *Australian Journal of Zoology*, 59(2), 118–126. <https://doi.org/10.1071/ZO11038>
- Martin, G. M. (2013). Intraspecific variability in *Lestoros inca* (Paucituberculata, Caenolestidae), with reports on dental anomalies and eruption pattern. *JOURNAL OF MAMMALOGY*, 94(3), 17.
- Martin, G.M. (2017). *Rhyncholestes raphanurus* (amended version of 2015 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T19710A116333652. Accessed on 10 January 2024.
- Martin, G. M., & González-Chávez, B. (2016). Observations on the behavior of *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863) (Marsupialia, Paucituberculata, Caenolestidae) in captivity. *Journal of Mammalogy*, 97(2), 568–575. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv203>
- Martin, G. M., & Sauthier, D. E. U. (2011). Observations on the captive behavior of the rare Patagonian opossum *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921) (Marsupialia, Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*, 75(3). <https://doi.org/10.1515/mamm.2011.032>
- Martin, G. M., González, B., & Monjeau, A. (2021). Continental assessment of South American marsupial conservation priorities: A methodological approach using a spatially explicit conservation indicator. *Biological Conservation*, 256, 109045. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109045>
- Martin, G. M., Gonzalez, B., Brook, F., & Monjeau, A. (2022a). Conservation Biogeography of Living American Marsupials: Didelphimorphia, Microbiotheria, and Paucituberculata. En *American and Australasian Marsupials* (pp. 1–29). Springer. https://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-3-030-88800-8_25-1
- Martin, G. M., Brand, C., & Monjeau, A. (2022b). Serendipity and adaptation in New World marsupial evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, 29(3), 493–513. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09605-9>
- Mazerolle, M. J. (2023). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- McNab, B. K. (1971). On the Ecological Significance of Bergmann's Rule. *Ecology*, 52(5), 845–854. <https://doi.org/10.2307/1936032>

- McNab, B. K. (1978). The comparative energetics of neotropical marsupials. *Journal of Comparative Physiology B*, 125(2), 115–128. <https://doi.org/10.1007/BF00686747>
- McNab, B. K. (2008). An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(1), 5–28. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.05.008>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267–1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Meserve, P. L., Lang, B. K., & Patterson, B. D. (1988). Trophic Relationships of Small Mammals in a Chilean Temperate Rainforest. *Journal of Mammalogy*, 69(4), 721–730. <https://doi.org/10.2307/1381627>
- Meserve, P. L., Murúa, R., N., O. L., & Rau, J. R. (1982). Observations on the Small Mammal Fauna of a Primary Temperate Rain Forest in Southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 63(2), 315–317. <https://doi.org/10.2307/1380646>
- Minh, B. Q., Schmidt, H. A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M. D., von Haeseler, A., & Lanfear, R. (2020). IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era. *Molecular Biology and Evolution*, 37(5), 1530–1534. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>
- Mitchell, K. J., Pratt, R. C., Watson, L. N., Gibb, G. C., Llamas, B., Kasper, M., Edson, J., Hopwood, B., Male, D., Armstrong, K. N., Meyer, M., Hofreiter, M., Austin, J., Donnellan, S. C., Lee, M. S. Y., Phillips, M. J., & Cooper, A. (2014). Molecular Phylogeny, Biogeography, and Habitat Preference Evolution of Marsupials. *Molecular Biology and Evolution*, 31(9), 2322–2330. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu176>
- Mori, E., Menchetti, M., Zozzoli, R., & Milanesi, P. (2019). The importance of taxonomy in species distribution models at a global scale: The case of an overlooked alien squirrel facing taxonomic revision. *Journal of Zoology*, 307(1), 43–52. <https://doi.org/10.1111/jzo.12616>
- Morrone, J. J. (2014). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41(5), 842–854. <https://doi.org/10.1111/jbi.12251>
- Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., & Mercado-Gómez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 94, e20211167. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- Moua, Y., Roux, E., Seyler, F., & Briolant, S. (2020). Correcting the effect of sampling bias in species distribution modeling – A new method in the case of a low number of presence data. *Ecological Informatics*, 57, 101086. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101086>
- Myers, P., & Patton, J. L. (2007). Genus *Lestoros* Oehser, 1934. En A. L. Gardner (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Vol. 1, pp. 124–126). The University of Chicago Press.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Nilsson, M. A., Churakov, G., Sommer, M., Tran, N. V., Zemann, A., Brosius, J., & Schmitz, J. (2010). Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology*, 8(7), e1000436. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000436>
- Niño-Reyes, A., González, B., Navarro-Morales, A., Moreno, A., Velásquez-Valencia, A., Capera, G., & Cepeda-Duque, J. C. (2020). New record in the diet of *Philander andersoni*. *Therya Notes*, 1(1), Article 1. <http://mastoziologiamexicana.com/ojs/index.php/theryanotes/article/view/19>
- Nixon, K. C. (1999). WINCLADA (Computer program and documentation). Disponible en: <http://www.cladistics.com/>
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1990). An Amplification of the Phylogenetic Species Concept. *Cladistics*, 6(3), 211–223. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x>

- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., ... Ovaskainen, O. (2019). A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89(3). <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>
- Obenchain, J. B. (1925). The brains of the South American marsupials *Caenolestes* and *Orolestes*. Field Museum of Natural History Zoological Series, XIV, 100.
- Oden, N. L., & Sokal, R. R. (1986). Directional Autocorrelation: An Extension of Spatial Correlograms to Two Dimensions. *Systematic Biology*, 35(4), 608–617. <https://doi.org/10.2307/2413120>
- Oehser, P. H. (1934). Another new generic name for a South American marsupial. *Journal of Mammalogy*, 15(3), 240–254. <https://doi.org/10.2307/1373858>
- Ojala-Barbour, R., Pinto, C. M., Brito M., J., Albuja V., L., Lee, T. E., & Patterson, B. D. (2013). A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids. *Journal of Mammalogy*, 94(5), 967–982. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-018.1>
- Olivera, M. E. (2022). Estudio de la variación morfológica y genética en *Rhyncholestes raphanurus*; Osgood, 1924 (Paucituberculata: Caenolestidae) [Tesina para optar por el título de licenciada en Ciencias Biológicas]. Universidad de la República del Uruguay.
- Osgood, W. H. (1921). A monographic study of the American marsupial, *Caenolestes* (pp. 1–264). Field Museum of Natural History,. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2728>
- Osgood, W. H. (1924). Review of Living Caenolestids with Description of a New Genus from Chile.pdf. Field Museum of Natural History Zoological Series, XIV(222), 165–172.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), Article 6756. <https://doi.org/10.1038/44766>
- Palma, R. E., Gutiérrez-Tapia, P., González, J. F., Boric-Bargetto, D., & Torres-Pérez, F. (2017). Mountaintops phylogeography: A case study using small mammals from the Andes and the coast of central Chile. *PLOS ONE*, 12(7), e0180231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180231>
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Pateiro-López, B., & Rodríguez-Casal, A. (2010). Generalizing the Convex Hull of a Sample: The R Package alphahull. *Journal of Statistical Software*, 34(5). <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i05>
- Patterson, B. D. (2015). Order Paucituberculata. En *Handbook of Mammals of the World*, Vol. 5. Monotremes and Marsupials (D.E. Wilson, R.A. Mittermeier, pp. 188–197). Lynx Editions.
- Patterson, B. D., & Costa, L. P. (Eds.). (2012). *Bones, clones, and biomes: The history and geography of recent neotropical mammals*. The University of Chicago Press.
- Patterson, B. D., & Gallardo, M. H. (1987). *Rhyncholestes raphanurus*. *Mammalian Species*, 286, 1–5. <https://doi.org/10.2307/3503866>
- Patterson, B. D., Meserve, P. L., & Lang, B. K. (1989). Distribution And Abundance Of Small Mammals Along And Elevational Transect In Temperate Rainforests Of Chile. *Journal of Mammalogy*, 70(1), 67–78.
- Patterson, B. D., Meserve, P. L., & Lang, B. K. (1990). Quantitative Habitat Associations of Small Mammals along an Elevational Transect in Temperate Rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 71(4), 620–633. <https://doi.org/10.2307/1381803>
- Paulo, P., Teófilo, F. H., Bertuol, C., Polo, É., Moncrieff, A. E., Bandeira, L. N., Nuñez-Penichet, C., Fernandes, I. Y., Bosholn, M., Machado, A. F., Luna, L. W., Peçanha, W. T., Rampini, A. P., Hashimoto, S., Dias, C., Araripe, J., Aleixo, A., do Rêgo, P. S., Hrbek, T., ... Anciães, M. (2023). Geographic Drivers of Genetic and Plumage Color Diversity in the Blue-Crowned Manakin. *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1007/s11692-023-09613-4>
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2006). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar: Predicting species distributions with low sample sizes. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pedersen, T. L. (2022). patchwork: The Composer of Plots. <https://CRAN.R-project.org/package=patchwork>

