



Biota colombiana
ISSN: 0124-5376
Instituto Alexander von Humboldt

Acosta-Galvis, Andrés R.; Pinzón, Adrián
Una nueva rana nodriza (Anura: Dendrobatidae) de los bosques
de niebla asociados a la cuenca del Orinoco de Colombia
Biota colombiana, vol. 19, núm. 1, Suppl., 2018, pp. 160-190
Instituto Alexander von Humboldt

DOI: <https://doi.org/10.21068/c2018.v19s1a12>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49159551012>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org



Sistema de Información Científica Redalyc
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Una nueva rana nodriza (Anura: Dendrobatidae) de los bosques de niebla asociados a la cuenca del Orinoco de Colombia

A new nurse frog (Anura: Dendrobatidae) from the cloud forests of the Orinoco basin of Colombia

Andrés R. Acosta-Galvis y Adrián Pinzón

Resumen

Se describe una nueva especie de rana nodriza proveniente de las estribaciones andinas en el departamento de Boyacá y asociada a la cuenca del río Orinoco en Colombia. Esta especie posee una similitud morfológica con *Hyloxalus picachos* que habita en las estribaciones andinas en el departamento de Caquetá, pero difiere de esta porque la banda lateral oblicua se extiende hasta el rostro y por su patrón cromático del iris en vida. Se describe el cambio ontogénico de sus estados larvales junto con sus vocalizaciones que están compuestas por notas simples, con una tasa de vocalización de 124 notas por minuto y con estructura espectral que consiste en 5 armónicos con una frecuencia dominante entre 4213,3--5828,2 Hz. Con la descripción de esta nueva especie se reconocen 23 especies para este género en Colombia.

Palabras clave. Bioacústica. *Hyloxalus*. Piedemonte. Renacuajos. Taxonomía.

Abstract

A new species of nurse frog is described from the Andean foothills in the department of Boyacá and associated Orinoco River basin in Colombia. This species has a morphological similarity to *Hyloxalus picachos*, which inhabits the Andean foothills in the department of Caquetá but differs due to the presence of an oblique lateral band that extends to the snout, in addition to its chromatic pattern of the iris in life. We describe the ontogenetic change of its larval stages along with its vocalizations, which are composed of simple notes, with a vocalization rate of 124 notes per minute and spectral structure consisting of 5 harmonics with a dominant frequency between 4213.3 and 5828.2 Hz. With the description of this new species, 23 species are recognized for this genus in Colombia.

Keywords. Bioacoustics. Foothills. *Hyloxalus*. Tadpoles. Taxonomy.

Introducción

Durante los últimos 20 años, significativos avances en el desarrollo de hipótesis filogenéticas alrededor de las ranas dendrobátidas han permitido en parte evaluar, delimitar, direccionar y entender las relaciones evolutivas de este complejo grupo biológico

(Coloma, 1995; Vences *et al.*, 2000; Grant y Rodríguez, 2001; Vences *et al.*, 2003; Santos *et al.*, 2003; Grant *et al.*, 2006; Páez-Vacas *et al.*, 2010; Pyron y Wiens, 2011; Santos *et al.*, 2014; Grant *et al.*, 2017).

Sin embargo, aún hoy en día existe una gran dificultad para cualquier taxónomo de establecer un diagnóstico contundente en base a rasgos morfológicos del grupo para diferenciar los géneros *Hyloxalus* y *Allobates*, así se empleen combinaciones de estado de caracteres (Anganoy, 2013). Tal dificultad se debe a la ambigüedad existente en aquellos rasgos que han sido propuestos como una novedad evolutiva que permite diferenciar a un taxón de otro, lo que resulta en que pocos caracteres (sinapomorfías únicas) sirven de diagnóstico (Tabla 1). Así es como se evidencia que parte de las propuestas vigentes en la asignación genérica con base en rasgos morfológicos son imprecisas y están soportadas únicamente desde una perspectiva molecular donde a medida que se agregan más taxones terminales a la matriz o más genes secuenciados e incluidos, la clasificación resultante puede cambiar (Zardoya y Meyer, 1996; San Mauro *et al.*, 2004; Grant *et al.*, 2017).

Durante trabajos de campo en los bosques subandinos de las montañas del municipio de Santa María en el departamento de Boyacá desarrollados en abril de 2017, se obtuvo una serie de ejemplares en diferentes estados de desarrollo biológico (larvas libres, ejemplares nodriza y formas maduras de ambos sexos), pertenecientes a una forma indescrita que según evidencia morfológica (*sensu* Grant *et al.*, 2006) pertenece al género *Allobates* (carácter 8 en Tabla 1), siendo similar en su morfología con *Allobates picachos*.

Recientes análisis filogenéticos (Grant *et al.*, 2017) transfieren a *A. picachos*, junto con *A. cepedai*, al género *Hyloxalus*. Esto evidencia la problemática de la ambigüedad frente a los caracteres morfológicos, debido a que estas dos especies presentan el tercer dedo manual ensanchado (condición considerada ausente en la diagnosis para *Hyloxalus*, *sensu* Grant *et al.*, 2006 [= cuarto dedo manual *sensu* Grant *et al.*, 2017]), y en el caso de *Hyloxalus cepedai* presenta una banda pálida ventrolateral (considerada una sinapomorfia sin ambigüedades optimizadas para el género *Allobates* Grant *et al.*, 2017).

El género *Hyloxalus* en Colombia está representado por 22 especies nominales (Acosta-Galvis, 2017, <http://www.batrachia.com>) con mayor riqueza en los Andes. Se distribuyen desde las tierras bajas hasta los páramos, concentrando el mayor número de especies en los bosques de niebla (Boulenger, 1912; Cochran y Goin, 1970; Silverstone, 1971; Edwards, 1974; Silverstone, 1975; Lynch, 1982; Rivero y Serna, 1986; Rivero y Granados, 1990 “1989”; Myers, 1991; Rivero y Serna, 1991; Rivero, 1991; Rivero y Serna, 1995; Grant y Castro, 1998; Ardila-Robayo *et al.*, 1999; Ardila-Robayo y Acosta-Galvis, 2000; Grant y Ardila-Robayo, 2002; Morales, 2002, “2000”; Grant *et al.*, 2006; Bernal y Lynch, 2008; Sánchez, 2013; Anganoy, 2013).

De las especies reportadas para el país, ocho se distribuyen en la cordillera Oriental (Figura 1), de las cuales tres habitan en las estribaciones cisandinas. Una de ellas es endémica de las estribaciones orinoscences (*Hyloxalus cepedai* Morales, 2002, “2000”) con reportes en los departamentos de Boyacá, Casanare, Cundinamarca y Meta entre los 500 -1123 m s.n.m.) (Morales, 2002, “2000”; Lynch, 2006; Angarita-Sierra *et al.*, 2013; Pedroza-Banda *et al.*, 2014; Acosta-Galvis, 2017) y dos especies de las estribaciones amazónicas al suroriente de la cordillera Oriental (*Hyloxalus saltuarius* (Grant y Ardila-Robayo, 2002) e *Hyloxalus picachos* (Ardila-Robayo *et al.*, 1999), de los bosques subandinos (1200-1600 m s.n.m.) en el departamento de Caquetá, endémicas del Parque Nacional Natural Los Picachos) (Ardila-Robayo *et al.*, 1999; Grant y Ardila-Robayo, 2002; Bernal y Lynch, 2008).

En concordancia con las hipótesis filogenéticas propuestas por Grant *et al.* (2017), sumado a la similitud morfológica identificada con *Hyloxalus picachos* (y en ausencia de análisis de este taxón terminal en un contexto filogenético), describimos y asignamos esta nueva especie tentativamente al género *Hyloxalus* (Anexo 1).

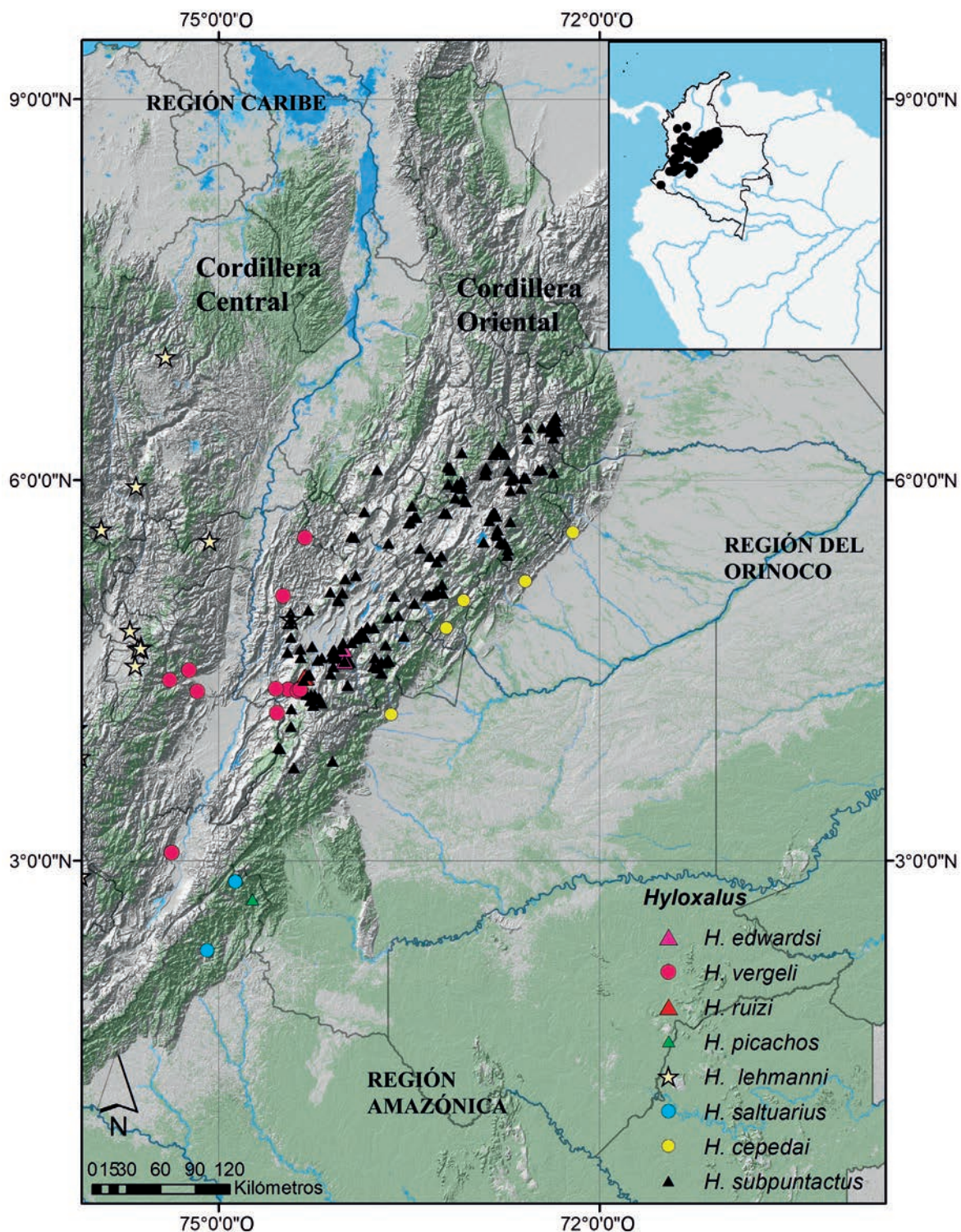


Figura 1. Mapa de distribución de las especies del género *Hyloxalus* en la cordillera Oriental de Colombia basados en literatura científica (Silverstone, 1971; Lynch, 1982; Ardila-Robayo *et al.*, 1999; Ardila-Robayo y Acosta-Galvis, 2000; Grant y Ardila-Robayo, 2002; Morales 2002, "2000"; Bernal y Lynch, 2008; Sánchez, 2013; Anganoy, 2013).

Tabla 1. Resumen de los rasgos morfológicos empleados en las diagnósticos vigentes de los géneros *Allobates* e *Hyloxalus* (Grant *et al.*, 2006, 2017). Acorde con Grant *et al.* (2017) el género *Hyloxalus* carece de sinapomorfias fenómicas optimizadas.

Caracter	<i>Hyloxalus</i> (sensu Grant <i>et al.</i> 2006)	<i>Allobates</i> (sensu Grant <i>et al.</i> 2006)	<i>Allobates</i> (sensu Grant <i>et al.</i> 2017)
1) Coloración dorsal	Usualmente críptica (gris, café a negro)	Críptica en muchas especies	-
2) Banda lateral oblicua	Presente	Presente/ausente	Presente difusa
3) Banda dorsolateral pálida	Ausente (mayoría)/ presente	Ausente/presente	-
4) Banda ventrolateral pálida	Ausente usualmente	Ausente/presente	Presente
5) Textura dorsal de la piel	Posteriormente granular	Posteriormente granular/ muy granular en el grupo <i>femorialis</i>	-
6) Membrana interdigital pedial	Ausente (mayoría), basal o extensiva	Ausente, basal (mayoría)	-
7) Tercer dedo manual en los machos (*= cuarto dedo sensu Grant <i>et al.</i> 2017)	No expandido	Expandido/No expandido	Expandido
8) Relación entre los dedos I-II manual (II-III manual sensu Grant <i>et al.</i> 2017)	I más corto que el dedo II	I más largo que el dedo II en la mayoría de las especies (igual o más corto en algunas).	-
9) Discos de los dedos manuales	Estrechos a moderadamente expandidos	Débilmente expandidos	-
10) Proceso lingual medial	Ausente	Ausente	-
11) Posición del tubo cloacal larval	Dextral	Dextral	-
12) Forma del disco oral de las larvas	Normal (no umbeliforme)	Normal (no umbeliforme)	-
13) Disco oral	Emarginado	Emarginado	-
14) Alcaloides lipofílicos	Ausentes	Ausentes	-
15) Número de cromosomas	2n = 22 (conocidos en 3 especies)	2n = 22 (conocidos en 3 especies)	-
16) Coloración de los testículos	Despigmentados en muchas especies	Despigmentados	-
17) Collar en la garganta	Ausente	Ausente	-
18) Relación del dedo manual IV con el tubérculo subarticular distal del dedo III (*= V con el tubérculo subarticular distal del IV, sensu Grant <i>et al.</i> 2017;	-	Alcanza la mitad distal (ver definición <i>Allobatinae sensu Grant et al.</i> 2006)	No alcanza

Materiales y métodos

Trabajo de campo y colección de referencia. La nueva especie fue registrada en la expedición de campo conducida en la Reserva Natural Privada Bosque La Almenara, municipio de Santamaría (4°53'10.3"N; 73°15'34"O, 1289 m s.n.m.), departamento de Boyacá y localizada en los bosques de niebla de la vertiente Oriental de la cordillera Oriental de los Andes. La localidad está constituida por bosques protegidos con más de 20 años de regeneración y localizada en la ecorregión de Apure-Villavicencio (Dinerstein *et al.*, 1995; Olson y Dinerstein 2002). Las coordenadas geográficas y las elevaciones fueron registradas con un GPS Garmin GPSMAP 60CSx (*datum* WGS 84). Los especímenes fueron sacrificados empleando una solución de Benzocaína (Chen y Combs, 1999), fijados en una solución de formol al 10 %, preservados en etanol al 70 % y depositados en la colección de anfibios del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Colombia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia Suramérica. (IAvH-Am).

