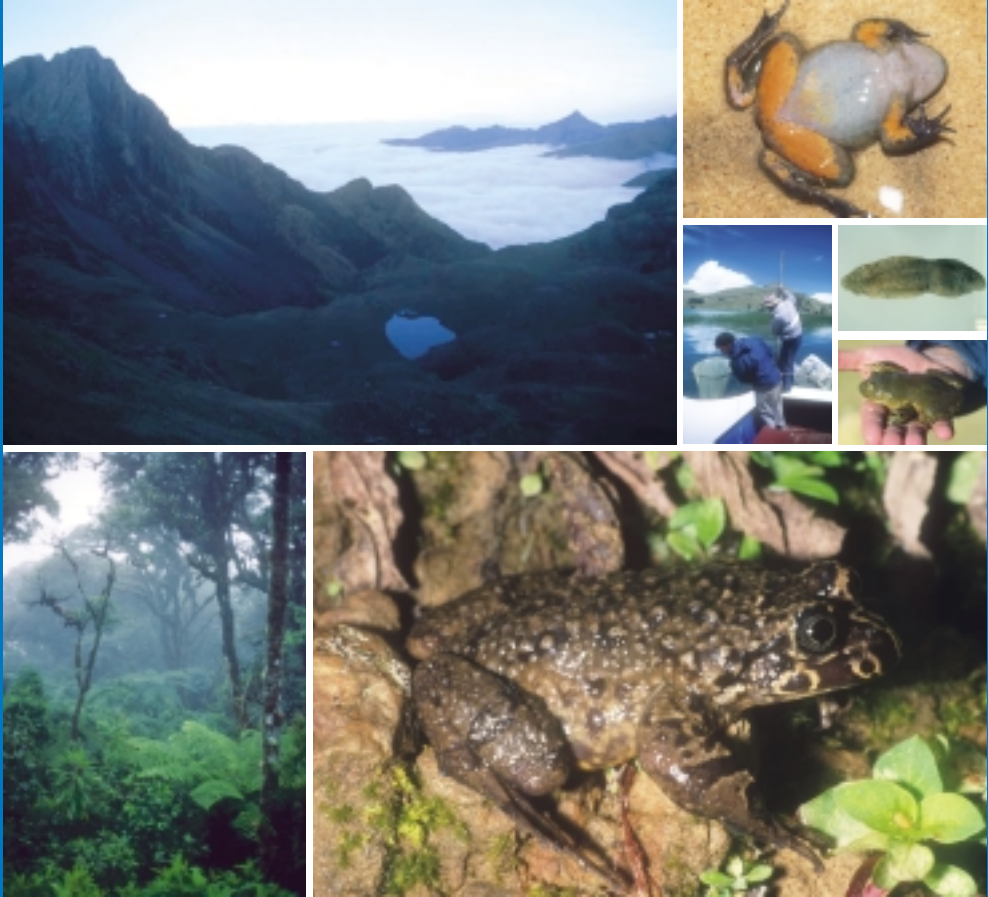


Estudios sobre las Ranas Andinas de los Géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Anura: Leptodactylidae)



Asociación Herpetológica Española
Monografías de Herpetología
Volumen 7 (2005)

Contribución de la morfología bucofaringea larval a la filogenia de *Batrachophrynus* y *Telmatobius*

CÉSAR AGUILAR & VÍCTOR PACHECO

Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos,
Av. Arenales 1256, Jesús María, Apartado 14-0434, Lima 14, Perú
(e-mail: aguilarpuntriano@yahoo.es)

Resumen: *Batrachophrynus* es considerado un género endémico de Perú, sin embargo la monofilia de este grupo no ha sido formalmente demostrada. Para evaluar la monofilia de *Batrachophrynus* se efectuó un análisis filogenético utilizando 22 caracteres bucofaringeos larvales que incluyó, en el grupo interno, a las dos especies conocidas de *Batrachophrynus*, siete del género *Telmatobius*, *Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera*. El grupo externo estuvo formado por *Leptodactylus* sp., *Bufo limensis* y *Rana palmipes*. Un árbol de consenso estricto mostró a *Alsodes* sp. como grupo hermano de un clado formado por *Batrachophrynus* y *Telmatobius*. *B. macrostomus* se encontró en la base de este clado. Este análisis no apoya la monofilia de *Batrachophrynus* debido a que *B. brachydactylus* está más estrechamente relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus*. El clado *B. brachydactylus*-*Telmatobius* presenta valores de soporte del remuestreo simétrico y Bremer relativo de 40 y 50 respectivamente. Se contrastaron las hipótesis filogenéticas y biogeográficas de *Batrachophrynus* y *Telmatobius* con las propuestas para otros Telmatobiinae. La evidencia bucofaringea larval sugiere que *B. brachydactylus* debe ser incluido en el género *Telmatobius*.

Palabras clave: *Batrachophrynus*, biogeografía, filogenia, larvas.

Abstract: Contribution of buccopharyngeal larval morphology to the phylogeny of *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. – *Batrachophrynus* is considered an endemic genus from Peru; however, the monophyly of this group has not been tested formally. To evaluate the monophyly of *Batrachophrynus*, we performed a phylogenetic analysis using 22 buccopharyngeal larval characters which included, in the ingroup, the two recognized species of *Batrachophrynus*, seven of the genus *Telmatobius*, *Alsodes* sp., and *Caudiverbera caudiverbera*. The outgroup was comprised by *Leptodactylus* sp., *Bufo limensis* and *Rana palmipes*. A strict consensus tree showed *Alsodes* sp. as a sister group of a clade formed by *Batrachophrynus* and *Telmatobius*. This clade showed *B. macrostomus* as basal to the other species of *Telmatobius* and *B. brachydactylus*. The two species of *Batrachophrynus* do not form a monophyletic group, *B. brachydactylus* being more related to the other species of *Telmatobius* than to *B. macrostomus*. The *B. brachydactylus*-*Telmatobius* clade showed 40 and 50 symmetric resampling and relative Bremer support values, respectively. Phylogenetic and biogeographical hypotheses for *Batrachophrynus* and *Telmatobius* are contrasted with those proposed for other Telmatobiinae. Larval buccopharyngeal evidence suggests that *B. brachydactylus* should be included in the genus *Telmatobius*.

Key words: *Batrachophrynus*, biogeography, phylogeny, larvae.

INTRODUCCIÓN

La familia Leptodactylidae se considera compuesta por cinco subfamilias (Ceratophryinae, Cycloramphinae, Eleutherodactylinae, Lep-

todactylinae y Telmatobiinae) (LYNCH, 1971; FROST, 2002). La subfamilia Telmatobiinae incluye los géneros *Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachyla*, *Batrachophrynus*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*,

Somuncuria, *Telmatobius* y *Telmatobufo* (LYNCH, 1978; FROST, 2002). De éstos, *Batrachophrynus* Peters, 1863 y *Telmatobius* Wiegmann, 1834 son los únicos presentes en Perú (FROST, 2002).

Batrachophrynus incluye dos especies (*B. macrostomus* y *B. brachydactylus*) y ambas sólo se encuentran en Perú, mientras que *Telmatobius* comprende 47 especies de Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina, siendo 22 las especies registradas en Perú (MORALES, 1995; FROST, 2002; LEHR, 2005). Tanto las especies peruanas de *Telmatobius* como las de *Batrachophrynus* son de hábitos acuáticos y semiacuáticos en lagos y riachuelos altoandinos. El que ambos géneros tengan especies que vivan (sin ser sintópicos) en un mismo tipo de hábitat habría originado caracteres convergentes que han dificultado su taxonomía (SINSCH *et al.*, 1995). Incluso desde los trabajos pioneros de VELLARD (1951) sobre los *Telmatobius* de Perú, los límites genéricos no estaban claros. Así, VELLARD (1951) mencionó que *T. intermedius* presenta dientes vomerianos y la maxila sin dientes, distinguiendo a *Batrachophrynus* de *Telmatobius* por la adhesión total de la lengua y la ausencia de dientes vomerianos. LYNCH (1971) encuentra que en algunas especies de *Telmatobius* los dientes vomerianos y/o maxilares están ausentes. LAURENT (1983) a partir de una revisión de datos morfométricos de *B. brachydactylus* y *B. macrostomus* crea al género *Lynchophrys* con *B. brachydactylus*. Por otro lado, MORALES (1988) sugiere que *T. carrillae* podría ser una especie intermedia entre *Batrachophrynus* y *Telmatobius*, mencionando la ausencia, en *T. carrillae*, de dientes vomerianos y maxilares, y la presencia de una lengua casi totalmente adherida. Posteriormente, SINSCH *et al.* (1995) mediante un análisis multivariado de datos morfométricos devolvió a *Lynchophrys brachydactyla* al género *Batrachophrynus*. Desde entonces,

Batrachophrynus y *Telmatobius* se han reconocido como géneros diferentes y la monofilia de *Batrachophrynus* ha sido asumida, pero nunca rigurosamente demostrada.

