Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Universidad del Perú. Decana de América
Facultad de Ciencias Biológicas
Unidad de Posgrado

Delimitación de *Pristimantis rhabdolaemus* Duellman, 1978 (Anura: Terrarana: Strabomantidae) usando un enfoque integrador

TESIS

Para optar al Grado Académico de Magíster en Zoología con mención en Sistemática y Evolución

AUTOR

Valia Esther HERRERA ALVA

ASESOR

Dr. César Augusto AGUILAR PUNTRIANO

Lima, Perú

2024



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

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

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

Referencia bibliográfica

Herrera, V. (2024). *Delimitación de Pristimantis rhabdolaemus Duellman, 1978 (Anura: Terrarana: Strabomantidae) usando un enfoque integrador*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Valia Esther Herrera Alva
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	72163798
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-7858-8279
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	César Augusto Aguilar Puntriano
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	06667817
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-6372-7926
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Diana Fernanda Silva Dávila
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	08214429
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	Oscar Diego Evangelista Vargas
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	46626302
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Irbin Argollo Llanqui Baltazar
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	45497738
Datos de investigación	

Línea de investigación	A.1.1.2 BIODIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE ECOSISTEMAS TERRESTRES A.1.1.3 DIVERSIDAD GENÉTICA
Grupo de investigación	DELBIOMA
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Contrato: B22100451 Perú. Prociencia. Contrato: PE501081904-2022.
Ubicación geográfica de la investigación	País: Perú Departamento: Ayacucho Provincia: La Mar Distritos: Anchihuay, Anco, Santa Rosa, Ayna
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2018 - 2024
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11

Exped. N.º 246-UPG-FCB-2023

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE MAGÍSTER EN ZOOLOGÍA

Siendo las 16:00 horas del día 22 de marzo de 2024, en el auditorio de la Facultad de Ciencias Biológicas, el Jurado de Tesis conformado por:

Dra.	Diana Fernanda Silva Dávila	(Presidente)
Mg.	Irbin Baltazar Llanqui Argollo	(Miembro)
Mg.	Oscar Diego Evangelista Vargas	(Miembro)
Dr.	César Augusto Aguilar Puntriano	(Asesor)

Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar al Grado Académico de Magíster en Zoología con mención en Sistemática y Evolución, que solicitara la señorita Bachiller Doña **VALIA ESTHER HERRERA ALVA.**

Después de darse lectura al **Expediente N.º 246-UPG-FCB-2023,** en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado presenciaron la exposición de la Tesis Titulada:

"Delimitación de *Pristimantis rhabdolaemus* Duellman, 1978 (Anura:Terrarana: Strabomantidae) usando un enfoque integrador", y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por la graduando.

UNIDAD DE POSGRADO

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: ...Excelente..... con la nota de ...VEINTE (20).....

A continuación, la Presidente del Jurado de Tesis recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Zoología con mención en Sistemática y Evolución, a la señorita Bachiller **VALIA ESTHER HERRERA ALVA.**

Siendo las 17:45 se levantó la sesión, recibiendo la graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, el día 22 de marzo del año 2024

.....

Dra. Diana F. Silva Dávila
Profesora Principal a D.E.
PRESIDENTE
diana.silva@unmsm.edu.pe
RENACYT P0010373

.....

Dr. César A. Aguilar Puntriano
Profesor Asociado T.C.
ASESOR
caguilarp@unmsm.edu.pe
RENACYT P0003893

.....

Mg. Irbin B. Llanqui Argollo
Profesor Auxiliar a T. C.
MIEMBRO
illanquia@unmsm.edu.pe
RENACYT P0021009

.....

Mg. Oscar D. Evangelista Vargas
Profesor Auxiliar a T.C.
MIEMBRO
oevangelistav@unmsm.edu.pe

CERTIFICADO DE SIMILITUD

Yo César Augusto Aguilar Puntriano en mi condición de asesor acreditado con la Resolución Decanal N° 000531-2024-D-FCB/UNMSM.de la tesis de investigación, cuyo título es **Delimitación de *Pristimantis rhabdolaemus* Duellman, 1978 (Anura: Terrarana: Strabomantidae) usando un enfoque integrador**, presentado por la bachiller Valia Esther Herrera Alva para optar el grado de Magíster en Zoología con mención en Sistemática y Evolución.

CERTIFICO: que se ha cumplido con lo establecido en la Directiva de Originalidad y de Similitud de Trabajos Académicos, de Investigación y Producción Intelectual. Según la revisión, análisis y evaluación mediante el software de similitud textual, el documento evaluado cuenta con el porcentaje de 5 % de similitud, nivel **PERMITIDO** para continuar con los trámites correspondientes y para su **publicación en el repositorio institucional.**

Se emite el presente certificado en cumplimiento de lo establecido en las normas vigentes, como uno de los requisitos para la obtención del grado/ título/ especialidad correspondiente.

Firma del Asesor_____
DNI: 06667817
Nombres y apellidos del asesor: César Augusto Aguilar Puntriano



Índice general

Índice general ..... *II*

Índice de tablas ..... *III*

Índice de figuras ..... *IV*

AGRADECIMIENTOS ..... *VII*

DEDICATORIA ..... *IX*

Resumen ..... *X*

Abstract ..... *XII*

1. Introducción *1*

2. Antecedentes taxonómicos *2*

3. Hipótesis *10*

4. Objetivos *10*

4.1. **Objetivo general** **10**

4.2. **Objetivos específicos** **10**

5. Materiales y métodos *11*

5.1. **Muestreo del taxón** **11**

5.1.1. Revisión en colecciones científicas 11

5.1.2. Colecta de campo 12

5.2. **Caracteres morfológicos** **12**

Análisis morfométrico 12

5.2.1. 12

5.2.2. Análisis morfológico 13

5.3. **Análisis estadístico de los datos cuantitativos** **15**

5.3.1. Análisis exploratorio de los datos 15

5.3.2. Análisis de Componentes Principales 17

5.3.3. Análisis de Función Discriminante 17

5.3.4. Análisis Gaussiano Mixto 17

5.4. **Análisis filogenético de los caracteres moleculares** **18**

5.4.1. Compilación de bases de datos 18

5.4.2. Análisis molecular filogenético 19

6. Resultados *21*

6.1. **Revisión de holotipos y paratipos** **21**

6.2. **Morfología** **22**

6.2.1. Pristimantis pharangobates 23

6.2.2. Pristimantis rhabdolaemus 25

6.2.3. Pristimantis scitulus 27

6.3. **Distribución geográfica de *Pristimantis rhabdolaemus*** **33**

Preferencias ecológicas de *Pristimantis rhabdolaemus* **34**

6.4. ..... **34**

6.5. **Morfometría** **35**
6.5.1. Análisis exploratorio de los datos morfométricos 36
6.5.2. Análisis de Componentes Principales 40
6.5.3. Análisis Gaussiano Mixto 46
6.5.4. Análisis de Función Discriminante 48
6.6. **Análisis filogenético** **52**
6.6.1. Análisis de Máxima Verosimilitud 53
6.6.2. Análisis de Inferencia Bayesiana 55
6.6.3. Distancias genéticas 57
6.6.4. Delimitación de especies 57
7. Discusión ***58***
7.1. **Evidencia morfológica** **58**
7.2. **Distribución geográfica** **60**
7.3. **Evidencia morfométrica** **61**
7.4. **Evidencia molecular** **62**
7.5. **Amenazas** **63**
7.6. **Estado de conservación** **64**
8. Conclusiones ***67***
9. Recomendaciones ***68***
10. Referencias bibliográficas ***69***
11. Anexos ***81***
Apéndice I. Especímenes revisados y sus datos de colecta. **81**
Apéndice II. Medidas morfométricas de los individuos revisados. **83**
Apéndice III. Secuencias usadas de GenBank del grupo *P. danae.* **88**
Apéndice IV. Distancias genéticas no corregidas del gen ARNr 16S. ..... ¡Error! Marcador no definido.

Índice de tablas

Tabla 1. Cambios taxonómicos en las especies del grupo *Pristimantis danae*. 5

Tabla 2. Antecedentes de investigaciones relacionadas al grupo *Pristimatis danae*. 5

Tabla 3. Primers empleados para el PCR y el secuenciamiento de DNA en este estudio. F=Forward, R=Reverse. 19

Tabla 4. Muestras de las series tipo de las especies de interés, con los códigos de museo e institución depositaria. (*) Muestras con errores de identificación. En azul se resaltan los holotipos. KU: Museo de la Universidad de Kansas, LSUMZ: Museo de Zoología de la Universidad Estatal de Louisiana. 22

Tabla 5. Resumen de caracteres morfológicos diagnósticos para distinción de especies del grupo *Pristimantis danae*, con énfasis en *P. rhabdolaemus*. 30

Tabla 6. Cantidad de ejemplares con mediciones morfométricas en colecciones científicas. AC: Muestras de Alessandro Catenazzi. 35

Tabla 7. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para ambos sexos de los 142 ejemplares analizados. 37

Tabla 8. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para hembras adultas. 37

Tabla 9. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para machos adultos. 38

Tabla 10. Cargas factoriales, desviación estándar y porcentaje de varianza de las seis componentes principales para los datos morfométricos de las hembras. 42

Tabla 11. Cargas factoriales, desviación estándar y porcentaje de varianza de las seis componentes principales para los datos morfométricos de los machos. 44

Tabla 12. Agrupamiento según el análisis Gaussiano mixto para las hembras de las especies analizadas en el grupo *Pristimantis danae*. 46

Tabla 13. Agrupamiento según el análisis Gaussiano mixto para los machos analizadas en el grupo *Pristimantis danae*. 47

Tabla 14. Funciones discriminantes de los datos morfométricos de las hembras de las especies de *Pristimantis del grupo danae*. 49

Tabla 15. Matriz de clasificación del análisis discriminante de las hembras en las especies de *Pristimantis del grupo danae*. 49

Tabla 16. Funciones discriminantes de los datos morfométricos de los machos de las especies de *Pristimantis del grupo danae*. 51

Tabla 17. Matriz de clasificación del análisis discriminante de los machos en las especies de *Pristimantis del grupo danae*. 51

Tabla 18. Distancias genéticas entre *Pristimantis rhabdolaemus* y las especies más relacionadas. 57

Tabla 19. Distancias arbóreas interespecíficas (ITD) y probabilidades de Rosenberg P (AB) basado en genes concatenados entre la especie *P. rhabdolaemus* y las especies filogenéticamente relacionadas. 57

Índice de figuras

Figura 1. Holotipo de *Pristimantis pharangobates* (KU 173236). Macho. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 22.3 mm. 24

Figura 2. Holotipo de *Pristimantis pharangobates* (KU 173236). Macho. A: mano, B: pie. Escala: 5 mm. 24

Figura 3. Holotipo de *Pristimantis rhabdolaemus* (LSUMZ 26150). Hembra. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 29.2 mm. 26

Figura 4. Holotipo de *Pristimantis rhabdolaemus* (LSUMZ 26150). Hembra. A: mano, B: pie. 27

Figura 5. Holotipo de *Pristimantis scitulus* (LSUMZ 26097). Hembra. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 24.6 mm. Escala 1 cm. 29

Figura 6. Holotipo de *Pristimantis scitulus* (LSUMZ 26097). Hembra. A: mano, B: pie. Escala 5 mm. 30

Figura 7. Comparación de holotipos en vista dorsal de las especies *Pristimantis scitulus*, *P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*, respectivamente. 32

Figura 8. Comparación de holotipos en vista ventral de las especies *Pristimantis scitulus*, *P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*, respectivamente. 32

Figura 9. Mapa de distribución de las especies del grupo *Pristimantis danae* de interés. Raster de altitud de 500 a 4000 m s.n.m. de blanco a negro. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia. 34

Figura 10. Porcentaje de hembras y machos adultos analizados en el análisis de la evidencia morfométrica. 36

Figura 11. Gráfico exploratorio de los tamaños corporales (SVL: Longitud hocico–cloaca) de las especies de *Pristimantis* de esta investigación, separados por sexo. Cada punto corresponde a un ejemplar. 36

Figura 12. Correlación de Spearman entre las seis variables morfométricas para hembras ordenadas de mayor a menor correlación. Gradiente de colores de azul a rojo, donde azul (1) corresponde a una correlación positiva máxima, mientras que rojo (-1) corresponde a una correlación negativa máxima. 39

Figura 13. Correlación de Spearman entre las seis variables morfométricas para machos ordenadas de mayor a menor correlación. Gradiente de colores de azul a rojo, donde azul (1) corresponde a una correlación positiva máxima, mientras que rojo (-1) corresponde a una correlación máxima negativa. 40

Figura 14. Biplot de contribución de las 16 variables a los componentes principales en el set de datos sin distinción de sexo. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las variables hacia las componentes. Cada punto negro equivale a un especimen. 41

Figura 15. Biplot de contribución de las seis variables a los componentes principales en hembras. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las variables hacia las componentes. Cada punto negro equivale a un espécimen. 42

Figura 16. Análisis de componentes principales para las hembras. Relación de las dos primeras componentes con las especies analizadas. 43

Figura 17. Biplot de contribución de las seis variables a los componentes principales en machos. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las

variables hacia las componentes..... 44

Figura 18. Análisis de componentes principales para los machos. Relación de las dos primeras componentes con las especies analizadas. 46

Figura 19. Gráfico de clasificación del análisis Gaussiano mixto de los especímenes hembras, con los cuatro grupos. Grupo I: Círculos azules, grupo II: Cuadrados rojos, grupo III: Triángulos verdes, grupo IV: Cruces moradas. 47

Figura 20. Gráfico de clasificación del análisis Gaussiano mixto de los especímenes machos, con los cuatro grupos. Grupo I: Círculos azules, grupo II: Cuadrados rojos, grupo III: Triángulos verdes, grupo IV: Cruces moradas. 48

Figura 21. Gráfico del análisis de la función discriminante en hembras. Las flechas más largas indican mayor contribución a las discriminantes. 50

Figura 22. Gráfico del análisis de la función discriminante en machos. Las flechas más largas indican mayor contribución a las discriminantes. 52

Figura 23. Árbol filogenético con Máxima Verosimilitud. 1000 remuestreos de Bootstrap. Los valores de soporte del Bootstrap se muestran en los nodos. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia, *Pristimantis pharangobates* en verde, *Pristimantis* sp.1 en azul, *Pristimantis* sp.2 en naranja y *Pristimantis similaris* en rojo 54

Figura 24. Árbol filogenético con Inferencia Bayesiana. 1,1 x 10^6 generaciones. Los valores de soporte de probabilidad posterior se muestran en los nodos. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia, *Pristimantis pharangobates* en verde, *Pristimantis* sp.1 en azul, *Pristimantis* sp.2 en naranja y *Pristimantis similaris* en rojo. 56

.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación es una prueba más de que nadie está solo, ni se hizo solo. Hacer este trabajo fue únicamente posible gracias al apoyo y motivación de muchas personas e instituciones que han sabido estar presentes para mi desde distintas aristas.

Mi más profundo agradecimiento y cariño va primero hacia mis asesores, Dr. César Aguilar y Dr. Alessandro Catenazzi, quienes han sido guía permanente y han sabido encaminarme en esta senda de la ciencia, a través de sus distintos consejos y ayuda brindada para lograr mis objetivos.

Al Dr. José Pérez Zúñiga por su soporte para poder lograr el financiamiento que hizo posible la culminación de esta investigación. Al Dr. Rudolf von May, Dra. Karen Siu Ting y Dr. Edgar Lehr por sus acertadas revisiones en mi publicación científica que hizo posible que siga avanzando para culminar este proceso. A Pablo Venegas y Juan Carlos Chavez Arribasplata, por su soporte para acceder a la colección científica de CORBIDI, a la Dra. Ana Motta y Dr. Rafe Brown de la Universidad de Kansas por todo el apoyo brindado para poder revisar su vasta y bien respetada colección científica. Al Dr. Christopher Austin del Museo de Zoología de la Universidad Estatal de Louisiana por el préstamo de uno de los holotipos más importantes de mi investigación. Al Mg. Juan Carlos Chaparro, Luis Mamani y a María Isabel Diaz, por su ayuda brindada para poder revisar ejemplares en la colección científica de Cusco. A mis profesores del curso de la OET en Costa Rica, Dra. Natalie Sánchez, Dr. Alejandro Farji, Dr. Víctor Arroyo por todo el conocimiento técnico y científico aprendido en las aulas con ustedes, a toda la institución por haberme becado, y a todos los amigos que hice en esa maravillosa experiencia. A mi apreciado jurado de tesis, la Dra. Diana Silva, Mg. Irbin Llanqui y Mg. Diego Evangelista por sus valiosos comentarios y correcciones que fueron necesarios para finalmente lograr concluir con éxito este manuscrito de tesis.

Mi cariño y agradecimiento para mis asistentes de campo, quienes son también grandes amigos, Vladimir Díaz, Ernesto Castillo, Juan Gamboa, Kimberly Ñaccha, Luis Fajardo y Maura Fernández. A los amigos de la vida que llevo

siempre presente, Abigail Dextre, Walter Velásquez, Joubert Esplana, Stefany Quiñones y Estefanía Torrejón, por su apoyo en distintos momentos durante todo este proceso. A Sebastián Riva, por su incondicional apoyo, por su empuje constante para no rendirme jamás y poder cumplir mis metas, y por ese amor tan bonito que nos tenemos. Agradezco al Dr. José Gálvez Dañino y la Dra. Gledy Jiménez por ser aquellos quienes me han dado fortaleza y equilibrio a través de sus atenciones médicas para poder continuar, estoy muy consciente de que sin salud no podemos lograr nada. A mis padres, hermanos y sobrinos por ser la luz que ilumina mi camino siempre. Gracias por permanecer a mi lado.

Finalmente, brindo mi sincero agradecimiento a las instituciones que me financiaron y me permitieron lograr cumplir mis objetivos en esta investigación. Al SERFOR, a través de César Ramírez y Lizbeth Cayo, por brindarme el permiso de colecta para mis salidas de campo. Al Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, por haberme otorgado la beca Ernst Mayr para poder acceder a visitar colecciones científicas en Estados Unidos, donde pude revisar los ejemplares tipo de las especies de interés en esta investigación. Al Vicerrectorado de Investigación y Posgrado de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por el financiamiento B22100451 para llevar a cabo algunas salidas de campo y al PROCIENCIA-CONCYTEC por el financiamiento bajo el contrato PE501081904-2022 que me facilitó poder concluir con éxito este trabajo.

¡Gracias por tanto a todos!.

DEDICATORIA

Hacer este trabajo de investigación en las condiciones que me puso la vida ha sido una de las cosas más desafiantes que he vivido hasta ahora; sin embargo, nunca estuve sola. Por eso lo dedico con mucho cariño a mis padres, César y Angélica, por su apoyo y empuje constante. A mis hermanos, Vladimir, Arantxa y Yazid, por su compañía y por tantos momentos juntos que atesoro. A mi sobrino, Héctor, por su cariño tiernito. A Sebastián, por ser mi mayor fuente de amor, motivación y fortaleza. A Abigail, por no dejarme caer y ser la hermana que me regaló la vida. A Bruma y Nube, por brindarme ese amor puro, inocente e incondicional que solo una mascota puede dar. Y a todos esos sueños que me prometí hacer realidad. ¡Ahí voy!.

Resumen

La rana terrestre *Pristimantis rhabdolaemus* (Duellman, 1978) es una especie de vertebrado de la familia de anfibios más diversa en el mundo, Strabomantidae. Asimismo, el género *Pristimantis* ha presentado numerosos cambios taxonómicos en los últimos 20 años, tras la masificación del uso de herramientas moleculares y análisis integrativos con distintas líneas de evidencia. Además, esta especie ha presentado diversos cambios en su historia taxonómica desde su descripción hasta la fecha y se han dado diferentes investigaciones alrededor del grupo de especies al que corresponde: grupo *P. danae* (Padial *et al*. 2014). Sin embargo, no han confluido esfuerzos por examinar y analizar distintas líneas de evidencia para evaluar los límites de *P. rhabdolaemus*. Por tal motivo, se evaluó y delimitó con un enfoque integrador los caracteres taxonómicos presentes en esta especie y las especies con las cuales se las ha relacionado y confundido históricamente.

Para tal fin, se realizaron mediciones morfométricas y se revisaron caracteres morfológicos de 135 ejemplares adultos de distintas instituciones depositarias de Perú y Estados Unidos, donde se encuentran depositadas las series tipo de las especies de interés. Esta información fue analizada con herramientas estadísticas. Asimismo, se realizaron análisis moleculares usando cuatro genes concatenados: dos mitocondriales (16S ARNr, COI) y dos nucleares (RAG1 y TYR).

Se obtuvo como resultado que la especie *Pristimantis rhabdolaemus* corresponde a un taxón válido con sustento morfológico, morfométrico y molecular, con una distribución geográfica restringida a los bosques montanos del departamento de Ayacucho y con presencia no confirmada en Cusco, ya que en este último se sospecha que se podría tratar de otro linaje evolutivamente independiente; sin embargo, se necesitan más evidencias. Por otro lado, de acuerdo con el análisis filogenético del grupo *Pristimantis danae* (Duellman, 1978), las especies hermanas de *P. rhabdolaemus* son *Pristimantis pharangobates* y dos especies candidatas de *Pristimantis* conocidas solo del departamento de Cusco. Sin embargo, la especie de interés presenta límites morfológicos, morfométricos y moleculares claros que la distingue de *P. pharangobates*, especie con la que se la ha confundido históricamente. Además, se añade información molecular

y nuevos ejemplares de *Pristimantis scitulus* (Duellman, 1978), de quien también se separa claramente.

Adicionalmente, con la información disponible se delimitó y describió con un enfoque integrador a una especie filogenéticamente relacionada con *P. rhabdolaemus*: *Pristimantis similaris* Herrera-Alva *et al*. (2023), la cual es parapátrica y se distribuye adyacente en la misma gradiente altitudinal donde habita *P. rhabdolaemus*, en bosques montanos de menores elevaciones geográficas (1200 a 2000 m s.n.m.).

Finalmente se recomienda que las especies *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates* sean evaluadas nuevamente por la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN, a fin de tomar en consideración la nueva información sobre amenazas, distribución geográfica y altitudinal provista por este trabajo de investigación. También se recomienda, cuando sea posible, la inclusión de evidencia acústica a estudios similares con grupos crípticos dentro del género *Pristimantis* y de otros grupos de anfibios.

Palabras clave: Límites de especies, especies crípticas, bosque montano, evidencia morfológica, evidencia morfométrica, evidencia molecular.

Abstract

The terrestrial frog *Pristimantis rhabdolaemus* (Duellman, 1978) is a vertebrate species belonging to the world's most diverse family of amphibians (Strabomantidae). Likewise, the genus *Pristimantis* has undergone numerous taxonomic changes in thelast 20 years, following the widespread use of molecular tools and integrative analyses with different lines of evidence. In addition, this species has undergone several changes in its taxonomic history since its description to date and there has been different research around the group of species to which it belongs: *P. danae* Group (Padial *et al*. 2014). However, there have been no converging efforts to examinate and analyze the different lines of evidence to evaluate the limits of *P. rhabdolaemus*. For this reason, the taxonomic characters present in this species and the species with which it has been historically related and confused were evaluated and delimited with an integrative approach.

For this purpose, morphometric measurements, and the review of morphological characters of 135 adult specimens from different depository institutions in Peru and the United States (where the type series of the species of interest were located) were taken. This information was analyzed with statistical tools. In addition, genetic analyses were performed using four concatenated genes: two mitochondrial (16S rRNA, COI) and two nuclear (RAG1 and TYR).

As a result, the species *Pristimantis rhabdolaemus* corresponds to a valid taxon with morphological, morphometric, and molecular support, with a geographic distribution restricted to the montane forests of the department of Ayacucho and with unconfirmed presence in Cusco, since in the latter it is suspected that it could be another evolutionarily independent lineage. However, more evidence is needed. On the other hand, according to the phylogenetic analysis of the *Pristimantis danae* group (Duellman, 1978), the sister species of *P. rhabdolaemus* correspond to *Pristimantis pharangobates*, and to two candidate species of *Pristimantis* known only from the department of Cusco. Nevertheless, the species of interest presents clear morphological,morphometric, and molecular boundaries that distinguish it from *P. pharangobates,* a species with which it has been

historically confused. Besides, molecular information, and new specimens of *Pristimantis scitulus*, from which it is also clearly separated, are added.

Additionally, with the available information was delimited and described with integrative tools a species phylogenetically related to *P. rhabdolaemus*: *Pristimantis similaris* Herrera-Alva *et al*. (2023), which is parapatric and distributed adjacent to the same altitudinal gradient where *P. rhabdolaemus* inhabits, in montane forests of lower geographic elevations (1200 to 2000 m a.s.l.).

Finally, it is recommended that the species *P. rhabdolaemus* and *P. pharangobates* to be re-evaluated by the Red List of Threatened Species, in order to take into consideration, the new information on threats, geographic and altitudinal distribution provided by this research. In addition, the inclusion of acoustic evidence as far as possible to similar studies with cryptic groups within the genus *Pristimantis* and other amphibian groups.

Key words: Species boundaries, cryptic species, montane forest, morphological evidence, morphometric evidence, molecular evidence.

1. Introducción

Pristimantis (Terrarana: Strabomantidae) es el género de anfibios con la más alta riqueza de especies en el Mundo (Hedges *et al.* 2008; Padial & De La Riva 2009; Padial *et al.* 2014; Waddell *et al*. 2018). Es endémico del continente americano, está representado con más de 600 especies a la actualidad y se distribuye desde el este de Honduras hasta el noreste de Argentina (Frost 2023). Además, cada año se describen más especies para este género, lo que resalta los vacíos de información taxonómicos y geográficos de *Pristimantis*. En su mayoría, estas nuevas especies se han descubierto debido a exploraciones en lugares remotos y/o poco visitados, o por revisiones en museos. Esto denota que las descripciones de estas nuevas especies están principalmente representadas por linajes divergentes con caracteres morfológicos cualitativos muy evidentes (Padial & De La Riva 2009).

Por otro lado, dentro del género *Pristimantis* se han registrado muchos casos de complejos de especies crípticas con similitudes morfológicas (Elmer &Cannatella 2008; Siquiera *et al*. 2009; Padial & De la Riva 2009; Kieswetter & Schneider 2013; Hutter & Guayasamin 2015; Ortega-Andrade *et al*. 2015). Esto implica másde una especie bajo el mismo nombre taxonómico, las cuales han sido discernidas y descritas gracias a herramientas taxonómicas integradoras. Dichas herramientas toman en cuenta sus características moleculares, bioacústicas, el comportamiento reproductivo, entre otros; lo que finalmente les ha conferido el estado de especies con trayectorias evolutivas distintas (Simpson 1961; Wiley 1978; De Queiroz 2005; Hutter & Guayasamin 2015, Rodríguez *et al*. 2019).

Por lo tanto, con el uso de estas herramientas se ha conseguido apoyar a la taxonomía morfológica clásica y hacer más integral el análisis de las fuentes de evidencia de las especies. Con ello ha sido posible esclarecer los límites entre estos complejos taxonómicos, mejorar las resoluciones en las relaciones filogenéticas que existen entre estas especies dentro de sus clados y brindar una explicación sólida de sus historias evolutivas (Dayrat 2005; Philippe *et al*. 2017). Sin embargo, los cambios taxonómicos no siempre son bien recibidos por algunos usuarios de los nombres de las especies (Isaac *et al.* 2004; Meiri & Mace 2007; Valdecasas *et al.* 2008; Wheeler 2005). A pesar de lo anterior, se resalta la importancia de la

taxonomía integradora debido a que ha venido revolucionando la identificación y delimitación de las especies, y su uso ha ayudadoa comprender el mecanismo de formación de estas (Aguilar *et al.* 2013; Christian *et al.* 1988; Minoli *et al.* 2014; Rojas *et al.* 2016).

Dada la presencia de estas herramientas integradoras para delimitar especies, es necesario su uso para esclarecer los límites de *Pristimantis rhabdolaemus*. Esta especie ha presentado problemas de identificación por muchos años debido a una sinonimización por Lynch & McDiarmid (1987) con *Pristimantis pharangobates*, los cuales permanecieron así por 20 años hasta que fueron separados nuevamente por Lehr (2007). Pese a estos antecedentes, *P. rhabdolaemus* no ha sido revisada con fuentes de evidencia integradoras y diversos autores han generado filogenias para análisis más amplios dentro del grupo *P. danae*, de grupos hermanos o del género completo (ej. Heinicke *et al*. 2007; Padial *et al*. 2014; Lehr *et al*. 2017; Acevedo *et al*. 2020). En estos análisis filogenéticos se las observa como dos especies bien separadas. No obstante, en estas filogenias usaron una secuencia (GenBank EF 493706) de "*P. rhabdolaemus*" de la localidad tipo de *P. pharangobates* (debido a la sinonimia desde 1987 hasta el 2007) y especímenes de *P. pharangobates* de Bolivia. El uso de estas secuencias ha generado confusión dentro del complejo de especies y en sus límites específicos. Esto demuestra la necesidad de reevaluar los resultados obtenidos por estos autores a través de un análisis más minucioso, que incluya la recolección de nuevas muestras y la realización de estudios adicionales para hacerlo integrativo.

Por consecuencia, con esta investigación se tienen los siguientes objetivos: (1) evaluar los límites de especies de *P. rhabdolaemus*, para conocer si existen más especies asociadas a este nombre, (2) esclarecer el conocimiento sobre su área de distribución geográfica, preferencias ecológicas y relaciones filogenéticas dentro de su clado (grupo *P. danae*), y (3) solucionar los problemas taxonómicos históricos de *P. rhabdolaemus* usando taxonomía integradora.

2. Antecedentes taxonómicos

Pristimantis rhabdolaemus fue descrita por Duellman (1978a), dos meses después, él mismo describía a *P. pharangobates* (Duellman 1978b), y casi diez

años después fue sinonimizada con *P. rhabdolaemus* por Lynch & McDiarmid (1987), quien mantuvo a esta última como la única especie existente a través de un análisis morfológico de los ejemplares tipo de ambas especies. Lynch & McDiarmid (1987) mostraron que existía inconsistencia en los caracteres morfológicos y pusieron en evidencia la observación deficiente de los mismos realizado por Duellman (1978) en la descripción de *P. pharangobates* como un taxón distinto.

Posteriormente, Lehr (2007, p.157-159) revalida la especie *P. pharangobates* y detalla cinco características morfológicas que diagnosticarían a ambas especies: 1) forma de la nariz (acuminado [*P. pharangobates*] vs ligeramente redondeado [*P. rhabdolaemus*]), 2) tubérculos supernumerarios plantares (pocos y distintivos [*P. pharangobates*] vs muchos y difusos [*P. rhabdolaemus*]), 3) tubérculos subarticulares en el pie (redondeado en vista lateral [*P. pharangobates*] vs cónico en vista lateral [*P. rhabdolaemus*]), 4) tubérculos subescapulares (pequeños [*P. pharangobates*] vs grandes [*P. rhabdolaemus*]) y 5) patrón de coloración dorsal (chevrones angostos [*P. pharangobates*] vs chevrones anchos [*P. rhabdolaemus*]).

Así separadas, la distribución de *P. pharangobates* incluye Cusco (donde se ubica su localidad tipo = Buenos Aires), Puno y el noroeste de Bolivia (hasta Cochabamba), con un rango de distribución altitudinal desde los 1180 a 2750 m s.n.m., en ambientes de bosques nublados (Duellman 1978b; Duellman & Lehr 2009; Frost 2023). En el caso de *P. rhabdolaemus* su distribución incluye Ayacucho (donde se ubica su localidad tipo = Huanhuachayocc), Cusco y Apurímac, con un rango de distribución altitudinal desde los 1000 a 2650 m s.n.m., también en ambientes de bosques nublados (Duellman 1978a; Duellman & Lehr 2009; Frost 2023).

Adicionalmente a estas dos especies, Duellman (1978a) describe a *Pristimantis scitulus* únicamente con dos ejemplares hembras, y también procedente del Departamento de Ayacucho (Yuraccyacu, en la carretera del Tambo al Valle del Apurímac, 2620 m s.n.m.), muy cercana de la localidad tipo de *P. rhabdolaemus*. Duellman (1978a) en sus comparaciones con *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates*, encuentra cinco diferencias de *P. scitulus* con estas dos

especies: 1) pliegues laterales en los dedos de las manos (ausente [*P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*] vs presente [*P. scitulus*]), 2) tubérculo cónico en el talón (ausente [*P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*] vs presente [*P. scitulus*]), 3) un tubérculo sobre el párpado (ausente [*P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*] vs presente [*P. scitulus*]), 4) dientes vomerinos (presente [*P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*] vs ausente [*P. scitulus*]) y 5) marca elongada en la ingle extendido hasta la cara anterior del muslo (ausente [*P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*] vs presente [*P. scitulus*]). Sin embargo, no hay colectas actuales de *P. scitulus* con material genético de su localidad tipo y otras poblaciones, no existen secuencias depositadas en GenBank y presenta una ligera similitud morfológica con *P. pharangobates*.

A la actualidad, son 17 las publicaciones que han abordado la especie *P. rhabdolaemus* para ofrecer resoluciones filogenéticas del grupo *P. danae* o de otros grupos dentro del género y han desarrollado diversas hipótesis de la relación de esta especie con las especies dentro de su grupo. Duellman & Hedges (2005) fueron los primeros en incluir a la especie, denominada en su publicación como "*Pristimantis* cf. *rhabdolaemus*" (Perú: Pasco: Oxapampa, MTD 45073, reidentificado como *P. ornatus* por Duellman & Lehr 2009 y Padial *et al*. 2014), donde se le muestra relacionado con *P. aniptopalmatus* (KU 291666, Perú: Pasco: Oxapampa) y estos dos a su vez relacionados con *P. sagittulus* (KU 291635; Perú: Pasco: Oxapampa) y ponen en evidencia su relación dentro de su grupo.

