UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SANMARCOS
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSTGRADO

Relaciones filogenéticas entre algunos telmatobinidos (anura, leptodactylidae, telmatobiinae) de Perú basado en la morfología de los estados larval y adulto

TESIS para optar el Grado Académico de: MAGÍTER EN ZOOLOGÍA CON MENCIÓN EN SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN

AUTOR
César Augusto Aguilar Puntriano
ASESOR: Ph.D. Niels Valencia Chacón

LIMA-PERÚ 2006

Resumen

Batrachophrynus y *Telmatobius* son los dos únicos géneros asignados a Telmatobiinae (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) presentes en Perú. Las especies de ambos géneros presentan adaptaciones para la vida en las partes altas de los Andes siendo de hábitos acuáticos o semiacuáticos en riachuelos, lagunas o lagos altoandinos. Este estudio tiene como objetivo principal evaluar las relaciones filogenéticas entre *B. macrostomus*, *B. brachydactylus* y 15 especies de *Telmatobius* de Perú utilizando caracteres morfológicos, larvales y, adultos, y cromosómicos. Entre los caracteres morfológicos se incluye también los caracteres que sirvieron para distinguir *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, así como las probables sinapomorfías que diagnosticarían a *Telmatobius*. Se examinaron un total de 234 especímenes adultos y juveniles, y 173 larvas. Se efectuaron dos análisis filogenéticos, uno incluyendo sólo los caracteres morfológicos, y otro simultáneamente con los caracteres cromosómicos. El análisis con caracteres morfologicos obtuvo 50 árboles parsimoniosos con 60 pasos de longitud cada uno. En el consenso estricto de este análisis se presentó un grupo no resuelto formado por *T. atahualpai*, *T. truebae*, *T. latirostris* y *T. punctatus*, y un clado constituido por las restantes especies de *Telmatobius* y *Batrachophrynus*. En este último se diferencia un grupo no resuelto formado por *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* y *T. rimac*, un clado constituido *T. brevirostris* y *T. intermedius*, y otro clado formado por *T. mayoloi*, *T. carrillae* y las dos especies de *Batrachophrynus*. El análisis simultáneo de caracteres morfológicos y cromosómicos obtuvo 30 árboles con 104 pasos de longitud. El consenso estricto de este análsis simultáneo muestra resultados similares con el análisis de caracteres morfológicos diferenciandose 1) por la presencia de valores de soporte más bajos, 2) ausencia del clado *T. brevirostris*-*T. intermedius* formando estas especies relaciones no resueltas con *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* y *T. rimac*, 3) *T. arequipensis* aparece como grupo hermano de este grupo no resuelto y 4) teniendo a *T. brevipes* en la base de todo el clado anterior. Los resultados de este trabajo hipotetizan que las especies asignadas a *Batrachophrynus* forman un grupo monofilético junto con *T. carrillae*, pero dentro del linaje que forman las otras especies de *Telmatobius* por lo que se sinonimiza *Batrachophrynus* a *Telmatobius*. Las sinapomorfías compartidas por algunos árboles para diagnosticar las especies de *Telmatobius* de Perú (incluyendo las de *Batrachophrynus*) son principalmente estados de carácter larvales. Se sugiere que algunas de estas sinapomorfías como la presencia de un disco oral transangular, extremo anterior de los cuernos trabeculares no perpendicular al eje axial del condrocráneo, y ausencia de la comisura cuadrado orbital servirían para diagnosticar a *Telmatobius*. Se revisa, en base a

los resultados de este trabajo y datos ecológicos, genéticos y geológicos publicados, la hipótesis de una especiación ecológica en las dos especies simpátridas *T. brachydactylus* y *T. macrostomus*.

Abstract

Batrachophrynus and *Telmatobius* are the two genera of Telmatobiinae (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) present in Peru. They present adaptations to live in the highland parts of the Andes which include their aquatic or semi-aquatic habits in high Andean creeks, lagoons or lakes. This study has as a main objective to evaluate the phylogenetic relationships between *B. macrostomus*, *B. brachydactylus* and 15 species of *Telmatobius* from Peru using the morphological characters of the larval and adult stages and chromosomic characters. Morphological characters that were used to distinguish *Batrachophrynus* and *Telmatobius* as well as the probable sinapomorphies that would diagnose *Telmatobius* are also included. A total of 234 adult and juvenile specimens along with 173 larvae were examined. Two phylogenetic analyses were performed: one including only the morphological characters, and another simultaneously with chromosomic characters. The analyses with morphological characters showed 50 most parsimonious trees with 60 steps. A strict consensus of this analysis showed an unresolved group composed of *T. atahualpai*, *T. truebae*, *T. latirostris* and *T. punctatus*, and a clade formed by *Batrachophrynus* and the remaining species of *Telmatobius*. This latter clade is formed by an unresolved group contaning *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* and *T. rimac*; a subclade formed by *T. brevirostris* and *T. intermedius*; and another subclade contaning *T. mayoloi*, *T. carrillae* and *Batrachophrynus*. The simultaneous analysis of morphological and chromosomic characters showed 30 most parsimonious trees with 104 steps each. The strict consensus of this simultaneous analysis showed similar results to the analyses performed with morphological characters, differing only in: 1) the presence of lower support values for the clades; 2) absence of the *T. brevirostris*-*T. intermedius* clade whose species in turn show unresolved relationships with *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus* and *T. rimac*; 3) obtaining *T. arequipensis* as the sister group of this unresolved group; and 4) having *T. brevipes* at the base to the latter clade. The results of this study hypothesize that the species assigned to *Batrachophrynus* form a monophyletic group with *T. carrillae* but within the lineage containing the other *Telmatobius* species, therefore, *Batrachophrynus* is sinonimized to *Telmatobius*. The synapomorphies shared by some trees and used to diagnose the Peruvian *Telmatobius* species (including those of *Batrachophrynus*) were larval character states mainly. It is suggested that some of these synapomorphies such as the presence of a transangular oral disc, anterior ends of the trabecular horns non perpendicular to the axial axis of the chondrocranium, and absence of an orbital commissura would diagnose *Telmatobius*. The hypothesis of an ecological speciation of *T. brachydactylus* and *T.*

macrostomus is revised based on the results of this work and published ecological, genetic and geological data.

1. Introducción

Los géneros leptodactilidos, *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, comprenden un grupo de ranas endémicas con adaptaciones a la vida acuática o semiacuática en las partes altas de los Andes, desde los 1500 m hasta más de 5000 m (Vellard 1951, 1952, De Macedo 1950, 1976, Trueb 1979, Czopeck 1983, Cei 1986, Devries comunicación personal). La radiación adaptativa de *Telmatobius* abarca, geográficamente, los Andes desde el Ecuador al norte, hasta Argentina y Chile en el sur con alrededor de 47 especies, 22 de las cuales están presentes en Perú (Wiens 1993, Frost 2004, Lehr 2005). La gran mayoría de especies ubicadas en el territorio peruano son de tamaño pequeño a mediano, y habitantes de pequeños ríachuelos o sus orillas que drenan finalmente hacia los principales sistemas hidrológicos. En la cuenca del Titicaca, no obstante, se ha registrado la única especie grande con adaptaciones para una vida exclusivamente acuática en lagos y lagunas, *T. culeus* (Vellard 1951, 1952).

Por otro lado, *Batrachophrynus* está limitado al Perú central y se considera compuesta de sólo dos especies: *B. macrostomus*, la gran rana del lago Junín y de otras lagunas cercanas, y *B. brachydactylus* de menor tamaño y habitante de ríachuelos que drenan al sistema hidrológico de los ríos Mantaro y Perené (Vellard 1952). Esta distribución restringida de *Batrachophrynus* (en comparación con, y dentro de, la de *Telmatobius*), así como su similaridad general morfológica y ecológica con las especies de *Telmatobius*, creó sospechas de la validez del género (Vellard 1951, Sinsch *et al.* 1995). Últimamente se han llevado estudios filogenéticos utilizando, independientemente, diferentes sistemas de caracteres (morfológicos larvales, morfológicos del adulto, cromosómicos) que relacionan estrechamente a los dos taxones (Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descailleaux 2005, Sinsch *et al.* 2005), refutando previos estudios que apoyaban una relación estrecha entre *Batrachophrynus* con otros taxones de la misma subfamilia (Telmatobiinae) y lejanamente emparentado con *Telmatobius* (Lynch 1978, Sinsch y Juraske 1995, Burton 1998). Además se ha hipotetizado que *Batrachophrynus* no es monofilético, que *B. macrostomus* es el grupo hermano de *Telmatobius* y que *B. brachydactylus* está más relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus* (Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descailleaux 2005). Sin embargo, estas hipótesis se basan en análisis de un solo sistema de caracteres y queda aún abierta la interrogante de si un análisis filogenético simultáneo de diferentes sistemas de caracteres apoya la hipótesis de *B. macrostomus* como el grupo hermano de *Telmatobius* o si forma parte de éste. Por este motivo, este estudio tiene como objetivos 1) examinar los caracteres larvales del disco oral, cavidad bucofaríngea y condrocráneo de 13 especies de *Telmatobius* y 2 de *Batrachophrynus*; 2) examinar los

caracteres morfológicos del adulto de 15 especies de *Telmatobius* y 2 de *Batrachophrynus*, incluyendo los que han servido para delimitar a *Batrachophrynus* de *Telmatobius* (dientes maxilares y premaxilares, dentículos en el vómer, adhesión de la lengua, y tamaño de las excrecencias nupciales), las probables sinapomorfías para *Telmatobius* (frontoparietales fusionados posteriormente y excrecencias nupciales en el primer dedo) y otros caracteres de la morfología externa y musculares; 3) efectuar un análisis de parsimonia global que por primera vez utiliza conjuntamente diferentes complejos de caracteres morfológicos de los estados de la larva y adulto, y cromosómicos para evaluar la monofilia de *Batrachophrynus* y sus relaciones filogenéticas con *Telmatobius*; y 4) discutir las implicancias evolutivas de este análisis filogenético, y conjuntamente con la información genética, ecológica y geológica disponible revisar la hipótesis de una especiación ecológica de las dos especies de *Batrachophrynus*.

2. Antecedentes

Batrachophrynus fue descrito por Peters (1873) para dos especies del Perú central, *B. macrostomus* y *B. brachydactylus*. *Batrachophrynus* fue diagnosticado por la carencia de dientes premaxilares, maxilares y vomerianos, y por una lengua totalmente adherida a la cavidad bucal. Sin embargo, Vellard (1951) describe a *T. intermedius* con dientes en el vómer pero ausentes en la maxila, con lo cual distinguió a *Batrachophrynus* de *Telmatobius* por la adhesión de la lengua a la cavidad bucal, ausencia de dientes vomerianos y tamaño reducido de sus excrecencias nupciales. Gallardo (1962) describió una nueva especie de *Batrachophrynus*, *B. patagonicus* considerándola como la más austral del género; sin embargo, Cei y Roig (1968) colocaron a *B. patagonicus* dentro de *Telmatobius* y posteriormente Lynch (1978) lo incluyó en un nuevo género (*Atelognathus*). Heyer (1975) llevó a cabo un análisis preliminar de las relaciones filogenéticas entre varios géneros de la familia Leptodactylidae, en el que *Telmatobius*, si bien está relacionado con *Batrachophrynus*, no es su grupo hermano. Lynch (1978) usando evidencia principalmente osteológica, realizó un análisis filogenético de doce géneros aparentemente relacionados, a los que él denominó "Telmatobiines inferiores", que incluye a *Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachyla*, *Batrachophrynus*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Somuncuria*, *Telmatobius* y *Telmatobufo*. Lynch (1978) basándose en su cladograma más parsimonioso propone la Tribu Telmatobiini con *Telmatobius* relacionado a *Batrachophrynus*, pero en este caso tampoco es su grupo hermano. Duellman (1979) apoyándose en el cladograma de Lynch (1978), hipotetiza que *Batrachophrynus* aparentemente es un relicto que tuvo una distribución más amplia hacia el sur, antes del levantamiento de los Andes. Laurent (1983), utilizando datos morfométricos coloca a *B. brachydactylus* en el nuevo género monotípico *Lynchophrys*. Cei (1986) propone que *Batrachophrynus* es hermano de *Telmatobius*, pero no sustenta su hipótesis con datos. Morales (1988) describe *Telmatobius carrillae* que también carece de dientes premaxilares, maxilares, vomerianos y una lengua adherida completamente a la cavidad bucal, y sugiere que ésta es una especie intermedia entre *Telmatobius* y *Batrachophrynus*. Sinsch *et al.* (1995) mediante un análisis multivariado de datos morfométricos de especímenes adultos pertenecientes a *Batrachoprynus*, *Lynchophrys*, y cinco especies de *Telmatobius*, reconocieron a *Batrachophrynus* como género válido con dos especies, y recolocaron a *L. brachydactylus* en *Batrachophrynus*, sinonimizando *Lynchophrys* y *Batrachophrynus*. Al mismo tiempo, Sinsch y Juraske (1995) confirman sus resultados anteriores, llevando a cabo un análisis filogenético utilizando alozimas de *Batrachophrynus* y dos especies de *Telmatobius*. Burton (1998) comparando estados de carácter para un músculo de los dedos

reconoce a *Batrachophrynus* y *Lynchophrys*, y los coloca en la Tribu Calyptocephalellini (subfamilia Telmatobiinae). Ultimamente, Aguilar y Pacheco utilizando caracteres bucofaríngeos larvales (2005), Córdova y Descailleaux usando caracteres cromosómicos (2005), y Sinsch *et al.* utilizando caracteres histoquímicos de las glándulas de la piel (2005) evaluaron la monofilia de *Batrachophrynus* con respecto a *Telmatobius*. Tanto Aguilar y Pacheco (2005) como Córdova y Descailleaux (2005) coinciden en 1) refutar la hipótesis de Lynch (1978), Sinsch y Juraske (1995) y Burton (1998) de que *Batrachophrynus* no está estrechamente relacionado a *Telmatobius*, 2) ubicar a *B. macrostomus* basal con respecto a *Telmatobius*, y a *B. brachydactylus* más relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus*. Sinsch *et al.* (2005) también apoyan una estrecha relación entre *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, confirman la monofilia de *Batrachophrynus* y separado de las especies de *Telmatobius*, pero sugieren que *Batrachophrynus* parece ser recientemente derivado del stock de *Telmatobius*.

Por lo mencionado anteriormente, se entiende que el estado taxonómico y la relación filogenética de *Batrachophrynus* con otras especies de *Telmatobius* es aún controversial, siendo conveniente el uso de *Batrachophrynus* sensu Peters (1873) mientras no haya evidencias sólidas de lo contrario.

3. Material y Métodos

Fueron utilizados 234 especímenes adultos y juveniles, y 173 larvas que pertenecen al Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Lima, Perú, excepto los condrocráneos de *B. brachydactylus* que pertenecen al Museo de Historia Natural de la Universidad Ricardo Palma (MHNURP), Lima, Perú (ver Apéndice). Los estadios larvales se determinaron siguiendo a Gosner (1960). Las larvas fueron disectadas para examinar las cavidades bucofaríngeas y éstas se tiñieron con una solución de azul de metileno siguiendo a Wassersug (1976). Los esqueletos larvales y los cráneos de adultos fueron teñidos siguiendo la técnica de Dingerkus y Uhler (1977). Se contaron las espículas que estuvieran en un cuadrante de 1 mm² y a una magnificación de 50x siguiendo a Sinsch *et al.* (2005). Todas las disecciones, observaciones y mediciones se hicieron con asistencia de un microscopio estereoscópico con cámara lúcida. Los especímenes fueron fotografiados usando una cámara digital SONY Cyber-shot de 5.1 megapixeles.

La polaridad de los estados de carácter se determinó por el método del grupo externo. Se entiende que el criterio del grupo externo es una aplicación del principio de parsimonia (Farris 1982). El método del grupo externo se lleva a cabo adhiriendo un grupo externo al árbol más parsimonioso (no enraizado) para el grupo analizado, de forma tal que se minimiza el número de origenes de los caracteres que se necesitan para explicar las propiedades observadas de los taxones (Farris 1982). El sitio de adhesión del grupo externo se toma como la raíz del árbol para el grupo analizado (Farris 1982). Al fijar la posición de la raíz se determina la dirección de transformación de los caracteres, y de esta forma la plesiomorfía relativa de las propiedades observadas de los taxones (Farris 1982). Siguiendo la recomendación de Goloboff (1998) se elige para el enraizamiento taxones que se saben van a quedar fuera del grupo interno, pero lo más cercanos posibles a éste.

Bufo limensis Werner, 1901 (Bufonidae) fue utilizada para polarizar y enraizar los cladogramas resultantes. La elección de *Bufo limensis* es consistente con las recientes filogenias moleculares propuestas por Darst y Cannatella (2004) y Faivovich *et al.* (2005). En ambas filogenias se demuestra que los miembros de Bufonidae están separados de los miembros comúnmente asignados a Telmatobiinae. Se incluye también en el grupo externo a *Alsodes* (Leptodactylidae, Telmatobiinae). Se incluye a *Alsodes* porque Aguilar y Pacheco (2005), Córdova y Descailleaux (2005) y Sinsch *et al.* (2005) demuestran una estrecha relación entre *Alsodes* y *Batrachophrynus-Telmatobius*. Además la filogenia de Darst y Cannatella (2004) demuestra también una estrecha relación entre *Alsodes* y *Telmatobius* aunque en su análisis no se incluyó a ninguna especie de *Batrachophrynus*. El grupo

externo también está formado por 15 especies de *Telmatobius* de las 47 actualmente reconocidas (Frost, 2004; Lehr, 2005). Estos taxones se incluyen en el grupo externo porque Aguilar y Pacheco (2005), y Córdova y Descailleaux (2005) demuestran una estrecha relación entre las especies de *Telmatobius* y *B. brachydactylus* que con *B. macrostomus*. Las especies de *Telmatobius* utilizadas como grupo externo son: *T. atahualpai* Wiens, 1993, *T. arequipensis* Vellard, 1955, *T. brevipes* Vellard, 1951, *T. brevirostris* Vellard 1955, *T. carrillae* Morales, 1988, *T. culeus* (Garman, 1875), *T. intermedius* Vellard, 1951, *T. jelskii* (Peters, 1873), *T. latirostris* Vellard, 1951, *T. marmoratus* (Duméril y Bibron, 1841), *T. mayoloi* Salas y Sinsch, 1996, *T. peruvianus* Wiegmann, 1835 (la especie tipo del género), *T. punctatus* Lehr, 2005, *T. rimac* Schmidt, 1954 y *T. truebae* Wiens 1993 . Las especies de *Telmatobius* utilizadas en este análisis pertenecen a diferentes cordilleras y sistemas hidrológicos, evitando de este modo tener una muestra limitada y sesgada geográficamente (Figura 1). Por ejemplo, en la cordillera occidental se incluye a *Telmatobius brevipes* y *T. latirostris* en el norte (departamentos de Cajamarca y La Libertad), a *T. carrillae*, *T. mayoloi* y *T. rimac* en el centro (departamentos de Ancash, Lima y Huancavelica), y a *T. arequipensis* y *T. peruvianus* en el sur (departamentos de Arequipa y Tacna). En la cordillera oriental se incluye en el norte a *T. atahualpai* y *T. truebae* (departamento de Amazonas), en el centro a *T. brevirostris* y *T. punctatus* (departamento de Huánuco) y a *T. jelskii* y *T. intermedius* (departamentos de Junín, Huancavelica y Ayacucho), en el sur a *T. marmoratus* y *T. culeus* (departamentos de Cuzco y Puno) todos los cuales viven en cuerpos de agua permanentes que drenan hacia los ríos Marañon, Huallaga, Mantaro, Vilcanota o al Lago Titicaca respectivamente. El grupo interno está formado por *B. brachydactylus* Peters, 1873 y *B. macrostomus* Peters, 1873.

Los caracteres invariables fueron omitidos del análisis. Los estados del carácter 28 (frontoparietales) se obtuvieron principalmente de la literatura (Lynch 1978, Wiens 1993, Sinsch *et al.* 2005). Se asume que los caracteres morfológicos larvales y del adulto de *Alsodes gargola* Gallardo, 1970 se aplican a *Alsodes*. Se incluyeron en el análisis filogenético los caracteres de las glándulas cutáneas y que fueron obtenidos a partir de Sinsch *et al.* (2005). Para este efecto, se asume que los estados de carácter de las glándulas cutáneas presentes en *Alsodes montanus* (Lataste, 1902) se aplican a *Alsodes*. También se incluyeron los caracteres cromosómicos para un análisis simultáneo de caracteres morfológicos y cromosómicos, y que fueron obtenidos a partir de Córdova y Descailleaux (2005). Para este efecto, se asume que los estados de carácter cromosómicos de *Alsodes vanzolini* (Donoso-Barros 1974) se aplican a *Alsodes*. Aunque la monofilia de *Alsodes* no ha sido formalmente demostrada, ésta es aceptada ya que las tres especies de *Alsodes* usadas en este estudio presentan 26 cromosomas y las

mismas características morfológicas externas larvales y del macho adulto que sirven para definir el género (Cei 1980, Lavilla 1988, Cuevas y Formas 2003, Formas y Brieva 2004). Los estados de carácter cromosómicos de *Bufo limensis* fueron obtenidos a partir de Córdova (1999). La descripción y análisis de los caracteres no asume a priori una dirección evolutiva en los cambios de estado (los caracteres están no ordenados). Los 30 caracteres morfológicos (19 larvales y 11 del adulto) y los 22 cromosómicos son no aditivos (excepto los caracteres 22, 26 y 29) y con el mismo peso. En la Tabla 1 se presenta la matriz de caracteres con sus taxones. Los estados de carácter sin datos se codificaron con "?".

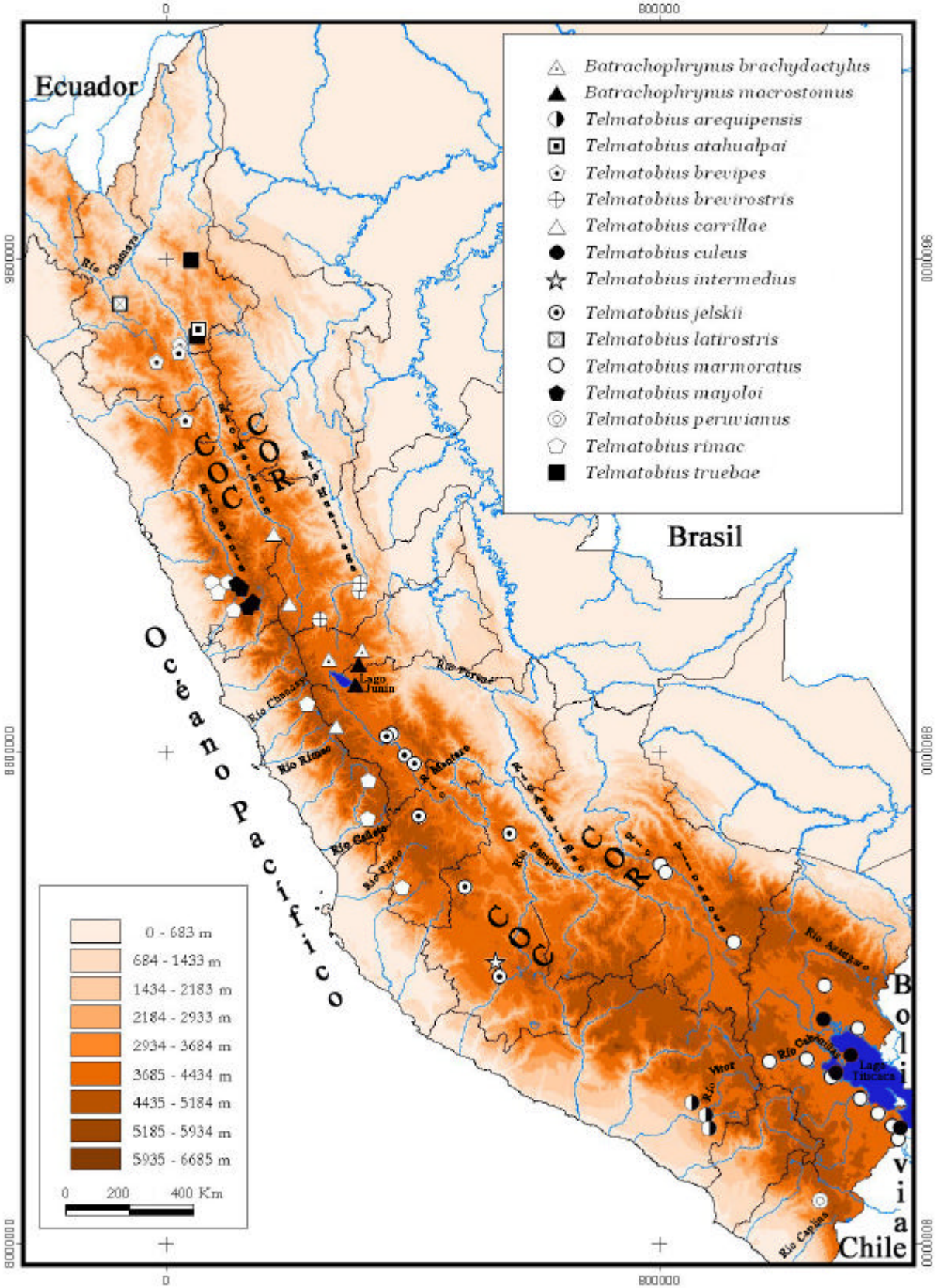
Los caracteres polimórficos se codificaron como ambiguos, es decir, con los estados presentes en el taxón respectivo y encerrado entre corchetes. Kornet y Turner (1999) recomendaron este método de codificación cuando el conocimiento del estado plesiomórfico no estaba disponible y cuando, por lo tanto, no era posible codificar los polimorfismos como estados plesiomórficos. Wiens (1995, 1999) recomienda, por el contrario, codificar los polimorfismos como frecuencias en el análisis filogenético porque utiliza la máxima información filogenética posible y reduce el error de muestreo al dar pesos mínimos a las condiciones que se presentan en bajas frecuencias. Sin embargo, Kornet y Turner (1999) argumentan que este método de codificación introduce reversiones innecesarias y que las reversiones como todo tipo de homoplasia ad hoc deben ser evitadas. En este estudio se considera polimorfismo a la presencia de más de un estado de carácter dentro de un taxon terminal (sea el polimorfismo encontrado dentro de una población o entre poblaciones diferentes de una misma especie).