- Pennell, M. W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., Fitzjohn, R. G., Alfaro, M. E., & Harmon, L. J. (2014). *geiger* v2.0: An expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30, 2216–2218. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu181>
- Pérez-Consuegra, N., Hoke, G. D., Fitzgerald, P., Mora, A., Sobel, E. R., & Glodny, J. (2022). Late Miocene–Pliocene onset of fluvial incision of the Cauca River Canyon in the Northern Andes. *GSA Bulletin*, 134(9–10), 2453–2468. <https://doi.org/10.1130/B36047.1>
- Pérez-Consuegra, N., Ott, R. F., Hoke, G. D., Galve, J. P., Pérez-Peña, V., & Mora, A. (2021). Neogene variations in slab geometry drive topographic change and drainage reorganization in the Northern Andes of Colombia. *Global and Planetary Change*, 206, 103641. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103641>
- Pérez-Escobar, O. A., Zizka, A., Bermúdez, M. A., Meseguer, A. S., Condamine, F. L., Hoorn, C., Hooghiemstra, H., Pu, Y., Bogarín, D., Boschman, L. M., Pennington, R. T., Antonelli, A., & Chomicki, G. (2022). The Andes through time: Evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science*, 27(4), 364–378. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.09.010>
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press; JSTOR. <https://doi.org/10.2307/j.ctt7stnh>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Pohar, M., Blas, M., & Turk, S. (2004). Comparison of Logistic Regression and Linear Discriminant Analysis: A Simulation Study.
- Posadas, A., Duffaut Espinosa, L. A., Yarlequé, C., Carbajal, M., Heidinger, H., Carvalho, L., Jones, C., & Quiroz, R. (2015). Spatial random downscaling of rainfall signals in Andean heterogeneous terrain. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 22(4), 383–402. <https://doi.org/10.5194/npg-22-383-2015>
- Poveda, G., Álvarez, D. M., & Rueda, Ó. A. (2011). Hydro-climatic variability over the Andes of Colombia associated with ENSO: A review of climatic processes and their impact on one of the Earth's most important biodiversity hotspots. *Climate Dynamics*, 36(11), 2233–2249. <https://doi.org/10.1007/s00382-010-0931-y>
- Prieto-Torres, D. A., & Pinilla-Buitrago, G. (2017). Estimating the potential distribution and conservation priorities of *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780) (Didelphimorphia: Didelphidae). *Therya*, 8(2), 131–144. <https://doi.org/10.12933/therya-17-478>
- Prieto-Torres, D. A., Cuervo, A. M., & Bonaccorso, E. (2018). On geographic barriers and Pleistocene glaciations: Tracing the diversification of the Russet-crowned Warbler (*Myiothlypis coronata*) along the Andes. *PLOS ONE*, 13(3), e0191598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191598>
- QGIS.org. (2021). QGIS Geographic Information System (3.18.1) [Computer software]. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Qiao, H., Soberón, J., & Peterson, A. T. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: Insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12397>
- Quiroga-Carmona, M. (2023). Exploring the effects of the quaternary glacial–interglacial cycles on the geographic distributions of tropical Andean rodents: Species in the genus *Aepeomys* Thomas, 1898 (Thomasomyini: Sigmodontinae: Cricetidae) as a case study. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 58(2), 283–299. <https://doi.org/10.1080/01650521.2021.1948654>
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. (4.1.3) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rabosky, A. D., Cox, C., Rabosky, D., Title, P., Holmes, I., Feldman, A., & McGuire, J. (2016). Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications*, 7, 11484. <https://doi.org/10.1038/ncomms11484>

- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Raia, P., Passaro, F., Fulgione, D., & Carotenuto, F. (2011). Habitat tracking, stasis and survival in Neogene large mammals. *Biology Letters*, 8(1), 64–66. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0613>
- Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N., & Pearson, R. G. (2007). Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology*, 56(6), 907–923. <https://doi.org/10.1080/10635150701775111>
- Revell, L. J. (2009). Size-Correction and Principal Components for Interspecific Comparative Studies. *Evolution*, 63(12), 3258–3268. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00804.x>
- Revell, L. J. (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 319–329. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00044.x>
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Revell, L. J. (2013). Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8), 754–759. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12066>
- Ride, W. D. L. (1962). On the evolution of Australian marsupials. In G. W. Leeper (Ed.), *The Evolution of Living Organisms* (pp. 281–306). Melbourne University Press.
- Robertson, C. E., & Wilsterman, K. (2020). Developmental and reproductive physiology of small mammals at high altitude: Challenges and evolutionary innovations. *Journal of Experimental Biology*, 223(24), jeb215350. <https://doi.org/10.1242/jeb.215350>
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology*, 46(1), 195–203. <https://doi.org/10.1093/sysbio/46.1.195>
- Rougier, G. W., Wible, J. R., & Hopson, J. A. (1992). Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: Implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(2), 188–216. <https://doi.org/10.1080/02724634.1992.10011449>
- Rstudio Team. (2020). Rstudio: Integrated Development for R (1.4) [PBC, Boston, MA]. Rstudio. <http://www.rstudio.com/>.
- Salinas, N., Malhi, Y., Meir, P., Silman, M., Roman Cuesta, R., Huaman, J., Salinas, D., Huaman, V., Gibaja, A., Mamani, M., & Farfan, F. (2011). The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: Results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *The New Phytologist*, 189(4), 967–977. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03521.x>
- Sanmartín, I., van der Mark, P., & Ronquist, F. (2008). Inferring Dispersal: A Bayesian Approach to Phylogeny-Based Island Biogeography, with Special Reference to the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 35(3), 428–449. <https://www.jstor.org/stable/30054706>
- Särkinen, T., Pennington, R. T., Lavin, M., Simon, M. F., & Hughes, C. E. (2012). Evolutionary islands in the Andes: Persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39(5), 884–900. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x>
- Sereno, P. C. (2007). Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6), 565–587. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00161.x>
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>
- Sigovini, M., Keppel, E., & Tagliapietra, D. (2016). Open Nomenclature in the biodiversity era. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10), 1217–1225. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12594>
- Simpson, G. G. (1944). Tempo and Mode in Evolution. In *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/simp93040>
- Skeels, A., Esquerré, D., Lipsky, D., Pellissier, L., & Boschman, L. M. (2023). Elevational Goldilocks zone underlies the exceptional diversity of a large lizard radiation (*Liolaemus*; Liolaemidae).

- Evolution, qpad170. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad170>
- Smith-Ramírez, C. (2004). The Chilean coastal range: A vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity & Conservation*, 13(2), 373–393. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000006505.67560.9f>
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., Pérez-Emán, J., Burney, C. W., Xie, X., Harvey, M. G., Faircloth, B. C., Glenn, T. C., Derryberry, E. P., Prejean, J., Fields, S., & Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(7527), Article 7527. <https://doi.org/10.1038/nature13687>
- Soberón, J., & Arroyo-Peña, B. (2017). Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PloS ONE*, 12(4), e0175138. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Storz, J. F., Quiroga-Carmona, M., Liphardt, S., Bautista, N. M., Opazo, J. C., Rico Cernohorska, A., Salazar-Bravo, J., Good, J. M., & D'Elía, G. (2023). Extreme high-elevation mammal surveys reveal unexpectedly high upper range limits of Andean mice. *BioRxiv: The Preprint Server for Biology*, 2023.08.22.554215. <https://doi.org/10.1101/2023.08.22.554215>
- Storz, J. F., Quiroga-Carmona, M., Opazo, J. C., Bowen, T., Farson, M., Stepan, S. J., & D'Elía, G. (2020). Discovery of the world's highest-dwelling mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(31), 18169–18171. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005265117>
- Struwe, L., Haag, S., Heiberg, E., & Grant, J. R. (2009). Andean Speciation And Vicariance In Neotropical Macrocarpaea (Gentianaceae–Helieae) 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 450–469. <https://doi.org/10.3417/2008040>
- Tarifa, T., & Bernal, N. (1999). Nota sobre el habitat de *Lestoros inca* (Caenolestidae) en Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, 5, 75–79.
- Tate, G. H. H. (1931). Random Observations on Habits of South American Mammals. *Journal of Mammalogy*, 12(3), 248–256. <https://doi.org/10.2307/1373874>
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>
- Thomas, O. (1895). Descriptions of four small mammals from South America, including one belonging to the peculiar marsupial genus “*Hyracodon*,” Tomes. *Annals and Magazine of Natural History*, 16(95), 367–370. <https://doi.org/10.1080/00222939508680289>
- Thomas, O. (1917). Preliminary diagnoses of new mammals obtained by the Yale-National Geographic Society Peruvian expedition. <http://repository.si.edu/xmlui/handle/10088/23578>
- Thomas, O. (1920). Report on the Mammalia collected by Mr. Edmund Heller during the Peruvian Expedition of 1915 under the auspices of Yale University and the National Geographic Society. *Proceedings of the United States National Museum*, 58(2333), 217–249. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.58-2333.217>
- Timm, R. M., & Patterson, B. D. (2007). Genus *Caenolestes* O. Thomas, 1895. In A. L. Gardner (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Vol. 1, pp. 120–124). The University of Chicago Press.
- Timm, R. M., & Price, R. D. (1988). A New *Cummingsia* (Mallophaga: Trimenoponidae) from a Peruvian Mouse-Opossum (Marsupialia). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 61(1), 76–79. <https://www.jstor.org/stable/25084966>
- Tirira, D. (2007). *Mamíferos del Ecuador: Guía de campo*. Ediciones Murciélago Blanco.
- Toivonen, J. M., Gonzales-Inca, C. A., Bader, M. Y., Ruokolainen, K., & Kessler, M. (2018). Elevational Shifts in the Topographic Position of *Polylepis* Forest Stands in the Andes of Southern Peru. *Forests*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/f9010007>
- Tomes, R. F. (1863). Notice of a New American Form of Marsupial. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 50–51.
- Trouessart, E.-L. (1898). *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium a doctore E.-L. Trouessart* (Nova ed. (prima completa), pp. 1–696). R. Friedländer & sohn. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.61437>

