

Relaciones filogenéticas entre telmatobiinidos (Anura, Ceratophryidae, Telmatobiinae) de los Andes centrales basado en la morfología de los estados larval y adultos

Phylogenetic relationships between telmatobiinids (Anura, Ceratophryidae, Telmatobiinae) of central Andes based on morphology of larval and adult stages

César Aguilar y Niels Valencia

Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María, Apartado 14-0434, Lima 14, Perú. Email César Aguilar:caguilarp@unmsm.edu.pe

Resumen

Batrachophrynus y *Telmatobius* son los dos únicos géneros reconocidos de Telmatobiinae presentes en los Andes centrales. Las especies de ambos géneros presentan adaptaciones para la vida en la altitud de los Andes siendo de hábitos acuáticos o semiacuáticos en bofedales, riachuelos, lagunas o lagos altoandinos. Este estudio presenta las relaciones filogenéticas entre *Batrachophrynus* y 13 especies de *Telmatobius* utilizando caracteres morfológicos larvales y adultos, incluyendo caracteres diagnósticos para *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, y las sinapomorfías sugeridas para *Telmatobius*. El análisis filogenético dio como resultado 20 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 56 pasos. *Batrachophrynus* forma un grupo monofilético anidado dentro del clado de *Telmatobius*. En este estudio, la mayoría de sinapomorfías que sustentan a *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophrynus*) provienen de la morfología larval y estas sinapomorfías probablemente soporten a todo el género

Palabras clave: *Batrachophrynus*, *Telmatobius*, Morfología, Filogenia, Andes centrales.

Abstract

Batrachophrynus and *Telmatobius* are the two genus of Telmatobiinae from the central Andes. Both genera have species with adaptations for life at high altitude in the Andes, with aquatic or semi-aquatic habits in creeks, lagoons and lakes. The objective of this study is to evaluate the phylogenetic relationships between *Batrachophrynus* and 13 species of *Telmatobius* from the central Andes using larval and adult morphology including diagnostic characters for *Batrachophrynus* and *Telmatobius*, and putative sinapomorphies for *Telmatobius*. The phylogenetic analysis showed 20 parsimonious trees with 56 steps length. The results of this study hypothesize that the species assigned to *Batrachophrynus* form a monophyletic group nested within *Telmatobius*. In this study, most of the synapomorphies that support *Telmatobius* (including *Batrachophrynus*) come from larval morphology and these synapomorphies will probably support the whole genus.

Keywords: *Batrachophrynus*, *Telmatobius*, Morphology, phylogeny, central Andes

Introducción

Los géneros *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, comprenden un grupo de ranas endémicas de las partes altas de los Andes, desde los 1500 m hasta más de 5000 m, con adaptaciones a la vida acuática o semiacuática (Vellard 1951, 1952; De Macedo 1950, 1976; Trueb 1979; Czopeck 1983; Cei 1986; Seimon et al. 2007). *Telmatobius* es conocido con 58 especies y habita los Andes por el norte desde Ecuador hasta Argentina y Chile por el sur (Barrionuevo y Baldo 2009, Frost 2009). La mayoría de las especies distribuidas en los Andes centrales son de tamaño pequeño a mediano, y habitantes de bofedales, riachuelos, ríos o sus orillas, que drenan finalmente hacia los principales sistemas hidrológicos (Fig. 1). En la cuenca del Titicaca se encuentra una especie grande con adaptaciones exclusivamente acuáticas en lagos y lagunas, *Telmatobius culeus* (Garman) (Vellard 1951, 1952; Hutchinson et al. 1976).

Por otro lado, *Batrachophrynus* está limitado a los Andes de Perú central (Fig. 1) con sólo dos especies: *Batrachophrynus macrostomus* Peters, la gran rana del lago Junín y de otras lagunas cercanas, y *Batrachophrynus brachydactylus* Peters de menor tamaño y habitante de riachuelos que drenan al sistema hidrológico de los ríos Mantaro y Perené (Vellard 1952). La restringida distribución de *Batrachophrynus* y su similitud morfológica y ecológica con *Telmatobius*, llevo a reconsiderar la validez del género *Batrachophrynus* y la discusión sobre sus relaciones de parentesco ha sido compleja (para más detalles ver Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descailleaux 2005, Sinsch et al. 2005, Aguilar 2006). Ultimamente, análisis filogenéticos llevados a cabo con diferentes sistemas de caracteres han pro-