Morfología de los adultos. Los criterios empleados para la descripción morfológica y los caracteres diagnósticos siguen previas propuestas taxonómicas en este grupo de organismos (Myers *et al.*, 1991; Coloma, 1995; Grant *et al.*, 1997; Kaplan, 1997; Grant y Castro, 1998; Ardila-Robayo *et al.*, 1999; Grant, 2004; Grant *et al.*, 2006; Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007; Duellman y Lehr, 2009). Las observaciones morfológicas fueron realizadas mediante un estereoscopio Nikon optical devices SMZ-1B con luz de alta intensidad NI-150 Nikon y App Scope 3xSRA41. Las medidas y proporciones fueron registradas mediante un calibrador digital marca Mitutoyo (precisión $\pm 0,1$ mm) y se siguieron los siguientes parámetros morfométricos: LRC (longitud rostro cloacal), AC (anchura cefálica), LC (longitud cefálica medida desde el borde del proótico hasta el extremo del rostro), DIN (distancia internarinas), DIO (distancia interorbital), DO (diámetro del ojo), DON (distancia ojo-narina), DT (diámetro timpánico), AP (anchura del párpado), LR (distancia entre el margen anterior del ojo hasta el extremo del rostro), AR (anchura rostral),

LT (longitud tibial), LF (longitud femoral), LPd (longitud del pie), LM (longitud manual), LAb (longitud del antebrazo), IIDM (diámetro del disco del tercer dedo manual) y IVDP (diámetro del disco del cuarto dedo pedial). Los promedios de estas medidas morfométricas son reportados junto con la desviación estándar. La madurez sexual fue determinada por la evaluación de rasgos sexuales secundarios. Machos con saco y hendidura vocal fueron identificados como adultos y las hembras fueran identificadas por su coloración del vientre y la ausencia de sacos vocales. Los especímenes *in vivo* fueron fotografiados con una cámara Canon EOS 70D y los ejemplares preservados con una cámara digital Canon EOS 5D Mark II y una caja de luz Safe-box and LED light que emplea luces de 5500 Kelvin.

Morfología de las larvas. Los especímenes fueron fijados y preservados en formol al 10 %. Una serie de tres lotes de renacuajos en diferentes estadios de desarrollo fueron obtenidos e incluyen renacuajos libres (lote IAvH-Am-14680), larvas de machos nodriza (IAvH-Am-14675, IAvH-Am-14658) y una pequeña serie de especímenes desarrollados *in situ* para un total de 69 ejemplares estudiados entre los estadios 26-41 (*sensu* Gosner, 1960) (Anexo 2). Los estados de desarrollo, la morfología del disco oral, la formula dentaria y las variables morfométricas empleadas son basadas en previas contribuciones (Gosner, 1960; Altig y McDiarmid, 1999; McDiarmid y Altig, 1999; Lima *et al.*, 2009, 2010; Anganoy-Criollo, 2013). El color *in vivo* fue descrito a partir de las Fotos y notas de campo. Las medidas estándar registradas para los renacuajos son las siguientes: LT (longitud total desde el extremo del rostro hasta el extremo apical de la región caudal), LC (longitud del cuerpo desde el extremo del rostro hasta la base de la musculatura caudal), LCD (longitud caudal desde la base de la musculatura caudal hasta el extremo apical de la cola), ACo (mayor altura del cuerpo), AnCo (mayor anchura del cuerpo), ACf (anchura cefálica a la altura de los ojos), Mcd (altura de la musculatura caudal en la base de la cola), Amcd (anchura muscular en la base de la cola) MxAc (máxima altura de la cola),

DR-N (distancia desde el extremo del rostro hasta la porción anterior de la narina), DIN (distancia Internarinas), DIO (distancia interorbital), DO (diámetro del ojo), O-N (distancia ojo-narina), DNR (distancia narina rostro), Ltc (longitud del tubo cloacal), Atc (anchura del tubo cloacal), Ado (anchura disco oral), Hdo (altura del disco oral) y Dae (distancia del rostro a la abertura espiracular). Las medidas morfométricas fueron registradas empleando los mismos equipos presentados en la morfología de los adultos y la morfología del disco oral fue evaluada y fotografiada empleando un estereoscopio digital Leica MC 190-HD.

Vocalizaciones. La vocalización de un ejemplar fue grabado a 1 m de distancia el 30 de abril de 2017 a un ejemplar localizado sobre la hojarasca asociada a bosque natural a las 13:19 horas. Fue registrada mediante una grabadora digital Marantz PMD 671 con un micrófono unidireccional Sennheiser MKH 60 P48. El análisis de la vocalización fue realizado mediante el software Raven 1.4 para Windows (Charif *et al.*, 2010), que incluye vocalizaciones a 44.1 KHz y 16-bits de resolución y para el análisis se empleó un FFT (*Fast Fourier Transformation*) = 256 y una superposición (*Overlap*) = 50. Los siguientes parámetros, que incluyen variables espectrales y temporales, siguen diferentes propuestas (Duellman y Pyles, 1983; Cocroft y Ryan, 1995; Coloma, 1995; Lima *et al.*, 2009; Kok, 2010; Lima *et al.*, 2010; Koch *et al.*, 2011; Kok *et al.*, 2013; Köhler *et al.*, 2017) que incluyen: 1. Llamado (definido por la unidad acústica principal en una vocalización; un llamado está separado de otro por silencio), 2. Duración de la llamada (la duración de una sola llamada, independientemente de si está compuesta por una o varias notas), 3. Nota (subunidades más pequeñas, casi siempre separadas por intervalos de silencio, el llamado se suele dividir en notas), 4. Número de notas por llamada (número de señales acústicas reconocibles en una llamada), 5. Duración de una nota (duración de una nota dentro de una llamada; medida desde el principio hasta el final de la nota), 6. Duración de los intervalos entre notas, pulso (ráfagas de sonido dentro de una nota), 7. Número de pulsos por nota, frecuencia

dominante (la frecuencia de mayor energía) y número de armónicos (número de armónicos presente en las llamadas). Las grabaciones fueron depositadas en el Banco de Sonidos Ambientales (BSA), del Instituto Humboldt con el número BSA-15986 y las URL con las vocalizaciones están disponibles en <http://coleccion.humboldt.org.co/rec/sonidos/BSA-15986/>

Resultados

Hyloxalus sanctamariensis sp. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:C06E11C1-FDE2-43FA-8260-717CF7E193FE

Holotipo (Figura 2): macho adulto, IAvH-Am-14658 (número de Campo ARA 7630), colectado por Andrés Acosta, Adrián Pinzón, Nicolás Muñoz y Mariana Pineda el 30 de abril de 2017, y depositado en la colección de anfibios del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Colombia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.

Localidad típica. Reserva Natural Privada Bosque La Almenara (04° 53' 10,3" N y 73° 15' 3,4" O, 1289 m s.n.m), municipio de Santa María, departamento de Boyacá, (Figura 3, Figura 15).

Paratipos. (Figura 4): machos adultos IAvH-Am-14673-5 y hembras adultas IAvH-Am-14654-5, IAvH-Am-14659, IAvH-Am-14672 colectados con el holotipo el 30 de Abril de 2017, colectados por Andrés Acosta, Adrián Pinzón, Nicolás Muñoz y Mariana Pineda.

Ejemplares referidos. Ejemplar juvenil IAvH-Am-14647, Quebrada La Cristalina (4° 50' 53,6" N y 73° 16' 21" O, 869 m s.n.m.), municipio de Santa María, departamento de Boyacá.

Etimología. El epíteto específico hace alusión al municipio de Santa María situado en el sureste de la Provincia de Neira, en el departamento de Boyacá; área geográfica donde fue encontrada la especie.

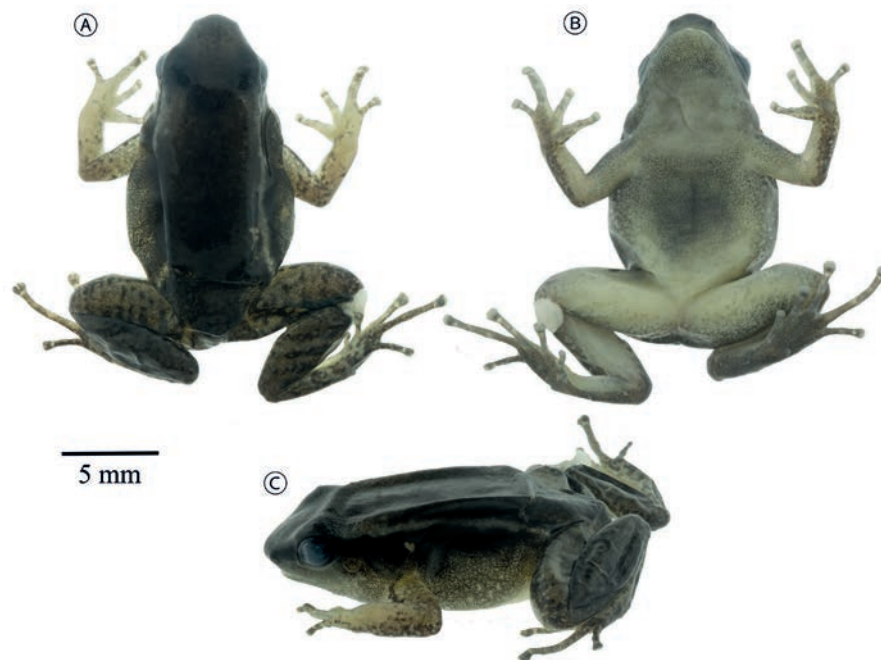


Figura 2. *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. Holotipo IAvH-Am-14658, macho adulto preservado en etanol 70 %, LRC = 18,0 mm. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. C. Vista lateral. Fotografías: Andrés Acosta.



Figura 3. Panorámica de los hábitats y microhábitats de la localidad típica de *Hyloxalus sanctamariensis*. A. Panorámica de las áreas intervenidas al interior del bosque en la Reserva la Almenara. B. Microhábitats de las charcas de reproducción formadas por escorrentía del Bosque. C-D. Panorámica al interior del Bosque en la Reserva la Almenara. Fotos: Adrián Pinzón.

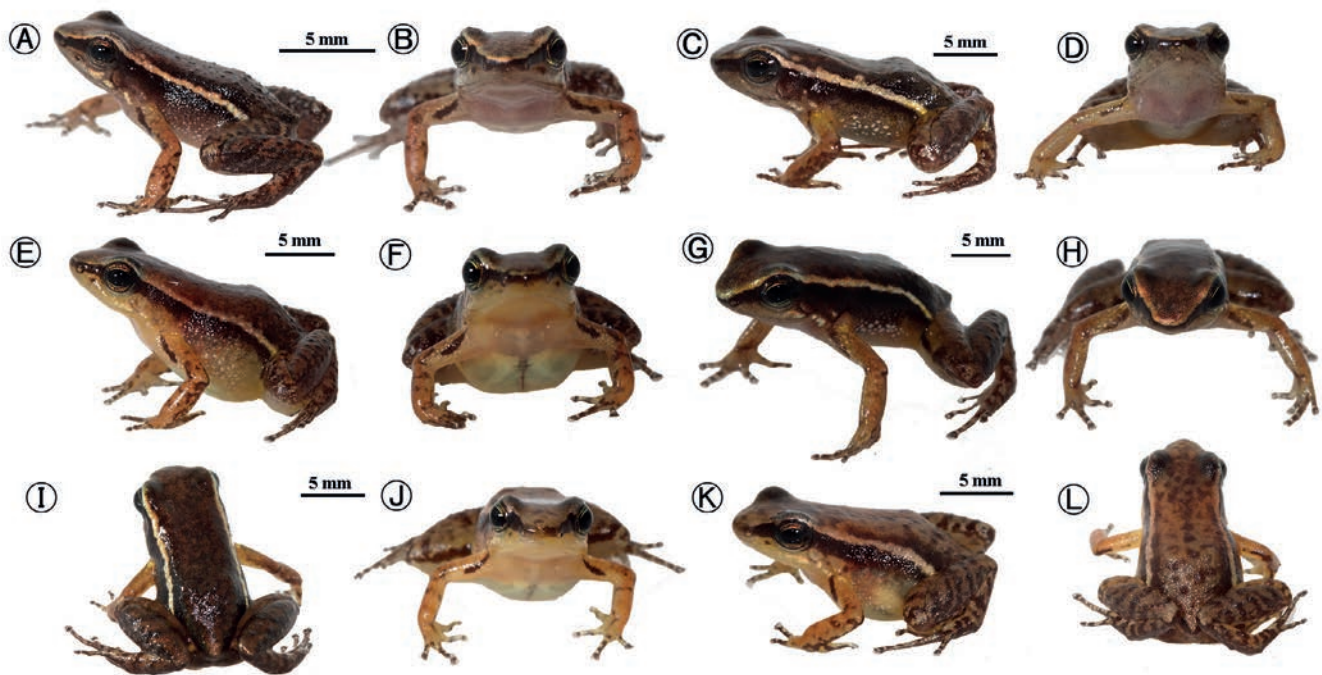


Figura 4. Serie típica *in vivo* (vista lateral y frontal) de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. A-B. Paratipo, macho adulto IAvH-Am-14675 (LRC = 16,9 mm). C-D. Paratipo, macho adulto IAvH-Am-14674 (LRC = 18,1 mm). E-F. Paratipo, hembra adulta IAvH-Am-14659 (LRC = 17,2 mm). G-H. Vista lateral, frontal y reversa en macho adulto IAvH-Am-14673 (LRC = 17,8 mm). I-J. Vista Lateral, frontal y reversa hembra adulta IAvH-Am-14672 (LRC = 17,1mm). K-L. Vista Lateral, frontal y reversa hembra adulta IAvH-Am-14673 (LRC = 17,8 mm). Fotos: Andrés Acosta.

Definición. Una especie tentativamente asignada al género *Hyloxalus* y reconocible por la siguiente combinación de caracteres (1) LRC en machos adultos 16,9-18,1 mm ($17,7 \pm 0,5$, $n = 4$); hembras adultas 17,1-20,1 mm ($18,3 \pm 1,4$, $n = 4$); (2) Disco del dedo manual III (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.* 2017) no expandido, la anchura de la falange adyacente equivale al 59,7-90,5 % (Figura 7); (3) dedo manual I (dedo manual II *sensu* Grant *et al.*, 2017), ligeramente más largo o igual que el II (dedo manual III *sensu* Grant *et al.*, 2017) (Figura 7); (4) rebordes dérmicos en el margen externo de los dedos manuales y pediales (siendo más evidentes); (5) discos de los dedos pediales moderadamente expandidos, la anchura de la falange adyacente al IV dedo pedial, equivale al 49,3-77,1 % en el disco del dedo IV (Figura 7); (6) rebordes dérmicos en la margen externa de los dedos pediales evidentes (Figura 7); (7) pliegue tarsal externo ausente; tubérculo tarsal interno

prominente y elongado a manera de pliegue; (8) palmeadura basal entre los dedos pediales II-III-IV; (9) banda dorsolateral ausente; (10) banda lateral oblicua presente continua que se extiende desde la ingle hasta el extremo del rostro (Figura 6); (11) banda ventrolateral ausente; (12) garganta, pecho y vientre, presentan dimorfismo sexual evidente; en los machos adultos es café violáceo y en las hembras crema a amarillo pálido (Figura 7); (13) III dedo manual (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.* 2017) no ensanchado en los machos (Figura 5); (14) testículos blancos; (15) tubérculos cloacales ausentes (16) proceso medial lingual ausente (17) la vocalización está definida por una frecuencia dominante entre 4213,3-5828,2 Hz y un duración de cada nota que varía entre 0,062-0,09 s (Figura 9, Figura 10).