Heinicke (2007) incluye a las especies *Pristimantis toftae* (KU215493, Perú: Madre de Dios: Cusco Amazónico)*, "P. rhabdolaemus"* (KU173492, Perú: Cusco: Buenos Aires) y *Pristimantis pluvicanorus* (AMNH-A165195, Bolivia: Santa Cruz: Caballero,reidentificada por Padial *et al.* 2014 como *P. pharangobates*) y pone en evidencia que la especie "*P. rhabdolaemus*" sería especie hermana de *P. toftae* y éstas a su vez estarían relacionadas con "*P. pluvicanorus*" los que también mostraban relaciones de cercanía con *P. sagittulus* (KU 291635; Perú: Pasco: Oxapampa). En adelante se denominarán a las especies, de acuerdo con los cambios taxonómicos registrados de la forma en la Tabla 1.

Tabla 1. Cambios taxonómicos en las especies del grupo *Pristimantis danae*.

Nombre en GenBank	Cambio de nombre	Autor que realiza el cambio	Voucher	Localidad de colecta
Pristimantis cf. rhabdolaemus	*Pristimantis ornatus*	Duellman & Lehr 2009; Padial *et al*. 2014	MTD 45703	Perú: Pasco: Oxapampa: Chinche: Cerca de Aquimarca
Pristimantis pluvicanorus	*Pristimantis pharangobates*	Padial *et al*. 2014	AMNH-A 165195	Bolivia: Santa Cruz: Caballero
Pristimantis rhabdolaemus	*Pristimantis pharangobates*	Duellman & Lehr 2009	KU 173492	Perú: Cusco: Buenos Aires
Pristimantis peruvianus	*Pristimantis reichlei*	Padial *et al*. 2014	MUSM 9267	Perú: Madre de Dios: PN Manu: Cocha Cashu

A partir del 2008, se han venido realizado más investigaciones dentro del grupo *P. danae*, los cuales se resumen en la Tabla 2.

Tabla 2. Antecedentes de investigaciones relacionadas al grupo *Pristimatis danae*.

Autor y año	Localidad	Tipo de análisis	Revisión taxonómica	Observación
Duellman (1978a)	Ayacucho, Huanhuachayocc	Descripción de *P. rhabdolaemus* con caracteres morfológicos	Comparación morfológica con *P. pharangobates* (denominado como "sp" en la publicación)	Detalla una amplia distribución altitudinal de la especie (300 - 2690 msnm), y una amplia distribución geográfica.
Duellman (1978a)	Ayacucho, Yaraccyacu	Descripción de *P. scitulus* con caracteres morfológicos	Comparación morfológica con *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates* (denominado como "sp" en la publicación)	Restringido a la localidad de Ayacucho, presenta 5 caracteres morfológicos para distinguir las especies *P. rhabdolaemus y P. pharangobates* de *P. scitulus*
Duellman (1978b)	Cusco, Buenos Aires	Descripción de *P. pharangobates* con caracteres morfológicos	Comparación morfológica con *P. scitulus*	No compara con *P. rhabdolaemus* pese a gran similitud morfológica y cercanía geográfica
Lynch & McDiarmid (1987)	Cusco y Ayacucho	Morfológico	Sinonimización de *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates*	Especie vigente desde esa fecha: *P. rhabdolaemus*

Autor y año	Localidad	Tipo de análisis	Revisión taxonómica	Observación
Duellman & Hedges (2005)	Pasco, Oxapampa	Análisis filogenético de las especies encontradas en Oxapampa, Perú	Incluye a *Pristimantis* cf. *rhabdolaemus* (actualmente *P. ornatus*)	La recupera como especie hermana de *P. aniptopalmatus* y anidada con *P. stictogaster* y *P. albertus*
Heinicke *et al*. (2007)	Cusco, Buenos Aires	Análisis filogenético de las especies Terraranas de América	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus* (debido a la sinonimización)	La recupera como especie hermana de *P. toftae* (Cusco Amazónico, Madre de Dios) y dentro del clado formado por *P. pluvicanorus* (Santa Cruz, Bolivia) y *P. sagittulus* (Pasco)
Lehr (2007)	Cusco y Ayacucho	Morfológico	Revalidación de *P. pharangobates* como especie	Presenta cinco caracteres morfológicos para distinguir la especie de *P. rhabdolaemus* de *P. pharangobates*, revalida ambas especies nuevamente.
Lehr *et al.* (2007)	Cusco, Perú	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye nuevas especies descritas para el grupo *P. danae* y *P. pharangobates* (KU 173492) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	Encuentran que *P. pharangobates* (KU 173492) corresponde a una especie hermana de *P. toftae* de Madre de Dios.
Hedges *et al.* (2008)	Cusco	Análisis filogenético de las especies Terraranas de América	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	La recupera como especie hermana de *P. toftae* (Cusco Amazónico, Madre de Dios) y dentro del clado formado por *P. pluvicanorus* (Santa Cruz, Bolivia) y *P. sagittulus* (Pasco). Ubica a la especie dentro del grupo *P. peruvianus.*
Padial & De la Riva (2009)	Santa Cruz, Bolivia	Descripción de *P. reichlei* y análisis filogenético del grupo que lo	Incluye solo a *"P. rhabdolaemus"* (Santa Cruz: Bolivia)	*"P. rhabdolaemus"* de Bolivia estarían relacionados con el clado que conforma a *P. danae*, *P. toftae* y *P. reichlei*

Autor y año	Localidad	Tipo de análisis	Revisión taxonómica	Observación
		conforma		
Pinto *et al.* (2012)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. peruvianus*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus* y a *P. ornatus* bajo el nombre de *P.* cf. *rhabdolaemus* (Pasco)	La recupera como especie hermana de *P. toftae* (Cusco Amazónico, Madre de Dios) y dentro del clado formado por *P. pluvicanorus* (Santa Cruz, Bolivia) y *P. sagittulus* (Pasco)
Siu Ting (2012)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus* y a *"P. pharangobates"* (Bolivia: Santa Cruz)	*"P. rhabdolaemus"* de Bolivia corresponderían a un clado aparte a *P. pharangobates* (KU 173492)
Camacho (2013)	Cusco, Ayacucho, Santa Cruz (Bolivia)	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a *P. rhabdolaemus* (de Cusco y Ayacucho-cercano a la localidad tipo)	Registra politomías dentro del clado que incluye a *P. rhabdolaemus* de Ayacucho, donde también se incluye a *P. sagittulus* (KU 291635) y estos a su vez relacionados con los *P. rhabdolaemus* de Cusco, secuenciados en ese estudio. Datos no publicados.
Padial *et al.* (2014)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. peruvianus* y cambio al nombre del grupo a *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	*"P. rhabdolaemus"* de Bolivia correspondería a un clado aparte *P. pharangobates* (KU 173492).

Autor y año	Localidad	Tipo de análisis	Revisión taxonómica	Observación
Rivera-Prieto *et al.* (2014)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. peruvianus* y cambio al nombre del grupo a *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	*"P. rhabdolaemus"* de Bolivia correspondería a un clado aparte *P. pharangobates* (KU 173492).
Mendoza *et al.* (2015)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. peruvianus* y cambio al nombre del grupo a *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	*P. rhabdolaemus* de Bolivia corresponderían a un clado aparte *P. pharangobates* (KU 173492).
Ortega-Andrade (2015)	Cusco, Perú	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*	*P. pharangobates* se ubica más relacionada con el gran clado que incluye a *P. danae* y *P. reichlei* (MUSM 26931).
Arroyo Sanchez (2016)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a las especies *P. pharangobates* (KU173492) y *"P. pharangobates"* (de Bolivia)	*P. pharangobates* de Bolivia estarían más emparentados con los ejemplares usados de *P. toftae*, mientras que *P. pharangobates* (KU 173492) de la localidad tipo, aparece en una politomía dentro del mismo clado de los *P. toftae*.

Autor y año	Localidad	Tipo de análisis	Revisión taxonómica	Observación
Targino-Rocha (2016)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye nuevos ejemplares de *P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus*, (sin localidades), *P. pharangobates* (KU 173492), ejemplares de *P. rhabdolaemus* de Cusco-Perú y de Bolivia	El nuevo individuo de *P. pharangobates* sale asociado sin clara resolución a los *P. rhabdolaemus* de Cusco y de Bolivia, los cuales a su vez se reconocen asociados a *P. toftae* y estos al nuevo individuo secuenciado de *P. rhabdolaemus* y estos a su vez relacionados con el *P. pharangobates* (KU 173492).
Rivera-Correa *et al.* (2017)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus* y a *P. pharangobates* (Bolivia: Santa Cruz)	Encuentran que *P. pharangobates* (KU 173492) corresponde a una especie hermana de *P. toftae* (de Madre de Dios) y a su vez, estos son un grupo hermano de *P. pharangobates* (de Bolivia).
Lehr *et al*. (2017)	Junín, Perú	Descripción de tres especies para el grupo *P. danae*	*T*res nuevas especies: *P. bounides, P. humboldti, P. puipui*	Se incluye a las tres nuevas especies al grupo *P. danae* con evidencias moleculares con cuatro genes concatenados.
Acevedo *et al.* (2020)	Cusco, Perú y Santa Cruz, Bolivia	Análisis filogenético del grupo *P. danae*	Incluye a *P. pharangobates* (Cusco: Buenos Aires) bajo el nombre de *P. rhabdolaemus* y a *P. pharangobates* (Bolivia: Santa Cruz) y a otro ejemplar de *P. pharangobates* bajo el nombre de *P. pluvicanorus*	Encuentran que P*. pharangobates* (KU 173492) corresponde a una especie hermana de *P. toftae* (de Madre de Dios) y a su vez, estos son un grupo hermano de *P. pharangobates* (de Bolivia) y anidados con *P. pluvicanorus* (reidentificado como *P. pharangobates*).

Asimismo, pese a su incertidumbre histórica (una sinonimización de

P. pharangobates y *P. rhabdolaemus* en 1987 hasta el 2007) sus múltiples asociaciones con varias especies dentro de su grupo, la existencia de *P. scitulus* como una especie morfológicamente similar que ocurriría muy cercana a la localidad tipo de *P. rhabdolaemus* y su posición filogenética como una especie parafilética en varios estudios (ver Tabla 2 de antecedentes), aún no se han presentado evidencias taxonómicas más integrales o un estudio de sus poblaciones a lo largo de su distribución para la delimitación de esta especie. Asimismo, tampoco se ha hecho uso de todas las secuencias disponibles en el GenBank.

3. Hipótesis

Con respecto a *Pristimantis pharangobates*.

Hipótesis nula: No existen límites entre las especies *Pristimantis rhabdolaemus y P. pharangobates.*

Hipótesis alternativa: Existen límites entre las especies *Pristimantis rhabdolaemus y P. pharangobates*.

Con respecto a *Pristimantis scitulus*.

Hipótesis nula: No existen límites entre las especies *Pristimantis rhabdolaemus* y *P. scitulus*.

Hipótesis alternativa: Existen límites entre las especies *Pristimantis rhabdolaemus* y *P. scitulus*.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

Delimitar la especie *Pristimantis rhabdolaemus* con un enfoque integrador.

4.2. Objetivos específicos

- Realizar un análisis filogenético para las especies *Pristimantis rhabdolaemus, P. pharangobates* y *P. scitulus* utilizando caracteres

moleculares.

- Determinar la existencia de diferencias morfológicas y morfométricas entre *P. rhabdolaemus, P. pharangobates* y *P. scitulus*.
- Proponer hipótesis sobre los límites de especies de *P. rhabdolaemus*, integrando la evidencia genética, morfológica y morfométrica.
- Actualizar la distribución geográfica y aspectos ecológicos de *P. rhabdolaemus*.
- Verificar la existencia de otros taxones a nivel de especie bajo la denominación de *P. rhabdolaemus*.
- Proveer información novedosa sobre la especie *P. scitulus*.
- Identificar las principales amenazas de la especie *P. rhabdolaemus*.

5. Materiales y métodos

5.1. Muestreo del taxón

El muestreo del taxón se dio en dos etapas: (1) revisión de colecciones científicas y (2) colectas en campo en las localidades tipo y adyacentes.

5.1.1. Revisión en colecciones científicas

Se revisaron los ejemplares depositados bajo el nombre de *P. rhabdolaemus*, *P. pharangobates*, *P. scitulus* y todos aquellos ejemplares bajo el nombre de *Pristimantis* sp. que tuvieran semejanzas morfológicas y proximidades geográficas con las especies de interés. La revisión del material biológico fue realizada en la colección científica del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM, Lima), la colección de Herpetología del Museo de Biodiversidad (MUBI, Cusco) y del Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI, Lima).

Adicionalmente se revisó los holotipos y paratipos depositados en los museos del Biodiversity Institute of Kansas University (KU) y Louisiana State University Museum of Zoology (LSUMZ). También se examinaron ejemplares adicionales del American Museum of Natural History (AMNH) en Estados Unidos.

5.1.2. Colecta de campo

Se realizaron colectas en campo desde el año 2018 al 2022 en dos valles del departamento de Ayacucho: (1) en el valle del río Piene, en los distritos del Tambo y Ayna y (2) en el valle del río Chunchubamba, en el distrito de Anco y Anchihuay. Ambos valles en la provincia de La Mar, departamento de Ayacucho.

Adicionalmente, se realizaron colectas de campo en el año 2022, en el distrito de Santa Rosa, Provincia de La Mar, departamento de Ayacucho, así como también en los distritos de Echarate, Huayopata, Mananura y Pichari en la provincia de La Convención, departamento de Cusco, para conocer los límites al sureste de la distribución geográfica de las especies de interés. Las colectas de campo fueron realizadas a través de los permisos de colecta y de acceso a recursos genéticos N° 000063- 2018-GRA/GG-GRDE-DRAA-DFFS-D y D000012-2022-MIDAGRI-SERFOR- DGGSPFFS-DGSPFS.

5.2. Caracteres morfológicos

El análisis de los caracteres morfológicos incluyó dos etapas: (1) análisis morfométrico y (2) análisis de los caracteres morfológicos cualitativos.

5.2.1. Análisis morfométrico

Para el análisis morfométrico, se midieron 16 secciones corporales en los anfibios con un vernier calibrado al 0.01 mm más cercano, incluidos en el Apéndice I, para lo cual se siguió a Hayek *et al*. (2001) y a Padial & De la Riva (2009), y para evitar la pseudoprecisión se redondeó los valores a un solo decimal. Las abreviaturas son las siguientes: 1) **SVL**: longitud hocico-cloaca, 2) **HL**: longitud de la cabeza (desde el margen posterior de la mandíbula inferior hasta la punta delhocico), 3) **HW**: ancho de la cabeza (medido al nivel del rictus), 4) **ED**: diámetro delojo (medida horizontalmente), 5) **EN**: distancia entre el ojo y la fosa nasal, 6) **IND**: distancia internarial, 7) **IOD**: distancia interorbital, 8) **TYH**: altura de la membrana timpánica, 9) **TYL**: longitud de la membrana timpánica, 10) **F3**: ancho del disco del dedo III, 11) **F4**: ancho del disco del dedo IV, 12) **FA**: longitud del brazo (desde el margen posterior del tubérculo tenar hasta el codo), 13) **TL**: longitud de la tibia, 14)**TH**: largo del muslo (desde la abertura cloacal hasta la rodilla), 15) **FL**: longitud

del pie (desde el borde proximal del tubérculo metatarsiano interno hasta la punta del cuarto dedo) y 16) **T4**: ancho del disco del dedo del pie IV.

La revisión incluyó ejemplares de las especies *P. rhabdolaemus*, *P. pharangobates* y *P. scitulus*. Además, se incluyó aquellos especímenes identificados como *Pristimantis* sp., elegidos por la similitud morfológica y proximidad geográfica con las especies de interés, de las cuales se obtuvieron sus datos de colecta (Apéndice I). Posteriormente, se realizaron mediciones morfométricas de las 16 secciones corporales de los ejemplares adultos indicados (Apéndice II).

5.2.2. Análisis morfológico

Para el análisis morfológico se consideraron 24 caracteres corporales, las cuales fueron determinadas con sus respectivos estados de caracteres. Se siguió las características diagnóstico de Duellman & Lehr (2009). Los caracteres fueron: 1) piel del dorso [shagreen / liso], 2) piel del vientre [liso / areolado], 3) pliegue discoidal [ausente / presente], 4) pliegue dorsolateral [ausente / presente], 5) membrana timpánica [ausente / presente], 6) anulus timpánico [ausente / presente], 7) relación entre el tamaño del ojo y el tímpano, 8) hocico en vista dorsal [truncado/ subacuminado / redondeado], 9) hocico en vista lateral [largo / corto], 10) tubérculos en los párpados [ausente / presente], 11) crestas craneales [ausente / presente], 12) forma de los procesos dentígeros de los vomers [triangular / ovoide/ oblicuo], 13) relación de tamaño entre el dedo 1 y dedo 2 de la mano [I<II / I=II / I>II], 14) forma de la terminación de los dedos de la mano [truncado / redondeado],15) pliegues laterales de los dedos de la mano [ausente / presente], 16) pliegues ulnares [ausente / presente], 17) tubérculos en el talón [ausente / presente], 18) tubérculos en el borde del tarso [ausente / presente], 19) pliegues laterales de los dedos del pie [ausente / presente], 20) membrana interdigital en los pies [ausente /presente], 21) relación de tamaño entre el dedo 3 y 5 de los pies [III<V / III<<V], 22) chevrones en el dorso [ausente / presente], 23) tubérculos escapulares [ausente /presente] y 24) coanas visibles [parcial / total]. Adicionalmente, se hicieron anotaciones adicionales cuando los estados de carácter no eran tan estrictos, por ejemplo, si seobservaba que existían ciertos tubérculos con una conspicuidad muy ligera o muy intensa.

a. Pristimantis pharangobates

Se revisó un total de 16 ejemplares de la serie tipo de la especie, un holotipo y 15 paratipos, todos pertenecientes a la localidad tipo de la especie: Buenos Aires, Cosñipata, Paucartambo – Cusco, Perú, a 2400 m s.n.m. Entre los ejemplares revisados se ubicaron ocho machos, dos hembras y seis ejemplares juveniles. Se caracterizó la morfología de los adultos y juveniles, debido a las diferencias encontradas según el estadío ontogenético.

b. Pristimantis rhabdolaemus

Se revisó un total de 10 ejemplares de la serie tipo de la especie; un holotipo, nueve paratipos y un ejemplar adicional, pertenecientes a tres localidades: (1) a la localidad tipo de la especie: Huanhuachayocc, en la carretera que va del Tambo al Valle del Apurímac - Ayacucho, Perú, a 1600 m s.n.m.; (2) Entre Pataccocha y San José a lo largo del río San Rosa – Ayacucho, Perú, a 1000 m s.n.m. y (3) Balta, Río Curanja en el Departamento de Loreto, a 300 m s.n.m. Entre los ejemplares revisadosse ubicaron un macho, cinco hembras y cuatro ejemplares juveniles.

Adicionalmente, el holotipo (LSUMZ 26150) se encuentra en un estado muy deteriorado, la piel es muy frágil y se desprende con facilidad, ha perdido coloración, posiblemente ha perdido también tubérculos y la forma de los dedos seestá muy afectada, por lo que no refleja las características generales de la especie, lo cual se puede observar en los paratipos colectados en el mismo evento de colecta. Por esta razón se consideraron a los paratipos para la redescripciónde la especie sobre las características de: (1) forma de los dedos, (2) tubérculos y coloración dorsal. Para las demás características morfológicas sí se consideró al holotipo.

Se caracterizó la morfología de los adultos y juveniles, debido a las diferencias encontradas según el estadío ontogenético.

c. Pristimantis scitulus

Se revisó los dos únicos ejemplares existentes en colecciones científicas,

correspondientes al holotipo y paratipo, ambos pertenecientes a la localidad tipo: el bosque montano de la localidad de Yuracyaccu, Ayacucho (2600 m s.n.m.). Adicionalmente se revisaron nuevas colectas de cinco individuos juveniles de la localidad de Chungui, Ayacucho.

Adicionalmente, se consideró información de *P. similaris*,especie recientemente descrita por Herrera-Alva *et al*. (2023) y de dos especies candidatas, *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2 para reconocer sus diferencias morfológicas y morfométricas.

5.3. Análisis estadístico de los datos cuantitativos

Para todos los análisis estadísticos se utilizaron únicamente los ejemplares adultos de todas las especies. Por lo que de los 290 ejemplares de *Pristimantis* a los cuales se les realizaron medidas morfométricas pertenecientes a distintas instituciones depositarias como AMNH, CORBIDI, KU, LSUMZ, MUSM y MUBI, finalmente solo se analizaron 135 datos de especímenes adultos, en cuatro especies descritas y dos especies candidatas.

5.3.1. Análisis exploratorio de los datos

5.3.1.1. Análisis de frecuencias

Los análisis exploratorios se realizaron en los datos morfométricos sin transformar y únicamente en ejemplares adultos, con el paquete "*esquisse*" del programa R, con el cual se generaron gráficos básicos para entender la distribución de los datos, tales como la desviación estándar, la varianza, la mediana y la media. Estas herramientas se usaron como una evaluación previa para la detección de datos atípicos y el reconocimiento previo de los datos.

5.3.1.2. *Prueba de normalidad*

Se llevó a cabo la prueba de normalidad de Lilliefors, modificación de la prueba de Kolmogórov-Smirnov, a través del paquete "*normtest*" en R. Esta prueba es usada para muestras grandes, debido a que Kolmogórov-Smirnov asume que la media y varianza poblacional son conocidas, lo cual se desconoce casi en todos los casos,por lo que resulta ser muy conservador y poco potente. Para resolver

este problema, se utilizó la prueba Lilliefors, el cual asume que la media y varianza son desconocidas. La prueba de normalidad se aplicó en las 16 variables morfométricas al conjunto de datos separados por sexo, para que se pueda realizar los análisis estadísticos posteriores con aquellas que resulten ser de distribución normal.

5.3.1.3. Análisis de heterocedasticidad de varianza

Se generaron modelos de regresión lineal entre las distintas variables que contribuyeron más con la explicación de la asignación de grupos a través de las características morfométricas con distinción de sexos. Esta se realizó a través del uso de la función *lm* entre el tamaño corporal y las demás variables que resultaron normales. Posteriormente se realizó la prueba de confirmar la heterocedasticidad de la varianza, que es el opuesto a la homogeneidad de la varianza, con la finalidad de rechazar a aquellas que fueran heterocedásticas. Se utilizó la función *check_heteroscedasticity* seguido de la denominación de regresión.

5.3.1.4. Análisis de correlación de variables

Se realizó la prueba de correlación de Pearson, una prueba paramétrica, para medir la correlación entre las medidas morfométricas que cumplieron con el supuesto de normalidad, se consideraron como muy relacionadas a partir del valor de 0.90 de correlación (Hernández-Sampieri *et al*. 2014). Se utilizó el paquete y función “corrplot” de R para una visualización gráfica de la correlación entre las variables.

5.3.1.5. Corrección del efecto del tamaño corporal

Se eliminó el efecto del tamaño corporal a través del uso del paquete de R “*GroupStruct*”, que contiene herramientas para analizar y visualizar datos morfológicos. Las funciones incluyen correcciones del tamaño del cuerpo de los caracteres morfológicos para corregir la variación ontogenética en el tamaño del cuerpo y varios análisis de agrupamiento/reducción de dimensiones para evidenciarla estructura del grupo (Chan & Grismer 2021). Se trabajó con los residuales obtenidos posteriormente al uso del paquete.

5.3.2. Análisis de Componentes Principales

Se analizaron las mediciones morfométricas a través del análisis de componentes principales (ACP) con el objetivo de identificar grupos correspondientes a especies crípticas. Cabe resaltar que el ACP no es una técnica de agrupamiento, ni está diseñada para discriminar grupos, pero puede facilitar una representación gráfica ynumérica de datos útiles para identificar grupos que pueden estar relacionados con supuestos previos sobre taxones sin subdivisiones *a priori* de las muestras en unidades discretas (Wiley 1981; Padial & De la Riva, 2009).

Para poder realizar este análisis se utilizó la matriz de datos generada posterior al uso del paquete de R "*GroupStruct*" únicamente de los individuos adultos. Asimismo, se analizó primero para hembras y machos por separado, dado que existe dimorfismo sexual orientado en el tamaño corporal.

5.3.3. Análisis de Función Discriminante

Se llevó a cabo el análisis de la función discriminante (AFD) a través de la función "LDA" de R versión 4.2.2., que se usa ampliamente para probar si los datos multivariados son capaces de diagnosticar con precisión los límites de las especies (Ahmadzadeh *et al.* 2013; Adams *et al*. 2014; Rittmeyer & Austin 2015; Aquino *et al*. 2019; Venkatraman *et al*. 2019; Myers *et al*. 2020).

El AFD fue usado para probar la precisión con la que las muestras individuales podrían diagnosticarse como especies candidatas. Aunque no existen pautas específicas para definir el nivel de precisión necesario para reconocer especies distintas, se seguió otros estudios que han considerado que un diagnóstico preciso es > 90%, el cual constituye un fuerte apoyo para las diferencias entre especies (Ahmadzadeh *et al*. 2013; Adams *et al*. 2014; Rittmeyer & Austin 2015; Aquino *et al*. 2019; Venkatraman *et al*. 2019; Myers *et al*. 2020).

5.3.4. Análisis Gaussiano Mixto

Se realizó el análisis Gaussiano Mixto con el paquete "*Mclust*" en R versión 4.2.2., que fue aplicado a los datos morfométricos para probar el ajuste de

escenarios alternativos de delimitación de especies. Este análisis se basa en modelos de mixtos normales (McLachlan & Peel 2000), un enfoque estadístico que considera que la variación morfológica se puede modelar como una mezcla de distribuciones normales que pueden representar especies morfológicamente distintas (Cadena *et al*. 2018).

Recientemente, se ha demostrado que los modelos mixtos normales son capaces de identificar distintos grupos morfológicos en taxones que carecen de diferencias morfológicas obvias (Gutiérrez-Pinto *et al*. 2019; Venkatraman *et al*. 2019). A diferencia de otros enfoques estadísticos multivariados aplicados a la delimitación de especies, los modelos mixtos normales no requieren que los individuos se asignen a grupos a priori o utilicen cortes arbitrarios para determinar el número de variables a considerar (Cadena *et al.* 2018).

5.4. Análisis filogenético de los caracteres moleculares

5.4.1. Compilación de bases de datos

Los trabajos que se usaron para la compilación y posterior comparación de datos moleculares fueron: Duellman & Hedges (2005), Heinicke *et al*. (2007), Hedges *et al*. (2008), Padial & De la Riva (2009), Pinto *et al*. (2012), Rivera-Prieto *et al*. (2014),Padial *et al*. (2014), Mendoza *et al*. (2015), Gonzales *et al*. (2017), Lehr *et al*. (2017), Rivera-Correa *et al*. (2017), y Acevedo *et al*. (2020), todos con secuencias disponibles en GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) y que se encuentran resumidas en el Apéndice III.

Adicionalmente, se secuenciaron tejidos propios de 62 especímenes de distintas especies del grupo *Pristimantis danae* para los genes mitocondriales ARNr 16S, COI, los genes nucleares RAG1 y Tyr de las localidades de Cajadela, Toccate y Chungui en Ayacucho (29), en zonas cercanas a la localidad tipo de *P. rhabdolaemus*, *P. scitulus* y de *P. similaris*; de las localidades de Echarate, Quincemil y Cosñipata en Cusco (23) y en Puno (10), en zonas cercanas a la localidad tipo de *P. pharangobates*, *P. reichlei*, *P. toftae* y *P. skydmainos*. Asimismo, también se utilizaron secuencias de ejemplares de las localidades tipo de *P. pharangobates* y *P. toftae*.

Finalmente, el grupo externo estuvo formado por tres especies correspondientes al grupo *P. conspicillatus* (*P. iiap*, *P. bipunctatus* y *P. skydmainos*) y una especie del grupo *P. unistrigatus* (*P. prolatus*).

5.4.2. Análisis molecular filogenético

Se siguió a Hedges *et al.* (2008) y von May *et al*. (2017) para cebadores y condiciones de termociclado de PCR. Los cebadores se enumeran en la Tabla 3. Se purificaron los productos de PCR utilizando Exosap-IT Express (Affymetrix, Santa Clara, CA, EE. UU.). MCLAB (San Francisco, CA) realizó la secuenciación de Sanger.

Tabla 3. Primers empleados para el PCR y el secuenciamiento de DNA en este estudio. F=Forward, R=Reverse.

Locus	Primer		Secuencia (5' – 3')	Referencia
16S	16SAR	F	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Meyer 2003
	16SBR	R	CCGGTCTGAACTCAGATCACGT	
COI	dgLCO1490	F	GGTCAACAAATCATAAAGAYATYGG	Bossuyt & Milinkovitch 2000
	dgHCO2198	R	TAAACTTCAGGGT GACCAAARAAYCA	
RAG1	R182	F	GCCATAACTGCTGGAGCATYAT	Heinicke *et al*. 2007
	R270	R	AGYAGATGTTGCCTGGGTCTTC	
TYR	Tyr1C	F	GGCAGAGGAWCRTGCCAAGATGT	Lanfear *et al*. 2012
	Tyr1G	R	TGCTGGGCRTCTCTCCARTCCCA	

Se utilizó Geneious Prime versión 2023.0.4 (Biomatters, http://www.geneious.com/) para ensamblar lecturas de pares de las secuencias disponibles de los cuatro genes de las especies dentro grupo *P. danae* para generar una secuencia de consenso para cada gen y alinear las secuencias novedosas y las descargadas de GenBank con MAFFT incluido en Geneious como complemento. Asimismo, las secuencias codificadoras de proteínas fueron traducidas para identificar el marco de lectura y verificar si existían codones de parada prematuros. Posteriormente, se concatenaron los cuatro genes (16S, COI, RAG1 y TYR) utilizando la configuración predeterminada en Geneious. Se recortaron las secuencias alineadas a una longitud de 591 pb para ARNr 16S; 685 pb para COI; 624 pb para RAG1 y 545 pb para TYR. Finalmente, para obtener el modelo de sustitución de nucleótidos para cada gen, se usó PartitionFinder con

Python v. 2.7 + Anaconda2.

La revisión de la bibliografía permitió reunir un total de 105 secuencias perteneciente al grupo interno y nueve secuencias del grupo externo. En el grupo interno, 58 corresponden a secuencias de 16S ARNr, 22 de RAG1, nueve de TYR y 16 de COI para el grupo de especies de interés. Adicionalmente, se incorporaron 229 secuencias nuevas; 59 para 16S ARNr, 57 de RAG1, 53 de TYR y 57 de COI en el grupo interno y tres secuencias de 16S ARNr en el grupo externo (Apéndice III).

5.4.2.1. Análisis de Máxima Verosimilitud

Se infirió un árbol filogenético de Máxima Verosimilitud con IqTree (Nguyen *et al*. 2015) mediante el uso de su servidor web (http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/) con la siguiente configuración: método de arranque ultrarrápido, 1000 alineaciones de arranque y modelos de evolución de nucleótidos de GTR+I+G para el gen 16S y el 1er codón de COI; GTR+G para RAG1, TYR y el 3er codón de COI, GTR para el 2docodón de COI.

5.4.2.2. Análisis de Inferencia Bayesiana

Además, se generó un árbol usando Inferencia Bayesiana a través del complemento de MrBayes para Geneious Prime con 1.1x10^{6} generaciones y muestreando cada 200 generaciones de Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC). Se determinó la estacionariedad trazando las puntuaciones de probabilidad logarítmica de los puntos de muestra frente al tiempo de generación; cuando los valores alcanzaron un equilibrio estable y las frecuencias divididas cayeron por debajo de 0.01, se asumió la estacionariedad. Se descartaron 100.000 muestras y el 10% de los árboles. Se consideraron las Probabilidades Posteriores Bayesianas (PPB) > 95% como evidencia de apoyo significativo para un clado (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Wilcox *et al*. 2002; Aguilar *et al*. 2013). Se visualizaron ambos árboles en FigTree v.1.4.4.

5.4.2.3. Distancias genéticas

Se compararon las p-distancias no corregidas de 581 pb (incluidas las brechas)

del gen mitocondrial rRNA 16S de *Pristimantis* incluido en este análisis. Para estimar las distancias p-genéticas no corregidas se uso MEGA 11 (Tamura *et al*. 2021) con un método de estimación de varianza de 1000 bootstrap y tasas entre sitios de G+I. Se excluyó de este análisis a las especies *P. albertus*, *P. aniptopalmatus*, *P. attenboroughi*, *P. bounides*, *P. danae*, *P. humboldti*, *P. ornatus*, *P. puipui*, *P. reichlei*, *P. sagittulus* y *P. stictogaster* porque estas especies están incluidas en el clado hermano de *P. rhabdolaemus*, con la excepción de *Pristimantis* sp.3 (Santa Cruz, Bolivia) que se incluyeron porque estos especímenes fueron nombrados anteriormente como *P. rhabdolaemus*. Finalmente, también se incluyó a *P. scitulus*, debido a que representan secuencias novedosas para esta especie.