Algunas hipótesis sobre la posición y las relaciones filogenéticas de *Batrachophrynus* se basaron en caracteres osteológicos, moleculares, y de los músculos de los dedos (LYNCH, 1978; SINSCH & JURASKE, 1995; BURTON, 1998). Sin embargo, a excepción de trabajos comparativos de la anatomía externa y de la cavidad bucal, no se han utilizado caracteres larvales en un análisis filogenético (LAVILLA, 1988; WASSERSUG & HEYER, 1988; AGUILAR, 2003). El presente trabajo tiene como objetivos: 1) describir por primera vez los caracteres larvales bucofaringeos de *Batrachophrynus* y cinco especies de *Telmatobius*, y 2) evaluar la monofilia de *Batrachophrynus* y sus relaciones con *Telmatobius* y otros *Telmatobiinae* basados en la morfología bucofaringea larval.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizaron 31 especímenes que pertenecen al Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (Apéndice I). Los caracteres bucofaringeos fueron evaluados en larvas entre los estadios 35 a 39 de la tabla de GOSNER (1960) siguiendo los métodos de estudio propuestos por WASSERSUG (1976). Todas las disecciones, observaciones y mediciones se hicieron con ayuda de un microscopio estereoscópico con cámara lúcida. Los especímenes fueron fotografiados usando una cámara digital SONY Cyber-shot. Para la descripción de los caracteres bucofaringeos se siguió la terminología de WASSERSUG (1976) (Figs. 1, 2).

La polaridad de los estados de carácter se determinó por el método del grupo externo. *Rana palmipes* Spix, 1824 (Ranidae) fue uti-

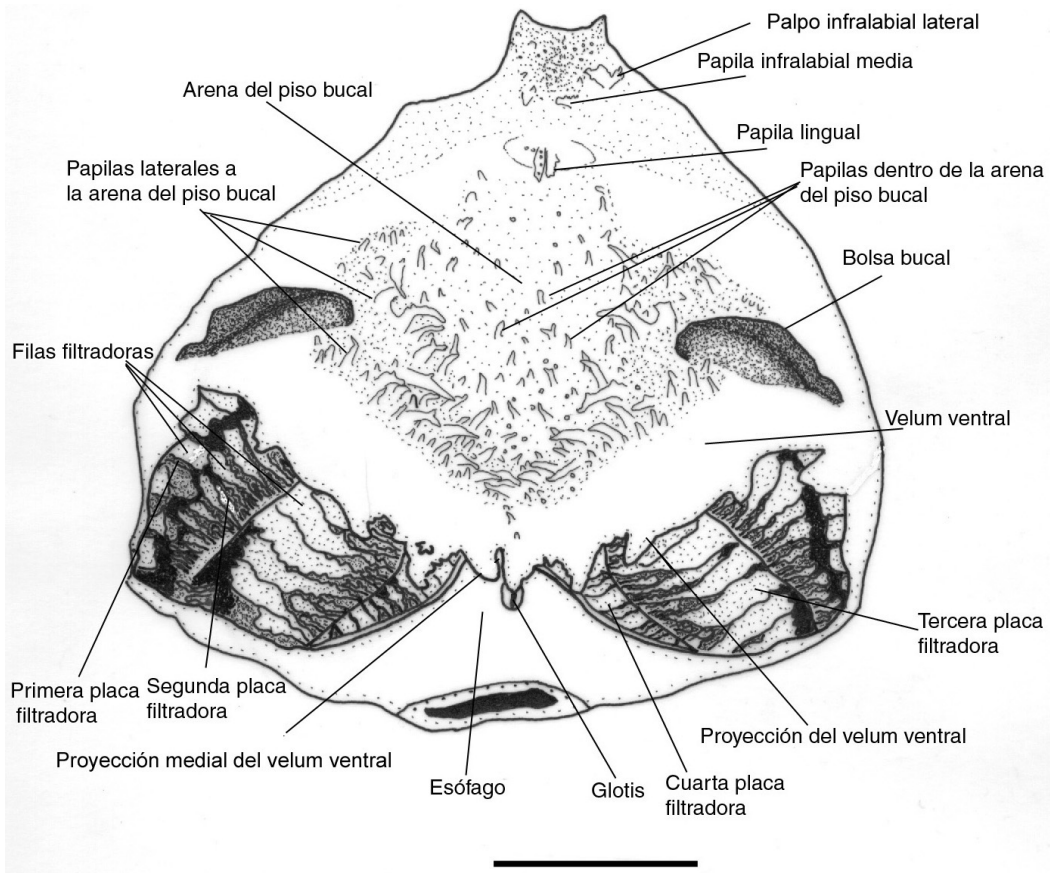


FIGURA 1. Diagrama del piso bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). Barra = 5 mm.

FIGURE 1. Diagram of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). Bar = 5 mm.

lizado para polarizar los caracteres y enraizar los cladogramas resultantes. Como se desconocen las relaciones entre los miembros de Telmatobiinae con otros miembros de leptodactílidos y neobatracios (DUELLMAN & TRUEB, 1986; FORD & CANNATELLA, 1993; HAY *et al.*, 1995; RUVINSKY & MAXSON, 1996) se incluyó también en el grupo externo a *Bufo limensis* Werner, 1901 (Bufonidae) y *Leptodactylus* sp. (Leptodactylidae, Leptodactylinae). La elección del grupo externo es consistente con la filogenia propuesta por HAAS (2003). Aunque este autor no incluye en su análisis a ningún Telmatobiinae o

Telmatobiini, demuestra la parafilia de Leptodactylidae y sugiere que los miembros de Ranidae y Bufonidae están separados entre sí y con los diferentes miembros comúnmente asignados a Leptodactylidae.

El grupo interno lo forman las dos especies conocidas del género *Batrachophrynus*: *B. brachydactylus* Peters, 1873 y *B. macrostomus* Peters, 1873, y siete especies del género *Telmatobius* de las 47 actualmente reconocidas (FROST, 2002): *Telmatobius arequipensis* Vellard, 1955, *T. brevipes* Vellard, 1951, *T. carrillae* Morales, 1988, *T. culeus* (Garman, 1875), *T. jelskii* (Peters, 1873),

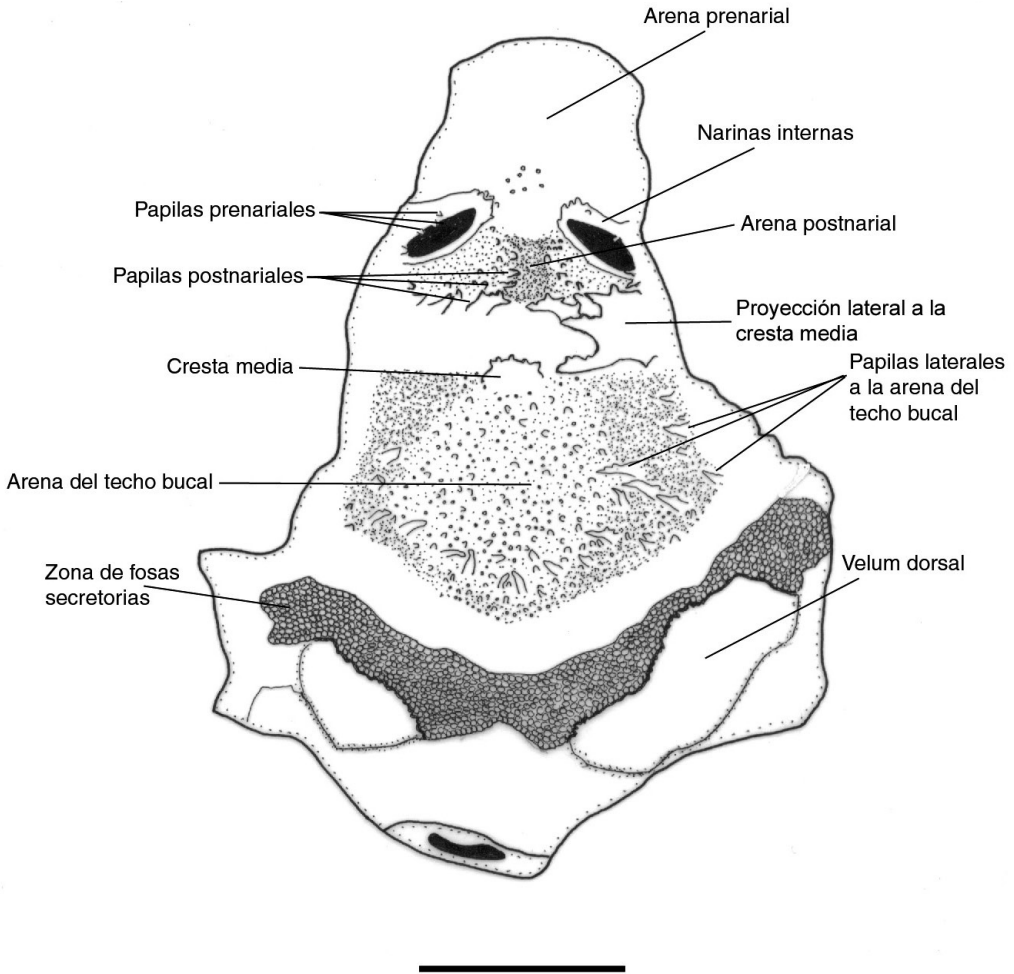


FIGURA 2. Diagrama del techo bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). Barra = 5 mm.