- Turnbull, W. (1970). Mammalian masticatory apparatus.
- Tyndale-Biscoe, C. H. (1980). Observations on the biology of marsupials in Colombia and Venezuela. *National Geographic Research Reports*, 12, 711–720.
- Tyndale-Biscoe, C. H. (2005). *Life of marsupials*. CSIRO Publishing.
- UNEP-WCMC, & IUCN. (2023). Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) and World Database on Other Effective Area-based Conservation Measures (WD-OECM) [Online], September 2023, Cambridge, UK: UNEP-WCMC and IUCN. Available at: www.protectedplanet.net. Cambridge, UK: UNEP-WCMC and IUCN, Available at: www.protectedplanet.net.
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLOS Biology*, 17(12), e3000494. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
- van der Hammen, T., & Hooghiemstra, H. (2000). Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19(8), 725–742. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00024-4](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00024-4)
- van Zyl, J. J. (2001). The Shuttle Radar Topography Mission (SRTM): A breakthrough in remote sensing of topography. *Acta Astronautica*, 48(5), 559–565. [https://doi.org/10.1016/S0094-5765\(01\)00020-0](https://doi.org/10.1016/S0094-5765(01)00020-0)
- Vásquez-Ibarra, V. A., Cortés, E. I., Stillfried, L., Ovando, E., González, D., Contreras, P., & Silva-Rodríguez, E. A. (2023). Presencia de la comadreja trompuda (*Rhyncholestes raphanurus*) en la Cordillera de la Costa Valdiviana, Chile.
- Vásquez, E., Ladd, B., & Borchard, N. (2014). Carbon storage in a high-altitude *Polylepis* woodland in the Peruvian Andes. *Alpine Botany*, 124(1), 71–75. <https://doi.org/10.1007/s00035-014-0126-y>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (Fourth). Springer. <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>
- Voss, R. S., & Giarla, T. C. (2021). A Revision of the Didelphid Marsupial Genus *Marmosa* Part 3. A New Species from Western Amazonia, with Redescriptions of *M. perplexa* Anthony, 1922, and *M. germana* Thomas, 1904. *American Museum Novitates*, 2021(3969). <https://doi.org/10.1206/3969.1>
- Wallace, A. R. (1854). On the Monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of Natural History*, 14(84), 451–454. <https://doi.org/10.1080/037454809494374>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental Niche Equivalency Versus Conservatism: Quantitative Approaches To Niche Evolution. *Evolution*, 62(11), 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wible, J. R. (1990). Petrosals of Late Cretaceous marsupials from North America, and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2), 183–205. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011807>
- Wible, J. R. (2003). On The Cranial Osteology Of The Short-Tailed Opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *ANNALS OF CARNEGIE MUSEUM*, 72, 67.
- Wible, J. R. (2021). The Element Of Paaw In Marsupials And The Ear Region Of *Philander opossum* (Linnaeus, 1758) (Didelphimorphia, Didelphidae). *annals of Carnegie muSeum*, 87, 37.
- Wible, J. R., & Shelley, S. L. (2020). Anatomy of the Petrosal and Middle Ear of the Brown Rat, *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Rodentia, Muridae). *Annals of Carnegie Museum*, 86(1), 1. <https://doi.org/10.2992/007.086.0101>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Golemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wiens, J. J., & Morrill, M. C. (2011). Missing Data in Phylogenetic Analysis: Reconciling Results from Simulations and Empirical Data. *Systematic Biology*, 60(5), 719–731. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr025>
- Wilson, L. A. B., López-Aguirre, C., Archer, M., Hand, S. J., Flores, D., Abdala, F., & Giannini, N. P. (2023). Patterns of ontogenetic evolution across extant marsupials reflect different allometric pathways to ecomorphological diversity. *Nature Communications*, 14, 2689. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38365-0>
- Xanthopoulos, P., Pardalos, P. M., & Trafalis, T. B. (2013). Linear Discriminant Analysis. In: *Robust*

- Data Mining. SpringerBriefs in Optimization. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9878-1_4
- Yablokov, A. V. (Aleksii V. (1974). Variability of mammals (1st ed.). Academy of Sciences, USSR A. N. Severtsov Institute of Morphology of Animals. Mauka Publishers.
- Yu, C., Jiangzuo, Q., Tschopp, E., Wang, H., & Norell, M. (2021). Information in morphological characters. *Ecology and Evolution*, 11(17), 11689–11699. <https://doi.org/10.1002/ece3.7874>
- Zachos, F. E. (2016). Tree thinking and species delimitation: Guidelines for taxonomy and phylogenetic terminology. *Mammalian Biology*, 81(2), 185–188. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.10.002>
- Zhang, Y., Chen, C., Li, L., Zhao, C., Chen, W., & Huang, Y. (2014). Insights from ecological niche modeling on the taxonomic distinction and niche differentiation between the black-spotted and red-spotted tokay geckoes (*Gekko gekko*). *Ecology and Evolution*, 4(17), 3383–3394. <https://doi.org/10.1002/ece3.1183>
- Zimicz, N. (2011). Patrones de desgaste y oclusión en el sistema masticatorio de los extintos Argyrolagoidea (Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes). *Ameghiniana*, 358–379. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i3\(472\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i3(472))
- Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Ritter, C. D., Edler, D., Farooq, H., Herdean, A., Ariza, M., Scharn, R., Svantesson, S., Wengström, N., Zizka, V., & Antonelli, A. (2019). CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(5), 744–751. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>

APÉNDICES

APÉNDICE I

Material de museo revisado para el presente trabajo. Primero se lista material de especies vivientes de Paucituberculata, familia Caenolestidae, y posterior el material fósil. Ver Materiales y métodos en Capítulo I para siglas de los museos.

Material reciente

- Caenolestes barbarensis* comb. nov.** - Reserva Fundacion Colibri, Jardín, Antioquia, Colombia. (CTUA1088, CTUA1089, CTUA1090, CTUA1091, CTUA1093, CTUA1094). Reserva La Mesenia-Paramillo, Jardín, Antioquia, Colombia. (CTUA3519). Santa Barbara, Urrao, Antioquia, Colombia. (FMNH70891, FMNH70892, FMNH70893, FMNH70895, FMNH70896, FMNH70897, FMNH70898, FMNH70899, FMNH70900, FMNH70901, FMNH70902, FMNH70903, FMNH70904, FMNH70905, FMNH70906). Santa Barbara, Urrao, Antioquia, Colombia. (FMNH70894). Páramo Frontino, Caicedo, Antioquia, Colombia. (FMNH70907). PNN Tatamá, vereda Los Planes, Santuario, Risaralda, Colombia. (ICN11966, ICN11967, ICN11968, ICN11969, ICN11970, ICN11971). Vereda San Ignacio. Corregimiento Fenicia, Río Frío, Valle del Cauca, Colombia. (UV12120). Alto Galápagos. Via San José del Palmar., El Águila, Chocó-Valle, Colombia. (UV12147, UV12461). Alto Galápagos. Via San José del Palmar, El Águila, Chocó-Valle, Colombia. (UV12264, UV12460, UV12462, UV12546, UV12547, UV4116, UV4514, UV7431). Cerro del Inglés. Vereda El Brillante, El Cairo, Valle del Cauca, Colombia. (UV12423, UV12586, UV13530).
- Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira".** - Páramo de Belmira, Cerro El Morro, cerca de la cabaña, Belmira, Antioquia, Colombia. (CTUA1002, CTUA1003, CTUA1004, CTUA826). Páramo de Belmira, cabaña, Belmira, Antioquia, Colombia. (CTUA1005). Sin localidad, Belmira, Antioquia, Colombia. (CTUA3324). Serranía de Las Baldías, Zona de las Torres, Bello, Antioquia, Colombia. (CTUA4107). Lagunas del Congo, San Jose de La Montaña, Antioquia, Colombia. (CTUA827). Antioquia, Colombia. (CTUA4939).
- Caenolestes caniventer*.** - 4 km W. of Cahupe, Cajamarca, Perú. (AMNH268102). Cajamarca, Cajamarca, Perú. (AMNH268103, AMNH268108). 4 km W of Pachapiriana (camp Los Ashitas), Cajamarca, Perú. (AMNH268106). 3 km W. of Pachapiriana (camo Las Juntas), Cajamarca, Perú. (AMNH268107). El Chiral, Provincia del Oro, Ecuador. (AMNH47170-47175). Cordillera de

Chilla, Taraguacocha, Ecuador. (AMNH47176-47178). Molleturo, Azuay, Ecuador. (AMNH61861, AMNH61862). Km 30 on road to San., Huancabamba, Piura, Perú. (FMNH81456-81464). Ecuador: Zamora Chinchipe, Yantzaza, Paquiuha Alto Emperador Hito 2. Alt 2330 Pitfall, Yantzaza, Zamora Chinchipe, Ecuador. (MEPM11196). Ecuador: Zamora Chinchipe, Zumba, San Andrés PN Yucuri Bosque Nublado 17m 0679379(9470898, Zumba, Zamora Chinchipe, Ecuador. (MEPM12544). Ecuador: Zamora-Chinchipe, 28 de Mayo, Romerillos, Yacuambi, Yacuambi, Zamora Chinchipe, Ecuador. (QCAZ13275). Ecuador: Loja. Yacuambi, Yacuambi, Loja, Ecuador. (QCAZ13278). Ecuador: Zamora-Chinchipe, Yacuambi. A Ecológica CM, Yacuambi, Zamora Chinchipe, Ecuador. (QCAZ13298). Ecuador: Loja, Parque Natural Yacuri, Loja, Ecuador. (QCAZ15505, QCAZ15508). Ecuador: Loja, Espindola, Jimbra, Parque Nacional Yacuri, Espindola, Loja, Ecuador. (QCAZ15507, QCAZ15509). Ecuador: Loja, Prov. Yacuri National Park, Yacuri, Loja, Ecuador. (QCAZ16193). Ecuador: Azuay, Quimsacocha, Quimsacocha, Azuay, Ecuador. (QCAZ17851). Ecuador: Zamora-Chinchipe, Tapichalaca, Tapichalaca, Zamora Chinchipe, Ecuador. (QCAZ18296, QCAZ18922). Ecuador: Morona-Santiago, Cerro Bosco, bosque aledaño a las antenas repetidoras de pacifictel, Morona, Morona-Santiago, Ecuador. (QCAZ4844).