5.4.2.4. Delimitación de especies

Se usó el complemento de "delimitación de especies" en el software Geneious (Masters *et al*. 2011) como una herramienta exploratoria para evaluar poblaciones y especies "conocidas" en el árbol de genes concatenados. Este algoritmo estima la distancia de árbol interespecífica (ITD) por pares promedio y la probabilidad de Rosenberg (PAB) para probar la hipótesis nula de que el taxón A representado por una secuencia, o en un clado de secuencias *a* + *b*, es monofilético. Las secuencias *a* serán recíprocamente monofiléticas con las secuencias *b* restantes, bajo un modelo Yule de coalescencia aleatoria (Rosenberg 2007). El rechazo de la hipótesis nula sugiere que la ramificación aleatoria del modelo Yule no se sostiene, posiblemente porque los linajes se extrajeron de múltiples grupos genéticamente distintivos (Rosenberg 2007; Aguilar *et al*. 2016). Específicamente, se probó si los grupos monofiléticos de las poblaciones de *Pristimantis* podrían representar linajesaislados. Principalmente en las poblaciones de *P. rhabdolaemus* de Ayacucho y las de Cusco. Se rechaza la hipótesis nula de ramificación aleatoria cuando $p \leq 0.01$ (Rosenberg 2007).

6. Resultados

6.1. Revisión de holotipos y paratipos

Se revisó un total de 31 ejemplares procedentes de la serie tipo (holotipo y paratipos) de las tres especies de interés: *Pristimantis pharangobates*,

Pristimantis rhabdolaemus y *Pristimantis scitulus*, en las instituciones de Kansas University Natural History Museum (KU) y Louisiana State University Zoology Museum (LSUMZ). Ver Tabla 4.

Tabla 4. Muestras de las series tipo de las especies de interés, con los códigos de museo e institución depositaria. (*) Muestras con errores de identificación. En azul se resaltan los holotipos. KU: Museo de la Universidad de Kansas, LSUMZ: Museo de Zoología de la Universidad Estatal de Louisiana.

N°	Código de museo	Institución depositaria	Especie	Tipo de muestra
1	173236	KU	*Pristimantis pharangobates*	Holotipo
2	173237	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
3	173238	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
4	173239	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
5	173240	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
6	173241	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
7	173242	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
8	173243	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
9	173244	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
10	173245	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
11	173246	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
12	173247	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
13	173248	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
14	173249	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
15	173250	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
16	173251	KU	*Pristimantis pharangobates*	Paratipo
17	175082	KU	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
18	175083	KU	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
19	175084	KU	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
20	26145*	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
21	26147*	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
22	26148*	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
23	26150	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Holotipo
24	26151	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
25	26153	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
26	26154*	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
27	26158*	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
28	26182	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
29	26251	LSUMZ	*Pristimantis rhabdolaemus*	Paratipo
30	175085	KU	*Pristimantis scitulus*	Paratipo
31	26097	LSUMZ	*Pristimantis scitulus*	Holotipo

6.2. Morfología

6.2.1. Pristimantis pharangobates

a) Adultos

Se reconocen las siguientes características morfológicas para los adultos de esta especie (actualizado de Duellman 1978 y de Duellman & Lehr 2009): (1) Piel del dorso “shagreen” y tuberculada y vientre areolado; (2) membrana del tímpano lisa y anulus timpánico prominente, ligeramente más alto que largo, cuya longitud horizontal es en promedio el 43% respecto del tamaño del ojo; (3) hocico subacuminado en vista dorsal y en forma redondeada en algunos ejemplares y ligeramente sobresaliente en otros (EN = ED); (4) párpados con un tubérculo muy pequeño (indistinto en algunos casos) y cuyo ancho es menor a la registrada en elIOD, crestas craniales ausentes; tubérculos postrictales poco desarrollados; (5) dosdientes vomerianos presentes de forma oblicua (en algunos individuos solo de un lado); (6) machos sin hendidura vocal ni almohadillas nupciales en los dedos; (7) dedo I de menor tamaño que el dedo II, discos de los dedos de la mano expandidosy en terminación truncada y con forma de triángulo invertido, de más del doble del ancho del dedo; tubérculos tenares, palmares y subarticulares aplanados y elípticos; tubérculos del codo ausentes (Figura 2); (8) dedos de la mano sin pliegueslaterales; (9) tubérculos ulnares ausentes o con un pliegue ligeramente visible; (10) tubérculo muy pequeño en el talón o ausente, borde exterior del tarso con o sin tubérculos, borde interno del tarso sin pliegue distal; (11) tubérculo metatarsal interno elíptico y bajo, aproximadamente 3 veces más grande que el tubérculo metatarsiano externo, tubérculos plantares supernumerarios ausentes; (12) dedos del pie sin pliegues laterales, sin membranas entre los dedos, dedo V ligeramente más largo que el dedo III, discos ligeramente más pequeños que los de la mano; tubérculos cloacales ausentes; (13) dorso pálido con chevrones marrones de igual ancho a lo largo de toda su forma, vientre grisáceo claro con marcas amarillentas marrones irregulares; algunos ejemplares con dos líneas de color más claro que van desde la parte posterior de los ojos hacia la zona sacra; (14) longitud hocico – cloaca en machos de 20.9–24.3 mm y hembras de 23.2–26.3 mm.

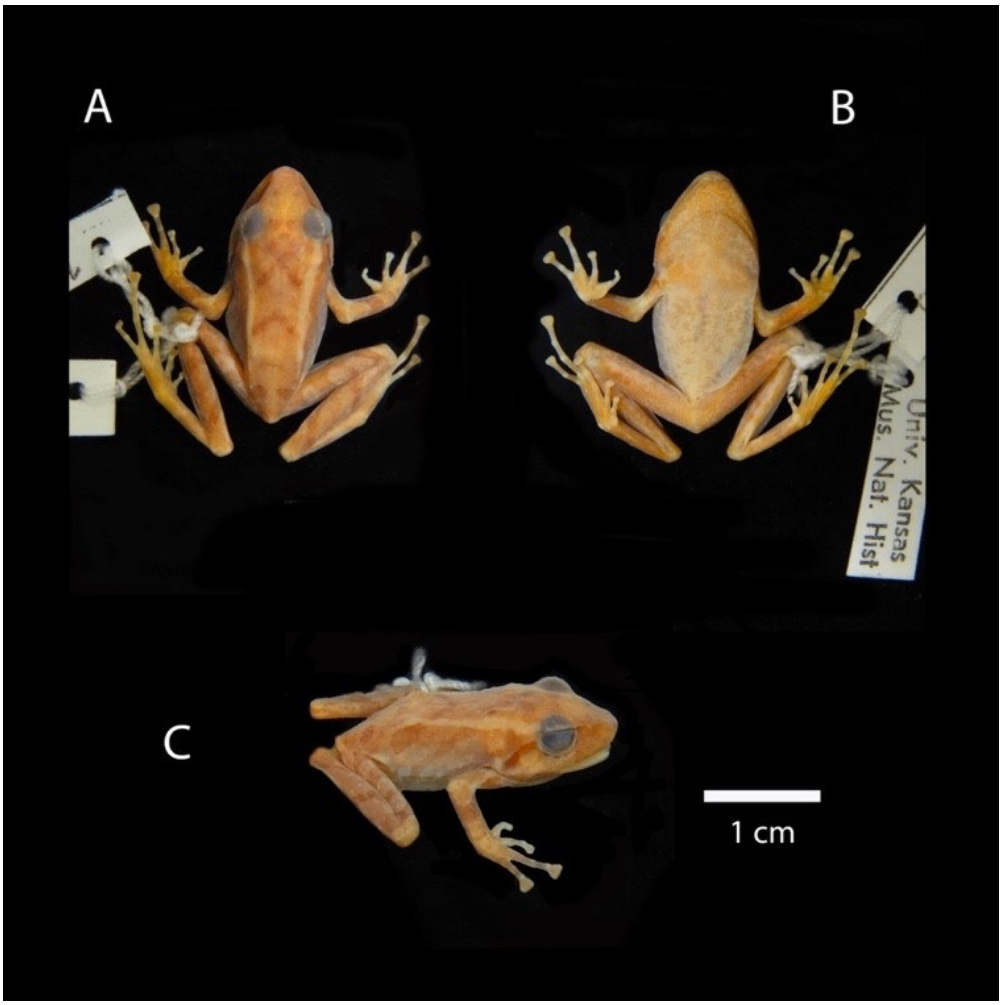


Figura 1. Holotipo de *Pristimantis pharangobates* (KU 173236). Macho. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 22.3 mm.



Figura 2. Holotipo de *Pristimantis pharangobates* (KU 173236). Macho. A: mano, B: pie. Escala: 5 mm.

b) Juveniles

Para los juveniles se encontró que una característica que difiere de los adultos, el cual es: (1) tamaño del tímpano al 30% del tamaño del ojo (vs. 43% en adultos).

6.2.2. Pristimantis rhabdolaemus

a) Adultos

Se reconocen las siguientes características morfológicas para los adultos de esta especie (actualizado de Duellman 1978a y de Duellman & Lehr 2009): (1) Piel del dorso “shagreen” y areolada en el vientre; (2) membrana del tímpano lisa y anulus timpánico prominente, ligeramente más alto que largo, cuya longitud horizontal es en promedio el 42% respecto del tamaño del ojo; (3) hocico subacuminado en vista dorsal y en forma alargada y sobresaliente en vista lateral (EN > ED); (4) párpados sin tubérculos y cuyo ancho es menor a la registrada en el IOD, crestas craneales ausentes; tubérculos prostrictales muy desarrollados; (5) dos dientes vomerianos presentes de forma oblicua (en algunos individuos solo de un lado); (6) machos sin hendidura vocal ni almohadillas nupciales en los dedos; (7) dedo I de menor tamaño que el dedo II, discos de los dedos de la mano expandidos y en terminación truncada, cuyos laterales son redondeados, de más del doble del ancho del dedo (Figura 4); tubérculos tenares, palmares y subarticulares altos y elípticos; con uno o más tubérculos en el codo; (8) dedos de la mano sin pliegues laterales; (9) tubérculos ulnares ausentes, presentes o con un pliegue ligeramente visible; (10) tubérculos pequeños en el talón o ausentes, borde exterior del tarso con o sin pequeños tubérculos, borde interno del tarso sin pliegue distal; (11) tubérculo metatarsal interno elíptico y alto, aproximadamente 2 veces el tamaño del tubérculo metatarsiano externo, tubérculos plantares supernumerarios ausentes o indistintos; (12) dedos del pie sin pliegues laterales, sin membranas entre los dedos, dedo V ligeramente más largo que el dedo III, discos ligeramente más pequeños que los de la mano; tubérculos cloacales presentes y pequeños; (13) dorso pálido con chevrones marrones que se ensanchan a medida que se van acercando al centro,vientre grisáceo claro con manchas bien definidas que pueden estar en todo el vientre o solo desde la parte ventral de la boca hasta la mitad del pecho; la gargantacon marcas longitudinales oscuras bien definidas, en caso

de los machos, las marcas se ven distorsionadas por la presencia del saco vocal; (14) longitud hocico–cloaca en machos de 22.8 mm y hembras de 26.4–29.9 mm.

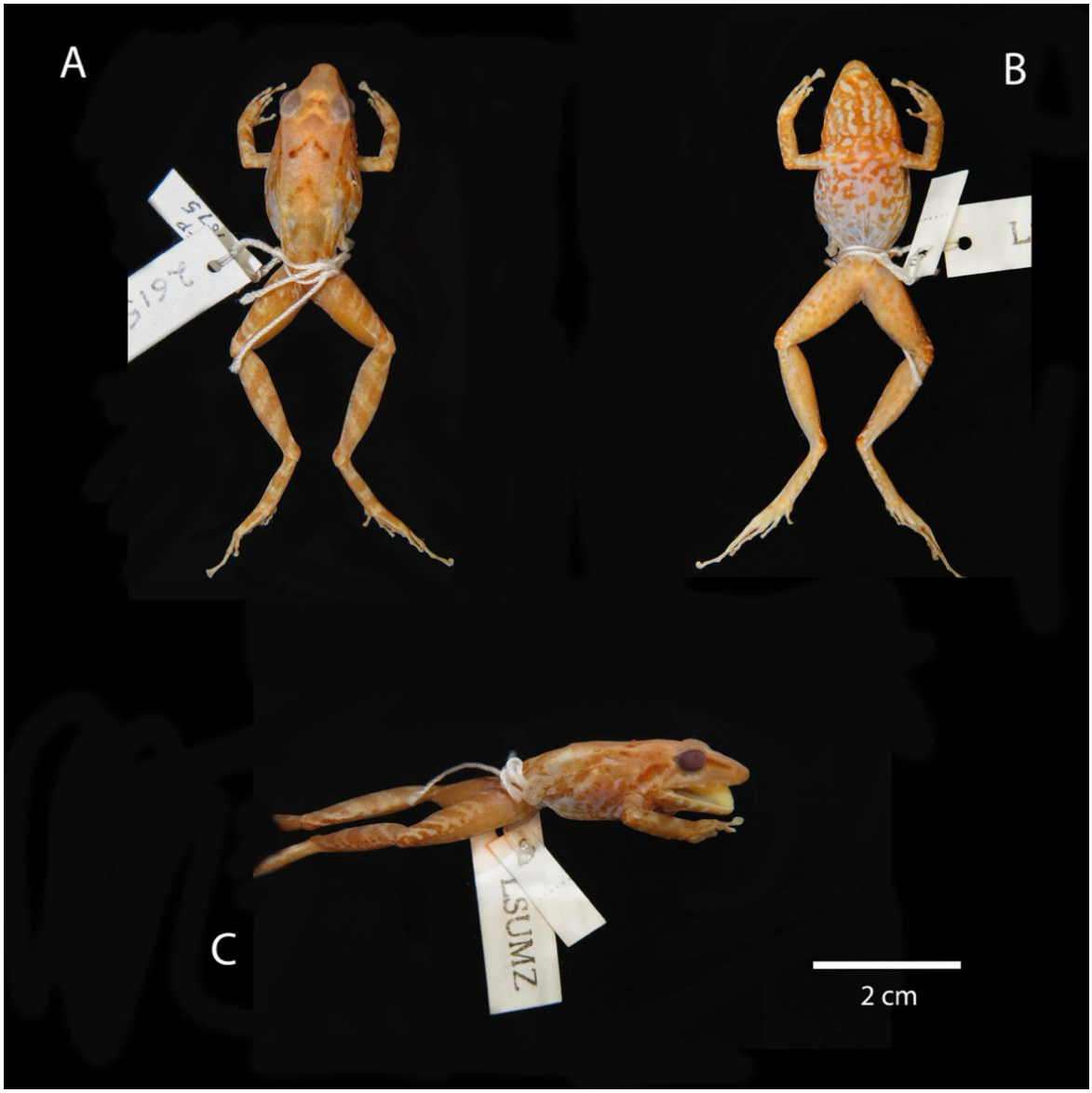


Figura 3. Holotipo de *Pristimantis rhabdolaemus* (LSUMZ 26150). Hembra. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 29.2 mm.



Figura 4. Holotipo de *Pristimantis rhabdolaemus* (LSUMZ 26150). Hembra. A: mano, B: pie.

b) Juveniles

Para los juveniles se encontró que hay ciertas características que difieren de los adultos, las cuales son: (1) tamaño del tímpano al 34% del tamaño del ojo (vs. 42% en adultos) y (2) la ausencia de los tubérculos escapulares (presentes en adultos).

6.2.3. Pristimantis scitulus

Se reconocen las siguientes características morfológicas para los adultos de esta especie (actualizado de Duellman 1978a y de Duellman & Lehr 2009): (1) Piel del dorso "shagreen" y areolada en el vientre; (2) membrana del tímpano lisa y anulus timpánico prominente, ligeramente más alto que largo, cuya longitud horizontal es en promedio el 38% respecto del tamaño del ojo; (3) hocico subacuminado en vista dorsal y en forma alargada y sobresaliente en vista lateral (EN > ED); (4) párpados con un tubérculo presente y con un ancho menor a la registrada en el IOD, crestas craneales ausentes; tubérculos prostrictales muy desarrollados; (5) dos dientes vomerianos presentes de forma oblicua en el

holotipo (en el paratipo sin dientes vomerianos); (6) hendidura vocal en machos y almohadillas nupciales en los dedos desconocida; (7) dedo I de menor tamaño que el dedo II, discos de los dedos de lamano expandidos y en terminación truncada, cuyos laterales son redondeados, demás del doble del ancho del dedo; tubérculos tenares, palmares y subarticulares altos y elípticos; (8) dedos de la mano con pliegues laterales; (9) un tubérculo ulnarbajo presente con un ligero pliegue (Figura 6); (10) un tubérculo largo en el talón, borde exterior del tarso con cinco pequeños tubérculos, borde interno del tarso sin pliegue distal; (11) tubérculo metatarsal interno elíptico y alto, aproximadamente 2 veces el tamaño del tubérculo metatarsiano externo, tubérculos plantares supernumerarios bajos; (12) dedos del pie sin pliegues laterales, sin membranas entre los dedos, dedo V mucho más largo que el dedo III, discos de los dedos del pie más angostos que los de la mano; (13) dorso marrón pálido con tres chevrones marrones oscuros, el primer chevron se conecta con una barra interorbital en forma de triangulo invertido; vientre crema claro con pequeñas manchas en todo el vientre y garganta a forma de arena; se desconoce la coloración en caso de los machos dada la presencia del saco vocal; un línea oscura que recorre vientre y garganta longitudinalmente y separa el cuerpo por la mitad; flancos del vientre con manchas oscuras sobre un fondo claro que se prolongan hasta la parte anterior de las piernas; parte posterior de las piernas con manchas oscuras rodeadas de manchas crema claro; (14) longitud hocico – cloaca desconocida en machos y de 22.7 mm y 24.6 mm en dos hembras.

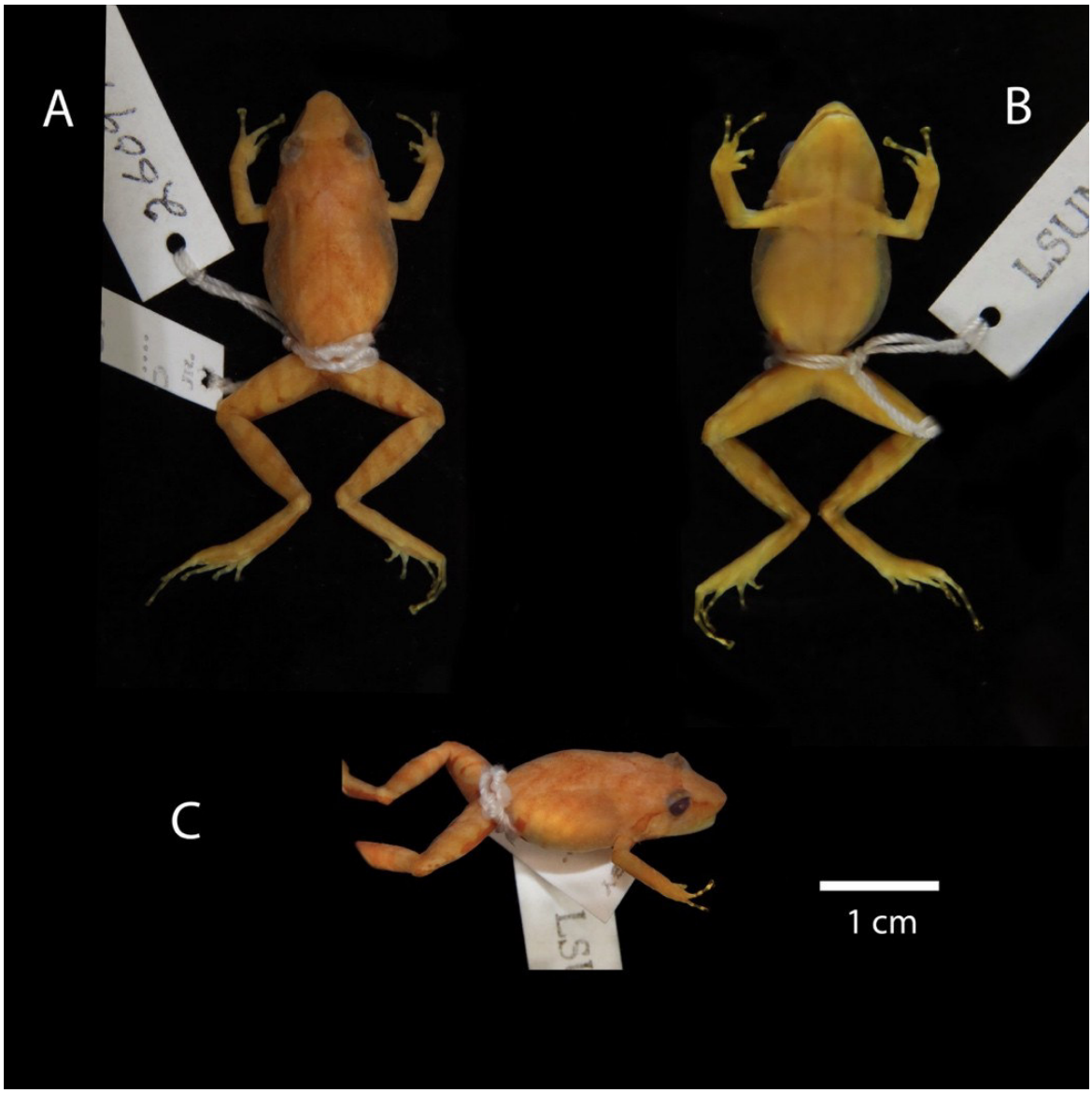


Figura 5. Holotipo de *Pristimantis scitulus* (LSUMZ 26097). Hembra. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral. SVL: 24.6 mm. Escala 1 cm.

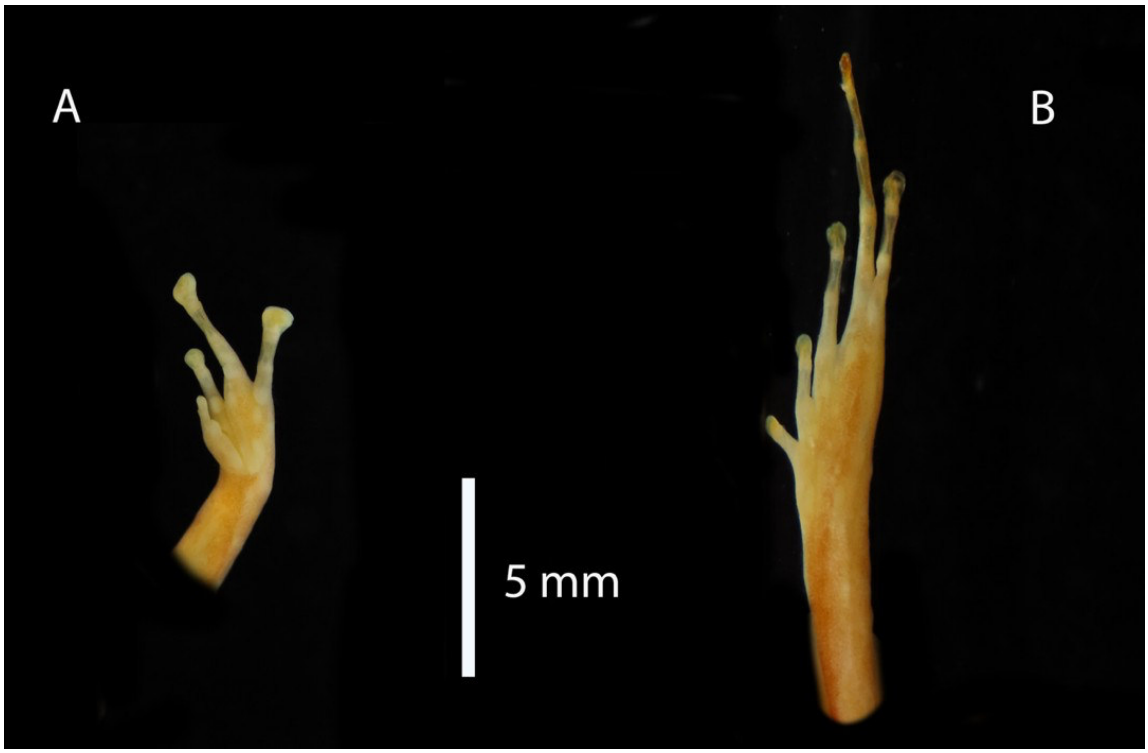


Figura 6. Holotipo de *Pristimantis scitulus* (LSUMZ 26097). Hembra. A: mano, B: pie. Escala 5 mm.

Tras la revisión de ejemplares tipo y otros ejemplares de las especies de interés del grupo *Pristimantis danae*, se evidenció diferencias en algunos caracteres morfológicos, que son útiles para su comparación y diagnosis (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de caracteres morfológicos diagnósticos para distinción de especies del grupo *Pristimantis danae*, con énfasis en *P. rhabdolaemus*.

Carácter morfológico	***Pristimantis rhabdolaemus***	***Pristimantis pharangobates***	***Pristimantis scitulus***	***Pristimantis similaris***	***Pristimantis* sp.1**	***Pristimantis* sp.2**
Chevrones en el dorso	3, anchos	3, angostos	3, angostos	3, anchos	3, angostos	3, anchos
Tubérculos escapulares	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Presente
Tubérculos sobre el párpado	Ausente	Ausente	Presente, pequeños	Ausente	Ausente	Presente
Tubérculos ulnares	Ausentes, presentes o con un pliegue ligeramente visible	Ausentes o con un pliegue ligeramente visible	Presente, con pliegue ligero	Presente, difuso	Presente, con pliegue	Presente, con pliegue ligero
Tubérculos en el talón	Pequeños o ausentes	Muy pequeño en el talón o ausente	1, largo	2-3, pequeños	1-2, pequeño	Pequeños o ausentes

Tubérculos plantares supernumerarios	Ausentes o indistintos	Ausentes	Presente, planos	Presente, planos	Presente, planos	Presente, planos
Tubérculos sobre la nariz	Ausente	Ausentes	Ausentes	Presente, planos	Ausentes	Presente
Coloración de la garganta y pecho	Con marcas longitudinales oscuras bien definidas. En caso de los machos, las marcas se ven distorcionadas por la presencia del saco vocal	Con marcas longitudinales oscuras inconspicuas	Garganta crema en forma de arena, con una línea oscura que divide el cuerpo verticalmente	Retículaciones negras llamativas en la garganta y marcas negras o blancas en los machos, no tan llamativas como en las hembras	Con marcas blanquecinas en garganta y pecho	Fondo crema, con marcas blanquecinas, en machos con garganta amarilla con marcas inconspicuas de color blanco y gris
Coloración de las ingles y parte posterior de los muslos	Ingles y parte posterior de los muslos de coloración marrón rojizo uniforme	Ingles y partes posteriores de los muslos de coloración marrón oscuro uniforme.	Manchas oscuras sobre un fondo claro en las ingles; parte posterior de las piernas con manchas oscuras rodeadas de manchas crema claro	Las superficies anteriores de los muslos e ingles son de color naranja rojizo, las superficies posteriores de los muslos son marrones	Ingles y partes posteriores de los muslos de coloración marrón oscuro uniforme.	Ingles y partes posteriores de los muslos de coloración marrón oscuro uniforme.



Figura 7. Comparación de holotipos en vista dorsal de las especies *Pristimantis scitulus, P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus, respectivamente.*



Figura 8. Comparación de holotipos en vista ventral de las especies *Pristimantis scitulus, P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus, respectivamente.*

6.3. Distribución geográfica de *Pristimantis rhabdolaemus*

Las especies de interés se sitúan en los bosques montanos entre los departamentos de Ayacucho y Cusco, al sur del Perú. Ambos departamentos se hallan separados por la barrera geográfica del Cañón de río Apurímac. Este río forma parte de los ríos que forman el Valle de los Ríos Apurímac, Ene y Mantaro, conocido como el VRAEM. El que se ubica a lo largo de los departamentos de Ayacucho, Junín, Huancavelica y Cusco. Aunque los bosques montanos que cubren este valle solo se ubican en los departamentos de Ayacucho, Junín y Cusco.

Pristimantis rhabdolaemus fue descrita de Huanhuachayocc a 1650 m s.n.m., una localidad no reconocida actualmente por la población local (actualmente Machente), en el distrito de Ayna, provincia de La Mar, departamento de Ayacucho. Asimismo, Duellman (1978a) presentó otras dos localidades de paratipos, en Santa Rosa, Ayacucho a 1000 m s.n.m. y en Curanja, Loreto a 300 m s.n.m.

La localidad en Loreto registrada para la especie, data de un único ejemplar (LSUMZ 26182), el cual resulta impreciso de sostener como una localidad real para la especie, esto debido a la casi exacta similitud con los otros individuos colectados en las localidades de Ayacucho. Además, todos los ejemplares de la especie fueron colectados por Richard Thomas en un solo evento de colecta (mayo de 1971) en Ayacucho, incluyendo este ejemplar, lo que indicaría que hubo una imprecisión en el registro de la localidad de este ejemplar y correspondería también a la localidad tipo de Huanhuachayocc.

Por otra parte, los ejemplares de Santa Rosa corresponderían a una especie distinta, dado que los caracteres morfológicos no son congruentes con la especie de *P. rhabdolaemus*. Por lo que la distribución de *P. rhabdolaemus* estaría restringida a los bosques montanos de los distritos de Ayna, Anco, Chungui y Anchihuay, en la provincia de La Mar, departamento de Ayacucho (Figura 9) y a la localidad de Aendoshari en Cusco, aunque esta última necesita mayor soporte morfológico, morfométrico y molecular. Asimismo, la distribución altitudinal de la especie se ubica restringida a por encima de los 2000 hasta los

2900 m s.n.m.

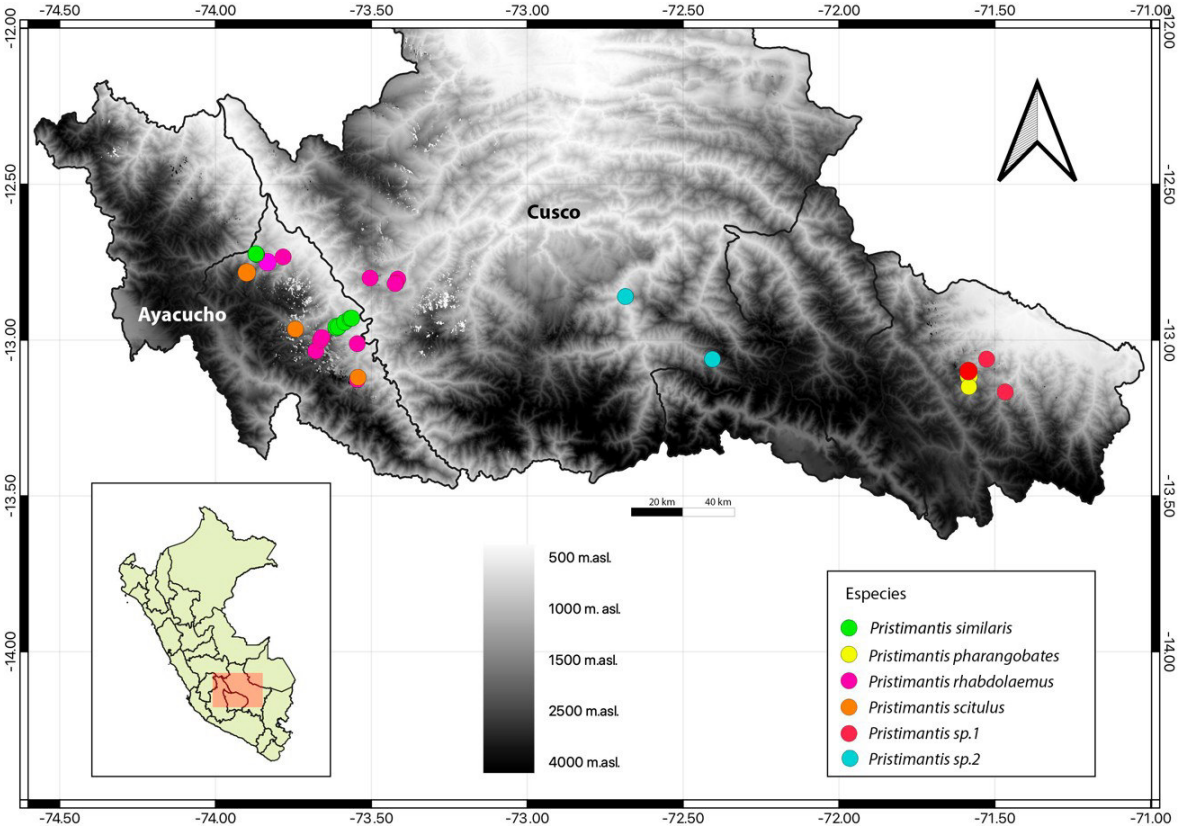


Figura 9. Mapa de distribución de las especies del grupo *Pristimantis danae* de interés. Raster de altitud de 500 a 4000 m s.n.m. de blanco a negro. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia.

6.4. Preferencias ecológicas de *Pristimantis rhabdolaemus*

Se reconoce a esta especie como de hábitos nocturnos, ya que es más activa en horarios desde las 18:00 a 24:00 horas. Se las ubica fácilmente perchadas sobre hojas, ramas o troncos pequeños a alturas de 0.5 a 1.5 m sobre el nivel del suelo en bosques secundarios con árboles de al menos 10 m. Es decir, que no es fácilmente ubicable en zonas de purma o de áreas aledañas a chacras o casas. La especie es sintópica con otras especies de *Pristimantis*, como es el caso del grupo de especies *Pristimantis lacrimosus* (Jimenez de la Espada, 1875), la cual es bastante común, además del grupo de espsecies *Pristimantis platydactylus* (Boulenger, 1903). Adicionalmente, en los años de registro de *P. rhabdolaemus* para esta investigación se notó que es una especie que no canta mucho en presencia de las luces de los investigadores, algo que no ocurre con el grupo

de *P. lacrimosus*.