El análisis filogenético, optimización de los estados de carácter, cladogramas y valores de soporte de los clados fueron obtenidas con TNT 1.0 (Goloboff, Farris y Nixon, 2003). Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional en TNT fueron usados para identificar todos los posibles árboles parsimoniosos con sus longitudes. En el método de búsqueda tradicional, los árboles de menor longitud fueron encontrados por el algoritmo de Wagner con 10 replicaciones (10 secuencias de adición al azar), sometidos luego al algoritmo de permutación de ramas ("branch swapping") TBR ("tree bisection reconnection") y guardando como máximo 10 árboles por replicación. La búsqueda de los árboles se hizo colapsando todos los nodos cuya longitud mínima es cero y se consideraron las sinapomorfías compartidas por todos los árboles y por algunos de los árboles.

Para medir el soporte de los clados resultantes, la matriz fue analizada con el método de Bootstrap que toma en cuenta la influencia de los caracteres irrelevantes y los corrige haciendo independiente la probabilidad del pesado de cada carácter (Harshman 1994, Goloboff *et al.* 2003). El remuestreo incluyó 1000 réplicas y la matriz fue analizada

mediante búsqueda tradicional. Para evitar los problemas asociados al uso de frecuencias absolutas como medida de soporte, los valores de Bootstrap que se muestran son la diferencia entre la frecuencia de un grupo presente en el cladograma y la frecuencia del grupo que más lo contradice (valores GC). Los valores de Bootstrap se muestran en porcentajes. Debido a que resultaron varios árboles en el análisis, se construyó un árbol de consenso estricto de Nelsen.

Figura 1. Mapa de distribución de las especies utilizadas en este estudio así como los principales ríos y lagos asociados con la distribución de *Batrachoprhynus* y *Telmatobius*. COC= Cordillera Occidental; COR= Cordillera Oriental.



Fuente: Digital Perú. Versión 1.0

4. Descripción y Análisis de los Caracteres

I. Morfología Larval

1) Disco oral y morfología externa

Carácter 1. **Márgenes laterales del disco oral: (0) intraangular; (1) transangular.** El disco oral está formado por dos labios (superior e inferior) carnosos que rodean la boca (Altig y McDiarmid 1999). Los márgenes laterales del disco pueden presentar o no constricciones. Si las constricciones están presentes el disco es denominado intraangular, si están ausentes es transangular (Lavilla 1988). En *Bufo limensis* y *Alsodes gargola* el disco oral es intraangular (Figura 2a). En *Batrachophrynus* y *Telmatobius arequipensis*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* es transangular (Figura 2b y c). No existen datos para *Telmatobius intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 2. Distribución de las papilas laterales intramarginales: (0) papilas no forman una hilera continua lateralmente; (1) papilas forman una hilera continua lateralmente. Las papilas labiales son proyecciones carnosas en el disco oral (Altig y McDiarmid 1999). Las posibles funciones de estas papilas son de quimiorreceptores, mecanorreceptores, estructuras que controlan el flujo de agua, ayudan en la adhesión al sustrato, modifican la forma del disco oral durante la alimentación, así como la manipulación del alimento o partículas del sustrato (Altig y McDiarmid 1999). Las papilas del disco oral son marginales si están en la periferia del disco oral, o intramarginales (o submarginales) si son las papilas más internas del disco (Lavilla 1988, Altig y McDiarmid 1999). En *Bufo limensis*, *Alsodes gargola* y *Telmatobius atahualpai*, las papilas laterales intramarginales no forman una hilera continua lateralmente (Figura 2a). En *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* las papilas no están interrumpidas lateralmente (Figura 2b y c). No existen datos para *Telmatobius intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 3. Papilas mentales marginales: (0) ausentes; (1) presentes. En *Bufo limensis* las papilas marginales mentales están ausentes. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, y *T. truebae* las papilas marginales mentales están presentes. No existen datos para *Telmatobius intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?".

Carácter 4. Papilas mentales intramarginales: (0) presente; (1) ausente. Las papilas mentales intramarginales son las papilas que se encuentran internamente y posteriormente en el disco. En *Alsodes gargola* y *T. atahualpai* está presente una o más filas de papilas intramarginales mentales (Figura 2a). En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, y *T. truebae* las papilas intramarginales mentales están ausentes (Figuras 2b y c). En *T. brevirostris* y *T. rimac* se observan ambos estados por lo que se codifican con [01]. También se observa en la región mental del disco oral y en algunas especies de *Telmatobius*, papilas biseriadas que no están alineadas sino que tienen sus bases ligeramente alternadas, o a veces con dos papilas saliendo de una misma base y en direcciones opuestas, dando la apariencia de que hubiera una fila de papilas intramarginales mentales; a este arreglo de papilas se le ha considerado como papilas mentales marginales. No existen datos para *Telmatobius intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 5. Pigmentación de la cola en líquido preservante: (0) cola poco pigmentada; (1) tercio posterior de la cola más pigmentado; (2) pigmento en toda la cola. Las colas de *Bufo limensis*, *Alsodes gargola* y *Batrachophrynus macrostomus* presentan el pigmento distribuido en casi toda la cola o forman manchas irregulares a lo largo de la cola, pero en ningún caso el pigmento se concentra en el tercio posterior de la cola (Figura 3a). Las colas de *Telmatobius arequipensis*, *T. brevirostris*, *T. jelskii*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, y *T. rimac* tienen fuertemente pigmentado su tercio posterior formando manchas conspicuas (Figura 3b). En *Batrachophrynus brachydactylus*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. latirostris* y *T. truebae* las colas están poco pigmentadas (Figura 3c). *Telmatobius culeus* y *T. marmoratus* presentan los estados (0) y (1) por lo que se codifica con [01]. No existen datos para *Telmatobius intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Figura 2. Disco oral. A. *Alsodes gargola*, estadio 37 de Gosner, MUSM 19520. B. *Batrachoprhynus brachydactylus*, estadio 35 de Gosner, MUSM 10092. C. *Telmatobius peruvianus*, estadio 31 de Gosner, MUSM 21343. Barra = 1mm.

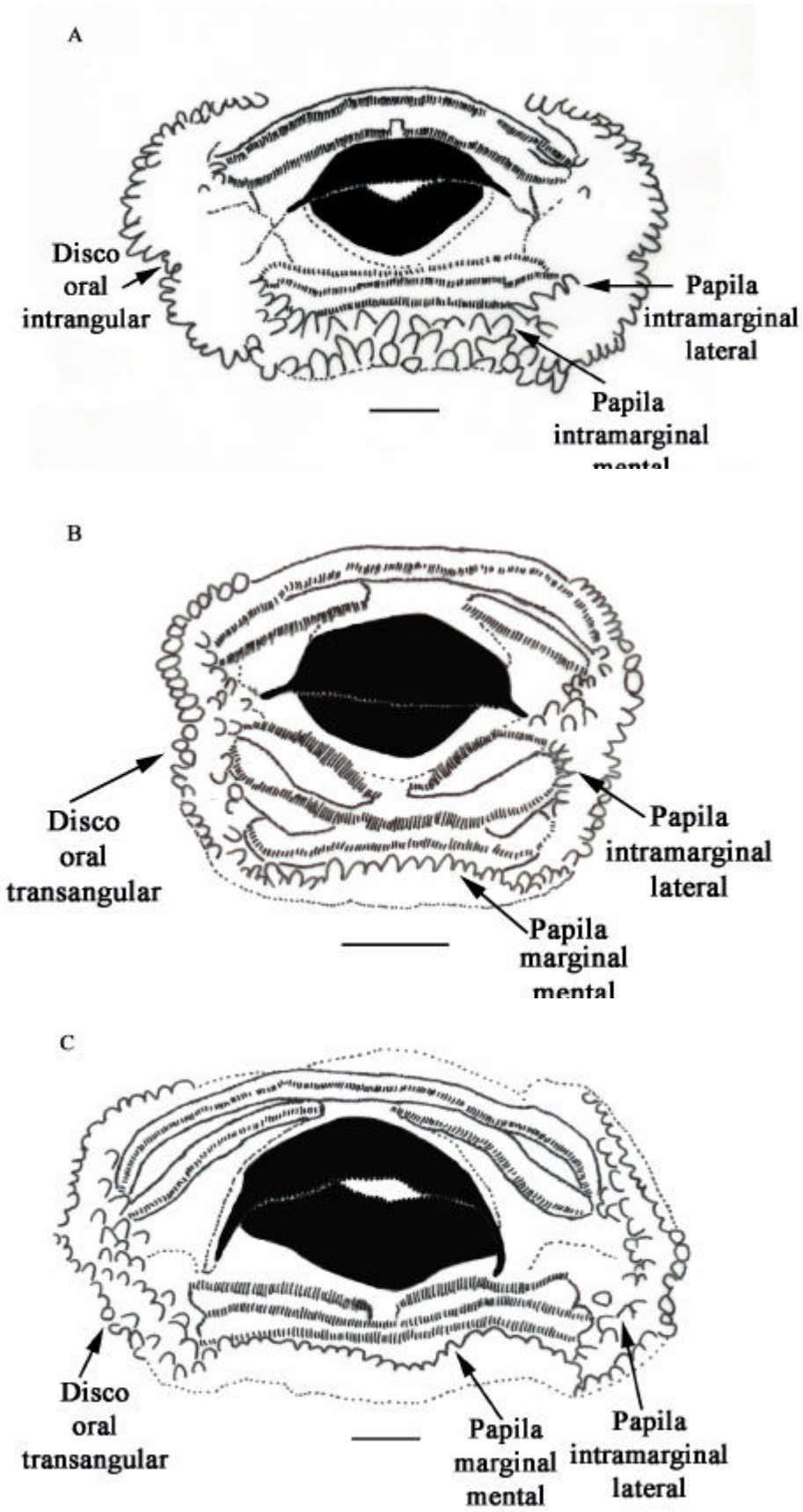
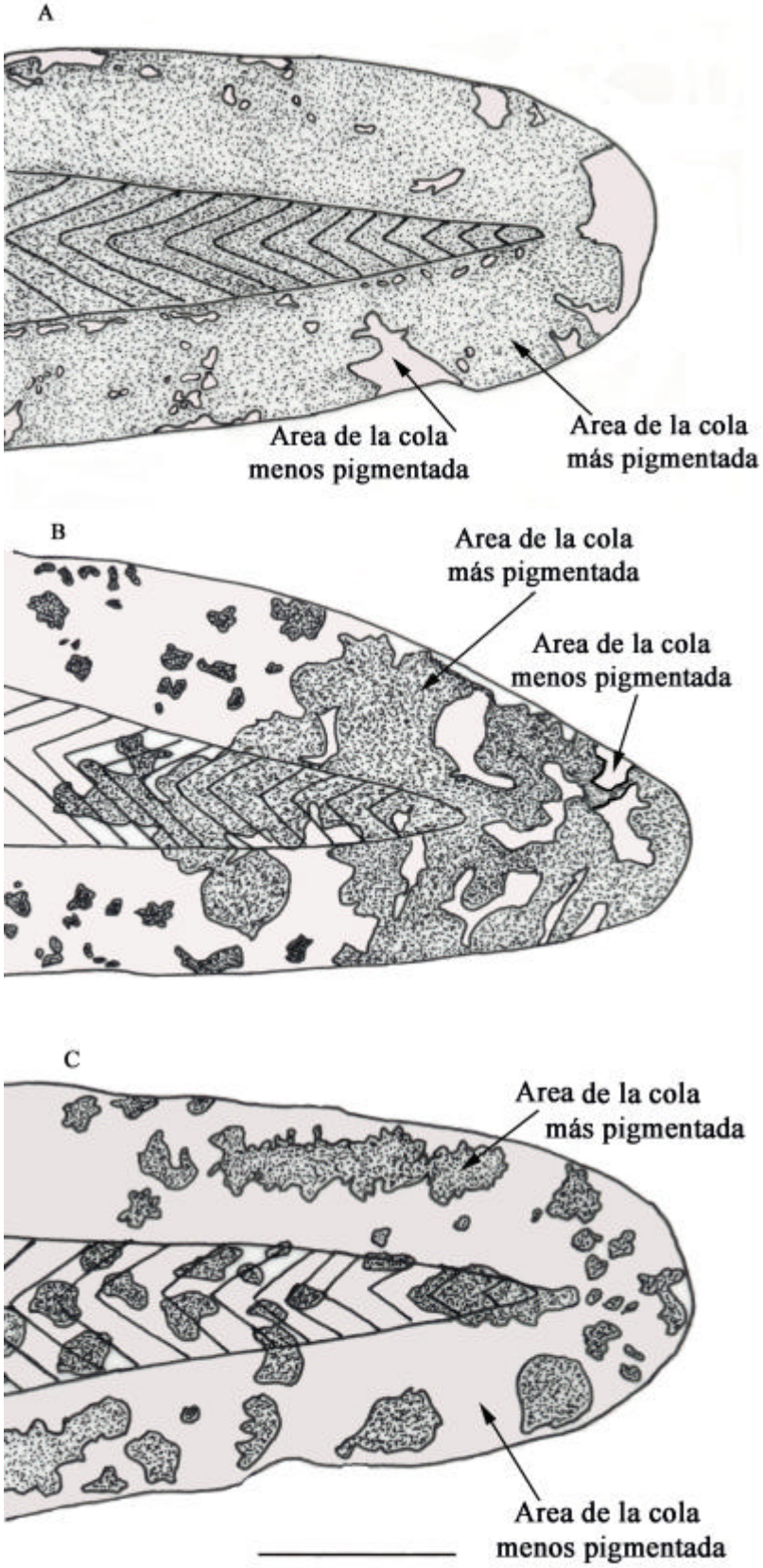


Figura 3. Parte posterior de la cola. A. *Alsodes gargola*, estadio 38 de Gosner, MUSM 19519. B. *Telmatobius mayoloi,* estadio 31 de Gosner, MUSM 20550. C. *Telmatobius truebae*, estadio 31, MUSM 22768. Barra = 5 mm.



2) Cavidad bucofaríngea

Carácter 6. Procesos laterales más anteriores de la cavidad bucal: (0) en forma de palpo más ancho, o igual de ancho que largo, con proyecciones cortas en su borde libre; (1) en forma de palpo ramificado más largo que ancho y con proyecciones largas en su borde libre; (2) en forma de cono simple. Las proyecciones más anteriores del piso de la cavidad bucal se encuentran entre la envoltura mandibular inferior (o pico) y las papilas linguales. Estas estructuras tienen una función mecánica y posiblemente quimioreceptora; parecen particularmente importantes en el posicionamiento del alimento cuando se dirige hacia la boca (Wassersug 1980). Los procesos laterales más anteriores de *Bufo limensis* tienen forma de palpo, pero el ancho es mayor o igual que el largo y su extremo libre presenta proyecciones cortas. En *Alsodes gargola* se encuentran proyecciones laterales en forma de cono (Figura 4a). En *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* se encuentran proyecciones laterales más anteriores en forma de palpo pero éste es más largo que ancho y su extremo libre presenta proyecciones largas. (Figura 4b y c). No existen datos para *T. intermedius*, y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 7. Número de papilas linguales: (0) cuatro o más papilas; (1) una a tres papilas. Las papilas linguales son proyecciones premetamórficas que ocurren en el esbozo de la lengua y posiblemente tengan una función quimioreceptora (Wassersug 1980). *Bufo limensis y Alsodes gargola* presentan cuatro papilas linguales (Figura 4a). *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* presentan de 1 a 3 papilas linguales (Figura 4b y c). No existen datos para *T. intermedius*, y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 8. Proyecciones del velum ventral: (0) poco desarrolladas; (1) desarrolladas. En *Bufo limensis* las proyecciones del velum ventral están poco desarrolladas. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* las proyecciones están desarrolladas. No existen datos para

T. intermedius y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?" Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 9. Imbricación de la tercera placa filtradora sobre la cuarta placa: (0) la tercera placa no cubre cuarta placa; (1) la tercera placa cubre la cuarta placa hasta la mitad o más de la mitad. En *Bufo limensis* la tercera placa no cubre la cuarta placa filtradora. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac* y *T. truebae* la tercera placa filtradora cubre la mitad o más de la mitad de la cuarta placa filtradora. No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 10. Proyecciones en la arena prenarial: (0) en forma de una cresta, y pústulas grandes y fusionadas; (1) en forma de una papila; (2) ausentes o en forma de algunas pústulas pequeñas; (3) en forma de pústulas pequeñas y no fusionadas. La arena prenarial es la región de la cavidad bucal entre la envoltura mandibular superior anteriormente y las narinas internas posteriormente (Wassersug 1980). La función de las proyecciones presentes en la arena prenarial no está muy clara pero se hipotetiza que asisten a la envoltura mandibular inferior en mantener y posicionar al alimento cuando se dirige a la boca (Wassersug 1980). La arena prenarial en *Bufo limensis* presenta una cresta y pústulas fusionadas, grandes y poco densas, y con ápices redondeados. *Alsodes gargola* sólo presenta una papila (Figura 5a). En las arenas prenariales de *B. brachydactylus*, *Telmatobius arequipensis*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac*, y *T. truebae* no presentan proyecciones o presentan unas pocas pústulas muy pequeñas (Figuras 5b). En *Batrachophrynus macrostomus* la arena prenarial presenta pústulas pequeñas no fusionadas y densas, y con ápices redondeados (Figuras 5c). No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 11. Papilas alrededor de la arena del techo bucal: (0) las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior del techo bucal; (1) las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior del techo bucal. En *Bufo limensis* las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior del techo bucal. En *Alsodes gargola*,

Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus, T. rimac y *T. truebae* las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior del techo bucal. No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?" Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 12. Proyecciones del velum dorsal: (0) proyecciones desarrolladas; (1) proyecciones poco desarrolladas. El velum dorsal es una lámina a través de la parte posterior de la boca que separa el techo de la cavidad bucal del techo de la faringe (Wassersug 1980). El velum dorsal desvía el agua de la cavidad bucal hacia la parte anterior de cada cavidad filtradora de la faringe, cuando el piso de la cavidad bucal se eleva (en la expiración) (Wassersug 1980). Al desviar las corrientes de agua ventralmente y anteriormente, el velum dorsal ayudaría a prevenir la resuspensión de la materia particulada que ya estaba agregada y precipitada en las partes posteriores de la faringe (Wassersug 1980). Las proyecciones en el velum dorsal presumiblemente tengan una función sensorial o mecánica (Wassersug 1980). En *Alsodes gargola, Batrachophrynus, Telmatobius atahualpai, Telmatobius brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. rimac,* y *T. truebae* las proyecciones son poco desarrolladas (Figuras 6a). *Bufo limensis, T. peruvianus* y *T. rimac* presentan las proyecciones desarrolladas (Figura 6b). *T. arequipensis* y *T. brevipes* se codifican con [01] porque presentan ambos estados. No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Carácter 13. Continuidad del velum dorsal: (0) velum casi continuo; (1) velum separado medialmente. En *Bufo limensis* el velum dorsal es casi continuo. En *Alsodes gargola, Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus, T. rimac* y *T. truebae* el velum dorsal está separado medialmente. No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Aguilar y Pacheco (2005).

Figura 4. Vista anterior del piso de la cavidad bucal. A. *Alsodes gargola*, estadio 38, MUSM 19520. B. *Batrachophrynus macrostomus*, estadio 36 de Gosner, MUSM 16535. C. *Telmatobius arequipensis*, estadio 35, MUSM 19228. Barra = 1mm.

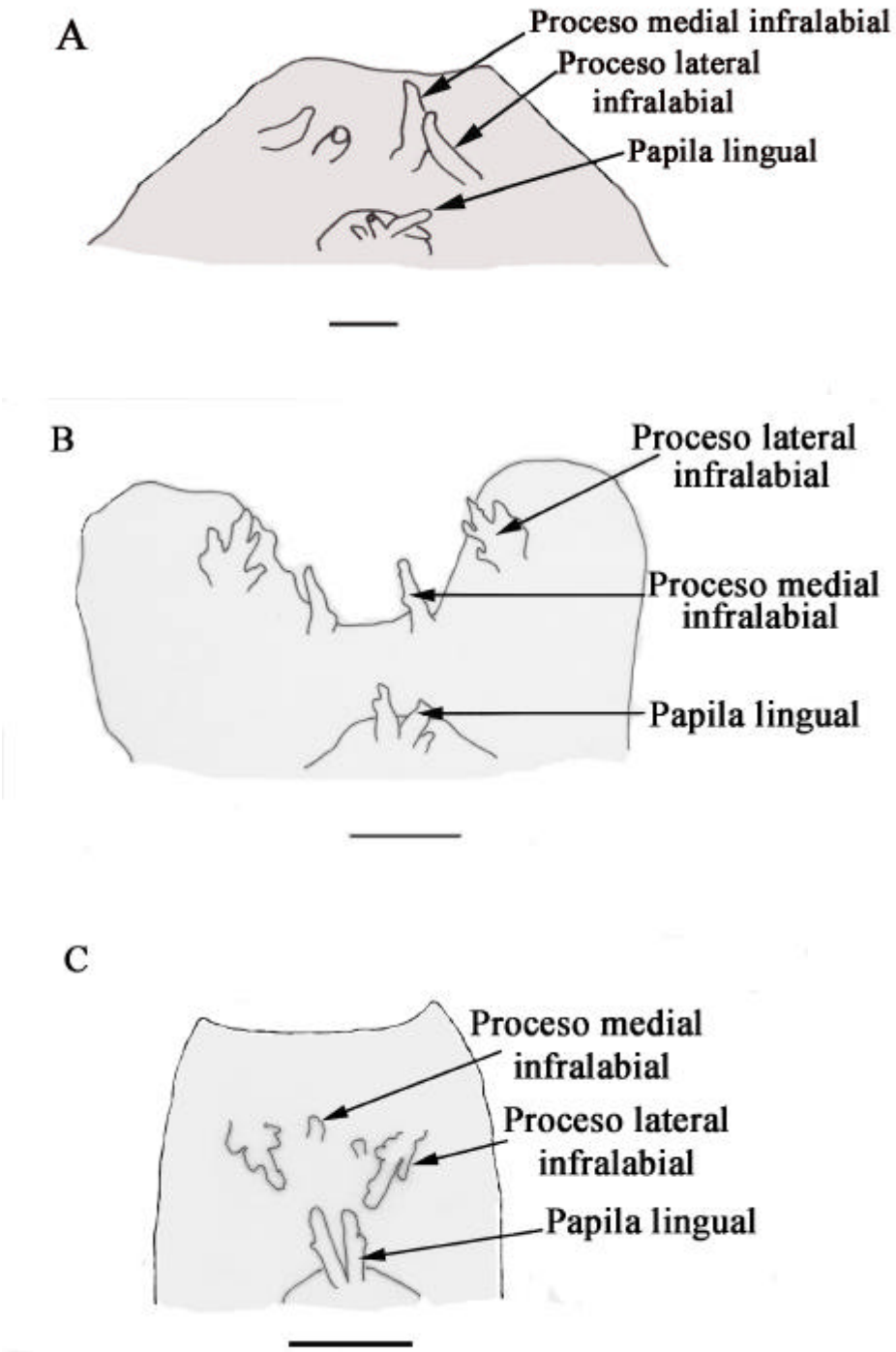


Figura 5. Vista anterior del techo de la cavidad bucal. A. *Alsodes gargola*, estadio 38, MUSM 19520. B. *Batrachophrynus macrostomus*, estadio 36 de Gosner, MUSM 16535. C. *Telmatobius carrillae*, estadio 36, MUSM 5622. Barra = 1mm.