FIGURE 2. Diagram of the roof of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). Bar = 5 mm.

T. marmoratus (Duméril and Bibron, 1841) y *T. rimac* Schmidt, 1954. En este trabajo se sigue a SINSCH *et al.* (1995) que reconoce a *B. brachydactylus* como especie de *Batrachophrynus*, y a BENAVIDES *et al.* (2002) al considerar a *T. albiventris* como sinónimo de *T. culeus*. Se incluye a *Caudiverbera caudiverbera* (Leptodactylidae, Telmatobiinae) dentro del grupo interno porque BURTON (1998) propuso incluir a los

géneros *Batrachophrynus*, *Caudiverbera* y *Telmatobufo* en Calyptocephalellini lo cual implicaba que *Caudiverbera* y *Batrachophrynus* estarían más estrechamente relacionados entre sí que con *Telmatobius*. Igualmente se incluyó en el grupo interno a *Alsodes* sp. (Leptodactylidae, Telmatobiinae) debido a que LYNCH (1978), LAVILLA (1985) y WIENS (1993) sugieren que este género es el posible grupo hermano de *Telmatobius*,

sin relacionarlo estrechamente con *Batrachophrynus*.

La descripción y análisis de los caracteres no asume una dirección evolutiva en los cambios de estado. Todos los caracteres son no aditivos (excepto el carácter 19) y con el mismo peso. En la Tabla 1 se presenta la matriz de caracteres con sus taxones. Los estados de carácter inaplicables y perdidos se codificaron con “-” y “?” respectivamente. Los caracteres polimórficos se codificaron con los estados correspondientes al taxon respectivo y encerrados entre corchetes.

El análisis filogenético, optimización de los estados de carácter, cladogramas y valores de soporte de los clados se obtuvieron con TNT 1.0 (GOLOBOFF *et al.*, 2003a). 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 las sinapomorfias compartidas por todos los árboles.

Para medir el soporte de los clados resultantes, la matriz fue sometida al remuestreo simétrico (GOLOBOFF *et al.*, 2003b) con 1000 réplicas y analizada mediante búsqueda tradicional. Los valores del remuestreo simétrico que se muestran son la diferencia entre la frecuencia de un grupo presente y la frecuencia del grupo que más lo contradice (valores GC) (GOLOBOFF *et al.*, 2003b). Los valores GC varían entre -1 y 1 indicando, respectivamente, máxima contradicción y máximo soporte. Además, se calcularon los valores relativos

del soporte de Bremer (GOLOBOFF & FARRIS, 2001). Estos valores se obtuvieron a partir de los árboles obtenidos mediante el método de búsqueda tradicional y árboles subóptimos de hasta cinco pasos extra. Los valores relativos del soporte de Bremer muestran la proporción de evidencia favorable y contradictoria para un grupo (GOLOBOFF & FARRIS, 2001). Estos valores varían entre 0 (el grupo no tiene soporte alguno) y 1 (el grupo está completamente apoyado). Tanto los valores del remuestreo simétrico como los del Bremer relativo se muestran en porcentajes. Debido a que resultaron varios árboles en el análisis, se construyó un árbol de consenso de Nelsen.

Descripción y análisis de los caracteres

Carácter 1. – Procesos laterales en área infralabial: [0] con palpos; [1] con papilas. En el área infralabial (entre el pico inferior y las papilas linguales) de *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* se encuentran proyecciones laterales en forma de palpos (Fig. 3), y en *Caudiverbera caudiverbera* y *Alsodes* sp. en forma de papilas (Fig. 4).

Carácter 2. – Número de papilas linguales: [0] 1-3 papilas; [1] cuatro o más papilas. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* presentan de 1 a 3 papilas linguales (Fig. 3). *Bufo limensis*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Alsodes* sp. presentan cuatro o más papilas linguales (Fig. 4).

Carácter 3. – Papilas alrededor de la arena del piso bucal: [0] las papilas convergen en la parte posterior de la arena del piso bucal; [1] las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior de la arena del piso bucal. En *Leptodactylus* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* las papilas no convergen (Fig. 5). En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas convergen (Fig. 6).

TABLE 1. Matriz de 22 caracteres bucofaríngeos examinados en *Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus*, siete especies de *Telmatobius* y el grupo externo.
 TABLE 1. Matrix of 22 buccopharyngeal characters examined in *Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus*, seven species of *Telmatobius*, and the outgroup.

Taxón	Carácter																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Rana palmipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0
<i>Bufo limensis</i>	0	1	0	0	1	-	0	1	1	1	0	0	1	0	1	[01]	1	1	1	0	1	0
<i>Leptodactylus</i> sp.	0	0	1	0	1	-	0	1	1	1	[01]	0	[12]	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Alsodes</i> sp.	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	?	?
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	1	0	1
<i>Batrachophrynus brachydactylus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Batrachophrynus macrostomus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Telmatobius arequipensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	[01]	1
<i>Telmatobius brevipes</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	[12]	0	0	1	1	1	1	2	0	[01]	1
<i>Telmatobius carrillae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Telmatobius culeus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	[01]	1	1	2	0	0	1
<i>Telmatobius jelskii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	[12]	0	1	[01]	1	1	1	2	0	0	1
<i>Telmatobius marmoratus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Telmatobius rimac</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1

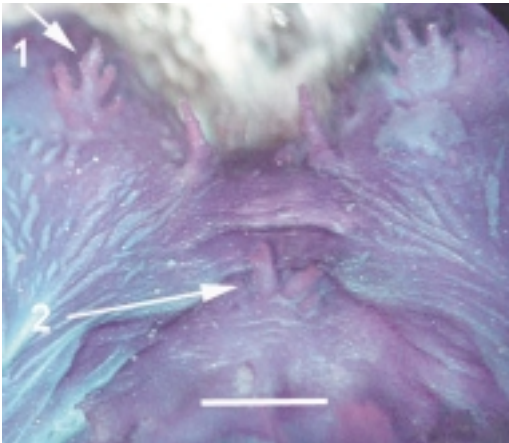


FIGURA 3. Vista anterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). 1: palpo infralabial, 2: papila lingual. Barra = 1 mm.

FIGURE 3. Anterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). 1: infralabial palp, 2: lingual papilla. Bar = 1 mm.

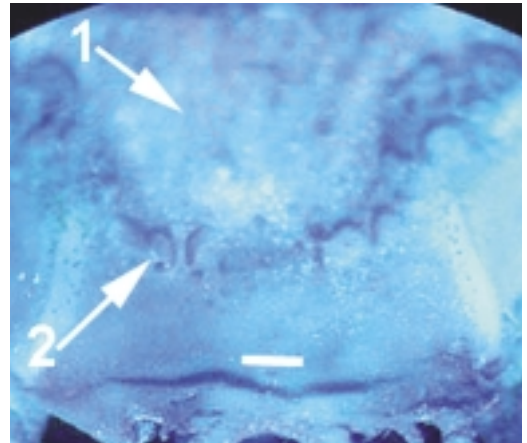


FIGURA 5. Vista posterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: arena del piso bucal, 2: papila alrededor de la arena. Barra = 1 mm.

FIGURE 5. Posterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: oral floor arena, 2: papilla surrounding arena. Bar = 1 mm.

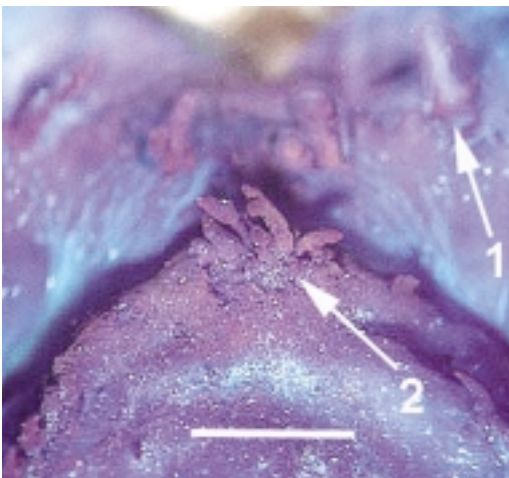


FIGURA 4. Vista anterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: papila infralabial, 2: papila lingual. Barra = 1 mm.

FIGURE 4. Anterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: infralabial papilla, 2: lingual papilla. Bar = 1 mm.

