



DIVERSIDAD INSOSPECHADA EN LOS ANDES DE ECUADOR: FILOGENIA DEL GRUPO “cinereus” DE *Thomasomys* Y DESCRIPCIÓN DE UNA NUEVA ESPECIE (RODENTIA, CRICETIDAE)

Jorge Brito¹, Nicolás Tinoco², Jenny Curay¹, Rocío Vargas¹,
Carolina Reyes-Puig³, Víctor Romero^{4,5} y Ulyses F. J. Pardiñas^{1,6}

¹ Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO), Quito, Ecuador.

[Correspondencia: Jorge Brito <jorgeyakuma@yahoo.es>]

² Museo de Zoología, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

³ Instituto de Zoología Terrestre, Museo de Zoología, Instituto BIOSFERA, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad San Francisco de Quito (USFQ) Cumbayá, Quito, Ecuador.

⁴ Museo de Zoología, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Loja, Ecuador.

⁵ Postgrado en Ciencias Biológicas, Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.

⁶ Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus – CONICET), Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

RESUMEN. Con base en ejemplares recolectados en los Andes surorientales de Ecuador, Parque Nacional Sangay, pero también integrando otros materiales de colecciones, se efectuó una revisión del grupo “cinereus” del género de cricétidos *Thomasomys* Coues, 1884 (Sigmodontinae, Thomasomyini). Como resultado de dicha revisión, además de proponerse una hipótesis filogenética basada en el marcador molecular Cyt-b, se reconoce una nueva especie. Se trata de un *Thomasomys* de tamaño corporal mediano dentro del género, que se distingue, entre otros caracteres, por presentar una cola larga, amplia separación entre almohadillas tenar e hipotenar, largo de la serie molar superior < 5.6 mm, ancho de placa cigomática < 2.9 mm, vacuidades esfenopalatinas en forma de fisuras, margen posterior de los nasales sobrepasando el nivel de los lacrimales, M1 con anterolofos gruesos y mesolofos estrechos, M2 con mesolofos cortos, m1 con mesolofido delicado y m2 con mesolofido diminuto. Esta nueva especie de *Thomasomys*, por el momento endémica del Parque Nacional Sangay, presenta una distancia genética de 9.18% con respecto a *T. caudivarius*, su especie hermana que habita en los Andes suroccidentales de Ecuador. Con este hallazgo, la riqueza de *Thomasomys* en Ecuador asciende a 15 especies, comparable con la registrada en Colombia. Finalmente, se propone la necesidad de mancomunarse esfuerzos para generar avances sustanciales en el conocimiento de este complejo género de sigmodontinos andinos.

ABSTRACT. Unexpected diversity in the Andes of Ecuador: phylogeny of the *Thomasomys* “cinereus” group and description of a new species (Rodentia, Cricetidae). Based on specimens collected in the southeastern Andes of Ecuador, at Parque Nacional Sangay, but also including animals from mammal collections, a revision of the species of the group “cinereus” of the cricetid genus *Thomasomys* Coues, 1884 (Sigmodontini, Thomasomyini) was made. As a result, concomitantly to a new phylogeny based on a molecular marker (Cytb), a new species is recognized. It corresponds to a medium-sized *Thomasomys* which can be distinguished from the other species of the genus by the following traits: long tail, broad space between thenar and hypothenar pads, length of the maxillary toothrow < 5.6 mm, breadth of zygomatic plate < 2.9 mm,

sphenopalatine vacuities as slits, posterior margin of nasals surpassing the level of the lacrimals, M1 with broad anteroloph and narrow mesoloph, M2 with short mesoloph, m1 with delicate mesolophid, and m2 with minute mesolophid. The new species of *Thomasomys*, at the moment endemic for the Parque Nacional Sangay, shows a genetic distance of 9.18% with respect to its sister species, *T. caudivarius*, which inhabits the southwestern Andes of Ecuador. With the reported finding, the richness of *Thomasomys* in Ecuador increases to 15 species, and rivals the one registered in Colombia. Finally, we pose the necessity to join efforts in order to produce a significant advance in the knowledge of this complex genus of Andean sigmodontines.

Palabras clave: Parque Nacional Sangay, Sigmodontinae, Thomasomyini, *Thomasomys caudivarius*, *Thomasomys silvestris*.

Key words: Sangay National Park, Sigmodontinae, Thomasomyini, *Thomasomys caudivarius*, *Thomasomys silvestris*.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento taxonómico sobre los roedores andinos del género *Thomasomys* Coues, 1884 (Cricetidae, Sigmodontinae), fue generado mayoritariamente entre finales del siglo XIX y comienzos del siglo XX, periodo en el que se describieron más del 80% de las especies consideradas válidas (Pacheco 2015 y referencias allí citadas). Desde entonces la taxonomía intragenérica de *Thomasomys* se ha mantenido relativamente estable, siendo los únicos cambios hasta la fecha la descripción de *T. apeco*, Leo & Gardner 1993, *T. macrotis*, Gardner & Romo 1993, *T. onkiro*, Luna & Pacheco 2002, *T. ucucha*, Voss 2003 y *T. andersoni*, Salazar-Bravo & Yates 2007. La evidencia morfológica y molecular disponible sugiere que la diversidad dentro del género *Thomasomys* está subestimada (Pacheco 2003; Lee et al. 2015, 2018), lo que podría parecer paradójico, ya que se trata del género de sigmodontinos más especioso (Pacheco 2015; Pardiñas et al. 2017).

El género *Thomasomys* es endémico de la cordillera de los Andes, con una distribución que abarca Suramérica noroccidental, desde el norte de Venezuela hasta el norte de Bolivia. Con base en rasgos morfológicos actualmente se reconocen 44 especies contenidas en 7 grupos (Pacheco 2003, 2015): "aureus", "baeops", "cinereus", "gracilis", "incanus", "macrotis" y "notatus". La validez de estos grupos, su composición específica y sus relaciones filogenéticas, actualmente son objeto de controversia, no solo por la aparente diversidad críptica, sino por una plausible polifilia genérica (Salazar-Bravo & Yates 2007; Lee et al. 2015, 2018).

Algunos ejemplares dentro de una nutrida muestra de *Thomasomys* de la vertiente suroriental de los Andes de Ecuador, específicamente del Parque Nacional Sangay (PNS, de aquí en más), presen-

taron morfologías discrepantes con *Thomasomys caudivarius* y *Thomasomys silvestris*, las especies hasta ahora referidas para el área (Lee et al. 2011; Ojala-Barbour et al. 2013; Brito & Ojala-Barbour 2016; Pinto et al. 2018). Esto propició ulteriores comparaciones contra material representativo de la totalidad de las formas reconocidas para el Ecuador (14 especies de acuerdo a Brito et al. 2019). En este contexto y sobre la base de datos morfológicos y moleculares, se describe una nueva especie del grupo "cinereus". Los resultados obtenidos también contribuyen a clarificar el esquema filogenético del género. Ambos aspectos son abordados en esta contribución.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ejemplares estudiados

Se realizó una comparación morfológica cualitativa con base en 306 ejemplares de las especies del género *Thomasomys* presentes en Ecuador (APÉNDICE 1). Dichos ejemplares se encuentran depositados en las siguientes colecciones científicas: Museo de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN); Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO) y Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); todas ellas ubicadas en Quito. Los ejemplares con morfologías discrepantes fueron comparados cuantitativamente contra aquellos de las especies *Thomasomys caudivarius* y *T. silvestris* referidos previamente por Lee et al. (2011) y Pinto et al. (2018) para el PNS, y zonas adyacentes, y los capturados durante muestreos recientes en el PNS, realizados por algunos de los autores (JB, JC, RV). Estos trabajos de campo implicaron un esfuerzo de captura acumulado de más de 2900 trampas/noche en cuatro localidades del PNS. Para la captura, manipulación y preservación de los ejemplares capturados en campo, se siguieron las pautas establecidas por la Asociación Americana de Mastozoólogos (Sikes et al. 2016).

Anatomía y clasificación etaria

Para describir la morfología externa se empleó la terminología propuesta por Carleton & Musser (1989) y Pacheco (2003); para la descripción del cráneo se siguió a Carleton

& Musser (1989), Pacheco (2003), Voss (1993) y Tribe (1996), y en el caso de la nomenclatura de accidentes oculales de los molares, la propuesta de Reig (1977). La anatomía del estómago se describió con base en Vorontsov (1967) y Carleton (1973); las arrugas palatinas se describieron siguiendo a Myers et al. (1990) y Pardiñas et al. (2017). Los criterios empleados para clasificar los ejemplares estudiados en clases etarias fueron los definidos por Tribe (1996) y Costa et al. (2011).

Para una mejor visualización de los caracteres y la morfología craneana, se obtuvieron microtomografías computarizadas del cráneo del holotipo con un micro-CT scanner (Bruker Skyscan 1173), utilizando una fuente de voltaje de 30 kV y una resolución resultante de 174 μm . Los datos sin procesar fueron reconstruidos con NRecon (versión 1.7.1.6, Bruker microCT), y los modelos 3D se construyeron con el software CTvox, versión 3.0.0 r1114, Bruker microCT (<https://www.bruker.com>).

Morfometría

Seis medidas externas (incluyendo el peso) se presentaron a modo descriptivo como parte del análisis morfométrico cualitativo (véase **Tabla 1**). Estas medidas no se incluyen en los análisis morfométricos cuantitativos ya que exhibieron una alta variabilidad y no estaban disponibles para muchos de los ejemplares.

El análisis morfométrico cuantitativo se realizó sobre la base de 20 medidas craneanas obtenidas, siempre en milímetros, mediante el empleo de calibrador digital de precisión (0.01 mm) y siguiendo a Tribe (1996) y Voss (2003; véase **Tabla 1**). Para evaluar el grado de colinealidad de las medidas craneométricas, se calculó la correlación entre pares de variables y se realizó una exploración visual de los gráficos de dispersión obtenidos (del tipo Draftsman Plots); el índice de correlación entre pares de variables fue < 0.75 y la dispersión de los puntos no evidenció sesgos importantes. Se excluyó el ancho cigomático por no estar disponible para más del 5% de los ejemplares analizados; los datos perdidos se estimaron por máxima verosimilitud vía algoritmo EMA (por su acrónimo en inglés: Expectation Maximization Algorithm, sensu Dempster et al. 1977). Esta metodología asume normalidad multivariada, por lo cual los datos fueron transformados al logaritmo decimal. Una vez realizada la estimación de los datos perdidos, se revirtió la transformación mediante la función recíproca.

Estimación de la variación cuantitativa

Con la finalidad de caracterizar los patrones cuantitativos de la variación morfológica entre las especies morfológicamente más parecidas (*T. caudivarius*, *T. silvestris* y *Thomasomys* sp. del PNS), se aplicó una aproximación multivariada. Las medidas obtenidas fueron normalizadas para calcular las distancias euclidianas entre los pares de ejemplares evaluados; con base en esta métrica se calculó la matriz de disimilitud a partir de la cual se generaron la mayoría de los análisis ulteriores. En el primer caso, se realizaron análisis multivariados de varianza basados en permutaciones (PERMANOVA) para cada especie por separado, usando el “sexo” como un factor aleatorio con dos niveles (hembra y macho). En el segundo, el PERMANOVA trabajó con “especie” como un factor fijo de tres niveles (i.e., *T. caudivarius*, *T. silvestris* y *Thomasomys* sp.). Para los análisis de PERMANOVA las sumas de cuadrados se calcularon

según el método parcial (i.e., del tipo III), las probabilidades (p) se estimaron usando 9999 iteraciones bajo el método de permutación irrestricta de datos crudos (Anderson et al. 2008). Sobre la base de la matriz de disimilitud, se realizó un análisis canónico de las coordenadas principales (CAoP Anderson & Willis 2003). Todos estos procedimientos se efectuaron mediante el programa estadístico PRIMER 7 (Anderson et al. 2008).

Extracción de ADN, amplificación y secuenciación

La totalidad del ADN genómico fue extraído de muestras de tejido (músculo e hígado) mediante el protocolo de Tiocinato de guanidina (Bilton & Jaarola 1996). El ADN así aislado fue amplificado utilizando los cebadores Forward MVZ05 y Reverse MVZ14 o MVZ16H para obtener secuencias del gen citocromo b (Cyt-b, de aquí en más) de alrededor de 1000 a 1140 pares de bases. Los cebadores y las condiciones térmicas para la PCR son aquellas descritas en Smith & Patton (1993) y Bonvicino & Moreira (2001).

Análisis filogenéticos

Para evaluar la monofilia del género *Thomasomys* y cómo se relacionan los taxones que lo componen se llevó a cabo un análisis filogenético integral sobre la base de secuencias de Cyt-b. Para esto, además de las obtenidas en este estudio (**Tabla S1**), se incluyeron secuencias de varias especies de la tribu Thomasomyini disponibles en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Como grupos externos se seleccionaron especies de otras tribus de Sigmodontinae. Cuando fue necesario, las secuencias se editaron en el programa Geneious R11.5 (<https://www.geneious.com>) y se alinearon en CLUSTALW (Larkin et al. 2007). Se obtuvo el mejor modelo evolutivo con el programa PartitionFinder 2.1 (Lanfear et al. 2016). La reconstrucción filogenética se realizó usando una aproximación Bayesiana (IB) en MrBayes V3.2 (Ronquist et al. 2011) y una aproximación de Máxima Verosimilitud (MV) en RAxML (Stamatakis 2014). El análisis de IB consistió en 2 corridas independientes, cada una con 4 cadenas de Markov (3 calientes y 1 fría), se corrieron 10 millones de generaciones y se realizó un muestreo cada 1000 generaciones; los modelos evolutivos usados fueron 1er.- GTR+G, 2da.- HKY+I+G, 3ra.- GTR+I+G. El 25% de los árboles fue descartado como “burn-in” y el resto de árboles fueron usados para obtener las probabilidades posteriores (PP); el árbol consenso se obtuvo mediante la regla del 50% majority. Para el análisis de MV se utilizó el modelo GTR; los valores de soporte se calcularon utilizando 1000 pseudorreplicas no paramétricas. Se calcularon las distancias genéticas entre los grupos morfológicos (sensu Pacheco 2003) y también se calculó la distancia genética entre las especies del grupo “cinereus”. Para esto se utilizó el programa MEGA7 (Kimura et al. 2016) usando el modelo de corrección Kimura 2-parámetros (K-2P).