Diagnosis. Ocho especies de *Hyloxalus* son reportadas en la cordillera Oriental, donde

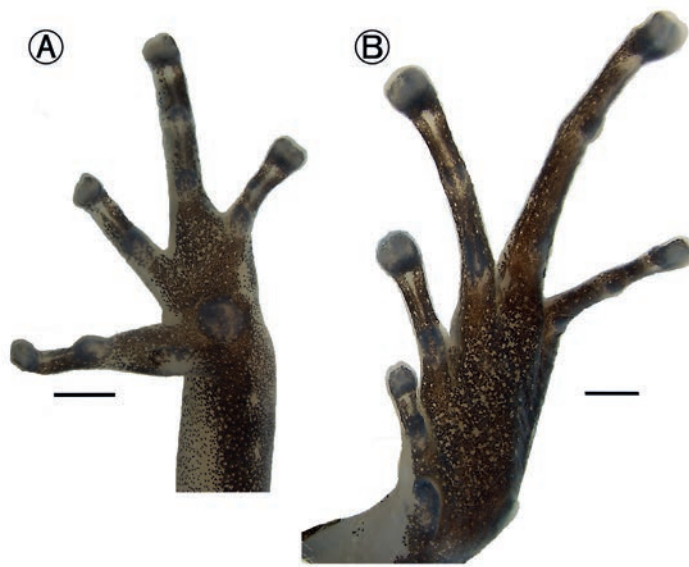


Figura 5. *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. Paratipo IAvH-Am-14673 macho adulto. A. Vista ventral de la palmeadura manual. B. Vista ventral de la palmeadura pedial, Escala igual = 1 mm. Fotos: Andrés Acosta.

tres tienen sus distribuciones asociadas a las vertientes andinas asociadas a la región cisandina de Colombia (Figura 1). En adición a esta riqueza regional, *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es una rana de tamaño medio que carece de banda ventrolateral (Figura 8 D). Este rasgo está presente en *Hyloxalus cepedai* junto con dos especies de *Allobates* (*A. femoralis* [Figura 8B] y *A. juanii* [Figura 8C]).

Hyloxalus sanctamariensis sp. nov. también difiere de *H. cepedai* por la ausencia de una banda dorsolateral (presente en *H. cepedai*, Figura 8A), la banda lateral oblicua presente (ausente *H. cepedai*), palmeadura basal entre los dedos pediales II-III-IV (presente en III-IV en *H. cepedai*), el tercer dedo manual (IV dedo manual *sensu* Grant *et al.*, 2017) no ensanchado en los machos adultos (ensanchado en *H. cepedai*), la duración de una nota individual varía entre 0,062-0,09 s (0,029-0,048 s en *H. cepedai*) mientras que la duración entre notas varía entre 0,281-0,92 s (0,094-0,133s en *H. cepedai*). *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es muy similar a *Hyloxalus picachos* dado que comparten una banda lateral oblicua, la ausencia de banda ventrolateral y

presentan una palmeadura basal entre los dedos pediales II-III-IV, pero difieren entre sí por la coloración *in vivo* del iris siendo cobre con retículos negros (amarillo-dorado con retículos gruesos en *H. picachos*) y la banda lateral oblicua se extiende hasta el rostro (alcanza hasta el tímpano o es ausente en *H. picachos*).

Al realizar comparaciones con las restantes especies de la cordillera Oriental, *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. puede ser distinguida de *Hyloxalus lehmanni* y *H. saltuarius* por la ausencia de glándula en el brazo; difiere de *H. edwardsi* y *H. ruizi* por la ausencia de un escudo anal (presente en *H. edwardsi* y *H. ruizi*), la palmeadura basal entre los dedos pediales II-III-IV (membrana extensiva en *H. edwardsi* y *H. ruizi*) y la presencia de hendiduras vocales en los machos adultos (ausentes en *H. edwardsi* y *H. ruizi*). *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es fácilmente reconocible de *H. vergeli* por presentar la palmeadura basal entre los dedos pediales II-III-IV (membrana extensiva en *H. vergeli*). Finalmente, de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. difiere de *H. subpunctatus* por que los machos adultos presentan el saco vocal y el pecho

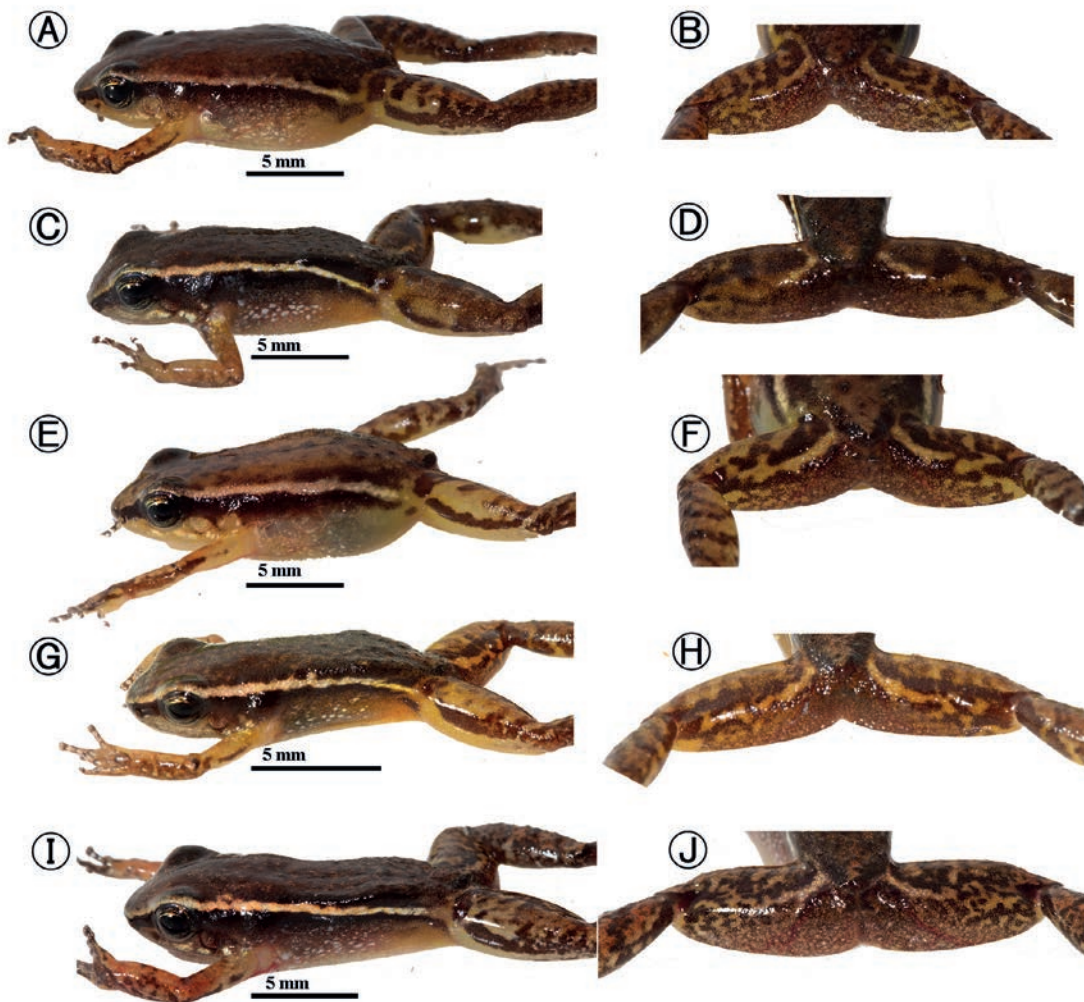


Figura 6. Variación de las superficies lateral y muslo posterior *in vivo* de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. A-B. Hembra adulta IAvH-Am-14659 (LRC = 17,2 mm). C-D. Macho adulto IAvH-Am-14673 (LRC= 17,8 mm). E-F. Hembra adulta, IAvH-Am-14672 (LRC= 17,1 mm). G-H. Macho adulto IAvH-Am-14674 (LRC = 18,1 mm). I-J. Macho adulto IAvH-Am-14675 (LRC= 16,9 mm). Fotos: Andrés Acosta.

pigmentado (crema en los machos adultos de *H. subpunctatus*) menor tamaño corporal, los machos adultos 16,9-18,1 mm, mientras que las hembras adultas 17,1-20,1 (machos adultos 15,5-23,1 mm, hembras adultas 15,5-27,5 mm en *H. subpunctatus*), y 124 llamados por minuto (60 llamados por minuto *sensu* Navas y Biever, 2001).

Descripción y variación de la serie típica (Figura 4, Figura 6). La variación morfométrica es presentada en la Tabla 1. Machos adultos entre

16,9-18,1 mm ($n = 4$) de longitud rostro cloacal (LRC) con la garganta y pecho oscuros, hembras adultas 17,1-20,1 mm ($n = 4$) con las superficies ventrales inmaculadas (Figura 7). Piel de las superficies dorsales y laterales en la región cefálica, parpados y la porción anterior del tronco lisas (a nivel de los párpados medialmente un tubérculo aplanado en IAvH-Am-14675), mientras que la porción posterior es granular extendiéndose hasta los miembros posteriores; tubérculos cloacales ausentes.

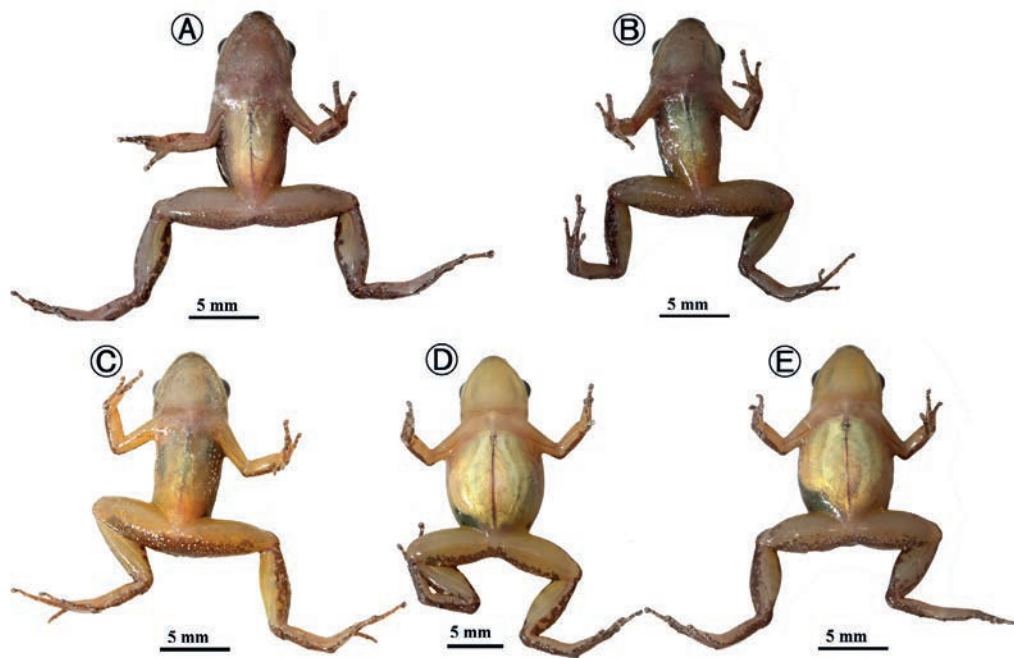


Figura 7. Coloración ventral que indica el dimorfismo sexual de la serie típica de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. A. Macho adulto IAvH-Am-14675 (LRC = 16,9 mm). B. Macho adulto IAvH-Am-14673 (LRC = 17,8 mm). C. Hembra adulta IAvH-Am-14672 (LRC = 17,1 mm). D. Hembra adulta IAvH-Am-14655 (LRC = 18,6 mm). E. Hembra adulta IAvH-Am-14659 (LRC = 17,2 mm). Fotos: Andrés Acosta.

Anchura cefálica (a nivel de la base mandibular) equivale al 28,8-34,8 % de la longitud rostro cloacal, y el 79,8-92,7 % de la longitud cefálica. La distancia interorbital equivale al 35,5-50,1 % de la anchura cefálica. Rostro corto, redondeado en vista dorsal entre las narinas, en vista lateral inclinado y redondeado. *Canthus rostralis* bien definido y redondeado. Región loreal casi aplanada con una débil concavidad que se inclina hacia la parte externa del labio superior. Diámetro del ojo equivale al 30,7-37,8 % de la longitud cefálica. Distancia del ojo a la narina equivale al 60,8-75,1 % de la longitud del rostro, y al 80,8-97,7 % del diámetro del ojo. Narinas externas algo protuberantes, ovaladas y orientadas postero-dorsalmente. Tres cuartas partes del anillo timpánico visibles en su porción antero-ventral, su diámetro equivale al 43,2-54,0 % del diámetro del ojo. Dientes presentes en el arco maxilar.

Miembros anteriores esbeltos, longitud del antebrazo equivalente al 18,9-22,1 % de la LRC y al 67,8-80,0 % de su longitud manual. La longitud manual equivale al 25,3-28,7 % de su LRC. Discos de los dedos manuales moderadamente expandidos, la anchura de la falange adyacente al dedo III manual (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.*, 2017) equivale al 59,7-90,5 % en el disco del dedo III. Tercer dedo manual (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.*, 2017) no expandido en los machos adultos (levemente en el ejemplar tipo, IAvH-Am-14658). Rebordes dérmicos ausentes en los dedos manuales. Dedo I manual (= dedo manual II *sensu* Grant *et al.*, 2017) más largo (usualmente) o casi igual que el dedo II (=dedo manual III *sensu* Grant *et al.*, 2017). El disco del dedo manual II (dedo manual III *sensu* Grant *et al.*, 2017) entra en contacto con el último tubérculo subarticular del dedo III (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.*,

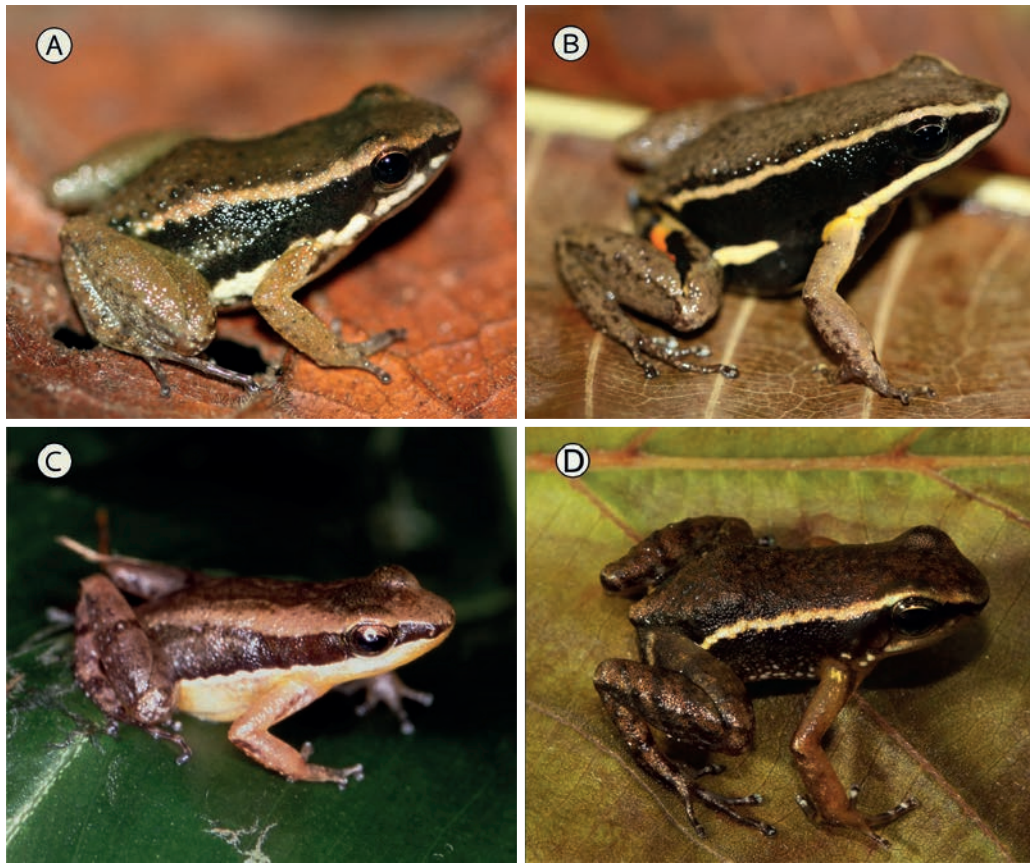


Figura 8. Vista lateral de algunas de las especies de Dendrobatoidea presentes en las estribaciones del piedemonte de la cordillera Oriental de Colombia (Anexo 2). A. *Hyloxalus cepedai* proveniente de Yopal, departamento de Casanare, macho adulto IAvH-Am 10713. B. Ejemplar liberado de *Allobates femoralis* del Parque Nacional Güeppi-Sekime, provincia de Maynas del departamento de Loreto, Perú. C. *Allobates juaniii*, sitio Pozo Azul, municipio de Villavicencio, departamento del Meta, macho adulto MUJ 3364. D. *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. sitio La Almenara, departamento de Boyacá, hembra adulta, IAvH-Am-14672. Fotos: Andrés Acosta.