Caenolestes centralis comb. nov. - La Colosa, Cajamarca, Tolima, Colombia. (sin código). Finca La Martinica, Reserva Forestal Protectora Río Blanco, vereda El Desquite, Manizales, Caldas, Colombia. (IAvH, UV, UV15018, UV15100-15107, UV15109-15119, UV15121-15134). San Antonio, Imbabura?, Ecuador. (AMNH62903, AMNH62904, AMNH62905, AMNH62906, AMNH62907, AMNH62908, AMNH62909, AMNH62910). Río San Rafael, near Santa Rosa, Ecuador. (AMNH64413, AMNH64414, AMNH64415, AMNH64416, AMNH64417, AMNH64478). La Colosa, Cajamarca, Tolima, Colombia. (CTUA3832, CTUA3833, CTUA3834, CTUA3835, CTUA3836). Refugio de vida Silvestre Alto de San Miguel, Caldas, Antioquia, Colombia. (CTUA4269). Distrito Siete, Finca Martinica, Manizales, Caldas, Colombia. (CTUA501-504). Páramo Las Palomas, Sonsón, Antioquia, Colombia. (CTUA876, CTUA877). Páramo de Sonson, 7 km E, Sonson, Antioquia, Colombia. (FMNH69820, FMNH69821, FMNH70543-70545). Termales del Ruiz, Manizalez, Caldas, Colombia. (FMNH70821, FMNH70822). Río Termales, Manizalez, Caldas, Colombia. (FMNH70823, FMNH70824, FMNH70827-70834). Río Termales, Manizales, Caldas, Colombia. (FMNH70825). San Antonio, San Agustín, Huila, Colombia. (FMNH70841, FMNH70842, FMNH70843, FMNH70852, FMNH70853, FMNH70854). Río Ovejeras, San Agustín, Huila, Colombia. (FMNH70844, FMNH70855). Río Magdalena, San Agustín, Huila, Colombia. (FMNH70845, FMNH70846, FMNH70847, FMNH70848, FMNH70849, FMNH70850, FMNH70856, FMNH70857). Santa Marta, San Agustín, Huila, Colombia. (FMNH70851). Lago San Rafael, Cauca, Colombia. (FMNH90108). Vereda Cocora, estación forestal finca La Montaña, Salento, Quindío, Colombia. (ICN11653). Estación forestal y truchícola finca Navarro-Lalineo CRQ, Salento, Quindío, Colombia. (ICN11654, ICN11655). Faldas del volcán Galeras, Pasto, Nariño, Colombia. (ICN13282). Reserva Río Blanco, vereda Las Palomas, Manizales, Caldas, Colombia. (ICN15151, ICN15152). PNN Ucumarí, camino a la laguna. Vereda La Pastora, corregimiento La Florida, Pereira, Risaralda, Colombia. (ICN16530, ICN16531-16537). Belalcazar (Páez), km 42, Cabaña del Inderena Kas Termales, PNN Nevado del Huila, Belalcazar, Cauca, Colombia. (ICN7608, ICN7608, ICN7609, ICN7609, ICN7610, ICN7610). Páramo Sonsón, Antioquia, Colombia. (NMNH-SI293775). La Sirena, Palmira, Valle del Cauca, Colombia. (UV10521, UV12035). Carretera a laguna La Herrera Kilómetro 35, Florida, Valle del Cauca, Colombia. (UV10988). Via La Herrera, Florida, Valle del Cauca, Colombia. (UV10989). Tenerife, Palmira, Valle del Cauca, Colombia. (UV11535). Corregimiento Santa Lucía, Tuluá, Valle del Cauca, Colombia. (UV11788). Juntas, Vereda San Juan Alto, Génova, Quindío, Colombia. (UV13307). PNN Puracé, Termanles de San Juan, Puracé, Cauca, Colombia. (UV13588). Parque Natural Nacional Las Hermosas, Palmira, Valle del Cauca, Colombia. (UV13713). Reserva Forestal Torre 4, Manizales, Caldas, Colombia. (UV13971, UV13972). Sector La Leonera, Vereda La Cabaña, Corregimiento El Bosque, Murillo, Tolima, Colombia. (UV15135-15139). Finca San Esteban, Vía hacia Las Pavas, Santa Rosa de Cabal, Risaralda, Colombia. (UV15140-15142). Páramo Guanacas, Totoró e Inzá, Totoró, Cauca, Colombia. (UV2114). Finca Rincón Santo, 6 km Carretera Salento-Cocora, Salento, Quindío, Colombia. (UV3333). Finca Bengala, Carretera Salento-Cocora, Salento,

Quindío, Colombia. (UV3334, UV3335). Finca Rincón Santo, Salento, Quindío, Colombia. (UV3369). Páramo de Barragan, Tuluá, Valle del Cauca, Colombia. (UV3942). Kilómetro 33, Este de Pasto, Pasto, Nariño, Colombia. (UV9660). Laguna de San Rafael, Puracé, Cauca, Colombia. (UV9916, UV9917).

Caenolestes condorensis. - Achupallas, Cordillera del Condor, Achupalla, Morona-Santiago, Ecuador. (FMNH152134). Ecuador: Prov. Morona-Santiago. Cordillera del condor. Campamento Achupallas, Morona-Santiago, Ecuador. (MEPM7463). Ecuador: Loja, Espindola, Jimbra, Parque Nacional Yacuri, Espindola, Loja, Ecuador. (QCAZ15506, QCAZ15510). Ecuador: Zamora-Chinchi, Tapichalaca, Tapichalaca, Zamora Chinchi, Ecuador. (QCAZ18923).

Caenolestes convelatus. - Las Maquinas, Santo Domingo Trail, Pichincha, Ecuador. (AMNH64453, AMNH64454, AMNH64455, AMNH64456, AMNH64457, AMNH64458, AMNH64459, AMNH64460, AMNH64461, AMNH64462). 5 km ESE San pablo del lago. Hacienda La Vega, Imbabura, Ecuador. (FMNH124620). El Castillo, Esmeraldas, Ecuador. (FMNH44319). Saloya ("Galaya") west, Pichincha, Ecuador. (FMNH53288). Ilambo Valey, Gualea, Pichincha, Ecuador. (FMNH94948). Ecuador: Pichincha, Santa Rosa Mindo, Santa Rosa Mindo, Pichincha, Ecuador. (MEPM245). Ecuador: Pichincha, Secotr El Palmito junto al río Umacha, El Palmito, Pichincha, Ecuador. (MEPM246, MEPM248). Ecuador: Cotopaxi, Reserva Integral Otonga, Cotopaxi, Cotopaxi, Ecuador. (QCAZ13017, QCAZ13099, QCAZ1792, QCAZ1847, QCAZ1848).

Caenolestes sp. nov. 1 "frontino". - Páramo Frontino, Urrao, Antioquia, Colombia. (FMNH70835, FMNH70836, FMNH70837, FMNH70838, FMNH70839, FMNH70840).

Caenolestes fuliginosus. - Chical, Carchi, Ecuador. (AMNH62897-62902). Piñangu, Ecuador. (AMNH62911-62917). Paujchi, Ecuador. (AMNH62918-62919). San Ignacio, Imbabura?, Ecuador. (AMNH64371-64381). Pichincha, Pichincha, Ecuador. (AMNH64382-64384, AMNH64386-64395). Pichincha San Ignacio, Pichincha, Ecuador. (AMNH64385). Santa Rosa, Rio Pita, Ecuador. (AMNH64396-64398, AMNH64400-64409, AMNH64411, AMNH64412). Forest NW of Corazon. Santo Domingo Trail, Pichincha, Ecuador. (AMNH64463-64465). Antisanilla, Napo, Ecuador. (AMNH64466-64474). Sinche, Sinche, Ecuador. (AMNH66826-66834). Carmen. Near Sinche, Sinche, Ecuador. (AMNH66835, AMNH66836). Oriente Cerro Antisana, Napo, Napo, Ecuador. (FMNH43164-43166). Chinchin Cocha, Pichincha, Ecuador. (FMNH53289-53294). Volcán Pichinca, Pichincha, Ecuador. (FMNH53295-53304). Oriente Volcán Pichinca, Pichincha, Ecuador. (FMNH91983). El alto antizama Oriente, Pichincha, Ecuador. (FMNH94949). Salitre medio, reserva Passiflora, Bogotá D.C., Bogotá D.C., Colombia. (ICN21650). Ecuador: Pichincha, Hda Monjas, Pichincha, Pichincha, Ecuador. (MEPM254). Ecuador: Pichincha, Quebrada de Pichán, Pichincha, Pichincha, Ecuador. (MEPM255, MEPM256, MEPM257, MEPM258). Ecuador: Pichincha, Tablahuasi Occidente, Tablahuasi, Pichincha, Ecuador. (MEPM259). Ecuador: Pichincha, volcán Pichincha, Pichincha, Pichincha, Ecuador. (MEPM261). Ecuador: Pichincha, Santa Rosa Mindo, Santa Rosa Mindo, Pichincha, Ecuador. (MEPM263). Ecuador: Volcán Pichincha, Pichincha, Pichincha, Ecuador. (MEPM264). Ecuador: Cerro Brujo-Rumi, San Juan de Chillogallo, Pichincha a 20 km de Quito, San Juan de Chillogallo, Pichincha, Ecuador. (MEPM7211). Ecuador: Reserva Ecológica Cayambe-Coca sector Oyacachi. Papallacta, Laguna Loreta, Papallacta, Napo, Ecuador. (MEPM9252, MEPM9253). 3.45 km en Lloa, Río Cóndor, Huachana, Pichincha, Ecuador. (NMNH-SI513429). Ecuador: Napo, Oyacachi. Confluencia de los ríos Oyacachi y Chalpi, Napo, Napo, Ecuador. (QCAZ2304). Ecuador: Pichincha, Yanacocha, Fundación Jotoco, Yanacocha, Pichincha, Ecuador. (QCAZ5717, QCAZ5719). Ecuador: Tungurahua, PN Llanganates, Laguna de Pisyambo, Tunurahua, Tungurahua, Ecuador. (QCAZ5791, QCAZ5792). Ecuador: Napo, 6.2 Km W desde Papallacta 3570 m s.n.m., Napo, Napo, Ecuador. (QCAZ6255). Ecuador: Cotopaxi, Río Barrancas en la falda suroccidental del Volcan Cotopaxi, Cotopaxi, Cotopaxi, Ecuador. (QCAZ6638, QCAZ6639, QCAZ8432). Ecuador: Napo, Cantera Quijos, parroquia Cosanga, Río Aliso, Quijos, Napo. (MEPM273). Ecuador: Cotopaxi, Iliniza, Iliniza, Cotopaxi, Ecuador. (MEPM250). Ecuador: Bolivar, Páramo de Culebrillas, Bolivar, Bolivar, Ecuador. (QCAZ9867). Monte Chimborazo, Chimborazo, Ecuador. (FMNH53287). Ecuador: Chimborazo, Penipe, La Candelaria, Valle de Callanes, El Altar, Penipe, Chimborazo, Ecuador. (MEPM12609). Ecuador: Sucumbios, Rio Bermejo, Sucumbios, Ecuador. (MEPM251-253). Ecuador: Napo, Quijos, Sector Papallacta oyacocli Suaytaloma, Papallacta, Napo, Ecuador. (MEPM6894). Ecuador: Napo, Quijos,