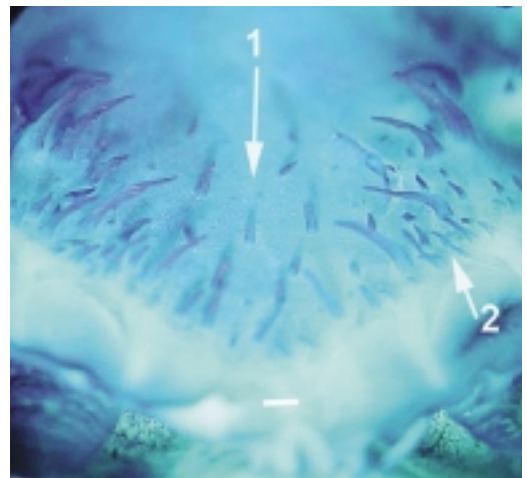


FIGURA 6. Vista posterior del piso de la cavidad bucal de la larva de *Telmatobius carrillae* (estadio 35). 1: arena del piso bucal, 2: papila alrededor de la arena. Barra = 1 mm.

FIGURE 6. Posterior view of the floor of the oral cavity of the tadpole of *Telmatobius carrillae* (stage 35). 1: oral floor arena, 2: papilla surrounding arena. Bar = 1 mm.

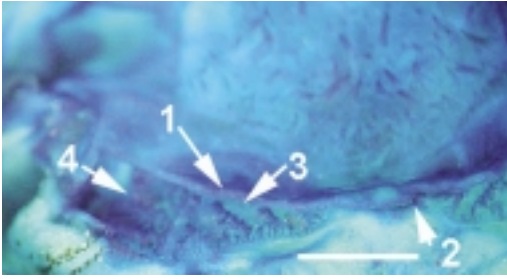


FIGURA 7. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Bufo limensis* (estadio 39). 1: velum ventral, 2: proyección medial del velum ventral, 3: cuarta placa filtradora, 4: tercera placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 7. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Bufo limensis* (stage 39). 1: ventral velum, 2: medial projection of ventral velum, 3: fourth filtering plate, 4: third filtering plate. Bar = 1 mm.

Carácter 4. – Papilas dentro de la arena del piso bucal: [0] presente; [1] ausente. *Caudiverbera caudiverbera* no presenta papilas (Fig. 5). *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* presentan papilas dentro de la arena del piso bucal (Fig. 6).

Carácter 5. – Proyecciones del velum ventral: [0] desarrolladas; [1] poco desarrolladas. En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. las proyecciones están poco desarrolladas (Fig. 7). En *Rana palmipes*, *Alsodes* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones están desarrolladas (Figs. 8, 9).

Carácter 6. – Posición de las terceras proyecciones del velum ventral: [0] dorsales a las cuartas placas filtradoras; [1] laterales a las cuartas placas filtradoras. En *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las terceras proyecciones del velum ventral son laterales a las cuartas placas filtradoras (Fig. 8), mientras que en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* son dorsales (Fig. 9). En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. las terceras pro-

yecciones están muy reducidas y por eso los estados se codifican con “–”.

Carácter 7. – Proyecciones mediales del velum ventral: [0] distantes de las cuartas placas filtradoras; [1] próximos a las cuartas placas filtradoras. En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones mediales del velum ventral están lejos de las cuartas placas filtradoras (Fig. 8), mientras que en *Caudiverbera caudiverbera* están próximas a las cuartas placas filtradoras (Fig. 9).

Carácter 8. – Imbricación de la tercera placa filtradora sobre la cuarta placa: [0] la tercera placa cubre la cuarta placa hasta la mitad o más de la mitad; [1] la tercera placa no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa. En *Bufo limensis* y *Leptodactylus* sp. la tercera placa filtradora no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa (Fig. 7). En *Rana palmipes*, *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* la tercera placa cubre la cuarta placa hasta la mitad o más de la mitad (Figs. 8, 9).

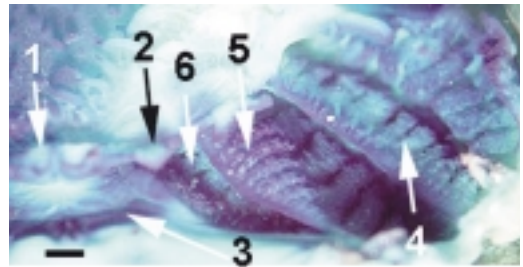


FIGURA 8. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Telmatobius culeus* (estadio 35). 1: proyección medial del velum ventral, 2: tercera proyección del velum ventral, 3: esófago, 4: segunda placa filtradora, 5: tercera placa filtradora, 6: cuarta placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 8. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Telmatobius culeus* (stage 35). 1: medial projection of ventral velum, 2: third projection of ventral velum, 3: esophagus, 4: second filtering plate, 5: third filtering plate, 6: fourth filtering plate. Bar = 1 mm.

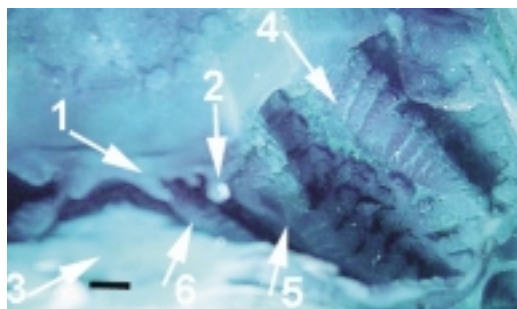


FIGURA 9. Vista del velum ventral y cavidad faríngea de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 37). 1: proyección medial del velum ventral, 2: tercera proyección del velum ventral, 3: esófago, 4: segunda placa filtradora, 5: tercera placa filtradora, 6: cuarta placa filtradora. Barra = 1 mm.

FIGURE 9. View of the ventral velum and pharyngeal cavity of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 37). 1: medial projection of ventral velum, 2: third projection of ventral velum, 3: esophagus, 4: second filtering plate, 5: third filtering plate, 6: fourth filtering plate. Bar = 1 mm.

Carácter 9. – Borde libre de segunda placa filtradora: [0] fuertemente doblado; [1] poco doblado o no doblado. En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* el borde libre de la segunda placa está poco doblado o no está doblado (Fig. 8), mientras que en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* está fuertemente doblado (Fig. 9).

Carácter 10. – Orientación de la cuarta placa filtradora: [0] orientación vertical; [1] orientación horizontal. En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* la orientación es horizontal (Fig. 8); sin embargo, en *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera* la orientación es vertical (Fig. 9).

Carácter 11. – Proyecciones en la arena prenarial: [0] presentes; [1] ausentes. Las arena prenariales de *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes* sp. y *Batrachophrynus macrostomus* presentan proyecciones de diferentes formas. *Rana palmipes*, por ejemplo,

presenta pústulas libres o fusionadas, grandes y densas, con ápices que exhiben cúspides (Fig. 10). La arena prenarial en *Bufo limensis* presenta una cresta y pústulas fusionadas, grandes y poco densas, y con ápices redondeados. *Caudiverbera caudiverbera* tiene una protuberancia con proyecciones irregulares (Fig. 11). *Alsodes* sp. sólo presenta una papila. En *Batrachophrynus macrostomus* la arena prenarial presenta pústulas pequeñas no fusionadas y densas, y con ápices redondeados. En cambio, las arenas prenariales de *B. brachydactylus* y *Telmatobius* no muestran proyecciones o presentan unas pocas pústulas muy pequeñas (Figs. 12, 13). *Leptodactylus* sp. se codifica con [01] porque la arena prenarial no tiene proyecciones o presenta una cresta.

Carácter 12.– Dirección de las paredes nariales: [0] divergen anteriormente; [1] con-

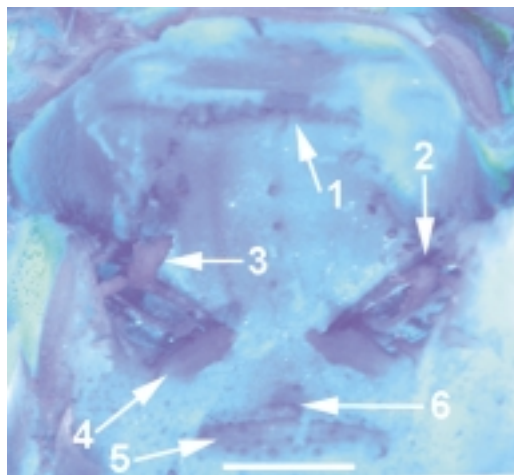


FIGURA 10. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Rana palmipes* (estadio 35). 1: pústulas en arena prenarial, 2: narina, 3: papila en pared anterior de narina, 4: papila postnarial, 5: cresta media, 6: papila anteromedial a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 10. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Rana palmipes* (stage 35). 1: pustules in prenarial arena, 2: choana, 3: papilla on anterior wall of choana, 4: postnarial papilla, 5: medial crest, 6: papilla anteromedial to medial crest. Bar = 1 mm.