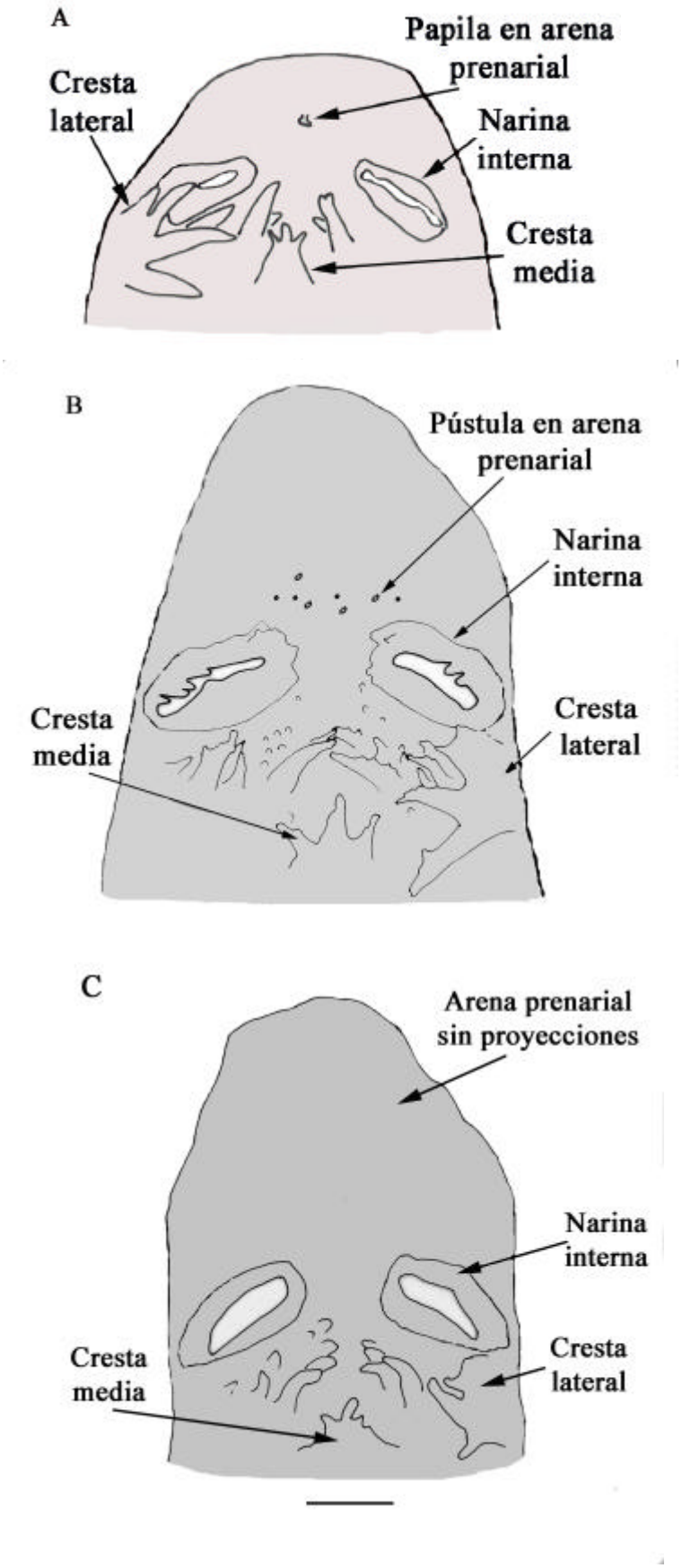
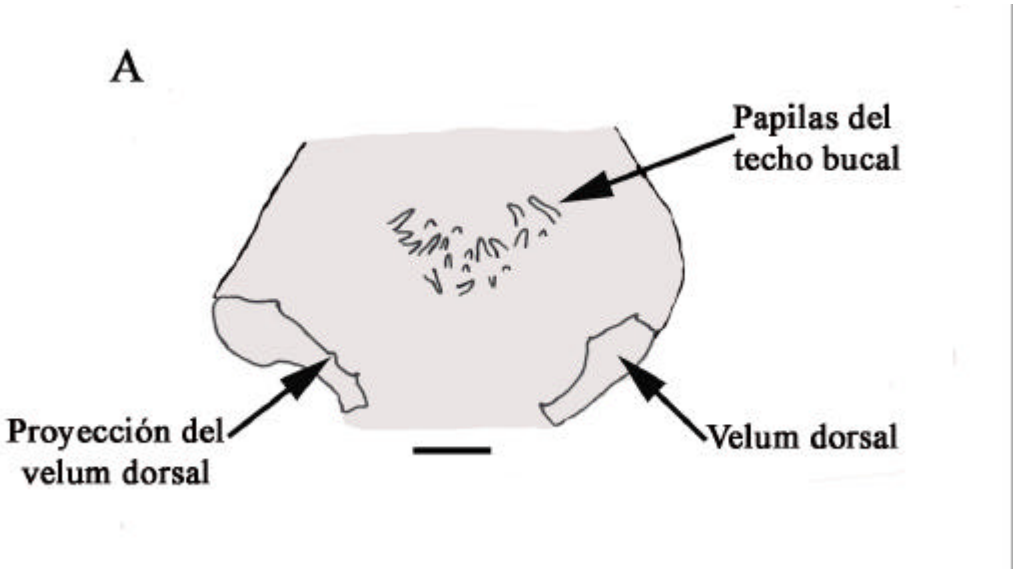
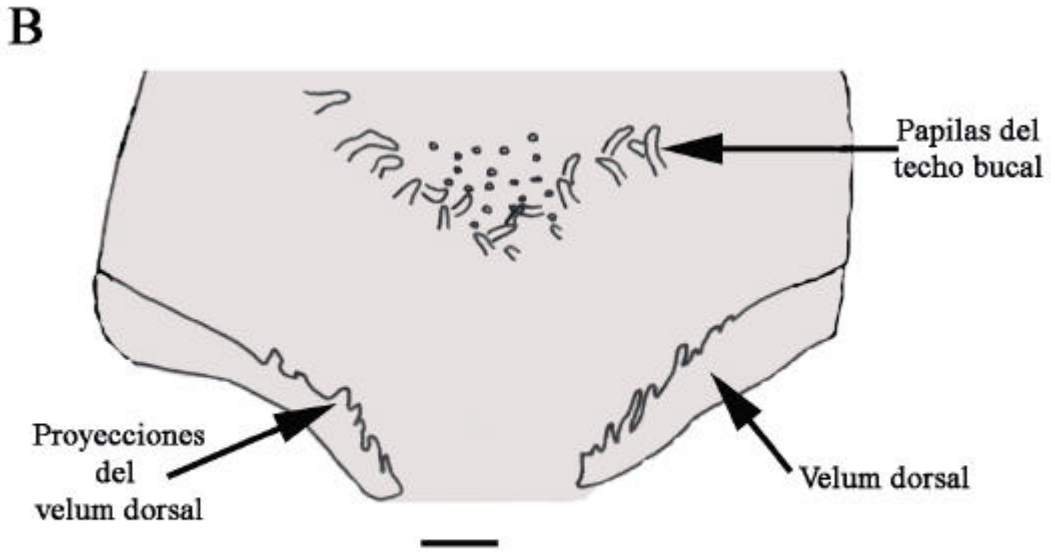


Figura 6. Vista posterior del techo de la cavidad bucal. A. *Telmatobius carrillae*, estadio 36, MUSM 5639. B. *Telmatobius peruvianus*, estadio 38 de Gosner, MUSM 21343. Barra = 1mm.





3) Condrocráneo

Carácter 14. Cuerpos del suprarrostral: (0) fusionados; (1) no fusionados. En *Bufo limensis* y *Telmatobius atahualpai* los cuerpos del suprarrostral están fusionados. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac* y *T. truebae* los cuerpos del suprarrostral no están fusionados. No existen datos para *T. intermedius* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?".

Carácter 15. Plano formado por el extremo anterior de los cuernos trabeculares.: (0) perpendicular al eje axial; (1) no es perpendicular al eje axial. Los dos cuernos trabeculares están ubicados en el extremo anterior del condrocráneo, y se extienden hacia adelante ventralmente y anterolateralmente desde la región etmoidal (Cannatella 1999). Los cuernos trabeculares se articulan con, o se fusionan a, un par de cartílagos suprarrostrales que son los elementos esqueléticos de la mandíbula superior larval y soportan a la envoltura mandibular superior (Duellman y Trueb 1986, Cannatella 1999). En la metamorfosis los cuernos trabeculares experimentan una transformación elaborada y participan en la formación de las cápsulas nasales pares compuestas de una variedad de soportes cartilaginosos que protegen los órganos olfatorios del adulto (Duellman y Trueb 1986). En *Bufo limensis* y *Alsodes gargola* el extremo anterior de los cuernos trabeculares es perpendicular al eje axial (Figura 7a). En *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, *T. rimac* y *T. truebae* el extremo anterior de los cuernos trabeculares no es perpendiculares al eje axial (Figura 7b, c y d). No existen datos para *T. intermedius*, y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 16. Techo nasal: (0) ausente; (1) presente. El techo nasal formará el techo de las cápsulas nasales en el adulto (Duellman y Trueb 1986, Cannatella 1999). La ausencia del techo nasal en los estadios examinados de la larva puede deberse a un retraso en el desarrollo (heterocronía) (Lavilla 1992). En *Alsodes gargola* el techo nasal está ausente (Figura 7a). En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius atahualpai*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. rimac* y *T. truebae* el techo nasal está presente (Figura 7b, c y d). En *T. marmoratus* está presente ambos estados por lo que se codifica como [01]. No existen datos para *T. intermedius* y *T.*

punctatus por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 17. Puente cartilaginoso (comisura cuadrado orbital) entre el proceso muscular del palatocuadrado y la comisura cuadrado craneal: (0) presente; (1) ausente. La parte más prominente del cuadrado es el proceso muscular, un proceso triangular aplanado que se curva dorsalmente y medialmente (Cannatella 1999). El proceso muscular es el sitio de inserción para los músculos que participan en la inspiración deprimiendo la cavidad bucal y permitiendo el ingreso de agua. En *Bufo limensis* y *Alsodes gargola* está presente un puente cartilaginoso (comisura cuadrado orbital) entre el proceso muscular del palatocuadrado y la comisura cuadrado craneal (Figura 7a). En *Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. atahualpai T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. peruvianus, T. marmoratus, T. rimac* y *T. truebae* el puente cartilaginoso está ausente (Figura 7b, c y d). No existen datos para *T. intermedius,* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 18. Relación entre el margen anterior de la cápsula ótica y el proceso ascendente del palatocuadrado: (0) unida; (1) separada. Las cápsulas óticas son estructuras subesféricas contiguas al extremo posterior del condrocráneo, mientras que el proceso ascendente es una barra de cartílago que se fusiona al neurocráneo posteriormente (Cannatella 1999). La cápsula ótica está unida al palatocuadrado en *Bufo limensis, Alsodes gargola, B. brachydactylus, T. atahualpai, Telmatobius arequipensis, T. brevipes, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus, T. rímac* y *T. truebae* (Figura 7a, b y c). La cápsula ótica no está unida al palatocuadrado en *Batrachophrynus macrostomus* (Figura 7d). No existen datos para *T. intermedius,* y *T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 19. Dirección del proceso ascendente del palatocuadrado al eje axial del condrocráneo: (0) no perpendicular; (1) perpendicular. En *Bufo limensis, Alsodes gargola, T. atahualpai, T. carrillae, T. latirostris, T. mayoloi, T. rimac* y *T. truebae* el proceso ascendente del palatocuadrado no es perpendicular al eje axial del condrocráneo (Figura 7a y b). En *Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. peruvianus* el proceso ascendente del

palatocuadrado es perpendicular al eje axial del condrocráneo (7c y d). No existen datos para *T. intermedius*, y *T. punctatus* por lo que se codifican con "?". Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Figura 7. Condrocráneo. A. *Alsodes gargola*, estadio 40, MUSM 19520. B. *Batrachophrynus macrostomus* estadio 34 de Gosner, MUSM 18535. C. *Telmatobius atahualpai*, estadio 38, MUSM 19602. D. *Telmatobius brevipes*, estadio 38 de Gosner, MUSM 19814, d) Barra = 5 mm.

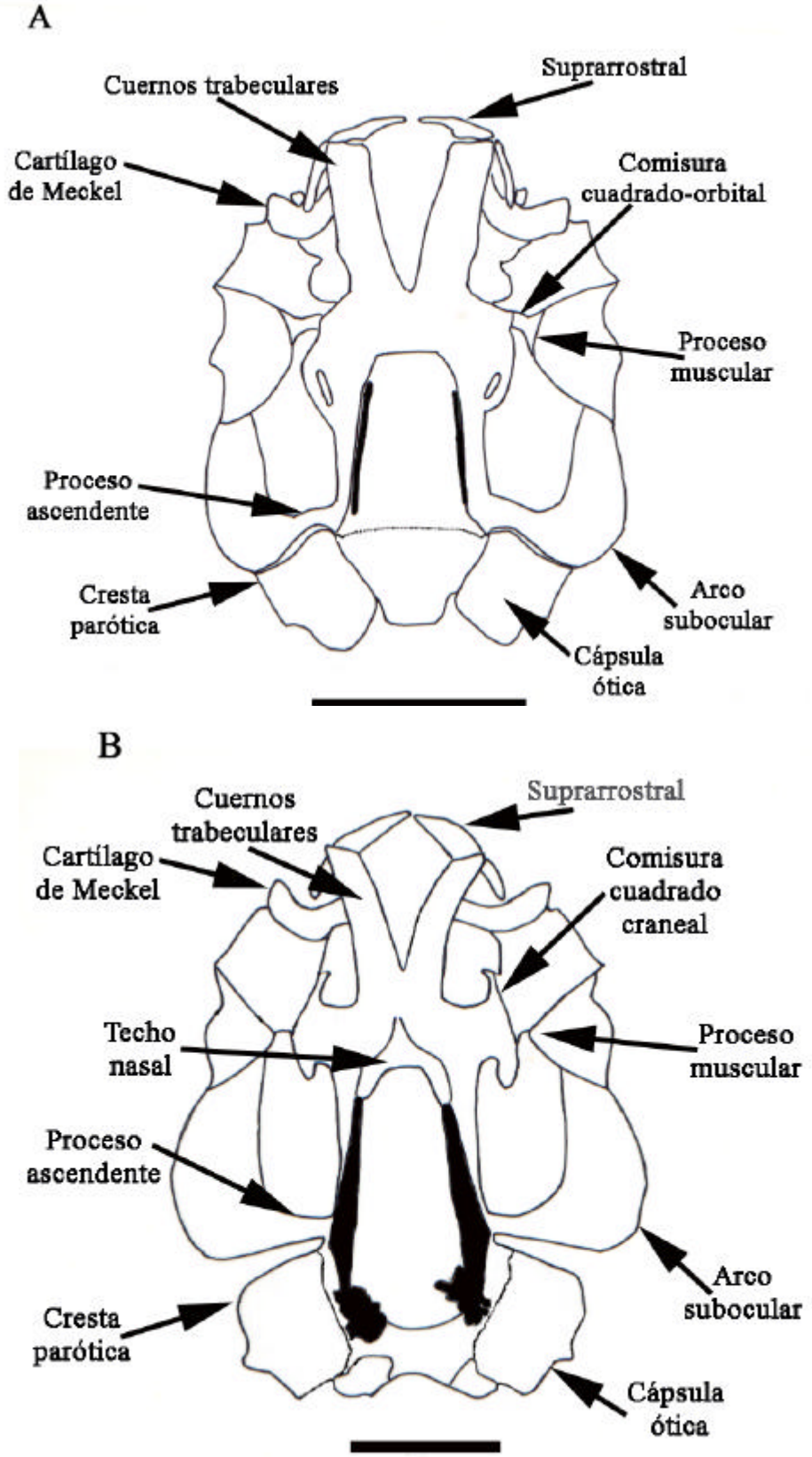
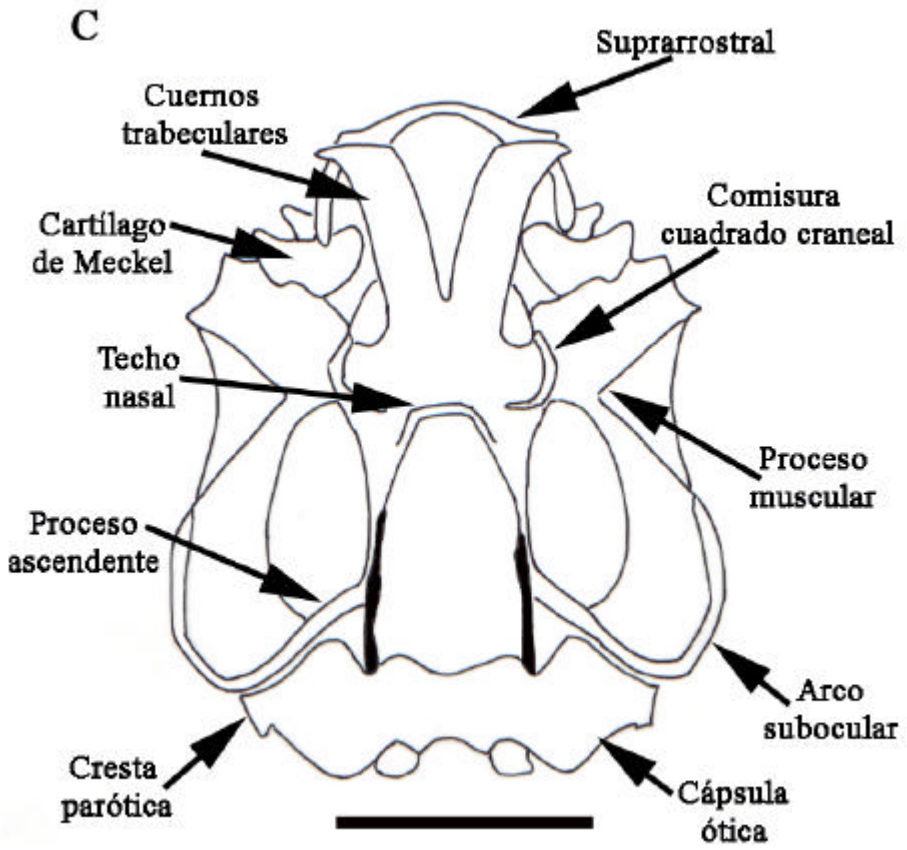
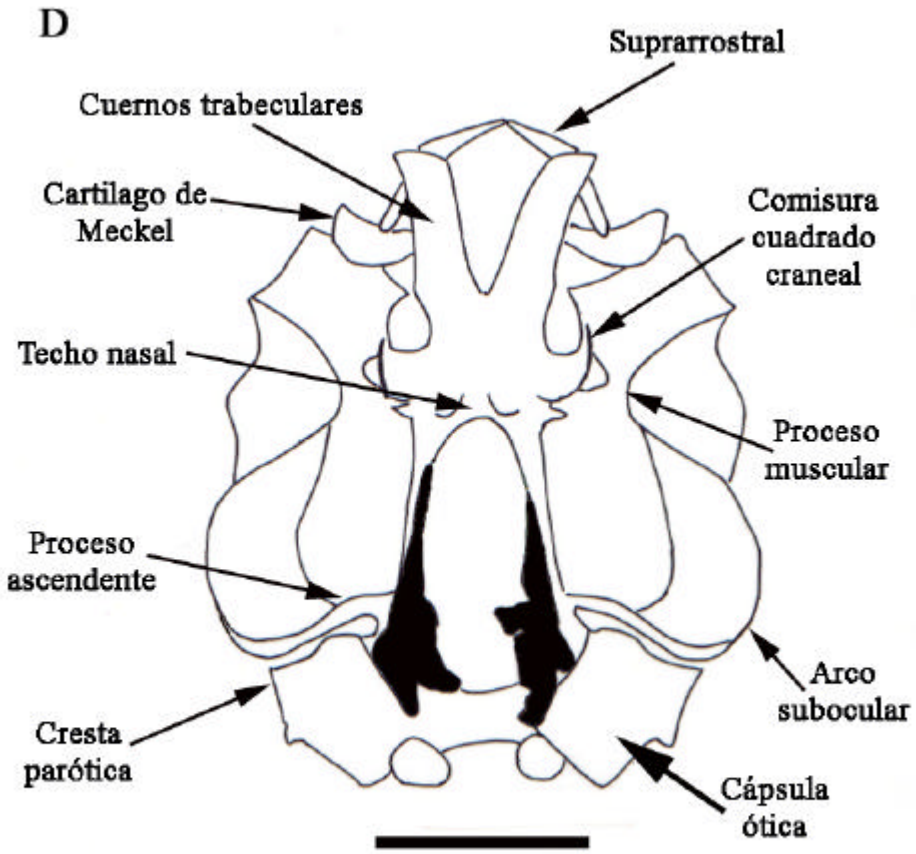


Figura 7. Continuación.





II. Morfología del Adulto

1) Morfología externa

Carácter 20. Distribución de las excrecencias nupciales en el macho: (0) en el primer, segundo y tercer dedo de la mano; (1) en el primer y segundo dedo de la mano, y ventralmente en el pecho formando dos parches redondeados; (2) en el primer dedo de la mano; (3) en el primer y segundo dedo, y dispersos ventralmente en la región de la garganta, brazo y pecho. Las excrecencias nupciales son caracteres sexuales secundarios en el macho (Duellman y Trueb 1986). Estas excrecencias son modificaciones de la piel en forma de conos o espinas que usualmente están pigmentadas con melanina e involucran a los tejidos de la epidermis y dermis (Duellman y Trueb 1986). Las excrecencias nupciales están asociadas con el amplexo, pero pueden tener también un rol en el combate entre machos (Duellman y Trueb 1986). Las excrecencias nupciales son casi universales en anuros que se reproducen en el agua y están más desarrollados en las especies que se reproducen en ríachuelos (Duellman y Trueb 1986). La extensión y espinosidad de las excrecencias parecen estar correlacionada con la dificultad de mantener el amplexo, que presumiblemente es más difícil en ríachuelos torrentosos. En *Bufo limensis* las excrecencias nupciales se distribuyen en el primer, segundo y tercer dedo de la mano. En *Alsodes gargola* las excrecencias nupciales están presentes en el primer y segundo dedo de la mano, y ventralmente en el pecho formando dos parches redondeados (Figura 8). En *Batrachoprhynus*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. latirostris*, *T. mayoloi*, *T. punctatus*, *T. rimac* y *T. truebae* las excrecencias nupciales se distribuyen en el primer dedo de la mano (Figuras 9 y 10). En *Telmatobius arequipensis*, *T. intermedius*, *T. jelskii* las excrecencias nupciales se distribuyen en el primer y segundo dedo, y dispersos ventralmente en la región de la garganta, brazo y pecho (Figura 11). En *T. brevirostris*, *T. marmoratus*, y *T. peruvianus* están presentes los estados (2) y (3) por lo que se codifican con [23]. Wiens (1993) considero la presencia de excrecencias nupciales sólo en el primer dedo de la mano como una sinapomorfía presuntiva para *Telmatobius*, pero afirmó que en *B. macrostomus* estaban ausentes. La afirmación de Wiens (1993) acerca de *Batrachophrynus macrostomus* es errada porque sí presenta las excrecencias en el primer dedo. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 21. Distribución de las excrecencias nupciales en el primer dedo de la mano del macho: (0) las excrecencias no forman un parche continuo pero llegan hasta el lado ventral del primer dedo; (1) las excrecencias forman un parche continuo pero no llegan hasta el lado ventral del primer dedo; (2) las excrecencias forman un parche

continuo y llegan hasta el lado ventral del primer dedo. En *Bufo limensis* las excrecencias nupciales no forman un parche continuo pero llegan hasta el lado ventral del primer dedo. En *Alsodes gargola*, *T. atahualpai*, *T. brevirostris*, *T. latirostris*, *T. punctatus* y *T. truebae* las excrecencias nupciales no llegan hasta la superficie ventral del primer dedo (Figuras 8b y c, 9b y c). En *Batrachophrynus*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus*, y *T. rimac* las excrecencias nupciales llegan hasta la superficie ventral del primer dedo (Figuras 10b y c, 11b y c). Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 22. Número de excrecencias nupciales por mm^2 en el primer dedo de la mano del macho: (0) entre 1 y 10 por mm^2 ; (1) entre 11 y 59 por mm^2; (2) entre 71 y 100 por mm^2; (3) 115 y 287 por mm^2. El número de espículas en *Alsodes gargola*, *Telmatobius arequipensis*, *T. atahualpai*, *T. brevirostris*, *T. latirostris*, *T. punctatus* y *T. truebae* oscila entre 1 y 10 mm^2; el número de espículas en *Bufo limensis*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. jelskii*, *T. marmoratus*, y *T. peruvianus* oscila entre 11 y 59 por mm^2; el número de espículas en *T. brevipes* oscila entre 71 y 100 mm^2; y el número de espículas en *Batrachophrynus*, *T. carrillae* y *T. mayoloi* oscila entre 115 y 287 espículas por mm^2**.** En *Telmatobius rimac* está presente los estados (2) y (3) por lo que se codifica con [23]. Este carácter es aditivo y usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 23. Proyecciones laterales en el segundo y tercer dedo de la mano: (0) desarrolladas; (1) poco desarrolladas. En *Bufo limensis*, *Alsodes gargola*, *Telmatobius arequipensis*, *T. culeus*, *T. marmoratus* y *T. peruvianus* las proyecciones laterales del segundo y tercer dedo de la mano están bien desarrolladas (Figura 12a). En *Batrachophrynus*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. mayoloi*, *T. punctatus*, *T. rimac* y *T. truebae* las proyecciones laterales del segundo y tercer dedo de la mano están poco desarrolladas (Figura 12b). *T. jelskii* se codifica con [01] porque presenta ambos estados. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 24. Altura de la membrana interdigital en el cuarto dedo del pie: (0) por encima del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo; (1) por debajo o a la altura del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo. La membrana interdigital es más extensa en anuros acuáticos y provee al pie una mayor superficie al impulsar al animal por el agua (Duellman y Trueb 1986). En *T. brevirostris* y *T. intermedius* la membrana

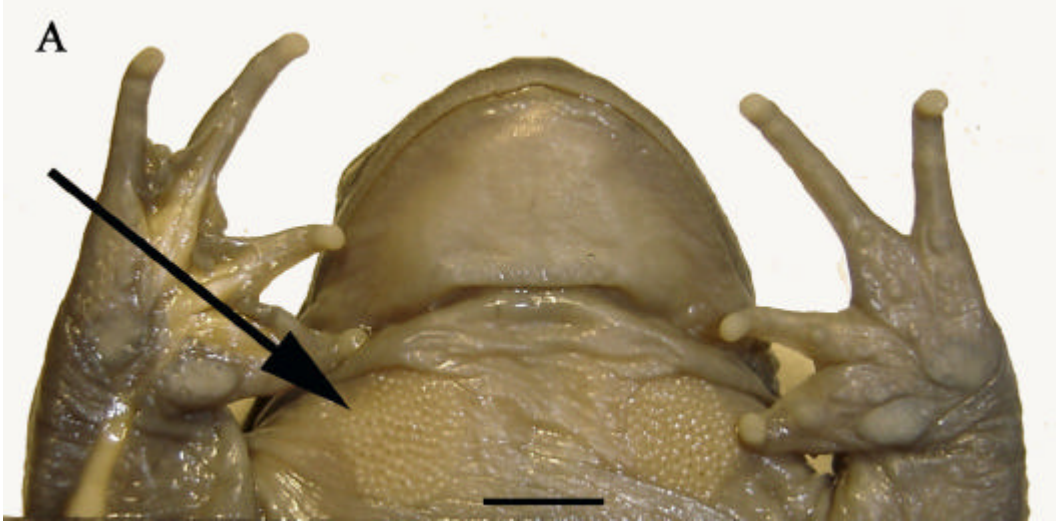
interdigital pasa del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo del pie (Figura 13a). En *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T.carrillae, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus, T. punctatus,* y *T. truebae* la membrana interdigital no pasa del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo del pie (Figura 13b). En *T. rimac* se observa los dos estados por lo que se codifica con [01]. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