Distribución potencial

Para estimar de forma preliminar la distribución y hábitat idóneo de *Thomasomys caudivarius*, *T. silvestris* y *Thomasomys* sp. nov., se obtuvieron registros de presencia conocida de la literatura (Lee et al. 2011; Pacheco 2015;

Tabla 1
 Estadísticas comparativas (\bar{x} = promedio, SD = desviación estándar, max = máximo, min = mínimo, N = número de ejemplares) y medidas externas y craneométricas (en mm), con base a los ejemplares listados en el [APÉNDICE 1](#).

| Holotipo | <i>Thomasomys salazari</i> | | | | | | <i>Thomasomys caudivariatus</i> | | | | | | <i>Thomasomys silvestris</i> | | | | | |
|--|----------------------------|--------|-------|-------|-------|-------------|---------------------------------|-------|-------|-------|----|-----------|------------------------------|-------|-------|----|--|--|
| | \bar{x} | SD | max | min | N | (MECN 5649) | \bar{x} | SD | max | min | N | \bar{x} | SD | max | min | N | | |
| Longitud total | 285 | 269.24 | 14.86 | 290 | 233 | 17 | 264.77 | 11.28 | 285 | 245 | 6 | 257.57 | 11.8 | 282 | 234 | 13 | | |
| Longitud cabeza-cuerpo | 120 | 111.76 | 8.59 | 128 | 99 | 17 | 132 | 17.78 | 160 | 110 | 10 | 109.29 | 12 | 138 | 93 | 13 | | |
| Longitud de la cola | 165 | 157.47 | 9.06 | 175 | 134 | 17 | 132.56 | 25.42 | 162 | 100 | 9 | 148.29 | 8.36 | 169 | 132 | 13 | | |
| Longitud de la pata (con uña) | 35 | 30.21 | 3.17 | 35 | 23 | 17 | 28.6 | 1.78 | 31 | 26 | 10 | 27.9 | 1.84 | 31 | 25 | 13 | | |
| Longitud de la oreja | 21 | 21.5 | 2.54 | 28 | 18 | 17 | 20.3 | 4.03 | 29 | 12 | 10 | 19.26 | 1.24 | 21 | 16 | 13 | | |
| Peso (en gramos) | 38 | 38.54 | 5.97 | 47 | 28 | 11 | 40.9 | 5.03 | 47 | 32 | 10 | 31.2 | 5.37 | 40 | 23 | 10 | | |
| Longitud cóndilo-incisivo | 29.6 | 28.38 | 1.57 | 30.71 | 25.6 | 17 | 28.15 | 1.41 | 29.79 | 25.43 | 13 | 26.49 | 0.5 | 27.23 | 25.6 | 13 | | |
| Ancho bicigomático máximo | 16.32 | 15.84 | 0.82 | 17.12 | 14.57 | 16 | 15.86 | 0.69 | 16.59 | 14.68 | 11 | 14.89 | 0.44 | 15.5 | 14 | 12 | | |
| Ancho mínimo interorbitario | 5.98 | 5.22 | 0.33 | 5.98 | 4.85 | 17 | 5.01 | 0.1 | 5.17 | 4.8 | 13 | 5.02 | 0.19 | 5.56 | 4.8 | 13 | | |
| Longitud del rostro | 11.56 | 11.59 | 0.55 | 12.63 | 10.84 | 17 | 11.57 | 0.53 | 12.78 | 10.98 | 13 | 10.92 | 0.46 | 11.96 | 9.89 | 13 | | |
| Longitud de los nasales | 12.62 | 12.38 | 0.81 | 14.35 | 11.21 | 17 | 11.92 | 0.61 | 12.68 | 10.6 | 13 | 10.79 | 0.55 | 11.82 | 9.81 | 22 | | |
| Ancho del rostro | 5.78 | 5.6 | 0.41 | 6.6 | 4.9 | 17 | 5.82 | 0.17 | 6.17 | 5.55 | 12 | 5.2 | 0.29 | 5.69 | 4.76 | 21 | | |
| Longitud de la cavidad orbitaria | 9.98 | 9.53 | 0.72 | 10.39 | 8.03 | 17 | 9.82 | 0.44 | 10.6 | 8.78 | 13 | 9.04 | 0.59 | 9.65 | 7.82 | 22 | | |
| Longitud del diastema superior | 8.27 | 8.35 | 0.52 | 9.11 | 7.38 | 17 | 8.14 | 0.45 | 8.83 | 7.21 | 13 | 7.62 | 0.59 | 8.75 | 6.57 | 22 | | |
| Longitud serie molar superior (alveolar) | 5.61 | 5.43 | 0.22 | 5.63 | 4.95 | 17 | 5 | 0.09 | 5.17 | 4.84 | 13 | 4.76 | 0.14 | 5.01 | 4.44 | 22 | | |
| Longitud foramen incisivo | 6.14 | 5.74 | 0.37 | 6.41 | 4.86 | 17 | 5.9 | 0.37 | 6.54 | 5.11 | 13 | 5.13 | 0.33 | 5.81 | 4.8 | 22 | | |
| Ancho entre alvéolos del M1 | 6.65 | 7.06 | 0.33 | 7.52 | 6.52 | 17 | 6.63 | 0.27 | 7.2 | 6.34 | 13 | 6.57 | 0.2 | 6.84 | 6.13 | 22 | | |
| Ancho cóndilo-occipital | 7.56 | 7.32 | 0.16 | 7.59 | 7.07 | 17 | 6.9 | 0.37 | 7.29 | 6.41 | 13 | 6.88 | 0.33 | 7.46 | 6.32 | 22 | | |
| Anchura mastoidea | 12.04 | 12.79 | 0.44 | 13.5 | 12.04 | 17 | 12.37 | 0.29 | 12.85 | 12 | 13 | 12.28 | 0.4 | 12.82 | 11.21 | 21 | | |
| Longitud del basioccipital | 3.08 | 2.93 | 0.3 | 3.3 | 2.24 | 16 | 2.84 | 0.27 | 3.24 | 2.41 | 13 | 2.87 | 0.27 | 3.57 | 2.29 | 22 | | |
| Ancho fosa mesopterigoidea | 2.28 | 2.23 | 0.19 | 2.58 | 1.92 | 16 | 2.02 | 0.1 | 2.19 | 1.87 | 13 | 2.33 | 0.23 | 2.79 | 1.85 | 22 | | |
| Ancho placa cigomática | 2.65 | 2.74 | 0.15 | 2.98 | 2.53 | 17 | 2.53 | 0.15 | 2.69 | 2.19 | 13 | 2.1 | 0.12 | 2.28 | 1.91 | 22 | | |
| Altura del cráneo | 10.87 | 10.9 | 0.35 | 11.62 | 10.24 | 16 | 10.65 | 0.38 | 11.18 | 9.85 | 13 | 10.31 | 0.4 | 11.05 | 9.41 | 22 | | |
| Ancho de la caja craneana | 14.56 | 14.33 | 0.21 | 14.59 | 14.03 | 16 | 13.4 | 0.68 | 14.13 | 12.56 | 13 | 13.09 | 0.76 | 14.31 | 11.87 | 22 | | |
| Largo de la mandíbula (sin incisivo) | 16.26 | 17.15 | 1.58 | 20.63 | 15.31 | 17 | 16.13 | 0.4 | 16.7 | 15.46 | 13 | 15.97 | 1.22 | 18.42 | 13.08 | 22 | | |
| Altura de la mandíbula | 3.21 | 3.4 | 0.18 | 3.68 | 3.01 | 16 | 3.22 | 0.06 | 3.29 | 3.11 | 13 | 3.16 | 0.15 | 3.6 | 2.82 | 22 | | |

Pinto et al. 2018); incluyendo localidades de ejemplares depositados en MECN, MEPN y QCAZ (véase APÉNDICE 1). Eliminamos las coordenadas duplicadas y las que estuvieran a menos de 4 km equidistantemente (Pearson et al. 2007; Sornoza-Molina et al. 2018). Se generaron modelos de nicho ecológico (MNE) con base en 19 variables bioclimáticas de WorldClim 1.4 (<http://www.worldclim.org>) con una resolución aproximada de 1km² (Hijmans et al. 2005). Además, se incluyeron 3 capas geoambientales (índice ombrotérmico, índice ombrotérmico del mes más seco e índice de rugosidad del terreno), las cuales han sido utilizadas exitosamente en la estimación de patrones de distribución geográfica de especies para los Andes (Killeen et al. 2007; Tovar et al. 2013; Reyes-Puig et al. 2017). Todos los modelos fueron generados con el software MaxEnt v3.3.3 (Phillips et al. 2006). Las presencias validadas junto a las 19 variables bioclimáticas se usaron para estimar el porcentaje de contribución de las variables en la generación del modelo a través de una prueba de Jackknife de 50 iteraciones (Phillips et al. 2006; Ortega-Andrade et al. 2015; Narváez-Romero et al. 2018). Para cada modelo generado se usaron entre 25 y 30 puntos aleatorios (separados por más de 4 km) dentro de la extensión del modelo para extraer los valores de las capas ambientales con mayor contribución. Por medio de correlogramas identificamos y eliminamos las variables altamente correlacionadas ($r > 0.8$). Se generó un modelo para cada especie con aquellas variables no correlacionadas que contribuyen significativamente. Para evaluar la significancia estadística de la predicción se utilizó la validación de Jackknife recomendada para cuando se dispone de pocos registros de presencia (Pearson et al. 2007). Se determinaron las diferencias entre las variables que contribuyen en cada modelo, aplicando una prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico R (R Core Team 2016). Los mapas y capas geográficas se generaron en ArcMap 10.5.1 (ESRI(2017)), la capa del modelo digital de terreno fue obtenida de Natural Earth (<http://www.naturalearthdata.com>).

RESULTADOS

Evidencia morfológica cualitativa

Comparaciones morfológicas de los ejemplares del PNS con las especies similares de *Thomasomys* lo documentaron claramente como una entidad nueva como se aprecia en las Tablas 1-2 (ver también las Figs. 5, 7-8, S2-S5).

El análisis PERMANOVA no reveló diferencias significativas entre sexos para ninguna de las tres especies analizadas ($p > 0.2$; *T. caudivarius*, *T. silvestris*, *Thomasomys* sp. nov.). Por el contrario, la variación entre especies mostró diferencias significativas (prueba PERMANOVA general: $p < 0.05$; Pseudo-F = 13.94; df = 48, permutaciones únicas = 9925; pruebas PERMANOVA pareadas: $p < 0.05$ para todas las comparaciones). El 98% de los ejemplares de *Thomasomys* fueron correctamente clasificados a priori dentro de su respectivo grupo (especies). En el gráfico derivado del CAoP se observa

cómo los ejemplares de cada especie se segregan discretamente en función de los ejes discriminantes (Fig. 1). Las variables que más contribuyeron a esta configuración fueron: ancho del cráneo, ancho de la placa cigomática, longitud de la serie molar superior, largo del nasal, longitud cóndilo-incisivo, largo del foramen incisivo, todas con correlaciones significativas a alguno de los dos ejes ($r^2 > 0.75$).

Evidencia molecular

Los análisis filogenéticos de IB y ML resultaron en topologías similares (con excepción de ciertas relaciones interespecíficas). En ambos análisis, se soporta la monofilia del género *Thomasomys*. La mayoría de los grupos de especies reconocidos por Pacheco (2003, excepto “incanus” y “macrotris”) formaron clados monofiléticos con soporte robusto (Fig. 2): “aureus” (BS = 70, P = 0.97), “baeops” (BS = 100, PP = 1.00), “cinereus” (BS = 51, PP = 0.75), “gracilis” (BS = 52, PP = 0.95), y “notatus” (BS = 100, PP = 1.00).

El grupo “incanus” resultó parafilético, ya que los ejemplares asociados a las secuencias DQ914651 y DQ914647 (en GenBank) identificadas como *T. ladewi* se ubicaron en clados diferentes (Fig. 3A) con respecto a los ejemplares identificados como *T. kalinowskii* AF106878 y MVZ172599 (en GenBank). Las secuencias asociadas a los ejemplares de *T. ladewi* se recuperaron como hermanas (BS = 21, PP = 1.00, Fig. 3A) a la secuencia del ejemplar U03540.2 (en GenBank) identificado como *T. aureus*, también del nororiente del Perú, mientras que las secuencias asociadas a los ejemplares de *T. kalinowskii* aparecen más relacionadas a las secuencias asociadas a los ejemplares de los grupos “notatus” y “baeops” (BS = 36, PP = 0.64). El ejemplar asociado a la secuencia KR818905.1 (en GeneBank) identificado como *T. princeps* (en Lee et al. 2015), formó un clado robusto (BS = 99, PP = 1.00; Fig. 3A) con otras secuencias asociadas a ejemplares identificados como *T. aureus* (MECN 5662, 5666).