- Papallacta REEC (Sector La Virgen), en el bosqu Polilepis, cerca a la carretera, Papallacta, Napo, Ecuador. (MEPM7203). Ecuador: Morona-Santiago, Santiago, PN Sangay, Laguna de Atillo, Santiago, Morona-Santiago, Ecuador. (QCAZ11875). Molleturo, Azuay, Ecuador. (AMNH61860). Ecuador: Napo, Papallacta, bosques administrados por la Fundación Terra, Napo, Napo, Ecuador. (QCAZ4130, QCAZ8400). Ecuador: Pichincha, Faldas Occidentales, Pichincha, Pichincha, Ecuador. (MEPM262).
- Caenolestes obscurus.** - La Selva, Planicies de Bogotá, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. (AMNH10559/12149). San Cristobal, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. (FMNH70876-70878, FMNH70880-70890). Sin localidad, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. (ICN19701). Vereda El Verión Alto localidad 3 de santafpe zona rural km 15 al 20 vía Choací, parque Matorredonda, sector el tibar, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. (ICN19765). El Soche, Soacha, Cundinamarca, Colombia. (ICN4651). Finca El Soche, Soacha, Cundinamarca, Colombia. (UV8211-8220). San Miguel de Sibaté, Soacha, Cundinamarca, Colombia. (UV8221-8226).
- Caenolestes sp. nov. 3 "chingaza".** - Páramo de Tama, Toledo, Norte de Santander, Colombia. (FMNH18598, FMNH18599, FMNH18600, FMNH18601, FMNH18602, FMNH18603, FMNH18604). Páramo de Tama, Tachira, Tachira, Venezuela. (FMNH18605). Rio Balcones , Guasca, Cundinamarca, Colombia. (FMNH70858, FMNH70859, FMNH70860, FMNH70861, FMNH70862). Rio Balcones, Guasca, Cundinamarca, Colombia. (FMNH70863-70868, FMNH70870-70875). Reserva Biológica Carpanta, Junín, Cundinamarca, Colombia. (ICN10989, ICN10990, ICN10994, ICN11113, ICN11117, ICN11118, ICN19565). , Junín, Cundinamarca, Colombia. (ICN10989, ICN10991, ICN10992, ICN11118). Colombia, Paramo de Tama, Toledo, Norte de Santander, Colombia. (NMNH-SI240286). 35 Km S 22 W de San Cristobal (Buena Vista), San Cristobal/ Buena Vista, Tachira, Venezuela. (NMNH-SI418564). Hacienda La Primavera, E side, East Andes, Boyacá, Colombia. (FMNH92299).
- Caenolestes sangay.** - Tinguichaca Sangay National Park, Santiago-Morona, Santiago-Morona, Ecuador. (FMNH219794). Ecuador: Morona-Santiago, Morona Zuñac Tingichaco PNS, Morona, Morona-Santiago, Ecuador. (MEPM12134, MEPM12136, MEPM12137, MEPM12150). Ecuador: Morona-Santiago, Morona Zuñac, San vicente, PNS, Morona, Morona-Santiago, Ecuador. (MEPM9260). Ecuador: Morona-Santiago P.N. Sangay, Lagunas de Atillo, Morona, Morona-Santiago, Ecuador. (QCAZ11871).
- Caenolestes sp. indet.** - Ecuador: Imbabura, Zuleta, San Pedro Hacienda Zuleta, San Pedro, Imbabura, Ecuador. (QCAZ11646, QCAZ11648). Ecuador: Carchi, Tulcán, Tufiño, páramo del Artezón, Tulcán, Carchi, Ecuador. (QCAZ9803, QCAZ9809). Ecuador: Carchi, Espejo, Parroquia La Libertad, Sector El Salado. Bosque Polylepis bajo, Espejo, Carchi, Ecuador. (MEPM12713, MEPM12717). Ecuador: Carchi, Espejo, La Libertad, El Salado. Bajo de la R. El Angel, Cuenca Río Hondon, La Libertad, Carchi, Ecuador. (MEPM10484). Ecuador: Carchi, Espejo, La Libertad, El Salado. H. Polylepis, Bosque Polylepis, La Libertad, Carchi, Ecuador. (MEPM10881). Ecuador: Carchi, Cantera San Gabriel, bosque Límite del territorio de randiRandi, Carchi, Ecuador. (MEPM9789).
- Caenolestes cf. C. centralis comb. nov.** - Munchique , Munchique, Cauca, Colombia. (FMNH89566). Páramo el Duende, Río Frío, Valle del Cauca, Colombia. (UV11530, UV11531). Región de Farallones, Cali, Valle del Cauca, Colombia. (UV9918).
- Lestoros inca.** - Cedrobamba, Machu Pichu, Cusco, Perú. (AMNH42685). Puesto de vigilancia Acjanaco, Paucartambo, Cusco, Perú. (FMNH16817). Pillahuata, Paucartambo, Cusco, Perú. (FMNH171816, FMNH171818, FMNH171819, FMNH172044, FMNH172046, FMNH172048, FMNH172050, FMNH172052). La Esperanza, Paucartambo, Cusco, Perú. (FMNH174477, FMNH174479, FMNH174481, FMNH174483, FMNH174485, FMNH174487, FMNH174489). Machu Pichu, Uramba, Cusco, Perú. (FMNH22439). Limacpunco, Quispicanchi, Cusco, Perú. (FMNH75112-75116, FMNH75118-75123). Limacpunco, Marcapata, Cusco, Perú. (FMNH75117). Torontoy, Torontoy, Perú. (NMNH-SI194382-194385, NMNH-SI194387-194397, NMNH-SI194399, NMNH-SI194400, NMNH-SI194402-194404, NMNH-SI194921, NMNH-SI194948). Perú: Torontoy, Torontoy, Perú. (NMNH-SI194401). Torontoy, timberline, trunk shel, Torontoy, Perú. (NMNH-SI194401). Matchu Pichu, Timber-line Cedrobamba ruins, Cedrobamba, Cusco, Perú. (NMNH-SI194406-194410, NMNH-SI194412, NMNH-SI194413, NMNH-SI194417, NMNH-SI194419-194423, NMNH-SI194426, NMNH-SI194427). Matchu Pichu,

Above timber-line Runkuracayruins, Paso Runcaracay, Cusco, Perú. (NMNH-SI194418, NMNH-SI194425). Occobamba Valley, Tocopuquén, Valle Ocabamba, Ocobamba, Cusco, Perú. (NMNH-SI194430-194435). Cordillera de Vilcabamba, Satipo, Junín, Perú. (NMNH-SI582114).

Rhyncholestes raphanurus. - 94 km NW Antillana and 7.4 km SE aguas calientes, PN Puyehue, Osorno, Los Lagos, Chile. (FMNH124002, FMNH124003). 84 km al suroeste de Osorno y 32 km ESE Puerto Octay, bosque de La Picada, Osorno, Los Lagos, Chile. (FMNH124004). Valle de La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (FMNH127467-127475). Valle de La Picada, La Picada Alto, Puerto Octay, Osorno, Chile. (FMNH129823, FMNH129824, FMNH129830). Centro de Ski, PN Puyehue, Osorno, Los Lagos, Chile. (FMNH129827). 2 km S Bahía Mansa, Maicolpue, Osorno, Chile. (FMNH129828). 19.7 km N Río Negro, Contao, Palena, Los Lagos, Chile. (FMNH129831). 32 km SSE y Puerto Octay, Osorno, Los Lagos, Chile. (FMNH129833). 11.1 km WNW Río Negro, Río Negro, Palena, Los Lagos, Chile. (FMNH129834, FMNH129836). 12.4 km WNW Río Negro, Llanquihue, Los Lagos, Chile. (FMNH135035). 12.4 km WNW Río Negro and 34 km S Cantao, Llanquihue, Los Lagos, Chile. (FMNH135036). Río Inio, Chiloé Island, Chiloé, Los Lagos, Chile. (FMNH22422, FMNH22423). Refugio Volcán Osorno, Osorno, Llanquihue, Chile. (FMNH50071). Provincia de Chiloé, Comuna Chiloé, El Venado, Chiloé, Chiloé, Chile. (UACH1830-1838). Provincia de Chiloé, Puerto Carmen, Chiloé, Chiloé, Chile. (UACH1839, UACH1840). Provincia de Osorno, Comuna Puerto Octay, Volcan Osorno, La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH2241-2253, UACH947-952). Volcan Osorno, La Picada, Parque Nacional Vicente Pérez Rosales: 0.4 km ESE la entrada al parque, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH3574). 87.4 km al sureste de Osorno y 35.4 km ESE Puerto Octay, bosque de La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH3576, UACH3581-3584). 84 km al suroeste de Osorno y 32 km ESE Puerto Octay, bosque de La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH3577-3580). 88.7 km al sureste de Osorno y 36.7 km ESE Puerto Octay, bosque de La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH3585). Provincia de Osorno, Comunidad Entre Lagos, Puyehue, Pampa-Frutilla, Entre Lagos, Osorno, Chile. (UACH3998-4000). Parque Nacional Vicente Pérez Rosales (La Picada), Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH4522, UACH5739, UACH5740). La Picada, Puerto Octay, Osorno, Chile. (UACH7218).

Didelphis albiventris. - Peru, Amazonas, Río Utcubamba (FMNH19681). Peru, Cajamarca, Celendin, 6720ft: Hacienda Limón (FMNH19351, FMNH20628). Ecuador, Pichincha, 2785m: Tambillo, 3 km S (FMNH 124603). Argentina, Chubut, Sin localidad. (LIEB-M-790).

Monodelphis brevicaudata. - Brazil, Para, 25m: Río Tocantins, Cameta (FMNH140784). Brazil, Amazonas, 28m: Río Amazonas, Itacoatiara (FMNH20134). Venezuela, Tachira, 2500ft: Colon. (FMNH20524). French Guiana, Cayenne (FMNH21720). Venezuela, Zulia, 350ft: Sierra de Perijá, R Cogollo (FMNH22177, FMNH22178).

Dromiciops gliroides. - Chile, Los Lagos, Osorno, 425m: Valle de La Picada. (FMNH127436-127440, 127464). Chile, Los Lagos, Osorno, 145m: Osorno, 32 km SSE & Pto. Octay, 14.5 km NNW (FMNH129804). Chile, Los Lagos, Palena, 200m: Contao, 19.7 km N Río Negro & 26.7 km S Contao. (FMNH129813).

Material fósil

Stilotherium dissimile. - MACN-A 5700, MLP 91-IX-1-50.

Stilotherium parvum. - MPEF-PV 5830, MPEF-PV 4756, MLP 77-VI-13-10.

Pliolestes tripotamicus. - MACN9971, MLP57-VII-23-49, MLP91-VII-2-1, MLP94-II-I-120, MLP06-VII-10-1.

Gaimanlestes pascuali. - MPEF-PV4849, MPEF-PV 5735.

Caenolestoides miocaenicus. - MPEF-PV553.

Phonocdromus gracilis. - AMNH9593, MACN8457.

Palaeothentes minutus. - AMNH9122, MACN III-23.

Acestis owenii. - MLP11-72, MLP11-79, MLP11-46.