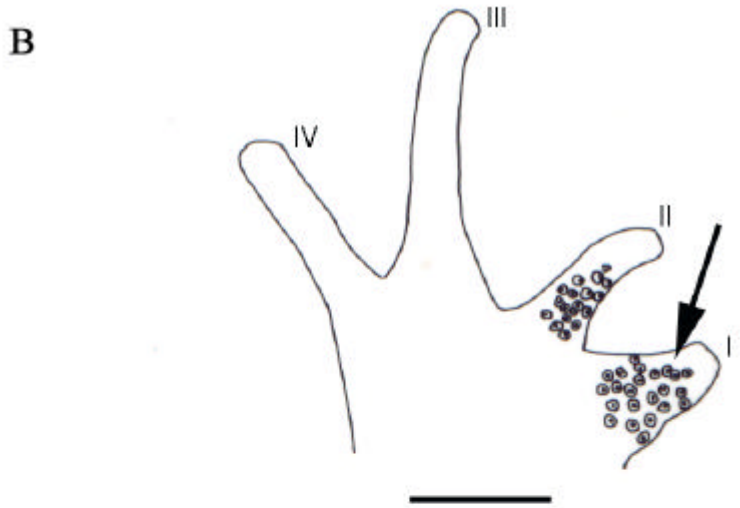
Carácter 25. Muesca media en el labio superior: (0) presente; (1) ausente. La muesca media está presente en *T. culeus* y *T. marmoratus* (Figura 14a). La muesca media está ausente en *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T.carrillae, T. intermedius, T. latirostris, T. mayoloi, T. punctatus,* y *T. truebae* (Figura 14b). En *Telmatobius arequipensis, T. jelskii* y *T. peruvianus* se observan los dos estados por lo que se codifica con [01]. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 26. Adhesión de la lengua a la cavidad bucal: (0) adherida sólo en el extremo anterior dejando libre el resto de la lengua; (1) parcialmente adherida dejando libre al menos el extremo posterior; (2) completamente adherida. En los anuros la lengua se usa en la captura de la presa manteniéndola contra el techo de la boca y manipulándola en la cavidad bucal (Duellman y Trueb 1986). Sin embargo en las ranas completamente acuáticas de la familia Pipidae la lengua está ausente y su mecanismo de alimentación es diferente de los anuros con lengua (Duellman y Trueb 1986). En *Bufo limensis* y *Alsodes gargola* la lengua está adherida a la cavidad bucal sólo en su extremo anterior dejando libre el resto de la lengua. En *Batrachophrynus*, *T. carrillae* y *T. mayoloi* la lengua esta totalmente adherida a la cavidad bucal (Figura 15a). En *Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus, T. rimac* y *T. truebae* la lengua está parcialmente adherida dejando libre al menos el extremo posterior (Figura 15b). En *T. marmoratus* está presente los estados (1) y (2) por lo que se codifica con [12]. La adhesión completa de la lengua a la cavidad bucal fue un estado de carácter que le sirvió a Peters (1873) para diferenciar *Batrachophrynus* de *Telmatobius*. Posteriormente Vellard (1951) también utilizó este estado para diferenciar a los dos géneros, aunque consideró la posibilidad de que los *Batrachophrynus* representan un grado más adelantado de adaptación a la vida acuática, y

que tal vez sería más conveniente reunirlos en uno sólo bajo el nombre común de *Telmatobius*. Este carácter es aditivo y usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Figura 8. Excrecencias nupciales en el macho de *Alsodes gargola*. A. Pecho. B. Mano, vista dorsal. C. Mano, vista ventral. La flecha indica las excrecencias nupciales (que no se observan en vista ventral). Los números romanos indican el orden de los dedos. MUSM 19518. Barra = 5 mm.





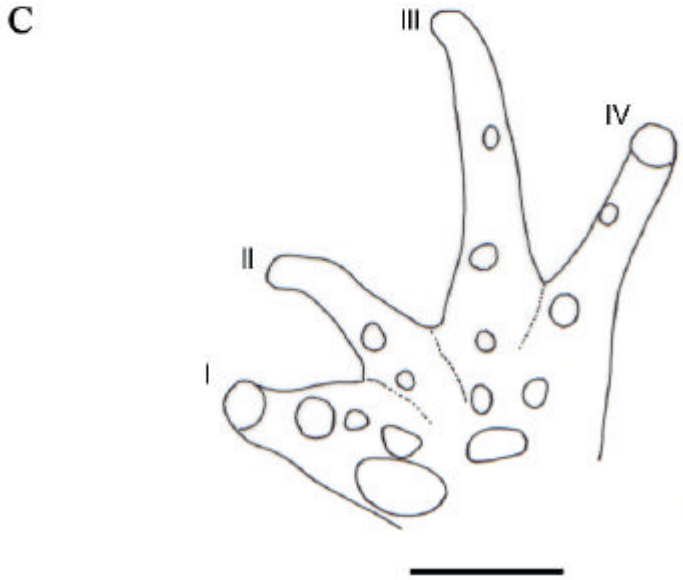
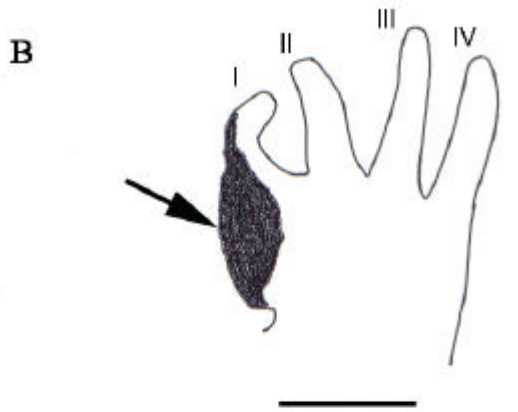


Figura 9. Excrecencias nupciales en el macho de *Batrachophrynus brachydactylus*. A Pecho. B. Mano, vista dorsal. C. Mano, vista ventral. La flecha indica las excrecencias nupciales. Los números romanos indican el orden de los dedos. MUSM 0448. Barra = 5 mm.



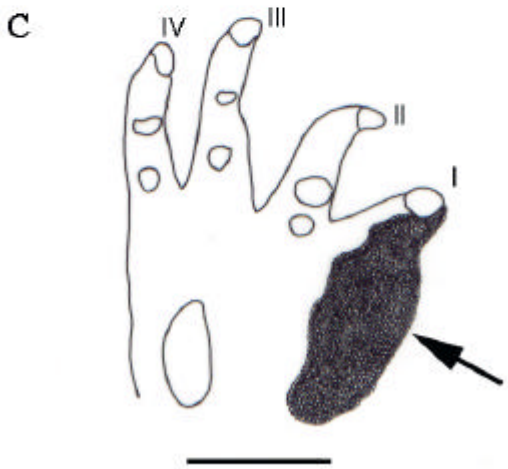
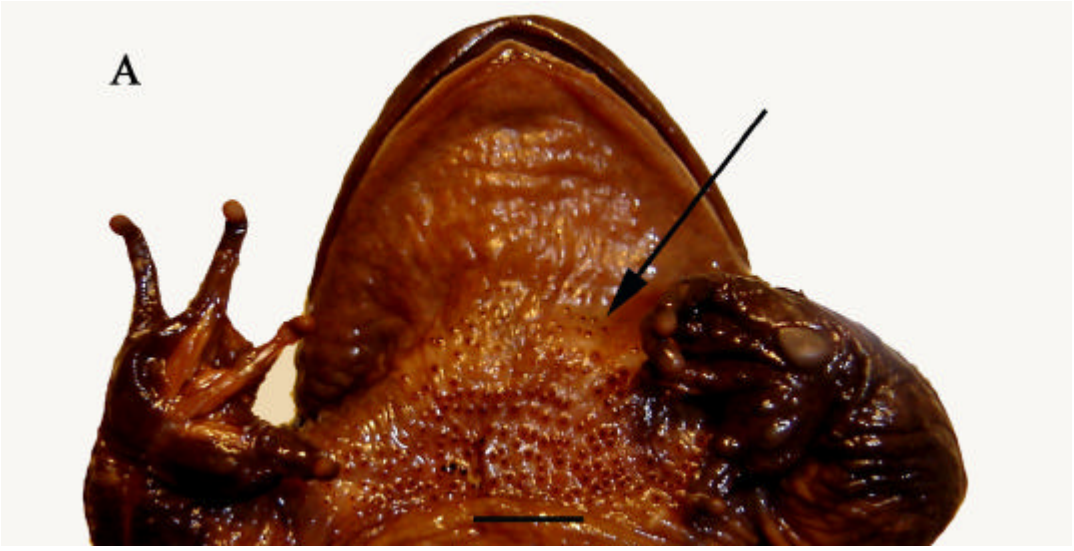
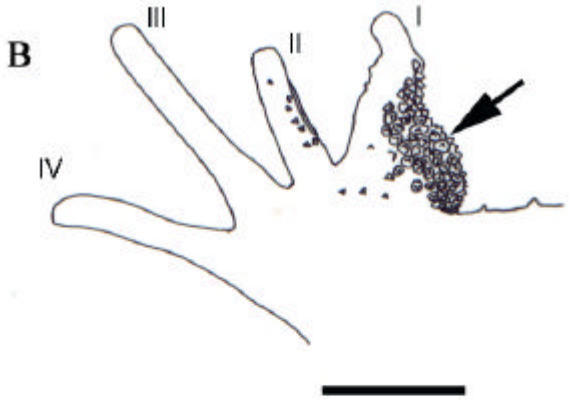


Figura 10. Excrecencias nupciales en el macho de *Telmatobius arequipensis*. A. Pecho. B. Mano, vista dorsal. C. Mano, vista ventral. La flecha indica las excrecencias nupciales. Los números romanos indican el orden de los dedos. MUSM 12579. Barra = 5 mm.





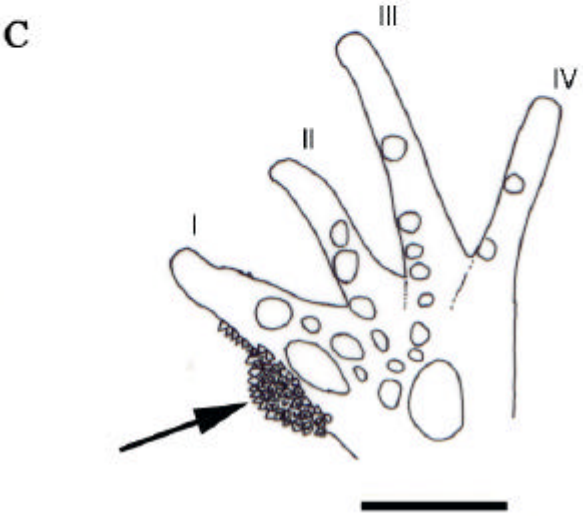
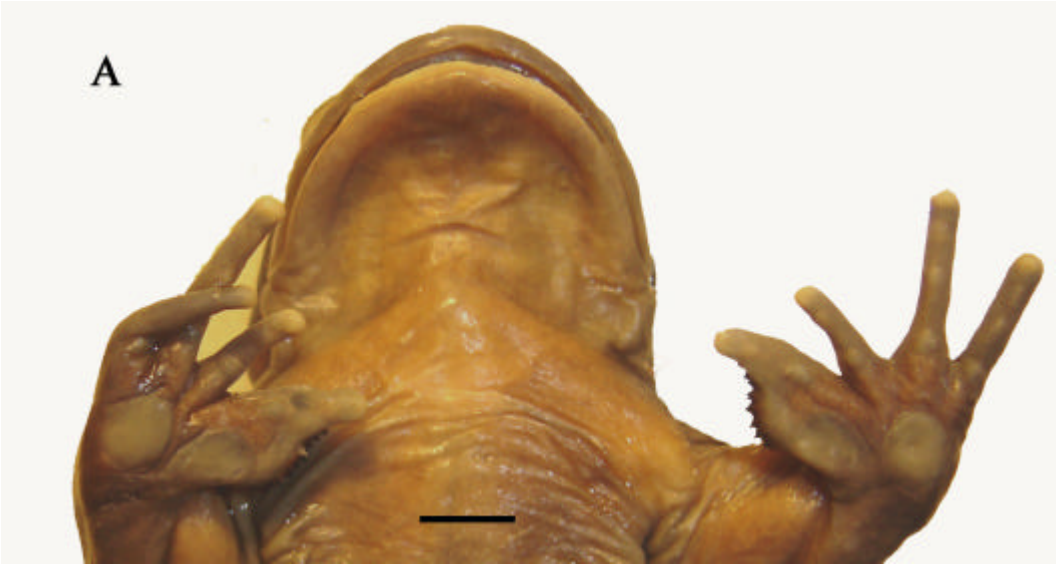
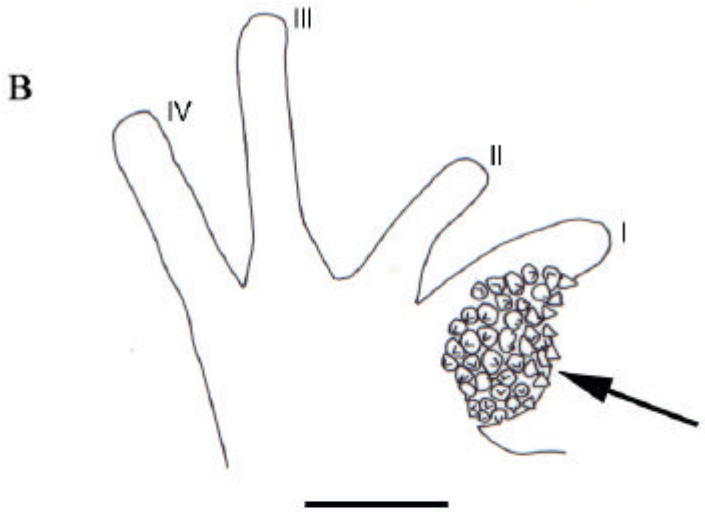


Figura 11. Excrecencias nupciales en el macho de *Telmatobius atahualpai*. A. Pecho. B. Mano, vista dorsal. C. Mano, vista ventral. La flecha indica las excrecencias nupciales. Los números romanos indican el orden de los dedos. MUSM 15979. Barra = 5 mm.





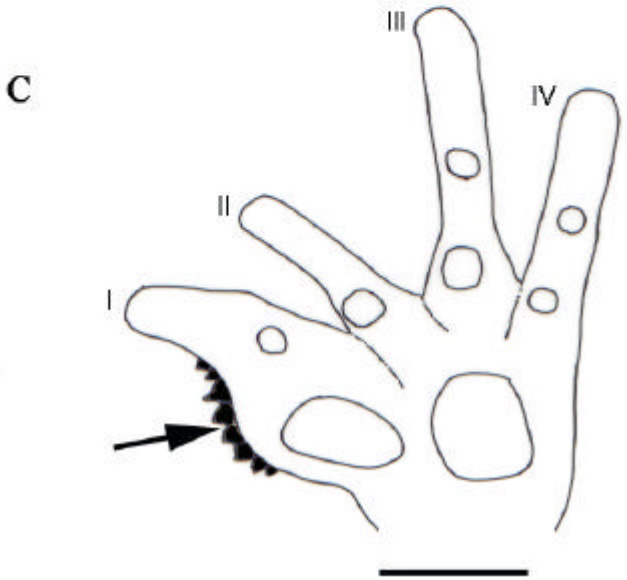


Figura 12. Proyecciones laterales en el primer y segundo dedo. A *Telmatobius marmoratus*, macho, MUSM 12024. B. *Telmatobius rimac*, macho, MUSM 12458. Las flechas indican las proyecciones laterales. Los números romanos indican el orden de los dedos. Barra = 5mm.

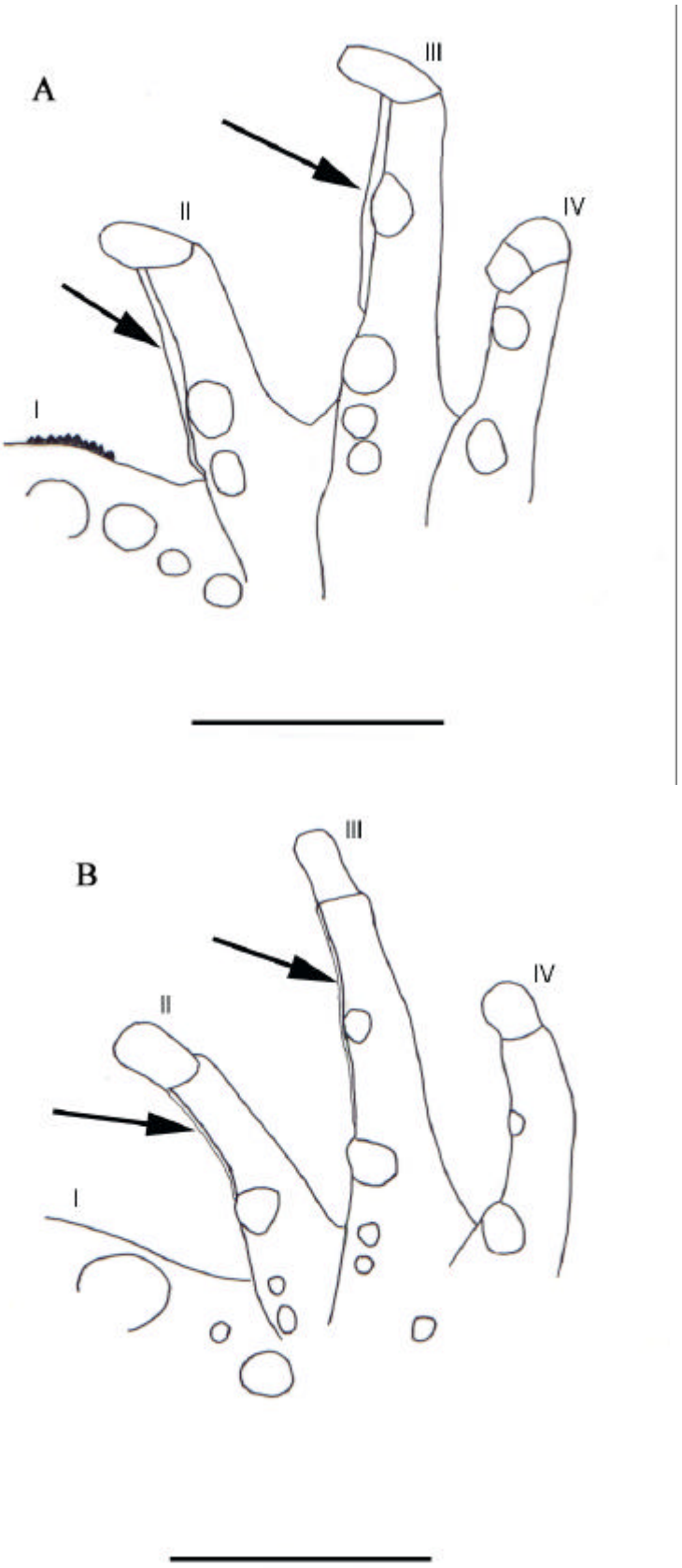


Figura 13. Membrana interdigital en la pata. A. *Telmatobius brevirostris*, hembra, MUSM 20468. B. *Telmatobius punctatus*, macho, MUSM 19610. Las flechas indican los segundos tubérculos subarticulares. Los números romanos indican el orden de los dedos. MI = Membrana Interdigital. Barra = 5mm.

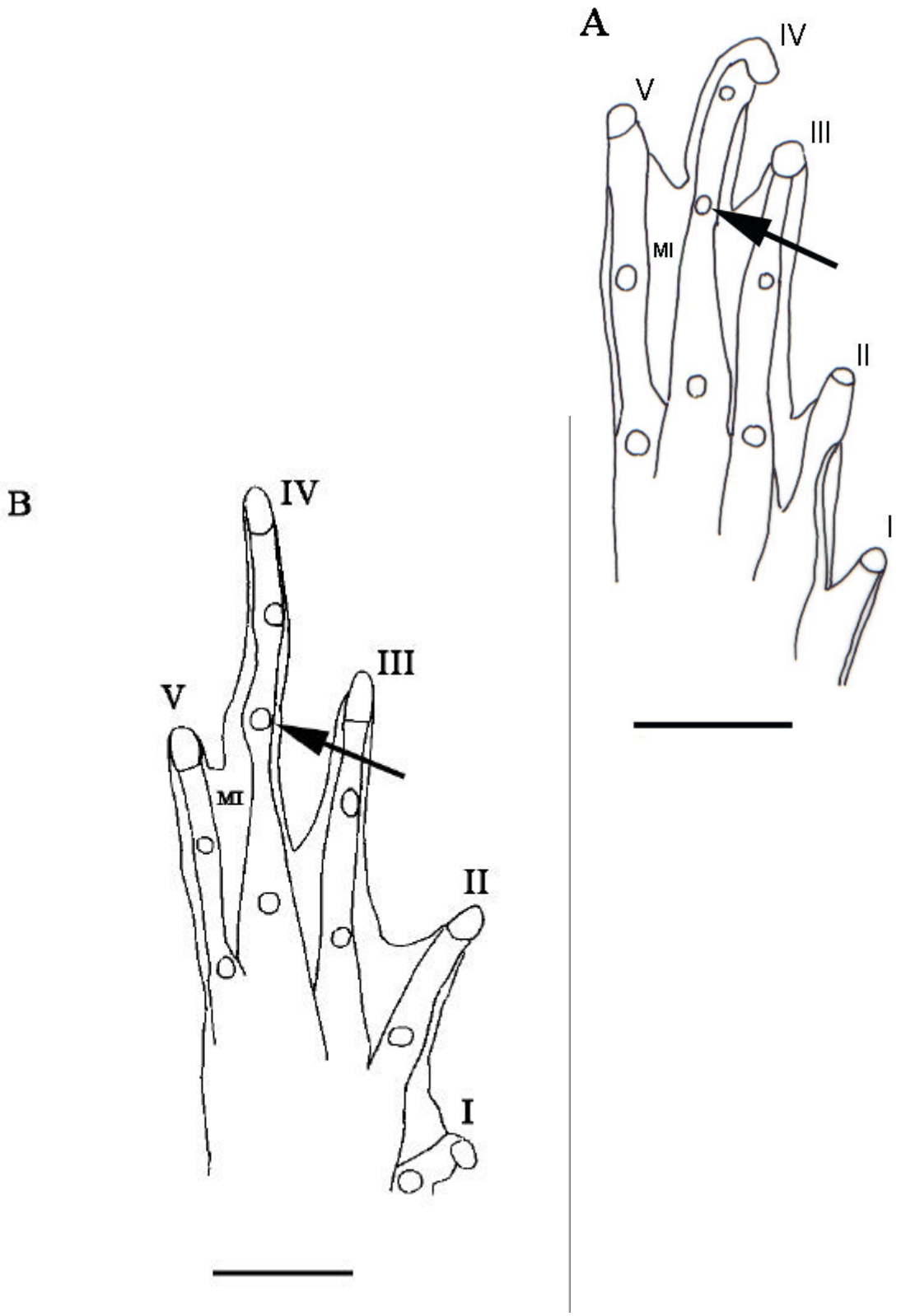


Figura 14. Muesca media en el labio superior. A. *Batrachophrynus brachydactylus*, macho, MUSM 0098. B. *Telmatobius marmoratus*, macho, MUSM 12015. La flecha indica la muesca en el labio superior. Barra = 5mm.