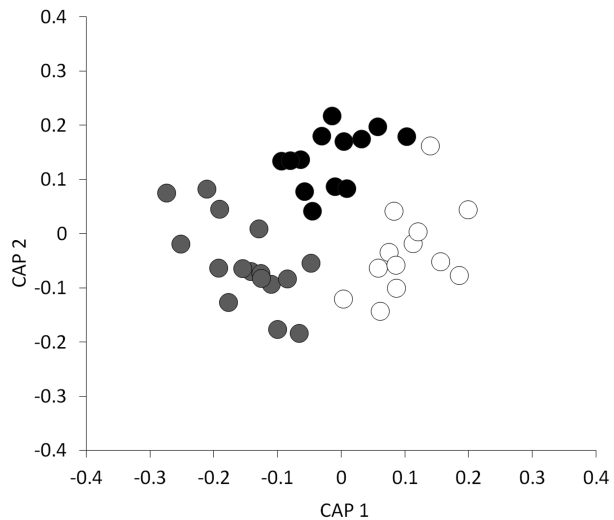
Dentro del grupo “cinereus” se identificaron 4 clados, cuyo contenido se detalla seguidamente (Fig. 3B): clado A (BS = 43), conformado por las secuencias asociadas a ejemplares identificados como *T. australis*, *T. daphne*, *T. fumeus*, *T. bombycinus* y *T. vulcani*; clado B (BS = 100, PP = 1.00), incluye solamente una secuencia EU579476.1 (en GenBank) asociada a un espécimen identificado como *T. erro*. El clado C (BS = 100, PP = 1.00), con secuencias asociadas a ejemplares identificados como *T. silvestris* y *T. ucucha*, más una secuencia (DQ14648.1) asociada a un ejemplar de *Thomasomys* sp. 1 (referido como *T. caudivarius* en Salazar-Bravo & Yates 2007); y el clado D (BS = 50, PP = 1.00), que

Tabla 2

Diferencias morfológicas seleccionadas entre las especies con las que podría ser confundido *Thomasomys salazari*, sp. nov.; compilado de Voss (2003), Luna & Pacheco (2002), Pacheco (2015) y observaciones propias.

| <i>T. salazari</i> | <i>T. caudivarius</i> | <i>T. silvestris</i> |
|--|---|---|
| Pelaje dorsal con base gris plomo y ápice anaranjados | Pelaje dorsal con base gris y ápice amarillo | Pelaje dorsal con base gris y ápice amarillo blanquecino |
| Pelaje ventral con base gris y ápice anaranjado pálido | Pelaje ventral con base gris y ápice anaranjado pálido | Pelaje ventral con base gris y ápice amarillo blanquecino |
| Cola 140.9% de longitud cabeza-cuerpo | Cola 132.4% de longitud cabeza-cuerpo | Cola 131.8% de longitud cabeza-cuerpo |
| Hilera maxilar superior <5.6 mm | Hilera maxilar superior <5.1 mm | Hilera maxilar superior <5 mm |
| Placa cigomática 2.5-2.9 mm | Placa cigomática 1.9-2.6 mm | Placa cigomática 1.9-2.2 mm |
| Espacio amplio entre los cojinetes plantares | Espacio reducido entre los cojinetes plantares | Espacio amplio entre los cojinetes plantares |
| Muesca cigomática profunda | Muesca cigomática superficial | Muesca cigomática poco profunda |
| Borde anterior de los nasales extendido más allá de los lacrimales | Borde anterior de los nasales alcanzan los lacrimales | Borde anterior de los nasales alcanzan los lacrimales |
| Foramen incisivo largo y ancho, alcanzando a M1 | Foramen incisivo largo y ancho, contraído anteriormente y alcanzando o no a M1 | Foramen incisivo corto y ancho, alcanzando a M1 |
| Fosa mesopterigoidea ancha, con proceso medial palatino robusto y borde anterior en forma de "m" | Fosa mesopterigoidea ancha, con proceso medial palatino pequeño y borde anterior redondeado | Fosa mesopterigoidea ancha, con proceso medial palatino pequeño y borde anterior estrecho |
| Vacuidades esfenopalatinas delgadas, como fisuras laterales al basisfenoides y presfenoides | Vacuidades esfenopalatinas delgadas, como fisuras laterales al presfenoides | Fosa mesopterigoidea sin vacuidades esfenopalatinas |
| Proceso paraoccipital largo | Proceso paraoccipital corto | Proceso paraoccipital corto |
| M2 con anterolofa delgado y corto | M2 con anterolofa robusto y largo | M2 con anterolofa delgado y largo |
| M2 con paraflexo corto, estrecho y en forma de acuña | M2 con paraflexo largo, estrecho y curvo | M2 con paraflexo largo, estrecho y curvo |
| M3 grande y ovalado, con hipoflexo corto y angosto | M3 pequeño y redondeado, con hipoflexo largo y ancho | M3 pequeño y redondeado, con hipoflexo corto y ancho |
| m1 con mesolófidio delgado, separado del entocónido por un débil entofléxido | m1 con mesolófidio grueso, fusionado con el entocónido al menos en el cíngulo lingual | m1 con mesolófidio grueso, fusionado con el entocónido casi en totalidad |
| m3 con cíngulo anterolabial y protofléxido inconspicuos | m3 con cíngulo anterolabial corto y protofléxido largo | m3 con cíngulo anterolabial pequeño y protofléxido largo |

Fig. 1. Discriminación morfométrica de las especies de *Thomasomys* evaluadas en este estudio con base en un análisis canónico de las coordenadas principales (ACP; Anderson & Willis 2003): *T. caudivarius* (puntos negros), *T. silvestris* (puntos blancos) y *Thomasomys* sp. nov. (puntos grises).



incluye a *T. caudivarius*, *T. cinereus*, *T. cinnamomeus*, *T. hudsoni* y *T. paramorum*. Las muestras referidas como *T. cinereus* en Lee et al. (2018) se agruparon en dos subclados (*T. cinereus* y *Thomasomys* sp. 2) dentro del clado D. Finalmente, otro grupo de muestras provenientes del PNS (MECN 5634, 5636, 5654, 5637, 5638, 5649, 5653, 5671, 5674, 5675 sin identificar), más otras tres (KR818888.1 - KR818890.1), de un total de 17 muestras identificadas como *T. caudivarius* en Pinto et al. (2018), formaron un clado altamente soportado (BS = 100, PP = 1.00), que se comportó como hermano de *T. caudivarius* (BS = 48, PP = 0.56). Este clado se considera aquí como representando una nueva especie (véase más abajo).

Los valores de divergencia interespecífica obtenidos (9.18% entre *T. caudivarius* y *Thomasomys* sp. nov.) son cercanos al promedio de distancias genéticas dentro del grupo “cinereus” (9.05%); así mismo, esa distancia genética está dentro de los valores usados para separar otras especies de este grupo *T. vulcani* y *T. caudivarius* (11.20%), *T. australis* y *T. daphne* (7.14%), *T. silvestris* y *T. cinnamomeus* (7.19%). La mayor variabilidad intraespecífica se presentó en *T. silvestris* (2.58%) y *T. daphne* (1.33%), mientras que las otras especies presentaron variabilidad menor (Tabla 3). Dado que en este estudio solo se incluyó una secuencia de *T. erro*, *T. bombycinus* y *T. fumeus*, estas especies no se tomaron en cuenta para los análisis de distancias genéticas.

Los resultados obtenidos sugieren que en el PNS existe una especie de *Thomasomys*, hasta ahora confundida con *T. caudivarius* y *T. silvestris* (e.g. Lee et al. 2011; Pinto et al. 2018), pero que al compararla

con estas especies se diferencia morfológicamente de forma consistente y exhibe una distancia genética considerable con las especies reconocidas más cercanas (Tabla 3). Esta nueva especie se nombra y describe en la siguiente sección.

Taxonomía

Subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843

Tribu Thomasomyini Steadman y Ray, 1982

Género *Thomasomys* Coues, 1884

Thomasomys salazari sp. nov.

Ratón andino de Salazar

Salazar's Olfield Mouse (Figs. 2-8; Tablas 1-3 y Material Suplementario S1-S5)

LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:2CCD4667-A354-405C-AC48-48305D7EF6C0

Thomasomys silvestris: Lee et al. 2011:9; parte, no *Thomasomys silvestris* Anthony, 1924.

Thomasomys cf. *silvestris*: Brito & Ojala-Barbour 2016:56; parte.

Thomasomys caudivarius: Pinto et al. 2018; 25, no *Thomasomys caudivarius* Anthony, 1923.

Holotipo

Hembra adulta (MECN 5649), capturada el 16 de agosto de 2017 por J. Brito, J. Curay, R. Vargas y E. Beltrán (número de campo original catálogo Jorge Brito Molina, JBM 1794) y preservada como piel rellena, cráneo, esqueleto postcraniano y biopsias de músculo e hígado en etanol al 95%. Las medidas

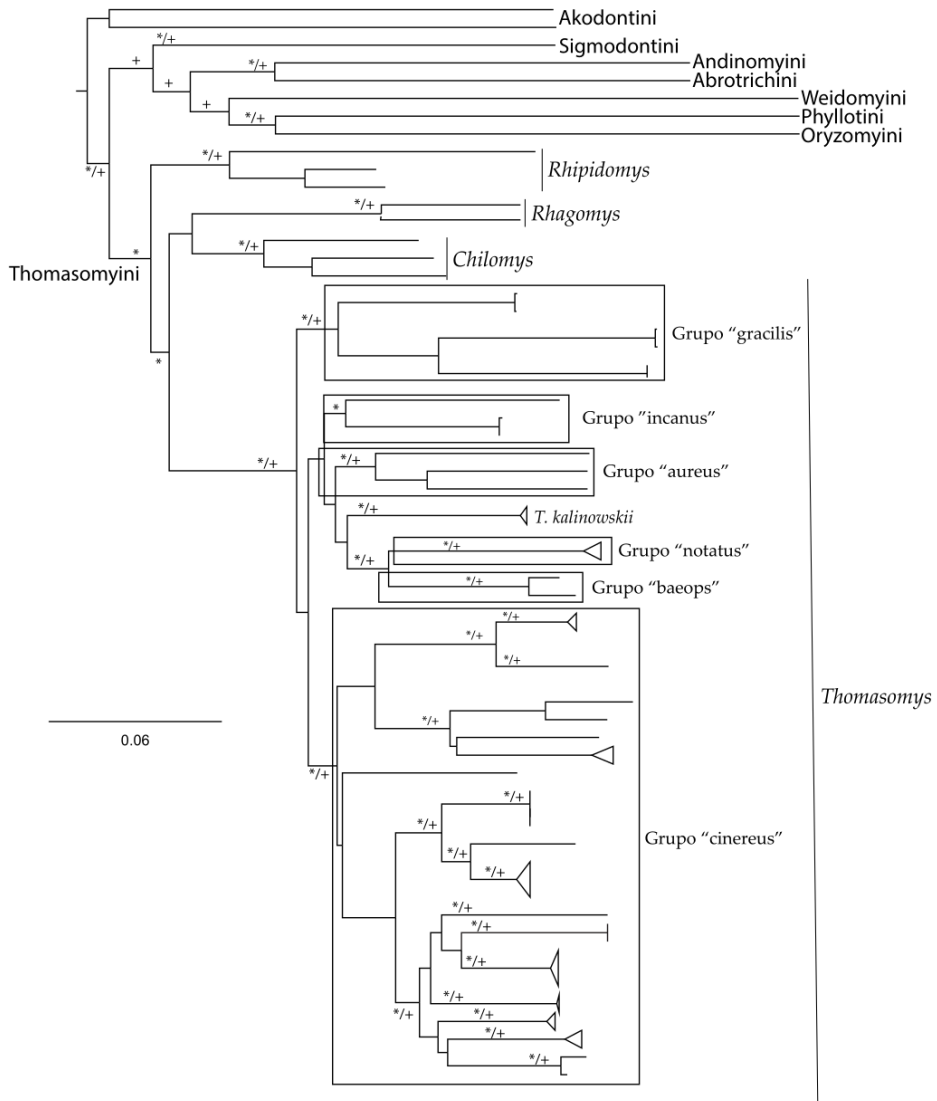


Fig. 2. Filogenia de la tribu Thomasomyini basada en inferencia bayesiana y máxima verosimilitud. Los nodos correspondientes a las especies del género *Chilomys* y *Rhipidomys* se encuentran colapsados para una mejor visualización, al igual que los de los grupos morfológicos del género *Thomasomys*. Se presentan los valores de bootstrap (*) >50 y los valores de probabilidades posteriores (+) >0.90.