2017); el disco del dedo manual IV (dedo manual V *sensu* Grant *et al.* 2017) no sobrepasa el último tubérculo subarticular del dedo III (dedo manual IV *sensu* Grant *et al.*, 2017). Longitud relativa de los dedos manuales III>IV≥II>I (IV>V≥III>II *sensu* Grant *et al.*, 2017). Tubérculos subarticulares 1-1-2-2. Tubérculos supernumerarios ausentes, tubérculos subarticulares redondeados; tubérculo tenar ovoide; tubérculo palmar redondeado y prominente; la relación entre el tubérculo palmar y tenar equivalente en diámetro; pliegues metacarpales ausentes.

Miembros posteriores relativamente robustos, longitud tibial equivale al 46,2-49,7 % de la LRC y la longitud pedial equivalente al 45,7-47,9 % de la LRC. Membrana interdigital pedial basal entre los dedos II-III-IV y rebordes dérmicos en la margen externa de los dedos pediales evidentes. Longitud relativa de los dedos pediales IV>III >V>II>I. Disco del dedo III pedial se extiende más allá de penúltimo tubérculo subarticular del dedo IV. El disco del dedo V entra en contacto con el penúltimo tubérculo subarticular del dedo IV pedial. Discos de los dedos pediales moderadamente

expandidos, la anchura de la falange adyacente al IV dedo pedial, equivale al 49,3-77,1 % en el disco del dedo IV. Tubérculos subarticulares pediales 1-1-2-3-2. Tubérculos supernumerarios plantares ausentes (Figura 5); tubérculo metatarsal interno elíptico; tubérculo metatarsal externo subcircular más pequeño que el tubérculo metatarsal interno, el diámetro del tubérculo metatarsal externo equivale al 53,7-93,5 % del tubérculo metatarsal interno; tubérculo tarsal externo ausente; tubérculo tarsal interno prominente y elongado a manera de pliegue, siendo oblicuo al tarso, en algunos ejemplares se extiende en un pliegue delgado y corto orientado al tubérculo metatarsal (en el ejemplar IAvH-Am-14674 el pliegue entra en contacto con el tubérculo metatarsal interno).

Dimensiones del holotipo (en mm). Longitud rostro cloacal 18,0; longitud manual 4,5; longitud tibial 8,3; longitud pedial 8,4; anchura cefálica 5,8; longitud cefálica 6,5; diámetro del ojo 2,1; distancia ojo-narina 2,0; distancia internarinas 2,3; longitud rostral 2,7; distancia interorbital 2,3; diámetro del tímpano 0,9 y longitud del antebrazo 3,6.

Color *in vivo* (Figura 4, 6 y 7). Basado en las notas de campo y la serie típica fotografiada *in situ*; *Hyloxalus sanctamariesensis* sp. nov, presenta en sus superficies dorsales un color café acanelado con pequeñas manchas irregulares y un café más oscuro que se extiende desde el extremo rostral hasta la región urostilar; color de fondo de las superficies dorsales del muslo, tibia y el tarso igual al dorso, con barras transversales de color café oscuro; las superficies de los miembros anteriores café claras con algunas manchas dispersas e irregulares de color café oscuro; región anterior del antebrazo con una banda longitudinal café oscuro. Flanco cefálico y troncal con una banda dorsolateral de color crema que se extiende desde el extremo del rostro hasta la ingle; esta banda dorsolateral en su margen ventral esta bordeada por una banda café oscura que se extiende desde el rostro, cubre la porción superior del tímpano, se ensancha a la altura de las extremidades anteriores y se adelgaza hacia la región inguinal; región labial amarillo pálido con algunas manchas

irregulares de color crema en los machos adultos esta región se encuentra pigmentada de color café. Porción anterior del flanco troncal café que se degrada a crema hacia la región ventrolateral con pequeñas manchas irregulares de color blanco mientras que la región inguinal varía de amarillo pálido a café claro. Iris cobre con retículos negros. Muslo anterior varía de amarillo pálido a café claro con una banda longitudinal café. Muslo posterior con color de fondo amarillo pálido a café cubierto de pequeñas reticulaciones y una banda longitudinal irregular de color amarillo pálido. Superficies ventrales con un marcado dimorfismo sexual (Figura 7): en los machos el saco gular de color café violáceo, mientras en las hembras es crema y amarillo pálido; el vientre en los machos es café violáceo y hacia la porción media es crema mientras en las hembras el vientre es crema uniforme. Región palmar y plantar café violáceo.

Color en preservación (etanol 70 %) (Figura 2). La coloración de las superficies dorsales se tornan café con manchas, pequeñas e irregulares café oscuras siendo en algunos ejemplares más densas; los muslos dorsales café claro con barras café oscuro; los miembros anteriores de color crema y algunos ejemplares presentan manchas dispersas de color café oscuro. En vista lateral las superficies del flanco cefálico la banda de la región loreal se torna café oscura y la región supralabial que varía de color crema en las hembras y con finas punteaduras café oscuro en los machos adultos; en la comisura labial unas manchas irregulares de color blanco, pero en algunos ejemplares de la serie estas manchas son visibles en la región infratimpánica e infraocular. La banda lateral oblicua de color crema bordeada en su región ventral por una banda café oscuro que disminuye en anchura hacia la región abdominal del flanco troncal. Región ventrolateral de color café claro con finas punteaduras café oscuro y en algunos ejemplares este patrón forma unas manchas irregulares crema. Superficies ventrales, exhiben un marcado dimorfismo sexual y en los machos la región del saco vocal, pecho y una porción del abdomen superior se tornan café; mientras que en las hembras adultas es crema.

Vocalizaciones. El llamado de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. está compuesto por notas simples emitidas a una tasa constante (Figura 9); con una tasa de vocalización de 124 notas por minuto. La duración de cada nota (Figura 10) varía entre 0,062-0,09 s ($0,07 \pm 0,006$; $n = 70$) y entre 324-388 ($355,7 \pm 19,8$; $n = 44$) oscilaciones por cada nota. La duración de los intervalos entre notas varía entre 0,281-0,92 s ($0,112 \pm 0,40$; $n = 70$). La estructura espectral consiste en 5 armónicos con una frecuencia dominante entre 4213,3-5828,2 Hz ($5056,2 \pm 704,7$; $n = 90$).

Transporte de las larvas y descripción del renacuajo. Dentro de la serie típica obtenida 2 machos adultos (Figura 11) fueron registrados transportando larvas en su dorso en estadios 26 (*sensu* Gosner, 1960). Cada macho transportaba entre 10 (IAvH-Am-14675) y 6 (Holotipo, IAvH-Am-14658) individuos. Los renacuajos (Anexo 2, Figura 12) son de cuerpo ovoide y deprimido (Figura 12), con elementos condrocraaneales visibles (Figura 13); el rostro en vista dorsal y

lateral redondeado. Las narinas son pequeñas, subcirculares dirigidas anterodorsalmente. Sus ojos son orientados dorsolateralmente. Espiráculo siniestro, cónico, con la porción distal del tubo es libre, orientada posterolateralmente y conspicua. El tubo cloacal, unido al lado derecho de la aleta ventral y su abertura orientada a la derecha. La musculatura caudal es robusta; los miómeros son más conspicuos y separados entre sí, en la porción distal de la cola. La aleta dorsal, levemente es más ancha que la aleta ventral. El sistema de línea lateral no es visible.

El disco oral débilmente emarginado, orientado anteroventralmente bordeado por papilas marginales elongadas y de forma piramidal (Figura 14); las papilas marginales están dispuestas entre dos hileras en la región labial anterior y tres hileras en la posterior; picos córneos superior e inferior, pigmentados y aserrados en su borde.

Formula dental 2/3 (ausentes en algunos de los renacuajos de la espalda), hilera de dientes

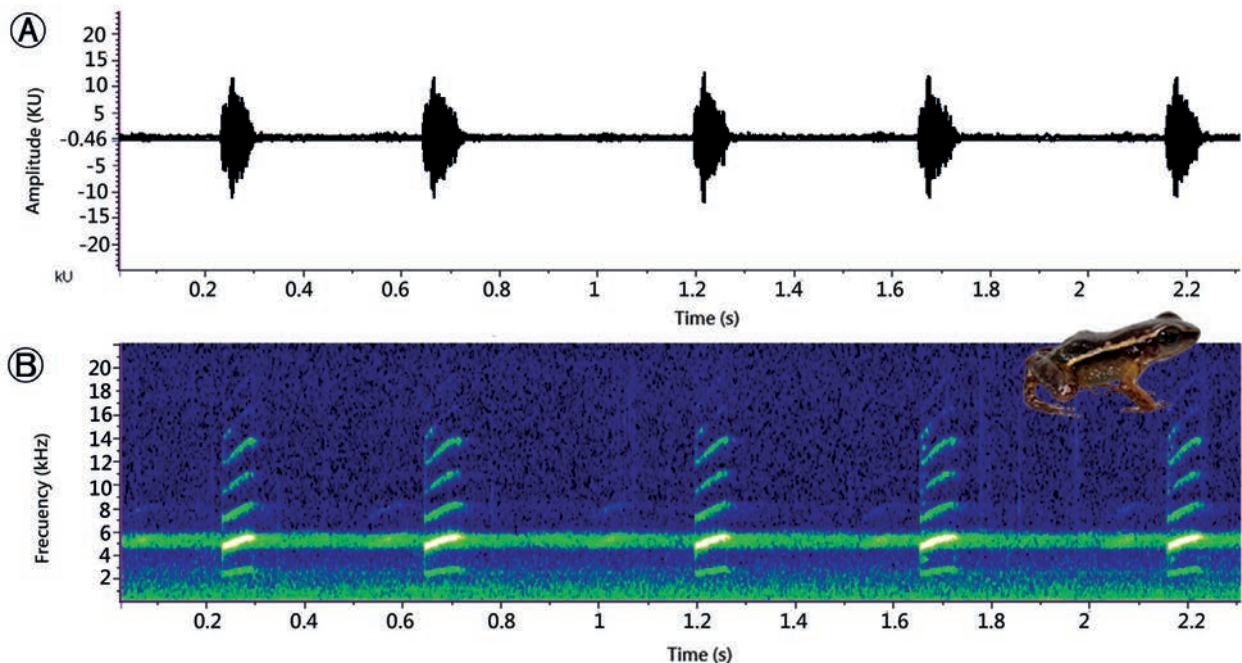


Figura 9. Llamado (con 5 notas) de un macho adulto de *Hyloxalus sanctamariensis* BSA-15986, grabado en la localidad típica en La Reserva La Almenara, Santa María, Boyacá. A. Oscilograma. B. Espectrograma muestra entre 5-6 armónicos por nota; <http://colecciones.humboldt.org.co/rec/sonidos/BSA-15986/>.

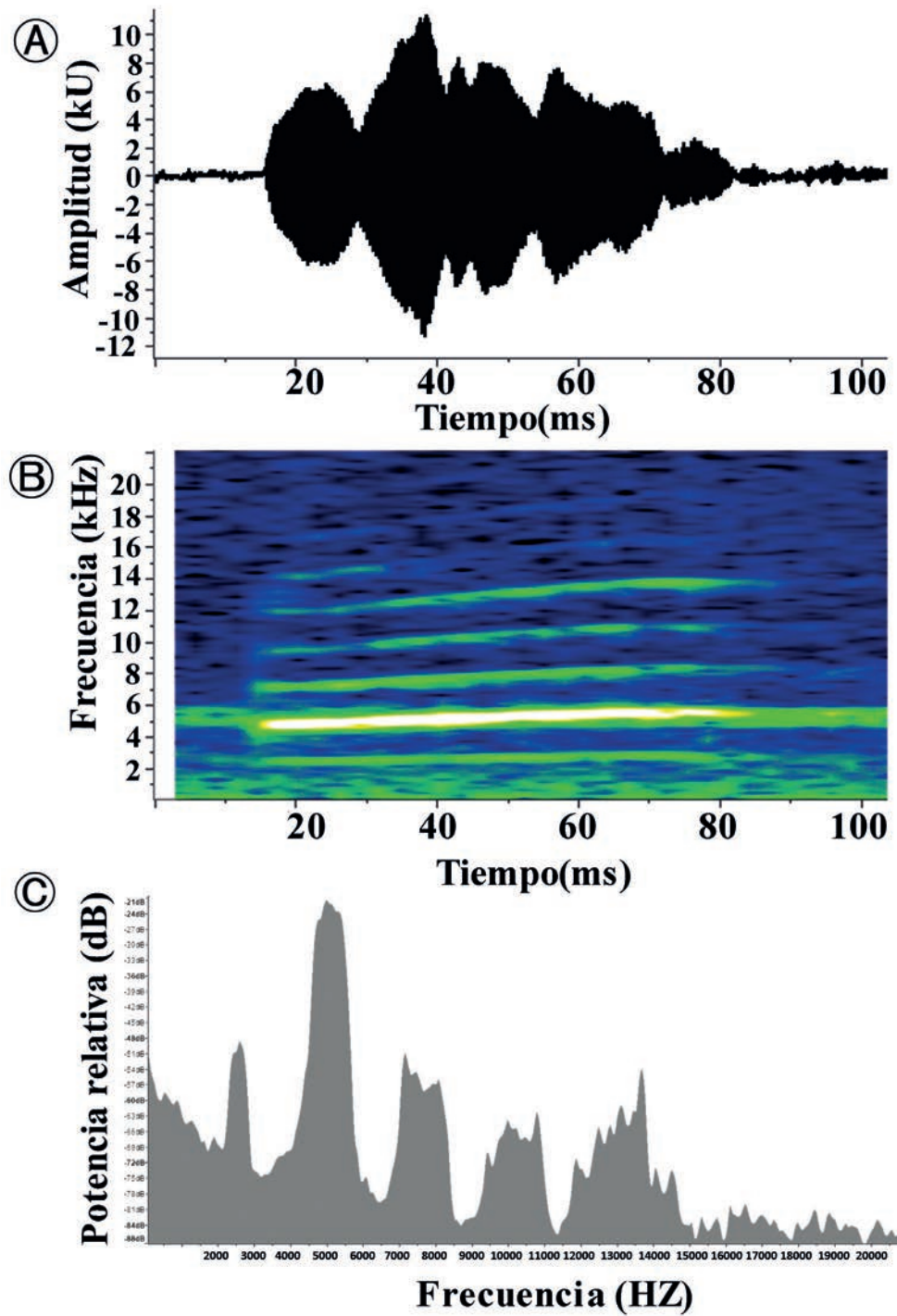


Figura 10. Nota individual de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. A. Oscilograma. B. Espectrograma con 6 armónico. C. Espectro de poder. BSA-15986, grabado en la localidad típica en La Reserva La Almenara, Santa María, Boyacá; <http://coleccion.humboldt.org.co/rec/sonidos/BSA-15986/>.