Otras especies de anfibios que se hallan en sintopía con *P. rhabdolaemus* son *Gastrotheca rebeccae* Duellman and Trueb, 1988; *Truebella tothastes* Graybeal and Cannatella, 1995; *Rhinella inca* (Stejneger, 1913); *Atelopus moropukaqumir* Herrera-Alva, Diaz, Castillo, Rodolfo and Catenazzi, 2020 y *Oreobates machiguenga* Padial, Chaparro, Castroviejo-Fisher, Guayasamin, Lehr, Delgado, Vaira, Teixeira, Aguayo-Vedia, and De la Riva, 2012. En el caso de los reptiles estos fueron *Proctoporus chasqui* (Chavez, Siu-Ting, Duran and Venegas, 2011); *Proctoporus* aff. *guenteri*, *Dipsas* cf. *peruana*, *Oxyrhopus formosus* (Wied-Neuwied, 1820) y *Chironius monticola* Roze, 1952.

6.5. Morfometría

Se realizaron mediciones morfométricas de 16 regiones corporales (ver materiales y métodos) provenientes de distintas instituciones depositarias. Solo se muestran las cantidades analizadas de los ejemplares adultos. Ver Tabla 6.

Tabla 6. Cantidad de ejemplares con mediciones morfométricas en colecciones científicas. AC: Muestras de Alessandro Catenazzi.

Colección científica	***Pristimantis rhabdolaemus***	***Pristimantis pharangobates***	***Pristimantis scitulus***	***Pristimantis similaris***	***Pristimantis* sp.1**	***Pristimantis* sp.2**
AC	-	2	-	-	1	1
AMNH	-	1	-	-	2	-
CORBIDI	9	-	-	4	-	-
KU	2	10	1	-	-	1
LSUMZ	4	-	1	-	-	-
MUBI	3	25	-	-	4	3
MUSM	30	1	1	17	4	5
USNM	1	1	-	-	-	-
TOTAL	**49**	**40**	**3**	**21**	**13**	**11**

Previo a todo análisis de identificación y delimitación de especies considerando las demás evidencias, se contabilizó según las etiquetas colocadas en las distintas entidades depositarias como colecciones científicas a únicamente los individuos adultos. Los cuales fueron 49 *Pristimantis rhabdolaemus*, 40 *Pristimantis pharangobates*, tres de *Pristimantis scitulus*, 21 *Pristimantis similaris*, 13 *Pristimantis* sp.1 y 11 *Pristimantis* sp.2. Con un total de 135 ejemplares (Tabla

6) para estas cuatro especies descritas y dos especies candidatas. De los cuales 85 corresponden a hembras (70%) y 50 a machos (30%) (Figura 10).

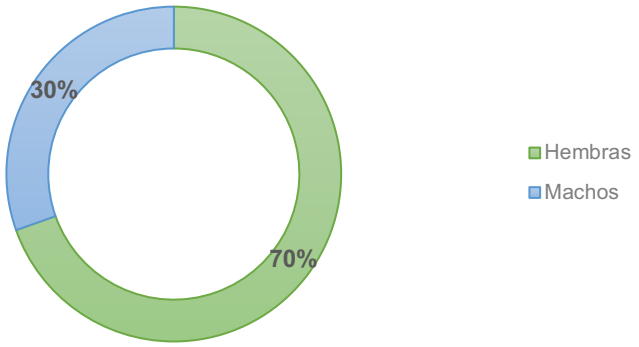


Figura 10. Porcentaje de hembras y machos adultos analizados en el análisis de la evidencia morfométrica.

6.5.1. Análisis exploratorio de los datos morfométricos

Se visualizó de manera exploratoria los tamaños corporales de las especies (Figura 11). Donde se evidencia que en general, las hembras tienen un tamaño corporal mayor al de los machos. Asimismo, la especie de interés, *P. rhabdolaemus*, se diferencia notoriamente de las especies simpátricas, *P. scitulus* y *P. similaris.* A su vez, hay una tendencia indicativa de que el tamaño corporal de los machos en las especies candidatas *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2 podría proporcionar evidencia de una diferenciación entre ambos grupos.

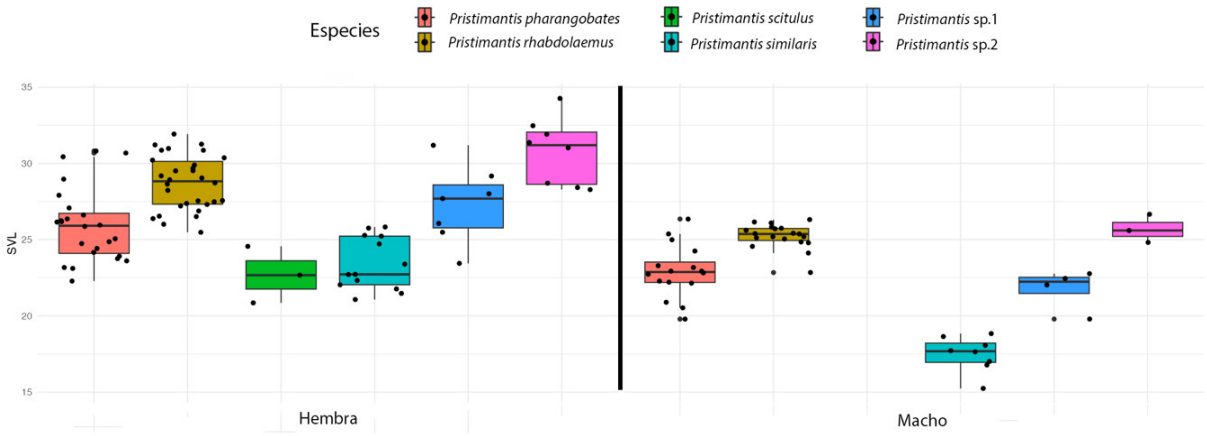


Figura 11. Gráfico exploratorio de los tamaños corporales (SVL: Longitud hocico–cloaca) de las especies de *Pristimantis* de esta investigación, separados por sexo. Cada punto corresponde a un ejemplar.

6.5.1.1. Prueba de normalidad

Como resultado de la prueba de normalidad de Lilliefors (Tabla 7) en los 135 especímenes de las cuatro especies descritas y las dos especies candidatas se obtuvo que, solo cinco variables siempre cumplieron el supuesto de normalidad ($p>0.05$) cuando se analizaron las muestras separadas por sexo y cuando se unieron en un solo set de datos. Dichas variables fueron: IND (Distancia internarial), TYH (Altura de la membrana timpánica), TYL (Longitud de la membrana timpánica), TL (Longitud de la tibia) y F4 (Ancho del disco del dedo IV de la mano).

Tabla 7. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para ambos sexos de los 135 ejemplares analizados.

N°	Abreviatura de variable	Descripción de la variable morfométrica	Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors
1	IND	Distancia internarial	0.48 > 0.05
2	TYH	Altura de la membrana timpánica	0.39 > 0.05
3	TYL	Longitud de la membrana timpánica	0.19 > 0.05
4	F4	Ancho del disco del dedo IV de la mano	0.12 > 0.05
5	TL	Longitud de la tibia	0.13 > 0.05

Sin embargo, se tiene evidencia de que las mediciones morfométricas tienen distinto comportamiento cuando son separadas por sexo, dado que en los anfibios existe el dimorfismo sexual expresado en el tamaño corporal (Figura 11). Por lo tanto, se separaron las muestras en ambos sexos y se realizaron todos los análisis posteriores por separado.

Hembras

En el caso de las hembras, las variables que presentaron distribución normal fueron cinco: FL (longitud del pie), TL (longitud de la tibia), TYH (altura del tímpano), TH (longitud del muslo) y TYL (longitud del tímpano). Ver Tabla 8.

Tabla 8. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para hembras adultas.

N°	Abreviatura de variable	Descripción de la variable morfométrica	Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors

1	FL	Longitud del pie	0.34 > 0.05
2	TL	Longitud de la tibia	0.11 > 0.05
3	TYH	Altura del tímpano	0.39 > 0.05
4	TH	Longitud del muslo	0.11 > 0.05
5	TYL	Longitud del tímpano	0.19 > 0.05

Machos

En el análisis para solo machos las variables con distribución normal fueron cuatro: TL (longitud de la tibia), F4 (ancho del disco del dedo IV de la mano), TYH (altura del tímpano) y EN (longitud ojo-nostrilo). Con las cuales se realizaron todos los posteriores análisis morfométricos. Ver Tabla 9.

Tabla 9. Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors para las medidas morfométricas que cumplieron el supuesto de normalidad. Valores obtenidos en la prueba con el set de datos completo para machos adultos.

N°	Abreviatura de variable	Descripción de la variable morfométrica	Resultado de la prueba de normalidad Lilliefors
1	TL	Longitud de la tibia	0.08 > 0.05
2	F4	Ancho del disco del dedo IV de la mano	0.11 > 0.05
3	TYH	Altura del tímpano	0.24 > 0.05
4	EN	Longitud ojo-nostrilo	0.97 > 0.05

6.5.1.2. Análisis de heterocedasticidad de varianza

En el análisis de heterocedasticidad se evidenció que los modelos son homocedásticos, con un valor de p = 0.29.

6.5.1.3. Análisis de correlación de variables

Las Figuras 12 y 13 muestran el análisis de correlación de Pearson donde se observa a las variables ordenadas de arriba hacia abajo y de mayor a menor correlación. Se mantiene el SVL (longitud hocico-cloaca) como una variable adicional, ya que se realizó previamente la eliminación de la influencia del tamaño corporal con las demás variables (Ver Material y Métodos). Además, se realizó un análisis separado de acuerdo con el sexo.

Hembras

En el análisis para hembras (Figura 12) se observó que las variables más correlacionadas entre sí son FL (longitud del pie) y TH (longitud del muslo), seguido de TYL (longitud del tímpano) con TYH (altura del tímpano) y FL (longitud del pie). Además de las variables TH (longitud del muslo) y TL (longitud del pie), con valores de 80%.



Figura 12. Correlación de Pearson entre las seis variables morfométricas para hembras ordenadas de mayor a menor correlación. Gradiente de colores de azul a rojo, donde azul (1) corresponde a una correlación positiva máxima, mientras que rojo (-1) corresponde a una correlación negativa máxima.

Machos

En el análisis para machos (Figura 13), se observa que las variables HW (ancho dela cabeza), está más correlacionada con la variable TL (longitud de la tibia) y con HW (ancho de la cabeza). A su vez las variables TL (longitud de la tibia) con EN (distancia ojo-nostrilo) y SVL (longitud hocico-cloaca) también se encuentran correlacionadas con más del 80%.



Figura 13. Correlación de Pearson entre las seis variables morfométricas para machos ordenadas de mayor a menor correlación. Gradiente de colores de azul a rojo, donde azul (1) corresponde a una correlación positiva máxima, mientras que rojo (-1) corresponde a una correlación máxima negativa.

6.5.2. Análisis de Componentes Principales

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con las variables morfométricas de los 135 individuos adultos, sin distinción de sexo, con mediciones de seis especies de *Pristimantis*. para visualizar los niveles de contribución de las variables. Se evidenció que las variables en rojo y naranja; TL (longitud de la tibia), FL (longitud del pie), HW (ancho de la cabeza), THL (longitud del tímpano) y TYH (altura del tímpano), son variables que más contribuyen a las componentes (Figura 14).

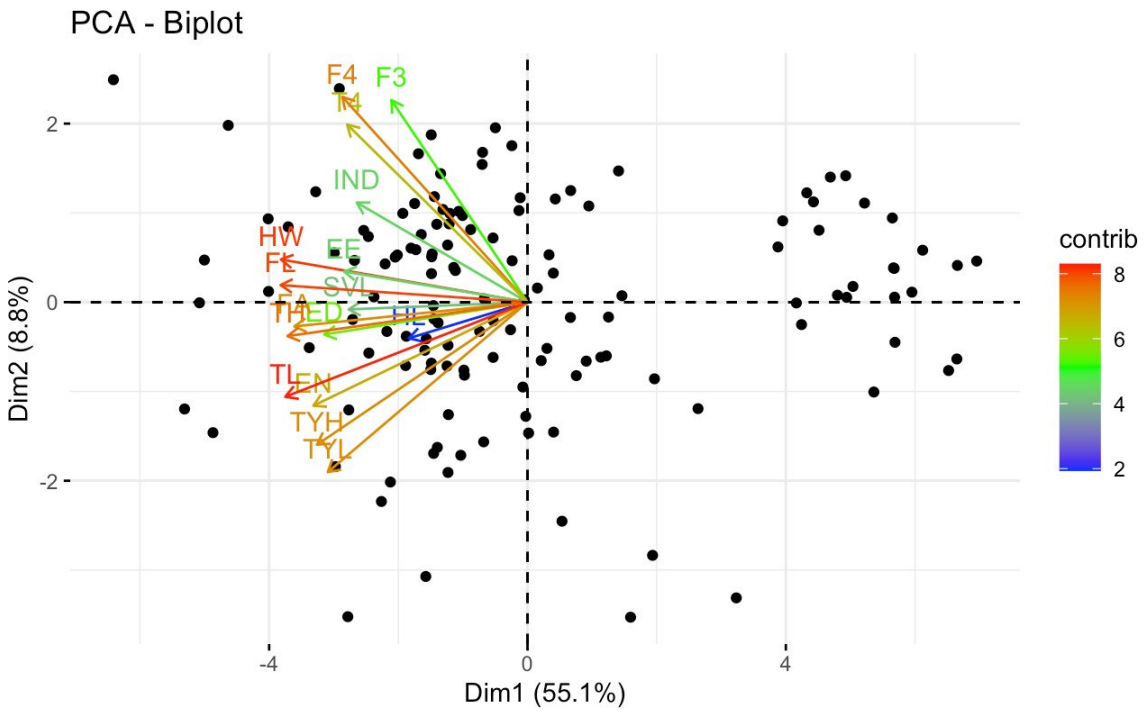


Figura 14. Biplot de contribución de las 16 variables a los componentes principales en el set de datos sin distinción de sexo. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las variables hacia las componentes. Cada punto negro equivale a un especimen.

Hembras

De acuerdo con el análisis de ACP separado por sexo, se observó que en las hembras (Figura15) las variables que más contribuyen a las componentes son las variables FL (longitud del pie) y TYH (altura del tímpano), mostradas en rojo. Seguida de la variable TYL (longitud del tímpano). Las cuales, a su vez, coinciden en ser variables que cumplen con el supuesto de normalidad y de homocedasticidad de la varianza.

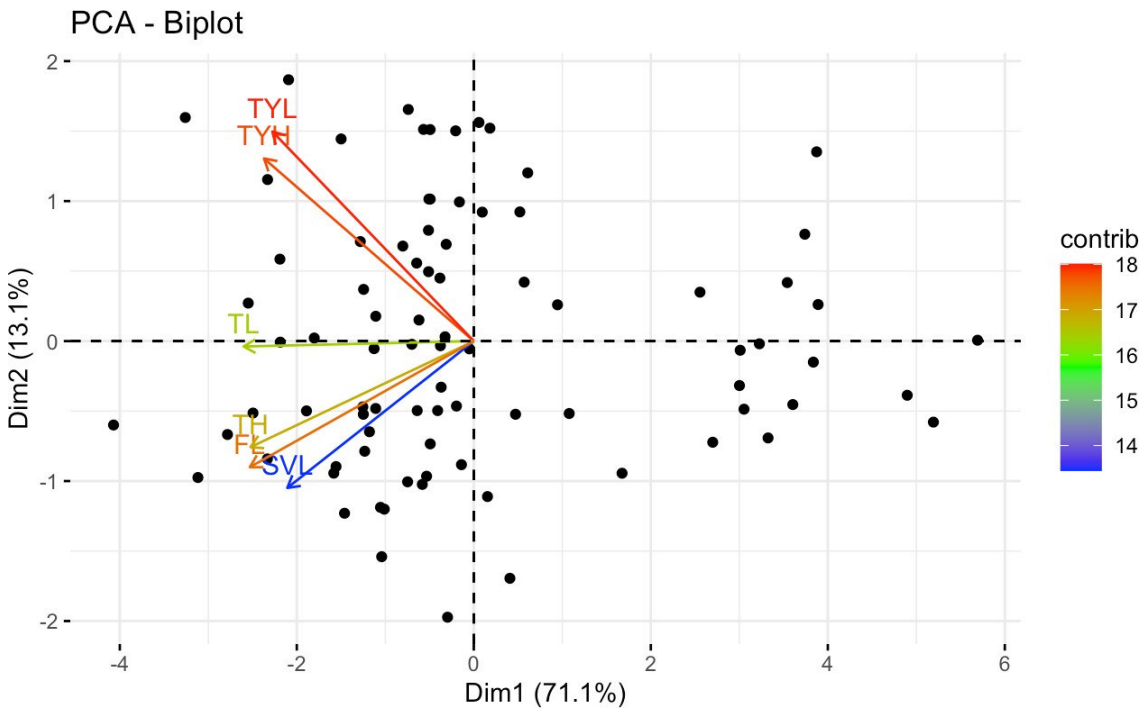


Figura 15. Biplot de contribución de las seis variables a los componentes principales en hembras. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las variables hacia las componentes. Cada punto negro equivale a un espécimen.

La primera componente (71.1% de la varianza) no presentó cargas altas factoriales. La segunda componente (13.1% de la varianza) tiene cargas factoriales medias en TYH y TYL. La tercera componente (7.7% de la varianza) tuvo cargas factoriales altas en SVL. La cuarta componente (3.4% de la varianza) tuvo cargas factoriales medias en TL. La quinta componente (2.5% de la varianza) tuvo cargas factoriales medias en TL. Finalmente, la sexta componente (2.1 % de la varianza) tuvo cargas factoriales en FL (Tabla 10).

Tabla 10. Cargas factoriales, desviación estándar y porcentaje de varianza de las seis componentes principales para los datos morfométricos de las hembras.

Variables	Componentes principales					
	PC1	**PC2**	**PC3**	**PC4**	**PC5**	**PC6**
SVL	-0.33	-0.42	**0.84**	-0.21	0.04	-0.07
TYH	-0.39	**0.53**	0.09	-0.64	0.39	0.10
TYL	-0.35	**0.61**	0.21	0.44	-0.52	0.01
TL	-0.46	-0.06	-0.24	**0.57**	**0.63**	-0.12

TH	-0.45	-0.23	-0.34	-0.28	-0.35	-0.65
FL	-0.44	-0.34	-0.27	0.08	-0.25	**0.74**
Desviación estándar	**2.07**	**0.89**	**0.68**	**0.45**	**0.39**	**0.35**
% Varianza	**71.06**	**13.14**	**7.74**	**3.44**	**2.52**	**2.10**
%Varianza acumulada	**71.06**	**84.20**	**91.94**	**95.38**	**97.90**	**100.00**

De acuerdo con lo observado en el gráfico del ACP para las hembras (Figura 16) con las primeras dos componentes (84.2% de la varianza), los datos morfométricos solo reconocen como grupos distintos a *Pristimantis rhabdolaemus*, *P. similaris* y *P. scitulus* entre sí. Mientras que la distinción de *P. rhabdolaemus* con las especies *Pristimantis* sp.1, *Pristimantis* sp.2 y *P. pharangobates* se observa con dificultad dado el solapamiento de los grupos gráficamente.

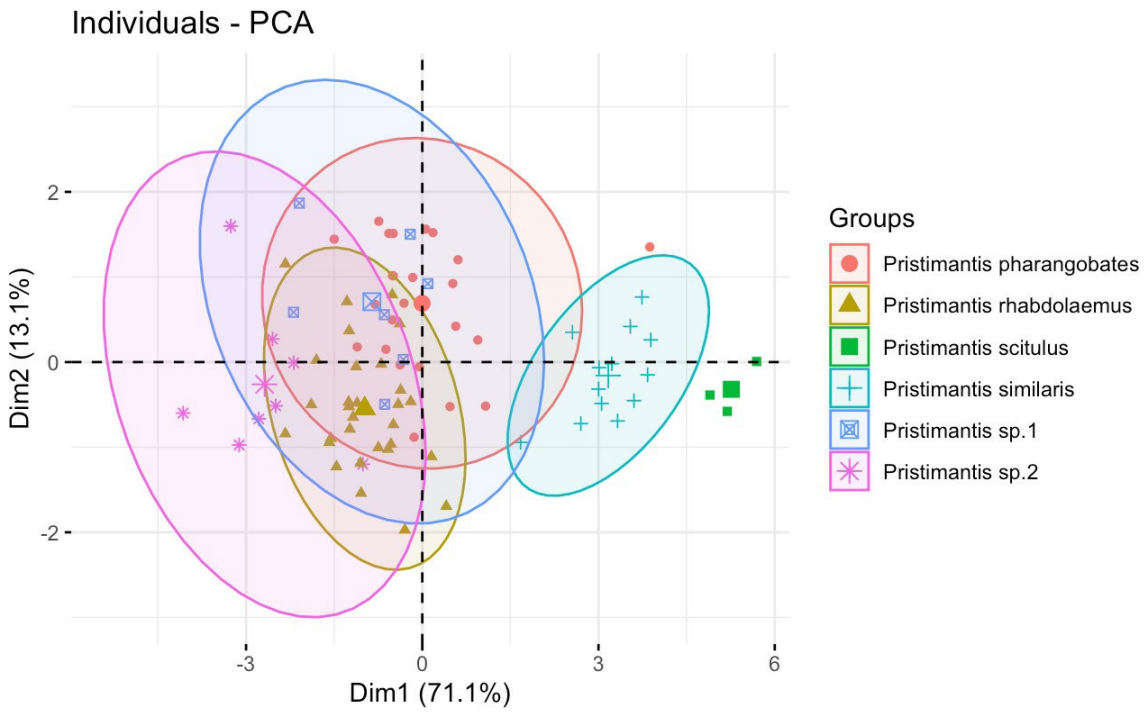


Figura 16. Análisis de componentes principales para las hembras. Relación de las dos primeras componentes con las especies analizadas.

Machos

Por otro lado, se observó que en los machos (Figura 17) las variables que más

contribuyen a las componentes son las variables F4 (ancho del disco del dedo IV de la mano) y EN (distancia ojo – nostrilo), mostradas en rojo y naranja. Seguido de las variables HW (ancho de la cabeza) y TL (longitud de la tibia).

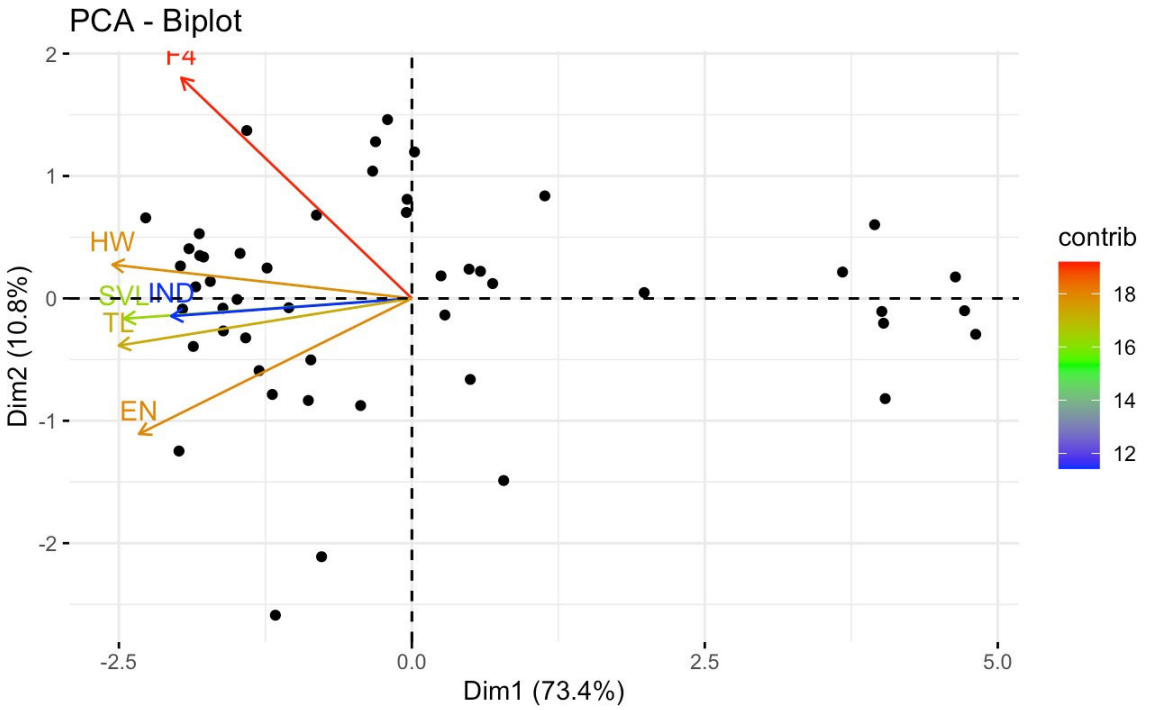


Figura 17. Biplot de contribución de las seis variables a los componentes principales en machos. Escala de color de rojo a azul, donde rojo equivale a la mayor contribución de las variables hacia las componentes.

La primera componente (73.4% de la varianza) no presentó cargas altas factoriales. La segunda componente (10.8% dela varianza) tiene cargas factoriales altas en F4. La tercera componente (8.7% de la varianza) tuvo cargas factoriales bajas en HW. La cuarta componente (3.8% de la varianza) tuvo cargas factoriales bajas en EN. La quinta componente (2.3% de lavarianza) tuvo cargas factoriales medias en EN. Finalmente, la sexta componente (1.0 % de la varianza) tuvo cargas factoriales medias en HW (Tabla 11).

Tabla 11. Cargas factoriales, desviación estándar y porcentaje de varianza de las seis componentes principales para los datos morfométricos de los machos.

Variables	Componentes principales					
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6

SVL	-0.43	-0.07	0.05	**0.86**	-0.15	0.22
HW	-0.45	0.12	0.14	-0.25	0.65	**0.53**
EN	-0.41	-0.51	0.10	-0.42	**-0.57**	0.25
IND	-0.36	0.06	**-0.89**	-0.05	0.11	-0.22
F4	-0.36	**0.83**	-0.06	-0.15	-0.40	-0.08
TL	-0.44	-0.18	-0.41	-0.03	-0.23	-0.74
Desviación estándar	**2.07**	**0.80**	**0.72**	**0.54**	**0.37**	**0.25**
% Varianza	**73.41**	**10.79**	**8.69**	**3.78**	**2.33**	**1.10**
%Varianza acumulada	**73.41**	**84.19**	**92.88**	**96.53**	**98.99**	**100.00**

De acuerdo con lo observado en el gráfico del ACP para los machos (Figura 18) con las primeras dos componentes (84.2% de la varianza), los datos morfométricos solo reconocen fuertemente como grupos distintos a *Pristimantis rhabdolaemus*, *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis similaris* entre sí. Mientras que la distinción de *P. rhabdolaemus* con las especies *Pristimantis* sp.2 y *P. pharangobates* se observa con dificultad dado el solapamiento de los grupos gráficamente.

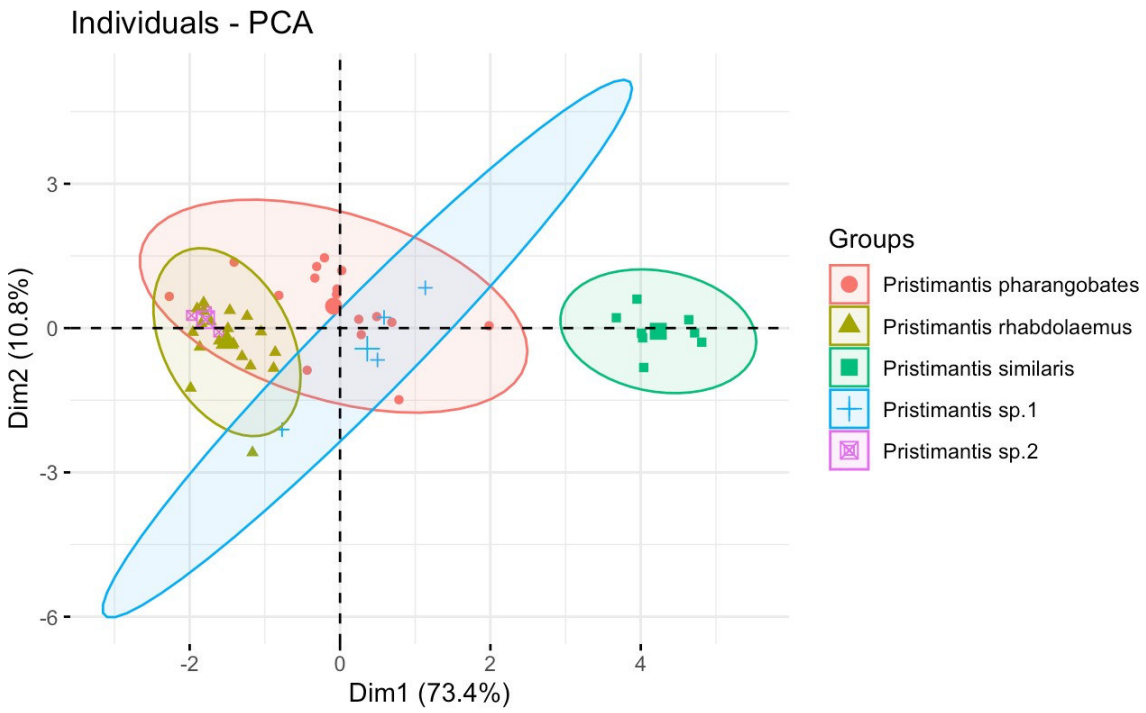


Figura 18. Análisis de componentes principales para los machos. Relación de las dos primeras componentes con las especies analizadas.

6.5.3. Análisis Gaussiano Mixto

Este análisis fue ejecutado por sexos. Donde se realizó los análisis “backward” y “forward” para encontrar los grupos.

Hembras

En el análisis de hembras se obtuvo que los datos siguen un modelo elipsoidal (EEE) de igual forma y orientación con cuatro componentes (Tabla 12), por lo que se puede interpretar que existen cuatro grupos (Figura 19) aunque ninguno se corresponde con las especies nominales.

Tabla 12. Agrupamiento según el análisis Gaussiano mixto para las hembras de las especies analizadas en el grupo *Pristimantis danae*.

Clase	Grupos			
	I	II	III	IV
Pristimantis pharangobates	2	2	2	18
Pristimantis rhabdolaemus	0	5	0	25

Pristimantis scitulus	0	0	3	0
Pristimantis similaris	0	0	13	0
***Pristimantis* sp. 1**	0	0	0	7
***Pristimantis* sp.2**	1	1	0	6

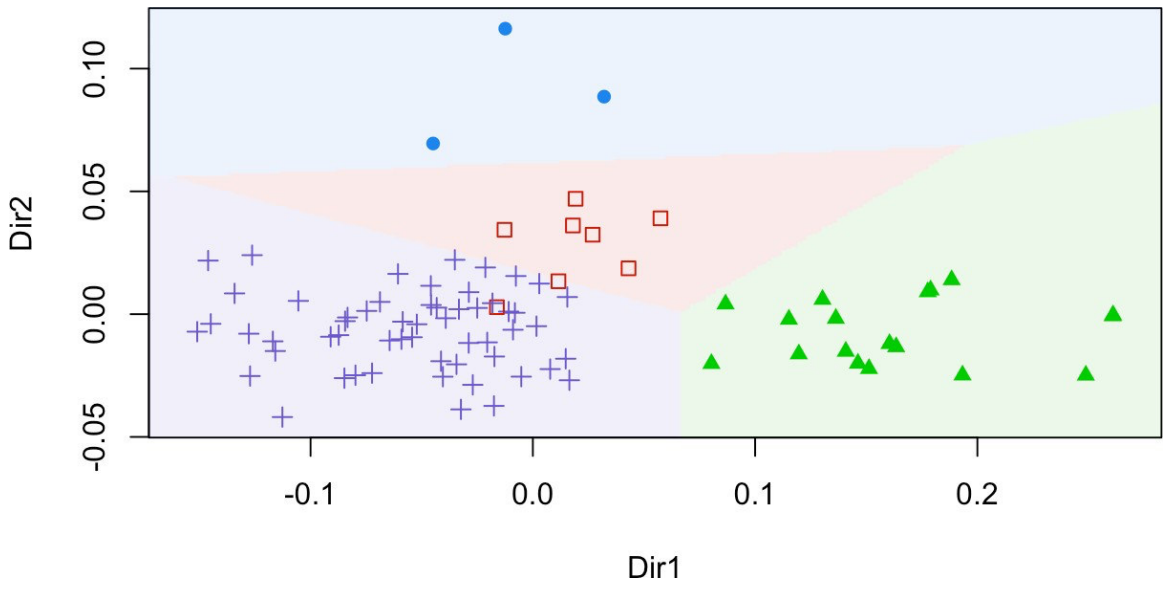


Figura 19. Gráfico de clasificación del análisis Gaussiano mixto de los especímenes hembras, con los cuatro grupos. Grupo I: Círculos azules, grupo II: Cuadrados rojos, grupo III: Triángulos verdes, grupo IV: Cruces moradas.

Machos

En el análisis de machos se obtuvo que los datos siguen un modelo esférico (VII) de volumen variable con cuatro componentes (Tabla 13), por lo que se puede interpretar que existen cuatro grupos (Figura 20). De estos grupos, se visualiza que las especies *Pristimantis rhabdolaemus* y *Pristimantis similaris* se corresponden entre sí.