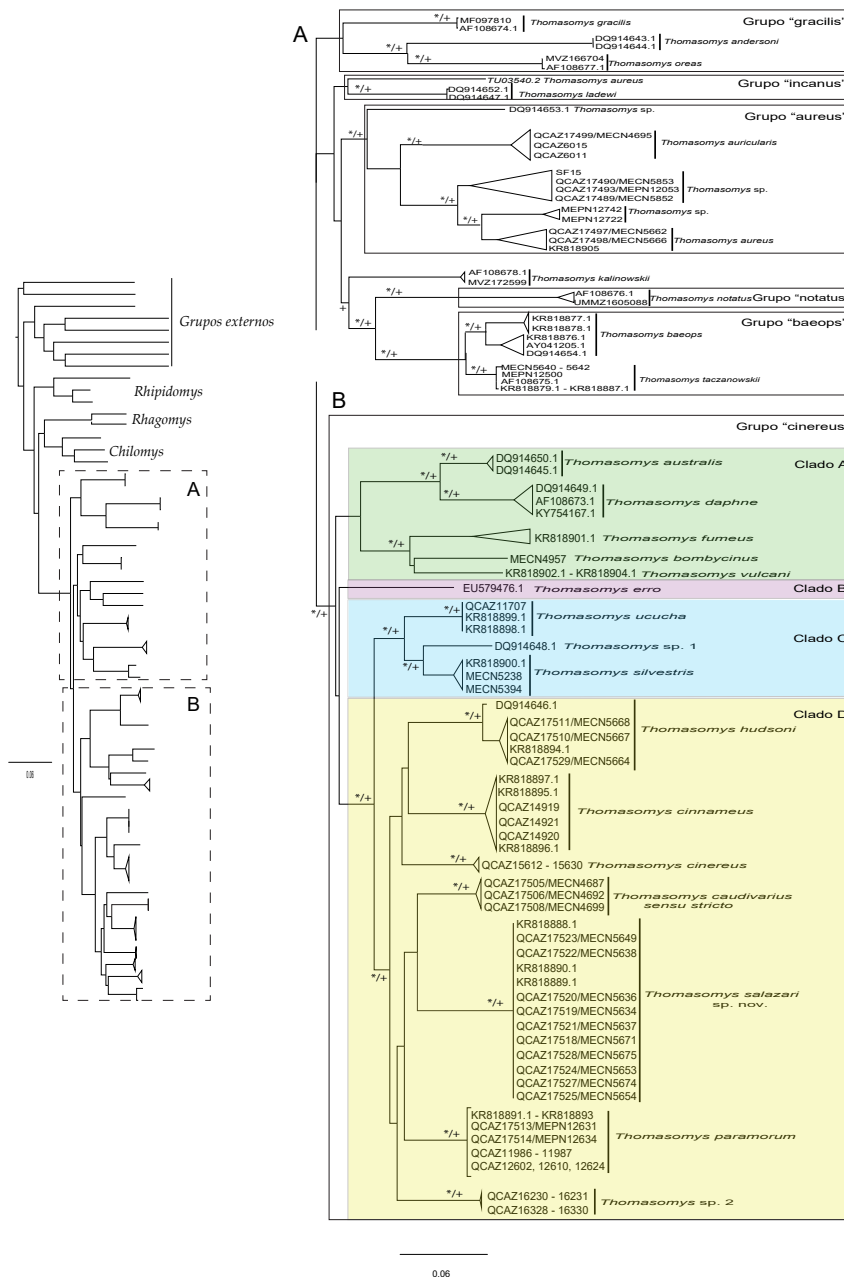


Fig. 3. A) Relaciones filogenéticas entre *T. kalinowskii* con respecto a los grupos "notatus" y "baeops"; *T. ladewi* (grupo "incanatus") y la muestra identificada como *T. aureus*, y la relación entre las especies del grupo "aureus" (*T. aureus*, *T. auricularis* y *T. sp.*). B) Relaciones filogenéticas de las especies que conforman el grupo "cinereus", se puede visualizar que las especies están agrupadas en cuatro clados, A: *T. australis*, *T. dapfne*, *T. fumeus*, *T. bombicynus*, *T. vulcani*, B: *T. erro*, C: *T. sp. 1*, *T. silvestris*, *T. ucucha*, y D: *T. hudsoni*, *T. cinnameus*, *T. cinereus*, *T. sp. 2*, *T. caudivarius* y *T. salazari*. Se presentan los valores de bootstrap (*) >50 y los valores de probabilidades posteriores (+) >0.90.

Tabla 3

Distancias genéticas interespecíficas corregidas (%) por el modelo de Kimura dos parámetros con base a comparaciones pareadas entre las especies de *Thomasomys* que conforman el grupo "cinereus" dichas especies se presentan agrupadas en clados según lo propuesto en este estudio (Fig. 3B). El valor entre paréntesis representa la variación genética intraespecífica. Dado que en este estudio solo se incluyó una secuencia de *T. erro* (Clado B), *T. bombycinus* y *T. fumeus* (Clado A) no fueron considerados para los análisis de distancias genéticas.

| Clado | Especie | <i>T. daphne</i> | <i>T. australis</i> | <i>T. vulcani</i> | <i>T. ucucha</i> | <i>T. silvestris</i> | <i>T. salazari</i> | <i>T. paramorum</i> | <i>T. cinnamonus</i> | <i>T. hudsoni</i> | <i>T. sp. 2</i> | <i>T. caudivarius</i> |
|-------|------------------------------|------------------|---------------------|-------------------|------------------|----------------------|--------------------|---------------------|----------------------|-------------------|-----------------|-----------------------|
| A | <i>T. daphne</i> (1.33) | - | | | | | | | | | | |
| | <i>T. australis</i> (0.185) | 7.14 | - | | | | | | | | | |
| | <i>T. vulcani</i> (0.29) | 11.76 | 12.74 | - | | | | | | | | |
| C | <i>T. ucucha</i> (0.00) | 12.21 | 12.56 | 11.65 | - | | | | | | | |
| | <i>T. silvestris</i> (2.58) | 10.53 | 10.18 | 11.16 | 5.09 | - | | | | | | |
| D | <i>T. salazari</i> (0.00) | 14.44 | 13.48 | 13.18 | 10.29 | 9.39 | - | | | | | |
| | <i>T. paramorum</i> (1.90) | 13.52 | 12.42 | 10.45 | 9.14 | 8.41 | 10.04 | - | | | | |
| | <i>T. cinnamonus</i> (0.47) | 12.43 | 12.31 | 11.69 | 8.21 | 7.19 | 10.49 | 8.75 | - | | | |
| | <i>T. hudsoni</i> (0.62) | 13.11 | 13.36 | 11.42 | 10.50 | 8.94 | 10.58 | 9.37 | 9.02 | - | | |
| | <i>T. sp. 2</i> (0.01) | 13.42 | 13.16 | 11.39 | 9.82 | 8.46 | 10.77 | 8.99 | 8.16 | 9.08 | - | |
| | <i>T. caudivarius</i> (0.12) | 12.56 | 11.14 | 11.20 | 8.94 | 7.93 | 9.18 | 8.10 | 8.73 | 9.98 | 8.37 | - |
| | <i>T. cinereus</i> (0.28) | 13.79 | 13.90 | 10.09 | 8.71 | 7.93 | 9.30 | 8.25 | 9.15 | 8.28 | 8.71 | 8.74 |

externas, craneanas y dentarias se presentan en la **Tabla 1**.

Paratipos

Ventiún ejemplares provenientes de Ecuador, provincia Morona Santiago, Parque Nacional Sangay, de acuerdo al siguiente detalle: 9 topotipos (♀: MECN 5634, 5636, 5653, 5654, 5655, 5656, 5657; ♂: MECN 5637, 5638), coleccionados entre el 15 y el 16 de agosto de 2017 por J. Brito, J. Curay, R. Vargas y E. Beltrán; 6 ejemplares (♀: QCAZ 11957, 11964-65, 11967; ♂: QCAZ 11956, 11966), coleccionados entre el 7 y el 10 de agosto de 2010 por T. Lee en los alrededores de la Guardianía de Atillo (2°11'03.0"S; 78°29'49.9"O, 3 475 m s.n.m.); 5 ejemplares provenientes de Tinguichaca (2°12'22.1"S; 78°27'09.7"O, 2 851 m s.n.m.), 4 (♀: MEPN 11514, 12151-2, 12159) coleccionados entre el 14 y el 17 de noviembre de 2011 por J. Brito y R. Ojala-Barbour y 1 (♀: MECN 4334) coleccionado el 19 de enero de 2015 por J. Brito, R. Ojala-Barbour y G. Pozo; 1 ejemplar (♀: MECN 4335) de Guabisai (2°23'34.1"S, 78°18'17.3"O, 2 576 m s.n.m.), coleccionado el 29 de marzo de 2015 por J. Brito, J. Curay, R. Vargas y G. Pozo.

Localidad típica.—Ecuador, provincia Morona Santiago, cantón Morona, parroquia Zúñac, Parque Nacional Sangay, Guardianía de Atillo (2°11'16.48"S; 78°29'47.55"O, 3 508 m s.n.m.).

Diagnosis

Thomasomys salazari es una especie de tamaño mediano dentro del género (longitud de cabeza y cuerpo combinados ca. 110 mm) y puede ser identificada por la siguiente combinación de rasgos: cola notoriamente más larga que la longitud de cabeza y cuerpo combinados (ca. 140%); superficie plantar con amplio espacio entre las almohadillas tenar e hipotenar; borde posterior de los nasales sobrepasando el plano definido por los lagrimales; largo de la serie molar superior < 5.6 mm; placa cigomática comparativamente ancha (ancho < 2.9 mm); vacuidades esfenopalatinas como fisuras laterales al basisfenoides y presfenoides; M2 con anterolofio y paraflexo cortos; M3 grande y ovalado, con hipoflexo corto y angosto; m1 con mesolófidio delgado, separado del entocónido por un débil entofléxido; m2 con mesolófidio diminuto; m3 con metacónido grande, cíngulo anterolabial y protofléxido inconspicuos.

Descripción

(basada en la totalidad del material disponible)

Tamaño corporal mediano (longitud cabeza y cuerpo combinados con un rango entre 100 y 125 mm). Pelaje

dorsal marrón oscuro, con pelos (de longitud media sobre el dorso = 14 mm) basalmente gris plomo y apicalmente anaranjados. Pelaje ventral marrón amarillento, con pelos (de longitud media = 10 mm), basalmente grises y apicalmente anaranjado pálido (**Fig. S1**). Anillo periocular negro. Orejas comparativamente grandes (18-28 mm), externamente cubiertas por pelos cortos negruzcos, superficie interna rosa pálido, margen color café oscuro (**Fig. 4**). Parche postauricular pequeño color naranja-crema. Cola larga (140% de la longitud cabeza-cuerpo), negruzca y unicolor (pero sin alcanzar la región apical), región apical caudal con porción blanca de longitud variable (entre 1-19 mm); escamas caudales cuadradas con 3 pelos cada una, que se extienden sobre 1 o 2 hileras en el sector basal dorsal. Vibrisas mistaciales largas (entre 40-48 mm de longitud) y delgadas, sobrepasando el pabellón auricular cuando son apretadas hacia atrás contra la cabeza; 1 o 2 vibrisas supraoculares (entre 15-27 mm de longitud), alcanzando la mitad de las orejas cuando son inclinadas hacia atrás. Vibrisa genal ausente. Hembras con 3 pares (axial, abdominal e inguinal) de mamas. Mano ancha y corta, con 5 dígitos terminados en garras, con ligera curvatura ventral. Vibrisas ungueales numerosas y largas que sobrepasan ligeramente el ápice de las garras. Superficie palmar con 5 almohadillas, tenar redondeada y pequeña, hipotenar corta y ancha. Pie largo y ancho (entre 30-35 mm de longitud) con 5 dígitos terminados en garras delgadas y semicurvas. Parche metatarsiano dorsal de color café claro, con pelos oscuros cubriendo la región media de la pata, pero sin alcanzar la base de las falanges (**Fig. 5**). Superficie plantar con 6 almohadillas, incluyendo 4 interdigitales de tamaño similar entre sí, hipotenar ligeramente mayor que tenar y con un amplio espacio entre ambas (**Fig. 5**). Dígito I corto, alcanzando la base del dígito II; dígito II ligeramente más corto que el III; dígito III ligeramente más corto que el dígito IV; dígito V más corto que dígito IV.

Cráneo de tamaño moderado para el género (25.6-30 mm de longitud cóndilo-incisivo), con la caja craneana de perfil ligeramente convexo (**Fig. 6**). Rostro largo, algo acuminado y ancho, con los nasales sobrepasando moderadamente la cara anterior de los incisivos; proceso gnático pequeño. Margen posterior de los nasales sobrepasando posteriormente el plano definido por los lacrimales (**Fig. 7**). Muesca cigomática profunda y ancha en vista dorsal. Lacrimales pequeños y redondeados. Región interorbitaria estrecha y de bordes externos suaves, quedando los procesos maxilares alveolares ligeramente expuestos en vista dorsal. Sutura coronal en

forma de "V". Caja craneana amplia y redondeada. Interparietal ancho y largo (**Fig. 6**). Borde posterior de la placa cigomática en vista ventral alineada con el procíngulo de M1. Foramen postglenoideo de tamaño algo menor que el subescamoso; proceso hamular del escamoso robusto y largo, distalmente aplicado sobre la cápsula mastoidea. Tegmen timpánico subrectangular, superpuesto con el proceso suspensorio del escamoso para suspensión de la bulla timpánica. Patrón de circulación carotídea primitivo (sensu Voss 1988); canal carotídeo y foramen estapedial presentes. Proceso paraoccipital largo (**Fig. 7**). Forámenes incisivos largos, anchos y de bordes algo redondeados, alcanzando posteriormente el plano definido por la cara anterior de los M1. Proceso premaxilar del foramen incisivo largo y delgado; septo maxilar del foramen incisivo grueso y largo. Paladar corto, ancho (sensu Hershkovitz 1962), y mayormente sencillo. Fosa mesopterigoidea ancha, proceso medio del palatino alargado y romo en forma de "m"; vacuidades esfenopalatinas expresadas como fisuras laterales al basiesfenoides y presfenoides. Foramen oval de tamaño medio. Placa pterigoidea excavada (**Fig. 7**). Foramen lacerado poco osificado. Proceso coronoides de la mandíbula largo (alcanzando el borde superior del proceso condilar), robusto y muesca sigmoidea profunda. Proyección capsular de la raíz del incisivo poco conspicua. Proceso angular corto sin alcanzar el borde del proceso condilar, con la muesca angular poco profunda (**Fig. 6**).

Incisivos opistodontes con esmalte frontal color anaranjado; molares braquiodontes y pentafodontes (sensu Hershkovitz 1962), con cúspides principales opuestas y coronas crestadas. M1 con flexo anteromediano conspicuo; procíngulo apenas comprimido lateralmente, con dos cónulos subiguales en tamaño. Anterolofos y mesolofos robustos aunque con extremo labial "degenerado" (se pierden en su expresión oclusal). Paraflexo en "media luna" y bien recurvado. Paracono cónico, prácticamente aislado de las restantes estructuras oclusales. Protocono e hipocono subiguales en forma y tamaño. Posterolofos coalescente con metacono. M2 de patrón trilofodonte, con anterolofos robustos, mesolofos cortos, mesostilo presente y posterolofos cortos. M3 moderadamente grande en relación al M2 y de patrón básico bilofodonte, con hipoflexo poco penetrante en forma de cuña. Metacono obsoleto (**Fig. 8**). Molares inferiores con patrón oclusal apenas más simple que los superiores y muy leve alternancia de cúspides principales; m1 con fléxido anteromediano conspicuo, conúlidos del procíngulo subiguales en tamaño, cíngulo anterolabial de escaso desarrollo; metacónido bulboso;



Fig. 4. *Thomasomys salazari*, sp. nov., hembra adulta (MEPN 11514, paratipo), en su hábitat, Tinguichaca, Parque Nacional Sangay, Ecuador.

mesolófido corto; posterolófido transverso; m2 de patrón trilofodonte, con mesolófido corto; m3 de diseño sigmoide, también trilofodonte, por la persistencia de un posterofléxido (**Fig. 8; Fig. S3**).