APÉNDICE II

Localidades usadas para los análisis espaciales de las diferentes especies de Paucituberculata vivientes. Las coordenadas están en proyección geográfica WGS84 como latitud y longitud, y se presentan entre corchetes cuadrados junto con la elevación calculada para la coordenada, basado en el modelo de elevación de terreno de SRTM a 1 km² de resolución de píxel. Número de localidad entre paréntesis corresponde con los mapas de las especies en el Capítulo II, si la localidad proviene de material no revisado se agrega un asterisco (*) después del número, y la referencia (entre paréntesis luego de las coordenadas) corresponde a la cita bibliográfica o al *occurrenceid* de VertNet.

***Caenolestes barbarensis* comb. nov. - Colombia:** Antioquia (1) Reserva Fundación Colibri [5.4945, -75.8889, 2236 m], Jardín (referencia: CTUA1088); (2) Reserva La Mesenia-Paramillo [5.4828, -75.8959, 2338 m], Jardín (referencia: CTUA3519); (3) Santa Barbara [6.4167, -76.25, 1460 m], Urrao (referencia: FMNH70906). Chocó-Valle (4) Alto Galápagos. Vía San José del Palmar [4.8833, -76.2167, 1357 m], El Águila (referencia: UV4116); (5) Alto Galápagos. Vía San José del Palmar. [4.8328, -76.1822, 2110 m], El Águila (referencia: UV12147). Risaralda (6) PNN Tatamá, vereda Los Planes [5.1262, -76.0658, 3610 m], Santuario (referencia: ICN11967); (7*) PNN Tatama, Vereda La Cumbre, río San Rafael, segunda estación a 1 hora y 40 min a pie después de pasar por la quebrada Risaralda y 20 min del sitio del campamento sobre la Cuchilla [5.1483, -76.0333, 2677 m], Apía (referencia: IAvH-M-9176); (8*) PNN Tatama, Quebrada Risaralda [5.15, -76.0181, 2186 m], Apía (referencia: IavH-M-9186). Valle Del Cauca (9) Cerro del Inglés. Vereda El Brillante [4.7416, -76.2961, 2213 m], El Cairo (referencia: UV12423).

***Caenolestes* sp. nov. 2 "belmira". - Colombia:** Antioquia (1) Páramo de Belmira, Cerro El Morro, cerca de la cabaña [6.6333, -75.6667, 2737 m], Belmira (referencia: CTUA826); (2) Lagunas del Congo [6.7739, -75.6986, 3066 m], San Jose De La Montaña (referencia: CTUA827); (3) Serranía de Las Baldías, Zona de las Torres [6.3425, -75.6477, 2940 m], Bello (referencia: CTUA4107); (4) PN Las Orquideas [6.627, -76.117, 2486 m], (referencia: CTUA4939); (5*) Donmatías [6.49, -75.4, 2237 m], Donmatías (referencia: Corantioquia-M4755-419); (6*) Santa Rosa de Osos [6.65, -75.46, 2558 m], Santa Rosa De Osos (referencia: Corantioquia-M4755-421).

***Caenolestes caniventer*. - Ecuador:** Azuay (1) Quimsacocha [-3.0597, -79.2367, 3826 m], Quimsacocha (referencia: QCAZ17851); (5) Molleturo [-2.8, -79.4333, 3399 m], (referencia: AMNH61861). Loja (2) Jimbra, Parque Nacional Yacuri [-4.7132, -79.4303, 3461 m], (referencia: QCAZ15508); (3) Prov. Yacuri National Park [-4.7117, -79.4403, 3309 m], Yacuri (referencia: QCAZ16193); (4) Yacuambi [-3.6714, -79.1466, 3140 m], Yacuambi (referencia: QCAZ13278). Provincia Del Oro (6) El Chiral [-3.4508, -79.6371, 1677 m], (referencia: AMNH47175). Taraguacocha (7) Cordillera de Chilla [-3.5168, -79.5482, 3775 m], (referencia: AMNH47176). Zamora Chinchipe (8) San Andrés PN Yucuri Bosque Nublado 17m [-4.8192, -79.2894, 1925 m], Zumba (referencia: MEPM12544); (9) Tapichalaca [-4.4953, -79.1321, 2408 m], Tapichalaca (referencia: QCAZ18923); (10) 28 de Mayo, Romerillos, Yacuambi [-3.6004, -78.8482, 2287 m], Yacuambi (referencia: QCAZ13275). **Perú:** Piura (11) Km 30 on road to San. [-5.25, -79.4833, 2325 m], Huancabamba (referencia: FMNH81458); (12*) Batan on Zapalache-Carmen trail [-5.093, -79.413, 3401 m], (referencia: urn:catalog:LSUMZ:Mammals:25387); (13*) Cerro Chinguela, ca. 5 km NE Zapalache [-5.117, -79.383, 3048 m], (referencia: urn:catalog:LSUMZ:Mammals:25390). Cajamarca (14) 4 km W. of Chaupe [-6.1037, -79.0064, 2324 m], (referencia: AMNH268102); (15) 4 km W of Pachapiriana (camo Los Ashitas). [-5.638, -79.1646, 2355 m], Chontali (referencia: AMNH268103); (16) 3 km W. of Pachapiriana (camo Las Juntas) [-5.6378, -79.1535, 2144 m], Chontali (referencia: AMNH268107); (17*) San Ignacio, Tabaconas, Piedra Cueva in Cerro Coyona (Tabaconas-Namballe National Sanctuary) [-5.2684, -79.2699, 2926 m], (referencia: 7bbe4b5f-d6ca-41f2-ae21-b374496cab39); (18*) San Ignacio, Tabaconas, Piedra Cueva in Cerro Coyona (Tabaconas-Namballe National Sanctuary) [-5.2673, -79.2705, 2926 m], (referencia: 9fb828a3-3b72-4e48-8413-dcae618d0be5); (19*) San Ignacio, Tabaconas, Piedra Cueva in Cerro Coyona (Tabaconas-Namballe National Sanctuary) [-5.2672, -

79.2705, 2926 m], (referencia: 7a48e735-5556-47cc-8413-43158e521b03).

***Caenolestes centralis* comb. nov. - Colombia:** Antioquia (1) Páramo Sonsón [5.7167, -75.25, 2995 m], Sonsón (referencia: NMNH293775); (2) Páramo Las Palomas [5.7228, -75.247, 2959 m], Sonsón (referencia: CTUA876); (3) Refugio de vida Silvestre Alto de San Miguel [6.0206, -75.576, 2663 m], Caldas (referencia: CTUA4269); (4) Páramo de Sonsón, 7 km E [5.7, -75.3, 2409 m], Sonsón (referencia: FMNH69820); (5) Páramo de Sonsón, 6 km E [5.7122, -75.3139, 2502 m], Sonsón (referencia: FMNH70543). Caldas (6) Finca La Martinica, Reserva Forestal Protectora Río Blanco, vereda El Desquite [5.0648, -75.3715, 3716 m], Manizales (referencia: UV15101); (7) [5.0736, -75.3878, 3468 m], (referencia: UV15105); NA; (9) [5.069, -75.3774, 3621 m], (referencia: UV15128); (10) [5.0755, -75.3876, 3208 m], (referencia: UV15110); (11) [5.0755, -75.3876, 3208 m], (referencia: UV15119); (12) [5.075, -75.3878, 3208 m], (referencia: UV15106); (13) [5.0749, -75.3878, 3468 m], (referencia: UV15107); (14) [5.0735, -75.3879, 3468 m], (referencia: UV15109); (15) [5.0744, -75.388, 3468 m], (referencia: UV15102); (16) Reserva Forestal Torre 4 [5.0267, -75.3875, 2862 m], Manizales (referencia: UV13971); (17) Reserva Río Blanco, vereda Las Palomas [5.086, -75.442, 2554 m], Manizales (referencia: ICN15151); (18) Termals del Ruiz [4.8389, -75.5458, 2318 m], Manizales (referencia: FMNH70821). Cauca (19) Páramo Guanacas, Totoró e Inzá, [2.488, -76.2103, 3520 m], Totoró (referencia: UV2114); (20) Laguna de San Rafael [2.37, -76.3671, 3358 m], Puracé (referencia: UV9916); (21) PNN Puracé, Termals de San Juan [2.3437, -76.3081, 3297 m], Puracé (referencia: UV13588); (22) Belalcazar (Páez), km 42, Cabaña del Inderena Kas Termals, PNN Nevado del Huila [2.7853, -76.0239, 2550 m], Belalcázar (referencia: ICN7609); (23*) Lago San Rafael [2.4167, -76.4167, 3124 m], (referencia: 64ac0f0a-f898-42ea-b991-053f19160df5); (24*) 2 KILOMETERS FROM LAGUNA SAN RAFAEL [2.3706, -76.3531, 3414 m], Páramo Puracé (referencia: 1100F38C-4E1E-4271-AF39-82E55447F4D1). Huila (25) San Antonio [1.95, -76.4833, 2284 m], San Agustín (referencia: FMNH70841); (26) Rio Magdalena [1.8479, -76.3407, 1987 m], San Agustín (referencia: FMNH70845); (27) Santa Marta [1.9305, -76.53, 2926 m], San Agustín (referencia: FMNH70851). Quindío (28) Finca Rincón Santo, 6km Carretera Salento-Cocora [4.639, -75.5302, 2175 m], Salento (referencia: UV3333); (29) Juntas, Vereda San Juan Alto [4.111, -75.782, 3478 m], Génova (referencia: UV13307); (30) Vereda Cocora, estación forestal finca La Montaña [4.6245, -75.4846, 2776 m], Salento (referencia: ICN11653); (31) Estación forestal y truchícola finca Navarro-Lalineo CRQ [4.4908, -75.5619, 2921 m], Salento (referencia: ICN11655). Risaralda (32) Finca San Esteban, Vía hacia Las Pavas [4.8929, -75.5195, 2238 m], Santa Rosa De Cabal (referencia: UV15140); (33) PNN Ucumari, camino a la laguna. Vereda La Pastora, corregimiento La Florida [4.7097, -75.4799, 2877 m], Pereira (referencia: ICN16530). Tolima (34) Sector La Leonera, Vereda La Cabaña, Corregimiento El Bosque [4.8896, -75.2657, 3847 m], Murillo (referencia: UV15135); (35) [4.8894, -75.2679, 3945 m], (referencia: UV15136); (36) Sector La Leonera, Vereda La Cabaña, Corregimiento El Bosque [4.8967, -75.2331, 3516 m], Murillo (referencia: UV15137); (37) [4.8818, -75.2574, 3801 m], (referencia: UV15139); (39) La Colosa [4.4786, -75.4959, 3202 m], Cajamarca (referencia: CTUA3832). Valle Del Cauca (40) Páramo de Barragan [4.0331, -75.8853, 3061 m], Tuluá (referencia: UV3942); (41) Tenerife [3.7758, -76.0904, 3597 m], Palmira (referencia: UV11535); (42) Corregimiento Santa Lucía [4.0064, -75.9475, 3128 m], Tuluá (referencia: UV11788); (43) Parque Natural Nacional Las Hermosas [3.59, -76.0144, 3669 m], Palmira (referencia: UV13713).