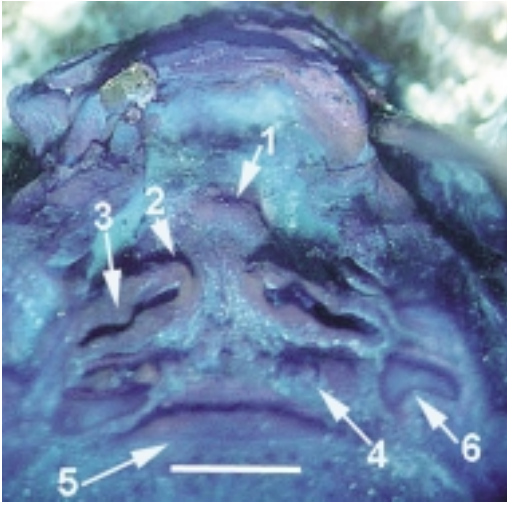


FIGURA 11. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 35). 1: proyección en arena pre-narial, 2: narina, 3: papilla en pared anterior de narina, 4: papilla post-narial, 5: cresta media, 6: papilla lateral a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 11. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 35). 1: projection in pre-narial arena, 2: choane, 3: papilla on anterior wall of choana, 4: post-narial papilla, 5: medial crest, 6: papilla lateral to medial crest. Bar = 1 mm.

vergen anteriormente. En *Rana palmipes* las paredes de las narinas divergen anteriormente (Fig. 10). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes*, *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las paredes de las narinas convergen anteriormente (Figs. 11-13).

Carácter 13. – Origen de las papilas de la pared anterior narial: [0] papilas se originan del borde ventral de la pared anterior narial; [1] sin papilas que se originan lateralmente de la pared anterior narial; [2] con papilas que se originan lateralmente de la pared anterior narial. En *Rana palmipes* y *Caudiverbera caudiverbera*, las papilas se originan del borde ventral de la pared anterior narial (Figs. 10, 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las proyecciones se originan lateralmente de

la pared anterior narial. Estas proyecciones pueden ser pústulas o papilas. En *Bufo limensis*, *T. arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. culeus*, *T. marmoratus* y *T. rimac* las papilas están ausentes (Figs. 12, 13). *Alsodes* sp. y *Batrachophrynus* presentan una o más papilas (Fig. 14). *Leptodactylus* sp. y *Telmatobius jelskii* se codifican con [12] porque la pared anterior narial presenta una o más papilas que se originan lateralmente, o las papilas están ausentes.

Carácter 14. – Papilas y/o pústulas entre las papilas post-nariales y la cresta media: [0] papilas y/o pústulas presentes; [1] papilas y/o

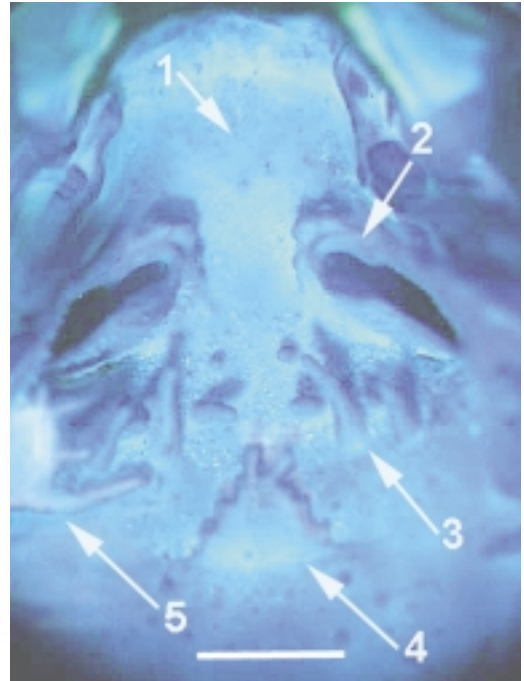


FIGURA 12. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius arequipensis* (estadio 35). 1: arena pre-narial sin proyecciones, 2: narina, 3: papilla post-narial, 4: cresta media con proyecciones, 5: palpo lateral a la cresta media. Barra = 1 mm.

FIGURE 12. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius arequipensis* (stage 35). 1: pre-narial arena without projections, 2: choana, 3: post-narial papilla, 4: medial crest with projections, 5: palp lateral to medial crest. Bar = 1 mm.



FIGURA 13. Vista anterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius arequipensis* (estadio 35). 1: pústula en arena prenasal, 2: marina, 3: cresta media con proyecciones. Barra = 1 mm.

FIGURE 13. Anterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius arequipensis* (stage 35). 1: pustule on prenasal arena, 2: choana, 3: medial crest with projections. Bar = 1 mm.

pústulas ausentes. *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* presentan papilas y/o pústulas (Figs. 10, 15). *Alsodes* sp. no presenta papilas ni pústulas.

Carácter 15. – Ancho de la cresta media en relación a la distancia internarial: [0] ancho de la cresta media mayor que la distancia internarial; [1] ancho de la cresta media igual que la distancia internarial. En *Rana palmipes*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Telmatobius brevipes* el ancho de la cresta media es mayor que la distancia internarial (Figs. 10, 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y

Telmatobius (excepto *T. brevipes*) el ancho de la cresta media es igual que la distancia internarial (Figs. 12, 13).

Carácter 16. – Margen de la cresta media: [0] sin proyecciones; [1] con proyecciones. En *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* el margen de la cresta media no presenta proyecciones (Figs. 10, 11); sin embargo, en *Alsodes* sp., *Batrachophrynus*, *Telmatobius arequipensis*, *T. brevipes*, *T. carrillae*, *T. marmoratus* y *T. rimac* están presentes (Figs. 12, 13). *Bufo limensis*, *T. culeus* y *T. jelskii* se codifican con [01] porque las proyecciones están ausentes o presentes en el margen de la cresta media (Fig. 15).

Carácter 17. – Proyecciones laterales a la cresta media: [0] ausentes; [1] palpo lateralmente comprimido; [2] papila cónica. En *Rana palmipes* las proyecciones laterales a la cresta media están ausentes (Fig. 10). En *Caudiverbera caudiverbera* las proyecciones laterales a la cresta media son papilas cónicas (Fig. 11). En *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y

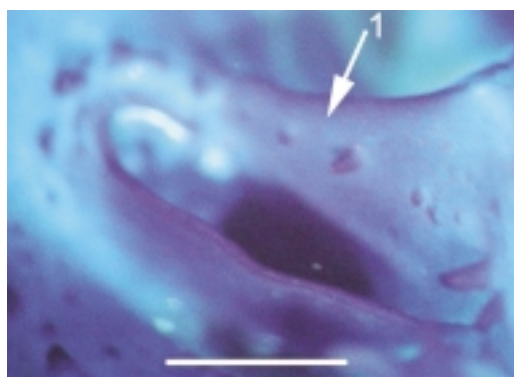


FIGURA 14. Narina de la larva de *Batrachophrynus macrostomus* (estadio 36). 1: pared anterior con papilas. Barra = 1 mm.

FIGURE 14. Choana of the tadpole of *Batrachophrynus macrostomus* (stage 36). 1: anterior wall with papillae. Bar = 1 mm.

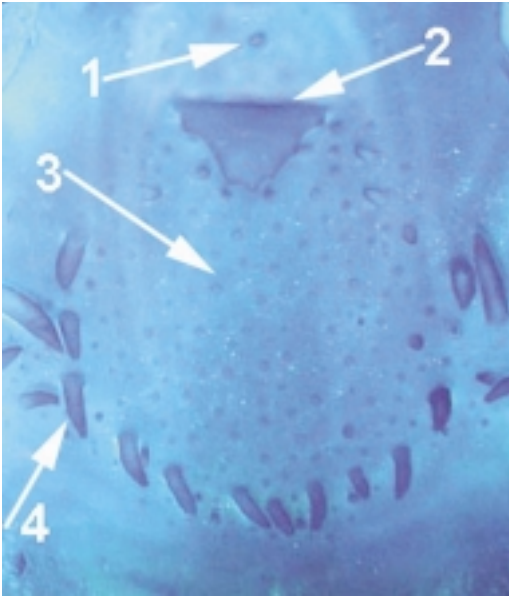


FIGURA 15. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius jelskii* (estadio 35). 1: papila anteromedial a la cresta media, 2: cresta media sin proyecciones, 3: arena del techo bucal, 4: papila alrededor del techo bucal. Barra = 1 mm.

FIGURE 15. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius jelskii* (stage 35). 1: papilla anteromedial to medial crest, 2: media crest without projections, 3: oral roof arena, 4: papilla surrounding oral roof. Bar = 1 mm.

Telmatobius las proyecciones laterales a la cresta media son palpos lateralmente comprimidos (Fig. 12).

Carácter 18. – Margen del palpo lateral a la cresta media: [0] margen sin proyecciones grandes; [1] margen con proyecciones grandes. En *Leptodactylus* sp. los palpos laterales a la cresta media no presentan proyecciones grandes. En *Bufo limensis*, *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* los palpos laterales a la cresta media presentan proyecciones grandes (Fig. 12). *Rana palmipes* se codifica con “—” porque no presenta proyecciones laterales a la cresta media y *Caudiverbera caudiverbera* se codifica con “—” porque presenta papilas en vez de palpos.

Carácter 19. – Papilas alrededor de la arena del techo bucal: [0] ausentes; [1] las papilas de ambos lados no convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal; [2] las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal. En *Leptodactylus* sp. las papilas están ausentes. En *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas convergen (Fig. 15). En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera* las papilas no convergen (Figs. 16, 17). Este carácter es aditivo.