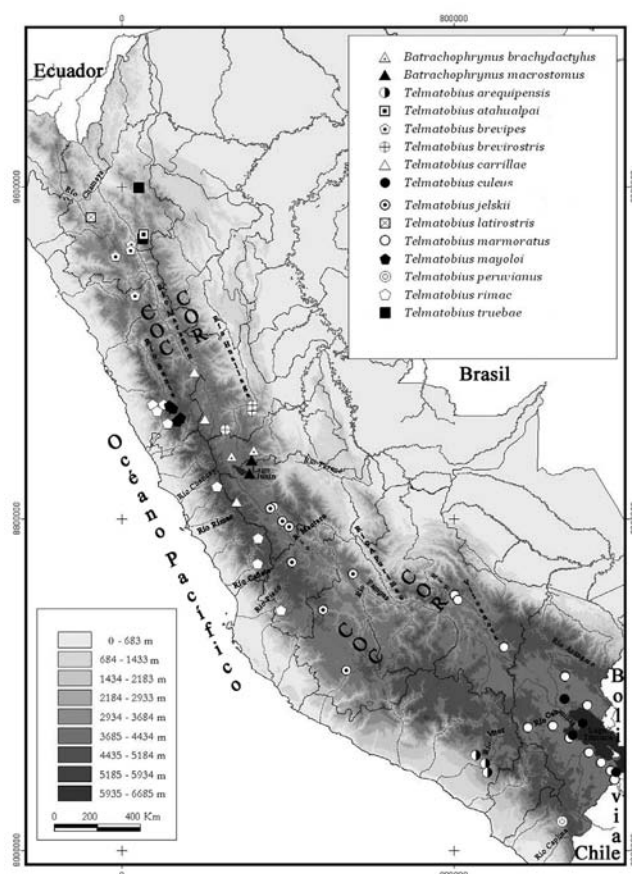


Figura 1. Mapa del Perú con las localidades de las especies de *Batrachophrynus* y *Telmatobius* utilizadas en este estudio. COC= Cordillera Occidental; COR= Cordillera Oriental.

puesto relaciones estrechas entre *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descailleux 2005, Sinsch et al. 2005). Aguilar y Pacheco (2005) como Córdova y Descailleux (2005) indican que *Batrachophrynus* está estrechamente relacionado a *Telmatobius* y ubican 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*, pero *Batrachophrynus* junto con *Telmatobius carrillae* Morales forman un clado separado de las restantes especies de *Telmatobius*. Frost et al. (2006) no apoya una relación estrecha entre *Telmatobius* y *Batrachophrynus*, y los clasifica en dos familias con relaciones muy lejanas entre sí, Ceratophryidae y Batrachophrynidae. Posteriormente Frost (2009) incorpora a *Batrachophrynus* dentro de Telmatobiinae (Ceratophryidae) junto con *Telmatobius*. Aguilar (2006) sinonimiza *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, pero no utiliza a ningún Ceratophryidae como grupos externos.

Los objetivos de este estudio son reevaluar las relaciones entre *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, sugerir posibles sinapomorfias para Telmatobiinae, y discutir las implicancias del análisis filogenético.

Material y métodos

Se utilizaron 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 condrocraneos de *B. brachydactylus* que pertenecen al Museo de Historia Natural de la Universidad Ricardo Palma (MHNURP), Lima, Perú (Apéndice 1). Los estadios larvales se determinaron siguiendo a Gosner (1960) y se muestran en la Tabla 1. 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). La terminología de los músculos de la mano sigue a Burton (1998). Todas las disecciones, observaciones y mediciones se hicieron con asistencia de un microscopio estereoscópico con cámara lúcida.

Tabla 1. Estadios de Gosner (1960) de las larvas examinadas.

Especie	Estadios de Gosner
<i>Alsodes gargola</i>	36, 38, 40
<i>Batrachophrynus brachydactylus</i>	34-37, 39, 40
<i>Batrachophrynus macrostomus</i>	32, 34-39
<i>Telmatobius arequipensis</i>	35, 36, 38-42
<i>Telmatobius atahualpai</i>	35, 36, 38
<i>Telmatobius brevipes</i>	36-41
<i>Telmatobius brevisrostris</i>	31-33, 35, 38, 40
<i>Telmatobius carrillae</i>	34-41
<i>Telmatobius culeus</i>	32-41
<i>Telmatobius jelskii</i>	30-35, 38, 40
<i>Telmatobius latirostris</i>	27, 30
<i>Telmatobius marmoratus</i>	34-38, 40, 41
<i>Telmatobius mayoloi</i>	30-32, 35, 37, 39
<i>Telmatobius peruvianus</i>	32, 36, 40
<i>Telmatobius rimac</i>	34-36, 38, 39
<i>Telmatobius truebae</i>	27, 30-34, 36, 37, 38, 39

La polaridad de los estados de carácter se determinó por el método del grupo externo. Se utilizaron para este propósito a *Gastrotheca peruana* (Boulenger, 1900), *Alsodes gargola* Gallardo, 1970, *Ateognathus patagonicus* (Gallardo 1962) y *Chacophrys pierotti* (Vellard 1948). De los grupos externos mencionados, *Gastrotheca peruana* (Hemiphractidae) es el más distante y por lo tanto fue utilizado para polarizar los caracteres y enraizar los cladogramas resultantes. El siguiente grupo externo menos distante es *Alsodes gargola* (Cicloramphidae) que forma parte de Hesticobatrachia, el grupo hermano de Ceratophryidae (Frost et al. 2006, Grant et al. 2006). Se escoge a *Ateognathus patagonicus* porque forma parte de Batrachylinae (Ceratophryidae) el grupo hermano de Ceratophryinae y Telmatobiinae (Grant et al. 2006). Se selecciona también a *Chacophrys pierotti* porque es parte de Ceratophryinae (Ceratophryidae), el grupo hermano de Telmatobiinae formado a su vez por *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (Frost et al. 2006; Grant et al. 2006).

El grupo interno lo forman 15 especies de Telmatobiinae distribuidas en los Andes centrales. Los Andes centrales, siguiendo la división de los Andes usada por Torres-Carvajal (2007), es aquella ubicada entre la depresión de Huancabamba al norte de Perú y el cinturón de Arica al norte de Chile. Se incluyen en el grupo interno las dos especies de *Batrachophrynus* (*B. brachydactylus* y *B. macrostomus*) y 13 especies de *Telmatobius* (*Telmatobius arequipensis* Vellard, *Telmatobius atahualpai* Wiens, *Telmatobius brevipes* Vellard, *Telmatobius brevisrostris* Vellard, *Telmatobius carrillae* Morales, *T. culeus*, *Telmatobius jelskii* (Peters), *Telmatobius latirostris* Vellard, *Telmatobius marmoratus* (Dumeril y Bribon), *Telmatobius mayoloi* Salas y Sinsch, *Telmatobius peruvianus* Wiegmann, *Telmatobius rimac* Schmidt, y *Telmatobius truebae* Wiens). Las localidades de las especies examinadas se muestran en la figura 1.