***Caenolestes condorensis*. - Ecuador:** Morona-Santiago (1) Achupallas, Cordillera del Condor [-3.4508, -78.3608, 2162 m], Achupalla (referencia: FMNH152134); (2) Achupallas, Cordillera del Condor [-3.4508, -78.3608, 2162 m], Achupalla (referencia: MEPM7463); (3) Cerro Bosco, bosque aledaño a las antenas repetidoras de pacifictel [-3.0061, -78.5008, 2089 m], Morona (referencia: QCAZ4844). Zamora Chinchipe (4) Paquisha Alto Emperador Hito 2. Alt 2330 Pitfall [-3.9126, -78.4912, 2003 m], Yantzaza (referencia: MEPM11196).

***Caenolestes convelatus*. - Ecuador:** Cotopaxi (1) Reserva Integral Otonga [-0.4189, -79.0039, 1989 m], Cotopaxi (referencia: QCAZ1848). Esmeraldas (2) El Castillo [-0.1667, -78.55, 4141 m], (referencia: FMNH44319). Imbabura (3) 5 km ESE San Pablo del lago. Hacienda La Vega [0.2167, -78.2, 2952 m], (referencia: FMNH124620). Pichincha (4) Las Maquinas, Santo Domingo Trail [-0.4375, -78.7406, 2032 m], (referencia: AMNH64453); (5) Saloya ("Galaya") west [-0.3, -78.6667, 2857 m], (referencia: FMNH53288); (6) Ilambo Valey [0.1167, -78.8333, 1727 m],

Gualea (referencia: FMNH94948); (7) Santa Rosa Mindo [-0,0332, -78.7453, 1840 m], Santa Rosa Mindo (referencia: MEPM245); (8) Sector El Palmito junto al río Umacha [0.141, -78.677, 1149 m], El Palmito (referencia: MEPM246); (9*) OLD SANTO DOMINGO TRAIL, 6500FT [-0.267, -78.567, 3195 m], (referencia: b35b9a64-0c9e-4e57-b0cf-c4ebf5451765); (10*) Aloag, 11 km W of [-0.467, -78.6818, 3218 m], (referencia: 95177123-1ed8-11e3-bfac-90b11c41863e).

Caenolestes sp. nov. 1 "frontino". sp. nov. 1 "frontino" - **Colombia:** Antioquia (1) Páramo Frontino [6.4667, -76.0667, 3081 m], Urrao (referencia: FMNH70835).

Caenolestes fuliginosus. - **Ecuador:** Bolivar (1) Páramo de Culebrillas [-1.5345, -78.9057, 3779 m], Bolivar (referencia: QCAZ9867); (2*) Rio Tatahuazo, 4 km E of Cruz de Lizo. [-1.7167, -78.95, 3424 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MSB:Mamm:70587?seid=854915>); (7) Sinche [-1.505, -78.9889, 3407 m], (referencia: AMNH66827); (8) Chical [-1.6, -78.9667, 2916 m], (referencia: AMNH62897). Canar (3) San Antonio [-2.5291, -79.173, 1635 m], San Antonio (referencia: AMNH62903). Chimborazo (4) Monte Chimborazo [-1.4667, -78.8, 5702 m], (referencia: FMNH53287). Cotopaxi (5) Río Barrancas en la falda suroccidental del Volcan Cotopaxi [-0.8495, -78.4958, 3676 m], Cotopaxi (referencia: QCAZ6638). Morona-Santiago (6) PN Sangay, Laguna de Atillo [-2.2061, -78.4716, 3113 m], Santiago (referencia: QCAZ11875). Azuay (9) Molleturo [-2.8, -79.4333, 3399 m], (referencia: AMNH61860). Napo (10) Oriente Cerro Antisana [-0.5, -78.1333, 5041 m], Napo (referencia: FMNH43166); (11) Quijos, Papallacta REEC (Sector La Virgen), en el bosque Polilepis, cerca a la carretera [-0.3792, -78.1388, 3177 m], Papallacta (referencia: MEPM7203); (12) Quijos, Sector Papallacta oyacocli Suaytaloma [-0.367, -78.133, 3395 m], Papallacta (referencia: MEPM6894); (13) Reserva Ecológica Cayambe-Coca sector Oyacachi. Papallacta, Laguna Loreta [-0.3069, -78.147, 3947 m], Papallacta (referencia: MEPM9252); (14) 6.2 Km W desde Papallacta 3570 m s.n.m. [-0.3755, -78.1455, 3251 m], Napo (referencia: QCAZ6255); (15) Papallacta, bosques administrados por la Fundación Terra [-0.3342, -78.1433, 3665 m], Napo (referencia: QCAZ8400); (16) Oyacachi. Confluencia de los ríos Oyacachi y Chalpi [-0.1667, -78.1167, 3893 m], Napo (referencia: QCAZ2304); (17*) 6.2KM W Papallacta, elev. 11,700FT [-0.367, -78.1887, 3658 m], (referencia: 0bf27a95-a275-4828-b2c2-e7df452eb93c); (18*) 10.6KM W Papallacta, elev. 12,600FT [-0.367, -78.2282, 4026 m], (referencia: d86f5550-3893-4b79-85cc-451c1ca25ee3); (19*) 6.9KM W Papallacta 12020FT [-0.367, -78.195, 3767 m], (referencia: 409ea442-1fa9-48db-8e21-774a1a1be3a5). Pichincha (20) Oriente Volcán Pichincha [-0.1667, -78.55, 4141 m], (referencia: FMNH91983); (21) Chinchin Cocha [0,05, -78.1167, 2961 m], (referencia: FMNH53294); (22) Antisanilla [-0.4126, -78.2524, 4198 m], (referencia: AMNH64466); (23) Fores NW of Corazon. Santo Domingo Trail [-0.4656, -78.6912, 3118 m], Pichincha (referencia: AMNH64463); (24) El alto antizama Oriente [-0.5, -78.1667, 4534 m], (referencia: FMNH94949); (25) Cerro Brujo-Rumi, San Juan de Chillogallo, Pichincha a 20 km de Quito [-0.2856, -78.6222, 3394 m], San Juan De Chillogallo (referencia: MEPM7211); (26) Santa Rosa Mindo [-0,0332, -78.7453, 1840 m], Santa Rosa Mindo (referencia: MEPM263); (27) Fundación Jotoco [-0.1098, -78.5888, 3458 m], Yanacocha (referencia: QCAZ5717); (28*) E slope of Volcan Pichincha [-0.187, -78.5525, 3956 m], (referencia: 9517771e-1ed8-11e3-bfac-90b11c41863e). Tunguragua (29) PN Llanganates, Laguna de Pisyambo [-1.0973, -78.3938, 3744 m], Tunurahua (referencia: QCAZ5791).

Caenolestes obscurus. - **Colombia:** Cundinamarca (1) Finca El Soche [4.5833, -74.2167, 2563 m], Soacha (referencia: UV8211); (2) San Miguel de Sibaté [4.4667, -74.2833, 2691 m], Soacha (referencia: UV8221); (3) Vereda El Verión Alto localidad 3 de santafpe zona rural km 15 al 20 vía Choacá, parque Matorredonda, sector el tibar [4.5834, -74.0055, 3282 m], Bogotá (referencia: ICN19765); (4) Bogotá D.C. [4.5569, -74.0108, 3317 m], Bogotá (referencia: ICN19701); (5) San Cristobal [4.5667, -74.0833, 2666 m], Bogotá (referencia: FMNH70890); (6) La Selva, Planicies de Bogotá [4.6, -74.0833, 2595 m], Bogotá (referencia: AMNH10559/12149); (7*) Carretera a Sylvania, hacienda El Soche. [4.5286, -74.3209, 2637 m], Soacha (referencia: ICN4651); (8*) Soacha, 15 km W of finca El Soche [4.588, -74.356, 1685 m], Soacha (referencia: KU124014); (9) Salitre medio, reserva Passiflora [4.9329, -74.1137, 2786 m], (referencia: ICN21650).

Caenolestes sp. nov. 3 "chingaza". sp. nov. 3 "chingaza" - **Colombia:** Boyacá (1) Hacienda La Primavera, E side, East Andes [5.7748, -73.1074, 2496 m], (referencia: FMNH92299). Cundinamarca (2) Reserva Biológica Carpanta [4.5875, -73.6624, 2456 m], Junín (referencia: ICN11113); (3) [4.5792, -73.6928, 2981 m], (referencia: ICN11117); NA; NA; (6) [4.5952, -

73.6536, 2432 m], (referencia: ICN10990); (7) Rio Balcones [4.6667, -73.55, 2178 m], Guasca (referencia: FMNH70858); (8*) Reserva Biológica Carpanta [4.5592, -73.6833, 2938 m], Junín (referencia: ICN10995); (9*) [4.564, -73.6832, 2938 m], (referencia: ICN10993); (10*) [4.586, -73.6638, 2456 m], (referencia: ICN11116). Norte De Santander (11) Colombia, Páramo de Tama [7.4167, -72.4333, 2687 m], (referencia: NMNH240286). **Venezuela:** Tachira (12) 35 Km S 22 W de San Cristóbal (Buena Vista) [7.4574, -72.4304, 2356 m], San Cristóbal/Buena Vista (referencia: NMNH418564).

Caenolestes sangay. - **Ecuador:** Morona-Santiago (1) Tinguichaca PN Sangay [-2.2175, -78.4342, 2950 m], Morona (referencia: MEPM12150); (2) Ecuador: Morona-Santiago, Morona Zuñac, San vicente, PNS [-2.1995, -78.3666, 2290 m], Morona (referencia: MEPM9260); (3) Lagunas de Atillo, PN Sangay [-2.2061, -78.5185, 3473 m], Morona (referencia: QCAZ11871); (4) Tinguichaca Sangay National Park [-2.2302, -78.445, 3001 m], Santiago-Morona (referencia: FMNH219794).