Tabla 13. Agrupamiento según el análisis Gaussiano mixto para los machos analizadas en el grupo *Pristimantis danae.*

Clase	**Grupos**			
	I	**II**	**III**	**IV**
Pristimantis pharangobates	9	0	7	0

Pristimantis rhabdolaemus	3	0	0	**16**
Pristimantis similaris	0	**8**	0	0
Pristimantis sp. 1	3	0	1	0
Pristimantis sp.2	3	0	0	0

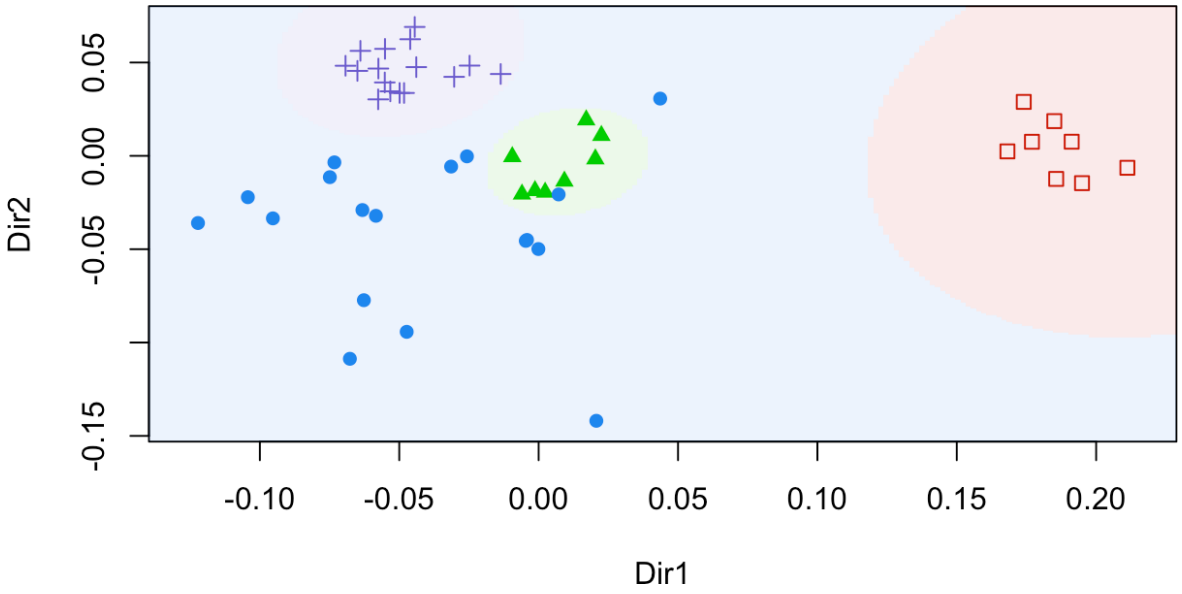


Figura 20. Gráfico de clasificación del análisis Gaussiano mixto de los especímenes machos, con los cuatro grupos. Grupo I: Círculos azules, grupo II: Cuadrados rojos, grupo III: Triángulos verdes, grupo IV: Cruces moradas.

6.5.4. Análisis de Función Discriminante

El análisis de función discriminante se realizó de acuerdo con el sexo y con las variables morfométricas que cumplieron con el supuesto de normalidad.

Hembras

En las hembras, la primera función discriminante (LD1) explicó el 85.11% de la varianza total de los datos, y la medida que más contribuyó a la discriminación fuela variable FL (Longitud del pie), para la segunda discriminante (LD2), esta explicó el 10.42% de la varianza, y la variable que más contribuyó a la discrimiación de los grupos fue FL (Longitud del pie). La tercera función discriminante (LD3) explicó el 2.71% de la varianza, y la variable que más contribuyó fue FL (Longitud del pie). La cuarta función discriminante (LD4) explicó el 1.58% de la varianza y la variable que más contribuyó fue TL (longitud de la

tibia). Finalmente, la última función discriminante (LD5) explicó el 0.18% de la varianza y la variable que más contribuyó fue TL (longitud de la tibia) (Tabla 14).

Tabla 14. Funciones discriminantes de los datos morfométricos de las hembras de las especies de *Pristimantis del grupo danae.*

Variables	LD1	LD2	LD3	LD4	LD5
SVL	13.40	10.28	-0.05	4.80	-16.14
TYH	0.82	-9.54	-5.14	12.30	-14.97
TYL	10.11	-5.30	17.17	-21.74	5.90
TL	11.43	-18.09	-12.15	**19.49**	**18.94**
TH	2.65	5.00	-28.93	-28.57	-5.58
FL	**16.63**	**22.44**	**28.75**	10.70	10.39
% de discriminación	85.11%	10.42%	2.71%	1.58%	0.18%

El análisis discriminante para las hembras nos evidencia en la matriz de análisis de clasificación (Tabla 14) que todos los individuos de las seis especies analizadas de *Pristimantis* presentan una asignación parcialmente correcta a sus grupos. En el caso *de P. rhabdolaemus*, se observa que el 71.8% de los ejemplares (28) está correctamente asignados a la especie, mientras que el 28.2% se halla distribuido entre las especies de *P. pharangobates*, *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2, con un total de 11 ejemplares que estarían incorrectamente asignados. Por otro lado, las únicas especies correctamente asignadas a su grupo son *P. scitulus* y *Pristimantis* sp.2, con el 100% de correspondencia dentro de su clasificación.

Tabla 15. Matriz de clasificación del análisis discriminante de las hembras en las especies de *Pristimantis* del grupo danae.

	CLASE PREDICHA					
CLASE REAL	*Pristimantis pharangobates*	***Pristimantis rhabdolaemus***	*Pristimantis scitulus*	*Pristimantis similaris*	*Pristimantis* sp.1	*Pristimantis* sp.2
Pristimantis pharangobates	18	**5**	0	1	0	0
Pristimantis rhabdolaemus	**0**	**28**	**0**	**0**	**2**	**0**
Pristimantis scitulus	0	**0**	3	0	0	0
Pristimantis similaris	0	**0**	0	13	0	0
Pristimantis sp.1	2	**3**	0	0	2	0
Pristimantis sp.2	0	**3**	0	0	0	5
Pristimantis pharangobates	95.0%	**12.8%**	0.00%	7.1%	0.0%	0.0%
Pristimantis rhabdolaemus	**5.0%**	**71.8%**	**0.0%**	**0.0%**	**50.0%**	**0.0%**

Pristimantis scitulus	0.0%	**0.0%**	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%
Pristimantis similaris	0.0%	**0.0%**	0.0%	92.9%	0.0%	0.0%
Pristimantis sp.1	0.0%	7.7%	0.0%	0.0%	50.0%	0.0%
Pristimantis sp.2	4.2%	**7.7%**	0.0%	0.0%	0.0%	100.0%

La asignación entre la clase real y la clase predicha (Tabla 15), se evidencia en la gráfica de las dos primeras funciones discriminantes (Figura 21) las cuales explican el 85.11% de los datos. La especie de interés, *P. rhabdolaemus*, se halla casi indistinta con sus congéneres, excepto cuando se las observa con *P. scitulus* y *P. similaris*, con quienes se evidencia una clara diferenciación.

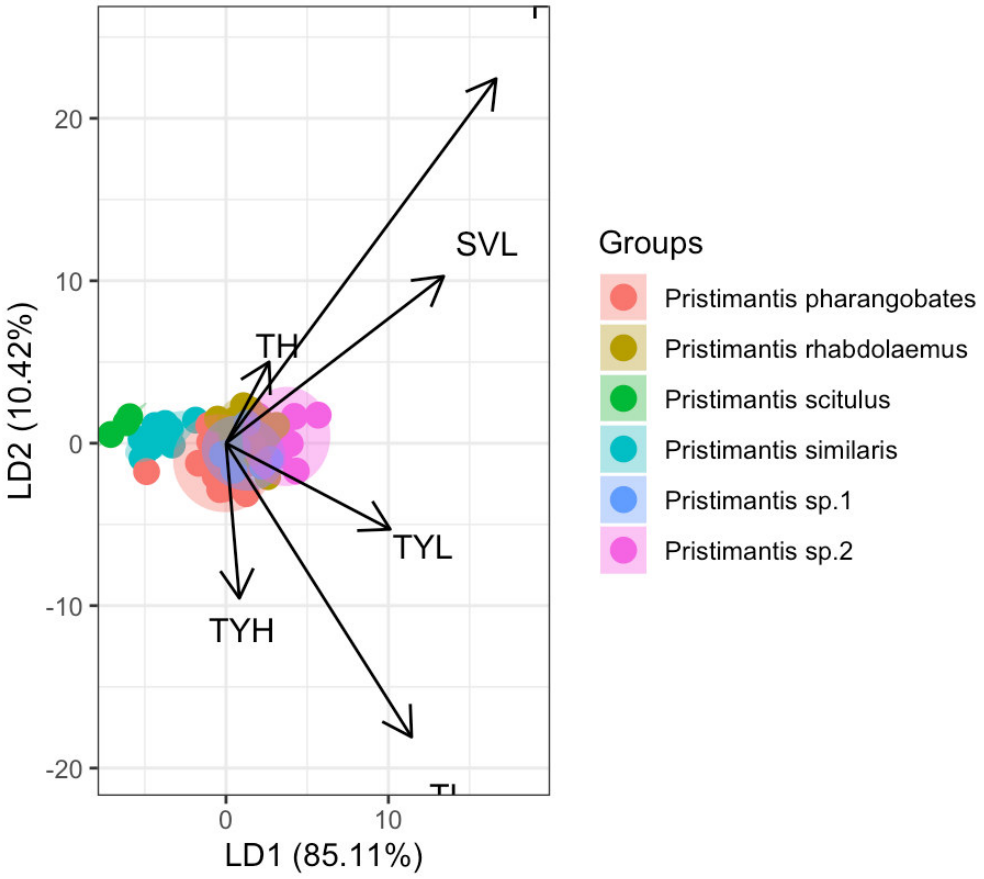


Figura 21. Gráfico del análisis de la función discriminante en hembras. Las flechas más largas indican mayor contribución a las discriminantes.

Machos

En los machos, la primera función discriminante (LD1) explicó el 72.88% de la varianza total de los datos, y la medida que más contribuyó a la discriminación fue la variable EN (Distancia ojo–nostrilo), para la segunda discriminante (LD2),

esta explicó el 23.99% de la varianza, y la variable que más contribuyó a la discrimiación de los grupos fue IND (distancia internarial). La tercera función discriminante (LD3) explicó el 2.84% de la varianza, y las variables que más contribuyeron fueron F4 (Ancho del disco del dedo IV de la mano) y TL (Longitud de la tibia). La cuarta función discriminante (LD4) explicó el 0.29% de la varianza y la variable que más contribuyó fue F4 (Ancho del disco del dedo IV de la mano) (Tabla 16).

Tabla 16. Funciones discriminantes de los datos morfométricos de los machos de las especies de *Pristimantis del grupo danae.*

Variables	LD1	LD2	LD3	LD4
SVL	-0.65	-0.19	-0.72	0.51
HW	-0.04	-1.77	-1.05	-1.40
EN	**1.49**	1.54	-0.79	-1.73
IND	-1.42	**4.90**	1.40	0.68
F4	0.77	-1.18	**1.62**	**1.26**
TL	-0.40	0.20	1.50	0.27
% de discriminación	**72.88**	**23.99**	**2.84**	**0.29**

El análisis discriminante para los machos nos evidencia a su vez, en la matriz de análisis de clasificación (Tabla 17) se observa que en el caso *de P. rhabdolaemus*, se observa que el 94.7% de los ejemplares (18) está correctamente asignados a la especie, mientras que el 6.3% se halla en la especie de *P. pharangobates*, con un total de un único ejemplar que estaría incorrectamente asignado. Asimismo, la única especie que estaría completamente asignada a su grupo corresponde a la especie candidata *Pristimantis* sp.1, con el 100% de su clasificación (Tabla 17).

Tabla 17. Matriz de clasificación del análisis discriminante de los machos en las especies de *Pristimantis* del grupo danae.

	CLASE PREDICHA				
CLASE REAL	*Pristimantis pharangobates*	***Pristimantis rhabdolaemus***	*Pristimantis similaris*	*Pristimantis* sp.1	*Pristimantis* sp.2
Pristimantis pharangobates	15	**0**	0	0	1

Pristimantis rhabdolaemus	**1**	**18**	**0**	**0**	**0**
Pristimantis similaris	0	**0**	8	0	0
Pristimantis sp.1	0	**0**	1	3	0
Pristimantis sp.2	0	**1**	0	0	2
Pristimantis pharangobates	93.7%	**0%**	0%	0%	33.3%
Pristimantis rhabdolaemus	**6.3%**	**94.7%**	**0%**	**0%**	**0%**
Pristimantis similaris	0%	**0%**	88.9%	0%	0%
Pristimantis sp.1	0%	**0%**	11.1%	100%	0%
Pristimantis sp.2	0%	**5.3%**	0%	0%	66.7%

La correcta asignación entre la clase real y la clase predicha (Tabla 17), se evidencia en la gráfica de las dos primeras funciones discriminantes (Figura 22) las cuales explican el 72.88% de los datos. La especie de interés *P. rhabdolaemus*, se halla adecuadamente distinguida con todos sus congéneres.

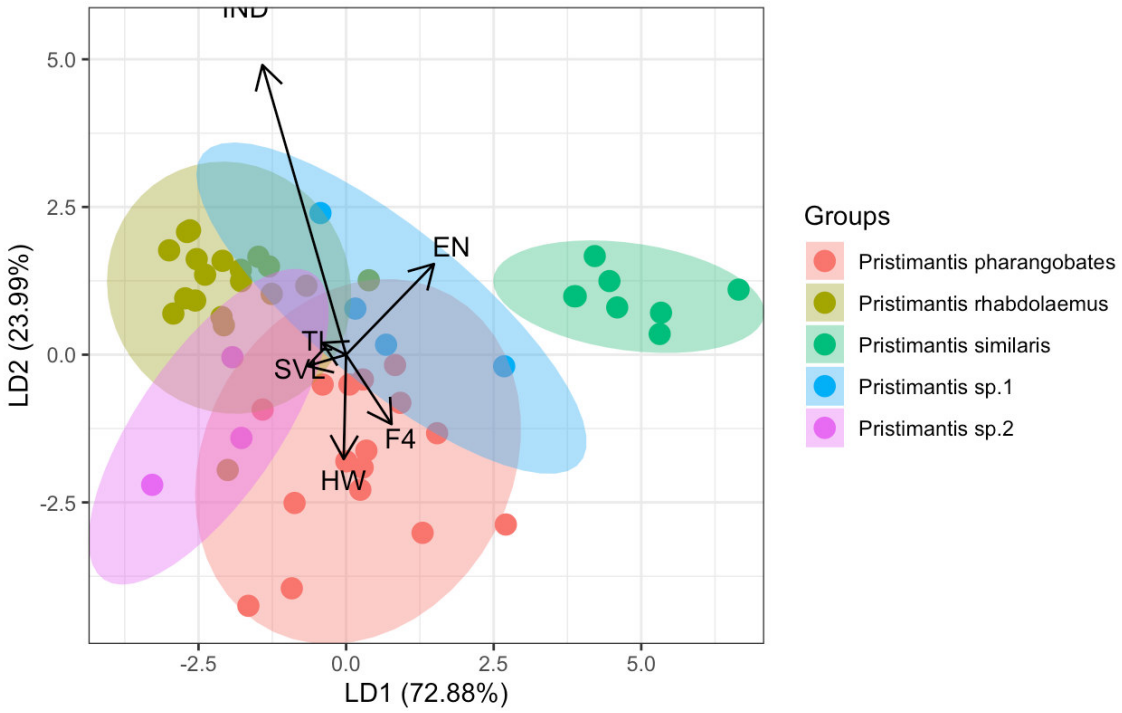


Figura 22. Gráfico del análisis de la función discriminante en machos. Las flechas más largas indican mayor contribución a las discriminantes.

6.6. Análisis filogenético

6.6.1. Análisis de Máxima Verosimilitud

Se recuperó un árbol filogenético de Máxima Verosimilitud con los cuatro genes concatenados: dos genes mitocondriales (16S ARNr, COI) y dos genes nucleares (RAG1, TYR). En este árbol se observa que la especie de interés *Pristimantis rhabdolaemus*, representado con 18 terminales en la filogenia, corresponde a un clado monofilético con valores de soporte superiores a 80 (Figura 23). Sin embargo, las relaciones filogenéticas con sus grupos hermanos, donde se ubican las especies *Pristimantis pharangobates*, *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2 y la recientemente descrita *Pristimantis similaris* poseen valores bajos de soporte (57 y 74).

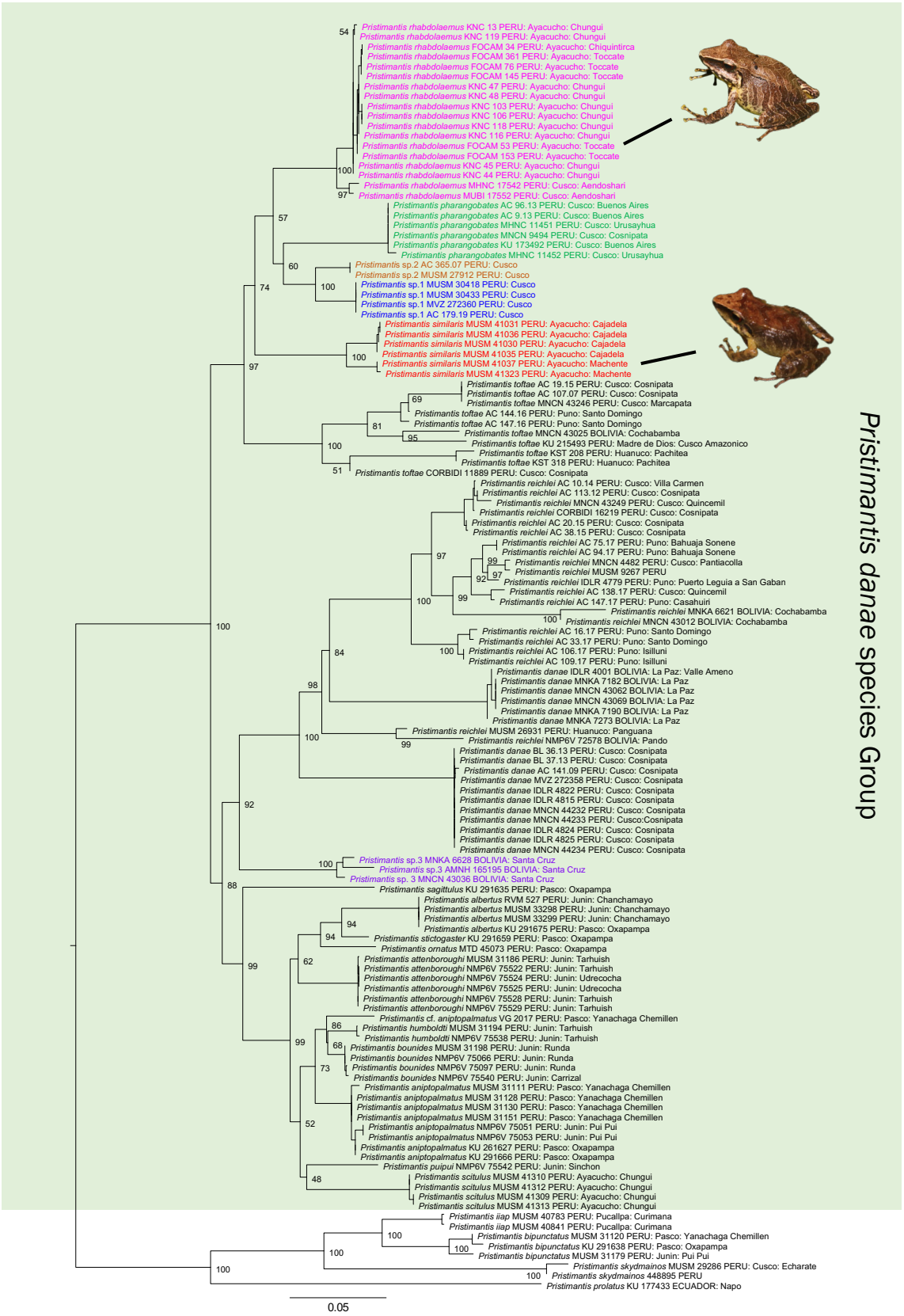


Figura 23. Árbol filogenético con Máxima Verosimilitud. 1000 remuestreos de Bootstrap. Los valores de soporte del Bootstrap se muestran en los nodos. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia, *Pristimantis pharangobates* en verde, *Pristimantis* sp.1 en azul, *Pristimantis* sp.2 en naranja y *Pristimantis similaris* en rojo

6.6.2. Análisis de Inferencia Bayesiana

Se recuperó un árbol filogenético de Inferencia Bayesiana usando los mismos cuatro genes concatenados donde se observa que la especie de interés *Pristimantis rhabdolaemus*,representada con 18 terminales en la filogenia, forma un grupo monofilético con valores de probabilidad posterior de 1 (Figura 24). Aunque, las relaciones filogenéticas con las especies más relacionadas tienen bajo valores de soporte también se las vincula con *P. pharangobates*, *P. similaris*, *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2.



Figura 24. Árbol filogenético con Inferencia Bayesiana. Los valores de soporte de probabilidad posterior se muestran en los nodos. *Pristimantis rhabdolaemus* en fucsia, *Pristimantis pharangobates* en verde, *Pristimantis* sp.1 en azul, *Pristimantis* sp.2 en naranja y *Pristimantis similaris* en rojo.

6.6.3. Distancias genéticas

Las distancias genéticas (distancias p no corregidas) para el gen ARNr 16S entre *P. rhabdolaemus* y las especies del grupo de especies de *P. danae* varían del 5.6% al 8.9% para *P. pharangobates*, del 6.6% al 7.2 % para *P. scitulus*, del 5.6% al 6.9% para *P. similaris*, del 3.4% al 3.6% para *Pristimantis* sp.1, 3.2% al 3.4% para *Pristimantis* sp. 2 y 6.1% al 8.9% para *P. toftae* (ver Apéndice IV). También identificamos dos poblaciones dentro de *P. rhabdolaemus*, la primera perteneciente a Ayacucho y la segunda de Cusco. Las distancias genéticas entre estas poblaciones fueron del 0.9% al 1.1% (Tabla 18).

Tabla 18. Distancias genéticas entre *Pristimantis rhabdolaemus* y las especies más relacionadas.

Especies	***Pristimantis rhabdolaemus***
Pristimantis pharangobates	5.6% - 8.9%
Pristimantis scitulus	6.6.% - 7.2%
Pristimantis similaris	5.6% - 6.9%
Pristimantis sp.1	3.4% - 3.6%
Pristimantis sp.2	3.2% - 3.4%
Pristimantis toftae	6.1% - 8.9%

6.6.4. Delimitación de especies

El análisis de delimitación de especies muestra que las ITD entre poblaciones de una misma especie muestran valores bajos en comparación con las ITD entre especies, con excepción de *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2 (Tabla 19).

Tabla 19. Distancias arbóreas interespecíficas (ITD) y probabilidades de Rosenberg P (AB) basado en genes concatenados entre la especie *P. rhabdolaemus* y las especies filogenéticamente relacionadas.

Especie	Especie más cercana	ITD	P de Rosenberg (AB)
***P. rhabdolaemus* Ayacucho**	***P. rhabdolaemus* Cusco**	**0.02**	**7.6E-4**
P. similaris Cajadela	*P. similaris* Machente	0.03	0.03
Pristimantis sp.1	*Pristimantis* sp.2	0.04	0.03
P. rhabdolaemus	***Pristimantis* sp.2**	**0.08**	**7.9E-10**
P. pharangobates	*Pristimantis* sp.2	0.09	1.9E-4

Pristimantis similaris	*Pristimantis* sp.2	0.11	2.9E-8

De la misma forma, las probabilidades de Rosenberg son altamente significativas entre especies, pero no son significativas (valores de P mayores a 0.01) entre poblaciones de una misma especie, con la excepción de las poblaciones de *P. rhabdoalemus* de Ayacucho y Cusco (Tabla 19).

7. Discusión

Los bosques montanos de Perú son mundialmente conocidos debido a sus altos niveles de biodiversidad y endemismo (Myers *et al*. 2000; Bush *et al*. 2007; Garavito *et al*. 2012). Asimismo, por su alta importancia global para la conservación de sus especies y recursos naturales (Orme *et al*. 2005; Anderson *et al*. 2011; Swenson *et al*. 2012). Por lo que estudios como este resultan relevantes, ya que ayudan a determinar la verdadera riqueza de especies en un grupo críptico, a través del uso de distintas herramientas para establecer claros límites de especies, principalmente para establecer adecuadas medidas de conservación en las especies estudiadas. En muchos casos se ha considerado que estas especies poseen grandes rangos de distribución geográfica, lo que ha generado que en los listados de categorización de especies de UICN (UICN. Red List of Species 2022) o de las evaluaciones nacionales (DS 004-2014-MINAGRI), se consideren como especies en Preocupación Menor (LC).

El caso de *Pristimantis rhabdolaemus* es que se trata de una especie que inicialmente se la creía distribuida desde Ayacucho hasta Cochabamba (Bolivia), pasando por los departamentos de Cusco, Madre de Dios y Puno (Padial *et al*. 2014), por lo que esta información estaba generando que se la ubique como una especie categorizada como de Preocupación Menor (LC) y para la evaluación nacional peruana no está considerada. Por lo que se estimó necesario como fines de esta investigación conocer los límites de especie y de distribución geográfica de la misma para evitar más confusiones futuras.

7.1. Evidencia morfológica

De acuerdo con la evidencia morfológica, se exhiben algunos caracteres importantes como la presencia de chevrones en el dorso y la forma *per se* de estos, algunos tubérculos como los del talón, los ulnares y los que se ubican sobre el párpado, de acuerdo con lo que se indica en Lehr (2007), cuando revalida la especie *P. rhabdolaemus*. Asimismo, también se reconoce a la coloración de la garganta, el pecho, las ingles y la parte posterior de las piernas como características útiles para la diagnosis y comparación entre las especies este grupo. Aunque en muchos de los casos, las diferencias en los distintos estados de carácter pueden ser sutiles, y en algunos casos se pueden solapar, por lo que ha resultado complejo de delimitar en el pasado (Lynch & McDiarmid 1987). Esto había generado que las especies se hayan mantenido bajo el mismo nombre, como por ejemplo, denominar con anterioridad a *Pristimantis pharangobates* como *P. rhabdolaemus* (Lynch & McDiarmid 1987), lo que había provocado que otros autores continúen utilizando el nombre sinonimizado en sus evaluaciones, generando aún más confusión sobre la especie *P. rhabdolaemus* (Heinicke *et al*. 2007, Lehr *et al*. 2007, Hedges *et al*. 2008, Pinto *et al*. 2012, Siu-Ting 2012, Padial *et al*. 2014, Rivera-Prieto *et al*. 2014, Arroyo Sanchez 2016, Mendoza *et al*. 2015).

Por otro lado, en el presente estudio se reconoce que existen grados de dificultad para hacer reconocimientos y delimitaciones de las especies de este grupo si se trabaja con ejemplares hembras o juveniles. Debido a que resulta más difícil de estimar la madurez sexual, y, por lo tanto, el desarrollo completo de sus características morfológicas o de su tamaño final en estadío adulto. Del total de especies analizadas, *P. scitulus* corresponde a la especie con características más conspicuas que la permiten diferenciarla fácilmente de sus congéneres. Esto se ha conseguido por el registro de individuos obtenidos en trabajo de campo reciente, con lo cual se ha hecho posible el reconocimiento de la coloración en vida por primera vez desde su descripción en 1976. Mientras que, las especies que presentan dificultad de realizar identificaciones taxonómicas más precisas corresponden a las especies candidatas de *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2, debido a su gran similitud morfológica, sobretodo cuando se las quiere diferenciar de las especies de *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates*. Motivo por el cual es importante el uso de diferentes líneas de evidencia que permitan

esclarecer los límites de especies en este grupo.

7.2. Distribución geográfica

La especie *Pristimantis rhabdolaemus* fue descrita de bosques montanos de altitud media restringidos a los departamentos de Ayacucho y Cusco (Duellman 1978a). Sin embargo, tras visitar la localidad tipo de *P. rhabdolaemus* (ahora conocida como Machente, Departamento de Ayacucho) a 1650 m s.n.m., no se pudo encontrar ningún ejemplar de esta especie, en su defecto se encontró otra población de la recientemente descrita *P. similaris* (Herrera-Alva *et al*. 2023). Por esa razón, se secuenciaron especímenes de *P. rhabdolaemus* de Toccate a 2000 m s.n.m., y de la parte baja de Chiquintirca a 2900 m s.n.m., ambos en el distrito de Anchihuay. Adicionalmente, se secuenciaron especímenes de la localidad de Chaupichaca en el distrito de Chungui entre los 2000 y 2400 m s.n.m, en el Departamento de Ayacucho (a aproximadamente 45 km al sureste en línea recta de Machente) dado que el análisis morfológico y la comparación con la serie tipo confirmaron que estos especímenes correspondían a *P. rhabdolaemus* sensu stricto. La presencia de *P. rhabdolaemus* en Aendoshari, Cusco (al otro lado del río Apurímac) seguirá siendo una hipótesis hasta que se disponga de más especímenes y tejidos del departamento de Cusco y se prueben contra la hipótesis de dos especies diferentes siguiendo un enfoque integrador (Herrera-Alva *et al*. 2023).

Por otro lado, Padial *et al*. (2007) reportaron a *P. rhabdolaemus* en Bolivia basándose en el marcador ARN 16S de dos especímenes asignados incorrectamente como esta especie (MNKA 6628 y MNCN 43036); sin embargo, las filogenias concatenadas sugieren que los especímenes bolivianos pertenecen a una especie diferente y probablemente no descrita, determinada como *Pristimantis* sp.3 en este estudio (en morado, Figura 23 y Figura 24). Asimismo, los ejemplares denominados como paratipos de *P. rhabdolaemus* de la localidad de Santa Rosa (Duellman 1978a), son denominados como *Pristimantis* sp.4 (Ver Apéndice I), dado que corresponden a ejemplares juveniles y no se corresponden con la morfología de la especie de interés. Además, el ejemplar LSUMZ 26145, denonimado como paratipo de *P. rhabdolaemus*, corresponde a otra especie del género *Pristimantis* y no es parte del grupo *P. danae*, por lo que resulta importante

corregir la serie tipo de esta especie.

Las especies *Pristimantis* sp.1 de Cosñipata y *Pristimantis* sp. 2 de Alfamayo, ambas en Cusco (Figura 9), son denominadas como especies candidatas y son morfológicamente similares (Tabla 5) y filogenéticamente relacionadas con *P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus* (en azul y naranja, respectivamente; Figura 23 y Figura 24), las que, a su vez, se corresponden como especies hermanas. Por lo que, se necesitan especímenes y análisis adicionales para evaluar el estado taxonómico de estas potenciales nuevas especies, ya que solo se tuvieron cuatro y dos ejemplares secuenciados, respectivamente.

En consecuencia, *P. pharangobates* debería restringirse a los bosques montanos del departamento de Cusco, en el rango de distribución altitudinal desde los 2000 a 2900 m s.n.m. hasta que se disponga de datos moleculares que respalden la presencia de esta especie en Madre de Dios, Puno y Bolivia.

7.3. Evidencia morfométrica

De acuerdo con la evidencia morfométrica, se presenta que las especies analizadas del grupo *P. danae*, se agrupan informativamente cuando se consideran a los ejemplares machos de las especies de interés (Figura 18, 20 y 22). Lo cual también se ha observado en especies del género *Amazophrynella* (Rojas *et al*. 2018). Esto, a través del uso de herramientas con el análisis de componentes principales y función discriminante.

En el caso de las especies evaluadas del grupo *P. danae*, los caracteres más informativos son el tamaño corporal, la longitud del rostro, la longitud de la tibia y el ancho del disco del dedo IV de la mano, las cuales explican adecuadamente el agrupamiento de las especies. Por lo que es importante su consideración al momento de delimitar especies de este grupo. Dicha información se corrobora con la aplicación del análisis de componentes principales, función discriminante y con el análisis Gaussiano.

Las especies con mayor soporte morfométrico corresponden a *P. similaris* y *P. rhabdolaemus*, las cuales se distribuyen contiguas en la gradiente altitudinal del Valle del río Chunchubamba. Estas especies parapátricas, presentan caracteres

morfológicos y morfométricos divergentes (ver Tabla 5, Figura 17, Figura 18 y Figura 21) que permiten la diferenciación de dichas especies. Esto se corresponde con hipótesis presentadas para especies con historias evolutivas por divergencia parapátrica, y en las cuales se puede aplicar el concepto biológico de especie en el sentido que fue planteado por Darwin (1859) y Mayr (1942). Casos similares han sido estudiados en anfibios (Kwet *et al*. 2005), serpientes (Hedges 2002) y mamíferos (Cserkész *et al*. 2020).

Por lo que, *P. rhabdolaemus, P. pharangobates* y *P. similaris* corresponden a especies que pueden ser delimitadas morfométricamente a través del uso de ejemplares machos adultos.

7.4. Evidencia molecular

El análisis molecular del grupo de interés nos evidencia que la especie *Pristimantis rhabdolaemus* se halla adecuadamente delimitada. Asimismo, al formar un grupo o clúster en las filogenias, considerando que se empleó 18 terminales (Figura 23 y Figura 24) con soportes superiores a 80, indican la robustez de la delimitación de esta especie. Aunque se evidencia una población adicional de Cusco, con la cual se tienen distancias genéticas de 0.9 a 1.1% (Apéndice IV), la cual se ubica como un clado hermano de la especie *P. rhabdolaemus* sensu stricto de Ayacucho.