La descripción de los caracteres y sus estados se muestra en la Tabla 2. Los estados de carácter están no ordenados (excepto los caracteres 0 y 15) y todos los caracteres tienen el mismo peso. Los estados de carácter que no se pudieron determinar se codificaron con "?". Los caracteres polimórficos se codificaron con los estados correspondientes al taxón respectivo y encerrado entre corchetes. Los estados del carácter 22 (frontoparietales) se tomaron principalmente de la literatura (Lynch 1978, Wiens 1993, Sinsch et al. 2005). Los estados de carácter para *Ateognathus patagonicus* y *Chacophrys pierotti* se obtuvieron de la literatura (Lynch 1978, Cei 1980, Lavilla 1988, Wassersug y Heyer 1988, Faivovich y Carrizo 1992, Burton 1998, Echevarría et al. 2006, Fabrezi 2006, Quinzio et al. 2006). En la Tabla 3 se presenta la matriz de caracteres y taxones.

El análisis filogenético, optimización de los estados de carácter, cladogramas y valores de soporte de los clados se obtuvieron con el programa TNT versión 1.1 (Goloboff et al. 2003b). 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 repeticiones (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 sólo se consideraron las sinapomorfias compartidas por todos los árboles.

Tabla 2. Lista de 24 caracteres y estados de carácter usados en este estudio

Morfología del adulto	
Morfología externa	
Carácter 0.	Número de excrecencias nupciales por mm ² en el primer dedo de la mano del macho: (0) entre 460 y 542 mm ² ; (1) entre 115 y 287 por mm ² (2) entre 71 y 100 por mm ² ; (3) entre 11 y 59 por mm ² ; (4). entre 1 y 10 por mm ²
Carácter 1.	Distribución de las excrecencias nupciales en el macho: (0) sólo en el primer 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 primero y segundo dedo; (3) en el primero y segundo dedo, y dispersos ventralmente en la región de la garganta, brazo y pecho.
Carácter 2.	Distribución de las excrecencias nupciales en el primer dedo de la mano del macho: (0) las excrecencias no llegan hasta el lado ventral del primer dedo; (1) las excrecencias llegan hasta el lado ventral del primer dedo.
Carácter 3.	Proyecciones laterales en los dedos de la mano: (0) desarrollados en todos los dedos; (1) en el segundo y tercer dedo más desarrollados, (2) poco desarrollados en todos los dedos.
Carácter 4.	Altura de la membrana interdigital en el cuarto dedo del pie: (0) por debajo o a la altura del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo; (1) por encima del segundo tubérculo subarticular del cuarto dedo.
Carácter 5.	Muesca media en el labio superior: (0) ausente; (1) presente.
Carácter 6.	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.
Cráneo y músculos de los dedos	
Carácter 7.	Dientes premaxilares y maxilares: (0) presentes; (1) ausentes.
Carácter 8.	Dientes del vómer: (0) presentes; (1) ausentes.
Carácter 9.	Frontoparietales: (0) unidos en toda su longitud; (1) fusionados posteriormente; (2) no fusionados.
Carácter 10.	Músculo lumbricalis longi en el segundo dedo: (0) ausente; (1) presente.
Morfología Larval	
Disco oral	
Carácter 11.	Márgenes laterales del disco oral: (0) emarginado; (1) no emarginado.
Carácter 12.	Distribución de las papilas marginales del disco oral: (0) ausentes anteriormente y presentes posteriormente; (1) presentes en todo el borde del disco oral
Carácter 13.	Distribución de las papilas submarginales laterales del disco oral: (0) papilas presentes en el labio posterior; (1) papilas presentes en el límite de los labios anterior y posterior; (2) papilas presentes en ambos labios pero no forman una hilera continua; (3) papilas forman una hilera continua en ambos labios
Carácter 14.	Papilas submarginales posteriores: (0) ausente; (1) presente.
Carácter 15.	Número de filas de dentículos labiales: (0) dos anteriores y tres posteriores; (1) dos anteriores y cuatro posteriores; (2) tres anteriores y seis posteriores
Cavidad bucofaríngea	
Carácter 16.	Papilas infralabiales laterales del piso de la cavidad bucal: (0) bifurcados desde su base y cada bifurcación en forma de cono simple; (1) en forma de cono simple; (2) en forma de palpo aplanado con proyecciones en su borde libre.
Carácter 17.	Número de papilas linguales: (0) Cuatro o más papilas; (1) una a tres papilas.
Carácter 18.	Proyecciones en la arena prenarial: (0) En forma de una cresta y con proyecciones que salen de la cresta; (1) en forma de una papila; (2) ausentes; (3) en forma de pústulas pequeñas y no fusionadas.
Carácter 19.	Proyecciones del velum dorsal: (0) Ausentes; (1) proyecciones poco desarrolladas; (2) proyecciones desarrolladas.
Condrocráneo	
Carácter 20.	Plano formado por el extremo anterior de los cuernos trabeculares: (0) no es perpendicular al eje axial; (1) Perpendicular al eje axial.
Carácter 21.	Cuerpos del suprarrostral: (0) fusionado; (1) no fusionado.
Carácter 22.	Comisura cuadrado-orbital: (0) Presente; (1) ausente.
Carácter 23.	Relación entre el margen anterior de la cápsula ótica y el proceso ascendente del palatocadrado: (0) cercana; (1) separada.
Carácter 24.	Dirección del proceso ascendente del palatocadrado al eje axial del condrocráneo: (0) no perpendicular; (1) perpendicular.