Lestoros inca. - **Bolivia:** La Paz (1*) Reserva Nacional de Fauna Ulla Ulla [-14.8, -69.0333, 3249 m], Llamachaqui (referencia: Tarifa & Bernal (1999)). **Perú:** Cusco (2*) 90 km SE (by road) Quillabamba [-13.1134, -72.3527, 3612 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:166514?seid=520309>); (3*) 55.4 km N (by road) Calca [-13.1364, -72.0203, 3742 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:166517?seid=999715>); (4*) 32 km NE (by road) Paucartambo, km 112 [-13.1852, -71.5938, 3364 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:170011?seid=884474>); (5*) 39 km NE (by road) Paucartambo, km 119 [-13.1745, -71.5881, 2615 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:171422?seid=1416906>); (6*) 54 km NE (by road) Paucartambo, km 134 [-13.133, -71.5785, 2291 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:171426?seid=641535>); (7*) 26 km NW (by road) Ollantaytambo [-13.1692, -72.2858, 3862 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:173924?seid=838510>); (8*) 10 km N Paucartambo [-13.2096, -71.6667, 3462 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:115635?seid=1403189>); (9*) 48 km NE (by road) Paucartambo, km 128 [-13.1605, -71.5872, 2396 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:166512?seid=1737975>); (10*) La Esperanza [-13.1777, -71.6045, 3000 m], (referencia: 029e9169-1034-4880-bf75-784000290294); (11*) Pillahuata [-13.162, -71.5975, 2606 m], (referencia: 326774d6-4b4a-4322-b2f5-36c388bbb538); (12*) San Luis on Ollantaytambo-Quillabamba Rd. km 158 [-13.1, -72.417, 3564 m], (referencia: urn:catalog:LSUMZ:Mammals:19228); (13*) Directly below Marcapata [-13.5, -70.917, 2373 m], (referencia: urn:catalog:LSUMZ:Mammals:19231); (14*) 32KM BY RD NNE PAUCARTAMBO, 3140M [-13.1568, -71.4587, 1846 m], (referencia: 39be76e3-82ce-40ed-b452-e650c3757c4c); (15*) 90KM BY RD SE QUILLABAMBA, 3540M [-13.7086, -71.7297, 3916 m], (referencia: 96778a40-8536-4111-8409-a293ca6b1613); (16*) 48KM BY RD NE PAUCARTAMBO, 2510M [-13.1497, -71.2937, 1553 m], (referencia: b5ee604a-d7d1-47ff-aa4f-33d3754f1ed6); (17*) Limacpunco [-13.4, -70.7167, 1509 m], (referencia: 1b83148b-cb63-4043-b60e-51c198739e54); (18*) Pillahuata [-13.1622, -71.5975, 2606 m], (referencia: 1c532fb4-f2d8-48cb-9309-eaedb0b7c7bf); (19*) Puesto de Vigilancia Acjanaco [-13.1965, -71.6197, 3436 m], (referencia: 4912bfc0-d875-4c7a-baa3-2aca7ed10919); (20*) Machu Picchu [-13.1167, -72.5667, 2997 m], (referencia: a7c54828-10f4-4e72-8cce-6b851a029176); (21*) OLLANTAYTAMBO, 25 KM NW OF (BY ROAD) [-13.1427, -72.3049, 4349 m], (referencia: 95177d89-1ed8-11e3-bfac-90b11c41863e); (28) Matchu Pichu, Timber-line Cedrobamba ruins [-13.0564, -72.4597, 2384 m], Cedrobamba (referencia: NMNH194406); (29) Matchu Pichu, Above timber-line Runcarracay ruins [-13.2279, -72.5017, 3946 m], Paso Runcarracay (referencia: NMNH194418); (30) Occobamba Valley, Tocopuquén, Valle Ocabamba [-12.8667, -72.3667, 3036 m], Tocopuqueu (referencia: NMNH194430); (31) La Esperanza [-13.1777, -71.6045, 3000 m], Paucartambo (referencia: FMNH174483); (32) Pillahuata [-13.1622, -71.5975, 2606 m], Paucartambo (referencia: FMNH172046); (33) Limacpunco [-13.4, -70.7167, 1509 m], Quispicanchi (referencia: FMNH75114); (34) Machu Pichu [-13.1167, -72.5667, 2625 m], Uramba (referencia: FMNH22439); (35) Cedrobamba [-12.9167, -72.55, 3877 m], Machu Pichu (referencia:

AMNH42685). Junin (22*) Cordillera de Vilcabamba N, Camp Two [-11.5597, -73.6411, 2012 m], (referencia: <http://n2t.net/ark:/65665/3e1e65c31-8b22-48b8-a344-aa2ba37cc0c9>); (36) Cordillera de Vilcabamba [-11.5597, -73.6411, 2012 m], Satipo (referencia: NMNH582114). Puno (23*) 4 mi N Limbani [-14.09, -69.6889, 2708 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:116047?seid=1500393>); (24*) Agualani, 9 km N Limbani [-14.1118, -69.6913, 2953 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:171431?seid=556425>); (25*) 3 mi N Limbani [-14.1044, -69.6889, 2838 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:116041?seid=804401>); (26*) Agualani, 3 mi NNE Limbani [-14.1, -69.7, 3202 m], (referencia: <http://arctos.database.museum/guid/MVZ:Mamm:139519?seid=484866>); (37*) Limbani [-14.1333, -69.7, 3780 m], (referencia: Tarifa & Bernal (1999)). Torontoy (27) Peru: Torontoy [-13.1994, -72.4447, 2749 m], (referencia: NMNH194401).

***Rhyncholestes raphanurus*. - Argentina:** Rio Negro (1*) Puerto Blest [-41.0333, -71.8167, 1002 m], (referencia: Birney et al. (1996)). **Chile:** Chiloé (2) Provincia de Chiloé, Comuna Chiloé, El Venado [-42.05, -73.9667, 30 m], Chiloé (referencia: UACH1830); (3) Provincia de Chiloé, Puerto Carmen [-42.1375, -73.7703, 73 m], Chiloé (referencia: UACH1839); (4*) Cucao [-42.6331, -74.1069, 5 m], (referencia: Patterson and Gallardo (1987)); (33*) Near mouth of Río Yaldad, 15 SW from Quellón [-43.0778, -73.7497, 109 m], (referencia: Pine et al. (1979)); (11) Rio Inio, Chiloe Island [-43.35, -74.1167, 1 m], Chiloé (referencia: FMNH22423). Llanquihue (5) Refugio Volcán Osorno [-41.0667, -72.4667, 1070 m], Osorno (referencia: FMNH50071). Los Lagos (6) 11.1 km WNW Rio Negro, Rio Negro [-41.9667, -72.5667, 422 m], Palena (referencia: FMNH129834); (7) 19.7 km N Rio Negro, Contao [-41.9667, -72.6333, 755 m], Palena (referencia: FMNH129831); (8) Centro de Ski, PN Puyehue [-40.75, -72.15, 1374 m], Osorno (referencia: FMNH129827); (9) 94 km NW Antillana and 7.4 km SE aguas calientes, PN Puyehue [-40.7699, -72.2109, 1141 m], Osorno (referencia: FMNH124003); (10) 84 km al suereste de Osorno y 32 km ESE Puerto Octay, bosque de La Picada [-41.0756, -72.6272, 84 m], Osorno (referencia: FMNH124004); (12) 32 km SSE y Puerto Octay [-40.8333, -72.9333, 119 m], Osorno (referencia: FMNH129833); (13*) Lago Chapo, 12.4km WNW, 19.7km N [-41.3333, -72.7333, 332 m], (referencia: Brown (2004)); (14*) Puyehue National Park, Anticura sector [-40.7669, -72.1781, 1454 m], (referencia: Rau et al. (1995)); (15*) Entre Lagos [-40.6667, -72.6167, 200 m], (referencia: Martin (2011)); (16*) Cordillera de la Costa [-40.2335, -73.6997, 25 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (17*) Cordillera de la Costa [-40.2232, -73.6919, 272 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (18*) Cordillera de la Costa [-40.1984, -73.7012, 56 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (19*) Cordillera de la Costa [-40.1977, -73.4412, 897 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (20*) Cordillera de la Costa [-40.1967, -73.6776, 320 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (21*) Cordillera de la Costa [-40.1683, -73.4747, 874 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (22*) Cordillera de la Costa [-40.16, -73.5955, 429 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (23*) Cordillera de la Costa [-40.1483, -73.6408, 136 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (24*) Cordillera de la Costa [-40.1345, -73.6207, 272 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (25*) Cordillera de la Costa [-40.1148, -73.5741, 660 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (26*) Cordillera de la Costa [-40,083, -73.5699, 562 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (27*) Cordillera de la Costa [-40,0811, -73.5753, 552 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (28*) Cordillera de la Costa [-40,0703, -73.5764, 520 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (29*) Cordillera de la Costa [-40,0524, -73.611, 173 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (30*) Cordillera de la Costa [-40,0351, -73.6581, 40 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (31*) Cordillera de la Costa [-40,0208, -73.5373, 509 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (32*) Cordillera de la Costa [-39.9981, -73.5981, 308 m], Valdivia (referencia: Vásquez-Ibarra et al., (2023)); (34*) Southern margin of Lago Chapo [-41.5192, -72.4287, 858 m], (referencia: Patterson and Gallardo (1987)); (35*) Peulla [-41.1, -72.0333, 514 m], (referencia: Patterson and Gallardo (1987)); (36*) Anticura [-40.8333, -72.1667, 691 m], (referencia: Martínez and Jaksic (1997)). Osorno (37) Provincia de Osorno, Comuna Puerto Octay, Volcan Osorno, La Picada [-41.1, -72.5, 2207 m], Puerto Octay (referencia:

UACH947); (38) Volcan Osorno, La Picada, Parque Nacional Vicente Perez, Rosales: 0.4 km ESE la entrada al parque [-41.1738, -72.4487, 207 m], Puerto Octay (referencia: UACH3574); (39) Provincia de Osorno, Comunidad Entre Lagos, Puyehue, Pampa-Frutilla [-41.181, -72.9791, 97 m], Entre Lagos (referencia: UACH3998); (40) Valle de La Picada [-41.0667, -72.5, 1148 m], Puerto Octay (referencia: FMNH127468); (41) 2 km S Bahia Mansa [-40.5892, -73.7345, 44 m], Maicolpue (referencia: FMNH129828).