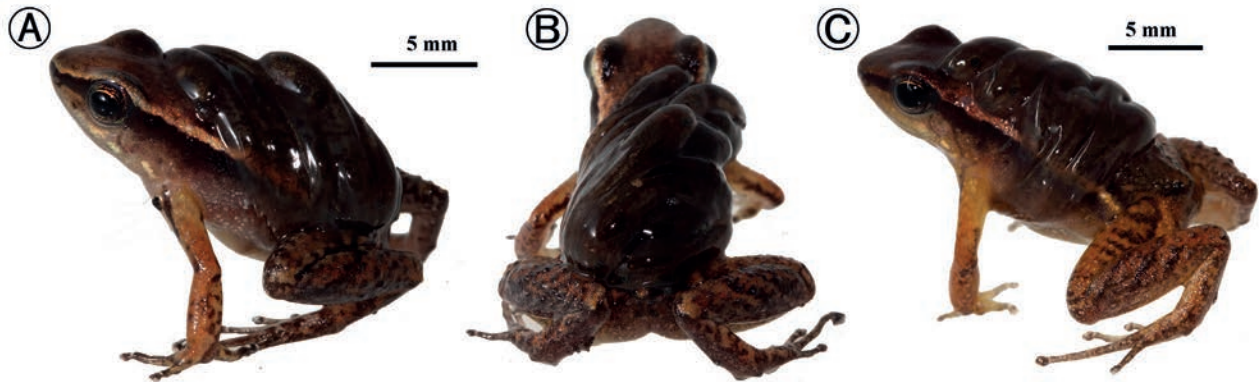


Figura 11. Vista lateral de dos machos nodriza de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. transportando sus renacuajos en el dorso en estadio 26 *sensu* Gosner, (1960). A-B. Vista lateral-reversa IAvH-Am-14675 (LRC = 16,9 mm). C. vista lateral IAvH-Am-14658 (LRC=18,0 mm). Fotos: Andrés Acosta.

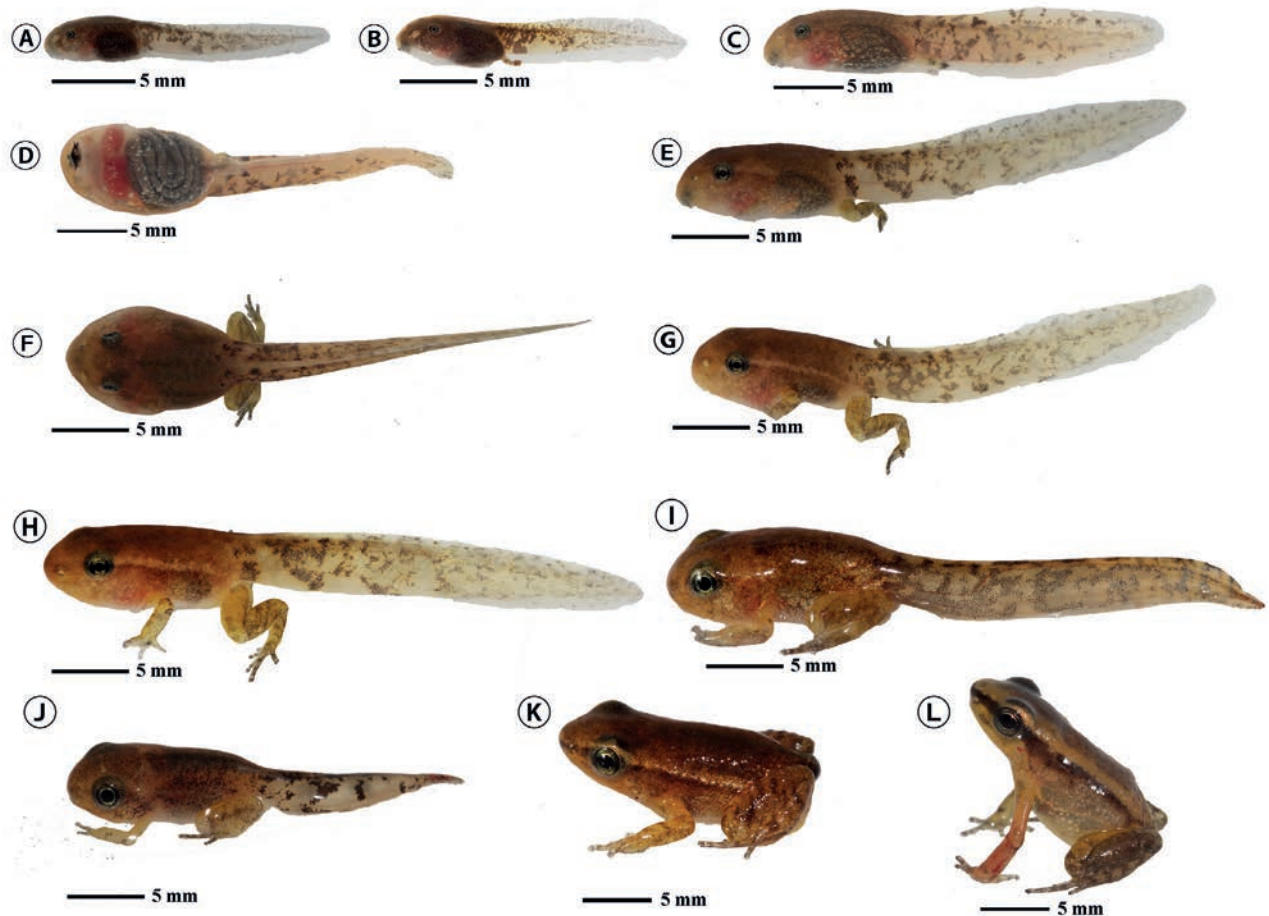


Figura 12. Cambio Ontogénico *in vivo* de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. Lote IAvH-Am-14680; A. Vista lateral, estadio 26 obtenido del dorso del macho. Vida libre: B. Vista lateral estadio 28. C. Vista lateral, Estadio 37. D. Vista ventral, Estadio 37. E. Vista lateral estadio 40. F. Vista dorsal estadio 40. G. Vista lateral estadio 41. H. Vista lateral estadio 42. I. Vista lateral estadio 43. J. Vista lateral estadio 45. K. Vista lateral estadio 46. L. Vista lateral postmetamórfico. Fotos: Andrés Acosta.

A-1 es completa, la hilera A-2 es interrumpida medialmente semejando dos hileras separadas por el pico córneo; numerosas papilas submarginales; pico córneo inferior en forma de V, y más angosto que el superior. La hilera de dientes P-1 es completa más angosta que las hileras P-2 y P-3; y P-3 de mayor longitud que P-2.

Color de los renacuajos *in vivo* (Figura 12). Las superficies dorsales del cuerpo de color café y las de la región caudal café más claro; el flanco cefálico café claro mientras que el flanco corporal café algo translucido con manchas irregulares más claras siendo el corazón e intestinos visibles; musculatura caudal crema con manchas irregulares café siendo más engrosadas en la base de la cola y difusas en la región más distal; aletas dorsal y ventral translucidas con el mismo patrón de la musculatura caudal; iris negro con punteaduras cobre. Superficies ventrales de la región corporal translucidas siendo visibles la región branquial y los intestinos; con algunas manchas irregulares de color blanco. Se evidencia que algunos de estos patrones de coloración cambian parcialmente durante el desarrollo ontogénico: en estadio 26 la superficie del cuerpo es café más oscura con algunas punteaduras crema: en estadio 38 el cuerpo es más claro y son notables las manchas irregulares café sobre la región abdominal y en estadio 40 el cuerpo se torna más homogéneo en coloración.

Color en preservación de los renacuajos (Formol 10 %). La porción anterior de la superficie dorsal en la región cefálica café claro, con elementos condrocraneales visibles. La región abdominal en vista dorsal café oscura. En vista lateral las superficies anteroventrales del rostro translucida y hacia la región infraorbital crema con finas punteaduras café oscuras mientras que la porción abdominal en la región dorsolateral y medial café oscura y la porción ventrolateral translucida siendo evidente la masa abdominal. La musculatura caudal crema, los miómeros visibles mientras que las aletas dorsal y ventral son translucidas con algunas manchas irregulares café, siendo en la porción anterior más concentradas y algunas de ellas forman retículos; mientras que en la porción

más distal reducen su tamaño. Las superficies ventrales translucidas siendo evidente el disco oral donde el pico es negro al igual que los dentículos; los elementos condrocraneales son visibles de color crema y la masa intestinal café clara.

Distribución. *Allobates sanctamariensis* sp. nov. es conocida de dos localidades asociadas a los bosques subandinos pluviales circunscritas al interior del municipio de Santa María en el departamento de Boyacá entre 869-1289 m s.n.m. en las estribaciones orientales de la cordillera Oriental de Colombia (Figura 15).

Historia natural. *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es una especie diurna que habita en los bosques subandinos relictuales con cerca de 40 años de restauración (Figura 3). En estos ecosistemas el régimen de lluvias puntual es monomodal y son áreas con alta pluviosidad de 80,5-89,6 % de humedad relativa media anual y una precipitación promedio de 322 mm anuales. Siendo los meses de menor precipitación diciembre-enero de 58,2 mm y los de mayor mayo-julio con 576 mm, estos valores de precipitación coinciden con la estación reproductiva de la especie. Su actividad biológica es evidente después de lloviznas acompañadas de sol donde los machos adultos vocalizan entre la hojarasca protegiendo pequeños territorios. Durante el trabajo de campo se observaron varios ejemplares desplazándose y vocalizando activamente. Sus abundancias relativas son elevadas, ya que en 3 horas de trabajo se colectaron 8 adultos y se registraron más de 15 ejemplares adicionales junto con un número de renacuajos libres y posmetamórficos en diferentes estadios de desarrollo en los canales de escorrentía. Los renacuajos son categorizados de tipo exotrófico, loticos (McDiarmid y Altig, 1999) y detritívoros. *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es simpátrica, pero no sintópica con *Rheobates palmatus* dado que en una de las localidades donde se reportan *H. sanctamariensis* sp. nov. está asociada a las márgenes y bosque protector de cauce alrededor de pequeñas quebradas de curso lento mientras que *R. palmatus* se registra al interior de pocetas en el cauce de las quebradas.

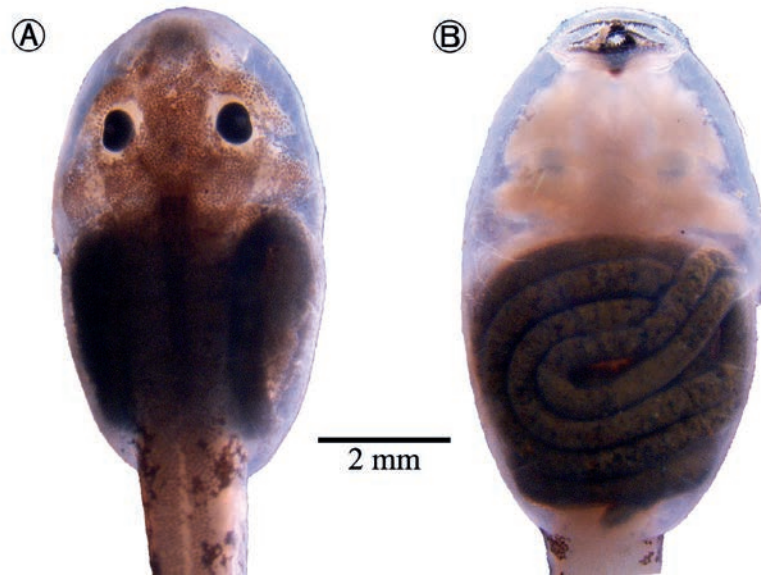


Figura 13. Renacuajo de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov., exhibiendo los elementos condrocraaneales, Lote IAvH-Am-14680. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. Fotos: Andrés Acosta.

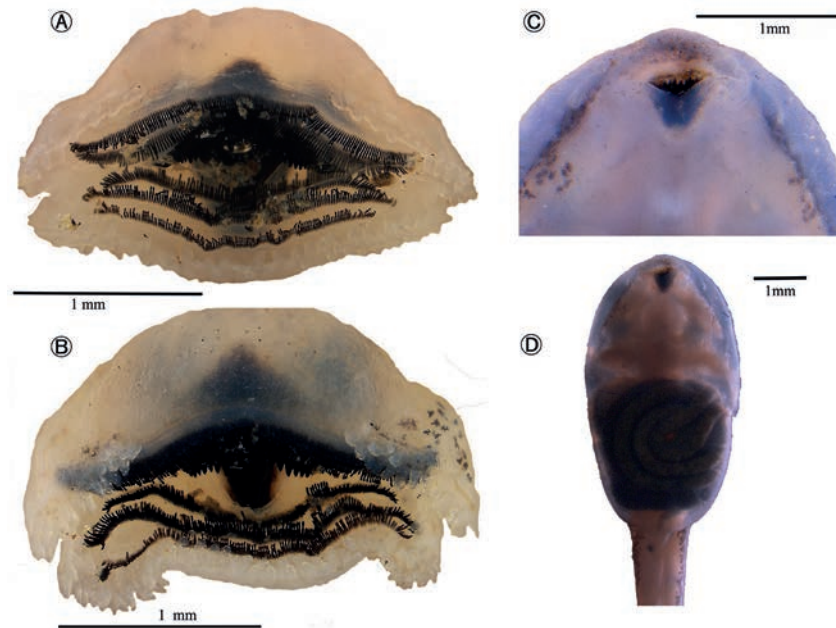


Figura 14. Vista ventral del disco oral de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. A. Estadio 29 (*sensu* Gosner, 1960) exhibiendo la formula dentaria 2/3, papilas marginales y parte del pico córneo, lote IAvH-Am-14680; B) Estadio 41 (*sensu* Gosner 1960) exhibiendo las hileras P-1 a P-3, papilas marginales y parte del pico córneo anterior, lote IAvH-Am-14680. C-D. Renacuajo proveniente del dorso de parental, Estadio 26 (*sensu* Gosner, 1960) carente de formula dentaria y papilas marginales, siendo visible el pico córneo, lote IAvH-Am-14680.

Discusión

Respecto a algunos aspectos puntuales de *H. sanctamariensis* sp. nov. y su similitud con otras especies de la cordillera Oriental, se puede evidenciar que uno de los aspectos comportamentales y a su vez considerada una sinapomorfia propuesta por Grant *et al.* (2006) es la condición del sexo del ejemplar nodriza; se identifica de esta manera que los machos de *H. sanctamariensis* sp. nov. transportan sus renacuajos (Figura 11) y este comportamiento considerado primitivo, es compartido con otras especies de la cordillera Oriental como *H. subpunctatus* de las partes altas en los Andes (Fandiño *et al.*, 1998). Sin embargo, las implicaciones evolutivas de este comportamiento no han sido documentadas en la totalidad de las especies colombianas (Tabla 3), lo que requiere de mayor evidencia para sus análisis (Grant *et al.*, 2006).

Otro caracter corresponde al patrón de la coloración caudal de las larvas (estados de carácter 87 *sensu* Grant *et al.*, 2006), que es un rasgo no estudiado en casi todas las descripciones de las especies colombianas (Tabla 3) y por lo tanto requiere mayor evaluación al emplear combinaciones con otros caracteres larvales (Anganoy-Criollo, 2013; Sánchez, 2013). En *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. este rasgo es estable durante el desarrollo ontogénico (Figura 12) con un patrón de manchas (melanóforos) irregulares (condición 1, *sensu* Grant *et al.*, 2006) que *a priori* es descrito en *Hyloxalus pulchellus* (*sensu* Coloma, 1995), *Hyloxalus bocagei* (Páez-Vacas *et al.*, 2010), *Hyloxalus edwardsi* (*sensu* Lynch, 1982) e *Hyloxalus subpunctatus* (*sensu* Anganoy-Criollo, 2013, cuya variación incluye condiciones 1 y 2).