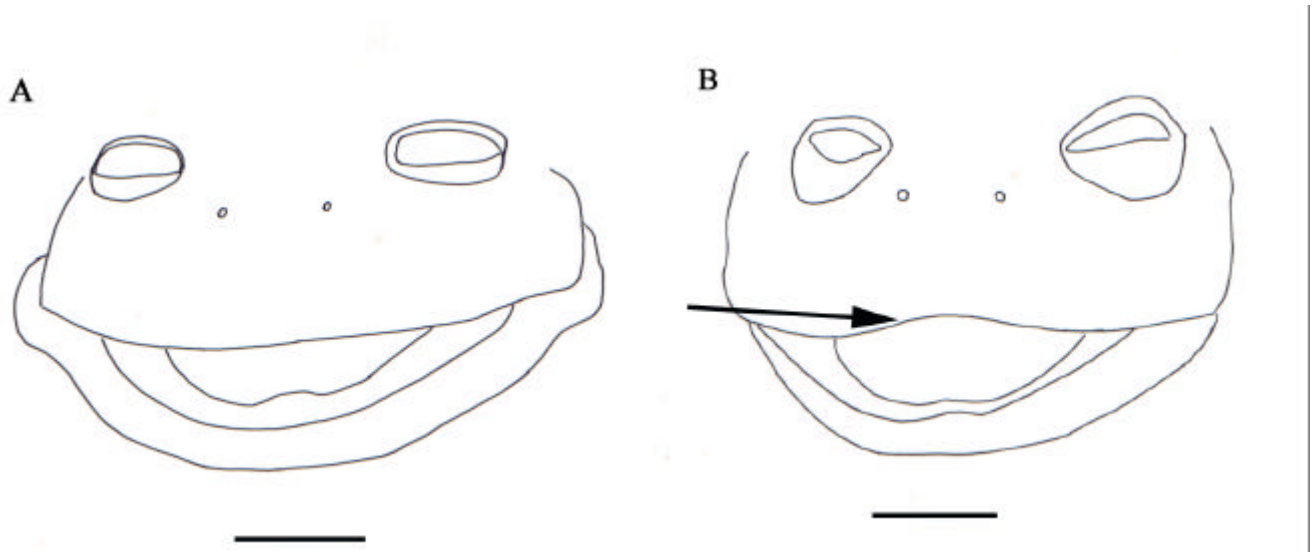
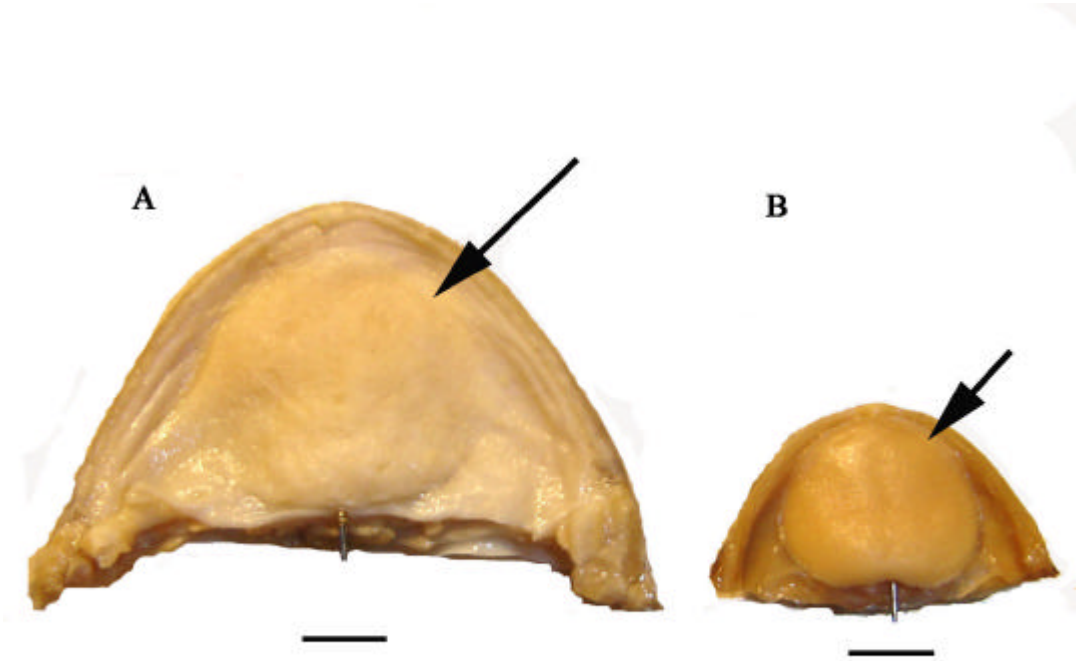


Figura 15. Lengua en piso de la cavidad bucal. A. *Batrachophrynus macrostomus*, macho, MUSM 376. B. *Telmatobius rimac*, hembra, MUSM 10330. Las flechas indican la lengua. El extremo de la aguja en *Telmatobius rimac* está debajo del lado posterior no adherido de la lengua. Barra = 5mm.



2) Cráneo y Músculos de los dedos

Carácter 27. Dientes premaxilares y maxilares: (0) presentes; (1) ausentes. Los dientes en los anfibios que las presentan sirven para mantener presas que forcejean (Duellman y Trueb 1986). Los dientes premaxilares y maxilares están ausentes en *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *T. carrillae* y *T. intermedius* (Figura 16a). Los dientes premaxilares y maxilares están presentes en *Alsodes gargola, Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus, T. punctatus, T. rimac* y *T. truebae* (Figura 17a). La ausencia de dientes premaxilares y maxilares es un estado de carácter que utilizó Peters (1873) y posteriormente Vellard (1951) para diferenciar *Batrachophrynus* de *Telmatobius*. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 28. Dientes del vómer: (0) presentes; (1) ausentes. Los dientes vomerianos están ausentes en *Bufo limensis, Batrachophrynus* y *T. carrillae* (Figura 16b). En *Alsodes gargola, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. intermedius, T. latirostris, T. mayoloi, T. punctatus, T. rimac* y *T. truebae* los dientes vomerianos están presentes (Figura 17b). En *Telmatobius arequipensis, T. culeus, T. jelski T. marmoratus* y *T. peruvianus* están presentes ambos estados por lo que se codifica con [01]. La ausencia de proyecciones en el vómer es un estado de carácter que utilizó Peters (1873) y posteriormente Vellard (1951) para diferenciar *Batrachophrynus* de *Telmatobius*. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 29. Frontoparietales: (0) unidos en toda su longitud; (1) fusionados posteriormente; (2) no fusionados. Los frontoparietales son huesos dorsales que revisten el neurocráneo (Duellman y Trueb 1986). En *Bufo limensis* los frontoparietales están unidos en toda su longitud sin formar una fontanela. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus* y *T. mayoloi* los frontoparietales no están fusionados posteriormente (Figuras 18a). En *Telmatobius arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. culeus, T. jelskii, T. latirostris, T. marmoratus, T. peruvianus* y *T. rimac* los frontoparietales están fusionados posteriormente. En *T. carrillae* y *T. truebae* los estados (1) y (2) están presentes por lo que se codifican con [12]. No existen datos para *T. brevirostris, T. intermedius y T. punctatus* por lo que se codifica con "?". Wiens (1993) consideró a los frontoparietales fusionados posteriormente como una sinapomorfía presuntiva para *Telmatobius*. Este carácter es aditivo y usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Carácter 30. Músculo lumbricalis longus en el segundo dedo: (0) ausente; (1) presente. El músculo lumbricalis longus es un músculo flexor delgado presente generalmente en el tercer y cuarto dedo, y en algunos anuros en el segundo dedo (Burton 1998). El músculo lumbricalis longus se origina en la aponeurosis palmaris y se inserta en la falange basal a ambos lados del tendon superficial (Burton 1998). El músculo lumbricalis longi está presente en el segundo dedo de *Batrachophrynus* (Figura 19a). El músculo lumbricalis longus está ausente en el segundo dedo de *Bufo limensis*, *Alsodes gargola*, *Telmatobius atahualpai*, *T. brevipes*, *T. culeus*, *T. jelskii*, *T. latirostris*, *T. mayoloi*, *T. peruvianus* y *T. punctatus* (Figura 19b). En *Telmatobius arequipensis*, *T. brevirostris*, *T. carrillae*, *T. intermedius*, *T. marmoratus*, *T. rimac* y *T. truebae* están presentes ambos estados por lo que se codifica con [01]. Este carácter es usado por primera vez en un análisis de parsimonia.

Figura 16. Vista ventral del cráneo de *Batrachophrynus macrostomus*, hembra, MUSM 18536. A. Ausencia de dientes en la premaxila, maxila y procesos odontóforos del vómer. Barra = 5 mm. B. Detalle del vómer. Barra = 1 mm.

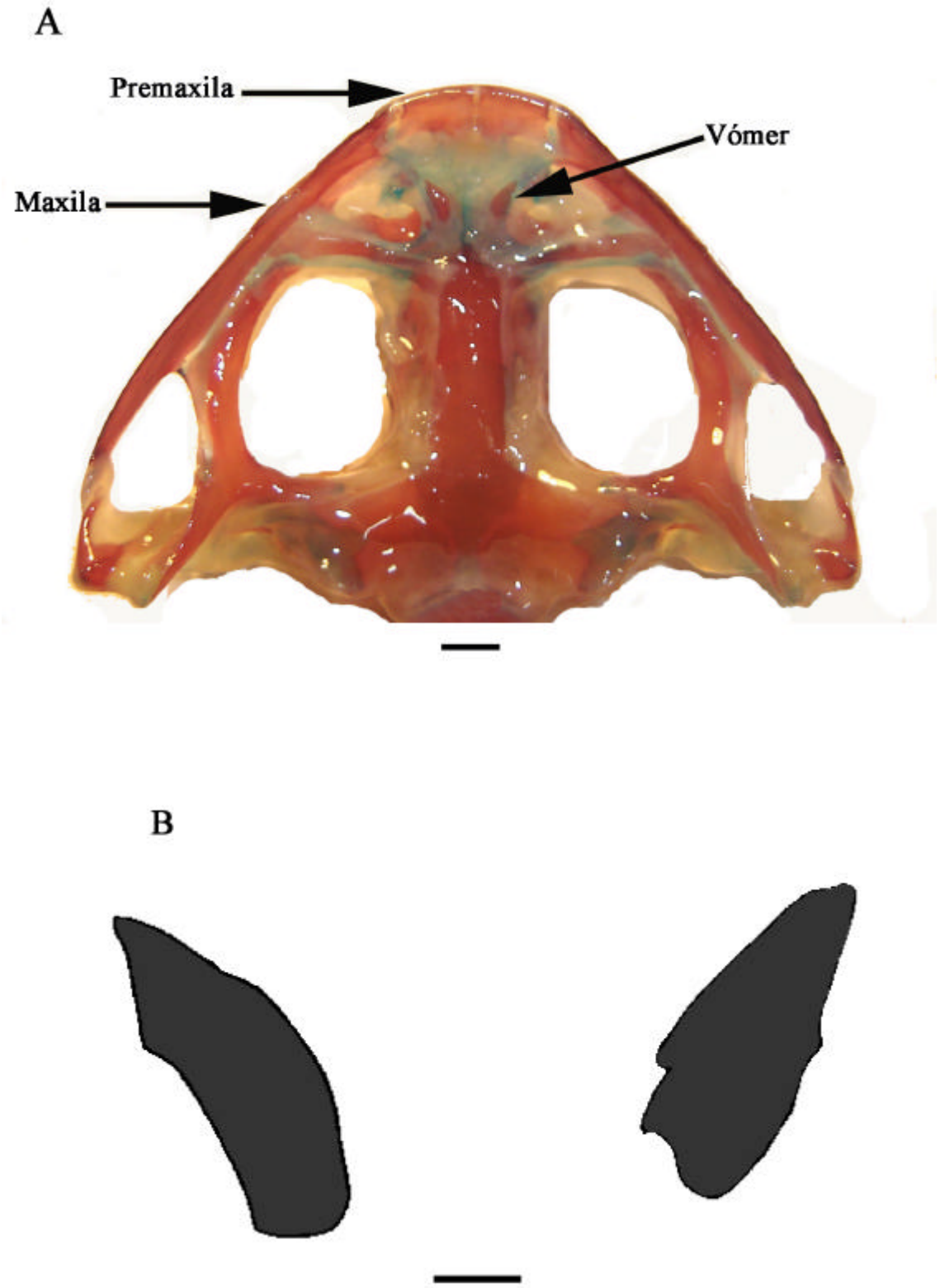


Figura 17. Vista ventral del cráneo de *Telmatobius culeus*, macho, MUSM 7786 A. Presencia de dientes en la premaxila, maxila y procesos odontóforos del vómer. Barra = 5 mm. B. Detalle del vómer. Barra = 1 mm.

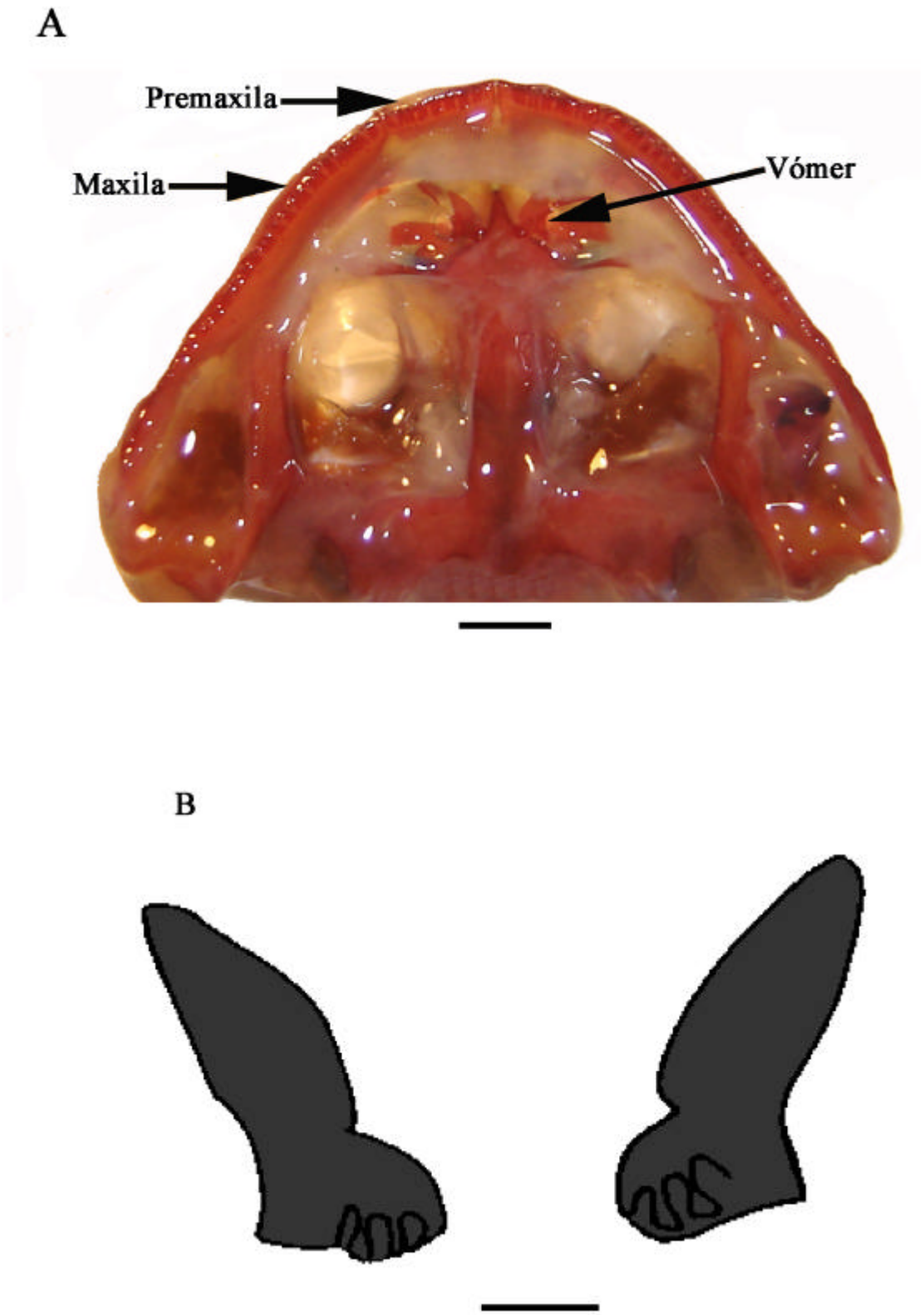
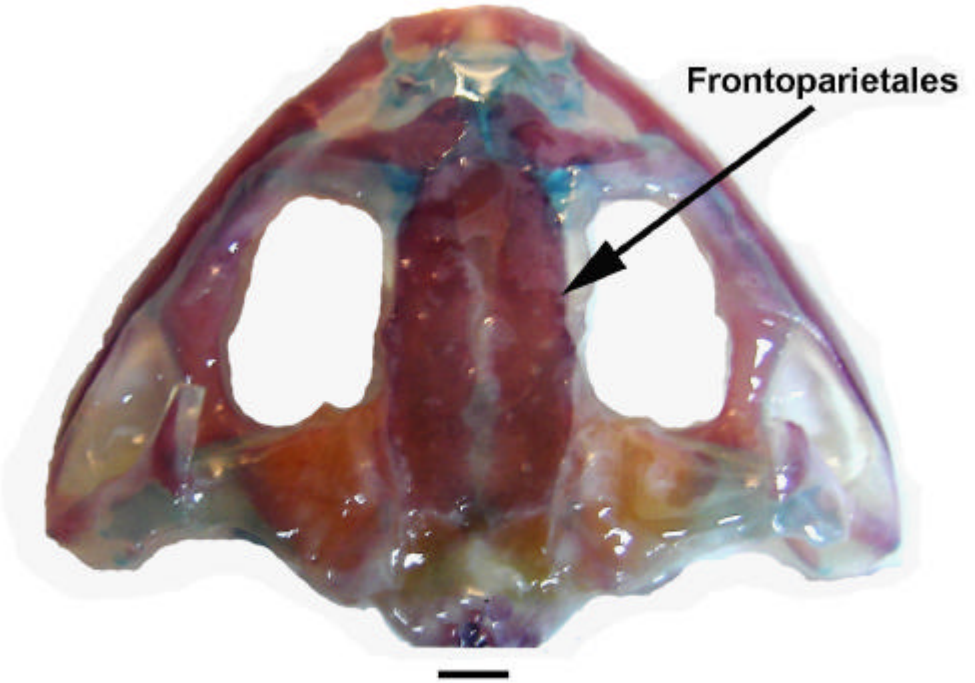


Figura 18. Frontoparietales del cráneo A. No fusionados en *Batrachophrynus macrostomus*, hembra, MUSM 18536. B. Fusionados en *Telmatobius culeus*, macho, MUSM 7786. Barra = 5 mm.

A



B

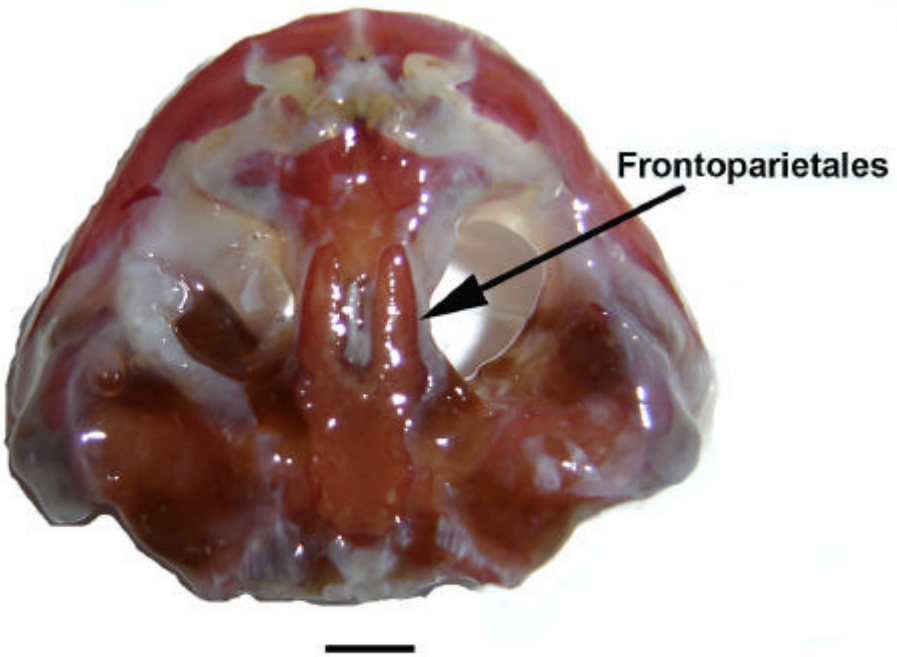
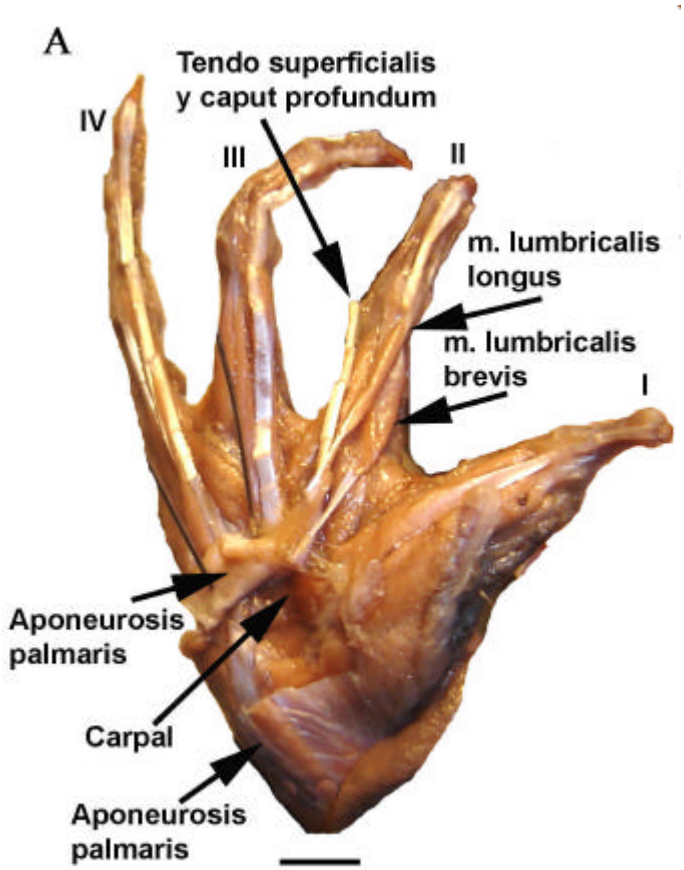
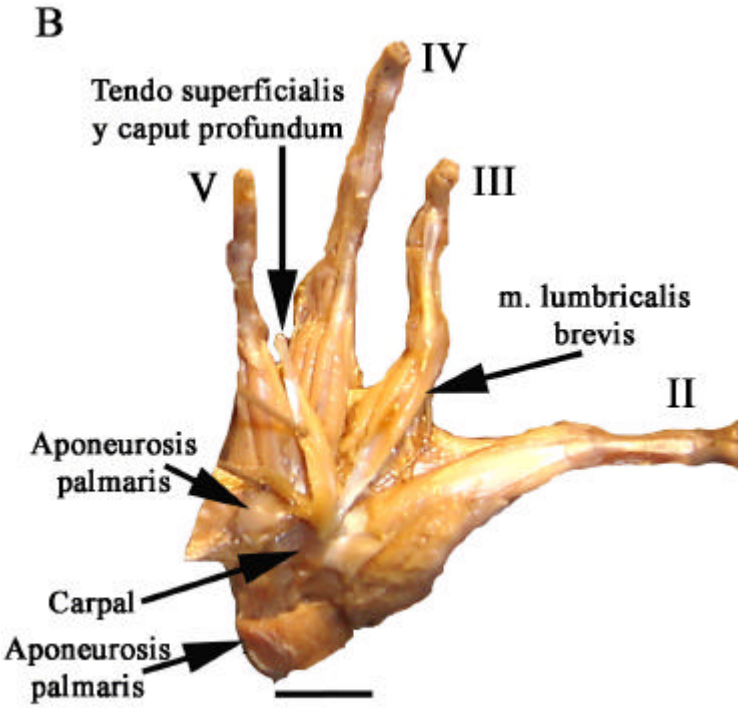


Figura 19. Músculos superficiales del segundo dedo A. *Batrachophrynus macrostomus*, macho, MUSM 0376. B. *Telmatobius culeus*, macho, MUSM 7823. Los números romanos indican el orden de los dedos. Barra = 5 mm.





3) Glándulas cutáneas

Carácter 31. Glándulas serosas de tipo I y II: (0) presente sólo el tipo II; (1) presentes los dos tipos; (2) presente sólo el tipo I; (3) ausentes los dos tipos de glándulas serosas. Las glándulas serosas son glándulas embebidas en el stratum spongiosum de la dermis de los anfibios (Duellman y Trueb 1986). Las secreciones de las glándulas serosas son producto sólo de la estimulación nerviosa simpática y hormonal (Duellman y Trueb 1986). Varias sustancias (como alcaloides y péptidos) en estas secreciones son comúnmente nocivas y en algunos casos altamente toxicas, por lo que son un importante mecanismo de defensa (Duellman y Trueb 1986). Las glándulas serosas presentan granulos pequeños (Tipo I) o grandes (Tipo II) (Sinsch *et al.* 2005). En *Alsodes gargola* sólo esta presente la glándula serosa de tipo II. En *Telmatobius jelskii* y *T. rimac* están presentes los tipos de glándulas serosas I y II. En *Batrachophrynus brachydactylus* y *T. carrillae* sólo está presente el tipo I de glándula serosa. En *B. macrostomus* está presente sólo el tipo I o las glándulas serosas están ausentes en algunos individuos por lo que se codifica con [23]. En *T. mayoloi* están presentes los tipos de glándulas serosas I y II o en algunos individuos están presentes sólo glándulas de tipo I por lo que se codifica con [12]. No existen datos para *Bufo limensis, T. arequipensis, T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. marmoratus, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Sinsch *et al.* (2005).

