

**REVISTA  
PERUANA DE  
BIOLOGÍA**

Revista Peruana de Biología

ISSN: 1561-0837

lromeroc@unmsm.edu.pe

Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Perú

Aguilar, César; Valencia, Niels

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

Revista Peruana de Biología, vol. 16, núm. 1, agosto, 2009, pp. 43-50

Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Lima, Perú

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=195014940004>

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

redalyc.org

Sistema de Información Científica

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

## 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

Presentado: 23/02/2009  
Aceptado: 10/04/2009  
Publicado online: 28/08/2009

#### Resumen

*Batrachophryalus* 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 *Batrachophryalus* y 13 especies de *Telmatobius* utilizando caracteres morfológicos larvales y adultos, incluyendo caracteres diagnósticos para *Batrachophryalus* y *Telmatobius*, y las sinapomorfías sugeridas para *Telmatobius*. El análisis filogenético dio como resultado 20 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 56 pasos. *Batrachophryalus* forma un grupo monofilético anidado dentro del clado de *Telmatobius*. En este estudio, la mayoría de sinapomorfías que sustentan a *Telmatobius* (incluyendo a *Batrachophryalus*) provienen de la morfología larval y estas sinapomorfías probablemente soporten a todo el género.

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

#### Abstract

*Batrachophryalus* 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 *Batrachophryalus* and 13 species of *Telmatobius* from the central Andes using larval and adult morphology including diagnostic characters for *Batrachophryalus* and *Telmatobius*, and putative synapomorphies for *Telmatobius*. The phylogenetic analysis showed 20 parsimonious trees with 56 steps length. The results of this study hypothesize that the species assigned to *Batrachophryalus* form a monophyletic group nested within *Telmatobius*. In this study, most of the synapomorphies that support *Telmatobius* (including *Batrachophryalus*) come from larval morphology and these synapomorphies will probably support the whole genus.

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

#### Introducción

Los géneros *Batrachophryalus* 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 (Barriónuevo 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, *Batrachophryalus* está limitado a los Andes de Perú central (Fig. 1) con sólo dos especies: *Batrachophryalus macrostomus* Peters, la gran rana del lago Junín y de otras lagunas cercanas, y *Batrachophryalus brachydactylus* Peters de menor tamaño y habitante de riachuelos que drenan al sistema hidrológico de los ríos Mantaro y Perén (Vellard 1952). La restringida distribución de *Batrachophryalus* y su similaridad morfológica y ecológica con *Telmatobius*, llevo a reconsiderar la validez del género *Batrachophryalus* 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-

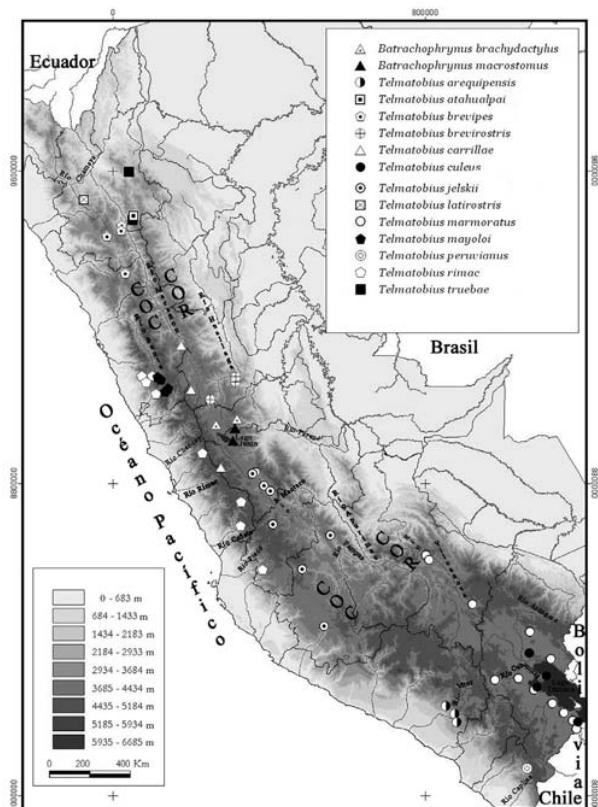


Figura 1. Mapa del Perú con las localidades de las especies de *Batrachophryalus* y *Telmatobius* utilizadas en este estudio. CCC.