Paladar blando con 3 arrugas diastémicas ligeramente arqueadas y 5 pares de interdentales bien arqueadas, excepto la última. La tercera arruga diastémica presenta una muesca profunda en su punto medio. Las arrugas interdentales son cortas y dejan un "canal" conspicuo en línea media (**Fig. S4**).

Se detectó vesícula biliar de tamaño grande en todos los ejemplares examinados (N = 12). El estómago es del tipo unilocular y hemiglandular (**Fig. S5**). El epitelio cornificado domina el corpus y se caracteriza por su superficie esponjosa; el epitelio glandular se distribuye ampliamente por el antrum, mayormente liso. El límite entre ambos epitelios (= bordering fold sensu Carleton 1973) se manifiesta con un reborde grueso y sobrepasa hacia la izquierda el nivel correspondiente a la abertura esofágica; esto determina que, comparativamente, la porción glandular sea de tamaño algo mayor que la muscular. Mientras que la incisura angular es apenas marcada, tanto el canal esofágico como la plica angular son conspicuos.

Comparaciones

Thomasomys salazari se diferencia de *T. caudivarius* y *T. silvestris*, 2 especies con las cuales fue previamente confundida, por su cola proporcionalmente más larga, ca. 140% de la longitud cabeza-cuerpo (ca. 130% en *T. caudivarius* y *T. silvestris*). *Thomasomys salazari* presenta una superficie plantar con amplio espacio entre las almohadillas tenar e hipotenar, rasgo compartido por *T. silvestris* pero contrastante con *T. caudivarius*, donde la separación de estos cojinetes es perceptiblemente menor (**Fig. 5**). A nivel del cráneo las diferencias cualitativas y cuantitativas son ostensibles entre esta tríada de especies. En *T. salazari*, el margen posterior de las nasales sobrepasa el plano definido por los lagrimales, pero no así en *T. caudivarius* y *T. silvestris* (**Fig. 7**); largo de la serie molar superior 4.9-5.6 mm (< 5.1 mm en *T. caudivarius* y < 5 mm en *T. silvestris*). La placa cigomática de *T. salazari* es más ancha (< 2.6 mm en *T. caudivarius* y < 2.2 mm en *T. silvestris*). En forma concomitante, la muesca cigomática es más profunda (superficial en *T. caudivarius* y poco profunda en *T. silvestris*). A nivel dentario, también existen varios rasgos que permiten diferenciar estas especies, incluyendo el tamaño relativo del anterolofio y paraflexo en el M2 (cortos en *T. salazari* versus largos en



Fig. 5. Morfología de la superficie dorsal y plantar de pata derecha de: (A) *Thomasomys salazari* sp. nov. [MECN 5634, paratipo], (B) *T. caudivarius* [MECN 4728]. (C) *T. silvestris* [MECN 5052]. Acrónimos: mu = mechones ungueales, I-V = dígitos, 1-4 = cojinetes interdigitales, t = tenar, h = hipotenar, línea punteada muestra la amplitud entre los cojinetes. Escala = 10 mm.

T. caudivarius y *T. silvestris*), el corto y estrecho hipoflexo del M3 (largo y ancho en *T. caudivarius*, corto y ancho en *T. silvestris*), el m2 con mesolófidio diminuto (largo y robusto en *T. caudivarius* y *T. silvestris*), m3 con cingulo anterolabial y protofléxido inconspicuos (cingulo corto y protofléxido largo en *T. caudivarius* y *T. silvestris*). Otras comparaciones se resumen en la **Tabla 2**.

Thomasomys salazari puede ser fácilmente diferenciada de *T. paramorum* y *T. cinereus* por su coloración dorsal y ventral. En efecto, la nueva especie presenta el dorso con pelos de base gris plomo y ápice anaranjado, mientras que en *T. paramorum* este es oliváceo a marrón rojizo y en *T. cinereus*, como su nombre lo sugiere, grisáceo. Ventralmente, *T. salazari* es gris con lavado de anaranjado pálido, mientras que *T. paramorum* y *T. cinereus* tienen el pelaje del vientre gris lavado de blanco. A nivel del cráneo, las bullas auditivas marcan un claro contraste entre *T. salazari*,

que las tiene pequeñas y desinfladas, contra aquellas grandes e hinchadas de *T. paramorum*. Otras especies del grupo “cinereus” con las que, juzgado por su tamaño corporal (longitud cabeza-cuerpo) podría ser confundido *T. salazari*, son *T. fumeus* y *T. vulcani*. Sin embargo, estas son de cola mucho más corta (ca. 96% en *T. fumeus* y ca. 89% en *T. vulcani*). De otras especies, como *T. cinnamomeus* y *T. hudsoni*, el tamaño general resulta una guía ineluctable, ya que se trata de especies corporalmente pequeñas (cabeza-cuerpo < 95 mm) y con las series molares superiores < 4.1 mm.

Etimología

El nombre de la especie se dedica en homenaje al mastozoólogo Jorge Salazar-Bravo (La Paz, Bolivia, 1964), profesor en Texas Tech University (Lubbock, Texas, USA). Sus estudios han permitido profundizar el conocimiento de los mamíferos sudamericanos, con énfasis en los roedores sigmodontinos. El epíteto específico está formado por el apellido “Salazar”, tomado como sustantivo en el caso genitivo, más el sufijo latino “i” (ICZN, 1999; ArT. 31.1.2).

Historia natural

Thomasomys salazari ha sido registrado en el piso Templado y Altoandino (Albuja et al. 2012), en las formaciones vegetales Bosque siempreverde montano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes y Herbazal de Páramo (Ministerio del Ambiente del Ecuador 2013). Según los datos de captura se asocia con bosques primarios nublados y ecotonos (Fig. S6), donde los árboles se encuentran cubiertos por musgos y epífitas. Los ejemplares fueron recolectados generalmente a nivel del sustrato y algunos hasta 0.5 metros de altura, sobre troncos o ramas gruesas. En agosto (época seca) se encontraron individuos tanto jóvenes como adultos. *T. salazari* se encontró en simpatría con *Akodon mollis*, *Caenolestes sangay*, *Cavia patzelti*, *Cryptotis montivagus*, *Nephelomys albigularis*, *Neusticomys vossi*, *Thomasomys aureus*, *T. baeops*, *T. cinnamomeus*, *T. fumeus*, *T. hudsoni*, *T. paramorum* y *T. taczanowskii*.

Distribución

Thomasomys salazari se ha registrado en 4 localidades, aledañas entre sí, dentro del PNS, en las estribaciones de los Andes en la provincia de Morona Santiago, Ecuador, en un gradiente de elevación entre 2576 – 3671 m (Fig. 9).



Fig. 6. Tomografía del cráneo de *Thomasomys salazari* sp. nov., en vista dorsal, ventral y lateral y de la mandíbula en vista lateral (MECN 5649, holotipo). Escala = 10 mm.

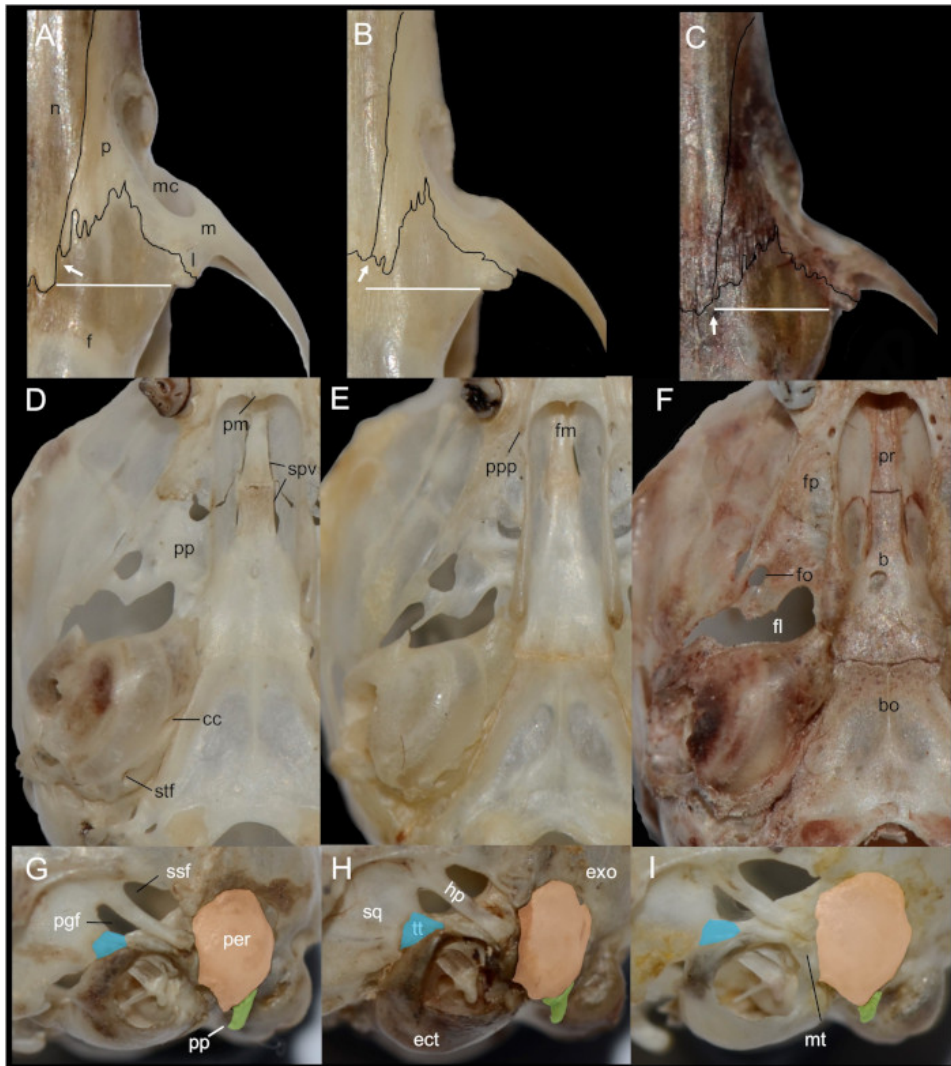


Fig. 7. Arriba: detalle de la morfología de la sutura naso-frontal y extensión posterior de los nasales; medio: detalle de la osificación del techo de la fosa mesoptergoidea; abajo: vista lateral de la región auditiva en A, D, G.- *Thomasomys salazari*, sp. nov. (MECN 5649, paratipo); B, E, H.- *T. caudivarius* (MEPN 11510); y C, F, I.- *T. silvestris* (MECN 5052). La línea indica la confluencia de la sutura lagrimal-maxilar-frontal y la sutura del nasal; la flecha señala el punto más posterior alcanzado por los nasales. Acrónimos: f = frontal, l = lagrimal, mc = muesca cigomática, m = maxilar, n = nasal, p = premaxilar, (medio) b = basisfenoides, cc = canal carotideo, fl = foramen lacerado, fm = fosa mesoptergoidea, fp = fosa parapterigoidea, pm = proceso medio del palatino, pp = placa pterigoidea, ppp = agujeros palatales posterolaterales, pr = presfenoides, sp = vacuidades esfenopalatinas, stf = foramen estapedial, (abajo) ect = ectotimpánico, exo = exoccipital, hp = proceso hamular del escamoso, mt = tubérculo mastoideo, pgf = foramen postglenoideo, per = cápsula mastoidea, pp = proceso paraoccipital, sq = escamoso, ssf = fenestra subescamosa, tt = tegmen timpánico.

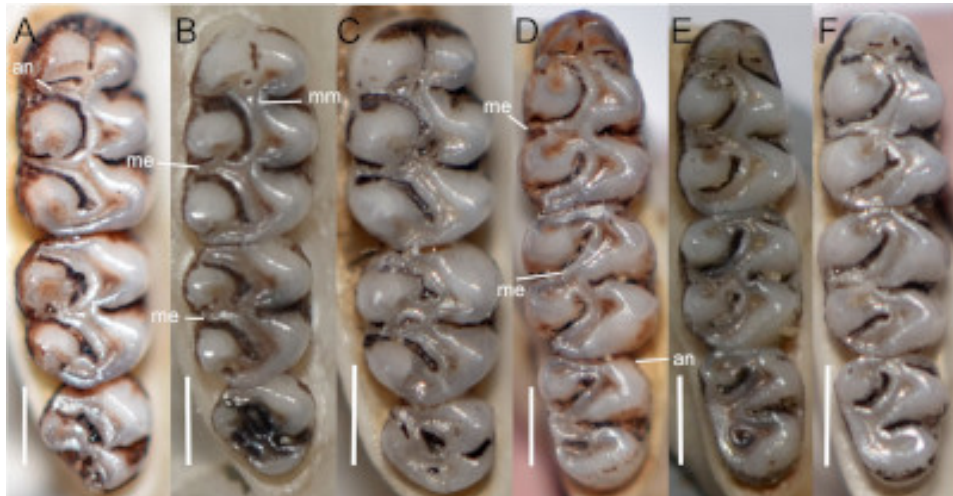


Fig. 8. Vista oclusal de la serie molar superior e inferior de (A, D) *Thomasomys salazari*, sp. nov. [MECN 5681, paratipo], (B, E) *T. caudivarius* [MEPN 11510], (D, F) *T. silvestris* [MECN 5052]. Acrónimos: an = anterolofa, me = mesolofa/ido, mm = muro mediano. Escala = 1 mm.

Distribución potencial de Thomasomys salazari y especies afines

Los modelos de nicho ecológico que permiten estimar preliminarmente la distribución de *Thomasomys salazari*, *T. caudivarius* y *T. silvestris* fueron estadísticamente significativos, de acuerdo a la validación de Pearson et al. (2007; $D = 1$, $p < 0.01$). A pesar de que el número de registros de presencia para las tres especies es relativamente bajo (véase APÉNDICE 1), los modelos aquí presentados permiten extraer información exploratoria para tres especies de un género poco estudiado.