Para hallar los valores de soporte de los clados resultantes, la matriz fue analizada con el método de Bootstrap (Felsenstein, 1985), pero tomando en cuenta la influencia de los caracteres irrelevantes y haciendo independiente la probabilidad del peso de cada carácter (Harshman, 1994; Goloboff et al., 2003a). 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) (Goloboff et al. 2003a). Los valores GC varían entre -1 y 1 indicando, respectivamente, máxima contradicción y máximo soporte. Los valores GC del Bootstrap se muestran en porcentajes. Debido a que resultó más de un árbol en el análisis, se construyó un árbol de consenso estricto.

Resultados

Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional usando 25 caracteres de la morfología de la larva y adulto resultaron en 20 árboles igualmente parsimoniosos de 56 pasos. El consenso estricto de estos árboles con los valores de soporte GC de Bootstrap se muestra en la figura 2.

Las dos especies de *Batrachophrynus* están estrechamente relacionadas, pero forman parte de un clado constituido también por *T. carrillae* y *T. mayoloi*. Las sinapomorfías que apoyan la unión de *Batrachophrynus*, *T. carrillae* y *T. mayoloi* son la presencia de entre 115 y 287 espículas nupciales por milímetro cuadrado en el primer dedo de la mano, excrecencias nupciales llegan hasta el lado ventral del primer dedo, lengua completamente adherida a la cavidad bucal, y frontoparietales no fusionados. Este grupo monofilético tiene un valor de Bootstrap de 48.

Tabla 3. Matriz de caracteres y taxones para *Gastrotheca peruana*, *Alsodes gargola*, *Atelognathus patagonicus*, *Chacophrys pierotti*, 2 especies de *Batrachophrynus* y 13 especies de *Telmatobius*.

Carácter	Taxon																		
	<i>G. peruana</i>	<i>A. gargola</i>	<i>A. patagonicus</i>	<i>C. pierotti</i>	<i>B. brachydactylus</i>	<i>B. macrostomus</i>	<i>T. arequipensis</i>	<i>T. atahualpai</i>	<i>T. brevipes</i>	<i>T. brevirostris</i>	<i>T. carrillae</i>	<i>T. culeus</i>	<i>T. jelkii</i>	<i>T. latirostris</i>	<i>T. marmoratus</i>	<i>T. mayoloi</i>	<i>T. peruvianus</i>	<i>T. rimac</i>	<i>T. truebae</i>
0	0	4	?	?	1	1	4	4	2	4	1	3	3	4	3	1	3	[12]	4
1	0	1	2	?	0	0	3	0	0	[03]	0	0	3	0	[03]	0	[03]	0	0
2	0	0	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0
3	0	0	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1	[12]	2	1	2	1	2	2
4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	[01]	0
5	0	0	0	0	0	0	[01]	0	0	0	0	1	[01]	0	1	0	[01]	0	0
6	0	0	1	0	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1	[12]	2	1	1	1
7	0	0	[01]	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	[01]	0	1	1	[01]	0	0	0	1	[01]	[01]	0	[01]	0	[01]	0	0
9	0	2	2	0	2	2	1	1	1	?	[12]	1	1	1	1	2	1	1	[12]
10	0	0	0	0	1	1	[01]	0	0	[01]	[01]	0	0	0	[01]	0	0	[01]	[01]
11	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	0	0	0	1	0	0	0	1	0	[01]	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	2	2	1	3	3	3	0	3	[03]	3	3	3	3	3	3	3	3	3
14	0	1	0	0	0	0	0	1	0	[01]	0	0	0	0	0	0	0	[01]	0
15	0	0	0	0	0	0	0	2	0	[01]	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	1	1	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
17	0	0	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	0	1	2	?	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
19	0	1	1	?	1	1	[12]	1	[12]	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1
20	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	1	?	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
22	0	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
23	0	0	?	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	?	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0

El grupo formado por *Batrachophrynus* y *T. carrillae* está sustentado por dos sinapomorfías, la ausencia de dientes premaxilares y maxilares, y ausencia de dientes vomerianos. Este clado tiene un valor de Bootstrap de 64.

La monofilia de *Batrachophrynus* está apoyada por una sinapomorfía, la dirección del proceso ascendente del palatocadrado al eje axial del condrocáneo es perpendicular. Este clado tiene un valor de Bootstrap de 43.

Otro grupo monofilético dentro del clado de *Telmatobius* y con relaciones no resueltas es el formado por *T. arequipensis*, *T. culeus*, *T. jelkii*, *T. marmoratus* y *T. peruvianus*. La sinapomorfía que los apoya es la presencia de excrescencias nupciales que llegan hasta el lado ventral del primer dedo, proyecciones laterales en el segundo y tercer dedo más desarrollados, muesca media en el labio superior, y dirección perpendicular del proceso ascendente del palatocadrado al eje axial del condrocáneo. Este clado tiene un valor de Bootstrap de 21.