puesto relaciones estrechas entre *Telmatobius* y *Batrachophrynu*s (Aguilar y Pacheco 2005, Córdova y Descailleaux 2005, Sinsch et al. 2005). Aguilar y Pacheco (2005) como Córdova y Descailleaux (2005) indican que *Batrachophrynu*s 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 *Batrachophrynu*s y *Telmatobius*, pero *Batrachophrynu*s 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 *Batrachophrynu*s, y los clasifica en dos familias con relaciones muy lejanas entre sí, Ceratophryidae y Batrachophrynidæ. Posteriormente Frost (2009) incorpora a *Batrachophrynu*s dentro de Telmatobiinae (Ceratophryidae) junto con *Telmatobius*. Aguilar (2006) sinonimiza *Batrachophrynu*s y *Telmatobius*, pero no utiliza a ningún Ceratophryidae como grupos externos.

Los objetivos de este estudio son reevaluar las relaciones entre *Batrachophrynu*s y *Telmatobius*, sugerir posibles sinapomorfías 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 condrocráneos 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 tñieron 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 mm<sup>2</sup> 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>Batrachophrynu</i> s <i>brachydactylus</i>	34-37, 39, 40
<i>Batrachophrynu</i> s <i>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 brevirostris</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

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, *Atelognathus 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* (Cycloramphidae) que forma parte de Hesticobatrachia, el grupo hermano de Ceratophryidae (Frost et al. 2006, Grant et al. 2006). Se escoge a *Atelognathus 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 *Batrachophrynu*s 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-Carvalj (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 *Batrachophrynu*s (*B. brachydactylus* y *B. macrostomus*) y 13 especies de *Telmatobius* (*Telmatobius arequipensis* Vellard, *Telmatobius atahualpai* Wiens, *Telmatobius brevipes* Vellard, *Telmatobius brevirostris* Vellard, *Telmatobius carrillae* Morales T. *culeus*, *Telmatobius jelskii* (Peters), *Telmatobius latirostris* Vellard, *Telmatobius marmoratus* (Dumeril y Brion), *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 *Atelognathus 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 replicaciones (10 secuencias de adición al azar), sometidos luego al algoritmo de permutación de ramas (branch swapping) TBR (tree bisection reconnection) y guardando como máximo 10 árboles por replicación. La búsqueda de los árboles se hizo colapsando todos los nodos cuya longitud mínima es cero y sólo se consideraron

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

Morfología del adulto
<b>Morfología externa</b>
Carácter 0. Número de excrecencias nupciales por mm <sup>2</sup> en el primer dedo de la mano del macho: (0) entre 460 y 542 mm <sup>2</sup> ; (1) entre 115 y 287 por mm <sup>2</sup> (2) entre 71 y 100 por mm <sup>2</sup> ; (3) entre 11 y 59 por mm <sup>2</sup> ; (4) entre 1 y 10 por mm <sup>2</sup>
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.
<b>Cráneo y músculos de los dedos</b>
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
<b>Disco oral</b>
Carácter 11. Márgenes laterales del disco oral: (0) emarginado; (1) no emarginado.
Carácter 12. Distribución de las papillas marginales del disco oral: (0) ausentes anteriormente y presentes posteriormente; (1) presentes en todo el borde del disco oral
Carácter 13. Distribución de las papillas submarginales laterales del disco oral: (0) papillas presentes en el labio posterior; (1) papillas presentes en el límite de los labios anterior y posterior; (2) papillas presentes en ambos labios pero no forman una hilera continua; (3) papillas forman una hilera continua en ambos labios
Carácter 14. Papillas submarginales posteriores: (0) ausente; (1) presente.
Carácter 15. Número de filas de denticulos labiales: (0) dos anteriores y tres posteriores; (1) dos anteriores y cuatro posteriores; (2) tres anteriores y seis posteriores
<b>Cavidad bucofaríngea</b>
Carácter 16. Papillas 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 aplano con proyecciones en su borde libre.
Carácter 17. Número de papillas linguales: (0) Cuatro o más papillas; (1) una a tres papillas.
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.
<b>Condrocráneo</b>
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 palatocuadrado: (0) cercana; (1) separada.
Carácter 24. Dirección del proceso ascendente del palatocuadrado 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