Así mismo, otro rasgo considerado pleisiomórfico entre los dendrobátidos es la presencia de una banda lateral oblicua completa (Myers *et al.*, 1991; Grant *et al.*, 2006; Anganoy-Criollo, 2012) que en *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. es compartida con *H. picachos* y *Allobates ranoides* de las estribaciones andinas en la cordillera Oriental, siendo un rasgo estable en todos los ejemplares adultos (Figura 6) y es conspicuo en las larvas (Figura 12) a partir de los estadios de desarrollo 41 (*sensu* Gosner, 1960).

Los recientes cambios nomenclaturales propuestos para *Hyloxalus picachos* y *H. cepedai* reflejan de forma puntual la problemática y limitaciones de las propuestas previas en la asignación genérica de algunas especies, basados en rasgos morfológicos y su congruencia con las hipótesis filogenéticas basados en datos moleculares; aún si empleamos sinapomorfias optimizadas inequívocamente como la presencia de banda ventrolateral pálida en el género *Allobates* que está presente en *Hyloxalus cepedai* (Morales, 2002; Grant *et al.*, 2017) (Figura 8A). Esto conduce a la necesidad de mayor evidencia, ya que si evaluamos como marco de referencia la información biológica disponible de las 22 especies colombianas asignadas al género *Hyloxalus*, junto con las 12 especies de *Allobates* (Acosta-Galvis, 2017, <http://www.batrachia.com>), la información sobre sus estados larvales, secuencias moleculares y vocalizaciones es limitada y heterogénea (Tabla 3). Bajo esta apreciación, uno de los retos en la generación robusta de hipótesis filogenéticas está cimentada en adecuados métodos de inferencia, junto con la obtención y consolidación de esta evidencia con el objeto de medir los procesos de especiación y sus implicaciones evolutivas.

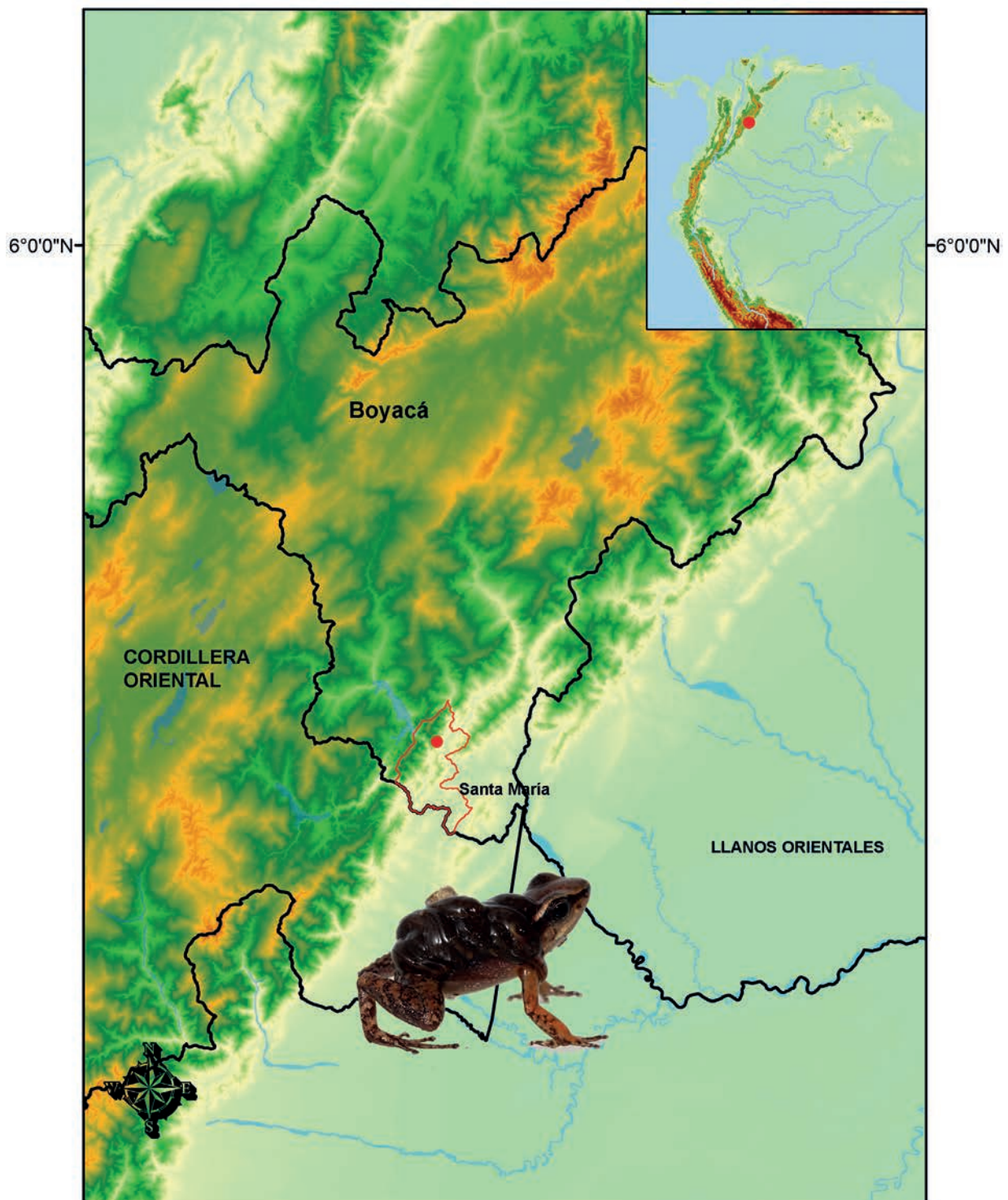


Figura 15. Distribución de *Hyloxalus sanctamariensis* sp. nov. en los bosques subandinos de las estribaciones orientales de la cordillera Oriental; localidad típica (punto rojo).

Tabla 3. Síntesis del estado de conocimiento de las especies reportadas de los géneros *Allobates* e *Hyloxalus* en Colombia, basado en los referentes básicos de su historia natural.

	Vocalizaciones	Renacuajos	Genes secuenciados (o aplicación en filogenias)
Familia Aromobatidae			
<i>Allobates femoralis</i> (Boulenger, 1884)	Amézquita <i>et al.</i> 2009	Lescure 1976, Silverstone 1976, Sánchez 2013	Vences <i>et al.</i> 2000, 2003, Santos <i>et al.</i> 2003, Amézquita <i>et al.</i> 2009, Pyron y Wiens 2011, Grant <i>et al.</i> 2006, Muñoz <i>et al.</i> 2015, Grant <i>et al.</i> 2017.
<i>Allobates brunneus</i> (Cope, 1887)	Lima <i>et al.</i> 2009	Lima <i>et al.</i> 2009	Grant <i>et al.</i> 2006, 2017.
<i>Allobates ignotus</i> (Anangoy, 2012)	-	-	-
<i>Allobates juanii</i> (Morales, 1994)	Grant y Rodríguez 2001	-	Pyron y Wiens 2011, Grant <i>et al.</i> 2006, 2017.
<i>Allobates marchesianus</i> (Melin, 1941)	Coloma 1995, Caldwell <i>et al.</i> 2002	Edwards 1974, Duellman 1978, Coloma 1995, Caldwell <i>et al.</i> 2002b, Sánchez 2013	-
<i>Allobates myersi</i> (Pyburn, 1981)	Pyburn, 1981	-	-
<i>Allobates niputidea</i> Grant, Acosta y Rada, 2007	-	Grant <i>et al.</i> 2007	Grant <i>et al.</i> 2006, 2017.
<i>Allobates paleovarzensis</i> Lima, Caldwell, Biavati y Montanarin, 2010	Lima <i>et al.</i> 2010	Lima <i>et al.</i> 2010	Grant <i>et al.</i> 2017
<i>Allobates ranoides</i> (Boulenger, 1918)	-	-	-
<i>Allobates talamancae</i> (Cope, 1875)	Savage 2002	Savage 1968, Savage 2002, Sánchez 2013	Grant <i>et al.</i> 2006, 2017.
<i>Allobates trilineatus</i> (Boulenger, 1813)	De la Riva <i>et al.</i> 1996, Köhler y Lötters 1999, Grant y Rodríguez 2001	Sánchez 2013	Grant <i>et al.</i> 2006, 2017.
<i>Allobates wayuu</i> (Acosta, Cuentas y Coloma, 1999)	-	Acosta <i>et al.</i> 1999	-
Familia Dendrobatidae			
<i>Hyloxalus cepedai</i> (Morales, 2000)	-	-	Grant <i>et al.</i> 2017
<i>Hyloxalus picachos</i> (Ardila, Acosta y Coloma, 1999)	-	-	Grant <i>et al.</i> 2017
<i>Hyloxalus fascianigrus</i> (Grant y Castro, 1998)	Grant y Castro 1998	Grant y Castro 1998	-
<i>Hyloxalus abditaurantius</i> (Silverstone, 1975)	-	-	-

Cont. **Tabla 3.** Síntesis del estado de conocimiento de las especies reportadas de los géneros *Allobates* e *Hyloxalus* en Colombia, basado en los referentes básicos de su historia natural.

	Vocalizaciones	Renacuajos	Genes secuenciados (o aplicación en filogenias)
Familia Dendrobatidae			
<i>Hyloxalus betancuri</i> (Rivero y Serna, 1991)	-	-	-
<i>Hyloxalus bocagei</i> (Jiménez de la Espada, 1871)	-	Páez-Vacas <i>et al.</i> , 2010, Sánchez 2013	Vences <i>et al.</i> 2000, 2003, Santos <i>et al.</i> 2003, Páez-Vacas <i>et al.</i> 2010, Pyron y Wiens 2011, Grant <i>et al.</i> 2006, 2017
<i>Hyloxalus borjai</i> (Rivero y Serna, 1995)	-	-	-
<i>Hyloxalus brevipartus</i> (Rivero y Serna, 1986)	-	-	-
<i>Hyloxalus chocoensis</i> (Boulenger, 1912)	-	-	-
<i>Hyloxalus edwardsi</i> (Lynch, 1982)	-	Lynch 1982, Sánchez 2013	-
<i>Hyloxalus excisus</i> (Rivero y Serna, 2000 "1995")	-	-	-
<i>Hyloxalus faciopunctulatus</i> (Rivero, 1991)	-	-	-
<i>Hyloxalus infraguttatus</i> (Boulenger, 1898)	-	Coloma, 1995	Santos <i>et al.</i> 2003, Grant <i>et al.</i> 2006
<i>Hyloxalus lehmanni</i> (Silverstone, 1971)	-	Sánchez 2013	Grant <i>et al.</i> 2006
<i>Hyloxalus pinguis</i> (Rivero y Granados, 1989)	-	-	-
<i>Hyloxalus pulchellus</i> (Jiménez De la Espada, 1875)	Coloma 1995	Edwards 1974, Coloma 1995	Santos <i>et al.</i> 2003, Grant <i>et al.</i> 2006
<i>Hyloxalus ramosi</i> (Silverstone, 1971)	-	-	-
<i>Hyloxalus ruizi</i> (Lynch, 1982)	-	-	-
<i>Hyloxalus saltuarius</i> (Grant y Ardila, 2002)	-	-	-
<i>Hyloxalus sauli</i> (Edwards, 1974)	Duellman 1978	Edwards 1974	Grant <i>et al.</i> 2006
<i>Hyloxalus subpunctatus</i> (Cope, 1899)	Navas, 1996, 1996 a, Fandiño <i>et al.</i> 1997, Navas y Bevier 2001,	Stebbins y Hendrickson 1959, Fandiño <i>et al.</i> 1997, Anganoy-Criollo 2013, Sánchez 2013	Vences <i>et al.</i> 2003, Páez-Vacas <i>et al.</i> 2010, Pyron y Wiens 2011, Grant <i>et al.</i> 2006, Muñoz <i>et al.</i> 2015, Grant <i>et al.</i> 2017
<i>Hyloxalus vergeli</i> (Hellmich, 1940)	-	Sánchez 2013	Grant <i>et al.</i> 2017

Agradecimientos

Esta contribución se realizó en el marco de las actividades de investigación en las Colecciones Biológicas del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt auspiciado por la Resolución 0069 de 2017 - MADS. El trabajo de campo fue posible gracias a la salida de campo del curso Colecciones Biológicas de la Universidad de los Andes y en especial a Andrés Cuervo y sus estudiantes Nicolás Muñoz y Mariana Pineda. Igualmente hacemos extensivo nuestro agradecimiento a Nohora Alvarado coordinadora de la Biblioteca del Instituto Humboldt y Daniela Fernández del banco de imágenes quienes amablemente facilitaron la digitalización de parte del material fotográfico. Sergio Córdoba y Kevin Borja permitieron el depósito de las vocalizaciones en la colección de sonidos ambientales del BSA. Finalmente, a John Lynch y a los evaluadores anónimos por sus invaluable comentarios y aportes en este manuscrito.

Referencias

- Acosta-Galvis, A. R., Cuentas, D. y Coloma, L. (1999). Una nueva especie de *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) de la región del Caribe de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23 (Suplemento especial): 225-230.
- Altig, R. y McDiarmid, R. W. (1999). Body plan: development and morphology. En McDiarmid, R.W. y Altig R. (Eds.) *Tadpole: the biology of anuran larvae*. London: The University of Chicago Press. 458 pp.
- Amézquita, A., Lima, A. P., Jehle, R., Castellanos, L., Ramos, O., Crawford, A. J., Gasser, H. y Hoedl, W. (2009). Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(4): 826-838.
- Anganoy-Criollo, M. (2012). A new species of *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the western flank of the Serranía de Perijá, Colombia. *Zootaxa*, 3308(1): 49-62.
- Anganoy-Criollo, M. (2013). Tadpoles of the High-Andean *Hyloxalus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae) with description of larval variation and species distinction by larval morphology. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 53 (15): 221-224.
- Angarita-Sierra, T., Anganoy-Criollo, M., Ospina-Sarria, J. J., Pedroza-Banda, R. y Lynch, J. D. (2013). *Guía de campo de los anfibios y reptiles del departamento de Casanare-Colombia*. Bogotá-Arauca: Universidad Nacional de Colombia, Sede Orinoquia, YOLUKA ONG, Fundación de Investigación en Biodiversidad y Conservación. 117 pp.
- Ardila-Robayo, M. C., Acosta-Galvis, A. R. y Coloma, L. (1999). Una nueva especie de *Colostethus* Cope, 1867 (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) de la cordillera Oriental colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23 (Suplemento especial): 239-244.
- Ardila-Robayo, M. C. y Acosta-Galvis, A. R. (2000). Anfibios. Colombia diversidad biótica III la región de vida paramuna de Colombia. Bogotá D. C.: Universidad Nacional de Colombia. Pp. 617-628.
- Bernal, M. H. y Lynch, J. D. (2008). Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826(1): 1-25.
- Boulenger, G. A. (1912). Descriptions of new batrachians from the Andes of South America, preserved in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 8, 10: 185-191.
- Caldwell, J. P., Lima, A. P. y Keller, C. (2002). Redescription of *Colostethus marchesianus* (Melin, 1941) from its type locality. *Copeia*, 2002 (1): 157-165.
- Caldwell, J. P., Lima, A. P., Biavati, G. M. y Guyer, C. (2002 b). Descriptions of tadpoles of *Colostethus marchesianus* and *Colostethus caeruleodactylus* (Anura: Dendrobatidae) from their type localities. *Copeia*, 2002(1): 166-172.