En el consenso estricto, las restantes especies de *Telmatobius* (*T. atahualpai*, *T. brevipes*, *T. brevirostris*, *T. latirostris*, *T. rimac* y *T. truebae*) tienen relaciones no resueltas.

El clado formado por todas las especies de *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophrynus*) está sustentado por presentar una lengua parcialmente adherida a la cavidad bucal dejando libre al menos el extremo posterior, frontoparietales fusionados posteriormente, márgenes laterales del disco oral no emarginados,

papilas submarginales laterales forman una hilera continua en los dos labios, papilas infralabiales laterales en forma de palpos aplanados con proyecciones en su borde libre, una a tres papilas linguales, y comisura cuadrado-orbital ausente. Este clado tiene un valor de Bootstrap de 36.

Las relaciones entre los grupos externos (*Alsodes gargola*, *Atelognathus patagonicus* y *Chacophrys pierotti*) no están resueltas.

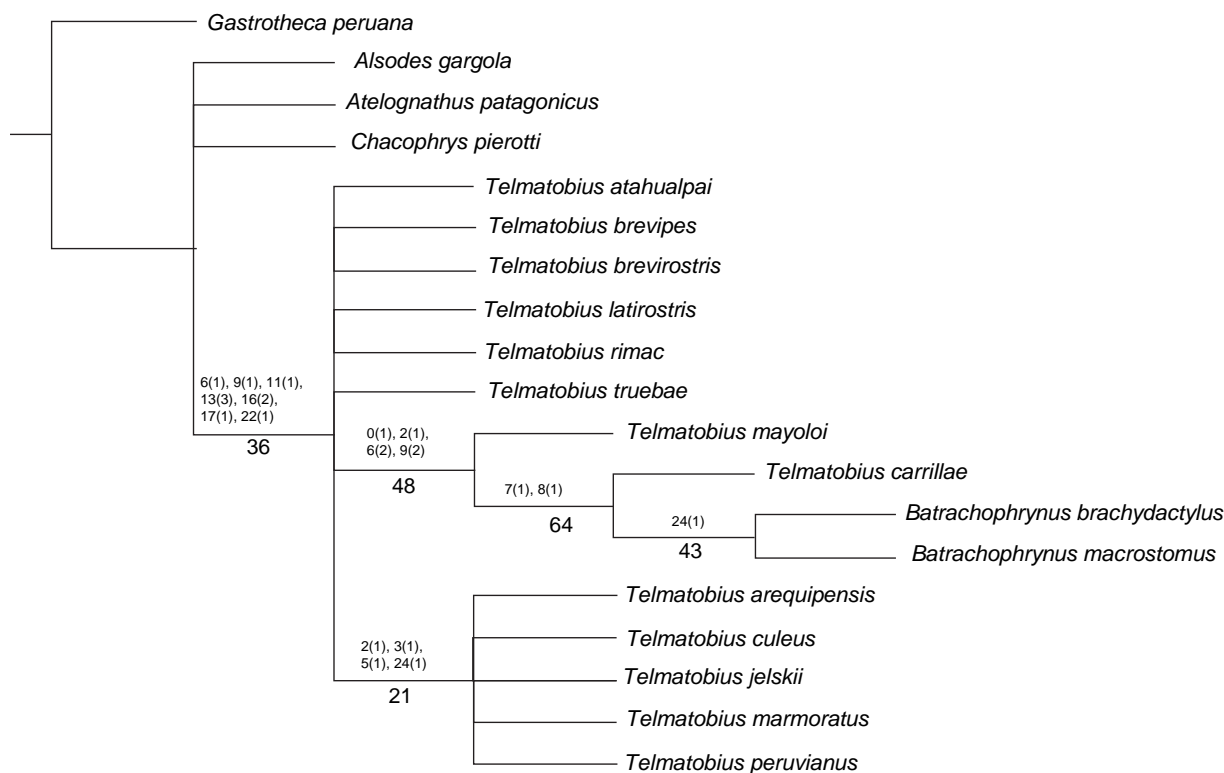
Discusión

Este análisis filogenético confirma la hipótesis de que *Telmatobius* es parafilético en relación con *Batrachophrynus*, y que las especies de *Batrachophrynus* están más cercanamente relacionadas una con otra dentro de un clado formado por *T. carrillae* y *T. mayoloi* (Aguilar, 2006). Por lo tanto, se sinonimiza *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. Resultados similares han sido obtenidos por un análisis filogenético de 30 especies de *Telmatobius* incluyendo a *Batrachophrynus* (Barrionuevo, en preparación). En este estudio, *Batrachophrynus* también se encuentra formando relaciones estrechas con *T. carrillae* y *T. mayoloi*, y este grupo monofilético formado por los 4 taxones es uno de los más derivados dentro de *Telmatobius*. La diferencia estriba en que *B. macrostomus* está más relacionado con *T. carrillae* que con *B. brachydactylus* (Barrionuevo, en preparación).

Los resultados de nuestro estudio y el de Barrionuevo sugieren que los caracteres que habían sido usados para distinguir a *Batrachophrynus* de *Telmatobius* (la ausencia de dientes premaxi-

http://sisbib.unmsm.edu.pe/BVRevistas/biologia/biologiaNEW.htm

Figura 2. Consenso estricto de 2 árboles de 52 pasos. Los números arriba de las ramas son los caracteres y entre paréntesis los estados respectivos que apoyan los clados. Los números debajo de las ramas son los valores de Bootstrap.



lares, maxilares y vomerianos, lengua completamente adherida y excrecencias nupciales diminutas) se puede interpretar más bien como reducciones que han ocurrido dentro de la historia evolutiva de *Telmatobius* (Sinsch et al. 2005).