IV. Cromosomas.

Carácter 32. Segmento adyacente al centrómero-brazo p (par cromosómico 1): (0) sin banda C; (1) con banda C. En *Telmatobius jelskii* y *T. rimac* la banda C está ausente. En *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae* y *T. marmoratus* la banda C está presente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 33. Telómero de q (par 1): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus brachydactylus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae, T. marmoratus* y *T. rimac* está presente una banda C. En *B. macrostomus* y *T. jelskii* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T.*

truebae por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 34. Telómero de q (par 2): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus brachydactylus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae* y *T. marmoratus* está presente una banda C. En *B. macrostomus, T. jelskii* y *T. rimac* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 35. Telómero de p (par 3): (0) con banda C doble; (1) con banda C simple; (2) sin banda C. En *Alsodes gargola* está presente una banda C doble. En *Telmatobius jelskii* y *T. rimac* está presente una banda C simple. En *Bufo limensis, Batrachophrynus, T. arequipensis, T. carrillae* y *T. marmoratus* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 36. Centrómero y segmento adyacente al centrómero-brazo p o q (par 3): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Bufo limensis* y *Telmatobius marmoratus* la banda C está presente. En *Alsodes gargola, Batrachophrynus, T.arequipensis, T. carrillae, T. jelskii* y *T. rimac* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 37. Telómero de q (par 3): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Alsodes gargola, Batrachophrynus brachydactylus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. rimac* la banda C está presente. En *Bufo limensis* y *B. macrostomus* está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 38. Telómero de p (par 4): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Telmatobius carrillae* la banda C está presente. En *Bufo limensis, Alsodes gargola, Batrachophrynus, T. arequipensis, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. rimac* está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 39. Segmento adyacente al centrómero-brazo p o q (par 4): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Bufo limensis* y *Telmatobius rimac* la banda C está presente. En *Alsodes gargola, Batrachophrynus, T. arequipensis, T. carrillae, T. jelskii* y *T. marmoratus* está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 40. Telómero de p (par 5): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Alsodes gargola, Batrachophrynus brachydactylus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae* y *T. rimac* la banda C está presente. En *Bufo limensis, B. macrostomus, T. jelskii* y *T. marmoratus* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 41. Telómero de q (par 5): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Alsodes gargola, Telmatobius arequipensis, T. carrillae* y *T. rimac* la banda C está presente. En *Bufo limensis, Batrachophrynus, T. jelskii* y *T. marmoratus* la banda C está ausente. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 42. Forma y Tamaño de par 7: (0) subtelocéntrico menor; (1) metacéntrico menor. En *Alsodes gargola* el par 7 es subtelocéntrico menor. En *Bufo limensis, Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. carrillae, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. rimac* el par 7 es metacéntrico menor. No existen datos para *T. atahualpai, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. latirostris, T. peruvianus, T. punctatus* y *T.*

truebae por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descalliux (2005).

Carácter 43. Segmento adyacente al centrómero-brazo q (par 12): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Telmatobius arequipensis* y *Batrachophrynus brachydactylus* la banda C está presente. En *Alsodes gargola*, *B. macrostomus*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* la banda C está ausente. *Bufo limensis* no presenta cromosoma 12 por lo que se codifica con "?". No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 44. Telómero de p (par 13): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Telmatobius carrillae* y *T. rimac* la banda C está presente. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus*, *T. arequipensis*, *T. jelskii* y *T. marmoratus* la banda C está ausente. En *Bufo limensis* no está presente el par 13 por lo que se codifica con "?". No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 45. Tamaño del par 1: (0) longitud relativa (L%) entre 15-11; (1) L% entre 16-18. En *Alsodes gargola* la L% está entre 15-11. En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* la L% está 16-18. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 46. Ubicación de las regiones organizadoras de los nucleolos (RONs): (0) en el par 7; (1) en el par 6; (2) en el par 3. En *Bufo limensis* los RONs están en el par 7. En *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* los RONs están en el par 6. En *Alsodes gargola* los RONs están en el par 3. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 47. Telómero de p (par 12): (0) con banda C; (1) sin banda C. En *Alsodes gargola*, *Batrachophrynus brachydactylus* y *Telmatobius arequipensis* la banda C está presente. En *B. macrostomus*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* la banda C está ausente. En *Bufo limensis* no está presente el par 12 por lo que se codifica con "?". No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 48. Forma del par 13: (0) telocéntrico; (1) metacéntrico. En *Alsodes gargola* el par 13 es telocéntrico. En *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* el par 13 es metacéntrico. En *Bufo limensis* el par 13 no está presente por lo que se codifica con "?". No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 49. Porcentaje de heterocromatina por genoma haploide: (0) > 22%; (1) entre 19 y 21%; (2) entre 15 y 17%; (3) entre 12 y 14%. En *Alsodes gargola* el porcentaje es > 22%. En *Batrachophrynus brachydactylus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae* y *T. marmoratus* el porcentaje está entre 15 y 17%. En *B. macrostomus* el porcentaje está entre 15 y 17%. En *T. jelskii* y *T. rimac* el porcentaje está entre 12 y 14%. No existen datos para *Bufo limensis*, *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 50. Centrómeros de pares cromosómicos: (0) con al menos un par con centrómero sin banda C; (1) todos los pares con banda C en sus centrómeros. *Alsodes gargola* tiene al menos un par con centrómero sin banda C. En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* todos los pares presentan bandas C en sus centrómeros. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 51. Número de pares mayores: (0) 6; (1) 5. En *Alsodes gargola* el número de pares mayores es 6. En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* el número de de pares mayores es 5. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descailleaux (2005).

Carácter 52. Telocéntricos en cariotipo: (0) presentes; (1) ausentes. En *Alsodes gargola* está presente por lo menos un par telocéntrico. En *Bufo limensis*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. carrillae*, *T. jelskii*, *T. marmoratus* y *T. rimac* los telocéntricos están ausentes. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descalliux (2005).

Carácter 53. Telómero de p (par 7): (0) sin banda C; (1) con banda simple; (2) con banda doble. En *Bufo limensis*, *Alsodes gargola* y *Telmatobius arequipensis* las bandas C están ausentes. En *Batrachophrynus*, *T. carrillae* y *T. marmoratus* están presentes bandas C simples. En *T. jelskii* y *T. rimac* están presentes bandas C dobles. No existen datos para *T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. culeus*, *T. intermedius*, *T. latirostris*, *T. peruvianus*, *T. punctatus* y *T. truebae* por lo que se codifica con "?". Este carácter fue usado en un análisis de parsimonia por Córdova y Descalliux (2005).

5. Resultados del Análisis Filogenético

5.1. Análisis con caracteres morfológicos.

Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional usando 32 caracteres morfológicos (19 larvales y 12 del adulto) resultó en 50 árboles parsimoniosos de 60 pasos cada uno. El consenso estricto de estos árboles con los valores de soporte GC de Bootstrap se muestra en la Figura 20. En el consenso se muestra un clado formado por las dos especies de *Batrachophrynus* y 15 de *Telmatobius* separado de *Alsodes*, con un valor de soporte de 65 y apoyado por 2 sinapomorfías comunes a todos los árboles y 5 compartidas por algunos árboles (Figura 20). Las sinapomorfías comunes a todos los árboles para el clado *Batrachophrynus- Telmatobius* son la presencia de proyecciones poco desarrolladas en el segundo y tercer dedo (pero con proyecciones desarrolladas en *T. arequipensis, T. culeus, T. marmoratus* y *T. peruvianus*) y lengua adherida a la cavidad bucal dejando sólo el extremo posterior libre (pero lengua completamente adherida en *Batrachophrynus, T. carrillae* y *T. mayoloi*). Las sinapomorfías para algunos árboles son: disco oral transangular, cola poco pigmentada (pero cola con el tercio posterior más pigmentado en *T. arequipensis, T. brevirostris, T. jelskii, T. mayoloi, T. peruvianus* y *T. rimac,* y pigmento distribuido en toda la cola en *B. macrostomus*), una a tres papilas linguales, plano formado por el extremo anterior de los cuernos trabeculares no perpendicular al eje axial, y comisura cuadrado orbital ausente (Figura 20).

El clado *Batrachophrynus-Telmatobius* incluye dos grupos, uno no resuelto formado por *Telmatobius atahualpai, T. truebae, T. latirostris* y *T. punctatus,* y un clado constituido por *Batrachophrynus* y las restantes especies de *Telmatobius* (Figura 20). Este último clado que incluye a *Batrachophrynus* y las restantes especies de *Telmatobius* tiene 8 como valor de soporte, lo apoya una sinapomorfía compartida por todos los árboles: las excrecencias nupciales en el macho forman un parche continuo en el primer dedo y llegan hasta el lado ventral de la mano (aunque en *T. brevirostris* las excrecencias no llegan hasta el lado ventral de la mano), y una sinapomorfía compartida por algunos árboles: el proceso ascendente del palotocuadrado es perpendicular al eje axial del condrocráneo (pero no es perpendicular en *T. carrillae, T. mayoloi* y *T. rimac*) (Figura 20). En este grupo monofilético se diferencia un grupo no resuelto formado por *T. arequipensis, T. brevipes, T. culeus, T. jelskii, T. marmoratus, T. peruvianus* y *T. rimac,* y dos clados separados (Figura 20).

Uno de estos clados separados está formado por *Telmatobius brevirostris* y *T. intermedius* que tiene 18 como valor de soporte, una sinapomorfía común a todos los árboles: la presencia de membrana interdigital por encima del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo del pie, y una sinapomorfía presente en algunos árboles: proyecciones poco desarrolladas

en el segundo y tercer dedo (una reversión) (Figura 20). El otro clado está formado por *T. mayoloi, T. carrillae* y *Batrachophrynus* presentando 26 como valor de soporte y dos sinapomorfías comunes a todos los árboles: lengua completamente adherida a la cavidad bucal y frontoparietales no fusionados (pero también presente en *Alsodes* y como un polimorfismo en *T. carrillae* estando también presente para algunos individuos los frontoparietales fusionados). El clado *T. carrillae-Batrachophrynus* presenta 56 como valor de soporte y dos sinapomorfías comunes a todos los árboles: dientes premaxilares y maxilares ausentes y procesos odontóforos en el vómer ausentes (Figura 20).

Las dos especies de *Batrachophrynus* forman un grupo monofilético teniendo como grupo hermano a *Telmatobius carrillae*, con 30 de valor de soporte y una sinapomorfía compartida por todos los árboles: el proceso ascendente del palotocuadrado es perpendicular al eje axial del condrocráneo (aunque este estado también está presente en *T. arequipensis, T. brevipes, T. brevirostris, T. culeus, T. jelskii, T. marmoratus* y *T. peruvianus*).

5.2. Análisis con caracteres morfológicos y cromosómicos.

El método de búsqueda tradicional usando 31 caracteres morfológicos y 22 caracteres cromosómicos resultó en 30 árboles parsimoniosos de 104 pasos cada uno. El consenso estricto de estos árboles con los valores de soporte GC de Bootstrap se muestra en la Figura 21. En el consenso se muestra un clado formado por las dos especies de *Batrachophrynus* y 15 de *Telmatobius* separado de *Alsodes*, con un valor de soporte de 46 y apoyado por las mismas sinapomorfías (las compartidas por todos o algunos árboles) (Figura 21).

El clado *Batrachophrynus-Telmatobius* incluye dos grupos, uno no resuelto formado por *T. atahualpai, T. truebae, T. latirostris* y *T. punctatus*, y un clado constituido por *Batrachophrynus* y las restantes especies de *Telmatobius* (Figura 21). Este último clado que incluye a *Batrachophrynus* y las restantes especies de *Telmatobius* tiene 1 como valor de soporte, y lo apoyan las mismas sinapomorfías que en el caso del análisis con caracteres morfológicos.

En este grupo monofilético se diferencia un clado formado por *Telmatobius brevipes* en la base y otro clado constituido por *Batrachophrynus, T. arequipensis, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus* y *T. rimac* (Figura 21). Este último clado tiene como sinapomorfía compartida por todos los árboles la cola con el tercio posterior más pigmentado.

El clado formado por *Batrachophrynus, Telmatobius arequipensis, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus* y *T.*

rimac tiene a *T. arequipensis* en la base y un grupo monofilético formado por las restantes especies (Figura 21). Este grupo monofilético formado por *Batrachophrynus, T. brevirostris, T. carrillae, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. marmoratus, T. mayoloi, T. peruvianus* y *T. rimac* presenta sinapomorfías compartidas por algunos árboles: entre 11 y 59 espículas por mm^2 en el primer dedo del macho (aunque este rango de espículas también está presente en *Bufo limensis* y se consideraría como paralelismo), telómero del brazo p del par cromosómico 12 sin banda C y telómero del brazo p del par cromosómico 7 con banda C simple.

Este último grupo monofilético tiene a *Telmatobius brevirostris, T. culeus, T. intermedius, T. jelskii, T. marmoratus, T. peruvianus* y *T. rimac* con relaciones no resueltas y un clado formado por *Batrachophrynus, T. carrillae* y *T. mayoloi.* Este clado tiene como valor de soporte 18, las mismas sinapomorfías compartidas por todos los árboles que en el caso del análsis con caracteres morfológicos y una sinapomorfía compartida por algunos árboles: entre 115 y 287 espículas por mm^2 en el primer dedo del macho.

El clado formado *Batrachophrynus, T. carrillae* y *T. mayoloi* tiene a *T. mayoloi* en la base y un grupo monofilético no resuelto formado por *Batrachophrynus* y *T. carrillae* (Figura 21). Este grupo monofilético presenta 18 como valor de soporte, las mismas sinapomorfías compartidas por todos los árboles que en el caso del análsis con caracteres morfológicos y para algunos árboles este clado está apoyado por un número de espículas en el primer del macho que oscila entre 115 y 287 por mm^2. El grupo monofilético no resuelto formado por por *Batrachophrynus* y *T. carrillae* presenta 29 como valor de soporte, las mismas sinapomorfías compartidas por todos los árboles que en el caso del análsis con caracteres morfológicos y para algunos árboles este clado está apoyado por las siguientes sinapomorfías: cola poco pigmentada (pero presente también en *T. atahualpai, T. brevipes, T. latirostris* y *T. truebae*) y presencia del músculo lumbricalis longus en el segundo dedo de la mano.

Tabla 1. Caracteres para *Bufo limensis*, *Alsodes*, 2 especies de *Batrachophrynus* y 15 de *Telmatobius*.

	CARACTERES MORFOLOGICOS																													
	LARVALES																		DEL ADULTO											
TAXON	**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**
Bufo limensis	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	?
Alsodes	0	0	1	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0
Batrachophrynus brachydactylus	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	2	3	1	1	1	2	1	1	2	1	2
Batrachophrynus macrostomus	1	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	1	1	1	2	1	1	2	1	[23]
Telmatobius arequipensis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	[01]	1	1	1	1	1	0	1	3	2	0	0	1	[01]	1	0	[01]	1	[01]	?
Telmatobius atahualpai	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?
Telmatobius brevipes	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	[01]	1	1	1	1	1	0	1	2	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?
Telmatobius brevirostris	1	1	1	[01]	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	[23]	1	2	1	0	1	1	0	0	?	[01]	?
Telmatobius carrillae	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	2	3	1	1	1	2	1	1	[12]	[01]	2
Telmatobius culeus	1	1	1	1	[01]	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	2	1	0	1	0	1	0	[01]	1	0	?
Telmatobius intermedius	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	2	1	1	0	1	1	1	0	?	[01]	?
Telmatobius latirostris	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	2	1	[01]	1	[01]	1	0	[01]	1	0	1
Telmatobius jelskii	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?
Telmatobius marmoratus	1	1	1	1	[01]	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	[01]	1	0	1	[23]	2	1	0	1	0	[12]	0	[01]	1	[01]	?
Telmatobius mayoloi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	2	3	1	1	1	2	0	0	2	0	[12]
Telmatobius peruvianus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	[23]	2	1	0	1	[01]	1	0	[01]	1	0	?
Telmatobius punctatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	1	1	1	1	0	0	?	0	?
Telmatobius rimac	1	1	1	[01]	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	2	2	[23]	1	[01]	1	1	0	0	1	[01]	1
Telmatobius truebae	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0	[12]	[01]	?

Tabla 1. Continuación.

	CARACTERES CROMOSOMICOS																					
TAXON	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**	**37**	**38**	**39**	**40**	**41**	**42**	**43**	**44**	**45**	**46**	**47**	**48**	**49**	**50**	**51**	**52**	**53**
Bufo limensis	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	1	?	?	1	0	?	?	?	1	1	1	0
Alsodes	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Batrachophrynus brachydactylus	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
Batrachophrynus macrostomus	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1
Telmatobius arequipensis	1	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
Telmatobius atahualpai	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius brevipes	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius brevirostris	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius carrillae	1	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Telmatobius culeus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius intermedius	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius latirostris	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	2
Telmatobius jelskii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius marmoratus	1	0	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Telmatobius mayoloi	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius peruvianus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius punctatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Telmatobius rimac	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	3	1	1	1	2
Telmatobius truebae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Figura 20. Consenso estricto de 50 árboles con 60 pasos que incluye sólo los caracteres morfológicos. Los números arriba de las ramas son los valores GC de Bootstrap. Los números debajo de las ramas son las sinapomorfías comunes a todos los árboles y en italicas las compartidas por algunos árboles.

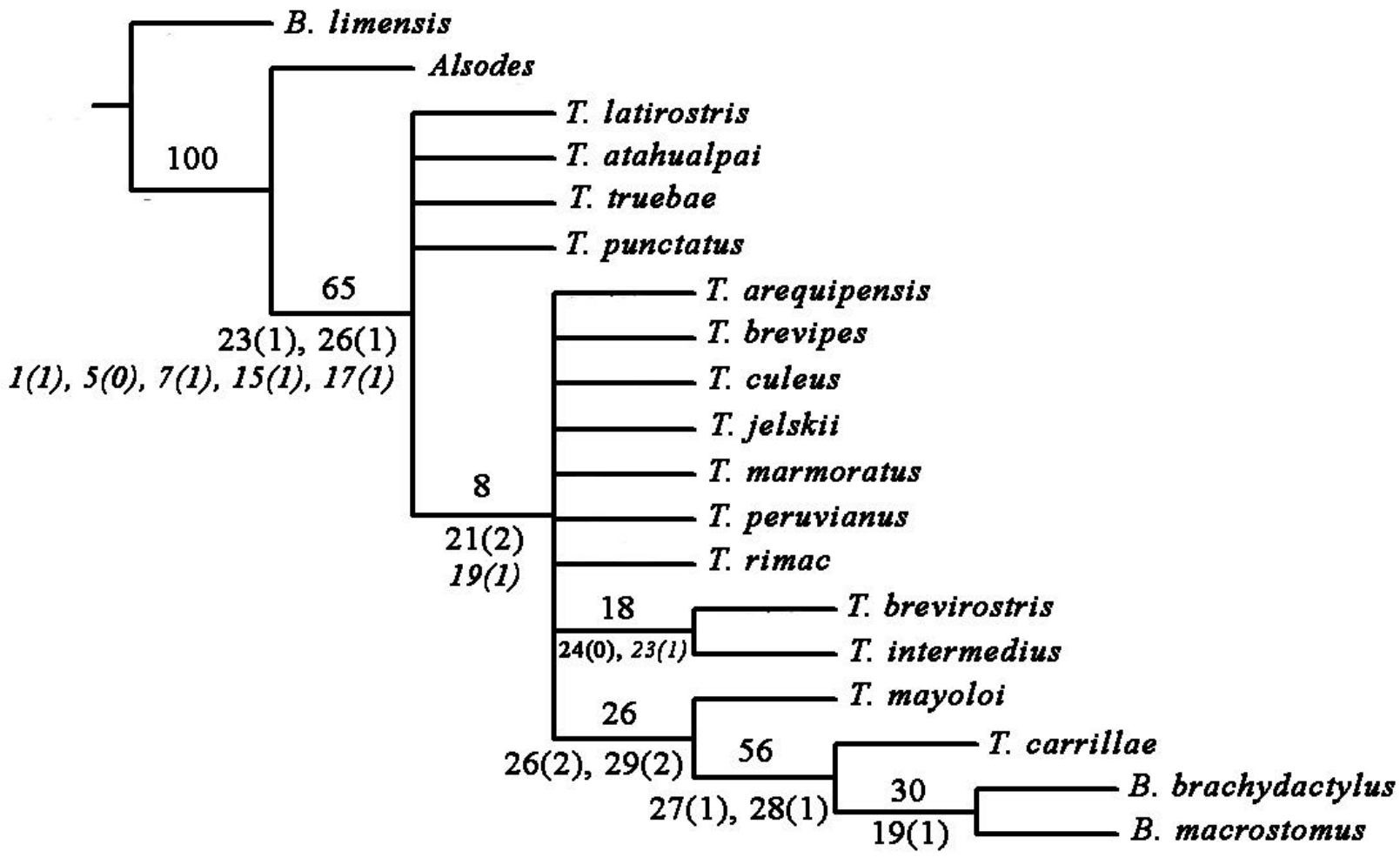
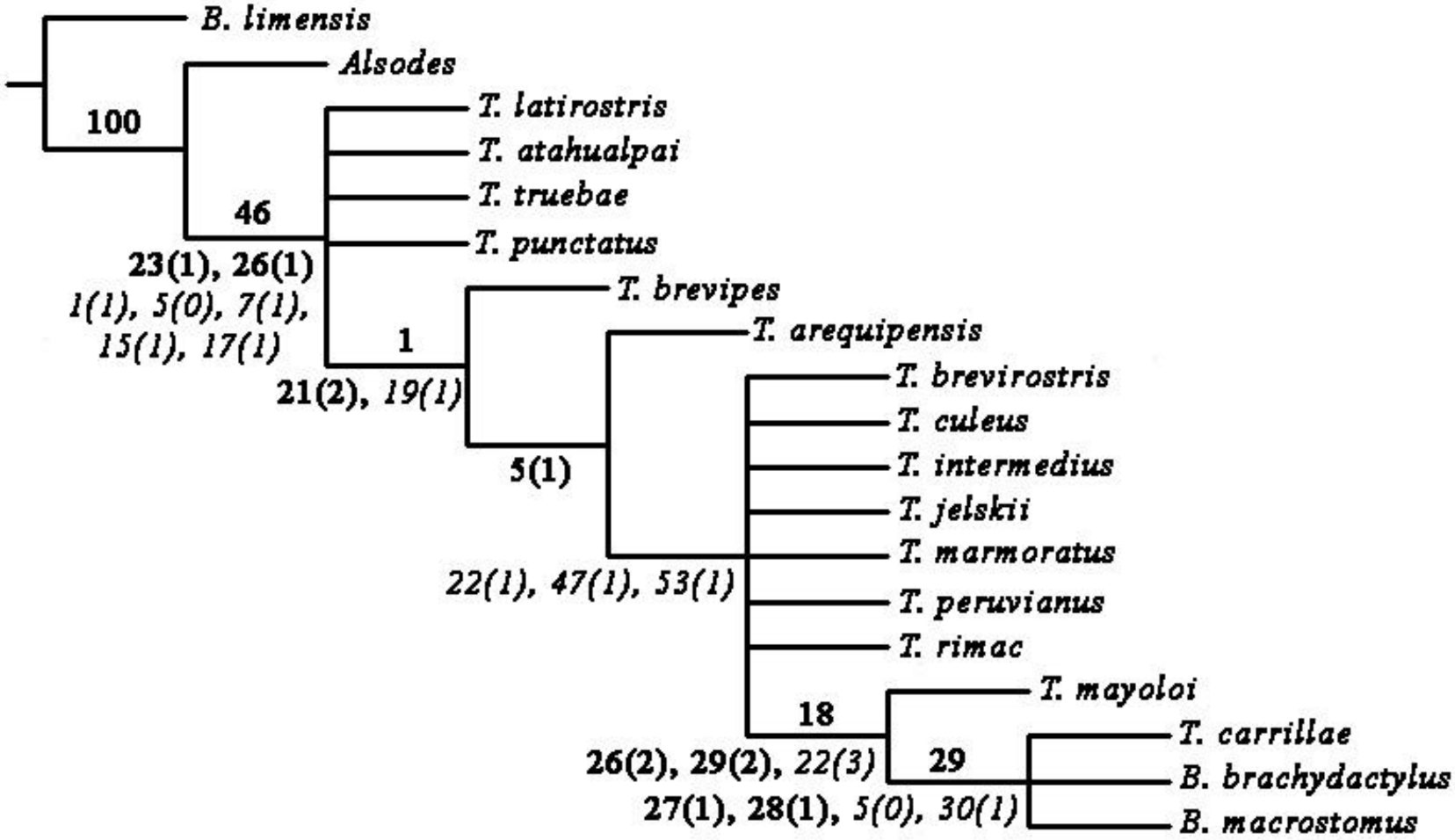


Figura 21. Consenso estricto de 30 árboles con 104 pasos que incluye los caracteres morfológicos y cromosómicos. Los números arriba de las ramas son los valores GC de Bootstrap. Los números debajo de las ramas son las sinapomorfías comunes a todos los árboles y en italicas las compartidas por algunos árboles.



6. Discusión

6.1 Análisis Filogenético

Este análisis filogenético basado en caracteres morfológicos (larvales y del adulto) y cromosómicos hipotetiza que *Telmatobius* no es monofilético y que debería incluir a *Batrachophrynus* para serlo (Figuras 20 y 21), por lo tanto, se sinonimiza *Batrachophrynus* a *Telmatobius*, dado que *Telmatobius* antecede a *Batrachophrynus*.

Los resultados de recientes estudios filogenéticos entre ambos géneros, pero utilizando diferentes sistemas de caracteres y número de especies de *Telmatobius*, han sido controversiales y difieren con los resultados presentados en este estudio (Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descalliux 2005, Sinsch *et al.* 2005). Por ejemplo, Aguilar y Pacheco (2005) usando caracteres bucofaríngeos larvales con siete especies de *Telmatobius* hipotetiza que las dos especies de *Batrachophrynus* no forman un grupo monofilético siendo *B. macrostomus* el grupo hermano de *Telmatobius-B. brachydactylus*. Aguilar y Pacheco (2005; carácter 11) proponen una sinapormorfía (la ausencia de proyecciones en la arena prenarial) que une *B. brachydactylus* con *Telmatobius*. *B. macrostomus* queda fuera de este grupo porque presenta proyecciones en la arena prenarial y fue codificado de la misma manera que el resto de taxones utilizados en el análisis que presentan proyecciones. Sin embargo, la forma y densidad de las proyecciones son diferentes entre estos últimos y la misma codificación para diferentes formas de proyecciones es considerada como una homología dudosa. En este análisis se ha preferido codificar cada forma de las proyecciones como un estado diferente (ver Carácter 9). En este estudio, la optimización de este carácter en el consenso estricto muestra 5 reconstrucciones y en tres de ellas, el estado "ausencia de proyecciones en la arena prenarial" es una sinapormorfía para el clado *Batrachophrynus-Telmatobius*, en una reconstrucción es una sinapomorfía para *Alsodes-Telmatobius-Batrachophrynus*, y en otra es una sinplesiomorfía. El estado "proyecciones en forma de pústulas pequeñas y densas" es una autopomorfía para *B. macrostomus* en todas las reconstrucciones. En resumen, la sinapomorfía propuesta por Aguilar y Pacheco (2005) que sustenta el clado *B. brachydactylus-Telmatobius* separado de *B. macrostomus* no es una sinapomorfía en este estudio porque para cada árbol este estado presenta más de una reconstrucción, algunas de las cuales son sinapomorfías para *Telmatobius-Batrachophrynus*, pero no existe siquiera un árbol en el cual este estado tenga una sola reconstrucción y sea sinapormorfía para este clado.