## 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 *Batrachophryne* están estrechamente relacionadas, pero forman parte de un clado constituido también por *T. carriæae* y *T. mayoloi*. Las sinapomorfías que apoyan la unión de *Batrachophryne*, *T. carriæae* 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

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

Carácter	Taxón																		
	<i>G. peruviana</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. atahualpae</i>	<i>T. brevipes</i>	<i>T. brevirostris</i>	<i>T. carriiae</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	2	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 *Batrachophrymnus* y *T. carriiae* 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 *Batrachophrymnus* está apoyada por una sinapomorfía, la dirección del proceso ascendente del palatocuadrado al eje axial del condrocráneo 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 excrecencias 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 palatocuadrado al eje axial del condrocráneo. Este clado tiene un valor de Bootstrap de 21.

En el consenso estricto, las restantes especies de *Telmatobius* (*T. atahualpae*, *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 *Batrachophrymnus*) está sustentado por presentar una lengua parcialmente adherida a la cavidad bucal dejando libre al menos el extremo posterior, frontoparietales fusionados pos-

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

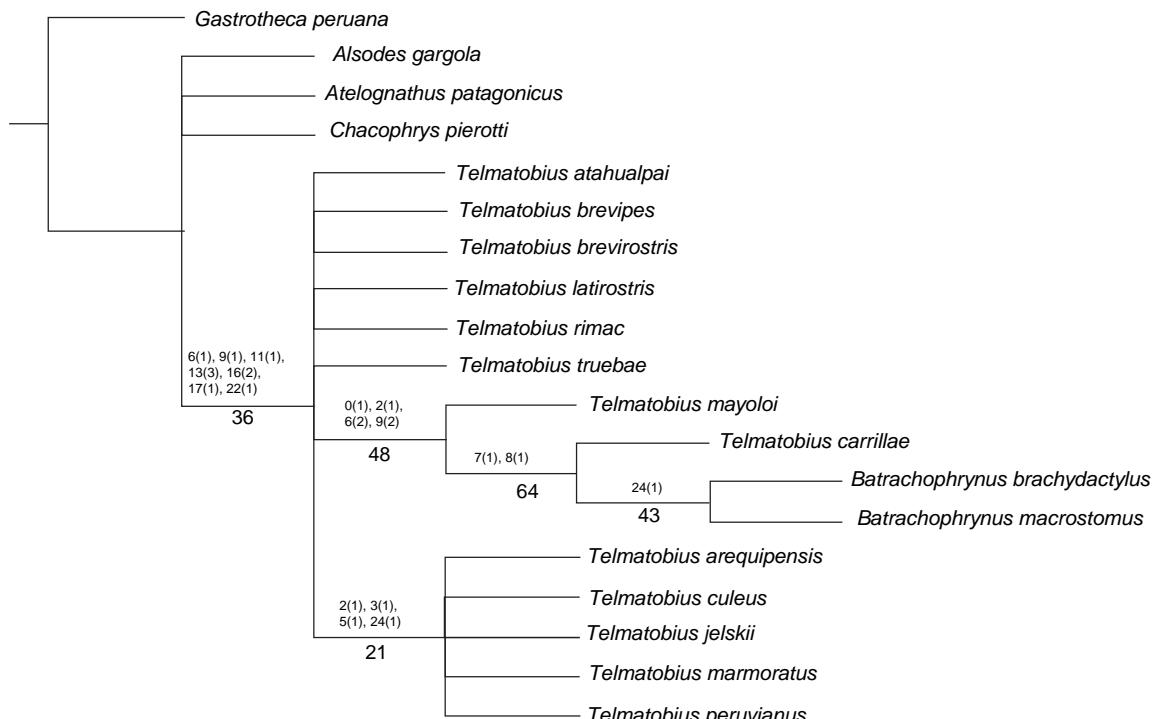
Las relaciones entre los grupos externos (*Alsodes gargola*, *Atelognathus patagonicus* y *Chacophrys pierotti*) no están resueltas.