El modelo de *Thomasomys salazari* proyectó mayor probabilidad de distribución en hábitat idóneo en los Andes orientales del Ecuador, específicamente en las estribaciones centrales de las provincias de Morona Santiago y Chimborazo, asociado con el bosque montano alto y páramos del PNS (e.g. Tinguichaca, Atillo, Laguna Negra, Guabisai; **Tabla S3**). Las variables que tuvieron un aporte mayor a la generación del modelo de la nueva especie fueron el índice de rugosidad del terreno y la Temperatura mínima en el mes más frío (BIO6).

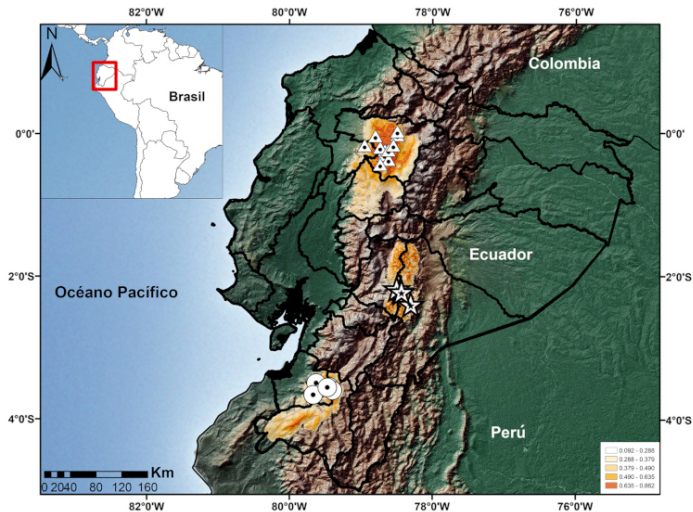
El modelo de *Thomasomys silvestris* proyectó una mayor probabilidad de encontrar características de hábitat idóneas en los Andes norteños del occidente de Ecuador, específicamente en las estribaciones de la provincia de Pichincha y parte de las estribaciones compartidas con la provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas. Estos hábitats son bosque mon-

tano, bosque montano alto y páramo; una menor probabilidad fue proyectada hacia las estribaciones andino-centrales de la provincia de Cotopaxi y parte de los bosques montanos de Santo Domingo de los Tsáchilas (**Fig. 9**). Las variables que tienen un mayor aporte en la generación del modelo son Temperatura mínima en el mes más frío (BIO6) y Temperatura estacional (BIO4, **Tabla S3**).

El modelo generado para *T. caudivarius* proyectó una mayor probabilidad de hábitat idóneo en las estribaciones suroccidentales de Ecuador, alcanzando los páramos de la cordillera de Chilla y Zaruma, en la provincia de El Oro, extendiéndose a las estribaciones occidentales y sur-occidentales de la provincia de Loja (bosques montanos, **Fig. 9**). Las variables que más aportaron a la generación del modelo fueron Precipitación del mes más seco (BIO14) y Temperatura media del cuartil más húmedo (BIO8, **Tabla S3**).

Las variables compartidas en la generación de los 3 modelos fueron Temperatura mínima en el mes más frío (BIO6), Precipitación del mes más seco (BIO14), Precipitación estacional (BIO15) y Temperatura media del cuartil más húmedo (BIO18, **Fig. S7**). Los valores de la variable BIO 6 no presentaron diferencias significativas entre los modelos de *Thomasomys silvestris* y *T. salazari* ($\chi^2 = 0.038$, $p = 0.843$); los valores de la variable BIO 14 y BIO18 fueron significativamente distintos en los modelos de *T. caudivarius* y *T. silvestris* (BIO14, $\chi^2 = 24.31$, $p = 8.18e-07$; BIO18, $\chi^2 = 40.67$, $p = 1.79e-10$); por

Fig. 9. Distribución de tres especies de *Thomasomys*. Los círculos representan los puntos de presencia conocida de *T. caudivarius*; los triángulos los de *T. silvestris*; y las estrellas los registros conocidos de *T. salazari* sp. nov. El gradiente de coloración naranja representa el modelo de nicho ecológico para cada especie, las probabilidades de idoneidad de hábitat varían entre 0.1 (menor probabilidad de hábitat idóneo basado en variables bioclimáticas) – 0.9 (mayor probabilidad de hábitat idóneo basado en variables bioclimáticas).



otro lado, la única variable común a las 3 especies con diferencias significativas fue BIO15 ($\chi^2 = 67.47$, $p = 2.22e-15$).

DISCUSIÓN

El género andino *Thomasomys* es el más especioso de la subfamilia Sigmodontinae (Pacheco 2015; Pardiñas et al. 2017). La extraordinaria concentración de riqueza de especies de *Thomasomys* advertida para los Andes probablemente es una consecuencia de la acción conjunta del surgimiento de barreras biogeográficas (Schenk & Stepan 2018) y de procesos orogénicos (Antonelli et al. 2018).

El único estudio morfológico amplio, y el más completo disponible para el género, propone separar las especies de *Thomasomys* en siete grupos (Pacheco 2003, véase también Pacheco 2015). Si bien, la evidencia molecular aquí obtenida y la referida por autores previos luce congruente con el arreglo de grupos dentro del género (véase Salazar-Bravo & Yates 2007; Lee et al. 2018; este trabajo), pareciera necesario reconsiderar la forma en que están agrupadas algunas especies. Tal es el caso de *T. kalinowskii* (al menos para la secuencia AF108678), que tradicionalmente ha sido incluido dentro del grupo “incanus” (Pacheco 2003), aquí se presenta como un clado hermano de “baeops” y “notatus”. El grado de diferenciación genética entre este clado y los grupos “baeops” (10.72%) y “notatus” (13.93%), muestra valores similares a los registrados entre otros grupos (e.g., “aureus” vs. “notatus” = 10.09%; “cinereus” vs. “notatus” = 10.46%; “notatus” vs. “baeops” = 12.51%). En este contexto pareciera necesario reevaluar la identidad del ejemplar

asociado a la secuencia AF108678 (en GeneBank), para ratificar o rectificar la hipótesis aquí esbozada.

Contrario a lo propuesto previamente (Salazar-Bravo & Yates 2007) el grupo “aureus” se presenta como un grupo monofilético, probablemente gracias a la inclusión de nuevas secuencias en el análisis. Tal es el caso de *T. auricularis* (sensu stricto: QCAZ6011, QCAZ6015, MECN4695) y *T. aureus* (MECN5662, MECN5667; Fig. 2).

El grupo “cinereus” aparece conformado por 4 clados (Fig. 3). El clado A incluye a *T. australis* que se recupera como especie hermana de *T. daphne* (Salazar-Bravo & Yates 2007; Lee et al. 2018, Fig. 3); *T. vulcani* se recupera como especie hermana de *T. bombycinus* y estos, a su vez, están relacionados con *T. fumeus* (Fig. 3). El clado monoespecífico B, es representado por *T. erro*, que a su vez se relaciona a *T. vulcani* y *T. fumeus* en congruencia con la evidencia presentada por Lee et al. (2018).

El clado C incluye a *T. ucucha* como especie hermana de *T. silvestris* (Lee et al. 2018). Lee et al. (2015) mencionan que *T. silvestris* se encuentra relacionado a *T. caudivarius* (Fig. 3). Sin embargo, el ejemplar asociado a la secuencia que representa a esta última especie (DQ914648.1 en GeneBank), de las cercanías del río Tatahuazo, provincia de Bolívar, aparentemente corresponde a una especie innominada y no a *T. caudivarius*. Los ejemplares topotípicos de *T. caudivarius* incluidos en este estudio se agrupan en un clado diferente (Fig. 3). Además, la distancia genética entre el ejemplar asociado a la secuencia DQ914648.1 y los ejemplares recolectados en las cercanías de la localidad típica de *T. silvestris* (MECN

5238, 5394, Tambillo, Pichincha; **Fig. 3**), exhiben 6% de divergencia genética.

El clado D es el que agrupa la mayor parte de las especies tradicionalmente incluidas en el grupo “cinereus”. De acuerdo a nuestros resultados, *T. hudsoni* es la especie hermana de *T. cinnameus*; ambas, a su vez, están relacionadas con un clado denominado *Thomasomys* sp., del suroriente del Ecuador (Parque Nacional Yasuni; **Fig. 3**). Esta relación contradice los resultados de Lee et al. (2018), quienes recuperan a *T. paramorum* y *T. hudsoni* como especies hermanas, mientras que *T. cinnameus* aparece menos relacionada, al igual que *T. cinereus*. Lee et al. (2011) reportaron a *T. silvestris*, especie del noroccidente de Ecuador, para el PNS, basados en morfología externa y craneana de 19 ejemplares y una única secuencia de Cyt-b. Lee et al. (2015) corrigieron la determinación de estos materiales como *T. caudivarius* y, en la filogenia obtenida por ellos, la población del PNS aparece como especie hermana de *T. paramorum*. La reevaluación del material referido por Lee et al. (2015) como *T. caudivarius*, combinada con la inclusión de nuevas secuencias (MECN 5634, 5636, 5654, 5637, 5638), ha resultado en el reconocimiento de *T. salazari* sp. nov., una nueva especie que es hermana de *T. caudivarius* (sensu stricto; **Fig. 3**) y relacionada con *T. paramorum* y *T. cinereus* (**Fig. 3**).

Considerando la topología obtenida en el árbol de Cyt-b y el nivel de diferenciación genética (**Tabla S2**) entre los grupos morfológicos (**Fig. 2**), no encontramos elementos que soporten la supuesta polifilia de *Thomasomys*, ni necesidad de incluir a los grupos “aureus”, “baeops”, “gracilis” y “notatus” en un género diferente (Pacheco 2003). Sin embargo, aún permanecen numerosas especies sin datos genéticos (e.g., *cinereventer*, *contradictus*, *dispar*, *onkiro*, *apeco*, *rosalinda*, *popayanus*) cuya inclusión podría cambiar este panorama. Nuestros resultados constituyen una primera aproximación al entendimiento de la notable diversidad y amplia distribución del género *Thomasomys* en Ecuador.

Son numerosas las novedades taxonómicas y distribucionales que han incrementado nuestro conocimiento de los mamíferos ecuatorianos. En un repaso breve, para la última década se han reportado en Ecuador varias especies de roedores sigmodontinos previamente referidas para otros países (e.g., *Thomasomys cinereus*; Lee et al. 2018); nuevos géneros (e.g., *Amphinectomys*, Chiquito & Percequillo 2016; *Rhagomys*, Medina et al. 2017); nuevas especies (e.g., *Rhipidomys albuja*, Brito et al. 2017; *Tanyuromys thomasleei*, Timm et al. 2018; *Neacomys*

rosalindae, Sánchez-Vendizú et al. 2018), y taxones revalidados (e.g., *Nectomys saturatus*; Chiquito & Percequillo 2016). La descripción de *T. salazari*, incrementa la riqueza de *Thomasomys* a 15 especies en Ecuador, lo que equivale al 33.3 % de la diversidad conocida para género en todo su rango de distribución. Es de esperar que la riqueza de *Thomasomys* y de roedores andinos se siga incrementando en el futuro cercano como consecuencia del aumento en el esfuerzo de captura y la prospección de nuevas áreas hasta ahora inexploradas.

Finalmente, cabe una reflexión sobre los estudios taxonómicos futuros en *Thomasomys*. Con una distribución que involucra unos 25 grados de latitud, pocos sigmodontinos afrontan la dificultad que implica intentar comprender su diversidad como este género de cricétidos andinos. Un análisis más pormenorizado de la distribución geográfica de *Thomasomys* (**Tabla S4**), implica que su mayor riqueza recae en 3 países, quedando Venezuela y Bolivia con representaciones marginales. Estos países que resultan “hot-spots” son Perú, que presenta la mayor cantidad de especies registradas (18), y Colombia y Ecuador, que comportan, a la fecha, 15 taxones cada uno. Notablemente, más de la mitad de la riqueza del género corresponde a especies de rango geográfico mínimo, es decir, conocidas de una única o de muy pocas localidades aledañas. *Thomasomys salazari* se inscribe entre estas. Si esta condición geográfica es natural o debido a sesgos de muestreo, poco aporta en estos momentos a la discusión. Algo menos de un 30% de las especies del género se conocen para áreas geográficas que varían entre 1 y 3 grados de latitud; en su mayor parte, constituyen formas endémicas a nivel nacional. Solo 5 especies presentan geonecias que pueden ser tipificadas como “grandes”, implicando al menos una cobertura que supera los 5 grados de latitud; excepto una (*Thomasomys notatus*), las restantes tienen poblaciones en más de un país. Únicamente *Thomasomys aureus* resulta común a los 5 países involucrados en la distribución del género.