Otra publicación con resultados diferentes a este estudio es el de Córdova y Descalliux (2005). Estos autores utilizando caracteres cromosómicos con cinco especies de *Telmatobius* coinciden con Aguilar y Pacheco (2005) en que las dos especies de *Batrachophrynus* no forman un grupo monofilético siendo *B. macrostomus* también el grupo hermano de *B.*

brachydactylus-Telmatobius. De los 33 caracteres cromosómicos utilizados por Córdova y Descalliux (2005), 15 involucran la presencia de bandas C (segmentos cromosómicos que portan heterocromatina). Sin embargo, en una reciente revisión del uso de los datos cromosómicos en la reconstrucción filogenética, Dobigny *et al.* (2004) argumentan que los patrones compartidos de bandas C pueden ser erróneos en el sentido de que pueden diferir en composición y nivel de repetición y que, por lo tanto, el uso de la heterocromatina en la investigación cladistica sufre de problemas de homología. Para ser de algún valor en la reconstrucción filogenética, las bandas C deben ser definidas por su presencia o ausencia y, si están presentes, por su localización y naturaleza (tipo de secuencias) y al menos aproximadamente, por una medida cuantificable del grado de repetición del ADN presente en la heterocromatina (Dobigny *et al.* 2004). En este sentido, ni el tipo de secuencias ni el grado de repetición de las secuencias de ADN de los bloques de heterocromatina han sido evaluados por Córdova y Descalliux (2005). Además, en este estudio, al analizar conjuntamente los caracteres cromosómicos y morfológicos se obtienen resultados similares que si sólo se usarán los caracteres morfológicos, pero con valores de soporte menor al 50% (ver Figuras 20 y 21). En resumen, los estados compartidos de bandas C utilizados en el análisis filogenético por Córdova y Descalliux (2005) tienen una baja señal filogenética, debido probablemente al problema de homologías; y pueden estar influyendo en los valores de soporte presentados en este estudio creando incongruencias con los caracteres morfológicos.

Otro estudio reciente que implica las relaciones entre *Batrachophrynus* y *Telmatobius* es el de Sinsch *et al.* (2005). Estos autores usando caracteres histoquímicos de las glándulas tegumentarias con cinco especies de *Telmatobius* encuentran que las dos especies de *Batrachophrynus* y *T. carrillae* forman un grupo monofilético y son el grupo hermano del resto de las especies de *Telmatobius*. Sin embargo, Sinsch *et al.* (2005) no mencionan las sinapomorfías que están sustentando el clado formado por *Batrachophrynus* y *T. carrillae* ni las del clado formado por las otras especies de *Telmatobius*. Estos autores tampoco muestran una matriz de datos codificada, aunque esto debió hacerse para obtener los árboles más parsimoniosos. Los resultados de Sinsch *et al.* (2005) concuerdan con los obtenidos en este estudio en el sentido de que las dos especies asignadas a *Batrachophrynus* y *T. carrillae* forman un grupo monofilético en relación a *T. mayoloi*, *T. jelskii* y *T. rimac* (aunque ellos también utilizaron a *T. hockingi*). Sin embargo, este estudio se diferencia por incluir más especies de *Telmatobius* y más caracteres procedentes de diferentes sistemas que el estudio de Sinsch *et al.* (2005).

En concreto, las investigaciones mencionados anteriormente han incluido independientemente un sólo sistema de caracteres para inferir las relaciones filogenéticas y una

muestra menor de especies de *Telmatobius* en comparación con este estudio que es un análisis simultáneo de diferentes complejos de caracteres larvales, del adulto y cromosómicos con 15 especies de *Telmatobius*. Como lo señalaran Kluge (1989) y Nixon y Carpenter (1996) los análisis simultáneos maximizan el poder explicativo, producen mejores hipótesis y maximizan la congruencia entre diferentes fuentes de datos en la inferencia filogenética. La hipótesis expuesta en este estudio (que las dos especies de *Batrachophrynus* y *T. carrillae* forman un grupo monofilético, pero dentro del clado de *Telmatobius*) es más robusta porque es un análisis que incluye evidencia proveniente de diferentes sistemas de caracteres.

Otro resultado de este estudio es que la mayor parte de las sinapomorfías (aunque no compartidas por todos los árboles) que soportan a *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophrynus*) son caracteres larvales. Aunque este análisis sólo incluye a especies distribuidas principalmente en Perú (*T. culeus* y *T. marmoratus* también están distribuidos en Bolivia, y *T. peruvianus* en Chile), algunas de estas sinapomorfías están presentes en otras especies de *Telmatobius* fuera de Perú (Diaz y Valencia 1985, Lavilla 1988, Fabrezi y Lavilla 1993, Lavilla y De la Riva 1993, Formas *et al.* 1999, De la Riva y Harvey 2003, Formas *et al.* 2003). Por ejemplo, el disco oral transangular (carácter 1) está presente en todas las especies conocidas de *Telmatobius* excepto *T. bolivianus* y *T. atahualpai* (que tienen las papilas intramarginales discontinuas lateralmente) (Diaz y Valencia 1985, Lavilla 1988, Lavilla y De la Riva 1993, Formas *et al.* 1999, De la Riva y Harvey 2003, Formas *et al.* 2003). Del mismo modo, el ángulo no perpendicular que se forma entre el extremo anterior de los cuernos trabeculares y el eje axial del condrocráneo (carácter 15), así como la ausencia de la comisura cuadrado orbital (carácter 17) son estados de carácter presentes también en larvas de cuatro especies de *Telmatobius* distribuidas en Bolivia y Argentina (Fabrezi y Lavilla 1993, Lavilla y De la Riva 1993). Los resultados de este análisis contrastan con las probables sinapomorfías propuestas por Wiens (1993) como los frontoparietales fusionados posteriormente y las excrecencias nupciales en el primer dedo del macho (caracteres del adulto). Estos estados de carácter propuestos por Wiens (1993) no resultan en sinapomorfías en este análisis filogenético. Los resultados de este estudio sugieren, por el contrario, que los estados de carácter como el disco oral transangular, ángulo no perpendicular formado entre el extremo anterior de los cuernos trabeculares y el eje axial del condrocráneo, y ausencia de la comisura cuadrado orbital son probables sinapomorfías de *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophrynus*).

6.2 Implicancias Evolutivas

El último gran levantamiento de los Andes se considera que habría empezado al final del Plioceno o al comienzo del Pleistoceno, y que las elevaciones arriba de los 2000 m

sólo fueron alcanzadas dentro de los 2 a 5 millones de años (Simpson 1979, Villwock 1983). Es muy probable que en este rango de tiempo se haya originado y diversificado *Telmatobius* porque éste es un género endémico de los Andes con especies distribuidas desde los 1500 m hasta más de 5000 m de altitud (Lynch 1986, Cei 1986, Devries comunicación personal). De hecho, se ha sugerido en base a distancias génicas de alozimas y albuminas que los eventos de especiación en *Telmatobius* preceden largamente al Pleistoceno (Maxon y Heyer 1982, Cadle y Patton 1988). En la radiación de *Telmatobius* se invocan procesos tales como cambios geomorfológicos de los Andes y las fases de glaciación e interglaciación que habrían resultado en un aislamiento geográfico y genético, o alternativamente, en flujo génico o introgresión entre las poblaciones (Cei 1986). Existe evidencia que sugiere que algunas especies de *Telmatobius* han divergido por especiación alopátrida (Cadle y Patton 1988). Sin embargo, como lo sugieren Benavides *et al.* (2002) la radiación del género puede ser mejor explicada como una especiación basada en eventos vicariantes y de oportunidad ecológica. Benavides *et al.* (2002) exploraron la posibilidad de que los *Telmatobius* adultos del lago Titicaca tengan un uso diferencial de los nichos y estén experimentando procesos en marcha de especiación ecológica. En apoyo a esta posible especiación ecológica en los *Telmatobius* de la cuenca del lago Titicaca, Benavides *et al.* (2002) afirman que resultados evolutivos equivalentes, o especiaciones paralelas, son citados como los argumentos correlacionales más fuertes de especiación adaptativa o cambio de habitat. Uno de estos casos de especiación paralela en los Andes sería el de las dos especies simpátridas en el altiplano de Junín, *Telmatobius brachydactylus y T. macrostomus* (= *Batrachophrynus*, Benavides *et al.* 2002). Aunque la hipótesis expuesta en este estudio apoya un origen común para *Telmatobius brachydactylus*, *T. carrillae y T. macrostomus*, ciertas predicciones de la hipótesis de especiación ecológica deberían ser evaluadas (Schluter, 1996, 2001).

Una predicción apoyada con datos de esta hipótesis es que una fuerte selección natural produce, en hábitat adyacentes, fenotipos divergentes a pesar de que entre ambas poblaciones sigue existiendo flujo génico (Smith *et al.* 1997, Blondel *et al.* 1999, Schneider *et al.* 1999, Lu y Bertnatchez 1999). Con respecto a esta primera condición, el único análisis genético de poblaciones que incluye a *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* es el de Sinsch y Juraske (1995). Sinsch y Juraske (1995) utilizando aloenzimas encontraron bajos valores observados de heterozigosidad en 23 loci y que se desviaron significativamente de la heterozigosidad esperada del equilibrio Hardy-Weinberg. Esta tendencia a la homozigosidad fue interpretada por Sinsch y Juraske (1995) como una fuerte indicación de un tamaño pequeño de población para cada especie y un flujo génico interrumpido entre

ambas. Estos resultados contrastan con las pequeñas distancias génicas (= 0.031, Nei 1978 citado por Sinsch y Juraske (1995)), la ausencia de alelos fijos y la similaridad de las frecuencias alélicas para el par *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* (= *Batrachophrynus*, Sinsch y Juraske 1995). Estos resultados los llevaron a afirmar que tomando en cuenta sólo las alozimas *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* serían conespecíficos a pesar de las grandes diferencias en tamaño y de que viven en diferentes habitats.

Por otro lado, Sinsch *et al.* (1995) encontraron, como resultado de un análisis multivariado discriminante, diferencias significativas en dos proporciones morfométricas (ancho de la cabeza/longitud total, diámetro del ojo/longitud total) que permiten la distinción entre los "ecotipos" que habitan ríachuelos (*Telmatobius brachydactylus* y otros *Telmatobius*) y los que habitan lagos (*T. macrostomus* y *T. culeus*). Un ancho mayor de la cabeza en *T. macrostomus* (menor en *T. brachydactylus*) podría estar relacionado con el tamaño de la presa. *T. macrostomus* se alimenta de peces del género *Orestias* (*Orestias agassi*, *O. elegans*, *O. empyraeus*), dos especies de moluscos, el pelecípodo *Pisidium forbesii* y el gasterópodo *Tropicorbis (Lateorbis) canonicus* (De Macedo 1950). *B. brachydactylus* se alimenta de los moluscos mencionados para *T. macrostomus* e ingiriendo, además, crustáceos (*Hyalella* sp.), coleópteros acuáticos y larvas de tricópteros (De Macedo 1950). Como se mencionó en el párrafo anterior, la longitud total también varía considerablemente entre *T. brachydactylus* (machos= 56.5 ± 6.3 mm, n= 29; hembras = 57.3 ± 5.6 mm, n= 24), y *T. macrostomus* (machos= 130 ± 8.9 mm, n= 6; hembras = 133 ± 17. 2 mm, n= 7) (Sinsch *et al.* 1995). Un carácter posiblemente adaptativo y que por lo tanto deba su origen a la selección natural son los abundantes pliegues en la piel, especialmente acusados en los flancos del cuerpo, y en las regiones dorsal y posterior del muslo en *T. macrostomus* (menos desarrollados en *T. brachydactylus*) que aumenta de modo considerable la superficie cutánea y que permitiría al animal pasar muchas horas en el fondo del lago sin venir a respirar a la superficie (de Macedo 1950, Vellard 1951). Otro carácter posiblemente adaptativo es la presencia de dedos largos con epidermis modificada en *T. macrostomus* (ausente en *T. brachydactylus*) que podrían funcionar como órganos táctiles (Laurent 1983). Entonces existen diferencias morfológicas entre *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* que serían adaptaciones producto de la selección natural para explotar mejor los recursos de sus respectivos habitats (riachuelos y lagos respectivamente). Esta gran divergencia morfológica contrasta con la similitud genética encontrada en las aloenzimas, lo que sugiere que la divergencia morfológica entre *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* pudo haberse alcanzado en un corto período de tiempo. Existen varios casos que sugieren que las poblaciones que colonizan nuevos ambientes pueden evolucionar

extremadamente rápido y que la especiación adaptativa puede ocurrir rápidamente en la naturaleza (Orr y Smith 1998, Bridle y Jiggins 2000).

Otra predicción apoyada con evidencia es que los diferentes ecotipos tienen diferentes adecuaciones (fitness), y los híbridos formados por el apareamiento entre ecotipos divergentes muestran adecuaciones y viabilidades reducidas (Schluter, 1993). Con respecto a esta predicción, no se ha llevado a cabo estudios que demuestren que el "ecotipo" *brachydactylus* tenga mayor adecuación que *macrostomus* en riachuelos altoandinos, o que el "ecotipo" *macrostomus* tenga mayor adecuación en lagos altoandinos que *brachydactylus*. No son conocidos híbridos de forma natural entre ambos "ecotipos" o que se estén reproduciendo entre ellos (Sinsch y Juraske 1995), y tampoco ha sido llevado a cabo cruces interespecíficos en forma experimental.

Por último, otra predicción soportada con datos de la hipótesis de especiación ecológica es que el apareamiento concordante (assortative mating) puede conducir a mecanismos de reforzamiento entre poblaciones ecológicamente diferenciadas aún cuando haya flujo génico (Saetre *et al.* 1997, Nagel y Schluter 1998). En este caso, poca es la información sobre la biología reproductiva de ambas especies: el amplexo es dorsal, los huevos son demersos, con una cubierta gelatinosa individual, muy viscosa mediante la que se adhieren entre sí en masa y se depositan sobre ésta partículas de limo ocultando por completo la puesta (De Macedo 1950). Sin embargo, no existe información sobre el sistema de apareamiento de ambas especies y si existe alguna forma de selección sexual en cada una de ellas. Al margen de esta carencia de datos, y si la especiación ecológica ocurre en simpatría, es en este punto donde sería controversial (Futuyma 1998). La especiación ecológica simpátrida es controversial porque su principal barrera es el antagonismo entre la selección natural que promueve la asociación ("linkage disequilibrium") entre alelos que controlan las adaptaciones para cada tipo de hábitat y los que controlan el apareamiento concordante, y la recombinación que destruye esa asociación (Felseinstein 1981, Futuyma 1998, Doebeli *et al.* 2005, Gavrilets 2005). Sin embargo dos casos hacen que esta barrera pueda ser superada y que pueden ser aplicables a las especies en cuestión. En primer lugar si existe una diferencia genética en la preferencia del hábitat (por ejemplo, algunos individuos preferirían los ríachuelos y otros los lagos) y si afecta a ambos sexos, esto causaría automáticamente apareamiento concordante (Futuyma 1998). La especiación entonces ocurriría por evolución simpátrida de selección de habitat, y no de selección sexual, y el antagonismo sería menor entre la selección y recombinación (Futuyma 1998, Gavrilets 2005). Los organismos evolucionarían fuertes preferencias por habitats específicos y el apareamiento tendría lugar en los habitat preferidos (Gavrilets 2005). *T.*

brachydactylus y *T. macrostomus* difieren en los habitats que ocupan estando el primero en aguas superficiales, tranquilas o corrientes con lecho pedregoso y el segundo, en aguas profundas y tranquilas con lecho limoso (De Macedo 1950). Cito a continuación las observaciones ecológicas realizadas por De Macedo (1950) que sugieren una fuerte preferencia de hábitat: *"Batrachophrynus brachydactylus* [= *Telmatobius brachydactylus*] es abundante en riachuelos de corriente rápida cuyo lecho está cubierto por piedras angulosas que forman entre sí o con el suelo, cavidades que pueden albergar uno o varios individuos. La vegetación subacuática es allí casi nula; salvo en los remansos de fondo torrentoso que existen, sobre todo, en la parte terminal de los afluentes o en la inicial de los emisarios de las lagunas. En la estrecha zona litoral de piso rocoso o de grava de las lagunas más altas (Llamki, Naticocha), desprovistas de formaciones de Totora (*Scirpus* sp.), se encuentran numerosos ejemplares de *B. brachydactylus* bajo los fragmentos rocosos diseminados en ella. Debemos anotar que esta zona está constantemente batida por el oleaje; de modo que, en cierta manera, se reproducen las condiciones de corriente de los riachuelos. Nunca encontré esta especie en lugares profundos. Por el contrario, la especie *Batrachophrynus macrostomus* [= *Telmatobius macrostomus*] existe en lagos con zona litoral amplia, profunda, cuyo fondo está formado por una gruesa capa de limo donde se establece una profusa vegetación subacuática. En la laguna Chinchaycocha, donde tales condiciones son ideales, se encuentra esta especie en gran cantidad descansando sobre el fondo del lago: ya entre plantas de *Myriophylum* o ya entre asociaciones poco tupidas de *Scirpus*; como también sobre plantas de *Chara*, y por último sobre limo desnudo, más allá de toda vegetación esto es más o menos, 5 m de profundidad. En el lago Punrun y en el de Capillacocha he tenido ocasión de verificar observaciones similares. Sin embargo, es posible hallar ejemplares adultos y numerosas larvas en los riachuelos afluentes y emisarios de los lagos que los albergan, remontando las ranas la débil corriente de los primeros o arrastrados por la de los últimos y disponiéndose, de preferencia, en los remansos con vegetación (*Myriophylum*, *Nayas* sp.). La temperatura de los lagos, según determinaciones esporádicas en diversas epócas fluctúa entre 8 y 10º C, lo que hace suponer que estas lagunas son homeotermas. La temperatura de los riachuelos es muy variable, pudiendo congelarse su superficie según la estación y concomitantemente con su mayor profundidad o mayor superficie de exposición al aire ambiente."

El otro caso que podría disminuir el antagonismo entre la selección natural y la recombinación en la especiación ecológica simpátrida, y que podría ser aplicable al par *T. macrostomus* y *T. brachydactylus* es que se ha sugerido que los reordenamientos cromosómicos suprimen la recombinación y restringen el flujo génico entre grandes

regiones genómicas (Noor *et al.* 2001, Rieseberg 2001). Cuando están enlazados a los reordenamientos cromosómicos, los genes que participan en el aislamiento reproductivo disminuyen más el flujo génico en regiones del genoma que en aquellos donde los reordenamientos están ausentes (Britton-Davidian 2001, Noor *et al.* 2001). La supresión de la recombinación ofrecida por los reordenamientos cromosómicos incrementa la probabilidad de los modelos de especiación con flujo génico, particularmente en especies cuyo número de cromosomas es pequeño o en aquellos en que los reordenamientos cromosómicos son grandes (Rieseberg 2001). Córdova y Descalliux (2005) encontraron que todos los individuos de 7 especies de *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophrynus*) tienen 13 pares de cromosomas y una misma ubicación para las regiones organizadoras del nucleolo, pero que cada especie exhibe su propio patrón de bandas C^+. Estas diferencias interespecíficas en los patrones de bandas C^+ parecen ser debidas a mecanismos de adición-pérdida de segmentos cromosómicos conteniendo heterocromatina constitutiva, o a una redistribución de tales segmentos debido a inversiones peri o paracéntricas (Córdova y Descalleaux 2005). Entonces, es posible que los reordenamientos cromosómicos que implican a la heterocromatina constitutiva hayan reducido la recombinación y flujo génico entre las poblaciones de *T. brachydactylus* y *T. macrostomus*, permitiendo que la selección natural asocie los genes responsables de las adaptaciones para cada habitat y los responsables de la preferencia del habitat (lagos para el caso de *T. macrostomus* y riachuelos para *T. brachydactylus*).

En resumen, la evidencia disponible sugiere que *T. brachydactylus* y *T. macrostomus* podrían haber especiado ecologicamente. Ambas especies junto con *Telmatobius carrillae* descienden de un antepasado común más reciente como lo demuestra este estudio. Ambas especies muestran caracteres que les permitirían explotar mejor sus recursos en sus respectivos habitats (Sinsch *et al.* 1995) y éstos podrían haberse originado por selección natural disruptiva. El flujo génico entre ambas especies estaría interrumpido, aunque las distancias génicas entre ambas especies son mínimas (Sinsch y Juraske 1995) sugiriendo que su divergencia fue muy reciente. Las dos especies mostrarían preferencias por un tipo particular de habitat (De Macedo 1950) y esta preferencia estaría bajo control génico. Los genes por la preferencia de habitat se habrían asociado con los genes que controlan las adaptaciones y esto habría sido promovido por la selección natural evitando la aparición de fenotipos intermedios de menor fitness, alcanzando de este modo el aislamiento reproductivo. La disociación de estos genes por la recombinación se habría evitado a través de los reordenamientos cromosómicos de los segmentos que portan

heterocromatina consitutiva y que presentan un patrón especie-específico para *T. brachydactylus* y *T. macrostomus*.

Aunque estas dos especies (junto con *Telmatobius carrillae*) tienen un antepasado común más reciente, como lo demuestra este estudio en base a caracteres morfológicos, y su distribución es simpátrida (Figura 1), es posible que otros caracteres (como los genes nucleares y/o mitocondriales) muestren otro patrón filogenético distinto al de este estudio, es decir que ambas especies provengan de diferentes antecesores, y que su distribución actual se deba más bien a un contacto secundario. Si su distribución actual se debe más bien a un contacto secundario, el aislamiento reproductivo pudieron haberlo alcanzado cuando estuvieron aislados geográficamente. Es posible que en el Pleistoceno ambas especies hayan experimentando cambios en sus rangos de distribución debido a las fases de glaciación-interglaciación y que sus distribuciones actuales se deban a invasiones independientes a los ríachuelos (en el caso de *T. brachydactylus*) y lagos (en el caso de *T. macrostomus*) en el altiplano de Junín y alrededores. Esta posibilidad parece estar apoyada por los datos geológicos. Por ejemplo, entre un tiempo mayor a los 44 mil pero no menor a los 12 mil años antes del presente (Holoceno), el altiplano de Junín experimentó dos fases de glaciación (Wrigth 1983). El avance de estos glaciares en cada fase llevaron, desde las cordilleras vecinas, sedimentos que "represaron" el lago Junín dándole su forma actual (Wrigth 1983, Hansen *et al.* 1984, Seltzer *et al.* 2000). Además, según los análisis de polen en el lago (Hansen *et al.* 1984), es posible que entre las dos fases interglaciares el lago se cubriera de sedimento y consecuentemente se habría desecado, mientras que los cursos de agua provenientes de los glaciares descargaban directamente al río Mantaro (donde está actualmente presente *T. brachydactylus*). El lago se volvería a formar después, a partir de los 24 mil años antes del presente (Hansen *et al.* 1984). Si esta interpretación del análisis de polen es correcta, *T. brachydactylus* pudo haber estado presente aún cuando el lago estaba seco y *T. macrostomus* pudo haber invadido después el lago cuando éste se volvió a formar (quizá por intermedio de aves acuáticas que transportarían huevos de *T. macrostomus* adheridos a sus patas). *T. macrostomus* también está presente en otros lagos no conectados por ríachuelos con el del altiplano de Junín, como la laguna Capillacocha y Ahuascancha (Cerro de Pasco) que drenan hacia el sistema hidrológico del río Perené y donde aparentemente no estaría en simpatría con *T. brachydactylus*. Es posible que los caracteres morfológicos que diferencian a ambas especies no se deban a la selección natural sino a la deriva génica o "inbreeding" entre individuos de la misma especie. De igual manera la similitud génica hallada en las alozimas puede deberse a introgresión cuando ambas especies se contactaron. Todas estas posibilidades arriba mencionadas, como la de la

especiación ecológica, no hacen más que alentar la investigación integral de la biología de estas ranas adaptadas a la vida en las partes altas de los Andes.

7. Referencias Bibliográficas

Aguilar, C. y V. Pacheco. 2005. Contribución de la morfología bucofaríngea larval a la filogenia de *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. En: Lavilla, E. O., I. De la Riva, E. Font y J. Lluch (eds.). Estudios sobre las ranas andinas de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p. 219-238.

Altig, R. y R. W. McDiarmid. 1999. Body Plan. Development and Morphology. En: Mcdiarmid y Altig (eds), Tadpole. The Biology of Anuran Larvae. Chicago and London, The University of Chicago Press. p. 24-51.

Benavides, E., J. C. Ortiz y J. W. Stes. 2002. Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the lake Titicaca basin: allozyme and morphological evidence. Herpetologica 58: 31-55.

Blondel , J., P. C. Dias, P. Perret, M. Maestre y M. Lambrechts. 1999. Selection- based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. Science 285: 1399-1402.

Bridle, J. R. y D. Jiggins. 2000. Adaptive dynamics: is speciation too easy? Trends in Ecology and Evolution 15: 225-226.