- Charif, R., Waack, A. y Strickman, L. (2010). Raven Pro 1.4. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology. 379 pp.
- Chen, M. y Combs, C. (1999). An alternative anesthesia for amphibians: ventral application of benzocaine. *Herpetological Review*, 30(1): 34-34.
- Cisneros-Heredia, D. F. y McDiarmid, R. W. (2007). Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa*, 1572: 1-82.
- Cochran, D. M. y Goin, C. J. (1970). *Frogs of Colombia*. Estados Unidos: Smithsonian Institution Press. 655 pp.
- Coloma, L. A. (1995). Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). *Natural History Museum, University of Kansas*, (87): 1-72.
- Cocroft, R. B. y Ryan, M. J. (1995). Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49(2): 283-303.
- De la Riva, I., Márquez, R., y Bosch, J. (1996). The advertisement calls of three South American poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae), with comments on their taxonomy and distribution. *Journal of Natural History*, 30(9):1413-1420.
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P., Ledec, G. y Young, K. R. (1995). *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. Washington DC.: World Bank. 129 pp.
- Duellman, W. E. (1978). The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador Lawrence. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, 65:1-352.
- Duellman, W. E. y Pyles, R. A. (1983). Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983(3): 639-649.
- Duellman, W. E. y Lehr, E. (2009). *Terrestrial Breeding Frogs (Strabomantidae) in Perú*. Berlin Natur und Tier Verlag. 382 pp.
- Edwards, S. R. (1974). Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 30: 1-14.
- Fandiño, M. C., Lüddecke, H. y Amézquita, A. (1997). "Vocalisation and larval transportation of male *Colostethus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae). *Amphibia-Reptilia*, 18(1): 39-48.
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16(3): 183-190.
- Grant, T. (2004). On the identities of *Colostethus inguinalis* (Cope, 1868) and *C. panamensis* (Dunn, 1933), with comments on *C. latinasus* (Cope, 1863) (Anura: Dendrobatidae). *American Museum Novitates*, (3444): 1-24.
- Grant, T. y Castro, F. (1998). The cloud forest *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) of a region of the cordillera Occidental of Colombia. *Journal of Herpetology*, 32(3): 378-392.
- Grant, T., Humphrey, E. C. y Myers, C. W. (1997). The median lingual process of frogs: a bizarre character of Old World ranoids discovered in South American dendrobatids. *American Museum Novitates*, (3212): 1-40.
- Grant, T. y Rodríguez, L. O. (2001). Two new species of frogs of the genus *Colostethus* (Dendrobatidae) from Perú and a redescription of *C. trilineatus* (Boulenger, 1883)." *American Museum Novitates*, (3335): 1-24.
- Grant, T. y Ardila-Robayo, M. C. (2002). A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the eastern slopes of the cordillera Oriental of Colombia. *Herpetologica*, 58(2): 252-260.
- Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F., Kok, P. J. y Wheeler, W. C. (2006). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-262.
- Grant, T., Acosta-Galvis, A.R. y Rada, M. (2007). A name for the species of *Allobates* (Anura:

- Dendrobatoidea: Aromobatidae) from the Magdalena Valley of Colombia. *Copeia*, 2007(4): 844-854.
- Grant, T, Rada, M., Anganoy-Criollo, M., Batista, A., Díaz, P. H., Jeckel, A. M, Machado, D. J. y Rueda-Almonacid, J. V. (2017). Phylogenetic Systematics of Dart-Poison Frogs and their Relatives Revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12(Special Issue 1):S1-S90.
- Kaplan, M. (1997). A new species of *Colostethus* from the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) with comments on intergeneric relationships within the Dendrobatidae. *Journal of Herpetology*, 31(3): 369-375.
- Koch, C., Venegas, P. J. y Rödder, D. (2011). Advertisement call of *Hyloxalus elachyhistus* (Edwards, 1971) (Anura, Dendrobatidae). *Salamandra*, 47(2) :116-119.
- Kok, P. J. (2010). A redescription of *Anomaloglossus praderioi* (La Marca, 1998) (Anura: Aromobatidae: Anomaloglossinae), with description of its tadpole and call. *Papeís Avulsos de Zoologia*, 50(4): 51-68.
- Kok, P. J., Willaert, B. y Means, D. B. (2013). A new diagnosis and description of *Anomaloglossus roraima* (La Marca, 1998) (Anura: Aromobatidae: Anomaloglossinae), with description of its tadpole and call. *South American Journal of Herpetology*, 8(1): 29-45.
- Köhler, J. y Lötters, S. (1999). Annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, with description of some advertisement calls. *Bonner Zoologische Beiträge*, 48:259-273.
- Köhler, J., Jansen, M., Rodríguez, A., Kok, P. J. R., Toledo, L. F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C. F. B., Rödel, M. O. y Vences, M. (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251 (1): 001-124.
- Lescure, J. (1976). Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane française. VI. Liste préliminaire des anoures. *Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle*, 377:475-525.
- Lima, A. P., Caldwell, J. P. y Strussmann, C. (2009). Redescription of *Allobates brunneus* (Cope) 1887 (Anura: Aromobatidae: Allobatinae), with a description of the tadpole, call, and reproductive behavior. *Zootaxa*, 1988 (1): 1-16.
- Lima, A., Caldewell, J., Biavati, G. y Montanarin, A. (2010). A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae) from paleovárzea forest in Amazonas, Brazil. *Zootaxa*, 2337:1-17.
- Lynch, J. D. (1982). Two new species of poison-dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica*, 38:366-374.
- Lynch, J. D. (2006). The amphibian fauna in the Villavicencio region of eastern Colombia. *Caldasia*, 28(1): 135-155.
- McDiarmid, R. W. y Altig, R. (1999). Tadpoles: the biology of anuran larvae, University of Chicago Press. 444 pp.
- Morales, V. R. (2002 "2000"). Sistemática y biogeografía del grupo *trilineatus* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae, *Colostethus*), con descripción de once nuevas especies. *Publicaciones de la Asociación de Amigos Doñana*, 13: 1-59.
- Muñoz-Ortiz A., Velásquez-Álvarez, A. A., Guarnizo, C. E y Crawford, A. J. (2015). Of peaks and valleys: testing the roles of orogeny and habitat heterogeneity in driving allopatry in midelevation frogs (Aromobatidae: *Rheobates*) of the northern Andes. *Journal of Biogeography*, 42: 193-205.
- Myers, C. W. (1991). Distribution of the dendrobatid frog *Colostethus chocoensis* and description of a related species occurring macrosympatrically. *American Museum Novitates*, 3010: 1-15.
- Myers, C. W., Paolillo, O. A. y J. W. Daly. (1991). Discovery of a defensively malodorous and nocturnal frog in the family Dendrobatidae: phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuelan Andes. *American Museum Novitates*, (3002): 1-33.

- Navas, C. A. (1996). Thermal dependency of field locomotor and vocal performance of high-elevation anurans in the tropical Andes. *Journal of Herpetology*, 30(4): 478-487.
- Navas, C. A. (1996 a). The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species. *Journal of Herpetology*, 30(4): 488-497.
- Navas, C. A., y Bevier, C. R. (2001). Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica*, 57(3): 384-395.
- Olson, D. M. y Dinerstein, E. (2002). The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89: 199-224 p.
- Páez-Vacas, M. I., Coloma, L. A. y Santos, J. C. (2010). Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa*, 2711: 1-75.
- Pedroza-Banda, R., Ospina-Sarria, J. J., Angarita-Sierra, T., Anganoy-Criollo, M. y Lynch, J. D. (2014). Estado del conocimiento de la fauna de anfibios y reptiles del departamento de Casanare, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(146): 17-34.
- Pyburn, W. F. (1981). A new poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the forest of southeastern Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 94: 67-75.
- Pyron, R. A. y Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543-583.
- Rivero, J. A. (1991). New *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) from South America. *Breviora. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts*, 493:1-28.
- Rivero, J. A., y Serna, M. A. (1986). Dos nuevas especies de *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae). *Caldasia*, 15: 525-531.
- Rivero, J. A. y Serna, M. A. (1991). Tres nuevas especies de *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de Colombia. *Trianea*, 4: 481-495.
- Rivero, J. A. y Granados-Díaz, H. (1990 "1989"). Nuevos *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) del departamento de Cauca, Colombia. *Caribbean Journal of Science*, 25: 148-152.
- Rivero, J. A. y Serna, M. A. (1995). Nuevos *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) del departamento de Antioquia, Colombia, con la descripción del renacuajo de *Colostethus fraterdanieli*. *Revista de Ecología Latino Americana*, 2(1-3): 45-58.
- Sánchez, D. A. (2013). Larval morphology of Dart-Poison Frogs (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae and Dendrobatidae). *Zootaxa*, 3637(5): 569-591.
- San Mauro, D., Gower, D. J., Oommen, O. V., Wilkinson, M. y Zardoya, R. (2004). Phylogeny of caecilian amphibians (Gymnophiona) based on complete mitochondrial genomes and nuclear RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(2): 413-427.
- Santos J.C., Coloma, L.A. y Cannatella, D.C. (2003). Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 21335-21100.
- Santos J. C., Baquero, M., Barrio-Amoros, C., Coloma, L. A., Erdtmann, L. K., Lima, A. P. y Cannatella, D. C. (2014). Aposematism increases acoustic diversification and speciation in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20141761.
- Savage, J. M. (1968). The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*, 1968(4): 745-776.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago Press. 954 pp.
- Silverstone, P. A. (1971). Status of certain frogs of the genus *Colostethus* with descriptions of new

- species. *Contributions in Science, Natural History Museum. Los Angeles County*, (215): 1-8.
- Silverstone, P. A. (1975). Two new species of *Colostethus* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from Colombia. *Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County*, (268): 1-10.
- Silverstone, P. A. (1976). A revision of the Poison-Arrow Frogs of the Genus *Phylllobates* Bibron in sagra (Family Dendrobatidae). *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Bulletin*, 27 (1-53).
- Stebbins, R. C. y Hendrickson, J. R. (1959). Field studies of amphibians in Colombia, South America. *University of California Publications in Zoology*, 56(5): 497-540.
- Vences, M., Kosuch, J., Lötters, S., Widmer, A., Jungfer, K. H., Köhler, J., y Veith, M. (2000). Phylogeny and classification of poison frogs (Amphibia: Dendrobatidae), based on mitochondrial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(1): 34-40.
- Vences M., Kosuch, J., Haddad, C. F. B., La Marca, E., Lötters, S. y Veith, M. (2003). Convergent evolution of aposematic coloration in Neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Organisms Diversity and Evolution*, 3: 215-226.
- Zardoya, R. y Meyer, A. (1996). Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. *Molecular Biology and Evolution*, 13: 933-942.

Anexo 1.

Especímenes examinados. *Hyloxalus cepedai*: COLOMBIA, **departamento de Arauca**, municipio de Tamé, vereda Sabana de La Vega, Finca Casirba, 6°22'52.1"N-71°55'1.3"O, 750 m s.n.m., IAvH-Am-10156, IAvH-Am-10162; **departamento de Casanare**, municipio de Nunchía, vereda Vega Piedecuesta, finca las Canarias, 450 m s.n.m., IAvH-Am-6713; municipio de Yopal, corregimiento El Charte, vereda Rincón del Soldado, bosque El Secreto parte alta, 5°23'48,8"N-72°29'14,6"O, 1018 m s.n.m., IAvH-Am-10713.

Hyloxalus picachos: COLOMBIA, **departamento de Caquetá**, municipio de San Vicente de Cagúan, inspección de policía Guayabal, finca Andalucía, 2°44'41"N-74°53'22"O, 1550 m s.n.m., IAvH-Am-6520-35.

Hyloxalus pulchellus: COLOMBIA, **departamento del Cauca**, municipio Silvia, 2400 m s.n.m., IAvH-Am-0020, 2320 m s.n.m., IAvH-Am-3448-9 IAvH-Am-3485-3495; **departamento de Nariño**, laguna de La Cocha, 2790 m s.n.m., IAvH-Am-3446-7.

Hyloxalus subpunctatus: COLOMBIA, **departamento de Boyacá**, Parque Nacional Natural, Sierra Nevada del Cocuy, Valle del Frailejón, flanco sur de la Sierra Nevada del Cocuy, 3800 m s.n.m., 6°43'N-72°45'O, MUJ 406, municipio de Garagoa, vereda Ciénaga-Valvanera, Reserva Natural Privada El Secreto, 2100 m s.n.m., 5°07'N-73°15'O, MUJ 1582; **departamento de Cundinamarca**, municipio de Cáqueza Parque Nacional Natural Chingaza, MUJ 598-99, MUJ 600, MUJ 1091, MUJ 1097-8, cerca de la quebrada La Siberia en la desembocadura del río La Playa, 2600 m s.n.m., 4°35'N-73°36'O, MUJ 447-8, cerca al sitio La Playa, 3140 m s.n.m., 4°34'N-73°46'O MUJ 545, 548-51, sitio La Playa, 3000 m s.n.m., MUJ 1120, Parque Nacional Natural Chingaza hacia el sitio La Playa, 3140 m. s.n.m., 4°34'N-73°57'30"O, MUJ 1111-2, carretera al sitio La Paila, 3150 m s.n.m., 4°28'N-73°47'O, MUJ 445, 2 kilómetros antes del río Frío, 3400 m s.n.m., 4°30'N-73°45'O, MUJ 574 laguna de Buitrago, 3360 m s.n.m., 4°45'N-73°50'O, MUJ 1099-1101 MUJ 1103-04, MUJ 1107-08, cerca de la laguna de Buitrago, 3200

m s.n.m., 4°45'N-73°50'O, MUJ 1115-18, vereda California, cerca al sector de Piedras Gordas, 3210 m s.n.m., 4°45'N-73°51'O MUJ 1094, 3250 m s.n.m., MUJ 1095-6, 3210 m s.n.m., MUJ 1102, MUJ 1109, 3200 m s.n.m., MUJ 1113, 3240 m s.n.m., MUJ 1122-23, quebrada Piedras Gordas, 3210 m s.n.m., 4°45'N-73°51'O, MUJ 1106, , sitio Piedras Gordas, 3250 m. s.n.m., 4°44'N-73°51'O, MUJ555, vereda California, cerca de la quebrada Piedras Gordas, 2850 m s.n.m., 4°44'N-73°52'O, MUJ 567-68, carretera a la laguna El Medio, 3210 m s.n.m., 4°32'N-73°45'O, MUJ 1114, MUJ 671, valle del Frailejón, 4°36'N-73°46'O, 3150-3500 m s.n.m., MUJ 446, MUJ 1119 MUJ 1124-5, 3000 m s.n.m., MUJ 1129, 3500 m s.n.m., 4°36'N-73°46'O, MUJ 1126, kilómetro 5 carretera "La Paila" vía al municipio de Fómeque, 3300 m s.n.m., 4°32'N-73°46'O, MUJ 1121, embalse de Chuza cerca al Casino 2967 m s.n.m., 4°38'N-73°44'O, MUJ 1127-28, sitio Chuza cerca al embalse de Chuza, 2850 m s.n.m., 4°39'N-73°43'O, MUJ 1131, 3300 m s.n.m., 4°38'N-73°44'O, 9 kilómetros al norte del campamento Monteredondo, 3140 m s.n.m., 4°40'N-73°44'O, MUJ 1130, carretera del Parque nacional Natural Chingaza al municipio de Fómeque, sitio El Arnical, 3300 m s.n.m., 4°30'N-73°46'O, MUJ 556, Parque Nacional Natural Chingaza hacia el municipio de Guasca, laguna de Siecha, 3600 m s.n.m., 4°47'N-73°51'O, MUJ 693-4, cerca de la laguna de Buitrago, 3600 m s.n.m., 4°46'N-73°50'O, MUJ 435-37.