Adicionalmente, el análisis de P de Rosenberg y de ITD de delimitación de especies se estaría indicando que al tener un $p<0.01$ y un ITD de 0.02 (Tabla 19) las dos poblaciones tienen valores bajos de ITD, pero que posiblemente correspondan a dos taxones con historias evolutivas distintas. Sin embargo, el número de ejemplares analizados (dos individuos) es insuficiente para ser concluyente.

Por otro lado, la especie *P. similaris*, se evidencia como un grupo bien soportado en la filogenia (Figura 22 y Figura 24). A su vez, esta presenta dos poblaciones, una ubicada en Cajadela (localidad tipo) y otra en Machente, distanciadas aproximadamente en 40 km en línea recta y ambas ubicadas al oeste del Cañón del Apurimac y pese a tener distancias genéticas mayores a las observadas entre

las poblaciones de *P. rhabdolaemus* (2.7% a 2.8%), no se trataría de dos taxones geneticamente divergentes (P de Rosenberg=0.03, ITD=0.03. Tabla 18). Por lo que se trataría de una sola especie, aunque este resultado se deba al bajo número de individuos analizados.

Finalmente, se tienen las especies *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp. 2, que se ubican como especies hermanas en la filogenia de máxima verosimilitud (Figura 23) y en la de análisis bayesiano (Figura 24). Estas especies tienen distancias genéticas entre sí de 2.5% y con valores de P de Roserberg = 0.03 e ITD = 0.04 (Tabla 18). Dicha información nos estaría indicando que no son taxones geneticamente divergentes, por lo que dichas poblaciones corresponden potencialmente a un solo linaje. Sin embargo, es necesario incrementar el número de muestras para determinar contundentemente los límites de estos grupos.

Por lo tanto, las especies *P. rhabdolaemus*, *P. pharangobates*, *P. similaris* y *P. scitulus* se hallan adecuadamente delimitadas entre sí a través del uso de la evidencia molecular.

7.5. Amenazas

Los Andes Peruanos se ubican como el tercer país latinoamericano que más ha deforestado en el 2020 (Global Forest Watch 2020), con cerca de 202,272 hectareas deforestadas solo en ese año. De los cuales, las zonas más afectadas se precisan en los bosques montanos (SERFOR 2021). En total, se han deforestado más de 2,16 millones de hectáreas de bosque primario húmedo en los últimos 20 años, lo que representa la disminución del 66% del área total de la cobertura arbórea en el país (Global Forest Watch 2020).

En el departamento de Ayacucho la cobertura arborea está principalmente compuesta por ecosistemas de Yunga (MINAM 2018). La cual representaba en el año 2000 el 0.61% de la cobertura total de bosque del territorio nacional (MINAGRI 2000). Hacia el año 2019, la cobertura arbórea disiminuyó hasta el 0.30%, es decir que hubo una reducción del 50% de los bosques de este departamento (SERFOR 2021). Las causas principales de su reducción fueron

los incendios provocados para cambios de usos en el suelo, principalmente para agricultura, la cual se da primordialmente para cultivos ilegales, así como también para frutas y vegetales de consumo local. Estas amenazas ponen en peligro la convivencia del entorno natural, la flora y fauna nativa de los andes tropicales del territorio nacional, con las comunidades aledañas. Esto se da principalmente en los poblados circundantes a los bosques montanos en los valles de Chunchubamba, Piene y Santa Rosa en Ayacucho, ya que no existen esfuerzos nacionales, regionales o comunales por establecer espacios de conservación. De manera similar ocurre en zonas donde no hay reservas ecológicas en Cusco, como es el caso del distrito de Echarate.

Las amenazas descritas se ubican aledañas a las zonas de distribución de *Pristimantis rhabdolaemus* y las especies relacionadas presentes en esta investigación. La pobreza económica y el nivel educativo que perciben las personas que viven en los entornos donde habitan estas especies de anfibios condicionan a un manejo no sostenible de los recursos naturales. Por lo que para lograr cambios importantes en conservación se requiere de un manejo social y económico más acorde a la realidad que se vive en estas zonas de alta diversidad y endemismo de especies, a fin de propiciar una sana convivencia entre las comunidades locales y sus bosques.

7.6. Estado de conservación

Actualmente la especie *Pristimantis rhabdolaemus* se ubica como una especie en Preocupación Menor (LC) de acuerdo con la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (IUCN Red List 2022). Debido a que, según su última evaluación en el 2017, con comentarios del 2019, la ubican como una especie con un rango de distribución altitudinal bien amplia (desde 1000 a 2650 m s.n.m.), además de ser una especie resistente a áreas perturbadas y que posee una población grande y estable.

De acuerdo con lo observado en la presente investigación, la especie *P. rhabdolaemus* se encuentra distribuida en una gradiente altitudinal más restringida, ya que en las zonas bajas (desde 1000 hasta 2000 m s.n.m) se ubica *P. similaris* (Herrera-Alva *et al*. 2023). Por lo que su área de extensión (EOO) es

menor a la sugerida, además presenta la amenaza constante de la destrucción de su hábitat y su población está siendo mermada dada esta amenaza de disminución de los bosques donde esta habita.

Adicionalmente, es necesario corroborar la presencia de la especie en el departamento de Apurímac, dado que Duellman (1978a) lo menciona como una localidad adicional; sin embargo, no se tienen registros de especímenes colectados o vistos en ese lugar. De igual manera, la distribución en Cusco necesita de una cantidad mayor de especímenes para delimitar adecuadamente a la especie siguiendo un enfoque integrador, dado el limitado número disponible para la presente investigación. Por lo que la especie solo estaría distribuida en los bosques montanos de Ayacucho, en el rango altitudinal desde los 2000 a 2900 m s.n.m., hasta que se tenga más información. Lo que estaría potencialmente generando cambios en su actual evaluación de estado de conservación.

La especie *P. pharangobates* está categorizada como de Preocupación Menor (LC) según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (IUCN Red List 2022), ya que, según su última evaluación en el 2019, sitúan a la especie como de amplia distribución geográfica y altitudinal. La ubican en Cusco, Madre de Dios, Puno para Perú, mientras que, para Bolivia, la ubican en La Paz, Cochabamba y Santa Cruz.

De acuerdo con la información registrada en el presente estudio la especie estaría restringida al departamento de Cusco, en elevaciones aproximadas desde los 2000 hasta los 2950 m s.n.m, ya que en las partes más bajas de las montañas de estas zonas estarían ubicándose la especie candidata *Pristimantis* sp.1. Lo cual complementa el patrón encontrado en Ayacucho. El cual corresponde a hallar por niveles altitudinales superiores a una especie y en niveles altitudinales más bajos a otra especie con características morfológicas similares, en las cuales se hipotetiza que podría estar cumpliendo funciones ecológicas similares.

Adicionalmente, los ejemplares de Bolivia corresponderían también a una especie candidata, *Pristimantis* sp.3. Por lo que su distribución en el país vecino también debería comprobarse con estudios más profundos con ejemplares de la

zona y mayores comparaciones con evidencia integradora. Esta información estaría generando potencialmente cambios en su actual evaluación de estado de conservación.

La especie *Pristimantis scitulus*, está categorizada como de Datos Deficientes (DD) según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (IUCN Red List 2022), ya que, según su última evaluación en 2018, la información que se tiene de la especie es muy escasa. De acuerdo con la información recopilada, la especie también se ubica en el distrito de Chungui, provincia de La Mar, departamento de Ayacucho. Sin embargo, pese a la nueva información de la especie, ésta aún es muy escasa como para poder asignarle otra categoría de conservación.

Finalmente, toda la información recopilada de las especies *Pristimantis rhabdolaemus*, *P. pharangobates*, *P. scitulus* y *P. similaris*, nos evidencia la relevancia de tomar en consideración un análisis más completo en lo posible cuando se tratan de grupos crípticos. En este estudio se utilizó evidencia morfológica, morfométrica y genética, lo que permitió poder esclarecer los límites de estas cuatro especies. Sin embargo, es importante resaltar que es necesario la inclusión de más muestras para poder tener un análisis más claro en el caso de las especies candidatas *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2, ya que con respecto a estas solo se tuvieron disponibles cuatro y dos, respectivamente, para el análisis genético; y 13 y 11, respectivamente para el análisis morfológico y morfométrico. Sin embargo, haciendo un análisis minucioso de la morfología, se pudo notar un carácter morfológico, la coloración del pecho y garganta, como uno de los que estaría generando una mayor distinción con sus congéneres, además de tener una distribución geográfica distante (Figura 9), lo cual podría haber permitido una especiación alopátrica en estas dos especies candidatas.

Asimismo, es recomendable que se incluya la evidencia acústica, para poder esclarecer de manera más sólida y contundente los límites entre especie en grupos crípticos del género *Pristimantis*. En el caso de la presente investigación, no fue posible su uso dado la carencia de recopilación de este dato, ya que la especie no vocaliza en presencia de disturbios, como la presencia de linternas, ruidos, o incluso al mantenerlas en captura temporal, por lo que no pudo ser

posible hacer uso de esta línea de evidencia tan importante en estudios con anfibios.

8. Conclusiones

- Las especies *Pristimantis rhabdolaemus*, *Pristimantis pharangobates* y *Pristimantis scitulus* se hallan adecuadamente delimitadas a través de uso de evidencias morfológicas, morfométricas y moleculares.
- La evidencia morfométrica es más informativa en individuos machos, sobretodo entre los pares de especies *P. rhabdolaemus* vs. *P. similaris*; *P. pharangobates* vs. *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates* vs. *P. similaris*.
- La evidencia morfológica necesita del apoyo de otras fuentes de evidencia para la delimitación adecuada en grupos crípticos, como es el caso del grupo de especies de *Pristimantis danae*.
- Las especies candidatas *Pristimantis* sp.1 y *Pristimantis* sp.2 necesitan de más información de especímenes para completar la delimitación molecular y morfométrica, la delimitación morfológica también presenta algunas deficiencias.
- Los paratipos de *P. rhabdolaemus* de las localidades de Loreto y Santa Rosa, Ayacucho corresponden a otras especies de *Pristimantis*, de momento no identificadas, por lo que se las debería separar de la serie tipo.
- Las especies parapátricas *P. rhabdolaemus* y *P. similaris* tienen caracteres morfológicos con pocas diferencias; sin embargo, la evidencia molecular las resalta como dos grupos bien definidos y soportados en ambas filogenias.
- Las especies parapátricas *P. pharangobates* y *Pristimantis* sp.1 tienen caracteres morfológicos con diferencias poco conspicuas y la evidencia molecular sigue siendo insuficiente, debido al número de individuos utilizados para realizar una delimitación adecuada, por lo que es necesario más especímenes y secuencias.
- *Pristimantis scitulus* es reconocida como parte del grupo de especies de *Pristimantis danae*, y se la reconoce por primera vez con ejemplares

actuales y secuencias obtenidas en este estudio.

- *Pristimantis scitulus* aún posee muy poca información de historia natural, amenazas y extensión de distribución para poder asignarle un estado de conservación.
- Las distribuciones geográficas de las especies *P. rhabdolaemus* y *P. pharangobates* deben ser restringidas a Ayacucho y Cusco, respectivamente, hasta que esté disponible más información para evaluar los límites de especies en sus poblaciones cercanas (*P. rhabdolaemus* de Cusco y *Pristimantis* sp.1) con un enfoque integrador.
- Las categorías de conservación de las especies *P. pharangobates* y *P. rhabdolaemus* deben considerar los límites en sus áreas de extensión y amenazas actuales en las zonas donde se distribuyen.
- Las principales amenazas de la especie *P. rhabdolaemus* corresponden al cambio de uso de suelo, como la quema de bosques para terrenos agrícolas, donde habita la especie. Actividad que se ve acentuada por las carencias económicas y educativas de las poblaciones aledañas a su distribución. Asimismo, la ausencia de Áreas Naturales Protegidas en esta reducida zona de bosques en Ayacucho.

9. Recomendaciones

- Para estudios con especies crípticas como es el caso de *P. rhabdolaemus*, es necesario tomar en consideración todas las líneas de evidencia posibles para delimitar una especie y/o grupo de especies.
- Es recomendable verificar los ejemplares tipo, holotipo y paratipos, de las especies de interés, así como realizar muestreos en las localidades de donde se describieron las especies, a fin de conocer lo que correspondería a la especie *sensu stricto*. Además de tener información reciente de las especies de interés.
- Dependiendo de la profundidad y dificultad del grupo de interés se recomienda que se trabaje con más de un gen. En anfibios es típico el uso del gen 16S; sin embargo, algunas especies no pueden ser delimitadas solo con el uso de esa información. En muchos casos se necesitan genes nucleares y en otros casos más complicados como otras especies

de *Pristimantis*, es incluso necesario tomar en consideración el genoma completo.

- En el uso de la evidencia morfométrica, se recomienda utilizar únicamente la información de los ejemplares adultos, además de ensayar como se observan los datos en las distintas pruebas estadísticas al separar la información por sexos y cuando están en conjunto.
- La evidencia acústica puede revelar nueva información que puede usarse para la delimitación de especies de anfibios y proporciona un soporte muy fuerte para este fin. Se recomida su uso siempre que sea posible.
- Se recomienda reevaluar las categorías de conservación de las especies posteriormente a la delimitación, ya que potencialmente mucha información podría ser distinta. Esto debido a la presumible disminución de su distribución geográfica y/o altitudinal.

10. Referencias bibliográficas

Acevedo, A.A., Armesto, O. & Palma, E. (2020) Two new species of *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) with notes on the distribution of the genus in northeastern Colombia. *Zootaxa,* 4750, 499–523. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4750.4.3

Adams, M., Raadik, T. A., Burridge, C. P., & Georges, A. (2014) Global biodiversity assessment and hyper-cryptic species complexes: more than one species of elephant in the room?. *Systematic Biology*, *63*(4), 518-533.

Aguilar, C., Wood Jr, P.L., Cusi, J.C., Guzman, A., Huari, F., Lundberg, M., Mortensen, E., Ramírez, C., Robles, D., Suárez, J., Ticona, A., Vargas, V. J., Venegas, P. J. & Sites Jr J. W. (2013) Integrative taxonomy and preliminary assessment of species limits in the *Liolaemus walkeri* complex (Squamata, Liolaemidae) with descriptions of three new species from Peru. *ZooKeys*, 364, 47–91.

Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M.A., Mozaffari, O., Böhme, W., Harris, D.J., Freitas, S. & Rödder, D. (2013) Cryptic speciation patterns in Iranian rock lizards uncovered by integrative taxonomy. *PloS one*, *8*(12), p.e80563.

Anderson, E.P., Marengo, J., Villalba, R., Halloy, S., Young, B., Cordero, D., Gast, F., Jaimes, E. & Ruiz, D. (2011) Consequences of climate change for ecosystemsand ecosystem services in the tropical Andes. En: Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. (eds.). Climate change and biodiversity in the tropical Andes, pp. 1-18. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).

Aquino, D., Cervantes, R. C., Gernandt, D. S., & Arias, S. (2019) Species delimitation and phylogeny of Epithelantha (Cactaceae). *Systematic Botany*, *44*(3), 600-615.

Arroyo Sánchez, S.B. (2016) Diversificación de las especies altoandinas del grupo *Pristimantis conspicillatus* (Anura: Brachycephalidae): fauna anura primitiva o derivada de la fauna de tierras bajas. *Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias*. 178 pp.

Bossuyt, F., & Milinkovitch, M. C. (2000) Convergent adaptive radiations in Madagascan and Asian ranid frogs reveal covariation between larval and adult traits. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, *97*(12), 6585-6590.

Bush, M.B., Hanselman, J.A. & Hooghiemstra, H. (2007) Andean montane forests and climate change. En: Bush, M.B., Flenley, J. (eds.). Tropical rainforest response to climatic change. pp. 59-79. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany.

Cadena, C. D., Zapata, F., & Jiménez, I. (2018) Issues and perspectives in species delimitation using phenotypic data: Atlantean evolution in Darwin's finches. *Systematic Biology*, *67*(2), 181-194.

Chan, K.O. & Grismer, L. L. (2021) A standardized and statistically defensible framework for quantitative morphological analyses in taxonomic studies. *Zootaxa*, 5023: 293-300.

Chávez, G., Siu-Ting, K., Duran, V., & Venegas, P. J. (2011) Two new species of Andean gymnophthalmid lizards of the genus *Euspondylus* (Reptilia,

Squamata) from central and southern Peru. *ZooKeys*, (109), 1.

Christian, K.A., Nunez, F., Clos, L. & Diaz, L. (1988) Thermal Relations of Some Tropical Frogs Along an Altitudinal Gradient. *Biotropica*, 20, 236–239. https://doi.org/10.2307/2388239

Cserkész, T., Kiss, C., Barkaszi, Z., Görföl, T., Zagorodniuk, I., Sramkó, G., & Csorba, G. (2021) Intra-and interspecific morphological variation in sympatric and allopatric populations of Mustela putorius and M. eversmanii (Carnivora: Mustelidae) and detection of potential hybrids. *Mammal Research*, *66*(1), 103-114.

Darwin, C. (1859). On the origin of species. *Published on*, *24*, 1.

Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407–415. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x

De Queiroz, K. (2005) Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 6600–6607.

Duellman, W.E. (1978a) New species of leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* from *the Cosñipata Valley, Peru. Proceedings of the biological Society of Washington,* 91, 418–430.

Duellman, W.E. (1978b) Three New Species of *Eleutherodactylus* from AmazonianPerú (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 34, 264–270.

Duellman, W.E. (1978c) Two new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Peruvian Andes. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 81, 65–71.

Duellman, W.E. & Hedges, S.B. (2005) Eleutherodactyline Frogs (Anura: Leptodactylidae) from the Cordillera Yanachaga in Central Peru. *Copeia*, 2005, 526–538. https://doi.org/10.1643/ch-05-019r

Duellman, W.E. & Hedges, S.B. (2007) Three new species of *Pristimantis* (Lissamphibia, Anura) from montane forests of the Cordillera Yanachaga in Central Peru. *Phyllomedusa*, 6, 119–135.

Duellman, W.E. & Lehr, E. (2009) *Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru*. Natur und Tier Verlag, Münster, 382.

Duellman, W. E., & Trueb, L. (1988) Cryptic species of hylid marsupial frogs in Peru. Journal of Herpetology 22: 159–179.

Elmer, K.R. & Cannatella, D.C. (2008) Three new species of leaflitter frogs from the upper Amazon forests: cryptic diversity within *Pristimantis "ockendeni"* (Anura: Strabomantidae) in Ecuador. *Zootaxa*, 1784, 1, 11–38.

Faivovich, J., Haddad, C. F., Garcia, P. C., Frost, D. R., Campbell, J. A., & Wheeler, W. C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of natural History*, *2005*(294), 1-240.

Frost, D.R. (2023) Amphibian Species of the World, an Online Reference. Version 6.0 American Museum of Natural History, New York, USA. Available at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html (accedido en julio 2023).

Garavito, N. T., Álvarez, E., Caro, S. A., Murakami, A. A., Blundo, C., Espinoza, T. B., La Torre M.A., Gaviria, J., Gutierrez, N., Jorgensen P.M., León, B., Lopez- Camacho, R., Malizia, L., Millan, B., Moraes, M., Pacheco, S., Rey-Benayas, J.M., Reynel, C., Timaná de la Flor, M., Ulloa-Ulloa, C., Vacas-Cruz, O. & Newton, A. C. (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas*, *21*(1-2).

Global Forest Watch. (2023) World Resources Institute. Accedido en 15 de octubre 2023.

Graybeal, A., & Cannatella, D. C. (1995) A new taxon of Bufonidae from Peru, with descriptions of two new species and a review of the phylogenetic status

of supraspecific bufonid taxa. Herpetologica 51: 105–131.

Gutiérrez-Pinto, N., McCracken, K. G., Tubaro, P., Kopuchian, C., Astie, A., & Cadena, C. D. (2019) Molecular and morphological differentiation among Torrent Duck (*Merganetta armata*) populations in the Andes. *Zoologica Scripta*, *48*(5), 589-604.

Hayek, L.A.C., Heyer, W.R. & Gascon, C. (2001) Frog morphometrics: a cautionarytale. *Alytes: International Journal of Batrachology*, 18, 3-4, 153–177.

Heinicke, M. P., Duellman, W. E. & Hedges, S. B. (2007) Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 104, 10092–10097.

Hedges, S. B. (2002) Morphological variation and the definition of species in the snake genus *Tropidophis* (Serpentes, Tropidophiidae). *Bulletin of the Natural History Museum: Zoology Series*, *68*(2), 83-90.

Hedges, S.B., Duellman, W.E. & Heinicke, M.P. (2008) New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, andconservation. *Zootaxa*, 1737, 1–182.

Hernández-Sampieri, R., Fernández-Collado, C., & Baptista-Lucio, M. (2014) Capítulo 9 Recoleccion de datos cuantitativos. *R. Hernández Sampieri, Metodología de la investigación*, 20194-267.

Herrera-Alva, V., Díaz, V., Castillo-Urbina, E., Rodolfo, C. & Catenazzi, A. (2020) A new species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) from southern Peru. Zootaxa 4853

Herrera-Alva, V., Catenazzi, A. & Aguilar-Puntriano, C. (2023) A new cryptic species ofterrestrial breeding frog of the *Pristimantis danae* Group (Anura, Strabomantidae) from montane forests in Ayacucho, Peru. ZooKeys 1187: 1–29 (https://doi.org/10.3897/zookeys.1187.104536).

Hillis, D.M. (2019) Species Delimitation in Herpetology. *Journal of Herpetology*,

53,3–12. https://doi.org/10.1670/18–123

Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, *17*(8), 754-755.

Hutter, C.R., & Guayasamin, J.M. (2015) Cryptic diversity concealed in the Andeancloud forests: two new species of rainfrogs (Pristimantis) uncovered by molecularand bioacoustic data. *Neotropical Biodiversity*, 1, 1, 36–59.

Isaac, N.J.B., Mallet, J. & Mace, G.M. (2004) Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 464–469.

Jiménez de la Espada, M. 1875. Vertebrados del Viaje al Pacífico Verificado de 1862 a 1865 por una Comisión de Naturalistas Enviada por el Gobierno Español. Batracios. Madrid: A. Miguel Ginesta.

Kieswetter, C. M. & Schneider, C. J. (2013) Phylogeography in the northern Andes:complex history and cryptic diversity in a cloud forest frog, *Pristimantis w-nigrum* (Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69, 3, 417–429.

Kwet, A. X. E. L., Maneyro, R., Zillikens, A., & Mebs, D. (2005) Advertisement calls of Melanophryniscus dorsalis (Mertens, 1933) and M. montevidensis (Philippi, 1902), two parapatric species from southern Brazil and Uruguay, with comments on morphological variation in theMelanophryniscus stelzneri group (Anura: Bufonidae). *SALAMANDRA- BONN*, *41*(1/2), 3.

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y., & Guindon, S. (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, *29*(6), 1695-1701.

Lehr, E. (2007) New Eleutherodactyline Frogs (Leptodactylidae: Pristimantis, Phrynopus) from Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 159, 145–178. https://doi.org/10.3099/0027-4100(2007)159[145:neflpp]2.0.co;2

Lehr, E., Aguilar, C. & Duellman, W.E. (2004) A striking new species of *Eleutherodactylus* from Andean Peru (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*,

60, 275–280.

Lehr, E., Lundberg, M., Aguilar, C. & von May, R. (2006) New Species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) From the Eastern Andes of Central Peru with Comments on Central Peruvian *Eleutherodactylus*. *Herpetological Monographs*, 20, 105. https://doi.org/10.1655/0733-1347(2007)20[105:nsoeal]2.0.co;2

Lehr, E. & Von May, R. (2017) A new species of terrestrial-breeding frog (Amphibia,Craugastoridae, Pristimantis) from high elevations of the Pui Pui protected forest in Central Peru. *ZooKeys*, 17–42. https://doi.org/10.3897/zookeys.660.11394

Lehr, E., von May, R., Moravec, J. & Cusi, J.C. (2017) Three new species of *Pristimantis* (Amphibia, Anura, Craugastoridae) from upper montane forests andhigh Andean grasslands of the Pui Pui Protected Forest in central Peru. *Zootaxa*,4299, 301–336. https://doi.org/10.3897/zookeys.713.20776

Lynch, J.D. & McDiarmid, R. (1987) Two new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) for Bolivia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100, 337–346. https://doi.org/10.2307/1447850

Masters, B. C., Fan, V., & Ross, H. A. (2011) Species delimitation–a geneious plugin for the exploration of species boundaries. *Molecular Ecology Resources*, *11*(1), 154-157.

Mayr, E. (1942) Birds collected during the Whitney South Sea Expedition. 48, Noteson the Polynesian species of *Aplonis*. American Museum novitates; no. 1166.

McLachlan, G. J., & Peel, D. (2000) Mixtures of factor analyzers. In *Proceedings of the seventeenth international conference on machine learning* (pp. 599-606).

Meiri, S. & Mace, G.M. (2007) New taxonomy and the origin of species. *PLoS Biol*,5, e194.

Mendoza, Á.M., Ospina, O.E., Cárdenas-Henao, H. & García-R, J.C. (2015) A likelihood inference of historical biogeography in the world's most diverse terrestrial vertebrate genus: Diversification of direct-developing frogs (Craugastoridae: *Pristimantis*) across the Neotropics. *Molecular phylogenetics and evolution*, 85, 50–58.

Ministerio del Ambiente (2015) Mapa nacional de cobertura vegetal: Memoria Descriptiva. Lima, Perú: Ministerio del Ambiente.

Ministerio del Ambiente (2018) Mapa nacional de ecosistemas del Perú: Memoria Descriptiva. Lima, Perú.

Minoli, I., Morando, M. & Avila, L.J. (2014) Integrative taxonomy in the *Liolaemus fitzingerii* complex (Squamata: Liolaemini) based on morphological analyses andniche modeling. *Zootaxa*, 3856, 501–528.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, & J. Kent. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 403:853-58.

Myers, T. C., De Mello, P. L., & Glor, R. E. (2020) A morphometric assessment of species boundaries in a widespread anole lizard (Squamata: Dactyloidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *130*(4), 813-825.

Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., Von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015) IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, *32*(1), 268-274.

Orme, C.D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J. & Owens, I.P.F. (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. Nature 436:1016-1019.

Ortega-Andrade, H. M., Rojas-Soto, O. R., Valencia, J. H., Espinosa de los Monteros, A., Morrone, J. J., Ron, S. R., & Cannatella, D. C. (2015) Insights from integrative systematics reveal cryptic diversity in *Pristimantis* frogs (Anura:

Craugastoridae) from the Upper Amazon Basin. *PloS one*, 10, 11, e0143392. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143392

Padial, J.M., Chaparro, J.C., Castroviejo-Fisher, S., Guayasamin, J.M., Lehr, E., Delgado, A.J., Vaira, M., Teixeira Jr, M., Aguayo, R. & De La Riva, I. (2012) A revision of species diversity in the Neotropical genus *Oreobates* (Anura: Strabomantidae), with the description of three new species from the Amazonian slopes of the Andes. *American Museum Novitates*, *2012*(3752), pp.1-55.

Padial, J.M., Grant, T. & Frost, D.R. (2014) Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa*, 3825, 1–132.https://doi.org/10.11646/zootaxa.3825.1.1

Padial, J.M. & De La Riva, I. (2009) Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155, 97–122. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00424.x

Philippe, J.R., Felipe, L. & Celio, F.B. (2017) The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods, and recommendations for best practice.*Zootaxa*, 4251, 1, 1–124. 10.11646/zootaxa.4251.1.1

Pinto-Sánchez, N.R. (2008) Molecular Phylogenetics of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) and the origin and diversification of Central American species. Master's thesis, Universidad de los Andes, Colombia. 51 pp.

Pinto-Sánchez, N.R., Ibáñez, R., Madriñán, S., Sanjur, O.I., Bermingham, E., & Crawford, A.J. (2012) The great American biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62,3, 954–972.

Rivera-Prieto, D.A., Rivera-Correa, M., & Daza, J.M. (2014) A new colorful speciesof *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the eastern flank of the

Cordillera Central in Colombia. *Zootaxa*, 3900, 2, 223–242.

Rivera-Correa, M., Jimenez-Rivillas, C., & Daza, J.M. (2017) Phylogenetic analysis of the Neotropical *Pristimantis leptolophus* species group (Anura: Craugastoridae): molecular approach and description of a new polymorphic species. *Zootaxa*, 4242, 2, 313–343.

Rittmeyer, E. N., & Austin, C. C. (2015) Combined next-generation sequencing and morphology reveal fine-scale speciation in Crocodile Skinks (Squamata: Scincidae: Tribolonotus). *Molecular Ecology*, *24*(2), 466-483.

Rodríguez, D., D'Elía, G., Ortega, H., & Aguilar, C. (2019) Revisión taxonómica de la rana marsupial *Gastrotheca peruana* (Amphibia: Hemiphractidae) en base al gen mitocondrial 16S. *Revista Peruana de Biología*, 26, 4, 461–468.

Rojas, R.R., Chaparro, J.C., de Carvalho, V.T., Ávila, R.W., Farias, I.P., Hrbek, T. & Gordo, M. (2016) Uncovering the diversity in the *Amazophrynella minuta* complex: Integrative taxonomy reveals a new species of *Amazophrynella* (Anura, Bufonidae) from southern Peru. *ZooKeys*, 2016, 43–71. https://doi.org/10.3897/zookeys.563.6084.

Rosenberg, N. A. (2007) Statistical tests for taxonomic distinctiveness from observations of monophyly. *Evolution*, *61*(2), 317-323.

Roze, J. A. (1952). Colección de reptiles del Profesor Scorza, de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, *1*, 93-114.

Simpson, G.G. (1961) Principles of animal taxonomy. In Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, 250 pp. https://doi.org/10.7312/simp92414

Siqueira, S., Aguiar, Jr. O., Souza, M.B., Lima, A.P. & Recco-Pimentel, S.M. (2009) Unusual intraindividual karyotypical variation and evidence of cryptic species in Amazonian populations of *Pristimantis* (Anura, Terrarana). Hereditas 146(4): 141–151. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2009.02104.x

SERFOR (Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre) (2018). Libro Rojo

de la Fauna Silvestre Amenazada del Perú. Primera edición. Serfor (Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre), Lima, Perú, pp 1- 548.

SERFOR (Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre) (2021) Cuentas de bosques del Perú. Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre – InstitutoNacional de Estadística e Informática. 77 p.

Simpson, G.G. (1961) Principles of animal taxonomy. New York, NY: Columbia University Press.

Siu Ting Salvatierra, K.Y. (2012) Evaluación de la diversidad críptica en anfibios deamplia distribución en la Amazonia peruana. Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú. 124 pp.

Stecher, G., Tamura, K., & Kumar, S. (2020) Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) for macOS. *Molecular Biology and Evolution*(https://doi.org/10.1093/molbev/msz312).

Stejneger, L. (1913) Results of the Yale Peruvian Expedition of 1911. Batrachians and reptiles. Proceedings of the United States National Museum 45: 541–547.

Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B.E., Rodrigues, A.S., Fischman, D.L., & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306(5702), 1783–1786. DOI: 10.1126/science.1103538

Swenson JJ, Young BE, Beck S, Comer P, Córdova JH, Dyson J, Embert D, Encarnación F, Ferreira W, Franke I, Grossman D, Hernadez P, Herzog SK, Josse C, Navarro G, Pacheco V, Stein BA, Timaná M, Tovar A, Tovar C, Vargas, J. & Zambrana-Torrelio CM. (2012) Plant and animal endemism in the eastern Andean slope: Challenges to conservation. BMC Ecology 12(1): 1–19. https://doi.org/10.1186/1472-6785-12-1

Targino-Rocha, M. (2016) Phylogenetic analysis of *Pristimantis* Jiménez de la Espada, 1870, a megadiverse genus of Amphibians (Anura, Brachycephaloidea, Craugastoridae). Doctoral dissertation, Universidade de

São Paulo. 217 pp.

IUCN RED LIST. (2022) Summary statistics (https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics). Sitio web consultado el 15 de septiembre de 2023.

Valdecasas, A.G., Williams, D. & Wheeler, Q.D. (2008) “Integrative taxonomy” thenand now: a response to Dayrat (2005). *Biological Journal of the Linnean Society*,93, 211–216.

Venkatraman, M. X., Deraad, D. A., Tsai, W. L., Zarza, E., Zellmer, A. J., Maley, J. M., & Mccormack, J. E. (2019) Cloudy with a chance of speciation: integrative taxonomy reveals extraordinary divergence within a Mesoamerican cloud forest bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, *126*(1), 1-15.

Waddell, E. H., Crotti, M., Lougheed, S.C., Cannatella, D.C., & Elmer, K.R. (2018) Hierarchies of evolutionary radiation in the world’s most species rich vertebrate group, the Neotropical *Pristimantis* leaf litter frogs. *Systematics and biodiversity*,16, 8, 807–819. https://doi.org/10.1080/14772000.2018.1503202

Wheeler, Q.D. (2005) Losing the plot: DNA “barcodes” and taxonomy. *Cladistics*, 21, 405–407.

Wied-Neuwied, M. (1820) Über die Cobra coral oder Cobra coraes der Brasilianer. *Nova Acta Academiae Caesaerae Leopoldino Carolinae*, *10*, 105-110.

Wilcox, T. P., Zwickl, D. J., Heath, T. A., & Hillis, D. M. (2002) Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Molecular phylogenetics and evolution*, *25*(2), 361-371.

Wiley, E.O. (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27, 1, 17–26.

Wiley, E.O. (1981) Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. New York. John Wiley & Sons.