Britton-Davidian, J. 2001. How do chromosomal changes fit in? Journal of Evolutionary Biology 14: 872-873.

Burton, T. C. 1998. Pointing the way: The distribution and evolution of some characteres of the finger muscles of frogs. American Museum Novitates 3229: 1-13.

Cadle, J. E. y J. L. Patton. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. En: W. R. Heyer y P. E. Vanzolini (eds.). Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro. p. 225-244.

Cannatella, D. C. 1999. Architecture. Cranial and Axial Musculoskeleton. En: McDiarmid & Altig (eds.). Tadpole. The Biology of Anuran Larvae. Chicago and London, The University of Chicago Press. p. 52-91.

Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. Monitore Zoologico Italiano. Monografía 2: 1-609.

Cei, J. M. 1986. Speciation and adaptative radiation in Andean *Telmatobius* frogs. En: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.). High altitude tropical geography, New York, Oxford Univ. Press. p. 374-386.

Cei, J y V. G. Roig. 1968. Telmatobiinos de las lagunas basálticas de Neuquén (Anura: Leptodactylidae). Physis 27: 265-284.

Córdova, J. H. y J. Descalleaux. 2005. El análisis cladístico preliminar de los cariotipos de cinco especies de *Telmatobius* y dos de *Batrachophrynus* no apoya su separación genérica. En: Lavilla, E. O., I. De la Riva, E. Font y J. Lluch (eds.). Estudios sobre las ranas andinas de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p.187-218.

Cuevas, C. y J. R. Formas. 2003. Cytogenetic analysis of four species of the genus *Alsodes* (Anura: Leptodactylidae) with comments about the karyological evolution of the genus. Hereditas 138: 138-147.

Czopeck, J. 1983. Distribution of capillaries in the repiratory surfaces in two species of *Batrachophrynus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Zoologica Poloniae 30:211-224.

Darst, C. R. y D. C. Cannatella. 2004. Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 31: 462-475.

De la Riva, I. y M.B Harvey. 2003. A new species of *Telmatobius* from Bolivia and a redescription of *T. simonsi* Parker, 1940 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). Herpetologica 59: 127-142.

De Macedo, H. 1950. Anotaciones para el conocimiento zoológico del género *Batrachophrynus* (Amphibia: Salientia). Tesis universitaria para optar el titulo de Bachiller. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. 27 p.

De Macedo, H. 1976. Aspectos ecomorfológicos de los aparatos respiratorios y circulatorios en anfibios y andinos. Tesis universitaria para optar el título de Doctor en Ciencias. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. 51 p.

Diaz N. F. y J. Valencia. 1985. Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Copeia 1: 175-181.

Dingerkus, G. y D. Uhler. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology 52: 229-232.

Doebeli, M., U. Dieckmann, J. A. J. Metz, y D. Tautz. 2005. What we have also learned: Adaptive speciation is theoretically plausible. Evolution 59: 691-695.

Duellman, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present comunities. En: W. E. Duellman (ed.), The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal, Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. p. 371-459.

Duellman, W. E. y L. Trueb. 1986. Biology of the Amphibians. McGraw-Hill, New York. 670 p.

Fabrezi, M. y E. Lavilla. 1993. Anatomía del condrocráneo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). Physis 48: 39-46.

Faivovich, J., C. F. B. Haddad, P. C. A. García, D. R. Frost, J. A. Campbell y W. Wheeler. 2005. Systemactic Review of the Frog Family Hylidae, with Special Reference to Hylinae: Phylogenetic analysis and Taxonomic Revision. Bulletin American Museum Natural History 294: 1-240.

Farris, J. S. 1982. Outgroup and parsimony. Systematic Zoology 31: 328-334.

Felseinstein, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? Evolution 35: 124-138.

Formas, J. R., I. Northland, J. Capetillo, J. J. Nuñez, C. Cuevas y L. M. Brieva. 1999. *Telmatobius dankoi,* una nueva especie de rana acuática del norte de Chile (Leptodactylidae). Revista Chilena de Historia Natural 72: 427-445.

Formas, J. R., E. Benavides y C. Cuevas. 2003. A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. Herpetologica 59: 253-270.

Formas, J. R. y L. Brieva. 2004. The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. Amphibia-Reptilia 25: 151-164.

Frost, D. R. 2004. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 3.0 (22 August, 2004). Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.

Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary biology. 3ra. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, M. A. 751 p.

Gallardo, J. M. 1962. Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Amphibia: Leptodactylidae) en la Argentina. Neotropica 8: 45-48.

Gavrilets, S. 2005. "Adaptive speciation"-It is not that easy: a reply to Doebeli *et al.* Evolution 59: 696-699.

Goloboff, P. 1998. Principios básicos de Cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 81 p.

Goloboff, P., J. S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. Ramirez y C. A. Szumick. 2003. Improvements to resampling measures of group support. Cladistics 19: 324-332.

Goloboff, P., J. S. Farris y K. Nixon. 2003. T.N.T. Tree analysis using new technology. Version 1.0 (Beta 1, Oct 03).

Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16:183-190.

Hansen, B. C. S., H. E. Jr. Wright y J. P. Bradbury. 1984. Pollen studies in the Junin area, central Peruvian Andes. Geological Society of America Bulletin 95: 1454-1465.

Harshman, J. 1994. The effect of irrelevant characters on bootstrap values. Systematic Biology 43: 419-424.

Heyer, R. W. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. Smithsonian Contribution to Zoolology 199: 1-55.

Kluge, A. 1989. A concern for evidence and phylogenetic hipothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). Systematic Zoology 38: 7-25.

Kornet, D. J. y H. Turner. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. Systematic Biology 48: 365-379.

Laurent, R. F. 1983. Heterogeneidad del género *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). Acta Zoologica Lilloana 37: 107-113.

Lavilla, E. O. 1985. Diagnosis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura : Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. Physis 43: 63-67.

Lavilla, E. O. 1988. Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): Generic diagnosis based on larval characters. Occasional Papers Museum Natural History University Kansas 124: 1-19.

Lavilla, E. O. 1992. Estructura del condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Alsodes barrioi* (Anura: Leptodactylidae). Acta Zoologica Lilloana 42: 13-18.

Lavilla, E. O. y I. De la Riva. 1993. La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura. Leptodactylidae). Alytes 11: 37-46.

Lehr, E. 2005. The *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) species of Perú. En: Lavilla, E. O., I. De la Riva, E. Font y J. Lluch (eds.). Estudios sobre las ranas andinas de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p. 39-64

Lu, G. y L. Bertnatchez. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis. Evolution 53: 1491-1505.

Lynch, J. D. 1978. A re-assesment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas 72:1-57.

Lynch, J. D. 1986. Origins of the high Andean herpetological fauna. En: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.). High altitude tropical geography, New York, Oxford University Press. p. 478-499.

Maxon, L. R. y W. R. Heyer. 1982. Leptodactylid frogs and the Brasilian shield. An old and continuing adaptive relationship. Biotropica 14: 10-15.

Morales, V. 1988. Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Perú. Revista Brasileira de Zoologia 5: 603-608.

Nagel, L. y D. Schluter. 1998. Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. Evolution 52: 209-218.

Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. Cladistics 12: 221-241.

Noor, M. A. F., K. L. Grams, L. A. Bertucci y J. Relland. 2001. Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species. Proceedings of the Natural Academic of Science 98: 12084-12088.

Orr, M. R. y T. B. Smith. 1998. Ecology and Speciation. Trends in ecology and evolution 13: 502-506.

Peters W. 1873. Über die von Dr. J. J. v. Tschudi beschriebenen Batrachier aus Peru. Monatsbericht der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1873: 622-624.

Rieseberg, L. H. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. Trends in ecology and evolution 16: 351-358.

Saetre, G., T. Moum, S. Bures, M. Král, M. Adamjan y J. Moreno. 1997. A Sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. Nature 387:589-592.

Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape and habitat use efficiency. Ecology 74: 699-709.

Schluter, D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes. Philosophical Transactions of the Royal society of London 351: 807-814.

Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. Trends in ecology and evolution 16: 372-380.

Schneider, C. J., T. B. Smith, B. Larison y C. Moritz. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforest: Ecologic al gradients vs. rainforest refugia. Proceedings of the Natural Academic of Science 96: 13869-13873.

Seltzer, G., D. Rodbell y S. Burns. 2000. Isotopic evidence for late Quaternary climatic change in tropical South America. Geology 28: 35-38.

Simpson, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of south America. En: W. E. Duellman (ed.), The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monographs Museum Natural History University of Kansas. p. 157-188.

Sinsch, U. y N. Juraske. 1995. Reasessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationship. Alytes, 13: 52-66.

Sinsch, U., A. W. Salas y V. Canales. 1995. Reasessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morfometry and classification. Alytes 13: 14-44.

Sinsch, U, Hein, K., y B. Glump. 2005. Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology. En: Lavilla, E. O., I. De la Riva, E. Font y J. Lluch (eds.). Estudios sobre las ranas andinas de los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae). Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p. 239-260.

Smith, T. B., Wayne, R. K., Girman, D. J. y M. W. Bruford. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. Science 276: 1855-1857.

Trueb, L. 1979. Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador with the description of a new species. Copeia 4: 714-733.

Vellard, J. 1951. Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" 1: 1-89.

Vellard, J. 1952. Adaptation des batraciens à la vie à grande hauteur dans les Andes. Bulletin de la Société Zoologique de France 77: 169-187.

Villwock, W. 1983. The genus *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae) and the phenomenon of its speciation in the Altiplano of Peru and Bolivia. Informe Final IX Congreso Latinoamericano de Zoología, Perú. p. 67-74.

Wassersug, R. J. 1976. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas 48:1-23.

Wassersug, R. J. 1980. Internal oral features of larvae from eigth anuran families. Functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. Miscellaneous Publications Museum Natural History University of Kansas 68: 1-146.

Wiens, J. J. 1993. Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Perú. Occasional Papers Museum Natural History University Kansas 162:1-76.

Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. Systematic biology 44: 482-500.

Wiens, J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. Annual Review of Ecology and Systematics 30: 327-362.

Wright, H. E. Jr. 1983. Late-Pleistocene glaciation and climate around the Junin plain, central Peruvian highlands. Geografiska Annaler 65: 35-43.

Agradecimientos

A Alejandro Aguilar por constante e invalorable apoyo que me ha permitido llevar a a cabo mis estudios. A Jesús Córdova, Jefe del Departamento de Herpetología del MUSM, por brindarme espacio y acceso a los especimenes. A Mercedes Gonzales y Victor Morales del MHNURP por el préstamo de especimenes. A Rina Ramirez, Niels Valencia, Victor Pacheco, Gerardo Lamas y Carlos Paredes por sus valiosos comentarios y revisiones. A Victor Morales y Edgar Lehr por la revisión de una primera versión de esta tesis y por sus importantes contribuciones al mismo. A Karen Siu Ting por su coloboración en la elaboración del mapa. Paúl Velazco proporcionó valiosa literatura. Juana Suárez, Pablo Venegas, Mikael Lundberg, Boris Blotto y Elías Ponce apoyaron en el trabajo de campo y en la obtención de especimenes.

APENDICE

A. Especímenes juveniles y adultos examinados

MUSM	ESPECIE	SEXO	LOCALIDAD	NUMERO DE INDIVIDUOS
21987	*Bufo limensis*	hembra	Cajabamba-departamento de La Libertad, Perú	7
16110		hembra	Rio Palpa-departamento de Ica, Perú	
18468		hembra	Rio Pisco-departamento de Ica, Perú	
16173		macho	Cieneguilla-departamento Lima, Perú	
18466		macho	Rio Pisco-departamento de Ica, Perú	
7064		macho	Casma-departamento de Ancash, Perú	
7063		macho	Casma-departamento de Ancash, Perú	
19517	*Alsodes gargola*	hembra	Pampa de Lonco Luan sobre ruta prov. 13, Dto. Aluminé, Neuquén, Argentina	2
19518		macho	Próx. Copahue, Dto. Ñorquín, Neuquén, Argentina	
0498	*Telmatobius brachydactylus*	juvenil	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	23
0494		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0497		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0492		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0488		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0491		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0490		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0495		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0112		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0104		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0489		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
7115		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
11060		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
11032		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
11060		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
11039		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
1334		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0452		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0470		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0449		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0098		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0088		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0493		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0039	*Telmatobius macrostomus*	juvenil	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	23
0049		juvenil	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0001		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0009		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0296		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0294		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0295		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0292		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0044		hembra	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
18536		hembra	Ninacaca-departamento de Pasco, Perú	
0061		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0016		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0374		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0375		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0376		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	

0266		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0253		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0250		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0477		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0474		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0118		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0376		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
0293		macho	Lago Junín-departamento de Junín, Perú	
3906	*Telmatobius arequipensis*	hembra	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	18
3907		hembra	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3916		hembra	Arequipa-departamento de Arequipa, Perú	
6775		hembra	Yura-departamento de Arequipa, Perú	
12577		hembra	departamento de Arequipa, Perú	
6774		hembra	Yura-departamento de Arequipa, Perú	
12578		macho	departamento de Arequipa, Perú	
12579		macho	departamento de Arequipa, Perú	
3903		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3904		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3911		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3910		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3913		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
3914		macho	Riachuelo Characato-departamento de Arequipa, Perú	
6776		macho	Yura-departamento de Arequipa, Perú	
3917		macho	Arequipa-departamento de Arequipa, Perú	
3918		macho	Arequipa-departamento de Arequipa, Perú	
3915		macho	Arequipa-departamento de Arequipa, Perú	
15984	*Telmatobius atahualpai*	juvenil	Río Abiseo-departamento de San Martin, Perú	9
15978		hembra	Río Abiseo-departamento de San Martin, Perú	
15976		hembra	Río Abiseo-departamento de San Martin, Perú	
15980		macho	Río Abiseo-departamento de San Martin, Perú	
19470		macho	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	
19478		macho	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	
19479		macho	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	
19499		macho	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	
15979		macho	Río Abiseo-departamento de San Martin, Perú	
3740	*Telmatobius brevipes*	juvenil	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	6
3742		hembra	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	
3749		hembra	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	
3743		macho	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	
3744		macho	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	
6186		macho	Huamachuco-departamento de La Libertad, Perú	
7669	*Telmatobius brevirostris*	juvenil	Caina-Ambo-departamento de Huánuco, Perú	9
7677		juvenil	Chasqui-Ambo-departamento de Huánuco, Perú	
7667		hembra	Caina-Ambo-departamento de Huánuco, Perú	
7666		hembra	Caina-Ambo-departamento de Huánuco, Perú	
7676		macho	Chasqui-Ambo-departamento de Huánuco, Perú	
20468		hembra	Tomayrica-departamento de Huánuco, Perú	
20466		juvenil	Chaglla-departamento de Huánuco, Perú	
20464		juvenil	Chaglla-departamento de Huánuco, Perú	
20469		hembra	Tomayrica-departamento de Huánuco, Perú	
1528	*Telmatobius carrillae*	hembra	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	15
3934		hembra	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	

1545		hembra	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	
6661		hembra	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6680		hembra	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6681		hembra	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6682		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6684		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
3932		macho	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	
3933		macho	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	
1544		macho	Yuraccyacu-departamento de Ancash, Perú	
6683		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6664		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6667		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
6672		macho	Huikia-departamento de Ancash, Perú	
7789	*Telmatobius culeus*	hembra	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	24
7822		hembra	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7816		hembra	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7820		hembra	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7821		hembra	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7770		hembra	Isla del Sol, Bolivia	
7806		hembra	Lagunillas-departamento de Puno, Perú	
7772		macho	Río Coata-Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7771		macho	Río Coata-Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7755		macho	Río Ilave-Chicuito-departamento de Puno, Perú	
12299		macho	Desaguadero-departamento de Puno, Perú	
12298		macho	Desaguadero-departamento de Puno, Perú	
12296		macho	Desaguadero-departamento de Puno, Perú	
12297		macho	Desaguadero-departamento de Puno, Perú	
12566		macho	Saracocha-departamento de Arequipa, Perú	
12567		macho	Saracocha-departamento de Arequipa, Perú	
12565		macho	Saracocha-departamento de Arequipa, Perú	
7817		macho	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7767		macho	Río Juliaca-departamento de Puno, Perú	
7769		macho	Isla del Sol, Bolivia	
7792		macho	Lagunillas-departamento de Puno, Perú	
7824		macho	Lagunillas-departamento de Puno, Perú	
7823		macho	Lagunillas-departamento de Puno, Perú	
7786		macho	Lagunillas-departamento de Puno, Perú	
3752	*Telmatobius intermedius*	macho	Puquio-departamento de Ayacucho, Perú	4
3753		macho	Puquio-departamento de Ayacucho, Perú	
3754		hembra	Puquio-departamento de Ayacucho, Perú	
3755		hembra	Puquio-departamento de Ayacucho, Perú	
7640	*Telmatobius jelskii*	macho	Huancavelica-departamento de Huancavelica, Perú	18
7641		macho	Huancavelica-departamento de Huancavelica, Perú	
7639		macho	Huancavelica-departamento de Huancavelica, Perú	
7648		macho	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
7650		macho	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
7649		hembra	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
7646		hembra	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
7647		hembra	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
7651		hembra	Tambo-La Mar-departamento de Ayacucho, Perú	
16865		macho	Huancayo-departamento de Junín, Perú	
16862		macho	Huancayo-departamento de Junín, Perú	

16883		macho	Huancayo-departamento de Junín, Perú	
16769		macho	Jauja-departamento de Junín, Perú	
16786		macho	Jauja-departamento de Junín, Perú	
16851		hembra	Jauja-departamento de Junín, Perú	
12909		hembra	Parinacochas-departamento de Ayacucho, Perú	
12907		macho	Parinacochas-departamento de Ayacucho, Perú	
16773		macho	Jauja-departamento de Junín, Perú	
3730	*Telmatobius latirostris*	juvenil	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	9
3731		juvenil	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
3736		hembra	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
3734		hembra	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
3738		hembra	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
3735		hembra	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
3733		macho	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
0960		macho	Chorro Blanco-departamento de Cajamarca, Perú	
7866		macho	Cutervo-departamento de Cajamarca, Perú	
7691	*Telmatobius marmoratus*	juvenil	Laguna Chincheros-Urubamba-departamento de Cuzco, Perú	24
7764		hembra	Bahía de Juli-Pomata-departemento de Puno, Perú	
7758		hembra	Bahía de Juli-Pomata-departemento de Puno, Perú	
7690		hembra	Laguna Chincheros-Urubamba-departamento de Cuzco, Perú	
12896		hembra	Tinta-departamento de Cuzco, Perú	
12267		hembra	Huancurcuchu-departamento de Puno, Perú	
12373		macho	Bahía de Juli-Pomata-departemento de Puno, Perú	
7687		macho	Urubamba-Cuzco	
7688		macho	Urubamba-Cuzco	
12323		macho	Urubamba-Cuzco	
7689		macho	Laguna Chincheros-Urubamba-departamento de Cuzco, Perú	
7692		macho	Laguna Chincheros-Urubamba-departamento de Cuzco, Perú	
7693		macho	Laguna Chincheros-Urubamba-departamento de Cuzco, Perú	
3925		macho	Calacoto-la Paz, Bolivia	
3927		macho	Calacoto-la Paz, Bolivia	
3920		macho	Calacoto-la Paz, Bolivia	
7765		macho	Bahía de Juli-Pomata-departemento de Puno, Perú	
12342		macho	Desaguadero-departamento de Puno, Perú	
12024		macho	Huancurcuchu-departamento de Puno, Perú	
12014		macho	Huancurcuchu-departamento de Puno, Perú	
12015		macho	Huancurcuchu-departamento de Puno, Perú	
12017		macho	Sin procedencia	
10937		macho	Hacienda Checayani-departamento de Puno, Perú	
12302		macho	Huancurcuchu-departemento de Puno, Perú	
20472	*Telmatobius mayoloi*	hembra	Conococha-departamento de Ancash, Perú	11
20489		hembra	Pachacoto-departamento de Ancash, Perú	
20470		hembra	Conococha-departamento de Ancash, Perú	
20471		hembra	Conococha-departamento de Ancash, Perú	
20474		hembra	Conococha-departamento de Ancash, Perú	
20473		hembra	Conococha-departamento de Ancash, Perú	
20479		macho	Aguascocha-Ancash	
20480		macho	Aguascocha-Ancash	
20478		macho	Catac-Ancash	
20486		macho	Catac-Ancash	
20488		macho	Catac-Ancash	
19606	*Telmatobius peruvianus*	hembra	Caplina-departamento de Tacna, Perú	7

19607		hembra	Caplina-departamento de Tacna, Perú	
19608		hembra	Caplina-departamento de Tacna, Perú	
12418		macho	Torata-departamento de Tacna, Perú	
19604		macho	Caplina-departamento de Tacna, Perú	
19605		macho	Caplina-departamento de Tacna, Perú	
19609		macho	Caplina-departamento de Tacna, Perú	
7681	*Telmatobius punctatus*	macho	Santa María del Valle-departamento de Huánuco, Perú	3
19610		macho	Sin procedencia	
19611		macho	Sin procedencia	
12817	*Telmatobius rimac*	hembra	Marcahuasi, departamento de Lima, Perú	14
12460		hembra	Canta, departamento de Lima, Perú	
12629		hembra	Canta, departamento de Lima, Perú	
12459		hembra	Canta, departamento de Lima, Perú	
12509		hembra	Ocros-departamento de Ancash,Perú	
12713		hembra	Sin procedencia	
10330		hembra	Sin Procedencia	
12495		macho	Ocros-departamento de Ancash, Perú	
12489		macho	Ocros-departamento de Ancash, Perú	
12458		macho	Canta, departamento de Lima, Perú	
12552		macho	Ocros-departamento de Ancash, Perú	
10334		macho	Sin procedencia	
12712		macho	Sin procedencia	
10337		macho	Sin procedencia	
6184	*Telmatobius truebae*	juvenil	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	10
6183		juvenil	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12364		juvenil	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12367		hembra	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12368		hembra	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12365		hembra	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12366		macho	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12369		macho	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
6185		macho	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	
12370		macho	Bongara-departamento de Amazonas, Perú	

B. Lotes de larvas examinadas

MUSM	ESPECIE	ESTADIOS DE GOSNER	LOCALIDAD	NÚMERO DE INDIVIDUOS
19231	*Bufo limensis*	30, 32, 33, 35-39	Rio Pisco-Ica, Perú	14
19519	*Alsodes gargola*	36, 38, 40	Cerro Perito Moreno, próx. Mallín Ahogado, Dto. Bariloche, Río Negro, Argentina.	5
19520			Cerro Perito Moreno, próx. Mallín Ahogado, Dto. Bariloche, Río Negro, Argentina.	
10092	*Telmatobius brachydactylus*	34-37, 39, 40	Capillacocha, departamento de Pasco, Perú	14
11068			Ondores, departamento de Pasco, Perú	
11075			Ondores, departamento de Pasco, Perú	
10092			Ondores, departamento de Pasco, Perú	
10087			Riachuelo Añascancha, departamento de Pasco, Perú	
MHNURP 023-A			Río Huaylamayo-departamento de Pasco, Perú	
16535	*Telmatobius macrostomus*	32, 34-39	Lago Junín,departamento de Junín, Perú	12
342			Lago Junín,departamento de Junín, Perú	
1103			Laguna Capillacocha, departamento de Pasco, Perú	
18535			Ninacaca-departamento de Pasco-Perú	
19228	*Telmatobius arequipensis*	35, 36, 38-42	Polobaya, departamento de Arequipa, Perú.	13
19602	*Telmatobius atahualpai*	35, 36, 38	Laguna Quintecocha-departamento de San Martín, Perú	3
22776			Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	
6301	*Telmatobius brevipes*	36-41	Cajabamba, departamento de La Libertad, Perú.	8
6280	*Telmatobius brevirostris*	31-33, 35, 38, 40	Cajamarca, departamento de Cajamarca, Perú	9
19315			Sanagoran, departamento de La Libertad, Perú	
19314			Río Negro, departamento de La Libetad, Perú	
5639	*Telmatobius carrillae*	34-41	Chopitec, departamento de Ancash, Perú	14
5622			Chopitec, departamento de Ancash, Perú	
5662			Rumi Rajra, departamento de Ancash, Perú	
7819	*Telmatobius culeus*	32-41	Lago Titicaca, departamento de Puno, Perú	14
7818			Lago Titicaca, departamento de Puno, Perú	
7112	*Telmatobius jelskii*	30-35, 38, 40	Chancas, departamento de Junín, Perú	16
18499			Cangallo, departamento de Ayacucho, Perú	
18497			Quebrada Cachi, departamento de Ayacucho, Perú	
18496			Rio Yucay, departamento de Ayacucho, Perú	
17125	*Telmatobius latirostris*	27, 30	San Andrés de Cutervo, departamento de Cajamarca, Perú	4
17005	*Telmatobius marmoratus*	34-38, 40, 41	Desaguadero, departamento de Puno, Perú	15
17026			Puno, departamento de Puno, Perú	
19603			Platería, departamento de Puno, Perú	
19480			Pumachanca, departamento de Cuzco, Perú	
20550	*Telmatobius mayoloi*	30-32, 35, 37, 39	Conococha, departamento de Ancash, Perú	10
7422			Rio Santa, departamento de Ancash, Perú	
7417			Rio Santa, departamento de Ancash, Perú	
21343	*Telmatobius peruvianus*	32, 36, 40	Palca, departamento de Tacna, Perú	4
20552	*Telmatobius rimac*	34-36, 38, 39	Coris, departamento de Ancash, Perú	14
19229			Canta, departamento de Lima, Perú	
19552	*Telmatobius truebae*	27, 36, 38, 39	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	4
22678		30-34, 36, 37	Leimebamba-departamento de Amazonas, Perú	8