En contexto, si se aspirara a un incremento sustancial en la comprensión taxonómica de *Thomasomys* en el corto plazo (e.g., 9 spp. en la próxima década, **Fig. S8**), caben dos posibles estrategias, a saber: el desarrollo de estudios en forma unilateral o en forma de esfuerzos mancomunados. La primera implicaría la promoción de estudios con enfoque regional, naturalmente restringidos por aspectos territoriales. Pero es claro que los desafíos taxonómicos trascienden, muchas veces, las fronteras políticas, *Thomasomys* constituye un buen ejemplo de esto. La gran cantidad de formas microendémicas que parece tener

el género, argumentan a favor de que es posible desarrollar estudios regionales menos ambiciosos, como una forma de avance paulatino. Sin embargo, no menos importante parece ser la hipótesis de que es necesario establecer alianzas académicas y propender hacia aproximaciones integrales. En este contexto, por su posición geográfica, Ecuador resulta un país privilegiado como potencial articulador de estudios transnacionales. De todas formas, sea cual fuere la estrategia, la misma debe tener, como pilar fundamental, una potenciación de los esfuerzos de colección. Este aspecto no solo resulta preteritorio por la velocidad de la transformación ambiental (conversión de hábitats naturales en antrópicos), sino también como una forma de promover la formación de recursos humanos locales y el empoderamiento de redes colaborativas de investigadores en el ámbito regional. En este sentido, el crecimiento de dos grandes colecciones ecuatorianas (i.e., MECN y QCAZ), en especial durante la última década, resulta un ejemplo notorio sobre la pujanza actual y el futuro potencial de las investigaciones mastozoológicas en el noroeste de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del PNS, especialmente a Paúl Tito, Víctor León y Christian Clavijo, por su colaboración con la logística de campo. A Reed Ojala-Barbour, Glenda Pozo, Enrique Chacha, Telmo Shacay, Segundo Chuqui, Benito Marín y Eulogio Zúñiga por la asistencia durante el trabajo de colección. Jorge Brito da las gracias a Earth Deeds Carbon Mitigation Initiative de la Pacific Lutheran University por los fondos asignados para ejecutar parte de las expediciones, así también a Diego Inclán y Francisco Prieto del INABIO por su auspicio y apoyo permanente. El estudio contó con el soporte del Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO) y la Escuela Politécnica Nacional, como parte del proyecto “Diversidad de los pequeños vertebrados de la provincia de Morona Santiago”. El trabajo de laboratorio fue financiado por la Secretaría de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT, mediante la iniciativa Arca de Noé, Santiago Ron y Omar Torres-Carvajal como principales), y por el “Programa de cooperación Trilateral Alemania-Brasil-Ecuador”, financiado por la cooperación internacional GIZ, Miriam Factos como principal. Santiago Burneo, Alejandra Camacho (QCAZ), Miguel Pinto, Juan Pablo Carrera (MEPN) y Rainner Hutterer (ZFMK) permitieron el acceso a las colecciones de mamíferos bajo su cargo. Claudia Koch facilitó el uso del micro CTscan en el Museo Alexander Koenig, Alemania. El Ministerio del Ambiente de Ecuador otorgó los respectivos permisos de investigación: N° 13-2011-I-B-BDPMS/MAE; 05-2014-I-B-DPMS/MAE, 007-IC-DPACH-MAE-2016 y MAE-DNB-

CM-2016-0042, MAE-DNB-CM-2016-0045 para el acceso a los datos genéticos. A todas las personas e instituciones mencionadas, el reconocimiento de los autores.

LITERATURA CITADA

- ALBUJA, L., A. ALMENDÁRIZ, R. BARRIGA, D. MONTALVO, F. CÁCERES, & J. L. ROMÁN. 2012. Fauna de vertebrados del Ecuador. Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- ANDERSON, M. J., R. N. GORLEY, & K. R. CLARKE. 2008. PERMANOVA + for PRIMER. Guide to software and statistical methods. Plymouth, PRIMER-E. 214 p.
- ANDERSON, M. J., & T. J. WILLIS. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84:511-525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2)
- ANTONELLI, A. ET AL. 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience* 11:718. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z>
- ANTHONY, H. E. 1923. Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 3. *American Museum Novitates* 55:14. <http://hdl.handle.net/2246/4635>
- ANTHONY, H. E. 1924. Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 4. *American Museum Novitates* 114:6. <http://hdl.handle.net/2246/4332>
- BILTON, D. T., & M. JAAROLA. 1996. Isolation and purification of vertebrate DNAs. Species diagnostics protocols: PCR and other nucleic acid methods in molecular biology (J. P. Clapp, ed.). Totowa, NJ: Humana Press. <https://doi.org/10.1385/0-89603-323-6:25>
- BONVICINO, C., & M. MOREIRA. 2001. Molecular phylogeny of the genus *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome b DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18:282-292. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0878>
- BRITO, J., & R. OJALA-BARBOUR. 2016. Mamíferos no voladores del Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Papeís Avulsos de Zoología* 56:45-61. <https://doi.org/10.1590/0031-1049.2016.56.05>
- BRITO, J., M. CAMACHO, V. ROMERO, & A. VALLEJO. 2019. Mamíferos del Ecuador. Versión 2019.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/>
- BRITO, J., N. TINOCO, D. CHÁVEZ, P. MORENO, D. BATALLAS, & R. OJALA-BARBOUR. 2017. New species of arboreal rat of the genus *Rhipidomys* (Cricetidae, Sigmodontinae) from Sangay National Park, Ecuador. *Neotropical Biodiversity* 3:65-79. <https://doi.org/10.1080/23766808.2017.1292755>
- CARLETON, M. D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 146:1-43.
- CARLETON, M. D., & C. G. MUSSER. 1989. Systematic studies of *Oryzomyine* rodents (Muridae, Sigmodontinae): A synopsis of *Microrozomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 191:1-83.
- CHIQUITO, E. A., & A. R. PERCEQUILLO. 2016. On the rare species *Amphinectomys savamis* Malygin 1994 (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): new record and morphological considerations. *Mammalia* 81:531-536. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0101>
- COSTA, B. M. A., L. GEISE, L. G. PEREIRA, & L. P. COSTA. 2011. Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 92:945-962. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-a-249.1>
- DEMPSTER, A. P., N. M. LAIRD, & D. B. RUBIN. 1977. Maximum Likelihood from Incomplete Data via the EM Algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 39(1):1-38.
- ESRI. 2017. ArcGIS Desktop: Release 10 v.5.1 Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

- GARDNER, A. L., & M. ROMO. 1993. A new *Thomasomys* (Mammalia: Rodentia). Proceedings of the Biological Society of Washington 106:762-774.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana Zoology 46:1-524. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2781>
- HIJMAN, R. J., S. E., CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, & A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25:1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. International Code of Zoological Nomenclature [Fourth Edition]. London: International Trust for Zoological Nomenclature, xix + 306 pp.
- KILLEEN, T. J., M. DOUGLAS, T. CONSIGLIO, P. M. JØRGENSEN, & J. MEJIA. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. Journal of Biogeography 34:357-373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01682.x>
- KIMURA, S., G. STECHER, & K. TAMURA. 2015. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0. Molecular Biology and Evolution. 33:1870-1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- LANFEAR, R., P. B. FRANSEN, A. WRIGHT, T. SENFELD, & B. CALCOTT. 2016. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. Molecular Biology and Evolution, msw260. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
- LARKIN, M. A. ET AL. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. Bioinformatics 23:2947-2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- LEE, T. E., A. R. RITCHIE, S. VACA-PUENTE, J. M. BROKAW, M. A. CAMACHO, & S. F. BURNEO. 2015. Small mammals of Guandera Biological Reserve, Carchi Province, Ecuador and comparative Andean small mammal ecology. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 334:1-17.
- LEE, T. E. ET AL. 2018. Mammals of Yacuri National Park, Loja, Province, Ecuador. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 357:1-17.
- LEE, T., C. BOADA-TERÁN, A. SCOTT, S. BURNEO, & J. DELTON. 2011. Small Mammals of Sangay National Park. Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 305:1-16.
- LEO, L. M., & A. L. GARDNER. 1993. A new species of a giant *Thomasomys* (Mammalia, Muridae, Sigmodontinae) from the Andes of north-central Peru. Proceedings of the Biological Society of Washington 106:417-428.
- LUNA, L., & V. PACHECO. 2002. A new species of *Thomasomys* (Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of southeastern Peru. Journal of Mammalogy 83:834-842. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083%3c0834:ansotm%3e2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083%3c0834:ansotm%3e2.0.co;2)
- MEDINA, C. E., D. R. DÍAZ, K. PINO, A. PARI, & H. ZEBALLOS. 2017. New locality records of *Rhagomys longilingua* Luna & Patterson, 2003 (Rodentia: Cricetidae) in Peru. Check List 13:2136. <https://doi.org/10.15560/13.3.2136>
- MINISTERIO DEL AMBIENTE DEL ECUADOR. 2013. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- MYERS, P., J. L. PATTON, & M. F. SMITH. 1990. A review of the *bolivensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan 177:1-104.
- NARVÁEZ-ROMERO, C., C. REYES-PUIG, D. VALLE, & J. BRITO. 2018. New records and estimation of the potential distribution of the stump-tailed porcupine *Coendou rufescens*. Theria 9:137146. <https://doi.org/10.12933/therya-18-581>
- OJALA-BARBOUR, R., M. PINTO, J. BRITO, L. ALBUJA, T. LEE, & B. PATTERSON. 2013. A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids. Journal of Mammalogy 94:967-982. <https://doi.org/10.1644/13-mamm-a-018.1>
- ORTEGA-ANDRADE, H. M., D. A. PRIETO-TORRES, I. GÓMEZ-LORA, & D. J. LIZCANO. 2015. Ecological and geographical analysis of the distribution of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: importance of protected areas in future scenarios of global warming. PLoS One 10:e0121137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121137>
- PACHECO, V. 2015. Genus *Thomasomys* Coues, 1884. Mammals of South America, Vol. 2: Rodents (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elia, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, EEUU.
- PACHECO, V. R. 2003. Phylogenetic analysis of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Doctoral Thesis, University of New York, New York.
- PARDIÑAS, U. F. J., ET AL. 2017. Cricetidae (true hamsters, voles, lemmings and new world rats and mice) - Species accounts of Cricetidae. Handbook of the Mammals of the World. Rodents II v. (D. E. Wilson, T. E. Lacher Jr. & R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Edicions, Barcelona.
- PARDIÑAS, U. F., D. VOGLINO, & C. A. GALLIARI. 2017. Miscellany on *Bibimys* (Rodentia, Sigmodontinae), a unique akodontine cricetid. Mastozoología Neotropical 24:241-250.
- PEARSON, R. G., C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA, & A. T. PETERSON. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of biogeography 34:102-117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, & R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological modelling 190:231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- PINTO, C. M. ET AL. 2018. Rodents of the eastern and western slopes of the Tropical Andes: phylogenetic and taxonomic insights using DNA barcodes. Theria 9:15-27. <https://doi.org/10.12933/therya-18-430>
- R CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- REIG, O. A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enameled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). Journal of Zoology 181:227-241.
- REYES-PUIG, C., C. ALMENDÁRIZ, & O. TORRES-CARVAJAL. 2017. Diversity, threat, and conservation of reptiles from continental Ecuador. Amphibian & Reptile Conservation 11(2) [General Section]:51-58 (e147).
- RONQUIST, F. ET AL. 2011. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology 61:539-542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- SALAZAR-BRAVO, J., & T. L. YATES. 2007. A new species of *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from central Bolivia. The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology, Berkeley 747-774. <https://doi.org/10.1525/california/9780520098596.003.0021>
- SÁNCHEZ-VENDÍZ, P., V. PACHECO, & D. VIVAS-RUIZ. 2018. An Introduction to the systematics of small-bodied *Neacomys* (Rodentia: Cricetidae) from Peru with descriptions of two new species. American Museum Novitates 3913:1-38. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.156671>
- SCHENK, J. J., & S. J. STEPPAN. 2018. The Role of Geography in Adaptive Radiation. The American Naturalist 192:415-431. <https://doi.org/10.1086/699221>
- SIKES, R. S., W. L. GANNON, & THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. Journal of Mammalogy 92:235-253. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-f-355.1>

- SMITH, M. F., & J. L. PATTON. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149–177. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00924.x>
- SORNOZA-MOLINA, F., J. F. FREILE, J. NILSSON, N. KRABBE, & E. BONACCORSO. 2018. A striking, critically endangered, new species of hillstar (Trochilidae: *Oreotrochilus*) from the southwestern Andes of Ecuador. *The Auk* 135:1146–1171. <https://doi.org/10.1642/auk-18-58.1>
- STAMATAKIS, A. 2014. RAXML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30:1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- TIMM, R. M., R. H. PINE, & J. D. HANSON. 2018. A new species of *Tanyuromys* Pine, Timm, and Weksler, 2012 (Cricetidae: Oryzomyini), with comments on relationships within the Oryzomyini. *Journal of Mammalogy* 99:608–623. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy042>
- TOVAR, C., C. A. ARNILLAS, F. CUESTA, & W. BUYTAERT. 2013. Diverging responses of tropical Andean biomes under future climate conditions. *PLoS ONE* 8:e63634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063634>
- TRIBE, C. J. 1996. The neotropical rodent genus *Rhipidomys* (Cricetidae: Sigmodontinae): a taxonomic revision (Doctoral dissertation, University College London (University of London)).
- VORONTSOV, N. N. 1967. Evolution of the alimentary system myomorph rodents (en ruso). Nauka, Siberian Branch, Novosibirsk.
- VOSS, R. 1993. A revision of the Brazilian Muroid rodent genus *Delomys* with remarks on “Thomasomyine” characters. *American Museum Novitates* 3073:1–44.
- VOSS, R. 2003. A New species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from Eastern Ecuador, with remarks on Mammalian Diversity and Biogeography in the Cordillera Oriental. *American Museum Novitates* 3421:1–47. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)421<0001:ansotr>2.0.co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)421<0001:ansotr>2.0.co;2)
- VOSS, R. S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:262–493.

APÉNDICE 1

Localidades de los ejemplares de *Thomasomys* evaluados en este estudio alojados en colecciones científicas: MECN, Instituto Nacional de Biodiversidad (Quito); MEPN, Museo de la Escuela Politécnica Nacional (Quito); MZUA, Museo Universidad del Azuay (Cuenca); QCAZ, Museo Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Quito) y ZFMK, Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn (Alemania). * = localidades usadas para los modelos de distribución potencial.