## Discusión

Este análisis filogenético confirma la hipótesis de que *Telmatobius* es parafilético en relación con *Batrachophrymnus*, y que las especies de *Batrachophrymnus* están más cercanamente relacionadas una con otra dentro de un clado formado por *T. carriiae* y *T. mayoloi* (Aguilar, 2006). Por lo tanto, se sinonimiza *Batrachophrymnus* y *Telmatobius*. Resultados similares han sido obtenidos por un análisis filogenético de 30 especies de *Telmatobius* incluyendo a *Batrachophrymnus* (Barriónuevo, en preparación). En este estudio, *Batrachophrymnus* también se encuentra formando relaciones estrechas con *T. carriiae* 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. carriiae* que con *B. brachydactylus* (Barriónuevo, en preparación).

Los resultados de nuestro estudio y el de Barriónuevo sugieren que los caracteres que habían sido usados para distinguir a *Batrachophrymnus* y *Telmatobius* no son diagnósticos.

**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 reofílicas como *T. atahualpae*, *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 papillas infralabiales laterales en forma de palpos aplaniados con proyecciones en su borde libre, una a tres papillas lingüales, 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 Velasco proporcionó valiosa literatura. Boris Blotto, Mikael Lundberg, Elías Ponce, Juana Suárez y Pablo Venegas apoyaron en la obtención

### Literatura Citada

- Aguilar C. & V. Pacheco. 2005. Contribución de la morfología bucofaríngea larval a la filogenia de Batrachophryne y *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 *Batrachophryne* (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, Magíster 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](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 atahualpae* (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.
- Barriosuevo J. S & D. Baldo. 2009. A new species of *Telmatobius* (Anura, Ceratophryidae) from Northern Jujuy Province, Argentina. Zootaxa 2030: 1-20.
- Barriosuevo 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.
- <http://sisbib.unmsm.edu.pe/BVRRevistas/biologia/biologiaNNEW.htm>

- 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 Batrachophrynu 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 Batrachophrynu (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 Batrachophrynu (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 Batrachophrynu (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 Batrachophrynu (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, Caudiverba and Insuetophrynu (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). *Phylomedusa* 5: 77-81.
- Fabrezi M. & E. Lavilla. 1993. Anatomía del condrocráneo 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
- Felsenstein 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 río 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 Batrachophrynu (Anura: Leptodactylidae)*. Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p. 239-260.
- Telmatobius y Batrachophrynu (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 boliviensis* (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 Batrachophrynu (Anura: Leptodactylidae)*. Monografías de Herpetología Vol. 7, Asociación Herpetológica Española, Valencia. p. 115-165.
- Lynch J. D. 1978. A re-assesment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas* 72:1-57.
- 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 Batrachophrynu 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 Batrachophrynu (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* 1: 711-722.

- 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 leptodactyloid 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 Kansas 162:1-76.

**Apéndice 1. Especímenes examinados.**

Espece	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>Batrachophryneus 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
<i>Batrachophryneus macrostomus</i>	MHNURP 023-A (larvas)	Río Huaylamayo, Dpto. de Pasco, Perú
	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
<i>Telmatobius atahualpae</i>	12577, 12578, 12579	Dpto. de Arequipa, Perú
	15976, 15978, 15979, 15980, 15984	Río Abiseo, Dpto. de San Martín, Perú
	19470, 19478, 19479, 19499, 22776 (larvas)	Leimebamba, Dpto. de Amazonas, Perú
<i>Telmatobius brevipes</i>	19602	Laguna Quintecocha, Dpto. de San Martín, Perú
	3740, 3742, 3743, 3744, 3749, 6186	Huamachuco, Dpto. de La Libertad, Perú
	6301 (larvas)	Cajabamba, Dpto. de La Libertad, Perú.
<i>Telmatobius brevirostris</i>	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 carrillae</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
<i>Telmatobius brevirostris</i>	20464, 20466, 20547 (larvas)	Chaglla, Dpto. de Huánuco, Perú
	1528, 1544, 1545, 3932, 3933, 3934	Yuracciyacu, Dpto. de Ancash, Perú
	5622 (larvas), 5639 (larvas)	Chopitec, Dpto. de Ancash, Perú
	5662 (larvas)	Rumi Rajra, Dpto. de Ancash, Perú
<i>Telmatobius carrillae</i>	6661, 6664, 6667, 6672, 6680, 6681, 6682, 6683, 6684	Huikia, Dpto. de Ancash, Perú

**Apéndice 1....**

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