11. Anexos

Apéndice I. Especímenes revisados y sus datos de colecta.

Pristimantis pharangobates

6009, 153089 AMNH: Entre Abra Accanaco y Pillahuata; 173236-38, 173240, 173245, 173248-51 KU: Cusco, Paucartambo, Cosñipata, Buenos Aires [-13.15, -71.5833]. 4205, 4209-10, 4212, 4217, 4220, 4224-25, 4228, 4390-91, 4295, 4297, 4560-61, 4610 MUBI: Cusco, Paucartambo, Cosñipata, Trocha Tres Cruces [-13.1153, -71.5833]. 11374-79, 11381 MUBI: Cusco, Paucartambo,Cosñipata, Trocha Unión [-13.1061,-71.5897]. 11451-52, 13383, 13386-87, 13392 MUBI: Cusco, Paucartambo, Cosñipata, Rocotal [-13.1072, -71.58983]. 13059, 27910, 32933, 32935, 32952-55, 32957-59, 36134 MUSM: Cusco: Paucartambo, Cosñipata. 346118 USNM: Cusco, Paucartambo, Quebrada Morro Lenguia a 55km al NE de Paucartambo. AC 14.08, AC 202.07: Cusco, Paucartambo,Cosñipata, Buenos Aires.

Pristimantis rhabdolaemus

8176, 8202, 8204, 8207, 9651, 9663-64, 9664, 9666, 9671 CORBIDI: Cusco, La Convención, Comunidad Nativa Aendoshari [-12.8042, -73.4156]. 9623-24, 17846 CORBIDI: Ayacucho, La Mar, Anco, KP191. 10813, 10815-16 CORBIDI: Ayacucho, La Mar, Chiquintirca [-13.0350, -73.6786]. 19285 CORBIDI: Ayacucho, La Mar, Anco, Toccate [-12.9918, -73.6590]. 175082-83 KU: Ayacucho, Ayna, Huanhuachayocc, Carretera del Tambo al Valle del Apurimac [-12.7333, -73.7833]. 26150-51, 26156, 26182 LSUMZ: Ayacucho, Ayna, Huanhuachayocc, Carretera del Tambo al Valle del Apurimac [-12.75, -73.7833]. 17541-42, 17552, 17555MUBI: Cusco, La Convención, Comunidad Nativa Aendoshari [-12.8188, -73.4239]. 18505 MUSM: Ayacucho, La Mar, Toccate [-12.9950, -73.6685]. FOCAM 38, 48-51, 53, 55, 76, 82, 96, 100-01, 103, 120, 130, 341: Ayacucho, La Mar,

Toccate. KÑC 44-45, 47- 48, 103, 106, 116, 118-20, 122, 130: Ayacucho, La Mar, Chungui, Chaupichaca [-13.1268, -73.5455].

Pristimantis scitulus

26097 LSUMZ: Ayacucho, Ayna, Yuraccyacu, Carretera del Tambo al Valle del Apurimac. 175085 KU: Ayacucho, Ayna, Yuraccyacu,Carretera del Tambo al Valle del Apurimac. 41312 MUSM: Ayacucho, La Mar, Chungui, Chaupichaca.

Pristimantis similaris

41028-36, 41314-16, 41318, 41325-27, 41329, 41332, 41334-35 MUSM: Ayacucho, La Mar, Cajadela. 41037 MUSM: Ayacucho, La Mar, Ayna, Machente.

Pristimantis sp.1

153088, 153090 AMNH: Cusco, Paucartambo, Entre Abra Accanaco y Pillahuata. 13324, 13333-34 MUBI: Cusco, Paucartambo, SanPedro, Alto Pilcomayo. 21035, 26269-70, 26276, 30418, 30433, 32934 MUSM: Cusco, Paucartambo, Cosñipata, Suecia. AC 163.07:Cusco, Paucartambo, Cosñipata, Suecia.

Pristimantis sp.2

175086 KU: Cusco, La Convención, Quillabamba, Huyro. 13612, 13627-28, 13661: Cusco, La Convención, Huayopata, Mesa Pelada.27911-12 MUSM: Cusco, La Convención, Quillabamba, Alfamayo. AC 365.97: Cusco, La Convención, Quillabamba, Alfamayo. NHNSM 20770-73: Cusco, La Convención, Huayopata, Pispita – Rosas Pampa.

Pristimantis sp.4

26147-48, 26154, 26158 LSUMZ: Ayacucho, La Mar, Santa Rosa, Entre Pataccocha y San José.

Apéndice II. Medidas morfométricas de los individuos revisados.

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
13612	MUBI	LM 736	*Pristimantis sp.2*	Hembra	28.41	11.44	10.14	3.17	3.74	2.97	5.82	2.11	2.21	1.26	1.26	7.17	19.62	16.23	15.44	1.32
13627	MUBI	LM 751	*Pristimantis sp.2*	Macho	25.6	9.82	8.76	3.16	3.24	2.64	5.33	2.09	1.73	1.34	1.13	6.05	15.66	13.43	12.19	0.81
13661	MUBI	LM 785	*Pristimantis sp.2*	Hembra	28.7	12.17	11.53	3.42	4.05	3.2	6.05	1.93	1.71	1.19	0.98	6.53	19.75	16.61	15.44	1.2
27912	MUSM	AC 362.07	*Pristimantis sp.2*	Hembra	28.28	11.69	10.02	3.59	3.57	3.08	5.31	1.47	1.41	1.68	1.54	6.95	18.05	15.85	15.86	1.47
175086	KU	RT 2315	*Pristimantis sp.2*	Hembra	31.02	12.53	11.86	3.46	4.03	3.31	6.51	1.78	1.56	1.58	1.44	7.14	19.44	17.42	18.13	1.58
	MUSM	NHNSM 20770	*Pristimantis sp.2*	Hembra	31.37	12.05	10.77	3.67	4.01	3.18	6.28	1.93	1.47	1.12	1.15	6.98	18.81	16.74	15.84	1.09
	MUSM	NHNSM 20771	*Pristimantis sp.2*	Macho	24.82	9.71	9.14	2.98	2.96	2.55	5.29	1.72	1.34	1.21	1.13	5.48	15.79	13.65	12.91	1.03
	MUSM	NHNSM 20772	*Pristimantis sp.2*	Hembra	32.47	12.99	11.34	3.76	4.03	3.36	6.63	1.94	1.44	1.65	1.53	7.56	19.73	15.86	16.81	1.48
	MUSM	NHNSM 20773	*Pristimantis sp.2*	Macho	26.66	10.65	9.96	2.94	3.21	2.64	5.76	1.84	1.34	1.32	1.23	6.38	17.28	15.31	15.05	1.17
		110	*Pristimantis sp.2*	Hembra	34.26	13.21	12.49	3.31	4.38	3.51	6.68	1.86	1.51	1.69	1.69	7.59	20.49	11.31	17.59	1.79
		AC 365.07	*Pristimantis sp.2*	Hembra	31.91	13.78	11.59	3.92	3.74	3.49	6.78	1.99	1.69	2.68	2.67	7.32	20.24	16.68	20.33	1.52
8394	CORBIDI	VD 072	*Pristimantis similaris*	Hembra	22.04	9.49	8.16	2.72	2.87	2.86	5.31	1.11	1.06	1.09	1.03	4.68	14.48	12.72	12.37	1.01
8395	CORBIDI	VD 075	*Pristimantis similaris*	Hembra	22.71	9.21	7.76	2.61	3.17	2.78	5.32	1.27	1.02	1.18	1.03	5.04	13.84	12.33	12.09	1.06
9618	CORBIDI		*Pristimantis similaris*	Hembra	21.07	8.82	8.08	2.42	2.62	2.53	4.63	1.24	0.98	0.89	0.82	4.91	12.18	10.54	11.12	0.72
10808	CORBIDI	PV 115.12	*Pristimantis similaris*	Hembra	25.76	10.68	9.29	2.56	3.51	3.24	5.84	1.46	1.19	1.31	1.14	6.12	16.26	13.56	15.09	1.19
41028	MUSM	FOCAM 163	*Pristimantis similaris*	Macho	18.07	7.22	5.94	1.93	2.31	2.01	3.94	0.93	0.86	0.88	0.74	4.11	10.31	8.94	8.96	0.74
41029	MUSM	FOCAM 157	*Pristimantis similaris*	Macho	17.72	7.17	6.47	2.38	2.28	2.28	3.88	0.97	0.96	0.81	0.74	4.04	10.38	8.64	8.37	0.81
41030	MUSM	FOCAM 204	*Pristimantis similaris*	Macho	17.01	7.33	6.36	2.33	2.34	2.02	3.86	1.08	0.99	0.89	0.75	4.31	9.91	8.41	8.44	0.76
41031	MUSM	FOCAM 164	*Pristimantis similaris*	Hembra	25.23	9.59	8.53	2.84	3.13	2.94	5.13	1.37	1.17	1.15	0.97	5.57	14.78	12.35	12.41	1.12
41032	MUSM	FOCAM 178	*Pristimantis similaris*	Hembra	22.72	8.85	7.51	2.54	2.77	2.59	4.56	1.16	1.06	0.84	0.81	5.01	13.52	11.04	11.31	0.91
41033	MUSM	FOCAM 193	*Pristimantis similaris*	Macho	18.84	7.31	6.62	2.31	2.46	2.21	4.16	1.22	0.97	0.97	0.88	4.08	10.53	9.75	9.02	0.78
41034	MUSM	FOCAM 206	*Pristimantis similaris*	Macho	18.64	7.91	6.91	2.26	2.56	2.21	4.21	1.12	1.11	0.82	0.66	4.12	10.84	10.13	9.46	0.76
41035	MUSM	FOCAM 213	*Pristimantis similaris*	Hembra	24.72	9.81	8.16	2.88	2.99	2.67	5.06	1.24	1.27	1.01	0.93	4.86	14.03	12.51	11.59	0.92
41036	MUSM	FOCAM 378	*Pristimantis similaris*	Hembra	23.39	9.21	8.04	2.58	2.73	2.54	4.82	1.08	1.13	1.14	1.04	5.18	14.13	11.94	12.41	1.12
41345	MUSM	FOCAM 210	*Pristimantis similaris*	Macho	17.64	7.66	6.78	2.27	2.36	2.21	4.06	1.03	0.81	0.86	0.81	4.23	10.21	8.67	8.63	0.85

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
41327	MUSM	FOCAM 167	*Pristimantis similaris*	Hembra	25.28	10.63	9.33	2.86	3.39	2.89	5.34	1.41	1.22	1.08	1.07	5.52	14.17	12.12	12.56	1.21
41330	MUSM	FOCAM 179	*Pristimantis similaris*	Hembra	25.83	10.37	9.24	2.81	3.09	2.83	5.16	1.23	1.24	1.22	1.03	5.57	13.59	12.54	12.04	1.19
41314	MUSM	FOCAM 198	*Pristimantis similaris*	Hembra	21.47	9.02	8.02	2.57	2.87	2.72	4.73	1.13	1.14	1.12	1.11	4.71	12.86	11.39	10.69	1.02
41334	MUSM	FOCAM 208	*Pristimantis similaris*	Macho	16.78	6.81	6.08	2.21	2.08	1.91	3.65	1.02	0.89	0.81	0.67	3.98	9.64	8.51	8.23	0.75
41345	MUSM	FOCAM 218	*Pristimantis similaris*	Macho	15.24	6.37	5.37	1.84	1.96	1.84	3.68	0.83	0.74	0.63	0.77	3.48	8.88	8.12	7.11	0.53
41331	MUSM	FOCAM 442	*Pristimantis similaris*	Hembra	22.32	9.65	8.03	2.86	2.86	2.64	4.96	1.29	1.14	1.05	1.01	5.41	12.82	11.08	10.37	0.91
41315	MUSM	FOCAM 499	*Pristimantis similaris*	Hembra	21.76	9.31	8.04	2.54	2.93	2.57	4.64	1.23	1.19	0.96	0.94	5.22	13.94	11.91	11.91	0.99
4205	MUBI	0100 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	24.74	9.54	8.71	3.04	3.51	2.34	4.65	1.97	1.53	1.28	1.08	6.2	15.91	13.51	12.67	1.02
4209	MUBI	0103 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	27.08	10.46	8.56	3.33	3.17	2.62	5.45	1.34	1.38	0.18	1.27	7.3	19.43	15.72	14.93	1.2
4210	MUBI	0104 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	25.95	10.16	9.2	3.09	3.64	2.67	5.12	2.01	1.42	1.25	1.39	6.15	17.66	14.27	13.12	1.21
4212	MUBI	0106 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	24.16	10.31	8.44	3.44	3.81	2.89	4.94	1.9	1.5	1.18	0.97	6.07	16.68	13.66	11.79	1.07
4217	MUBI	0111 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	23.61	9.38	9.52	3.15	2.76	2.38	4.58	1.35	1.17	1.22	1.06	5.25	16.81	13.05	12.67	1.14
4220	MUBI	0114 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	24.86	10.45	8.51	2.92	3.47	2.29	4.79	2.05	1.55	1.13	0.88	5.86	16.78	13.03	13.12	0.99
4224	MUBI	0118 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.73	8.42	7.85	2.96	3.02	2.15	4.38	1.65	1.35	1.09	1.01	5.26	14.02	11.58	10.98	1.26
4225	MUBI	0119 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	25.87	10.39	11.51	3.44	2.94	2.69	4.5	1.79	1.5	1.25	1.33	6.98	17.07	13.83	13.03	1.13
4228	MUBI	0122 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	23.11	8.37	8.48	2.98	2.88	2.33	4.53	1.72	1.45	1.23	1.31	5.64	14.92	12.06	11.38	0.91
4390	MUBI	0283 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	26.61	10.77	10.14	3.18	3.99	2.21	5.86	1.85	1.51	1.16	1.12	6.8	18.68	15.19	13.95	1.12
4391	MUBI	0284 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	26.18	10.56	9.82	3.51	3.68	2.75	5.25	2.31	1.54	1.18	1.11	7	18.95	14.62	14.18	1.09
4395	MUBI	0288 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Macho	24.99	10.33	8.77	3.2	2.76	1.84	4.75	1.9	1.5	1.08	1.03	4.96	16.83	14.35	18.19	1.16
4397	MUBI	0290 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Macho	19.79	8.12	7.27	2.82	2.23	1.65	4.49	1.11	0.94	0.95	0.79	4.19	12.82	11.2	9.46	0.74
4560	MUBI	22 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	23.75	9.06	8.74	2.73	3.17	2.38	4.7	1.56	1.17	1.11	1.03	5.75	15.48	12.52	11.53	0.98
4561	MUBI	23 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Macho	25.37	9.81	9.28	3.12	3.36	2.58	4.72	1.43	1.47	1.18	0.93	4.74	14.98	12.62	11.97	1.01
4610	MUBI	72 JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	22.28	10.18	8.39	3.09	3.3	2.38	4.85	1.65	1.3	1.18	0.99	6.39	15.33	12.59	12.22	1.28
11374	MUBI	LM 258	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	27.91	10.91	9.63	3.63	3.57	2.9	5.39	1.67	1.66	1.23	1.13	6.93	22.77	12.68	14.54	1.04

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
11375	MUBI	LM 259	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	28.97	11.31	11.04	4.3	3.81	2.73	5.97	1.78	1.53	1.28	1.2	7.78	20.27	15.16	16.21	1.31
11376	MUBI	LM 260	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	24.42	8.61	8.38	3.24	2.24	2.18	4.32	1.82	1.54	1.31	1.13	6.03	15.15	11.72	13.1	1.14
11377	MUBI	LM 261	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	26.15	10.44	9.6	3.14	3.06	2.96	5.2	1.72	1.54	1.37	1.29	6.28	15.44	12.86	12.83	1.16
11378	MUBI	LM 262	*Pristimantis pharangobates*	Macho	20.53	6.98	10.89	3.53	3.03	2.72	5.78	1.89	1.42	1.15	1.18	5.98	14.7	13.9	13.92	1.29
11379	MUBI	LM 263	*Pristimantis pharangobates*	Macho	26.35	10.47	9.2	3.48	3.63	1.95	5.25	2.29	1.75	1.48	1.42	6.3	16.33	12.28	12.44	1.19
11381	MUBI	LM 265	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	25.06	9.68	8.89	3.05	2.86	2.51	4.78	1.41	1.5	1.36	1.25	6.68	18.74	12.18	11.66	0.98
11451	MUBI	JCC	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	23.91	8.76	7.92	3.18	3.4	2.31	5.16	1.29	1.25	1.21	0.92	3.17	12.16	9.46	8.98	1.04
11452	MUBI	JCC	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.15	7.98	7.85	2.92	2.92	2.22	4.16	1.64	1.39	0.88	0.72	4.78	14.01	11.41	10.69	0.83
27910	MUSM	AC 149.07	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	30.43	11.72	10.91	3.63	3.64	2.95	5.77	1.47	1.46	1.48	1.34	7.06	17.31	15.01	15.93	1.26
153089	AMNH	A 11695	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	26.24	11.87	10.87	3.16	3.25	2.88	5.61	1.76	1.53	1.38	1.28	6.57	16.24	14.38	15.22	1.19
173236	KU	WED 50774	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.28	9.28	8.73	3.01	2.48	2.45	4.97	1.36	1.33	1.16	1.14	5.86	13.44	12.58	12.23	1.09
173237	KU	WED 50775	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.93	9.22	8.79	2.89	2.68	2.43	5.04	1.64	1.41	1.17	1.09	5.46	13.78	12.55	12.38	1.18
173238	KU	WED 50776	*Pristimantis pharangobates*	Macho	20.89	8.93	8.34	2.67	2.58	2.36	4.71	1.22	1.04	1.32	1.21	5.71	13.42	12.34	11.72	1.23
173240	KU	WED 50778	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	23.17	9.11	8.81	2.82	2.71	2.55	4.96	1.57	1.27	1.58	1.42	5.78	13.93	12.54	12.38	1.34
173245	KU	WED 50783	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.93	8.83	8.54	3.01	2.69	2.64	4.86	1.28	1.14	1.23	1.12	5.58	13.03	12.53	11.81	1.18
173246	KU	WED 50784	*Pristimantis pharangobates*	Female	26.36	10.73	10.15	2.97	3.38	2.91	5.74	1.76	1.36	1.43	1.32	6.56	16.83	14.93	15.08	1.24
173248	KU	WED 50786	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.21	8.86	8.26	2.81	2.48	2.55	4.77	1.41	1.26	0.91	0.89	5.93	12.76	11.67	10.63	1.02
173249	KU	WED 50787	*Pristimantis pharangobates*	Macho	23.29	9.11	8.71	3.06	2.89	2.44	5.03	1.52	1.17	1.36	1.25	5.12	13.41	12.53	11.84	1.18
173250	KU	WED 50788	*Pristimantis pharangobates*	Macho	24.25	9.96	10.01	3.36	3.03	2.71	5.66	1.56	1.42	1.48	1.41	5.98	14.62	12.87	13.12	1.31
173251	KU	WED 50789	*Pristimantis pharangobates*	Macho	22.82	9.25	8.86	2.91	2.61	2.43	5.14	1.52	1.34	1.31	1.26	5.61	13.43	11.97	12.08	1.21
346118	USNM	206403	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	30.68	12.85	11.28	3.38	3.84	3.34	6.38	1.77	1.58	1.58	1.57	7.59	18.06	15.18	18.02	1.42
		AC 202.07	*Pristimantis pharangobates*	Hembra	30.81	13.79	11.61	3.82	3.81	3.19	6.12	1.85	1.67	1.59	1.39	7.72	22.24	16.96	16.92	1.47

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
		AC 14.08	*Pristimantis pharangobates*	Macho	23.17	10.38	8.28	2.92	2.69	2.48	5.02	1.21	1.22	1.08	0.99	4.97	14.11	12.49	11.77	1.02
8176	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	31.21	12.75	11.27	3.44	4.09	3.54	5.86	1.67	1.57	1.73	1.63	7.16	19.52	17.1	16.44	1.44
9623	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	28.72	11.42	10.36	2.91	3.89	3.34	6.11	1.56	1.34	1.23	1.23	6.21	16.92	14.73	14.92	1.36
9624	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	28.93	11.76	10.21	2.72	3.81	3.33	6.08	1.51	1.28	1.32	1.12	6.54	17.71	16.39	16.28	1.28
9651	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	31.92	13.13	11.41	3.37	3.71	3.58	6.43	1.92	1.63	1.62	1.48	7.42	20.23	17.92	17.83	1.62
9663	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	30.98	12.51	10.71	3.26	3.79	3.52	6.28	1.84	1.61	1.47	1.58	6.84	19.64	16.41	16.81	1.66
9671	CORBIDI	VD 056	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	30.86	12.13	11.41	3.08	3.64	3.08	5.83	1.88	1.43	1.36	1.31	6.91	18.71	17.18	16.29	1.43
10813	CORBIDI	PV 120.12	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.37	10.42	9.46	3.04	3.18	2.86	5.42	1.72	1.44	1.41	1.32	5.66	14.84	13.24	14.22	1.33
10815	CORBIDI	PV 122.12	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	26.88	10.84	9.06	3.02	3.58	2.78	6.09	1.37	0.99	1.42	1.28	6.27	16.54	13.82	14.21	1.38
17541	MUBI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.2	11.89	8.96	2.62	3.6	2.59	5.06	2.3	1.93	1.06	0.97	5.55	17.95	11.5	11.83	1.14
17542	MUBI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.4	9.99	8.61	2.94	4.03	2.49	4.75	2.24	1.89	1.01	0.76	6.19	15.63	11.15	11.77	1.13
17552	MUBI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.31	11.6	9.46	2.73	4.21	2.74	5.3	1.96	1.69	1.24	1.23	6.68	18.95	14.96	14.18	1.26
17846	CORBIDI		*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.54	10.76	9.46	3.36	3.36	3.09	6.04	1.77	1.52	1.08	1.15	5.71	15.14	13.57	13.54	0.99
18505	MUSM	-	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	28.23	11.32	9.59	3.14	3.57	3.45	6.01	1.65	1.17	1.34	1.17	6.83	17.71	14.78	14.85	1.23
20731	MUSM	AMNH 11765	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	30.86	11.32	9.98	3.44	3.81	3.32	6.24	1.59	1.49	1.61	1.44	6.67	18.31	13.92	14.86	1.55
20734	MUSM	AMNH 11821	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	31.26	11.91	10.57	3.44	4.01	3.48	6.26	1.36	1.34	1.53	1.38	6.97	18.63	16.19	16.13	1.46
26150	LSUMZ	RT-P 1675	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.18	12.13	9.89	3.36	3.61	2.91	6.12	1.87	1.44	1.29	1.27	6.95	17.63	14.81	15.08	1.17
26151	LSUMZ	RT-P 1676	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.48	10.94	10.05	3.25	3.63	3.14	6.08	1.63	1.31	1.22	1.11	6.44	17.12	14.94	15.58	1.23
26156	LSUMZ	RT-P 1782	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	22.84	9.02	7.81	2.89	2.85	2.67	5.03	1.47	1.16	1.05	1.01	4.95	12.71	11.26	11.96	1.08
26182	LSUMZ	RT-P 1699	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.68	12.06	10.67	3.42	3.97	3.26	6.17	2.13	1.58	1.34	1.29	6.58	17.24	14.47	14.81	1.43
175082	KU	RT-P 1780	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	26.38	10.94	9.81	3.14	3.42	3.18	5.91	1.81	1.34	1.37	1.26	6.87	17.41	15.05	14.98	1.38
175083	KU	RT-P 1781	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.89	13.43	10.61	3.18	3.76	3.32	6.29	1.83	1.42	1.49	1.28	7.06	18.31	15.31	15.96	1.49

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
537938	USNM	F 50117	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.12	10.58	9.86	2.93	2.99	2.73	5.01	1.56	1.38	1.29	1.18	5.71	15.38	13.11	12.84	2.38
	MUSM	FOCAM 038	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	26.16	10.62	8.87	2.92	3.32	3.16	5.41	1.49	1.43	1.44	1.31	6.13	15.46	13.84	13.41	1.12
	MUSM	FOCAM 049	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.37	9.74	8.35	2.73	3.13	2.84	5.11	1.32	1.13	0.98	0.99	5.61	14.34	13.17	12.11	0.98
	MUSM	FOCAM 050	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.61	10.22	9.23	2.94	3.12	3.03	5.62	1.58	1.49	0.88	0.97	5.77	15.04	13.91	13.03	0.87
	MUSM	FOCAM 051	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	24.56	9.73	8.37	2.96	2.84	2.93	5.12	1.38	1.37	1.12	1.12	5.69	15.28	13.79	13.12	1.07
	MUSM	FOCAM 053	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	24.79	10.16	8.74	2.78	3.36	2.91	5.24	1.47	1.26	1.26	1.15	5.04	14.97	13.26	12.71	1.22
	MUSM	FOCAM 055	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.42	10.03	8.54	2.68	3.11	2.91	5.03	1.25	1.25	1.25	1.08	5.39	14.08	12.07	12.46	1.12
	MUSM	FOCAM 076	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	30.21	12.24	10.67	3.21	3.93	3.38	5.97	1.68	1.45	1.32	1.37	6.33	16.66	15.12	14.86	1.36
	MUSM	FOCAM 082	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.75	10.26	9.38	2.83	3.14	3.14	5.11	1.45	1.22	1.29	1.24	5.87	15.42	13.49	13.04	1.33
	MUSM	FOCAM 096	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	28.64	11.49	10.44	3.23	3.51	3.19	5.94	1.52	1.34	1.08	0.99	6.34	16.94	15.64	15.29	1.06
	MUSM	FOCAM 098	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	26.09	10.58	9.79	3.32	3.21	3.22	5.42	1.58	1.42	1.18	1.17	5.88	15.17	13.23	13.16	1.17
	MUSM	FOCAM 100	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.51	12.26	10.31	3.44	3.88	3.58	5.76	1.52	1.54	1.32	1.21	6.74	17.79	16.43	15.65	1.14
	MUSM	FOCAM 101	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	24.85	9.82	8.96	2.51	2.89	2.88	4.76	1.37	1.32	0.98	0.84	5.48	14.52	11.77	12.76	0.84
	MUSM	FOCAM 103	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	26.31	10.42	9.44	3.09	3.29	3.29	5.72	1.63	1.37	1.34	1.11	5.51	14.96	13.59	12.74	1.21
	MUSM	FOCAM 120	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	24.12	9.75	8.66	2.76	2.98	2.84	4.54	1.52	1.18	0.92	0.86	5.42	14.23	12.62	12.16	0.88
	MUSM	FOCAM 123	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.04	12.38	10.81	3.21	3.98	3.54	5.91	1.62	1.48	1.08	0.94	6.48	17.47	16.09	14.82	0.99
	MUSM	FOCAM 129	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.04	10.36	8.87	3.13	3.42	2.97	5.31	1.67	1.48	1.24	1.09	5.68	14.89	14.86	13.58	1.04
	MUSM	FOCAM 130	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.19	9.65	9.04	2.92	3.02	3.15	5.02	1.38	1.24	1.17	1.12	5.69	15.17	13.44	13.36	1.04
	MUSM	FOCAM 138	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.82	10.37	9.08	3.03	3.24	3.07	5.34	1.66	1.45	1.19	1.07	5.54	14.79	13.57	13.04	1.01
	MUSM	FOCAM 140	*Pristimantis rhabdolaemus*	Macho	25.71	10.77	8.94	2.84	3.12	3.22	5.31	1.48	1.25	1.03	1.12	5.72	14.74	13.18	12.89	1.27
	MUSM	FOCAM 336	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.21	11.08	9.51	2.97	3.39	3.06	5.31	1.34	1.33	1.16	0.98	6.28	17.41	15.79	15.31	1.15
	MUSM	FOCAM 338	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	25.48	11.07	9.54	2.81	3.53	3.08	5.33	1.54	1.44	1.07	1.06	6.34	16.23	14.18	13.84	0.99

Código Museo	Museo	Código campo	Especie	Sexo	SVL	HL	HW	ED	EN	IND	EE	TYH	TYL	F3	F4	FA	TL	TH	FL	T4
	MUSM	FOCAM 340	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	27.56	11.08	9.54	2.71	3.56	3.02	5.78	1.26	1.26	1.07	1.05	6.36	16.94	13.28	14.69	0.96
	MUSM	FOCAM 348	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	29.52	11.92	10.31	3.18	3.78	3.46	5.84	1.63	1.37	1.21	1.19	6.73	18.61	16.56	16.58	0.99
	MUSM	FOCAM 360	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	26.54	10.86	9.29	3.12	3.47	3.11	5.44	1.37	1.22	1.03	1.05	6.32	16.92	14.88	14.06	0.84
	MUSM	FOCAM 362	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	30.36	12.73	10.61	3.44	3.92	3.78	6.25	1.76	1.53	1.24	1.21	7.32	18.32	14.78	16.76	1.14
	MUSM	FOCAM 364	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	26.01	11.46	9.11	2.96	3.57	3.17	5.29	1.41	1.27	1.26	1.09	6.38	16.41	13.38	13.81	1.18
	MUSM	FOCAM 365	*Pristimantis rhabdolaemus*	Hembra	26.51	11.03	9.56	2.92	3.57	3.04	5.51	1.58	1.33	1.38	1.04	6.26	16.39	13.49	14.28	0.88
26097	LSUMZ	RT-P 1849	*Pristimantis scitulus*	Hembra	24.56	9.64	8.67	2.58	2.86	2.63	4.94	1.17	1.05	1.24	1.17	5.87	12.12	10.37	11.42	1.12
41312	MUSM	KÑC 014	*Pristimantis scitulus*	Hembra	20.85	8.44	7.73	2.54	2.43	2.45	4.23	1.02	0.89	0.94	0.86	5.22	11.91	9.34	10.24	0.91
175085	KU	RT-P 1797	*Pristimantis scitulus*	Hembra	22.67	9.18	8.53	2.78	2.57	2.96	4.51	1.08	1.04	1.14	0.96	5.24	11.79	10.69	11.41	0.88
13323	MUBI	LM 795	*Pristimantis sp.1*	Hembra	29.17	12.07	10.89	2.94	4.38	3.03	5.54	2.04	1.85	1.21	1.16	7.55	19.72	16.09	15.61	1.07
13324	MUBI	LM 796	*Pristimantis sp.1*	Macho	22.77	9.88	9.08	3.28	3.87	2.77	5.49	1.95	1.6	0.89	0.74	6.35	17.64	13.86	12.91	0.93
13333	MUBI	LM 805	*Pristimantis sp.1*	Hembra	26.06	9.88	9.41	3.96	3.57	3.16	6.16	2	1.88	1.16	0.97	6.44	16.69	14.98	14.69	1.02
13334	MUBI	LM 806	*Pristimantis sp.1*	Hembra	28.01	9.57	7.9	2.93	3.37	2.36	5.08	1.66	1.91	1.06	0.81	5.55	16.59	13.23	12.71	0.77
26276	MUSM	AC 53.07	*Pristimantis sp.1*	Hembra	27.69	11.76	10.92	3.26	3.71	3.2	5.63	1.81	1.57	1.42	1.39	6.33	16.52	14.23	14.41	1.32
30418	MUSM	AC 107.09	*Pristimantis sp.1*	Hembra	23.44	11.51	10.38	3.24	3.29	2.86	2.24	1.47	1.23	1.39	1.28	5.71	15.32	12.11	13.56	1.21
30433	MUSM	AC 140.09	*Pristimantis sp.1*	Hembra	25.48	1.28	11.06	3.37	3.39	2.96	5.66	1.49	1.28	1.41	1.21	6.04	17.38	13.78	13.99	1.27
32934	MUSM	LR/AC 2.99	*Pristimantis sp.1*	Macho	22.45	8.34	7.68	2.78	2.59	2.57	4.62	1.07	1.06	1.23	1.03	5.27	13.35	11.36	11.34	1.13
153088	AMNH	A 11689	*Pristimantis sp.1*	Macho	19.79	8.01	7.35	2.68	2.48	2.21	2.98	1.36	1.19	0.97	0.93	4.59	12.1	11.59	11.82	0.86
153090	AMNH	A 11690	*Pristimantis sp.1*	Macho	22.03	8.81	8.06	3.08	2.79	2.48	4.87	1.48	1.38	1.14	0.99	5.28	13.68	12.59	12.53	1.08
		AC 163.07	*Pristimantis sp.1*	Hembra	31.19	12.27	11.36	4.87	3.56	3.42	6.55	1.84	1.69	1.53	1.53	7.24	17.58	14.98	15.99	1.57

Apéndice III. Secuencias usadas de GenBank del grupo *P. danae.*

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
1	*Pristimantis albertus*	KU 291675	Ingroup	Peru: Pasco, 0.9 km N, 2.1 km E Oxapampa	Hedges SB, Duellman WE, Heinicke MP (2008)	EU186695	-	-	-