Hyloxalus saltuarius: COLOMBIA, **departamento del Huila**, municipio de Acevedo, vertiente occidental de la Cabaña Las Brisas, 1 km de la bocatoma, Parque Nacional Natural Cueva de Los Guácharos, 1700-2000 m s.n.m., IAvH-Am-7644-5.

Hyloxalus vergeli: COLOMBIA, **departamento del Huila**, municipio de Neiva, vereda Tamarindo, alto La Tribuna, Reserva Natural Privada Hocol, Centro de investigación y Educación La Tribuna, 780 m s.n.m., 3° 4'N -75°22,3'O, MUJ 4297-4328, MUJ 4344-4345, MUJ 4370, MUJ 5017-5018; **departamento de Cundinamarca**, municipio de Sylvania, IAvH-Am-521, IAvH-Am-523, IAvH-Am-527.

Allobates brunneus: COLOMBIA, **departamento de Putumayo**, Parque Nacional Natural La Paya, Cabaña Viviano Cocha, 0°7'S-74°56'O, 320 m s.n.m., IAvH-Am-7807, Cabaña La Paya, 0°2'S-75°12'O, 330 m s.n.m., IAvH-Am-7118 IAvH-Am-9141-3.

Allobates femoralis: COLOMBIA, **departamento de Amazonas**, municipio de Leticia, selva al occidente del Internado Nazareth IAvH-Am-2867-8; Parque Nacional Natural Amacayacu, cabaña Mata-mata, IAvH-Am-4012, Parque Nacional Natural Amacayacu, IAvH-Am-2191, IAvH-Am-2312-4, centro de visitantes Parque Nacional Natural Amacayacu, IAvH-Am-5386; corregimiento La Chorrera, río Igará-Paraná, 50 kms arriba de la Chorrera, 300 m s.n.m. IAvH-Am-3693-5, Puerto Rastrojo, río Mirití Paraná, IAvH-Am-3948, IAvH-Am-4515; **departamento de Caquetá**, Las Islas Río Caquetá, IAvH-Am-0461. Belén de Los Andaquies, 312 m s.n.m.; IAvH-Am-5023; **departamento del Cauca**, municipio de Santa Rosa, vereda El Carmen, Pozo Mirafior, Finca El Triunfo, orilla río Tambor, 380 m s.n.m. IAvH-Am-5734; vereda Nabueno, Mary II, IAvH-Am-5764; **departamento de Vaupés**, municipio Taraira, Estación Biológica Caparú, Lago Taraira, IAvH-Am-0981; **departamento del Meta**, río Duda, Estación Primatológica Puerto Chamuza, Parque Nacional Natural Tinigua, IAvH-Am-5322, IAvH-Am-5303, IAvH-Am-5312.

Allobates juanii: COLOMBIA, **departamento de Boyacá**, municipio Campo hermoso, río Lengupa, vía Campo Hermoso al río Lengupa, 840 m s.n.m., IAvH-Am-6597-9; municipio Garagoa, vía Garagoa-San Luis de Gaceno, 520 m s.n.m., IAvH-Am-6609-23; **departamento de Casanare**, municipio de Aguazul, vereda La Turua, Taladro 221, IAvH-Am-9699-701; **departamento del Meta**, cuenca alta del río Orototy, IAvH-Am-11500.

Allobates paleovarzensis: COLOMBIA: **departamento de Amazonas**, municipio de Leticia, Reserva Forestal del Río Calderón, Estación Biológica El Zafire, 4°00'21"S- 69°54'45"O, 146 m. s.n.m. IAvH-Am-12046, IAvH-Am-10382.

Anexo 2.

Variación morfométrica (en mm) de las larvas de *Hyloxalus sanctamariensis*. Para definición de las variables morfométricas empleadas, véase sección de Métodos: Morfología de las larvas.

Caracter	Estadio 26 (n=11)	Estadio 27 (n=13)	Estadio 28 (n=15)	Estadio 29 (n=7)	Estadio 30 (n=2)	Estadio 32 (n=1)	Estadio 34 (n=2)	Estadio 35 (n=4)	Estadio 36 (n=4)	Estadio 37 (n=4)	Estadio 39 (n=2)	Estadio 40 (n=2)	Estadio 41 (n=1)
LT	17,1±2,7 (12,8-21,4)	19,2±2,6 (15,1-23,1)	19,4±2,9 (12,8-23,8)	23,7±1,4 (21,7-26,3)	22,6±3,9 (19,9-25,4)	24,6	27,4±0,3 (27,2-27,7)	28,4±1,7 (26,2-30,1)	31,2±1,1 (29,7-32,3)	29,4±2,1 (26,3-31,4)	31,9±0,4 (31,6-32,2)	33,1±1,1 (32,3-33,9)	31,4
LC	6,5±0,9 (5,2-7,8)	7,0±1,0 (5,3-8,3)	7,2±0,7 (5,9-8,6)	8,3±0,3 (7,7-8,9)	7,9±1,0 (7,1-8,7)	8,8	9,6±0,01 (9,66-9,68)	10,1±0,2 (9,9-10,4)	10,2±0,5 (9,8-10,4)	10,2±0,1 (10,0-10,4)	10,6±0,6 (10,2-11,1)	10,6±0,1 (10,6-10,7)	10
LCD	10,5±2,0 (7,0-13,6)	12,1±1,8 (9,8-15,8)	12,1±2,2 (6,8-15,5)	15,3±1,1 (13,5-17,4)	14,7±2,8 (12,7-16,7)	15,7	17,7±0,3 (17,5-18,0)	18,3±1,5 (16,3-20,0)	20,9±0,7 (19,8-21,5)	19,2±2,2 (15,9-21,2)	21,2±0,2 (21,1-24,6)	22,4±1,2 (21,6-23,3)	21,4
ACo	3,0±0,4 (2,3-4,0)	3,3±0,5 (2,4-3,9)	3,5±0,5 (2,5-4,8)	3,5±0,6 (2,0-4,1)	3,6±0,6 (3,1-4,1)	4,4	4,4±0,02 (4,41-4,44)	4,8±0,1 (4,6-5,0)	4,7±0,2 (4,5-5,1)	4,9±0,1 (4,7-5,0)	4,9±0,01 (4,93-4,95)	5,1±0,1 (5,0-5,2)	5,1
AnCo	3,7±0,5 (2,7-4,7)	4,0±0,6 (2,9-4,9)	4,0±0,5 (3,0-4,9)	4,6±0,2 (4,2-5,0)	4,5±0,9 (3,8-5,1)	5,4	5,4±0,0 (5,4-5,4)	5,8±0,1 (5,7-6,0)	6,0±0,2 (5,8-6,3)	5,8±0,2 (5,5-6,1)	6,0±0,4 (5,7-6,3)	6,5±0,3 (6,3-6,8)	7,1
ACf	3,3±0,4 (2,7-4,2)	3,5±0,5 (2,7-4,3)	3,6±0,3 (2,8-4,4)	4,1±0,2 (3,8-4,5)	3,7±0,9 (3,0-4,4)	4,9	4,8±0,03 (4,82-4,87)	5,1±0,2 (4,8-5,3)	5,3±0,1 (5,1-5,5)	5,2±0,1 (4,9-5,3)	5,3±0,2 (5,1-5,4)	5,7±0,1 (5,6-5,8)	6,0
Mcd	1,8±0,2 (1,4-2,2)	1,9±0,2 (1,6-2,3)	2,0±0,2 (1,5-2,6)	2,3±0,3 (1,8-2,8)	2,3±0,6 (1,8-2,8)	2,6	2,5±0,3 (2,3-2,8)	3,3±0,4 (2,6-3,6)	3,6±0,2 (3,4-3,9)	3,3±0,4 (2,6-3,6)	3,3±0,09 (3,2-3,3)	3,8±0,4 (3,5-4,1)	4,6
Amcd	1,5±0,1 (1,2-1,8)	1,6±0,2 (1,2-1,9)	1,8±0,3 (1,3-2,3)	1,9±0,09 (1,7-2,0)	1,8±0,5 (1,5-2,2)	2,2	2,2±0,08 (2,1-2,2)	2,3±0,2 (2,1-2,6)	2,8±0,1 (2,7-3,0)	2,6±0,4 (2,0-3,0)	2,9±0,3 (2,7-3,1)	3,2±0,07 (3,1-3,2)	3,3
MxAc	3,3±0,5 (2,5-4,3)	3,6±0,6 (2,5-4,6)	3,7±0,7 (3,0-5,9)	4,0±0,3 (3,7-4,7)	3,8±1,0 (3,1-4,5)	5,3	4,3±0,1 (4,2-4,4)	4,8±0,3 (4,5-5,2)	5,1±0,4 (4,6-5,6)	5,3±0,3 (4,7-5,5)	5,4±0,5 (5,1-5,8)	5,7±0,2 (5,5-5,9)	5,7
DIO	1,1±0,1 (0,9-1,4)	1,2±0,1 (0,9-1,5)	1,2±0,1 (0,9-1,4)	1,3±0,08 (1,2-1,5)	1,3±0,3 (1,1-1,5)	1,5	1,4±0,07 (1,3-1,4)	1,5±0,1 (1,3-1,6)	1,4±0,08 (1,3-1,5)	1,4±0,04 (1,4-1,5)	1,4±0,09 (1,3-1,5)	1,6±0,02 (1,5-1,6)	1,6
DO	0,6±0,07 (0,4-0,7)	0,6±0,09 (0,5-0,7)	0,6±0,07 (0,4-0,7)	0,7±0,04 (0,7-0,8)	0,7±0,1 (0,7-0,8)	0,8	1,0±0,02 (1,02-1,05)	1,1±0,04 (1,0-1,1)	1,2±0,01 (1,23-1,27)	1,0±0,1 (0,9-1,2)	1,2±0,1 (1,1-1,3)	1,4±0,007 (1,48-1,49)	1,5
O-N	0,6±0,1 (0,4-1,1)	0,7±0,1 (0,5-1,1)	0,8±0,1 (0,5-1,2)	0,8±0,06 (0,7-0,9)	0,8±0,06 (0,6-0,7)	1,0	0,9±0,1 (0,8-1,0)	1,1±0,6 (0,7-2,1)	0,9±0,07 (0,7-0,9)	0,8±0,07 (0,7-0,9)	1,4±0,3 (1,1-1,7)	0,9±0,02 (0,96-0,99)	1,0

Anexo 2.

Variación morfométrica (en mm) de las larvas de *Hyloxalus sanctamariensis*. Para definición de las variables morfométricas empleadas, véase sección de Métodos: Morfología de las larvas.

Caracter	Estadio 26 (n=11)	Estadio 27 (n=13)	Estadio 28 (n=15)	Estadio 29 (n=7)	Estadio 30 (n=2)	Estadio 32 (n=1)	Estadio 34 (n=2)	Estadio 35 (n=4)	Estadio 36 (n=4)	Estadio 37 (n=4)	Estadio 39 (n=2)	Estadio 40 (n=2)	Estadio 41 (n=1)
DNR	0,9±0,2 (0,6-1,2)	0,9±0,1 (0,7-1,2)	0,9±0,2 (0,5-1,7)	1,2±0,1 (1,0-1,4)	0,9±0,2 (0,8-1,1)	1,0	1,0±0,1 (0,9-1,1)	1,2±0,3 (0,8-1,6)	1,2±0,1 (1,1-1,4)	1,3±0,3 (0,9-1,5)	1,4±0,2 (1,3-1,4)	1,8±0,2 (1,7-2,0)	1,2
DIN	1,0±0,1 (0,8-1,3)	1,1±0,2 (0,8-1,6)	1,2±0,2 (0,7-1,6)	1,4±0,1 (1,2-1,5)	1,3±0,1 (1,2-1,5)	1,4	1,3±0,1 (1,1-1,4)	1,7±0,3 (1,3-2,1)	1,8±0,1 (1,6-1,8)	1,8±0,1 (1,6-1,8)	1,6±0,1 (1,5-1,7)	1,9±0,02 (1,90-1,94)	1,8
Ltc	1,1±0,2 (0,8-1,7)	1,2±0,2 (0,8-1,8)	1,3±0,4 (0,3-1,8)	1,5±0,1 (1,2-1,8)	1,6±0,05 (1,5-1,6)	2,4	1,6±0,2 (1,4-1,7)	1,7±0,4 (1,2-2,1)	2,3±0,4 (1,6-2,7)	1,9±0,1 (0,8-1,1)	2,7±0,09 (2,6-2,7)	3,1±0,1 (3,0-3,2)	1,9
Atc	0,3±0,06 (0,2-0,4)	0,4±0,1 (0,2-0,6)	0,5±0,1 (0,3-0,7)	0,6±0,1 (0,4-0,8)	0,4±0,03 (0,40-0,45)	0,6	0,5±0,06 (0,4-0,7)	0,6±0,3 (0,2-1,3)	0,8±0,4 (0,2-1,3)	1,0±0,1 (0,8-1,1)	0,7±0,3 (0,4-0,9)	0,9±0,2 (0,7-1,1)	0,5
Ado	1,7±0,2 (1,3-2,1)	1,8±0,2 (1,5-2,1)	2,0±0,3 (1,6-3,0)	2,2±0,1 (2,0-2,3)	2,2±0,09 (2,1-2,2)	2,5	2,4±0,14 (2,3-2,6)	2,3±0,2 (1,9-2,5)	2,5±0,1 (2,3-2,6)	2,3±0,2 (1,9-2,4)	2,6±0,04 (2,5-2,6)	2,9±0,07 (2,8-2,9)	2,5
Hdo	0,8±0,1 (0,5-1,0)	0,8±0,1 (0,4-1,1)	0,9±0,1 (0,7-1,3)	1,0±0,1 (0,8-1,1)	0,8±0,05 (0,7-0,8)	1,0	1,0±0,007 (1,0-1,1)	1,2±0,08 (1,1-1,3)	1,1±0,07 (1,0-1,2)	1,2±0,1 (1,1-1,5)	1,3±0,1 (1,2-1,4)	1,3±0,4 (1,0-1,6)	1,4
Dae	4,1±0,4 (3,3-4,8)	4,3±0,5 (3,3-5,0)	4,6±0,7 (3,5-6,7)	5,1±0,2 (4,8-5,5)	5,1±0,7 (4,5-5,6)	5,9	6,0±0,1 (5,9-6,1)	6,1±0,1 (6,0-6,4)	6,3±0,2 (6,0-6,4)	6,2±0,2 (5,8-6,4)	6,2±0,1 (6,0-6,3)	7,1±0,02 (7,12-7,15)	6,7

Andrés R. Acosta-Galvis
Curador Colección de anfibios y reptiles,
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt
Villa de Leyva, Boyacá, Colombia
aacosta@humboldt.org.co

Adrián Pinzón
Investigador independiente
Barrio Cundinamar, Santa María, Boyacá, Colombia
ranran2085@gmail.com

Una nueva rana nodriza (Anura:
Dendrobatidae) de los bosques de niebla
asociados a la cuenca del Orinoco de Colombia

Citación del artículo: Acosta-Galvis, A. R. y
Pinzón, A. (2018). Una nueva rana nodriza
(Anura: Dendrobatidae) de los bosques de
niebla asociados a la cuenca del Orinoco de
Colombia. *Biota Colombiana*, 19 (Sup. 1): 160-190.
DOI: 10.21068/c2018.v19s1a12. <http://zoobank.org/:urn:lsid:zoobank.org:act:C06E11C1-FDE2-43FA-8260-717CF7E193FE>

Recibido: 8 de agosto de 2017
Aprobado: 30 de enero de 2018