Carácter 20. – Papilas y/o pústulas dentro de la arena del techo bucal: [0] presentes; [1] ausentes. Las papilas que están alrededor de la arena del techo bucal son más grandes que las papilas que están dentro de la arena,

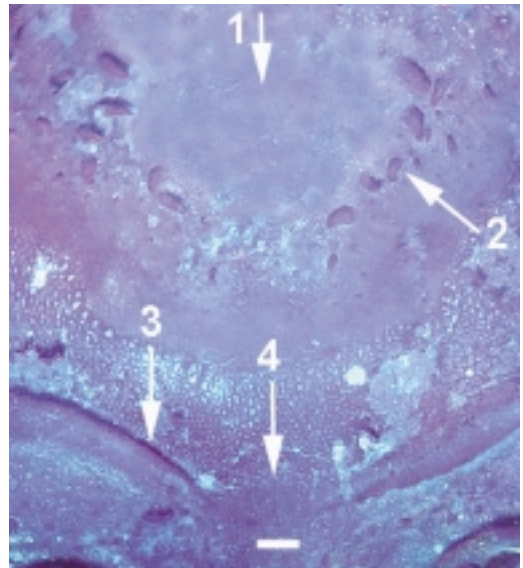


FIGURA 16. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Caudiverbera caudiverbera* (estadio 35). 1: arena del techo bucal, 2: papila alrededor de la arena del techo bucal, 3: velum dorsal sin proyecciones, 4: zona del velum dorsal interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 16. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Caudiverbera caudiverbera* (stage 35). 1: oral roof arena, 2: papilla surrounding oral roof arena, 3: dorsal velum without projections, 4: area of interrupted dorsal velum. Bar = 1 mm.

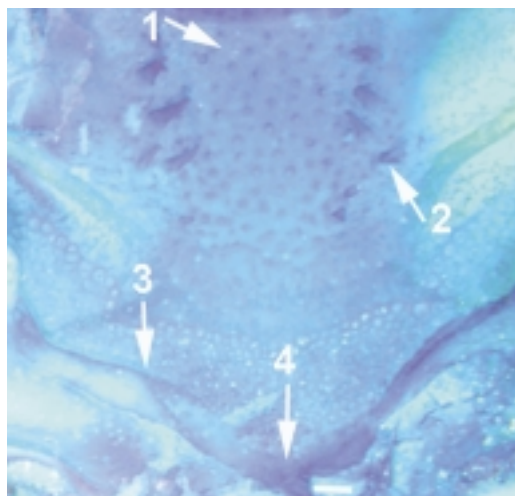


FIGURA 17. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Rana palmipes* (estadio 35). 1: arena del techo bucal, 2: papila alrededor de la arena del techo bucal, 3: velum dorsal sin proyecciones, 4: zona del velum dorsal poco interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 17. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Rana palmipes* (stage 35). 1: oral roof arena, 2: papilla surrounding oral roof arena, 3: dorsal velum without projections, 4: area of dorsal velum barely interrupted. Bar = 1 mm.

pero a veces estas últimas no son fácilmente distinguibles de las pústulas que también están dentro de la arena del techo bucal. Para evitar la separación arbitraria de papilas y pústulas se ha considerado a ambos tipos de proyecciones como un solo carácter. En *Rana palmipes*, *Bufo limensis*, *Leptodactylus* sp., *Alsodes* sp., *Batrachophrynus* y *Telmatobius* las papilas y/o pústulas están presentes (Figs. 15, 17), mientras que en *Caudiverbera caudiverbera* están ausentes (Fig. 16).

Carácter 21. – Proyecciones del velum dorsal: [0] proyecciones poco desarrolladas; [1] proyecciones desarrolladas. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Alsodes barrioi*, *Batrachophrynus*, *Telmatobius carrillae*, *T. culeus*, *T. jelskii* y *T. marmoratus* presentan las proyecciones poco desarrolladas (Figs. 16-18). *Bufo limensis* y *T. rimac*

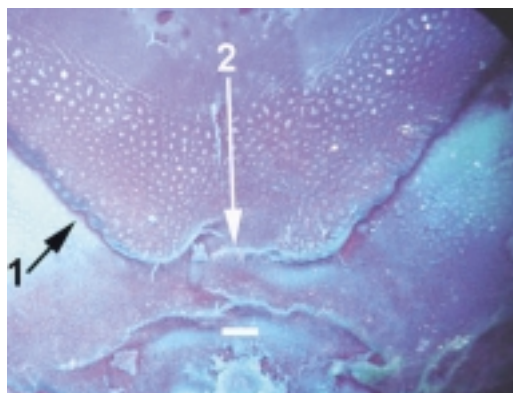


FIGURA 18. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Telmatobius marmoratus* (estadio 36). 1: velum dorsal con proyecciones poco desarrolladas, 2: zona del velum dorsal interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 18. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Telmatobius marmoratus* (stage 36). 1: dorsal velum with poorly developed projections, 2: area of the interrupted dorsal velum. Bar = 1 mm.

presentan las proyecciones desarrolladas (Fig. 19). *T. arequipensis* y *T. brevipes* se codifican con [01] porque presentan tanto las proyecciones desarrolladas como poco desarrolladas. *Alsodes* sp. se codifica con “?” porque es un carácter perdido.

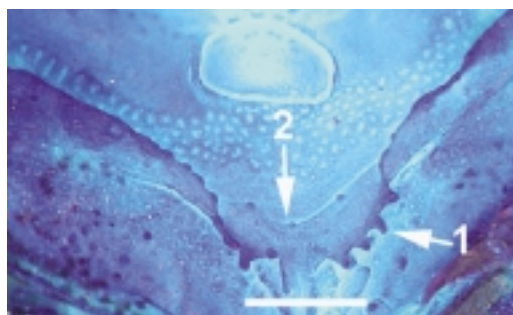


FIGURA 19. Vista posterior del techo bucal de la larva de *Bufo limensis* (estadio 39). 1: velum dorsal con proyecciones desarrolladas, 2: zona del velum dorsal poco interrumpido. Barra = 1 mm.

FIGURE 19. Posterior view of the oral roof of the tadpole of *Bufo limensis* (stage 39). 1: dorsal velum with developed projections, 2: area of the dorsal velum barely interrupted. Bar = 1 mm.

Carácter 22. – Continuidad del velum dorsal: [0] velum casi continuo; [1] velum separado medialmente. En *Leptodactylus* sp., *Caudiverbera caudiverbera*, *Batrachophrynus* y *Telmatobius* el velum dorsal está separado medialmente (Figs. 16, 18). El velum dorsal es casi continuo en *Rana palmipes* y *Bufo limensis* (Figs. 17, 19). *Alsodes* sp. se codifica con “?” porque es un carácter perdido.

RESULTADOS

Los métodos de enumeración implícita y búsqueda tradicional usando 22 caracteres bucofaringeos larvales resultó en tres árboles parsimoniosos de 33 pasos cada uno. El consenso de Nelsen de estos árboles con los valores de soporte GC del remuestro simétrico y Bremer relativo se muestran en la Fig. 20. En

el consenso se muestra un clado formado por *Alsodes* sp. como grupo hermano del clado *Batrachophrynus-Telmatobius* (con valores GC y Bremer relativo de 27 y 50 respectivamente). La sinapomorfía que soporta este clado es la presencia de proyecciones en el margen de la cresta media (véase Apéndice II); sin embargo, *T. culeus* y *T. jelskii* también presentan el estado alternativo (sin proyecciones en el margen de la cresta media).

El clado *Batrachophrynus-Telmatobius* está formado por *B. macrostomus* que se encuentra en la base y el clado formado por *B. brachydactylus* y las especies de *Telmatobius* (con valores GC y Bremer relativo de 43 y 50 respectivamente) (Fig. 20). La sinapomorfía que soporta este clado es la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal (véase Apéndice II).

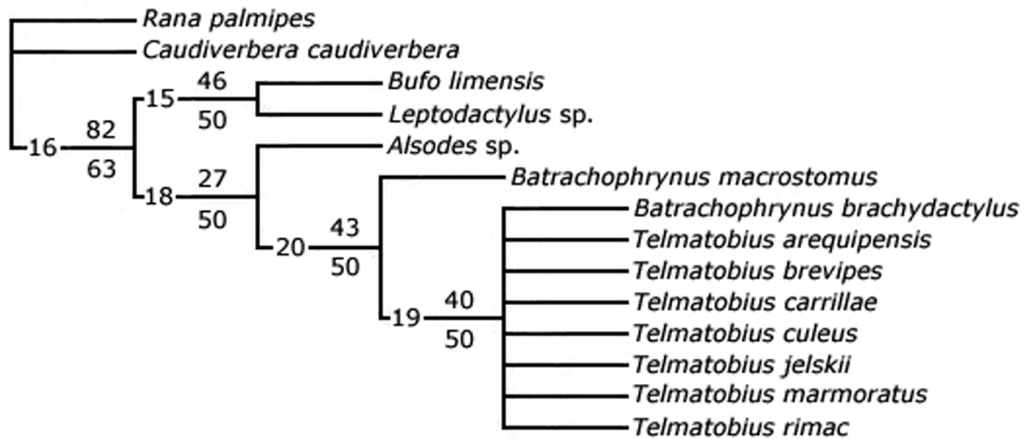


FIGURA 20. Árbol de consenso estricto en base a 22 caracteres bucofaringeos larvales mostrando las relaciones de dos especies de *Batrachophrynus*, siete de *Telmatobius*, *Alsodes* sp. y *Caudiverbera caudiverbera*. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. y *Bufo limensis* son los grupos externos. Los valores de soporte GC (diferencia entre la frecuencia de un grupo presente y la frecuencia del grupo que más lo contradice) del remuestro simétrico y Bremer relativo (proporción de evidencia favorable y contradictoria) son los que están encima y debajo de las ramas respectivamente. Los números en la base de los clados corresponden a los nodos.