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
2	*Pristimantis albertus*	RvM 527	Ingroup	Peru: Junin, Provincia Chanchamayo, Puyu Sacha	Lehr E, von May R (2017)	KY594751	-	-	-
3	*Pristimantis albertus*	MUSM 33299	Ingroup	Peru: Junin, Provincia Chanchamayo, Cerro San Pedro	Lehr E, von May R (2017)	KY594750	-	-	-
4	*Pristimantis albertus*	MUSM 33298	Ingroup	Peru: Junin, Provincia Chanchamayo, Cerro San Pedro	Lehr E, von May R (2017)	KY594749	-	-	-
5	*Pristimantis aniptopalmatus*	KU 261627	Ingroup	Peru: Pasco, 2.9 km N, 5.5 km E Oxapampa	Heinicke MP, Duellman WE, Hedges SB (2007)	EF493390	-	-	-
6	*Pristimantis aniptopalmatus*	KU 291666	Ingroup	Peru: Pasco, 2.9 km N, 5.9 km E Oxapampa	Hedges SB, Duellman WE, Heinicke MP (2008)	EU186694	-	-	-
7	*Pristimantis aniptopalmatus*	NMP6V 75053	Ingroup	Peru: Junin, Pui Pui	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006087	-	-	-
8	*Pristimantis aniptopalmatus*	NMP6V 75051	Ingroup	Peru: Junin, Pui Pui	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006086	-	-	-
9	*Pristimantis aniptopalmatus*	MUSM 31151	Ingroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006085	-	-	-
10	*Pristimantis aniptopalmatus*	MUSM 31130	Ingroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006084	-	-	-
11	*Pristimantis aniptopalmatus*	MUSM 31128	Ingroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006083	-	-	-
12	*Pristimantis aniptopalmatus*	MUSM 31111	Ingroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006082	-	-	-
13	*Pristimantis attenboroughi*	NMP6V 75529	Ingroup	Peru: Junin, near trail from Tasta to Tarhuish, Polylepis forest patch	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594757	KY962784	KY962764	-
14	*Pristimantis attenboroughi*	NMP6V 75528	Ingroup	Peru: Junin, near trail from Tasta to Tarhuish, Polylepis forest patch	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594756	KY962783	KY962763	-
15	*Pristimantis attenboroughi*	NMP6V 75524	Ingroup	Peru: Junin, Upper part of Quebrada Tarhuish, 'Laguna Udrecocha'	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594754	KY962781	KY962761	-
16	*Pristimantis attenboroughi*	NMP6V 75522	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tarhuish, left bank of Antuyo River	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594753	KY962780	KY962760	-
17	*Pristimantis attenboroughi*	MUSM 31186	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tarhuish, left bank of Antuyo River	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594752	KY962779	KY962759	-
18	*Pristimantis attenboroughi*	NMP6V 75525	Ingroup	Peru: Junin, Upper part of Quebrada Tarhuish, 'Laguna Udrecocha'	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594755	KY962782	KY962762	-
19	*Pristimantis bounides*	NMP6V 75097	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tasta, "Runda"	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962797	KY962790	KY962774	-

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
20	*Pristimantis bounides*	NMP6V 75066	Ingroup	"Peru: Junin, Sector Carrizal, Carrtera Satipo-Toldopampa, km 134"	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962796	-	KY962773	-
21	*Pristimantis bounides*	NMP6V 75540	Ingroup	"Peru: Junin, Sector Carrizal, Carrtera Satipo-Toldopampa, km 134"	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962795	-	KY962772	-
22	*Pristimantis bounides*	MUSM 31198	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tasta, "Runda"	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962794	KY962789	KY962771	-
23	*Pristimantis cf aniptopalmatus*	VG-2017	Ingroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006088	-	-	-
24	*Pristimantis danae*	MNCN 44234	Ingroup	Peru: Cusco, Union, Valle de Kosnipata	Padial JM, De la Riva I (2009)	EU192270	-	-	-
25	*Pristimantis danae*	IDLR 4001	Ingroup	Bolivia: La Paz: Santa Cruz de Valle Ameno	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192260	-	-	-
26	*Pristimantis danae*	MNK-A 7182	Ingroup	Bolivia: La Paz, Huairuro, senda San Jose - Apolo	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192261	-	-	-
27	*Pristimantis danae*	MNCN 43062	Ingroup	Bolivia: La Paz, Huairuro, senda San Jose - Apolo	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192262	-	-	-
28	*Pristimantis danae*	MNCN 43069	Ingroup	Bolivia: La Paz: Arroyo Huacataya. senda San José y Apolo	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192263	-	-	-
29	*Pristimantis danae*	MNK-A 7190	Ingroup	Bolivia: La Paz: Arroyo Huacataya. senda San José y Apolo	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192264	-	-	-
30	*Pristimantis danae*	MNK-A 7273	Ingroup	Bolivia: La Paz: Serranía Bella Vista	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192265	-	-	-
31	*Pristimantis danae*	IDLR 4815	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192266	-	-	-
32	*Pristimantis danae*	MNCN 44232	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192267	-	-	-
33	*Pristimantis danae*	MNCN 44233	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192268	-	-	-
34	*Pristimantis danae*	IDLR 4822	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192269	-	-	-
35	*Pristimantis danae*	IDLR 4824	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192271	-	-	-
36	*Pristimantis danae*	IDLR 4825	Ingroup	Peru: Cusco: Unión, Valle de Kosñipata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192272	-	-	-
37	*Pristimantis danae*	MVZ 272358	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	von May, R., Catenazzi, A., Corl, A., Santa-Cruz, R., Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2017)	KY652652	KY672984	KY672968	KY681073
38	*Pristimantis danae*	AC 141.09	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469891	-	-	OR542804

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
39	*Pristimantis danae*	BL 37.13	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469893	OR478457	OR542831	OR542792
40	*Pristimantis danae*	BL 36.13	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469905	OR478456	OR542830	OR542791
41	*Pristimantis humboldti*	NMP6V 75538	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tarhuish, left bank of Antuyo River, Shiusha	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962799	KY962792	KY962776	-
42	*Pristimantis humboldti*	MUSM 31194	Ingroup	Peru: Junin, Quebrada Tarhuish, left bank of Antuyo River, Shiusha	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY962798	KY962791	KY962775	-
43	*Pristimantis ornatus*	MTD 45073	Ingroup	Perú: Pasco: Oxapampa: Chinche: Cerca de Aquimarca	Hedges SB, Duellman WE, Heinicke MP (2008)	EU186660	-	-	-
44	*Pristimantis pharangobates*	KU 173492	Ingroup	Peru: Cusco: Buenos aires	Heinicke MP, Duellman WE, Hedges SB (2007)	EF493706	-	-	-
45	*Pristimantis pharangobates*	MNCN 9494	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Padial, J.M., Castroviejo-Fisher, S. & De la Riva, I. (2009)	FJ438802	-	-	-
46	*Pristimantis pharangobates*	MHNC 11451	Ingroup	Peru: Cusco: La Convención: Echarate: Urusayhua	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR470757	-	-	-
47	*Pristimantis pharangobates*	MHNC 11452	Ingroup	Peru: Cusco: La Convención: Echarate: Urusayhua	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471343	-	-	-
48	*Pristimantis pharangobates*	AC 96.13	Ingroup	Peru: Cusco: Buenos Aires	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471423	OR478463	-	OR542798
49	*Pristimantis pharangobates*	AC 9.13	Ingroup	Peru: Cusco: Buenos Aires	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	-	OR478451	OR542824	OR542787
50	*Pristimantis puipui*	NMP6V 75542	Ingroup	Peru: Junin, Pui Pui Protected Forest, Laguna Sinchon	von May, R. & Lehr, E. (2017)	KY962800	-	KY962777	-
51	*Pristimantis reichlei*	MUSM 9267	Ingroup	Perú	Heinicke, M.P., Duellman, W.E. & Hedges, S.B. (2007)	EF493707	-	EF493436	EF493498
52	*Pristimantis reichlei*	MNCN 43012	Ingroup	Bolivia: Cochabamba: Los Guácharos	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192287	-	-	-
53	*Pristimantis reichlei*	MNK-A 6621	Ingroup	Bolivia: Cochabamba: Los Guácharos	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192286	-	-	-
54	*Pristimantis reichlei*	MNCN 43249	Ingroup	Peru: Cusco: 5 km from San Lorenzo hacia Quince Mil	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192288	-	-	-
55	*Pristimantis reichlei*	IDLR 4779	Ingroup	Peru: Puno: Entre Puerto Leguia y San Gabán	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192285	-	-	-
56	*Pristimantis reichlei*	MUSM 26931	Ingroup	Peru: Huanuco: Panguana	Pinto-Sanchez, N.R., Ibanez, R., Madrinan, S., Sanjur, O.I., Bermingham, E. & Crawford, A.J. (2012)	JN991461	JN991392	-	-

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
57	*Pristimantis reichlei*	CORBIDI 16219	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	von May, R., Catenazzi, A., Corl, A., Santa-Cruz, R., Carnaval,A.C. & Moritz,C. (2017)	KY652657	KY672989	KY672972	KY681078
58	*Pristimantis reichlei*	AC 38.15	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471610	OR478458	OR542832	-
59	*Pristimantis reichlei*	AC 113.12	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471611	OR478467	OR542839	OR542801
60	*Pristimantis reichlei*	AC 20.15	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471619	OR478454	OR542828	-
61	*Pristimantis reichlei*	AC 138.17	Ingroup	Peru: Quispicanchi: Soqtapata: Quincemil	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471620	OR478469	OR542841	OR542803
62	*Pristimantis reichlei*	AC 75.17	Ingroup	Peru: Puno: PN Bahuaja-Sonene: Punto 4	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471646	OR478460	OR542833	-
63	*Pristimantis reichlei*	AC 94.17	Ingroup	Peru: Puno: PN Bahuaja-Sonene: Punto 4	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471650	OR478462	OR542835	-
64	*Pristimantis reichlei*	AC 16.17	Ingroup	Peru: Puno, Inambari, Santo Domingo	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471653	-	OR542826	-
65	*Pristimantis reichlei*	AC 33.17	Ingroup	Peru: Puno, Inambari, Santo Domingo	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR475320	-	OR542829	-
66	*Pristimantis reichlei*	AC 147.17	Ingroup	Peru: Puno: carretera San Gaban-Ollachea: Casahuiri	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471655	OR478472	OR542844	OR542807
67	*Pristimantis reichlei*	AC 10.14	Ingroup	Peru: Cusco: Pilcopata: Villa Carmen	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR471656	OR478452	OR542825	-
68	*Pristimantis reichlei*	AC 106.17	Ingroup	Peru: Puno: Isilluni: Valle Limbani	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472333	OR478465	OR542837	OR542799
69	*Pristimantis reichlei*	AC 109.17	Ingroup	Peru: Puno: Isilluni: Valle Limbani	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472388	-	-	OR542800
70	*Pristimantis reichlei*	MNCN 4482	Ingroup	Peru: Cusco, Pantiacolla	Padial, J.M., Castroviejo-Fisher, S., Koehler, J., Vila, C., Chaparro, J.C. & De la Riva, I. (2009)	EU712720	-	-	-
71	*Pristimantis reichlei*	NMP6V 72578	Ingroup	Bolivia: Pando, Bioceanica	Padial, J.M., Castroviejo-Fisher, S., Koehler, J., Vila, C., Chaparro, J.C. & De la Riva, I. (2009)	EU712719	-	-	-
72	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 34	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Chiquintirca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472495	OR478455	-	OR542790
73	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 53	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Toccate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472500	-	-	-
74	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 76	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Toccate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472501	OR478461	OR542834	OR542797
75	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 145	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Toccate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472507	-	-	-
76	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 153	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Toccate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472508	-	-	-

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
77	*Pristimantis rhabdolaemus*	FOCAM 361	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Toccate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472509	-	OR542849	OR542815
78	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 13	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472494	-	-	OR542788
79	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 47	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472498	-	-	OR542795
80	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 48	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472499	-	-	OR542796
81	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 103	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472502	OR478464	OR542836	-
82	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 106	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472503	OR478466	OR542838	-
83	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 118	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472505	OR478468	OR542840	-
84	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 119	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472506	-	-	-
85	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 116	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472504	-	-	OR542802
86	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 44	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472496	-	-	OR542793
87	*Pristimantis rhabdolaemus*	KNC 45	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472497	-	-	OR542794
88	*Pristimantis rhabdolaemus*	MHNC 17542	Ingroup	Peru: Cusco: La Convención: Echarate: Aendoshari	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472510	OR478479	OR542852	-
89	*Pristimantis rhabdolaemus*	MUBI 17552	Ingroup	Peru: Cusco: La Convención: Echarate: Aendoshari	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472511	-	-	OR542819
90	*Pristimantis sagittulus*	KU 261635	Ingroup	Peru: Pasco, 0.9 km N, 2.1 km E Oxapampa	Heinicke M.P., Duellman W.E. & Hedges S.B. (2007)	EF493705	-	EF493439	EF493501
91	*Pristimantis scitulus*	MUSM 41310	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469744	-	OR542823	-
92	*Pristimantis scitulus*	MUSM 41309	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469328	-	-	-
93	*Pristimantis scitulus*	MUSM 41312	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469801	-	-	-
94	*Pristimantis scitulus*	MUSM 41313	Ingroup	Peru: Ayacucho: Chungui: Chaupichaca	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469804	-	-	-
95	***Pristimantis similaris***	MUSM 41031	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Cajadela	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478195	OR478473	OR542845	OR542808
96	***Pristimantis similaris***	MUSM 41030	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Cajadela	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478198	OR478475	OR542847	OR542812
97	***Pristimantis similaris***	MUSM 41035	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Cajadela	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478199	OR478476	OR542848	OR542813

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
98	***Pristimantis similaris***	MUSM 41036	Ingroup	Peru: Ayacucho: La Mar: Cajadela	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478200	-	OR542851	OR542817
99	***Pristimantis similaris***	MUSM 41037	Ingroup	Peru: Ayacucho: Ayna: Machente	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478196	-	-	OR542810
100	***Pristimantis similaris***	MUSM 41323	Ingroup	Peru: Ayacucho: Ayna: Machente	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478197	-	-	OR542811
101	*Pristimantis sp.*	MVZ 272360	Ingroup	Peru: Cusco	von May, R., Catenazzi, A., Corl, A., Santa-Cruz, R., Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2017)	KY652655	KY672987	KY681088	KY681076
102	*Pristimantis sp.*	MUSM 30433	Ingroup	Peru: Cusco	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478204	-	OR542855	OR542822
103	*Pristimantis sp.*	MUSM 30418	Ingroup	Peru: Cusco	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478203	-	OR542854	OR542821
104	*Pristimantis sp.*	AC 179.19	Ingroup	Peru: Cusco	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	-	-	OR542846	-
105	*Pristimantis sp.*	MUSM 27912	Ingroup	Peru: Cusco	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478202	-	OR542853	OR542820
106	*Pristimantis sp.*	AC 365.07	Ingroup	Peru: Cusco	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR478201	OR478478	OR542850	OR542816
107	*Pristimantis sp3*	AMNH-A 165195	Ingroup	Bolivia: Santa Cruz: Caballero: Canton San José: Parque Nacional Amboro	Faivovich J, Haddad CFB, Garcia PCA, Frost DR, Campbell JA, Wheeler WC (2005)	AY843586	-	-	-
108	*Pristimantis sp3*	MNK-A 6628	Ingroup	Bolivia: Santa Cruz: Serranía de la Siberia	Padial, J.M., Castroviejo-Fisher, S., Koehler, J., Domic, E. & De la Riva, I. (2007)	EU192258	-	-	-
109	*Pristimantis sp3*	MNCN 43036	Ingroup	Bolivia: Santa Cruz: La Yunga de Mairana	Padial, J.M., Castroviejo-Fisher, S., Koehler, J., Domic, E. & De la Riva, I. (2007)	EU192257	-	-	-
110	*Pristimantis stictogaster*	KU 291659	Ingroup	Peru: Pasco, 2.9 km N, 5.5 km E Oxapampa	Heinicke, M.P., Duellman, W.E. & Hedges, S.B. (2007)	EF493704	-	EF493445	EF493506
111	*Pristimantis toftae*	KST 208	Ingroup	Peru: Huanuco, Puerto Inca, Panguana, Rio Yuyapichis (AKA Rio Llullapiches) near Rio Pachitea	Pinto-Sanchez, N. R., Ibanez, R., Madrinan, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E. & Crawford, A.J. (2012)	JN991439	-	-	JN991566
112	*Pristimantis toftae*	KST 318	Ingroup	Peru: Huanuco, Puerto Inca, Panguana, Rio Yuyapichis (AKA Rio Llullapiches) near Rio Pachitea	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR538542	-	-	-
113	*Pristimantis toftae*	KU 215493	Ingroup	Peru: Madre de Dios: Cuzco Amazonico: 15 km E de Puerto Maldonado	Heinicke MP, Duellman WE, Hedges SB (2007)	EF493353	-	-	-
114	*Pristimantis toftae*	MNCN 43025	Ingroup	Bolivia: Cochabamba: Los Guácharos	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192293	-	-	-
115	*Pristimantis toftae*	MNCN 43246	Ingroup	Peru: Cusco: San Pedro, Valle de Marcapata	Padial, J.M. & De la Riva, I. (2009)	EU192294	-	-	-

N°	Especie	Voucher	Grupo	Localidad	Referencia	16 S	COI	RAG1	TYR
116	*Pristimantis toftae*	AC 107.07	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	von May, R., Catenazzi, A., Corl, A., Santa-Cruz, R., Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2017)	KY652659	KY672991	KY672974	KY681080
117	*Pristimantis toftae*	AC 19.15	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472575	OR478453	OR542827	OR542789
118	*Pristimantis toftae*	CORBIDI 11889	Ingroup	Peru: Cusco: Valle de Kosñipata	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	-	-	-	OR542818
119	*Pristimantis toftae*	AC 144.16	Ingroup	Peru: Puno: Inambari: Santo Domingo	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472576	OR478470	OR542842	OR542805
120	*Pristimantis toftae*	AC 147.16	Ingroup	Peru: Puno: Inambari: Santo Domingo	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR472577	OR478471	OR542843	OR542806
121	*Pristimantis bipunctatus*	MUSM 31120	Outgroup	Peru: Pasco, Yanachaga-Chemillen	Lehr E, Moravec J, Cusi JC, Gvozdik V (2017)	KY006089	-	-	-
122	*Pristimantis bipunctatus*	MUSM 31179	Outgroup	Peru: Junin, Pui Pui Protected Forest, Hito 3, Entrada del parque	Lehr E, von May R, Moravec J, Cusi JC (2017)	KY594758	KY962785	KY962765	-
123	*Pristimantis bipunctatus*	KU 291638	Outgroup	Peru: Pasco, 0.7 km S, 4.5 km E Oxapampa	Heinicke, M.P., Duellman, W.E. and Hedges, S.B. (2007)	EF493702	-	EF493430	EF493492
124	*Pristimantis iiap*	MUSM 40783	Outgroup	Peru: Ucayali: Pucallpa: Curimana	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR470750	OR478474	-	OR542809
125	*Pristimantis iiap*	MUSM 40841	Outgroup	Peru: Ucayali: Pucallpa: Curimana	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR470749	OR478477	-	OR542814
126	*Pristimantis prolatus*	KU 177433	Outgroup	Ecuador: Napo: Rio Salado	Hedges SB, Duellman WE, Heinicke MP (2008)	EU186701	-	-	-
127	*Pristimantis skydmainos*	MUSM 29286	Outgroup	Peru: Cusco: La Convención: Echarate	Herrera-Alva V, Catenazzi A, Aguilar C. (2023)	OR469849	-	-	-
128	*Pristimantis skydmainos*	448895	Outgroup	Peru	Heinicke MP, Duellman WE, Hedges SB (2007)	EF493393	-	-	-

Apéndice IV. Distancias genéticas no corregidas del gen ARNr 16S entre especies del grupo *Pristimantis danae.*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
1	*Pristimantis pharangobates* AC 141.09 Peru: Cusco, Cosnipata																																																				
2	*Pristimantis pharangobates* AC 96.13 Peru: Cusco, Cosnipata	0.077																																																		
3	*Pristimantis pharangobates* KU 173492 Peru: Cusco, Buenos Aires	0.077	0.000																																																	
4	*Pristimantis pharangobates* MHNC 11451 Peru: Cusco, Urusayhua	0.079	0.000	0.000																																															
5	*Pristimantis pharangobates* MHNC 11452 Peru: Cusco, Urusayhua	0.079	0.004	0.004	0.004																																														
6	*Pristimantis pharangobates* MNCN 9494 Peru: Cusco, Cosnipata	0.077	0.000	0.000	0.000	0.004																																													
7	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 145 Peru: Ayacucho, Toccate**	**0.081**	**0.056**	**0.056**	**0.057**	**0.061**	**0.056**																																												
8	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 153 Peru: Ayacucho, Toccate**	**0.083**	**0.058**	**0.058**	**0.059**	**0.063**	**0.058**	**0.002**																																										
9	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 34 Peru: Ayacucho, Chiquintirca**	**0.083**	**0.058**	**0.058**	**0.057**	**0.061**	**0.058**	**0.002**	**0.004**																																									
10	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 361 Peru: Ayacucho, Toccate**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.057**	**0.061**	**0.059**	**0.002**	**0.004**	**0.000**																																									
11	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 53 Peru: Ayacucho, Toccate**	**0.083**	**0.058**	**0.058**	**0.059**	**0.063**	**0.058**	**0.002**	**0.000**	**0.004**	**0.004**																																								
12	***Pristimantis rhabdolaemus* FOCAM 76 Peru: Ayacucho Toccate**	**0.081**	**0.056**	**0.056**	**0.057**	**0.061**	**0.056**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.002**	**0.002**																																								
13	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 103 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.085**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**																																							
14	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 106 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.083**	**0.058**	**0.058**	**0.059**	**0.063**	**0.058**	**0.002**	**0.000**	**0.004**	**0.004**	**0.000**	**0.002**	**0.000**																																						
15	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 116 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**																																					
16	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 118 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.083**	**0.058**	**0.058**	**0.059**	**0.063**	**0.058**	**0.002**	**0.000**	**0.004**	**0.004**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**																																					
17	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 119 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
18	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 13 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
19	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 44 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
20	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 45 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.085**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
21	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 47 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
22	***Pristimantis rhabdolaemus* KNC 48 Peru: Ayacucho, Chungui**	**0.084**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.063**	**0.059**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.002**	**0.000**	**0.002**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**																																				
23	***Pristimantis rhabdolaemus* MHNC 17542 Peru: Cusco, Aendoshari**	**0.089**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.065**	**0.061**	**0.011**	**0.009**	**0.011**	**0.011**	**0.009**	**0.011**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**																																				
24	***Pristimantis rhabdolaemus* MUBI 17552 Peru: Cusco, Aendoshari**	**0.088**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.065**	**0.061**	**0.011**	**0.009**	**0.011**	**0.011**	**0.009**	**0.011**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.009**	**0.004**																																				
25	*Pristimantis scitulus* MUSM 41309 Peru: Ayacucho, Chungui	0.088	0.065	0.065	0.065	0.065	0.065	**0.068**	**0.070**	**0.068**	**0.068**	**0.070**	**0.068**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.072**	**0.068**																																				
26	*Pristimantis scitulus* MUSM 41312 Peru: Ayacucho, Chungui	0.089	0.066	0.066	0.066	0.066	0.066	**0.066**	**0.068**	**0.066**	**0.066**	**0.068**	**0.066**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.070**	**0.066**	0.002																																				
27	*Pristimantis scitulus* MUSM 41313 Peru: Ayacucho, Chungui	0.087	0.064	0.064	0.064	0.064	0.064	**0.068**	**0.070**	**0.068**	**0.068**	**0.070**	**0.068**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.070**	**0.072**	**0.068**	0.000	0.002																																		
28	*Pristimantis scitulus* MUSM 41310 Peru: Ayacucho, Chungui	0.090	0.067	0.067	0.067	0.067	0.067	**0.067**	**0.068**	**0.067**	**0.067**	**0.068**	**0.067**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.070**	**0.067**	0.002	0.000	0.002																																		
29	*Pristimantis similaris* MUSM 41030 Peru: Ayacucho, Cajadela	0.089	0.060	0.060	0.059	0.063	0.060	**0.067**	**0.069**	**0.066**	**0.066**	**0.069**	**0.067**	**0.068**	**0.069**	**0.068**	**0.069**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.067**	**0.063**	0.075	0.073	0.075	0.074																																		
30	*Pristimantis similaris* MUSM 41031 Peru: Ayacucho, Cajadela	0.088	0.059	0.059	0.059	0.063	0.059	**0.067**	**0.068**	**0.067**	**0.067**	**0.068**	**0.067**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.067**	**0.063**	0.075	0.074	0.075	0.074	0.000																																		
31	*Pristimantis similaris* MUSM 41035 Peru: Ayacucho, Cajadela	0.088	0.059	0.059	0.059	0.063	0.059	**0.066**	**0.068**	**0.066**	**0.066**	**0.068**	**0.066**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.067**	**0.063**	0.075	0.073	0.075	0.074	0.000	0.000																																	
32	*Pristimantis similaris* MUSM 41036 Peru: Ayacucho, Cajadela	0.089	0.060	0.060	0.059	0.063	0.060	**0.067**	**0.069**	**0.066**	**0.066**	**0.069**	**0.067**	**0.068**	**0.069**	**0.068**	**0.069**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.068**	**0.067**	**0.063**	0.075	0.073	0.075	0.074	0.000	0.000	0.000																																	
33	*Pristimantis similaris* ECU 197 Peru: Ayacucho, Machente	0.083	0.058	0.058	0.059	0.059	0.058	**0.056**	**0.058**	**0.058**	**0.059**	**0.058**	**0.056**	**0.059**	**0.058**	**0.059**	**0.058**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.065**	**0.061**	0.066	0.064	0.066	0.065	0.028	0.027	0.027	0.028																																	
34	*Pristimantis similaris* MUSM 41037 Peru: Ayacucho, Machente	0.084	0.059	0.059	0.059	0.059	0.059	**0.057**	**0.059**	**0.057**	**0.057**	**0.059**	**0.057**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.059**	**0.065**	**0.061**	0.066	0.064	0.066	0.065	0.027	0.027	0.027	0.027	0.000																																	
35	*Pristimantis* sp. MUSM 30418 Peru: Cusco, Cosnipata	0.077	0.046	0.046	0.047	0.050	0.046	**0.034**	**0.035**	**0.036**	**0.036**	**0.035**	**0.034**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.034**	**0.034**	0.066	0.064	0.066	0.065	0.060	0.059	0.059	0.060	0.062	0.063																																	
36	*Pristimantis* sp. MUSM 30433 Peru: Cusco, Cosnipata	0.077	0.047	0.047	0.048	0.052	0.047	**0.033**	**0.035**	**0.035**	**0.035**	**0.035**	**0.033**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.034**	**0.034**	0.066	0.064	0.066	0.065	0.062	0.061	0.061	0.062	0.063	0.064	0.000																																	
37	*Pristimantis* sp. MVZ 272360 Peru: Cusco, Cosnipata	0.077	0.047	0.047	0.048	0.052	0.047	**0.033**	**0.035**	**0.035**	**0.035**	**0.035**	**0.033**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.035**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.036**	**0.034**	**0.034**	0.066	0.064	0.066	0.065	0.062	0.061	0.061	0.062	0.063	0.064	0.000	0.000																																	
38	*Pristimantis* sp. AC 365.07 Peru: Cusco, Alfamayo	0.086	0.053	0.053	0.054	0.057	0.053	**0.032**	**0.034**	**0.032**	**0.032**	**0.034**	**0.032**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.032**	**0.032**	0.075	0.073	0.075	0.074	0.066	0.067	0.066	0.066	0.062	0.063	0.025	0.025	0.025																																	
39	*Pristimantis* sp. MUSM 27912 Peru: Cusco, Alfamayo	0.086	0.053	0.053	0.054	0.057	0.053	**0.032**	**0.034**	**0.032**	**0.032**	**0.034**	**0.032**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.034**	**0.032**	**0.032**	0.075	0.073	0.075	0.074	0.066	0.067	0.066	0.066	0.062	0.063	0.025	0.025	0.025	0.000																																	
40	*Pristimantis* sp. AMNH 165195 Bolivia: Santa Cruz	0.089	0.071	0.071	0.072	0.072	0.071	**0.064**	**0.066**	**0.064**	**0.064**	**0.066**	**0.064**	**0.067**	**0.066**	**0.066**	**0.066**	**0.066**	**0.067**	**0.066**	**0.067**	**0.066**	**0.067**	**0.066**	**0.065**	**0.061**	0.070	0.068	0.070	0.068	0.073	0.074	0.074	0.073	0.073	0.073	0.062	0.064	0.064	0.068	0.068																																	
41	*Pristimantis* sp. MNKA 6628 Bolivia: Santa Cruz	0.090	0.068	0.068	0.068	0.068	0.068	**0.063**	**0.061**	**0.063**	**0.063**	**0.061**	**0.063**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.061**	**0.060**	**0.056**	0.076	0.073	0.075	0.074	0.075	0.076	0.076	0.075	0.079	0.079	0.057	0.059	0.059	0.059	0.059	0.018																																	
42	*Pristimantis toftae* AC 107.07 Peru: Cusco, Cosnipata	0.095	0.074	0.073	0.075	0.079	0.073	**0.073**	**0.072**	**0.076**	**0.076**	**0.072**	**0.074**	**0.074**	**0.072**	**0.073**	**0.072**	**0.073**	**0.073**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.073**	**0.073**	**0.068**	**0.068**	0.090	0.087	0.089	0.088	0.082	0.081	0.081	0.082	0.077	0.079	0.067	0.067	0.066	0.069	0.070	0.074	0.077																																	
43	*Pristimantis toftae* AC 144.16 Peru: Puno, Santo Domingo	0.095	0.074	0.074	0.075	0.079	0.074	**0.074**	**0.072**	**0.076**	**0.077**	**0.072**	**0.074**	**0.074**	**0.072**	**0.073**	**0.072**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.069**	**0.068**	0.090	0.088	0.089	0.088	0.082	0.081	0.081	0.082	0.078	0.079	0.067	0.067	0.067	0.070	0.070	0.075	0.077	0.000																																	
44	*Pristimantis toftae* AC 147.16 Peru: Puno, Santo Domingo	0.099	0.067	0.067	0.068	0.072	0.066	**0.072**	**0.070**	**0.074**	**0.075**	**0.070**	**0.072**	**0.072**	**0.070**	**0.071**	**0.070**	**0.072**	**0.072**	**0.071**	**0.072**	**0.072**	**0.072**	**0.067**	**0.066**	0.086	0.084	0.086	0.085	0.075	0.074	0.073	0.075	0.074	0.075	0.069	0.068	0.068	0.068	0.068	0.076	0.072	0.023	0.023																																	
45	*Pristimantis toftae* AC 19.15 Peru: Cusco, Cosnipata	0.095	0.074	0.074	0.075	0.079	0.074	**0.074**	**0.072**	**0.076**	**0.077**	**0.072**	**0.074**	**0.074**	**0.072**	**0.073**	**0.072**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.069**	**0.068**	0.090	0.088	0.089	0.088	0.082	0.081	0.081	0.082	0.078	0.079	0.067	0.067	0.066	0.070	0.070	0.075	0.077	0.000	0.000	0.023																																	
46	*Pristimantis toftae* KST 208 Peru: Huanuco Pachitea	0.111	0.088	0.088	0.088	0.088	0.088	**0.086**	**0.088**	**0.086**	**0.086**	**0.088**	**0.086**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.083**	**0.083**	0.086	0.084	0.086	0.085	0.084	0.093	0.093	0.083	0.082	0.082	0.077	0.077	0.086	0.082	0.079	0.079	0.072	0.079																																	
47	*Pristimantis toftae* KST 318 Peru: Huanuco, Pachitea	0.111	0.091	0.091	0.091	0.091	0.091	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.085**	**0.081**	**0.081**	0.087	0.085	0.087	0.085	0.081	0.081	0.081	0.081	0.089	0.089	0.081	0.081	0.081	0.075	0.075	0.085	0.077	0.073	0.074	0.066	0.074	0.000																																	
48	*Pristimantis toftae* KU 215493 Peru: Madre de Dios, Cusco Amazonico	0.094	0.074	0.074	0.075	0.075	0.074	**0.084**	**0.082**	**0.087**	**0.087**	**0.082**	**0.084**	**0.085**	**0.082**	**0.084**	**0.082**	**0.084**	**0.084**	**0.084**	**0.084**	**0.085**	**0.084**	**0.084**	**0.087**	**0.086**	0.086	0.084	0.086	0.085	0.091	0.090	0.090	0.091	0.083	0.084	0.087	0.088	0.087	0.084	0.084	0.078	0.081	0.054	0.054	0.053	0.054	0.086	0.083																																	
49	*Pristimantis toftae* MNCN 43025 Bolivia: Cochabamba	0.099	0.084	0.084	0.084	0.084	0.084	**0.089**	**0.088**	**0.089**	**0.089**	**0.088**	**0.089**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.088**	**0.086**	**0.086**	0.092	0.089	0.091	0.090	0.095	0.095	0.095	0.095	0.089	0.089	0.090	0.091	0.091	0.084	0.084	0.084	0.084	0.054	0.054	0.054	0.054	0.086	0.083	0.041																																	
50	*Pristimantis toftae* MNCN 43036 Bolivia: Santa Cruz	0.090	0.068	0.068	0.068	0.068	0.068	**0.065**	**0.063**	**0.065**	**0.065**	**0.063**	**0.065**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.063**	**0.061**	**0.057**	0.070	0.068	0.070	0.068	0.075	0.076	0.076	0.075	0.079	0.079	0.056	0.057	0.057	0.061	0.061	0.018	0.011	0.075	0.075	0.073	0.075	0.084	0.081	0.077	0.081																																	
51	*Pristimantis toftae* MNCN 43246 Peru: Cusco, Marcapata	0.097	0.075	0.075	0.075	0.079	0.075	**0.075**	**0.073**	**0.075**	**0.075**	**0.073**	**0.075**	**0.074**	**0.073**	**0.073**	**0.073**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.073**	**0.074**	**0.068**	**0.068**	0.090	0.088	0.089	0.088	0.080	0.081	0.081	0.080	0.079	0.079	0.068	0.068	0.068	0.070	0.070	0.075	0.077	0.000	0.000	0.023	0.000	0.079	0.073	0.055	0.054	0.075	