Nuestro estudio también sugiere algunas sinapomorfías para Telmatobiinae. Por ejemplo, el disco oral no emarginado está presentes en todas las larvas conocidas de *Telmatobius* incluyendo aquellas que son reofilas como *T. atahualpai*, *T. espadai* y en algunos individuos de *T. brevirostris* (Díaz 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, De la Riva 2005, Formas et al. 2005, Lavilla y Barrionuevo 2005, Aguilar 2006, Aguilar et al. 2007a, 2007b, Vera Candioti 2008, Aguilar y Lehr 2009). Del mismo modo, las papilas infralabiales laterales en forma de palpos aplanados con proyecciones en su borde libre, una a tres papilas linguales, y comisura cuadrado-orbital ausente son estados de carácter presentes no sólo en las especies de los Andes centrales, sino también en algunos *Telmatobius* de los Andes del sur (Fabrezi y Lavilla 1993, Lavilla y De la Riva 1993, Aguilar y Pacheco 2005, Aguilar 2006, Aguilar et al. 2007b, Vera Candioti 2008).

Agradecimientos

El primer autor agradece de manera especial a Alejandro Aguilar. Jesús Córdova brindó espacio y acceso a los especímenes. A Mercedes Gonzales y Víctor Morales del MHNURP por el préstamo de especímenes. A Víctor Morales y Edgar Lehr por la revisión de una primera versión del manuscrito y por sus importantes contribuciones al mismo. A Karen Siu Ting por su colaboración en la elaboración del mapa. Paúl Velazco proporcionó valiosa literatura. Boris Blotto, Mikael Lundberg, Elías Ponce, Juana Suárez y Pablo Venegas apoyaron en la obtención de especímenes.

Literatura Citada

- Aguilar C. & V. Pacheco. 2005. Contribución de la morfología bucofaringea larval a la filogenia de *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. In: Lavilla, E. O., I. De la Riva, E. Font y J. Lluç (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.
- Aguilar C. 2006. Relaciones filogenéticas entre algunos Telmatobiinidos (Anura, Leptodactylidae, Telmatobiinae) de Perú basado en la morfología de los estados larval y adulto. Tesis, Magister en Zoología, mención Sistemática y Evolución. Facultad de Ciencias Biológicas Universidad Nacional Mayor de San Marcos. http://www.cybertesis.edu.pe/sisbib/2006/aguilar_pc/html/index-frames.html. Acceso 19/02/2009
- Aguilar C., K. Siu Ting & P. Venegas. 2007a. The rheophilous tadpole of *Telmatobius atahualpai* (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology*. 2(3): 165-174.
- Aguilar C., M. Lundberg, K. Siu Ting & M. Jiménez. 2007b. Nuevos registros para la herpetofauna del departamento de Lima, descripción del renacuajo de *Telmatobius rimac* Schmidt, 1954 (Anura: Ceratophryidae) y una clave para los anfibios. *Revista Peruana de Biología* 14(2): 209-216.
- Aguilar C. & E. Lehr. 2009. The tadpole of *Telmatobius mayoloi*. *Journal of Herpetology* 43: 160-165.
- Barrionuevo J. S. & D. Baldo. 2009. A new species of *Telmatobius* (Anura, Ceratophryidae) from Northern Jujuy Province, Argentina. *Zootaxa* 2030: 1-20.
- Barrionuevo J. S. En Preparación. Análisis filogenético de las especies del grupo meridional del género *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Burton T. C. 1998. Pointing the way: The distribution and evolution of some characters of the finger muscles of frogs. *American Museum Novitates* 3229: 1-13.