Thomasomys aureus (n = 23) ECUADOR: Azuay, Molleturo: MECN 74 (-2.81667, -79.2167, 2 700m), Mazan: MEPN 11090 (-2.5950, -78.563611, 2 900m); Bolívar, Cruz de Lizo, río Tatahuazo: MECN 6144 (-1.72, -79, 2 600m); Carchi, La Libertad, Bosque de Polylepsis: MECN 3716, 3729, 3746-47, 4374-75, MEPN 10486, 10645-46, 10774, 10871, 11706 (0.712202, -77.981639, 3 600m); Chimborazo, Chambo, Parque Nacional Sangay, Cubillines: MECN 5259 (-1.760633, -78.477092, 3 900m), Atillo: MECN 5662, 5666 (-2.179672, -78.502919, 3 553m); Pichincha, Lloa, Atacazo: MECN 2711 (-0.307499, -78.681349, 2 743m), río Solaya: MECN 2720-21 (-0.029178, -78.817802, 2 527m), Reserva Geobotánica Pululahua: MECN 5053, 5208 (0.02025, -78.493138, 3 190m).

Thomasomys auricularis (n = 5). ECUADOR: Azuay, Molleturo, Luspa: MECN 71 (-2.812212, -79.267934, 3 700m), Laguna Toreadora: MECN 72, MZUA 197 (-2.766833, -79.223067, 4 000m); El Oro, Salvias, Cerro de Arcos: MECN 4686, 4696 (-3.552907, -79.484395, 3 500m).

Thomasomys baeps (n = 16). ECUADOR: Chimborazo, Parque Nacional Sangay, Cubillines: MECN 5253, 5262, 5271 (-1.760633, -78.477092, 3 900m), Cotopaxi, Salcedo, Mulaló: MECN 1848, 1853, 1856 (-0.91, -78.6317, 2 800m); Pichincha, Pifo, Páramo de la Virgen: MECN 2567-69 (-0.318631, -78.225106, 4 000m), Nono, río Verdecocha: MECN 2802 (-0.1277609, -78.591289, 3 562m), Reserva Geobotánica Pululahua: MECN 4918, 4929, 5047-48, 5067, 5186 (0.05024, -78.492405, 2 850m).

Thomasomys caudivarius (n = 25). ECUADOR: El Oro, Zaruma, Cerro de Arcos*: MEPN 12506, 12491, 12505, 12510, 12504, MECN 4688-93, 4696-97, 4699 (-3.552907, -79.484395, 3 500m); Sabadel*: MECN 4728, 4729 (-3.588758, -79.489921, 3 300m); Chinchilla*: MECN 4702-03, 4705, 4709, 4714-15 (-3.603861, -79.397778, 3 664m); Chivaturco: MECN 4808 (-3.625, -79.501111, 2 430m); Chilla, Chilla Cocha*: MECN 4818-4819 (-3.543693, -79.67176, 3 270m).

Thomasomys cinereus (n = 6). ECUADOR: Loja, Espinola, Parque Nacional Yacuri: MEPN 12549 (-4.719803, -79.439031, 3 274m); Jimbura: QCAZ 16230-31, 16328-30 (-4.71167, -79.4403, 3 226m).

Thomasomys cinnameus (n = 20). ECUADOR: Chimborazo, Atillo: MECN 1501, 1518, 1592, 1594 (-2.188196, -78.518301, 3 500m); Morona Santiago, Parque Nacional Sangay, Tinguichaca: MEPN 12163, 12173-75 (-2.206139, -78.452694, 2 851m); Tungurahua, Laguna Pisayambo: MECN 1756 (-1.048781, -78.369608, 3 500m); Reserva Yatsaputzan: MECN 3043, 3046, 3048 (-1.277392, -78.796084, 4 240m); Parque Nacional Llangates, Valle de los Frailejones: MECN 4946 (-1.162289, -78.251372, 3 444m); Napo, Páramo de la Virgen: MECN 2570-73 (-0.318631, -78.225106, 4 000m), Quijos, Las Caucheras: MEPN 9289 (-0.53, -77.87, 2 050m) El Chaco, El Salado: MEPN 9290 (-0.25, -77.683, 1 800m).

Thomasomys erro (n = 14). ECUADOR: Carchi, Ipuerán: MEPN 9843 (0.683, -78.65, 3 300m); Napo, Quijos, Carretera Oyacachi-Papallacta: MEPN 6605-07, 6886 (-0.42, -78.12, 3 700m), Páramos de la Virgen: MEPN 7190, 7192 (-0.37, -78.18, 3 700m), Laguna Loreto MEPN 6880-81, 6885, Quijos, Las Cucheras (MEPN 6198-99, 6748 (-0.53, -77.87, 2 050m); Tungurahua, Baños, río Ulba: MECN 1798 (-1.256778, -78.367472, 2 950m).

Thomasomys cf. T. bombycinus (n = 1). ECUADOR: Carchi, Reserva Drácula: MECN 4957 (0.849796, -78.234767, 2 350m).

Thomasomys fumeus (n = 6). ECUADOR: Morona Santiago, Parque Nacional Sangay, Tinguichaca: MECN 4333 (-2.206139, -78.452694, 2 851m); Napo, Sumaco: QCAZ 8960 (-0.569833, -77.594, 2 500m), Baeza: MEPN 6753, 11103 (-0.45, -77.9, 2000m), río Bermejo: MEPN 6754, 6816 (-0.52, -77.85, 2 200m).

Thomasomys hudsoni (n = 9). ECUADOR: Azuay, Parque Nacional Cajas, Laguna Toreadora: MECN 61-65 (-2.766833, -79.223067, 4 000m), Molleturo, río Blanco: MEPN 9987-88 (-2.829, -79.344, 4 047m); Chimborazo, Parque Nacional Sangay, Atillo: MECN 5667-68 (-2.1872, -78.512269, 3 442).

Thomasomys paramorum (n = 45). ECUADOR: Chimborazo, El Altar: MEPN 12615, 12627, 12619, 12621-22, 12629-31, 12638-44 (-1.671704, -78.432823, 4 000m); Cubillines (MECN 5250-52, 5260, 5264, 5266-67, 5270, 5272, 5275-79 (-1.760633, -78.477092, 3 900m), Guano, Laderas del Chimborazo: MEPN 6150, 6152, 6270, 6281 (-1.47, -78.73, 3 900m); Pichincha, cerca San Ignacio: ZFMK 1959-0020, 1981-1205, 1981-1199, 1959-0021 (0.203939, -78.514300, 3 000m); Tungurahua, Reserva Yatsaputzan: MECN 3032, 3038-39, 3047 (-1.277392, -78.796084, 4 240m); Pisayambo: MECN 1762 (-1.277392, -78.796084, 4 240m); Cotopaxi, Mulaló: MECN 1843-44, 1855, 1857 (-0.91, -78.6317, 2 800m).

Thomasomys salazari, sp. nov. (n = 25). ECUADOR: Morona Santiago, Guardiana de Atillo, Parque Nacional Sangay*: MECN 1514, 5634, 5636, 5649, 5653-57, 5637-38, QCAZ 11950, 11953, 11956-57, 11961, 11964-67 (-2.184083, -78.497111, 3 471m), Sambalán, Parque Nacional Sangay*: MECN 4334 (-2.206139, -78.452694, 2 851m); Guabisai, Parque Nacional Sangay* MECN 4335 (-2.392806, -78.3048, 2 554m); Tinguichaca, Parque Nacional Sangay* MEPN 12152, 12159, 12151 (-2.205, -78.368, 2 852m).

Thomasomys silvestris (n = 36). ECUADOR: Cotopaxi, Reserva Integral Otonga*: QCAZ 13067, 13070-71, 13074 (-0.4189, -79.0039, 2 100m); Pichincha, Reserva Geobotánica Pululahua*: MECN 4926, 4930, 5040-41, 5052, 5055, 5062, 5194, 5205-07, 5211, 5219 (0.02025, -78.493138, 3 190m); Bosque Protector Mindo Nambillo*: MEPN 9729, 9728, 9725, 9772, 9726, 9747, 10099 (-0.051, -78.64, 2 600m); Reserva Yanacochoa*: MECN 2532, 2796, 2799, 2528 (-0.102145, -78.603141, 2 874m); Chillogallo, Sector Tandacatu*: MECN 2697-2701 (-0.2337682, -78.66661, 2 935m); Calacalí, Cerro Guanto Pungo*: MECN 2546 (0.062858, -78.585924, 2 770); Lloa, Río Saloya*: MECN 2713 (-0.029178, -78.817802, 2 527m); Mejía, Tambillo*: MECN 5238 (-0.407391, -78.56599, 2 787m).

Thomasomys taczanowskii (n = 16). ECUADOR: El Oro, Salvias, Cerro de Arcos: MECN 4694, 4698, 4721 (-3.552907, -79.484395, 3 500m), Laguna Chinchilla: MECN 4701 (-3.603861, -79.397778, 3 664m), Sabadel: MECN 4730 (-3.588758, -79.489921, 3 300m), Chivaturco: MECN 4781, 4791, 4805 (-3.625, -79.501111, 2 430m), Chilla

Cocha: MECN 4815, 4820 (-3.543693, -79.67176, 3 270m), Payana: MECN 4836, 4842 (-3.504444, -79.615278, 3 141m), Yacuviniay: MECN 4893, 4895, 4919 (-3.575, -79.711389, 2 410m); Pichincha, Reserva Pahuma: MECN 2523 (0.029433, -78.63363, 1 796).

Thomasomys sp. (n = 3). ECUADOR: Bolívar, Río Tatahuaso 2.5 km E de Cruz de Liso: MECN 700, 703, 708 (-1.73, -78.93, 2 800m).

Thomasomys ucucha (n = 18). ECUADOR: Napo, Parque Nacional Cayambe Coca: MECN 2681, 2691-95, 4604-05, MEPN 6883, 6917-18, 7204, 10068-69, 10073 (-0.3373, -78.190061, 3 900m); Imbabura, Sigsipamba: MECN 4764 (0.22367, -77.97867); Pichincha, Cayambe, San Marcos: MEPN 12202, 12570 (0.148, -78.073, 3 495m).

Thomasomys vulcani (n = 38). ECUADOR: Pichincha, Reserva Geobotánica Pululahua, Cerro Pondoña: MECN 4919-20, 4022, 4924, 5187, 5189-90 (0.05024, -78.492405, 2 850m), Moraspungo: MECN 4939, 4941 (0.02025, -78.493138, 3 190m), Mejía, Tambillo Alto: MECN 5165-71, 5174-76, 5178, 5180, 5228, 5239, 5243-46 (-0.407391, -78.56599, 2 787m), faldas del Pichincha: MECN 2712 (-0.029178, -78.817802, 2 527m), Hacienda Monjas, Volcán Pichincha: MEPN 6797, 6811-13, 6819-21, 6826, 11101, 11104-05 (-0.23, -78.62, 3 100m).

MATERIAL SUPLEMENTARIO EN LÍNEA

Suplemento 1

Tabla S1. Secuencias del gen Cyt-b utilizadas para la reconstrucción filogenética de la tribu Thomasomyini. * Secuencias generadas para este estudio.

Tabla S2. Distancias genéticas corregidas del gen Cyt-b entre las especies del grupo "cinereus" del género *Thomasomys*. Los valores de la izquierda representan la desviación estándar.

Tabla S3. Contribución de variables no correlacionadas que aportan significativamente a la generación de modelos de nicho ecológico de tres especies de *Thomasomys*.

Tabla S4. Riqueza pormenorizada de la distribución geográfica del género *Thomasomys*. Rango: grande = cobertura que supera los 5 grados de latitud, medio = entre 1 y 3 grados de latitud, micro = con conocimiento de una única o muy pocas localidades, amplia = que incluye los 5 países involucrados en la distribución del género.

Suplemento 2

Figura S1. *Thomasomys salazari*, sp. nov., piel disecada en vistas dorsal, ventral y lateral (MEPN 5649, holotipo), Guardianía de Atillo, Parque Nacional Sangay, Ecuador.

Figura S2. Cráneos en vista dorsal, ventral y lateral de (A) *Thomasomys silvestris* [MECN 2528] y (B) *T. caudivarius* [MEPN 11510]. Escala = 10 mm.

Fig. S3. Variación etaria de la morfología molar en *Thomasomys salazari* sp. nov. Molares superiores (M1, M2, M3), e inferiores (m1, m2, m3). Nótese el desgaste y fusión de estructuras según avanza la edad. Acrónimos: fa = flexo/ido anteromediano en M1/m1; pf = paraflexo en M2; pf = paraflexo/ido en M3/m3.

Fig. S4. Arrugas del paladar blando en (A) *Thomasomys salazari*, sp. nov. [MECN 5681], (B) *Thomasomys caudivarius* [MECN 4714], (C) *Thomasomys silvestris* [MECN 2834]. Acrónimos: d1 = arruga diastémica 1; d2 = arruga diastémica 2; d3 = arruga diastémica 3; p1 = arruga palatal 1; p2 = arruga palatal 2; p3 = arruga palatal 3; p4 = arruga palatal 4; p5 = arruga palatal 5. Escala = 3 mm.

Fig. S5. Porciones dorsales de los estómagos en vista dorsal (izquierda) e interna de: (A) *Thomasomys salazari*, sp. nov. [MECN 5681], (B) *T. caudivarius* [MECN 4714], (C) *T. silvestris* [MECN 5052]. Acrónimos: b = pliegue del borde, ce = epitelio cornificado, d = duodeno, e = esófago, ge = epitelio glandular, i = incisura angularis, p = plica. Barra = 10 mm.

Fig. S6. Hábitat de *Thomasomys salazari*, sp. nov., en (A) Guabisai a 2500 m, (B) Tinguichaca a 2850 m y (C) Atillo a 3500 m la localidad tipo.

Fig. S7. Diagrama de cajas de variables no correlacionadas compartidas que aportan significativamente a la generación de modelos de nicho ecológico de tres especies *Thomasomys*.

Fig. S8. Total de descripciones de especies válidas de *Thomasomys* Coues por décadas (barras grises) y acumuladas hasta la fecha (puntos negros) desde la descripción de *Thomasomys aureus* (Tomes, 1860), la línea punteada representa la regresión lineal simple de especies acumuladas a lo largo del tiempo ($y = 3.268x$, $r^2 = 0.84$, $p < 0.05$), la barra gris claro corresponden al valor estimado de las especies a ser descritas en la próxima década, especies incluidas con base a Pardifias et al. (2017).