FIGURE 20. Strict consensus tree based on 22 buccopharyngeal characters of tadpoles, showing the relationships of two species of *Batrachophrynus*, seven of *Telmatobius*, *Alsodes* sp., and *Caudiverbera caudiverbera*. *Rana palmipes*, *Leptodactylus* sp. and *Bufo limensis* are the outgroups. The values of GC support (difference between the frequency of a given group and the frequency of the group that contradicts it the most) of the symmetrical resampling and relative Bremer index (proportion of consistent and contradictory evidence) are above and below the branches respectively. The numbers at the base of the clades correspond to the nodes.

El clado *Telmatobius-B. brachydactylus* no está resuelto y presenta valores GC y Bremer relativo de 40 y 50 respectivamente (Fig. 20). La sinapomorfia que soporta este clado es la ausencia de proyecciones en la arena prenarial (véase Apéndice II). En *Leptodactylus* sp. este carácter es polimórfico (las proyecciones en la arena prenarial están ausentes y presentes).

DISCUSIÓN

Análisis filogenético

La ausencia de proyecciones en la arena prenarial es una sinapomorfia que agrupa a *Batrachophrynus brachydactylus* con las especies de *Telmatobius*. Esta evidencia sugiere que *B. brachydactylus* debe pertenecer a *Telmatobius*. Por otro lado, *Batrachophrynus* sería un género válido con una sola especie (*B. macrostomus*) y el grupo hermano de *Telmatobius*. Esta hipótesis tiene como evidencia la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal.

El presente análisis filogenético no soporta la hipótesis propuesta por SINSCH & JURASKE (1995) de que *Batrachophrynus* es monofilético. Estos autores, al reevaluar las relaciones de los Telmatobiinae del Perú central, proponen relaciones filogenéticas evaluando alelos fijos y la presencia o ausencia de alelos en diferentes loci aloenzimáticos. Lamentablemente, utilizaron otra especie de *Telmatobius* (*T. culeus*) como grupo externo cuando éste debe ser un taxon no relacionado con el grupo de estudio, y tampoco proponen sinapomorfias que soporten la monofilia de *Batrachophrynus* formando un grupo separado de *Telmatobius*. Nuestra hipótesis, por el contrario, es que *B. brachydactylus* está más relacionado con las especies de *Telmatobius* que con *B. macrostomus*, y está apoyada por una sinapomorfia (ausencia de proyecciones en la arena prenarial).

Si *Batrachophrynus* sólo incluye a *B. macrostomus*, nuestro análisis apoya la hipótesis de que *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (incluyendo a *B. brachydactylus*) son géneros emparentados (CEI, 1986; SINSCH & JURASKE, 1995). CEI (1986) propone que *Batrachophrynus* es una rama ancestral especializada del linaje principal de los *Telmatobius*, aunque no presentó evidencia que sustentara su propuesta. Posteriormente, SINSCH & JURASKE (1995) propusieron la hipótesis de que el antepasado común de las dos especies de *Batrachophrynus* se separaron del stock de *Telmatobius* antes de su diferenciación en las especies recientes. Nuestro análisis muestra una sinapomorfia (la convergencia posterior de las papilas alrededor de la arena del techo bucal) que apoya la hipótesis de *B. macrostomus* como el grupo hermano de *Telmatobius* (incluyendo a *B. brachydactylus*).

Este análisis no apoya la hipótesis de LYNCH (1978) de considerar a *Batrachophrynus* como un taxon basal a un clado compuesto por otros Telmatobiini. Sin embargo, aunque nuestro trabajo no estuvo diseñado para demostrar la monofilia de *Telmatobius* y su hipotético grupo hermano, una sinapomorfia (la presencia de proyecciones en el margen de la cresta media) soporta una relación hermana de *Alsodes* (representada por *Alsodes* sp.) con un clado que incluye las especies de *Batrachophrynus* y *Telmatobius* (Fig. 20). No obstante, la evaluación de la hipótesis de *Alsodes* como el grupo hermano de *Batrachophrynus-Telmatobius* (LYNCH, 1978; LAVILLA, 1985; WIENS, 1993) requeriría idealmente la inclusión de todas las especies de *Telmatobius* y grupos externos seleccionados de otros leptodactílidos.

Este análisis tampoco apoya la hipótesis de BURTON (1998) de incluir *Batrachophrynus* en Calyptocephalellini (Fig. 20). BURTON (1998) sostiene que al incluir el carácter “pre-

sencia del músculo *lumbricalis longus digiti III*" aumentaría la superioridad del cladograma en el que *Batrachophrynus* se agrupa con *Caudiverbera* y *Telmatobufo* sobre el cladograma más parsimonioso y "preferido" en el que LYNCH (1978) se basó para clasificar a los Telmatobiinae. Nosotros sugerimos que el análisis de LYNCH (1978) debe ser revisado y que el carácter mencionado por BURTON (1998) debe incluirse en un nuevo análisis filogenético de los Telmatobiinae.

Consideraciones biogeográficas

Apoyándose en el cladograma de LYNCH (1978), DUELLMAN (1979) propone que *Batrachophrynus* aparentemente es un relicto de un grupo que tuvo una distribución más amplia hacia el sur, anterior al levantamiento de los Andes en el Plioceno. SINSCH & JURASKE (1995), a su vez, proponen que las especies de *Batrachophrynus* pueden representar los remanentes de una invasión temprana hacia los Andes centrales del Perú, mientras que las especies de *Telmatobius* alcanzaron esta región durante una segunda y última invasión. Ambas afirmaciones asumen que *Batrachophrynus* es un grupo monofilético y que sus dos especies están separadas de *Telmatobius*. La evidencia bucofaringea larval no apoya ni la monofilia de *Batrachophrynus* ni la separación de *B. brachydactylus* de las especies de *Telmatobius*. Por lo tanto, las hipótesis de DUELLMAN (1979) y de SINSCH & JURASKE (1995) sobre la distribución de *Batrachophrynus* deberían incluir sólo a *B. macrostomus*.

LAVILLA (1985) en base a un carácter larval propone el reconocimiento de dos grupos de especies dentro de *Telmatobius*. El grupo meridional incluye a las especies de Argentina y se caracteriza por la presencia de papilas orales intramarginales mentales, mientras que el septentrional, caracterizado por la ausencia

de la mencionada fila de papilas intramarginales, incluye a las larvas hasta ahora conocidas de Chile, Bolivia, Perú y Ecuador. En base a la distribución geográfica de este carácter larval, LAVILLA (1985) propone que *Telmatobius* avanzó hacia el norte por la vertiente oriental de los Andes, invadiendo desde allí la vertiente occidental (en el norte de Chile) y el altiplano, donde tuvo un centro de radiación secundario, para proseguir por los Andes centrales hasta superar la depresión de Huanca-bamba y colonizar los Andes del Norte en Ecuador. Nuestro análisis incluye sólo a especies de *Telmatobius* presentes en Perú y, por lo tanto, no podemos apoyar la separación de dos grupos de especies en *Telmatobius*. Del mismo modo, la ubicación de *B. macrostomus* como el taxon más basal y separado del resto de especies del clado *B. brachydactylus-Telmatobius* (Fig. 20) no apoya ni refuta la hipótesis de Lavilla de una radiación de *Telmatobius* de sur a norte por los Andes.

Posteriormente, LAVILLA & SCROCCI (1986), al explicar los patrones de distribución de los Telmatobiinae, proponen que *Telmatobius* habría tenido un centro de radiación secundario en la cuenca del Lago Titicaca (Bolivia-Perú), y una diversificación genérica discreta (*Batrachophrynus*) en el centro de Perú, alcanzando como límite meridional la región de Imbabura (Ecuador). Estas afirmaciones implican que las dos especies de *Batrachophrynus* forman un clado separado de las especies de la cuenca del Lago Titicaca. Nuestra hipótesis basada en evidencia bucofaringea larval muestra a *B. brachydactylus* más relacionado con las especies de *Telmatobius*, y deja a *B. macrostomus* como un linaje con su propia historia evolutiva. No obstante, hasta que no se añadan más taxones y otros sistemas de caracteres (incluyendo los larvales) en un análisis filogenético, no se podrá reconstruir de forma fiable la biogeografía histórica de *Telmatobius*.