- Cei J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico. Nouva Serie. Monographia*, 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 biogeography*, New York, Oxford Univ. Press. p. 374-386.
- Córdova J. H. & J. Descailleaux. 2005. El análisis cladístico preliminar de los cariotipos de cinco especies de Telmatobius y dos de Batrachophrynus no apoya su separación genérica. In: 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.
- Czopeck J. 1983. Distribution of capillaries in the respiratory surfaces in two species of Batrachophrynus (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Zoologica Poloniae* 30:211-224.
- De la Riva I. & 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 la Riva I. 2005. Sinopsis of Bolivian Telmatobius. In: 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. 65-101.
- De Macedo H. 1950. Anotaciones para el conocimiento zoológico del género Batrachophrynus (Amphibia: Salientia). Tesis para optar el grado 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 para optar el grado de Doctor en Ciencias. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. 51 p.
- Díaz N. F. & J. Valencia. 1985. Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean Alsodes, Telmatobius, Caudiverbera and Insuetophrynus (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1: 175-181.
- Dingerkus G. & D. Uhler. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52: 229-232.
- Echevarría D., C. A. Ubeda & N. G. Basso. 2006. Scanning electron microscopy of the oral apparatus and buccopharyngeal cavity of *Atelognathus salai* larvae (Anura, Neobatrachia). *Phyllomedusa* 5: 77-81.
- Fabrezi M. & E. Lavilla. 1993. Anatomía del condrocáneo en larvas de tres especies de Telmatobius del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). *Physis* 48: 39-46.
- Fabrezi M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of zoology* 44: 153-166.
- Faivovich J. & G. R. Carrizo. 1992. Descripción de la larva de *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, 10:81-89
- Felseinstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap 39: 783-791.
- Formas 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 R., E. Benavides & C. Cuevas. 2003. A new species of Telmatobius (Anura: Leptodactylidae) from rio Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. *Herpetologica* 59: 253-270.
- Formas R., A. Veloso & J. C. Ortiz. 2005. Sinopsis de los Telmatobius de Chile. In: 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. 103-114.
- Frost D.R., T. Grant, J. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas, et al. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin American Museum of Natural History* N° 297. p. 1-370.
- Frost D.R. 2009. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.3 (12 February, 2009). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History, New York, USA>. Acceso 11/08/2009.
- Goloboff P., J. S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. Ramirez y C. A. Szumick. 2003a. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332.
- Goloboff P., J. S. Farris & K. Nixon. 2003b. 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.
- Grant T. D. Frost, J. P. Caldwell, R. Gagliardo, C. F. B. Haddad, et al. 2006. Phylogenetics systematics of Dart-Poison Frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 262 pp.
- Harshman J. 1994. The effect of irrelevant characters on bootstrap values. *Systematic Biology* 43: 419-424.
- Hutchison V. H., H. B. Haines & G. Engbretson. 1976. Aquatic life at high altitude. Respiratory adaptations in the lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*.
- 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. & I. De la Riva. 1993. La larva de *Telmatobius bolivi-anus* (Anura. Leptodactylidae). *Alytes* 11: 37-46.
- Lavilla E. O. & J. S. Barrionuevo. 2005. El género *Telmatobius* en la República Argentina: una síntesis. 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. 115-165.
- Lynch J. D. 1978. A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas* 72:1-57.
- Quinzio S. I., M. Fabrezi, & J. Faivovich. 2006. Redescription of the tadpole of *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 1:202-209.
- Seimon T., A. Seimon, P. Daszak, S. Halloy, L. Schloegelz, et al. 2007. Upward Range Extension of Andean Anurans and Chytridiomycosis to Extreme Elevations in Response to Tropical Deglaciation. *Global Change Biology* 13: 288-299.
- Sinsch U, Hein, K., & B. Glump. 2005. Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*): osteology, palmar morphology and skin histology. In: 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.
- Torres-Carvajal O. 2007. Phylogeny and biogeography of a large radiation of Andean lizards (*Iguania*, *Stenocercus*). *Zoologica Scripta* 36: 311-326
- 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.
- Vera Candiotti M. F. 2008. Larval Anatomy of Andean tadpoles of Telmatobius (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. Zootaxa 1938: 40-60.
- 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. & W. R. Heyer. 1988. A survey of internal oral features of leptodactylid larvae (Amphibia: Anura). Smithsonian Contribution to Zoology 457:1-99.
- Wiens J. J. 1993. Systematics of the leptodactylid frog genus Telmatobius in the Andes of northern Peru. Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas 162:1-76.

Apéndice 1. Especímenes examinados.

Especie	Número MUSM	Localidad
<i>Alsodes gargola</i>	19517	Pampa de Lonco Luan, Dto. Aluminé, Neuquén, Argentina
	19518	Próx. Copahue, Dto. Ñorquín, Neuquén, Argentina
	19519 (larvas), 19520 (larvas)	Cerro Perito Moreno, Dto. Bariloche, Río Negro, Argentina
<i>Batrachophrynus brachydactylus</i>	0088, 0098, 0104, 0112, 0449, 0452, 0470, 0489, 0492, 0493, 0494, 0497, 0498, 0488, 0491, 0490, 0495, 1334, 7115, 11060, 11032, 11039	Lago Junín, Dpto. de Junín, Perú
	10092 (larvas)	Capillacocha, Dpto. de Pasco, Perú
	11068 (larvas), 11075 (larvas), 10092 (larvas)	Ondores, Dpto. de Pasco, Perú
	10087 (larvas)	Riachuelo Añascancha, Dpto. de Pasco, Perú
	MHNURP 023-A (larvas)	Río Huaylamayo, Dpto. de Pasco, Perú
<i>Batrachophrynus macrostomus</i>	0001, 0009, 0016, 0039, 0044, 0049, 0061, 0118, 0250, 0253, 0266, 0292, 0293, 0294, 0295, 0296, 0342 (larvas), 0374, 0375, 0376, 0474, 0477, 16535 (larvas), 18535 (larvas), 18536	Lago Junín, Dpto. de Junín, Perú
	1103 (larvas)	Laguna Capillacocha, Dpto. de Pasco, Perú
<i>Telmatobius arequipensis</i>	3903, 3904, 3906, 3907, 3910, 3911, 3913, 3914	Riachuelo Characato, Dpto. de Arequipa, Perú
	19228 (larvas)	Polobaya, Dpto. de Arequipa, Perú.
	3915, 3916, 3917, 3918	Arequipa, Dpto. de Arequipa, Perú
	6774, 6775, 6776	Yura, Dpto. de Arequipa, Perú
	12577, 12578, 12579	Dpto. de Arequipa, Perú
<i>Telmatobius atahualpai</i>	15976, 15978, 15979, 15980, 15984	Río Abiseo, Dpto. de San Martín, Perú
	19470, 19478, 19479, 19499, 22776 (larvas)	Leimebamba, Dpto. de Amazonas, Perú
	19602	Laguna Quintecocha, Dpto. de San Martín, Perú
<i>Telmatobius brevipes</i>	3740, 3742, 3743, 3744, 3749, 6186	Huamachuco, Dpto. de La Libertad, Perú
	6301 (larvas)	Cajabamba, Dpto. de La Libertad, Perú.
	6280 (larvas)	Cajamarca, Dpto. de Cajamarca, Perú
	19315 (larvas)	Sanagoran, Dpto. de La Libertad, Perú
	19314 (larvas)	Río Negro, Dpto. de La Libertad, Perú
<i>Telmatobius brevirostris</i>	7666, 7667, 7669	Caina, Ambo, Dpto. de Huánuco, Perú
	7676, 7677	Chasqui, Ambo, Dpto. de Huánuco, Perú
	20468, 20469	Tomayrica, Dpto. de Huánuco, Perú
	20464, 20466, 20547 (larvas)	Chaglla, Dpto. de Huánuco, Perú
	1528, 1544, 1545, 3932, 3933, 3934	Yuraccyacu, Dpto. de Ancash, Perú
<i>Telmatobius carrillae</i>	5622 (larvas), 5639 (larvas)	Chopitec, Dpto. de Ancash, Perú
	5662 (larvas)	Rumi Rajra, Dpto. de Ancash, Perú
	6661, 6664, 6667, 6672, 6680, 6681, 6682, 6683, 6684	Huikia, Dpto. de Ancash, Perú