Agradecimientos

Al Ing. Alejandro Aguilar por su constante e invaluable apoyo sin el cual este trabajo no hubiera sido posible. A Jesús H. Córdova, Conservador del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, que muy gentilmente brindó espacio y acceso a los especímenes. A Victor Morales y Edgar Lehr por la detallada revisión de este manuscrito. A Marcelo Stucchi por su generoso apoyo en la toma y edición de las fotografías. A Marco Mendez, Mikael Lundberg y Elías Ponce por su apoyo en la obtención de los especímenes. El análisis filogenético fue enriquecido con los comentarios y sugerencias de Pablo A. Goloboff, Claudia A. Szumick y Camilo I. Mattoni. A I. De la Riva, por su colaboración en la traducción al inglés.

REFERENCIAS

- AGUILAR, C. (2003): Caracteres orales inter-nos larvales de algunos *Telmatobiinae* de Perú. *Libro de Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Herpetología, Lima, Perú*, 24.
- BENAVIDES, E., ORTIZ, J.C. & SITES, J.W. (2002): Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the Lake Titicaca basin: allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58: 31-55.
- BURTON, T.C. (1998): Pointing the way: the distribution and evolution of some characters of the finger muscles of frogs. *American Museum Novitates*, 3229: 1-13.
- CEI, J.M. (1986): Speciation and adaptative radiation in Andean *Telmatobius* frogs. Pp. 374-386, in: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.), *High Altitude Tropical Geography*. Oxford University Press, New York.
- DUELLMAN, W.E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459, in: Duellman, W.E. (ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1986): *Biology of the Amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- FORD, L.S. & CANNATELLA, D.C. (1993): The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 94-117.
- FROST, D.R. (2002): *Amphibian Species of the World: An Online Reference (Vers. 2.21)*. American Museum of Natural History, New York, USA. <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>> [Consulta: Septiembre 2003].
- GOLOBOFF, P. & FARRIS, J.S. (2001): Methods for quick consensus stimation. *Cladistics*, 17: S26-S34.
- GOLOBOFF, P., FARRIS, J.S. & NIXON, K. (2003a): *T.N.T. Tree Analysis using New Technology. Version 1.0 (Beta 1, Oct 03)*. Program distributed by the authors.
- GOLOBOFF, P., FARRIS, J.S., KÄLLERSJÖ, M., OXELMAN, B., RAMIREZ, M. & SZUMICK, C.A. (2003b): Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324-332.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- HAAS, A. (2003): Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters. (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23-89.
- HAY, J.M., RUVINSKY, I., HEDGES, S.B. & MAXSON, L.R. (1995): Phylogenetic relationships of amphibian families from DNA sequences of mitochondrial 12S and

- 16S ribosomal RNA genes. *Molecular Biology and Evolution*, 12: 928-937.
- LAURENT, R.F. (1983): Heterogenidad del genero *Batrachophrynus* Peters (Leptodactylidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 37: 107-113.
- LAVILLA, E.O. (1985): Diagnósis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 43: 63-67.
- LAVILLA, E.O. (1988): Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): generic diagnosis based on larval characters. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 124: 1-19.
- LAVILLA, E.O. & SCROCCHI, G.J. (1986): Morfometría larval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis (Buenos Aires), Sección B*, 44: 39-43.
- LEHR, E. (2005): The *Telmatobius* and *Batrachophrynus* species of Peru. Pp. 39-64, in: este volumen.
- LYNCH, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 53: 1-238.
- LYNCH, J.D. (1978): A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1-57.
- MORALES, V. (1988): Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae), de Ancash, Perú. *Revista Brasileira de Zoología*, 5: 603-608.
- MORALES, V. (1995): Checklist and taxonomic bibliography of the amphibians from Perú. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 107: 1-20.
- RUVINSKY, I. & MAXSON, L.A. (1996): Phylogenetic relationships among bufonoid frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 533-547.
- SINSCH, U. & JURASKE, N. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). II. Allozymes and phylogenetic relationships. *Alytes*, 13: 52-66.
- SINSCH, U., SALAS, A.W. & CANALES, V. (1995): Reassessment of central Peruvian Telmatobiinae (genera *Batrachophrynus* and *Telmatobius*). I. Morphometry and classification. *Alytes*, 13: 14-44.
- 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.
- WASSERSUG, R.J. (1976): Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 48: 1-23.
- WASSERSUG, R.J. & HEYER, W.R. (1988): A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457: 1-99.
- WIENS, J.J. (1993): Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 162: 1-76.

APÉNDICE I.

Número de especímenes, estadios larvales, referencias de colección del Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM) y localidades de las especies examinadas.

APPENDIX I.

Number of specimens, larval stages, collection numbers of the Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM), and localities of the species examined.

Especie	Número de especímenes	Estadio Gosner	Ref. MUSM	Localidad
<i>Rana palmipes</i>	2	35, 38	367	Paimas, Depto. Piura, Perú
<i>Bufo limensis</i>	2	37, 39	19231	Río Pisco, Depto. de Ica, Perú
<i>Leptodactylus</i> sp.	2	38	4097	Satipo, Depto. de Junín; Perú
<i>Alsodes</i> sp.	1	36	19319	Catrihuala, Chile
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	2	35, 37	16997	Provincia de Cautín, Chile.
<i>Batrachophrynus brachydactylus</i>	3	35, 36	10092	Capillacocha, Depto. de Junín, Perú
<i>Batrachophrynus macrostomus</i>	3	36	342, 16535	Lago Junín, Depto. de Junín, Perú
<i>Telmatobius arequipensis</i>	2	35	19228	Polobaya, Depto. de Arequipa, Perú.
<i>Telmatobius brevipes</i>	2	36	6301	Cajabamba, Depto. de La Libertad, Perú.
<i>Telmatobius carrillae</i>	2	35, 36	5622, 5639	Chopitec, Depto. de Ancash, Perú
<i>Telmatobius culeus</i>	4	35, 37, 38	7818, 7819	Lago Titicaca, Depto. de Puno, Perú
<i>Telmatobius jelskii</i>	1	35	7112	Chancas, Depto. de Junín, Perú
<i>Telmatobius jelskii</i>	1	38	18499	Cangallo, Depto. de Ayacucho, Perú
<i>Telmatobius marmoratus</i>	2	36, 37	17005	Desaguadero, Depto. de Puno, Perú
<i>Telmatobius rimac</i>	2	35, 36	19229	Canta, Depto. de Lima, Perú

APÉNDICE II.

Lista de apomorfias comunes a todos los árboles. Los nodos corresponden a los de la Fig. 20.

APPENDIX II.

List of apomorphies shared by all the trees. Nodes correspond to those of Fig. 20.

Bufo limensis

Carácter 21: proyecciones del velum dorsal desarrolladas, 0 → 1

Carácter 22: velum dorsal casi continuo, 1 → 0

Leptodactylus sp.

Carácter 3: las papilas de ambos lados de la arena del piso bucal no convergen en su parte posterior, 0 → 1

Carácter 18: palpo lateralmente comprimido, margen sin proyecciones grandes, 1 → 0

Carácter 19: papilas alrededor de la arena del techo bucal ausentes, 1 → 0

Alsodes sp.

Carácter 1: procesos laterales en área infralabial en forma de papilas, 0 → 1

Carácter 14: papilas y/o pústulas entre papilas postnariales y la cresta media ausentes, 0 → 1

Caudiverbera caudiverbera

Carácter 1: procesos laterales en área infralabial en forma de papilas, 0 → 1

Carácter 3: las papilas de ambos lados de la arena del piso bucal no convergen en su parte posterior, 0 → 1

Carácter 4: papilas ausentes dentro de la arena del piso bucal, 0 → 1

Carácter 7: proyecciones mediales del velum ventral próximas a las cuartas placas filtradoras, 0 → 1

Carácter 20: papilas y/o pústulas dentro de la arena del techo bucal ausentes, 0 → 1

Telmatobius brevipes

Carácter 15: ancho de la cresta media mayor que la distancia internarial, 1 → 0

Telmatobius rimac

Carácter 21: proyecciones del velum dorsal desarrolladas, 0 → 1

Nodo 15

Carácter 5: proyecciones del velum ventral poco desarrolladas, 0 → 1

Carácter 8: la tercera placa filtradora no cubre la cuarta placa o cubre menos de la mitad de la cuarta placa, 0 → 1

Nodo 16

Carácter 9: borde libre de segunda placa filtradora poco doblado o no doblado, 0 → 1

Carácter 10: orientación de la cuarta placa filtradora horizontal, 0 → 1

Carácter 15: ancho de la cresta media igual que la distancia internarial, 0 → 1

Nodo 18

Carácter 16: margen de la cresta media con proyecciones, 0 → 1

Nodo 19

Carácter 11: proyecciones en la arena prenarial ausentes, 0 → 1

Nodo 20

Carácter 19: las papilas de ambos lados convergen en la parte posterior de la arena del techo bucal, 1 → 2



Asociación Herpetológica Española
Monografías de Herpetología
Volumen 7 (2005)