Continúa...

Apéndice 1...

<i>Telmatobius culeus</i>	7767, 7789, 7816, 7817, 7820, 7821, 7822	Río Juliaca, Dpto. de Puno, Perú
	7818 (larvas), 7819 (larvas)	Lago Titicaca, Dpto. de Puno, Perú
	7769, 7770	Isla del Sol, Bolivia
	7786, 7792, 7806, 7823, 7824	Lagunillas, Dpto. de Puno, Perú
	7771, 7772	Río Coata, Juliaca, Dpto. de Puno, Perú
	7755	Río Ilave, Chicuito, Dpto. de Puno, Perú
	12296, 12297, 12298, 12299	Desaguadero, Dpto. de Puno, Perú
	12565, 12566, 12567	Saracocha, Dpto. de Arequipa, Perú
<i>Telmatobius jelskii</i>	7639, 7640, 7641	Huancavelica, Dpto. de Huancavelica, Perú
	7112 (larvas)	Chancas, Dpto. de Junín, Perú
	18499 (larvas)	Cangallo, Dpto. de Ayacucho, Perú
	18497 (larvas)	Quebrada Cachi, Dpto. de Ayacucho, Perú
	18496 (larvas)	Río Yucay, Dpto. de Ayacucho, Perú
	7646, 7647, 7648, 7649, 7650, 7651	Tambo, La Mar, Dpto. de Ayacucho, Perú
	16862, 16883, 16865	Huancayo, Dpto. de Junín, Perú
	16851, 16769, 16773, 16786	Jauja, Dpto. de Junín, Perú
<i>Telmatobius latirostris</i>	12907, 12909	Parinacochas, Dpto. de Ayacucho, Perú
	3730, 3731, 3733, 3734, 3735, 3736, 3738, 7866	Cutervo, Dpto. de Cajamarca, Perú
	17125 (larvas)	San Andrés de Cutervo, Dpto. de Cajamarca, Perú
<i>Telmatobius marmoratus</i>	0960	Chorro Blanco, Dpto. de Cajamarca, Perú
	7689, 7690, 7691, 7692, 7693	Laguna Chincheros, Urubamba, Dpto. de Cuzco, Perú
	17026 (larvas)	Puno, Dpto. de Puno, Perú
	19603 (larvas)	Platería, Dpto. de Puno, Perú
	19480 (larvas)	Pumachanca, Dpto. de Cuzco, Perú
	7758, 7764, 7765, 12373	Bahía de Juli, Pomata, Dpto. de Puno, Perú
	12896	Tinta, Dpto. de Cuzco, Perú
	12014, 12015, 12024, 12267, 12302	Huancurcuchu, Dpto. de Puno, Perú
	7687, 7688, 12323	Urubamba, Cuzco
	3920, 3925, 3927	Calacoto, la Paz, Bolivia
	12342, 17005 (larvas)	Desaguadero, Dpto. de Puno, Perú
<i>Telmatobius mayoloi</i>	10937	Hacienda Checayani, Dpto. de Puno, Perú
	12017	Sin procedencia
	20470, 20471, 20472, 20473, 20474, 20550 (larvas)	Conococho, Dpto. de Ancash, Perú
	7417 (larvas), 7422 (larvas)	Río Santa, Dpto. de Ancash, Perú
	20489 (larvas)	Pachacoto, Dpto. de Ancash, Perú
<i>Telmatobius peruvianus</i>	20479, 20480	Aguascocha, Ancash
	20478, 20486, 20488	Catac-Ancash
	19604, 19605, 19606, 19607, 19608, 19609	Caplina, Dpto. de Tacna, Perú
<i>Telmatobius rimac</i>	21343 (larvas)	Palca, Dpto. de Tacna, Perú
	12418	Torata, Dpto. de Tacna, Perú
	12817	Marcahuasi, Dpto. de Lima, Perú
	19229 (larvas), 12458, 12459, 12460, 12629	Canta, Dpto. de Lima, Perú
<i>Telmatobius truebae</i>	20552	Coris, Dpto. de Ancash, Perú
	12489, 12495, 12509, 12552	Ocros, Dpto. de Ancash, Perú
	10330, 10334, 10337, 12712, 12713.	Sin procedencia
	6183, 6184, 6185, 12364, 12365, 12366, 12367, 12368, 12369, 12370	Bongara, Dpto. de Amazonas, Perú
19552 (larvas), 22678 (larvas)	Leimebamba, Dpto. de Amazonas, Perú	